



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

Patrones de distribución y riqueza de
especies de los acociles (Decapoda:
Cambaridae) de México.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(**BIOLOGÍA AMBIENTAL**)

P R E S E N T A

GEMA YOLANDA ARMENDÁRIZ ORTEGA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Fernando Alvarez Noguera

COMITÉ TUTOR: Dr. Luis Zambrano González
Dr. Javier Carmona Jiménez

MÉXICO, D.F.

Noviembre, 2011



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de junio de 2011, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **ARMENDÁRIZ ORTEGA GEMA YOLANDA** con número de cuenta **98027497** con la tesis titulada **"Patrones de distribución y riqueza de especies de los acociles (Decapoda: Cambaridae) de México"**, realizada bajo la dirección del **DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA:**

Presidente: DR. JORGE CIROS PÉREZ
Vocal: DR. JAVIER ALCOCER DURAND
Secretario: DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ
Suplente: DR. GUILLERMO SALGADO MALDONADO
Suplente: DR. JAVIER CARMONA JIMÉNEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 19 de octubre de 2011.


DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM. Posgrado de excelencia. Por darme la oportunidad de superarme profesionalmente a través de sus aulas de clase, de sus excelentes profesores y sus magníficas instalaciones.

Agradezco a CONACyT por la beca otorgada durante la realización de los estudios de maestría, sin la cual nada hubiera sido posible.

El presente estudio fue financiado por el proyecto IN214910-3 "Sistemática, distribución y conservación de los acociles (Crustacea: Cambaridae) de México", otorgado por el PAPIIT, DGAPA-UNAM al Dr. Fernando Álvarez Noguera.

Agradezco muy especialmente al Dr. Fernando Álvarez Noguera, por ser el mejor tutor, él me ha brindado todo su apoyo a través de mi vida profesional, gracias a su dirección he aprendido mucho. Gracias por haberme confiado un proyecto tan grande e importante como este.

Agradecimientos

A mi Comité tutorial formado por el Dr. Luis Zambrano González y el Dr. Javier Carmona Jiménez, quienes semestre a semestre revisaron los avances de la tesis, dando importantes aportaciones y críticas.

A mis sinodales Dr. Jorge Ciro Pérez, Dr. Javier Alcocer Durand y Dr. Guillermo Salgado Maldonado por mejorar completamente el escrito de la tesis.

Al Dr. José Luis Villalobos porque siempre que tenía una duda, me regalaba su tiempo para solucionarla.

Al Dr. Carlos Pedraza por brindar su ayuda y tiempo a la resolución de las inquietudes finales del estudio.

Al Dr. Leopoldo Galicia por todo lo que he aprendido de él y por el apoyo incondicional que me ha dado a lo largo de mis estudios de maestría.

A todos los maestros que tuve la fortuna de conocer, en las excelentes clases de posgrado. Por tener la habilidad y la capacidad de sorprenderme en cada clase y cada tema. Por el interés que siempre tuvieron en transmitir conocimientos de biología, sin más recompensa que la formación de alumnos. Gracias a todos ellos, ahora tengo un mayor y amplio conocimiento. Porque por ellos ahora soy yo la más interesada en ser una buena formadora de los alumnos que vienen.

Dedicatorias

Dedico esta tesis principalmente a mis padres Jaime y Delfina, gracias a ellos soy lo que soy y he llegado hasta donde estoy. Gracias por la oportunidad que me dieron, gracias porque siempre me enseñaron a fijarme metas y cumplirlas.

A mi pequeña pero muy unida familia por estar tan cerca a pesar de la distancia que nos separa. A mi hermana Sandý que me ha escuchado por teléfono cada noche ininterrumpidamente en el último año y medio, dándome consejos, palabras de aliento y escuchando mis locuras. A mis amados hermanos Lety y Jaime porque han estado ahí para apoyarme a cada paso. A mis sobrinos Viri, Cris, Casi, Juan, Vale, Samady y Daiki, porque un día alcancen todos sus sueños y siempre recuerden que todo es posible si se quiere de corazón. A Margarita, Isidro y Victor por ser parte de mi vida. Los amo a todos!!

A ese amigo que siempre me impulso para seguir adelante, pase lo que pase. Que no importando cuan ocupado estuviera, siempre tenía tiempo para escucharme, gracias Ferdý.

A mi amigo inseparable Joel porque siempre ha estado cerca de mi apoyándome y acompañándome a todos lados. Por las aventuras más raras que hemos pasado.

A mi querido Gustavo por regalarme el mejor de los regalos, su tiempo.

A Mike que me enseñó que mientras más grande es la prueba, más grande es la recompensa. Gracias por tomar mi mano cuando más lo necesitaba.

A Mónica y Juan Carlos por todas esas horas de diversión y compañía pero sobre todo por apoyarme en la más grande locura de amor.

A Elena que siempre esta ahí para cuando hacen falta largas horas de reflexión.

A mi poeta urbano Carlos que me ha compartido un poema de vez en cuando, pero en cada ocasión me levantó el ánimo y la esperanza.

A Lalo mi amigo de laboratorio, que estuvo ahí para comer cada día, reírnos y hacer del lugar del trabajo una zona divertida. A Salvador por ser tan solidario.

A mis grandes amigos que me han acompañado, me hacen sonreír y me recuerdan que no estoy sola. Gracias a Héctor, Edgar, Mario y Rodrigo. Con todos ellos he pasado momentos inesperados.

A mis alumnos de licenciatura que me inspiran día con día a superarme para ser la mejor.

A Carlos Martín por ayudarme a tener el paraíso al que regreso cada noche. Muchas Gracias!

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Justificación	8
Antecedentes	9
Objetivos	11
Material y Método	12
Resultados	18
Discusión	58
Conclusiones	71
Literatura Consultada	72

RESUMEN

Se presenta un análisis de distribución espacial de los acociles mexicanos, que determinó las áreas de alta riqueza de especies y endemismo. El estudio se basa en registros de distribución compilados a partir de diferentes bases de datos y publicaciones. La base de datos con 1 543 registros incluye toda la información disponible. La fauna cambarina mexicana se compone de cuatro géneros y 57 especies. Los datos se presentan en una serie de mapas divididos cada grado de latitud por cada grado de longitud, dando un total de 234 cuadros. El nivel de endemismo calculado para cada cuadro, se evaluó a través del índice de endemismo (IE) e índice de endemismo corregido (IEC) que tomó en cuenta la riqueza de especies. La relación entre riqueza y endemismo se evaluó utilizando la prueba de asociación Olmsted-Tuked que identificó las áreas de especial importancia o “hotspot”. Se discute la relación del patrón de distribución de los acociles con Áreas Naturales Protegidas, Regiones Hidrológicas Prioritarias y cuencas. Se documenta el estado de conservación de especies. La distribución de los cambáridos no es homogénea en todo el territorio mexicano, las especies están concentradas en la vertiente del Golfo de México y en la porción central del país, con distribución discontinua en la vertiente del Pacífico y algunos estados del norte. La mayoría de los cambáridos tienen un intervalo de distribución restringida y son considerados microendemicos. Las excepciones son *Cambarellus montezumae*, *Procambarus clarkii* y *Procambarus llamasi*. Los acociles se distribuyen en 94 cuadros, 40% del total. La prueba Olmsted-Tuked indica que existen doce “hotspots” ubicados en: Jalisco, Michoacán, Hidalgo, Puebla, México, Distrito Federal, Morelos, Oaxaca, Tamaulipas y Veracruz. Se concluye que las áreas de alta riqueza de especies y alto nivel de endemismo de acociles no están siendo consideradas en las estrategias regionales de conservación.



ABSTRACT

We present an analysis of the spatial distribution of the Mexican crayfishes, designed to determine areas of high species richness and endemism. The study is based on distribution records compiled from different databases and publications. The resulting database with 1 543 records includes all the available information. The Mexican cambarid fauna consists of four genera and 57 species. The data are presented in a series of maps with a 1° of latitude by 1° of longitude grid for a total de 234 cells. The level of endemism was evaluated through an index of endemism (IE) and a corrected index of endemism (IEC) that takes into account species richness, both were calculated for each cell. The relationship between richness and endemism was further evaluated using the Olmsted- Toked association test to identify areas of special importance or “hotspot”. The relationship of the distribution pattern of crayfish with protected areas, priority hydrologic regions and basins is discussed. The study also documents the conservation status of endangered species. The distribution of cambarids is not homogeneous throughout the Mexican territory; rather, they are more concentrated along the Gulf of Mexico slope and throughout the central portion of the country, with disjunct distributions along the Pacific slope and the northern states. Most of the Mexican cambarids have a restricted distribution range and are often microendemic. Crayfishes are distributed in 94 cells, 40% of the total, and the Olmsted- Toked association test shows that there are 12 “hotspots” in: Jalisco, Michoacán, Hidalgo, Puebla, Estado de México, Distrito Federal, Morelos, Oaxaca, Tamaulipas and Veracruz, The exceptions to the restricted distribution pattern are *Cambarellus montezumae*, *Procambarus clarkii* and *Procambarus llamasii*. The general conclusion is the areas of high species richness and high levels of endemism of crayfish are not being considered in regional conservation strategies.



INTRODUCCIÓN

Para entender la distribución de los organismos dulceacuícolas hay que analizar primero su entorno, ya que éste influye de manera directa en la distribución de las especies (Alonso-Eguális, 2007). Los procesos como la perturbación, las actividades humanas, la diversidad biológica del lugar, el relieve, clima y edafología de la cuenca hidrológica y en general todos los procesos que controlan la dinámica del ecosistema, dan como resultado una distribución heterogénea dentro de un mismo cuerpo de agua. Por otra parte la destrucción acelerada de zonas con cuerpos de agua epicontinentales, a consecuencia del crecimiento de las zonas urbanas, la deforestación, la contaminación del agua por mencionar algunas, han originado la pérdida de variación genética de los grupos y por tanto la gradual desaparición de diversas formas caracterizadas por su distribución geográfica (Rojas; 1998; Aguilar *et al.*, 2008).

La diversidad de un lugar se relaciona estrechamente con la riqueza de especies que contenga, existen puntos que albergan altos niveles de biodiversidad, conocidos también como “hotspots”. Existen también los centros de endemismo, los cuáles generalmente son considerados como zonas acotadas de especies con distribución restringida. Un taxón se considera endémico si tiene distribución restringida a un lugar específico. El alto número de especies con distribuciones restringidas a un área de endemismo es relevante especialmente si coexisten dos taxa no relacionados. El reconocimiento de éstas áreas permite la división del espacio territorial dentro de regiones, dominios, provincias y distritos. Los métodos empleados para determinar áreas de endemismo consisten en la división de un área extensiva en cuadros que permiten delimitar artificialmente las áreas que serán analizadas (Anderson, 1994; Arriaga *et al.*, 1997, 2000; Contreras-Medina *et al.*, 2001; Crisp *et al.*, 2001; Grant y Samways, 2011).

Desde tiempos muy remotos el hombre ha intentado clasificar la diversidad biológica a través del desarrollo de la taxonomía y posteriormente de la sistemática. Sin embargo, al mismo tiempo se ha ocupado de entender la distribución de las especies. Se ha analizado cómo han logrado atravesar fronteras geográficas hasta cómo se distribuyeron desde un ancestro común y que patrones actuales presentan. A partir de este principio se planteó la teoría dispersionista que explicaba que cada taxón, planta o animal, había obtenido su distribución actual por métodos de dispersión con locomoción propia, transporte pasivo o con la intervención del hombre, por lo que las poblaciones se podían dividir tanto que había la posibilidad de procesos de especiación (Morrone, 2005). Durante muchos años se pensó que ésta era la única forma en la que se podía explicar la distribución. Posteriormente surge el concepto de vicarianza que explica cómo áreas muy grandes de una misma población habían quedado divididas por la acción de eventos geológicos que modificaron la



topografía de la tierra, creando barreras físicas que impiden la recombinación genética de las poblaciones quedando completamente separadas y comienzan los procesos de especiación. Actualmente, ésta de las teorías más aceptadas y usada para explicar la distribución de las especies (Anderson, 1994; Salomon, Olson y Dinerstein, 1998; Huidobro *et al.*, 2006).

Los acociles (Decapoda: Cambaridae) son crustáceos decápodos exclusivamente dulceacuícolas, que habitan lagos, ríos y arroyos de corrientes poco rápidas o en aguas estancadas, nunca en el cauce de grandes ríos. También podemos encontrarlos en humedales y presas tanto en ambientes epigeos como hipógeos (Mejía-Ortiz *et al.*, 2003). Los acociles son organismos bentónicos y de hábitos omnívoros. Prefieren las riveras en donde haya plantas acuáticas. México presenta una elevada riqueza de especies de acociles, apenas cuatro especies menos que los cangrejos de agua dulce (Pseudothelphusidae) (Alvarez y Villalobos, 1994, 1997) siendo éste otro el grupo dominante de invertebrados en los sistemas dulceacuícolas de México. Aún cuando los dos grupos, Cambaridae y Pseudothelphusidae, se pueden comparar en términos de diversidad, sin duda los acociles poseen mayores abundancias y biomásas.

Algunas especies de acociles se adaptaron a la vida cavernícola (Hobbs, 1973, 1977; Mejía-Ortiz, 2003) mientras que otros suelen perforar túneles en la tierra húmeda para soportar condiciones desfavorables del ambiente y así reducir la desecación. Casi todos los acociles tienen hábitos nocturnos. Durante el día permanecen escondidos debajo de piedras o de hojarasca sumergida, o dentro de sus túneles. Las especies del subgénero *Procambarus* (*Austrocambarus*) han sido observadas en el país, presentando el comportamiento de formación de túneles. En la temporada de secas suelen apreciarse en el suelo los agujeros de la entrada del túnel (Alvarez *et al.*, 1996). Estos crustáceos poseen gran adaptación fisiológica y etológica extendiendo su intervalo de distribución desde aguas lénticas y lólicas hasta ambientes subterráneos y semiterrestres o incluso en aguas salobres (Holdich, *et al.*, 1997). *Procambarus* (*Austrocambarus*) *llamasi* y *P. (A.) maya*, son dos especies endémicas de la península de Yucatán resistentes a niveles moderados de salinidad dentro de humedales y marismas característicos de la península (Holdich *et al.*, 1997; Alvarez *et al.*, 2007).

Los cambáridos ocupan toda la parte este de los Estados Unidos, desde las Montañas Rocallosas hasta la vertiente Atlántica, abarcan todo el territorio de la República Mexicana, la parte norte de América Central y Cuba. Se piensa que los cambáridos derivaron de los astácidos americanos que al perder la única pleurobranquia posterior, dio lugar a la forma cambarina con 17 branquias a cada lado (Ortmann, 1905; Villalobos, 1949, 1955; Hobbs, 1989; Wallace y Webster, 1996; Alvarez *et al.*, 1999; Rojas *et al.*, 1998).



Actualmente se han descrito aproximadamente 682 especies de acociles agrupadas en siete familias. Los acociles que forman parte de la fauna dulceacuícola mexicana pertenecen a dos familias: Cambaridae y Parastacidae (Martin y Davis, 2001). La familia Cambaridae se distribuye solamente en Norteamérica y presenta la mayor diversidad de formas cambarinas, se conocen alrededor de 431 especies. En México ésta familia esta dividida en dos subfamilias, Cambarellinae, representada por el género *Cambarellus* (con 10 especies) y la subfamilia Cambarinae, que incluye a los géneros *Procambarus* (45 especies) y *Orconectes* (1 especie). La segunda familia, la familia Parastacidae está representada en México por una única especie *Cherax quadricarinatus*, especie endémica de Australia (Bortolini *et al.*, 2007) (Figura 1). Sólo 3 especies de acociles de las 57, han sido introducidas al país en momentos, por razones y métodos diferentes. Ya que estas especies introducidas han generado poblaciones que se han establecido en el medio natural, se toman en cuenta como componentes de la fauna cambárina mexicana.

Según Conabio (2011), *C. quadricarinatus* está establecida en México y su origen en el país es todavía desconocido. Existen otras dos especies de la subfamilia Cambarellinae reconocidas como especies introducidas, por un lado se encuentra *P. (Scapulicambarus) clarkii*, especie ampliamente distribuida en el país (Hernández *et al.*, 2008) y *O. virilis* especie distribuida al norte de Chihuahua. Conabio (2011), cataloga a *O. virilis* como especie establecida para México y con una ruta de introducción a través del transporte de bienes y personas, así como a través del comercio de organismos vivos.

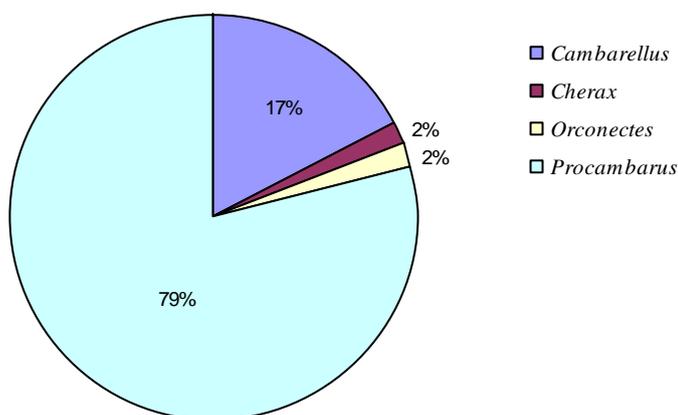


Figura 1. Proporción del número de especies de acociles en México por cada género.



Las estructuras reproductoras masculinas de los acociles, los pleópodos, son el carácter taxonómico más utilizado para la determinación de especies. Estas estructuras siguen un mismo patrón morfológico que se mantiene dentro de cada género permitiendo su clasificación taxonómica. Sin embargo, se ha recurrido a la división a nivel de subgénero como resultado de la gran variación en las estructuras apicales de los pleópodos. El género *Cambarellus* se compone de tres subgéneros: *Cambarellus*, *Dirigicambarus* y *Pandicambarus*. En México sólo se presenta el subgénero del mismo nombre, *Cambarellus*. Al menos la mitad de las especies descritas para el continente americano pertenecen al género *Procambarus* y la mayoría de las especies se distribuyen en la parte sureste de Estados Unidos. Debido a la gran diversificación del género *Procambarus*, tanto en Estados Unidos como en México, Hobbs (1974), propuso dividirlo en 16 subgéneros, nueve de los cuales se distribuyen en la República Mexicana (Figura 2). Además de sus diferencias morfológicas, presentan distribuciones geográficas bien delimitadas y en algunos casos discontinuos entre Estados Unidos y México.

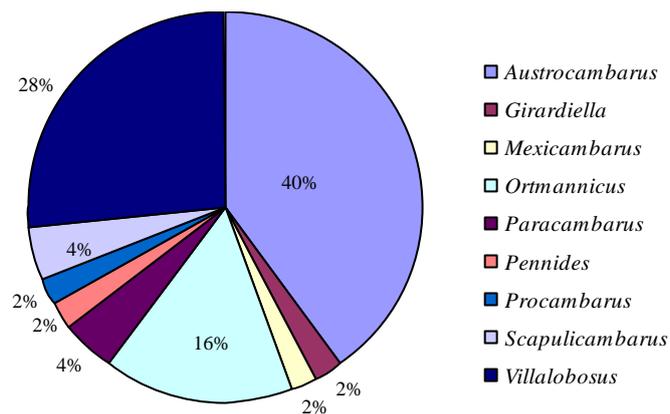


Figura 2. Proporción de subgéneros de *Procambarus*, de acuerdo al número de especies en México.

México presenta tan sólo el 13% de los acociles del mundo pero es rico en especies endémicas (97%). Con excepción de las que han sido introducidas por el hombre y se han establecido rápidamente en nuevas áreas (López-Mejía, 2006), todas las demás son originarias del país. La mayor parte de la información básica de los acociles desde taxonómica hasta biológica que nos permita integrar una idea de cuál es su estado de conocimiento actual o distribución, es escasa o ausente por completo, ya que un gran número de especies han sido citadas sólo para la localidad tipo, desde su descripción original (Villalobos, 1955; Rojas, 1998).



Se reconoce a los acociles como grupo taxonómico muy antiguo, ya que pudieron haber existido durante la Pangea o antes, se piensa que el origen de la adaptación al agua dulce fue a través de un ancestro marino. El grado de diversificación que poseen estos crustáceos, tanto en subgéneros como en especies, es el resultado de haber colonizado México probablemente desde el Mioceno, cuando formas más ancestrales migraron hacia el sur, provenientes de un centro de origen hipotético en el sureste de los Estados Unidos, atravesando la vertiente del Golfo de México hasta llegar a Honduras y a Cuba. Posiblemente la migración continuó de norte a sur a medida que las condiciones del medio favorecieron la distribución (Hobbs, 1942; 1984).

Los cambáridos, como grupo presentan características como: baja fecundidad, desarrollo directo y poca vagilidad (poca capacidad de dispersión). Estas características propician la dispersión de manera lenta, mediante un proceso que fue gradual (Ortmann, 1905; Villalobos, 1954, 1955; Hobbs, 1984; 1989; López-Mejía, 2006), lo que combinado con la fragmentación de los hábitats de agua dulce cada vez a velocidades mayores, originaron el aislamiento de las poblaciones y su subsecuente especiación. Es por eso que muchas de las especies de acociles están muy restringidas a sus zonas geográficas, expresando altos niveles de endemismo (López-Mejía, 2006). Es raro encontrar dos géneros o especies diferentes, en un mismo cuerpo de agua o localidad. Una excepción es el lago de Chapala en donde encontramos tres especies. Sin embargo, cada una ocupa nichos diferentes. Otro ejemplo son *P. zihuateutlensis*, *P. hoffmanni* y *P. ortmanni*, especies distintas conviviendo en Cumbre de Cuanepixca, municipio de Zihuateutla, Puebla (Villalobos, 1955). En México la formación de la Sierra Madre Oriental y la Faja Volcánica Transmexicana pudieron haber sido las principales causas de diversificación y generación de nuevas especies y subgéneros (Villalobos, 1955; López-Mejía, 2006).

El recuento de acociles en México arroja un total de 57 especies. Sin embargo la riqueza de especies no está distribuida homogéneamente a lo largo de todo el país, se distinguen dos patrones principales: uno ocupa el altiplano a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana (predominantemente el género *Cambarellus*). El otro patrón de distribución lo ocupa toda la vertiente del Golfo de México hasta Yucatán (exclusivamente *Procambarus*). Se distinguen también distribuciones disyuntas en el occidente y norte del país, que no siguen el patrón original de distribución y que hasta el momento no cuentan con explicaciones aparentes de su existencia como sucede en Chihuahua y las poblaciones que se encuentran cercanas a las costas del Pacífico, actualmente no se tiene ninguna hipótesis que explique como llegaron ahí o cuál es la razón de que estén en esos lugares (Ortmann, 1906; Hobbs, 1942; Villalobos, 1955; Hobbs, 1984, 1989; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Alvarez *et al.*, 1996; Rojas, 1998, 2003; Rojas *et al.*, 1998; Rodríguez y Muñiz, 2008). La amplia distribución que presentan los acociles, es resultado de su gran intervalo de



tolerancia fisiológica, lo mismo los encontramos en aguas limpias que en aguas levemente contaminadas o contaminadas y con gran aporte de materia orgánica (Crowl *et al.*, 2001; March *et al.*, 2001; Hooper *et al.*, 2005).

JUSTIFICACIÓN

No existe hasta el momento un trabajo que aborde la distribución de todas las especies de acociles de México. López-Mejía (2006), estudió la distribución y relaciones filogenéticas del subgénero *Procambarus* (*Villalobosus*) poniendo a prueba la hipótesis previa de dispersión con el propósito de elucidar su posible patrón de diversificación. A pesar de los pocos trabajos sobre la distribución de las especies de acociles, hasta la fecha no se ha especificado los factores que determinan la presencia y abundancia de los cambáridos, es decir, no se ha abordado de manera sistemática el análisis de sus patrones de distribución.



ANTECEDENTES

Estudios de patrones de distribución utilizando índices de endemismo existen varios, como el de Crisp *et al.* (2001), quienes detectaron zonas de endemismo de la flora (plantas vasculares) de Australia con análisis basados en los datos de distribución. Los centros de endemismo fueron mapeados, realizaron un análisis de relación espacial y fueron examinados los patrones de riqueza de especies y endemismo. Los doce centros de endemismo identificados, localizados al sur-oeste y oeste de Australia se encuentran próximos a la costa. Tanto los centros de endemismo como la riqueza de especies, varían mucho a lo largo de todo el continente pero en la mayoría de los casos dichos centros obtuvieron valores altos en riqueza de especies y endemismo. Estos autores son los primeros en aplicar el método de análisis de endemismo corregido.

Aguilar *et al.* (2005), aplicaron el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en los sistemas hidrológicos de México con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. El estudio comprende 10 sistemas hidrológicos del país y uno más en Nicaragua. El cladograma resultante revela que entre estos sistemas hay una relación hipotética que se hace más estrecha entre áreas neotropicales (Pánuco, Balsas y Ayuquilla), separándose de las regiones norteñas con afinidades neárticas (Santiago, Lerma y Durango). Reconocen la existencia de un grupo monofilético que apoya la propuesta de una provincia Mesoamericana dentro del Neotrópico, que incluyen las áreas de Papaloapan, Tabasco, Yucatán, Chiapas y Nicaragua.

Huidobro *et al.* (2006), estudiaron los patrones de distribución de peces, crustáceos y plantas dulceacuícolas de la zona de transición mexicana (MTZ) y obtuvieron tres trazos generalizados: Norte del Pacífico Mexicano, Pacífico Central Mexicano y Sureste México-Guatemala. Presentan un nodo que resulta de la intersección de los primeros dos trazos, coincidiendo con la Faja Volcánica Transmexicana. Muchos de los trazos detectados para peces, cangrejos y angiospermas acuáticas son congruentes con los taxa terrestres, tales como anfibios, reptiles, aves y mamíferos, que coinciden porque pueden ser resultado de los mismos procesos geobióticos.

Cumberlidge *et al.* (2011), describieron la diversidad, endemismo y conservación de los cangrejos de agua dulce de China. Al igual que en el presente estudio, integraron la información de todas las especies de cangrejos de agua dulce agrupados en dos familias, Potamidae y Gecarcinucidae, cuyos datos fueron extraídos de la literatura. Concluyen que China es el país con la mayor diversidad de cangrejos de agua dulce y presentan un alto valor de endemismo (96%). Sin embargo, de acuerdo con la Lista Roja de conservación de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) sólo seis de 228 especies de cangrejos



de agua dulce de China (3%) podrían estar amenazadas. Los autores proponen una urgente necesidad de explorar y desarrollar estrategias de conservación para las especies endémicas amenazadas de los cangrejos de agua dulce de China que aún no han sido evaluadas.

Los acociles han sido objeto de muchos estudios a lo largo de la historia, no sólo por su popularidad como especies de interés comercial o por su importancia en el autoconsumo de pobladores cercanos a cuerpos de agua dulce, sino también porque la accesibilidad de colecta y la abundancia de organismos en una pequeña zona hace que sean propicios para iniciar estudios de todo tipo. El primer estudio de los cambáridos mexicanos fue efectuado por W. F. Erichson, en 1846, en donde dió a conocer la existencia de las especies *Astacus (Cambarus) weigmanni* y *Astacus (Cambarus) mexicanus*. Ortmann (1902), estudió la distribución geográfica de los decápodos de agua dulce y su relación con la antigua geografía, ofrece una interpretación del posible origen y distribución de éstos crustáceos.

En 1943, se iniciaron los estudios de los acociles mexicanos por el Dr. Alejandro Villalobos, antes de ese año los trabajos que incluían estudios con los cambáridos en México eran realizados por investigadores extranjeros provenientes de expediciones a nuestro país. El mismo autor en 1955, dió a conocer su tesis doctoral en donde de manera amplia describe la sistemática tanto de las especies conocidas como de las especies de acociles que hasta ese año fueron descritas gracias a sus múltiples colectas abarcando la mayor parte del centro del país. Incluyó explicaciones de su distribución en las diferentes zonas estudiadas.

Rojas (1998), con base en un análisis de 17 caracteres merísticos y morfométricos caracterizó las variaciones entre poblaciones de ocho especies del género *Procambarus* en el centro de Veracruz y con observaciones en el microscópico electrónico de barrido mostró la existencia de diversos complejos de especies con distintos grados de variación de formas. El *annulus ventralis* de la hembra y el primer pleópodo del macho forma I fueron los caracteres utilizados para la separación de las distintas especies debido a que estos caracteres mostraron constancia y consistencia dentro de las poblaciones creando así un aislamiento reproductivo interespecífico, de lo cual resulta la gran diversidad de especies del género *Cambarellus*. Rojas (2003), presenta la redescipción de *C. lermensis* considerándola como especie válida. Reconoce ocho diferencias en caracteres somáticos entre esta especie y *C. montezumae* que incluyen longitud total del cuerpo, terminación de bordes rostrales, bordes laterales del rostro, primer par de quelípedos, primer par de pleópodos del macho forma I: proceso mesial, proyección central y *annulus ventralis*.



OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Determinar los patrones de distribución y riqueza de especies de los acociles (Decapoda: Cambaridae) de México.

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Determinar la riqueza de especies de acociles actualmente descritas en México a partir de los ejemplares depositados en la Colección Nacional de Crustáceos, otras colecciones biológicas y publicaciones.
2. Determinar el número potencial de especies de acociles presentes en México utilizando una curva acumulativa.
3. Obtener mapas del intervalo de distribución de cada especie de acocil en el país.
4. Determinar las áreas de endemismo de acociles en México a través de un índice y contrastar con la riqueza específica por regiones definidas.
5. Determinar cómo se relaciona la distribución de las especies con: las Áreas Naturales Protegidas, las Regiones Hidrológicas Prioritarias y las Cuencas Hidrológicas.



MATERIAL Y MÉTODO

Este estudio se compone de dos partes, la primera actualiza un conjunto de datos sobre la distribución de las especies de acociles, a partir de tres colecciones biológicas y varias publicaciones. Se muestra el estado de los datos obtenidos, cómo se comportan y cómo se describen. Así se le da soporte a la segunda parte donde se realizó un análisis de los patrones de distribución de las especies basado en la identificación de áreas de endemismo y la relación de la distribución con tres diferentes formas de regionalizar el país.

Se muestran todos los datos existentes de acociles mexicanos. Los sesgos que existen se pueden atribuir a que no se ha colectado con frecuencia, o a que las colectas de algunas especies se han realizado sólo en una ocasión. Sin embargo, se demuestra que dicho sesgo no es a raíz de la adquisición o características de los datos. En otras palabras, se ha reunido el mayor número de registros posibles sobre acociles mexicanos, conformándose un conjunto de datos único.

Riqueza de especies

Se compilaron y revisaron todos los registros de las 57 especies de acociles reportadas y reconocidas para México y su distribución en las diferentes bases de datos de las siguientes colecciones biológicas: Colección Nacional de Crustáceos, del Instituto de Biología, de la Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR), Colección Carcinológica, de la Facultad de Ciencias Biológicas, de la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL-FCB) y de la Division of Crustacea, Smithsonian Institution, Washington, D. C. (USNM). Se consultaron diversos estudios especializados, previamente publicados que incluían la referencia geográfica de algunas especies (Bortolini *et al.*, 2007; Hernández *et al.*, 2008; Rodríguez y Muñoz, 2008; Torres, 2009).

Los resultados se compararon con lo reportado en la literatura. Para contener el número total de especies de acociles que actualmente integran parte de la fauna cambarina mexicana (Ortmann, 1905, 1906; Hobbs, 1942, 1943; Villalobos, 1949, 1951, 1954, 1955; Hobbs, 1969, 1972, 1973, 1974, 1975, 1977, 1982, 1989; Alvarez *et al.*, 1996; Villalobos-Hiriat *et al.*, 1993; Alvarez y Villalobos, 1997; López-Mejía, 2008; López-Mejía *et al.*, 2003, 2004, 2005; Rojas, 1998, 2003; Rojas *et al.*, 1998, 1999, 2000; Rodríguez y Martínez, 2008).



Aproximadamente el 20% de los registros se encontraron sin determinación a nivel de especie, por lo tanto, éstos no fueron considerados para este estudio. Sólo se utilizaron en el análisis los registros que tenían el nombre de la localidad de colecta y por tanto, podían ser georreferenciados, para la posterior construcción de mapas de distribución espacial. La georreferencia de aquellos datos que no contaban con coordenadas, pero sí con el nombre de la localidad de colecta, se obtuvieron utilizando el paquete computacional Google Earth. Con todos los registros se generó una base de datos que incluye: número catálogo, nombre de la especie, localidad, estado, municipio, latitud, longitud y fecha de colecta (año, mes, día).

Curva acumulativa de especies

Utilizando los años en los cuales fue descrita cada una de las especies se trazó la curva acumulativa de especies a través del tiempo, para conocer la tendencia que ha seguido la descripción de nuevas especies. Posteriormente se generaron gráficas de dispersión de puntos que mostraron la historia cronológica de cómo se ha muestreado cada una de las especies de acuerdo a los registros de fechas de colecta.

Se trata de un análisis histórico de los datos debido a que no se puede contar con un censo actualizado de las especies, se tienen que usar los datos históricos depositados en las colecciones biológicas complementados con datos de publicaciones. Se asume que se cuenta con el 100% de los datos para llevar a cabo este ejercicio, de manera que la tendencia obtenida representa el esfuerzo real de conocer y describir a las especies. En otras palabras no se puede llevar a cabo un análisis basado, por ejemplo, en curvas de rarefacción porque no se puede re-muestrear el comportamiento histórico de la descripción de especies nuevas de acociles.

Distribución de especies

Para analizar la distribución espacial de las 57 especies de acociles mexicanos se trazaron los puntos de distribución de las especies, de acuerdo a su posición geográfica en un mapa de la República Mexicana, con ayuda del programa computacional de sistemas de información geográfica SIG ArcView versión 3.2. Cada punto representó una localidad de colecta de cada especie. Se obtuvo la relación de las especies por Estado de colecta separándolas en Tablas por géneros.



Áreas de endemismo

Para la identificación de áreas de endemismo primero se cuadrículó grado por grado el mapa de distribución de acociles de México. Para lo cual, se emplearon herramientas del paquete computacional ArcView versión 3.2. En cada uno de los cuadros formados se obtuvo el número de especies incluidas. Con dicha información, se generó un nuevo mapa que indica la riqueza específica de cada cuadro, a cada valor se le distinguió con un color determinado. Después se contó el número de apariciones que tuvo cada una de las especies en la cuadrícula.

Ejemplo:

Especie	No. de apariciones en el cuadro 1
<i>Procambarus (A.) mirandai</i>	3
<i>P. (S.) clarkii</i>	31

Para determinar las áreas de endemismo de los acociles en México, los métodos que se emplearon fueron los sugeridos por Crisp *et al.* (2001), llamados índice de endemismo (IE) e índice de endemismo del peso corregido (IEC).

Para calcular el (IE), es preciso dividir entre 1 (valor máximo de endemismo), entre el número de apariciones que tuvieron las especies en los cuadros.

Ejemplo:

Especie	No. de apariciones en los cuadros	1 / No. de apariciones en los cuadros
<i>Procambarus (A.) mirandai</i>	3	0.3
<i>P. (S.) clarkii</i>	31	0.03

Para calcular el valor de endemismo de cada cuadro, se sumaron los valores de todas las especies de un mismo cuadro.

Ejemplo:

Valor del cuadro 1 = \sum de los valores de IE de cada especie

Especies en el cuadro 1	valor
<i>Procambarus (A.) mirandai</i>	0.3
<i>P. (S.) clarkii</i>	0.03
<i>P. (A.) acanthophorus</i>	<u>0.16</u>

Valor de endemismo del cuadro 1 = **0.49**



Las especies distribuidas en un único cuadro le dan a éste el valor máximo de endemismo (1), gracias a que esa especie sólo aparece una vez en toda la cuadrícula. Los cuadros con valores altos de riqueza de especies y endemismo son identificadas como “hotspots”.

Para generar los valores del IEC, los valores resultantes del IE fueron divididos por el número total de especies en cada cuadro (riqueza de especies). El índice de endemismo se corrige para quitar el sesgo que produce tener un número alto de especies en determinados cuadros (altos valores de riqueza de especies), ya que esto no necesariamente significa que dichas áreas sean regiones de alto endemismo de acociles debido a que puede haber especies con un mayor intervalo de distribución pero que aportan valor en esos cuadros.

Ejemplo:

$$\text{IEC del cuadro 1} = \frac{\text{valor de endemismo del cuadro 1}}{\text{riqueza específica del cuadro 1}}$$

$$\text{IEC de cuadro 1} = \frac{0.49}{3}$$

$$\text{IEC de cuadro 1} = \mathbf{0.163}$$

Se tabularon los datos dentro de ocho intervalos de clase dónde se incorporaron los valores de riqueza específica, de IE y IEC. A cada intervalo de clase se le asignó un color diferente para la identificación más precisa al representarlo en mapas cuadrículados. Finalmente se realizó un análisis de asociación Olmstead-Tukey entre la riqueza de especies y el índice de endemismo corregido (IEC).

Distribución de los acociles en relación con Áreas Naturales Protegidas (ANP), Regiones Hidrológicas Prioritarias (RHP) y Cuencas Hidrológicas (CH).

Para conocer si existe en nuestro país algún tipo de manejo de regiones del territorio que favorezcan el cuidado y conservación de la fauna cambarina, se presenta un análisis de la distribución de los acociles dentro de las Áreas Naturales Protegidas y las Regiones Hidrológicas Prioritarias. Se incluye un análisis de su distribución considerando las Cuencas Hidrológicas declaradas por la Comisión Nacional del Agua, ya que dicha regionalización sigue patrones más naturales de distribución de la biota dulceacuícola al hacer un manejo de cuencas hidrológicas.



Para lo cual, se descargaron los mapas que mostraban espacialmente las Áreas Naturales Protegidas (ANP) declaradas por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, las Regiones Hidrológicas Prioritarias y las Cuencas Hidrológicas, desde el portal de internet de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), para analizar posteriormente la distribución de los acociles en relación con estas regionalizaciones del país (Conabio, 2010).

Se utilizó el mapa de distribución de los acociles cuadrulado cada grado de latitud por cada grado de longitud. A este mapa se le traslapó la distribución de las ANP. Cada cuadro en el cual la distribución de los acociles cayó dentro de un ANP fue enumerado, después se generó una base de datos que incluye:

Latitud/ Longitud	No. de especies en cada cuadro	Nombre de ANP	Tipo de manejo	Especies dentro de ANP
20° - 98°	8	Barranca de Metztitlán	Reserva de la biosfera	<i>C. montezumae</i> <i>P. erichsoni</i> <i>P. contrerasi</i>

De la misma manera se analizó la distribución de los acociles con respecto a la regionalización de RHP y de CH. Se hicieron tablas que mostraron la ubicación del cuadro, el número de especies que había en ese cuadro, el nombre de la RHP o CH y las especies que caían dentro de los polígonos de las regiones.

Se hace referencia a lo designado por la Lista Roja (*red list*) de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN). La Lista Roja es el inventario más reconocido mundialmente sobre el estado de amenaza de las especies, incluyendo a los cambáridos. Esta preparada por la Comisión de Supervivencia de Especies de la IUCN, una red de más de 8 000 especialistas de todo el mundo que trabaja por la conservación de especies a nivel mundial. La Lista Roja incluye nueve categorías: No Evaluados (NE), Datos Insuficientes (DD), Menor Preocupación (LC), Casi Amenazada (NT), Extinta en Medio Silvestre (EW) y Extinta (EX). Sólo tres categorías son consideradas como amenazadas: En Peligro Crítico (CR), En Peligro (EN) y Vulnerable (VU). *Cambarellus lermensis* no ha sido reconocida como especie válida por la Lista Roja y la especie *P. reddelli* se integra al complejo de *P. oaxacae*.

Con la información anterior se hizo un análisis parecido al hecho para calcular el índice de endemismo. Se le llamó análisis del estatus de riesgo de las especies según la IUCN. Para observar espacialmente los resultados en un mapa y resaltar si existe algún patrón. El mapa se construyó dándole un valor de 1 a 6 a cada una de las categorías (descartamos a las especies extintas), después se sumaron los valores de cada una de las especies pertenecientes a cada cuadro. Una vez que cada cuadro tenía un valor,



sacamos los intervalos de clase (ocho, para utilizar los mismos colores de los mapas anteriores) y de acuerdo al valor se asignó el color correspondiente. Después, se calculó el valor de riesgo corregido, al dividir el valor del cuadro de estatus de riesgo entre la riqueza específica del mismo cuadro, de la misma forma como se hizo con los valores de índice de endemismo.

Los valores de riqueza de especies, índice de endemismo corregido y estatus de riesgo corregido se analizaron por separado para sumar cada uno de estos valores en cada cuadro, con lo cual se obtuvo el último mapa que designamos como mapa de importancia integrada, con la intención de averiguar si se puede generar un tipo de política de conservación y así robustecer los tres criterios.



RESULTADOS

Riqueza de especies

Los acociles mexicanos suman 57 especies de las cuales 54 (95%) son especies nativas y tres especies han sido introducidas por diferentes razones y métodos al país. A continuación se muestra una lista con la jerarquización taxonómica de los acociles, incluyendo los autores del nombre científico y el año de descripción de cada especie. Se destacan aquellas especies que han sido introducidas y aquellas especies de hábitos estigobiontes (Tabla 1).

Tabla 1. Especies de acociles registradas en México.

Infraorden Astacidea Latreille, 1802
Superfamilia Astacoidea Latreille, 1802
Familia Cambaridae Hobbs, 1942
Subfamilia Cambarellinae Laguarda, 1961
Género <i>Cambarellus</i> Ortmann, 1905
Subgénero <i>Cambarellus</i> Ortmann, 1905
Especie <i>alvarezi</i> Villalobos, 1952
<i>areolatus</i> (Faxon, 1885)
<i>chapalanus</i> (Faxon, 1898)
<i>chihuahuae</i> Hobbs, 1980
<i>lermensis</i> Villalobos, 1953
<i>montezumae</i> (Saussure, 1857)
<i>occidentalis</i> (Faxon, 1898)
<i>patzcuarensis</i> Villalobos, 1943
<i>prolixus</i> Villalobos y Hobbs, 1981
<i>zempoalensis</i> Villalobos, 1943
Subfamilia Cambarinae Hobbs, 1942
Género <i>Orconectes</i> Cope, 1972
Subgénero <i>Gremicambarus</i> Fitzpatrick, 1987
Especie <i>virilis</i> (Hagen, 1870) [Introducida]
Género <i>Procambarus</i> Ortmann, 1905
Subgénero <i>Austrocambarus</i> Hobbs, 1972
Especie <i>acanthophorus</i> Villalobos, 1948
<i>catemacoensis</i> Rojas, Alvarez y Villalobos, 2000
<i>cavernicola</i> Mejía-Ortíz, Hartnoll y Viccon-Pale, 2003 [acocil estigobio]
<i>citlaltepetl</i> Rojas, Alvarez y Villalobos, 1999
<i>llamasi</i> Villalobos, 1954
<i>maya</i> Alvarez, López y Villalobos, 2007
<i>mexicanus</i> (Erichson, 1846)
<i>mirandai</i> Villalobos, 1954
<i>oaxacae</i> <i>oaxacae</i> Hobbs, 1973 [acocil estigobio]
<i>oaxacae</i> <i>reddelli</i> Hobbs, 1973 [acocil estigobio]
<i>olmecorum</i> Hobbs, 1987
<i>pilosimanus</i> (Ortmann, 1906)
<i>rodriguezii</i> Hobbs, 1943 [acocil estigobio]
<i>ruthveni</i> Pearse, 1911
<i>sbordonii</i> Hobbs, 1977
<i>vazquezae</i> Villalobos, 1954
<i>veracruzanus</i> Villalobos, 1954
<i>zapoapensis</i> Villalobos, 1954
Subgénero <i>Girardiella</i> Lyle, 1938
Especie <i>regiomontanus</i> Villalobos, 1954
Subgénero <i>Mexicambarus</i> Hobbs, 1972
Especie <i>bouvieri</i> (Ortmann, 1909)
Subgénero <i>Ortmannicus</i> Fowler, 1912
Especie <i>caballeroi</i> Villalobos, 1944



- cuevachicae* (Hobbs, 1941)
gonopodocristatus Villalobos, 1958
hidalgoensis López-Mejía, Alvarez y Mejía-Ortíz, 2005
tolteca Hobbs, 1943
villalobosi Hobbs, 1969
xilitlae Hobbs y Grubbs, 1982 [**acocil estigobio**]
- Subgénero** *Paracambarus* Ortmann, 1906
Especie *ortmannii* Villalobos, 1949
paradoxus (Ortmann, 1906)
- Subgénero** *Pemides* Hobbs, 1972
Especie *roberti* Villalobos y Hobbs, 1974
- Subgénero** *Procambarus* Ortmann, 1905
Especie *digueti* (Bouvier, 1897)
- Subgénero** *Scapulicambarus* Hobbs, 1972
Especie *clarkii* (Girard, 1852) [**Introducida**]
strenthi Hobbs, 1977
- Subgénero** *Villalobosus* Hobbs, 1972
Especie *achilli* López-Mejía, Alvarez y Mejía-Ortíz, 2003
chacalli López-Mejía, Alvarez y Mejía-Ortíz, 2004
contrerasi (Creaser, 1931)
cuetzalanae Hobbs, 1982
erichsoni Villalobos, 1950
hoffmanni (Villalobos, 1944)
hortonhobbsi Villalobos, 1950
riojai (Villalobos, 1944)
teziutlanensis (Villalobos, 1947)
tlapacoyanensis (Villalobos, 1947)
xochitlanae Hobbs, 1975
zihuateutlensis Villalobos, 1950
- Superfamilia** *Parastacoidea* Huxley, 1879
Familia *Parastacidae* Huxley, 1879
Género *Cherax* Erichson, 1846
Especie *quadricarinatus* (von Martens, 1868) [**Introducida**]
-

Hobbs (1969), sinonimizó a *C. lermensis* con *C. montezumae* ya que son especies sumamente parecidas morfológicamente y es difícil diferenciarlas. *Cambarellus montezumae* muestra un alto grado de variación morfológica, la cual puede atribuirse a cambios en las condiciones del agua de los diferentes sitios, por aspectos de contaminación, por aislamiento en ciertas áreas o incluso por la manipulación que el hombre ha tenido (Rojas *et al.*, 2002; Alvarez y Rangel, 2007). Dado el complicado problema taxonómico de este complejo de especies, algunos autores continúan reconociendo la sinonimia propuesta por Hobbs. Sin embargo, otros autores como Villalobos *et al.* (1993) y Rojas (2003), reconocen a esta especie como válida en la actualidad y es que de no distinguirse ambas especies, el complejo *C. montezumae* comprendería desde Jalisco hasta Puebla. Lo cierto es que hasta el momento no existen estudios que presenten una revisión taxonómica exhaustiva, que demuestre que en realidad son la misma especie. Por lo tanto, en este estudio se sigue un enfoque conservador y amplio al reconocer a *C. lermensis* y *C. montezumae* como especies válidas y diferentes.

El total de registros revisados de las colecciones biológicas y publicaciones fue de 1 547. Sin embargo, sólo 1 330 registros tuvieron referencia geográfica o bien se pudo georreferenciar la localidad de



colecta. De esos 1 330 registros, 736 (55%) fueron extraídos de la CNCR, 314 (24%) de la UANL-FCB, 203 (15%) de la USNM y 77 registros (6%) fueron tomados de publicaciones. Los acociles que forman parte de la fauna mexicana pertenecen a cuatro géneros: *Cambarellus* (10 especies), *Procambarus*, con nueve subgéneros (45 especies), *Orconectes* (1 especie) y *Cherax* (1 especie).

En la Tabla 2 se muestran los registros que fueron obtenidos de las tres colecciones biológicas (CNCR, USNM, UANL-FCB) y de los artículos empleados. Esta Tabla presenta cuántos registros, de qué especies fueron tomados de cada una de las fuentes de información y el total de los registros empleados por especie. De esta manera puede apreciarse la cantidad de registros con los que se contó para la realización de esta investigación. Nótese que de algunas especies contamos con pocos registros, mientras que otras con muchos muestreos. La Tabla 2 muestra también la complementariedad de las fuentes, es decir se tuvo que contar con varias fuentes que tuvieran los registros de las especies porque sólo con la CNCR no fue suficiente. Por ejemplo, en el caso de *C. occidentalis*, el registro para la CNCR es inexistente. Sin embargo, se contó con lo registrado por la USNM, el mismo caso se presentó para *P. olmecorum*, *P. villalobosi*, *P. xilitlae* y *P. strenthi*. Así mismo registros que se cuentan en la CNCR no existen para USNM tal es el caso de *P. catemacoensis*, *P. cavernicola*, *P. citlaltepeltl*, *P. maya*, *P. gonopodocristatus* y *P. hidalgoensis*. En el caso de la UANL-FCB y de las publicaciones, éstas ayudaron a aumentar el número de registros, añadir datos y por lo tanto contar con más localidades de colecta que no estaban registradas en ninguna de las otras dos fuentes de información, brindando mayor robustez a la investigación.



Tabla 2. Género, subgénero, especie y número de registros empleados en el estudio.

1: especímenes tomados de Bortolini *et al.* (2007)

2: especímenes tomados de Hernández *et al.* (2008)

3: especímenes tomados de Torres (2009).

No.	Género	Subgénero	Especie	CNCR	USNM	No. de registros			Total
						UANL-FCB	1	2	
1	<i>Cambarellus</i>	<i>Cambarellus</i>	<i>alvarezi</i>	3	5	1			9
2			<i>areolatus</i>	1	1	1			3
3			<i>chapananus</i>	9	10				19
4			<i>chihuahuae</i>	1	11				12
5			<i>lermensis</i>	10	1				11
6			<i>montezumae</i>	234	62				296
7			<i>occidentalis</i>		3				3
8			<i>patzcuarensis</i>	17	12				29
9			<i>prolixus</i>	8	8				16
10			<i>zempoalensis</i>	10	4				14
11	<i>Orconectes</i>	<i>Gremicambarus</i>	<i>virilis</i>	1	1	5			7
12	<i>Procambarus</i>	<i>Austrocambarus</i>	<i>acanthophorus</i>	16	5				21
13			<i>catemacoensis</i>	5					5
14			<i>cavernicola</i>	5					5
15			<i>citlaltepetl</i>	4					4
16			<i>llamasi</i>	76	13			16	105
17			<i>maya</i>	7					7
18			<i>mexicanus</i>	29	15				44
19			<i>mirandai</i>	13	11				24
20			<i>oaxacae</i>	1	5				6
21			<i>oaxacae reddelli</i>	1	9				10
22			<i>olmecorum</i>		7				7
23			<i>pilosimanus</i>	7	7				14
24			<i>rodriguezi</i>	2	4				6
25			<i>ruthveni</i>	12	8				20
26			<i>sbordonii</i>	3	1				4
27			<i>vazquezae</i>	22	1				23
28			<i>veracruzanus</i>	1	4				5
29			<i>zapoapensis</i>	12	2				14
30		<i>Girardiella</i>	<i>regiomontanus</i>	8	3	49			60
31		<i>Mexicambar</i>	<i>bouvieri</i>	16	4				20
32		<i>Ortmannicus</i>	<i>caballeroi</i>	21	4				25
33			<i>cuevachicae</i>	25	12	12			49
34			<i>gonopodocristatus</i>	9					9
35			<i>hidalgoensis</i>	4					4
36			<i>toltecae</i>	10	6	3			19
37			<i>villalobosi</i>		3				3
38			<i>xilitlae</i>		5				5
39		<i>Paracambarus</i>	<i>ortmannii</i>	2	1				3
40			<i>paradoxus</i>	6	1				7
41		<i>Pennides</i>	<i>roberti</i>	4	12	4			20
42		<i>Procambarus</i>	<i>diguetti</i>	11	12				23
43		<i>Scapulicambarus</i>	<i>clarkii</i>	19	11	315	33		378
44			<i>strenthi</i>		5	1			6
45		<i>Villalobosus</i>	<i>achilli</i>	9					9
46			<i>chacalli</i>	4					4
47			<i>contrerasi</i>	21	3				24
48			<i>cuelzalanae</i>	3	18				21
49			<i>erichsoni</i>	5	1				6
50			<i>hoffmanni</i>	43	5	4			52
51			<i>hortonhobbsi</i>	3	2				5
52			<i>riojai</i>	12	3				15
53			<i>teziutlanensis</i>	4	1				5
54			<i>tlapacoyanensis</i>	4	1				5
55			<i>xochitlanae</i>	2	9				11
56			<i>zihuatlensis</i>	3					3
57	<i>Cherax</i>		<i>quadricarinatus</i>	1		4	4		9
Total:									1 543



Curva acumulativa de especies

De acuerdo a la literatura, se obtuvo la curva acumulativa de especies utilizando los años en los cuales fueron descritas cada una de las especies de acociles (Figura 3). La historia de la descripción de especies de acociles señala tanto la primera especie descrita de acocil, *P. mexicanus* en 1849, como la última especie que ha sido descrita hasta el momento, *P. maya* en 2007. Ambas especies, con más de ciento cincuenta años de diferencia entre la descripción de una y otra. Pertenecen al mismo género, lo que sugiere la amplia diversificación del mismo.

Siguiendo la trayectoria cronológica podemos apreciar que la descripción de los acociles no ha sido homogénea a través de los años. La Figura 3 nos muestra las décadas en las cuales la descripción fue más espaciada, es decir transcurrieron varios años para la realización de nuevas descripciones de especies (véase, p. e., los años 1857, 1868, 1885, 1897). Así mismo entre 1911 y 1931 pasó un tiempo prolongado para volver a describir una especie. De igual manera, entre 1958 y 1987 pasaron 11 años (hasta 1969) y 12 años (hasta 1999), respectivamente, para que se describiera una nueva especie.

Esta Figura muestra también el periodo en que los acociles fueron estudiados arduamente, en 1943 se describieron 4 especies pero no fue sino hasta 1954 que se describen en sólo ese año siete especies. Por tanto, el auge de descripción de especies mexicanas de acociles fue entre las décadas de los 40's y los 50's y encontramos otro ligero pico entre los 70's y los 80's. El último año en el cual se ha descrito una especie fue en el año 2007 y es en esta última etapa donde la curva adquiere una ligera asíntota.

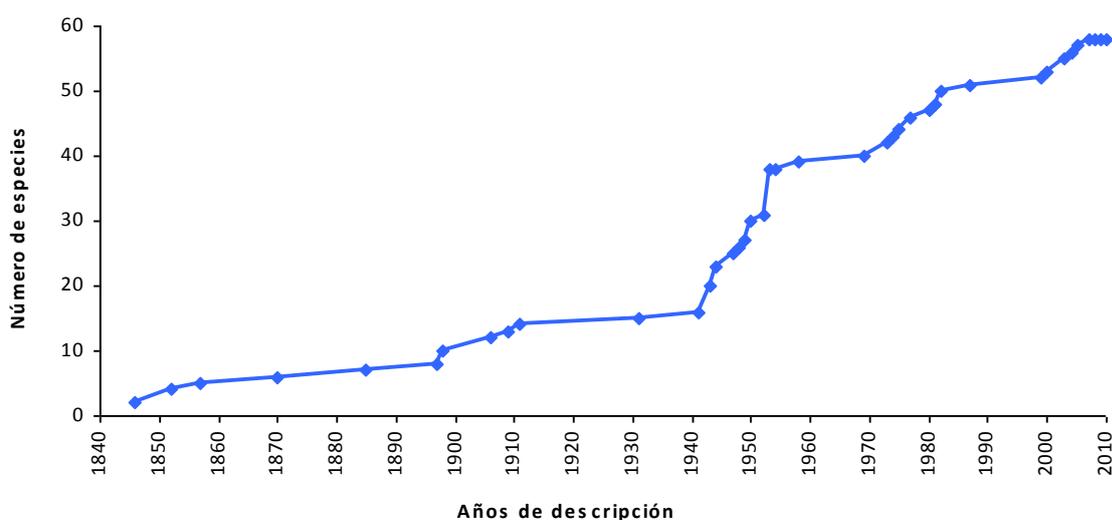


Figura 3. Años de descripción de las especies de acociles versus el número acumulado de especies descritas.



En la Figura 4 se muestran todos los años en los cuales se han colectado acociles con el número de especies colectadas para cada año. Se pueden apreciar varios picos sobresalientes, el más evidente se presentó en 1949 donde fueron colectadas el mayor número de especies (19), seguido del año 1950 (13), 1953 (11) y 1957 (10). Mientras que los años en los cuales sólo se colectó una especie de acocil fueron 1936, 1958, 2003 y 2005.

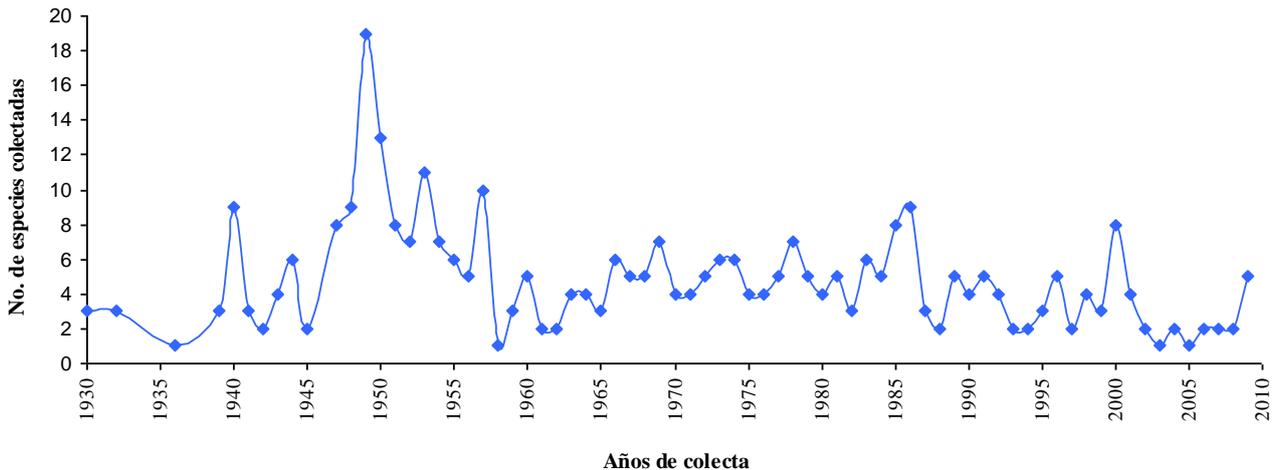


Figura 4. Años de colectas versus el número de especies colectadas.

La Figura 5 muestra la curva acumulativa de todas las colectas que se han hecho de las especies de acociles, a través de los años. Se muestra el esfuerzo de colecta por año desde el primer registro hecho en 1930, año en el cual se tuvieron las tres primeras especies. Dos años después (1932), ya se tenían otras tres especies nuevas y diferentes, con lo cual se acumulan seis y así se contruyó la curva acumulativa de especies nuevas. En 2002 fue el año en el que se colecta la última nueva especie registrada hasta el momento. Sin embargo fue descrita hasta 2007. Lo que indica que desde hace cuatro años no se ha descrito una nueva especie de acocil. Los años en los que se realizaron más colectas de acociles (décadas de los 40's a los 50's) también se reflejan en la Figura 5 y a su vez la poca colecta que se ha realizado en las últimas décadas, mostradas por las últimas líneas horizontales sin cambios.



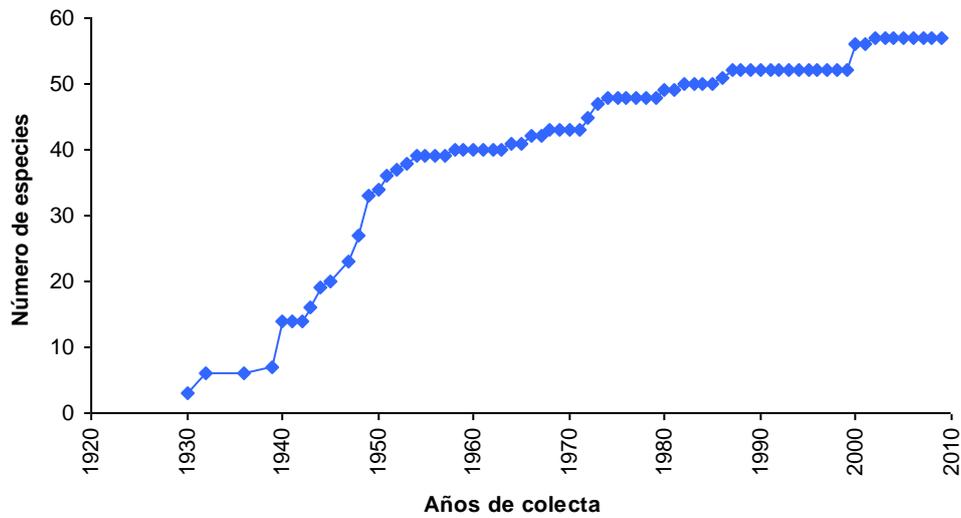


Figura 5. Curva acumulativa de los años de colecta versus el número de especies colectadas.

La historia de cómo se ha colectado cada una de las especies refleja que existen muchos registros para algunas especies y pocos registros para otras (la mayoría), inclusive existen registros de especies que sólo han sido colectadas en una sola ocasión o bien fueron colectadas hace muchos años. Toda esta historia de colecta se muestra en las Figuras 6 y 7.



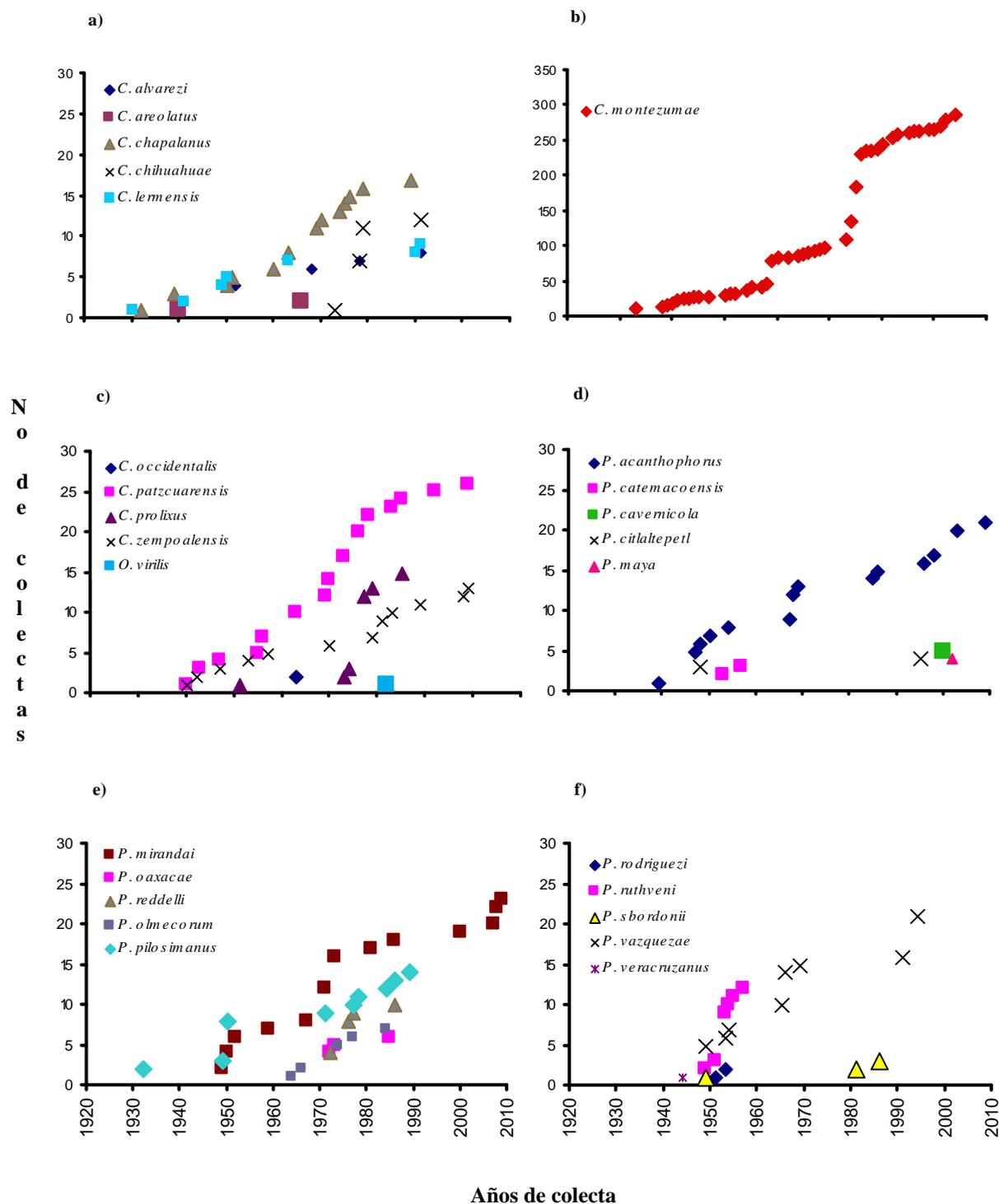


Figura 6. Años de colecta de las especies del género *Cambarellus* y *O. virilis* (a-c) y especies del género *Procambarus* (d-f).



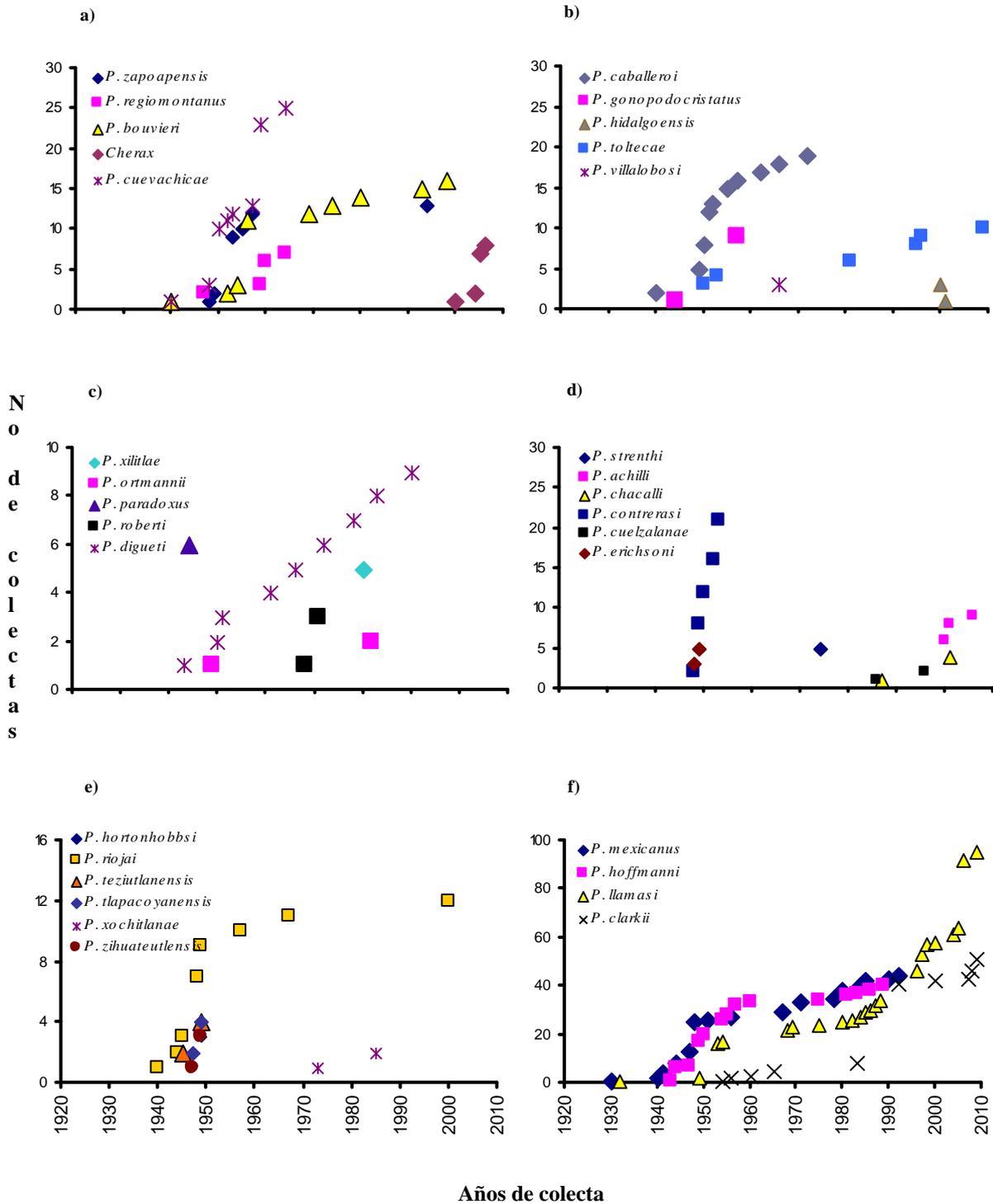


Figura 7. Años de colecta de las especies del género *Procambarus*.



Existe un patrón en el cuál se distinguen dos grupos de especies, aquellas especies que se han colectado en pocas ocasiones (una o dos), consideradas como especies raras por su poca apareación y el segundo grupo que esta conformado por las especies que se han colectado varias veces a través del tiempo. A continuación se discuten ambos grupos.

Las especies raras, que sólo han sido colectadas una vez son diez: *C. occidentalis*, *O. virilis*, *P. cavernicola*, *P. hortonhobbsii*, *P. maya*, *P. paradoxus*, *P. strenthi*, *P. veracruzanus*, *P. villalobosus* y *P. xilitlale*. Las especies raras que han sido colectadas en dos ocasiones, son 16: *C. areolatus*, *P. catemacoensis*, *P. citlaltepeltl*, *P. cuetzalanae*, *P. erichsoni*, *P. gonopodocristatus*, *P. hidalgoensis*, *P. ortmanii*, *P. roberti*, *P. rodriguezii*, *P. ruthveni*, *P. vazquezae*, *P. teziutlanensis*, *P. tlapacoyanensis*, *P. xochitlana* y *P. zihuatlensis*.

Las Figuras 6 y 7 muestran los largos períodos de tiempo que han transcurrido donde no se han colectado acociles, que coincide con aquellas que han sido colectadas en una o dos ocasiones. El lapso mayor de tiempo desde su última colecta es para *P. paradoxus* y *P. veracruzanus* que no se han colectado desde hace 67 años. *P. erichsoni*, *P. teziutlanensis*, *P. tlapacoyanensis* y *P. zihuatlensis* son especies que la última vez que fueron colectadas fue hace 62 años. *P. contrerasi* y *P. rodriguezii* no se han colectado hace 58 años. *P. catemacoensis*, *P. gonopodocristatus* y la especie *P. ruthveni* fueron colectadas por última ocasión hace 54 años, *C. occidentalis* fue colectada hace 48 años, *P. cuevachicae* y *P. regiomontanus* hace 47 años, finalmente *C. areolatus* hace 45 años.

Son 13 las especies que se han colectado frecuentemente: *C. montezumae*, *C. patzcuarensis*, *C. zemopolensis*, *P. acanthophorus*, *P. bouvieri*, *P. clarkii*, *P. hoffmanii*, *P. llamasii*, *P. mexicanus*, *P. mirandai*, *P. pilosimanus*, *P. riojai* y *P. tolteca*. Este segundo grupo de especies comparte la característica de que no hace muchos años fueron colectadas, de hecho, la mayoría fueron colectadas por última vez en 2009.

Distribución de especies

El género *Cambarellus* se distribuye en 15 estados del país (Tabla 3). La especie ampliamente distribuida de este género es *C. montezumae* la cual se presenta en 11 estados (73%), seguido de *C. patzcuarensis*, *C. chapalanus* y *C. occidentalis*, que se presentan en dos estados (13%), las restantes seis especies del género se presentan únicamente en un estado, al igual que la especie *O. virilis* al ser una especie introducida por el momento sólo se ha reportado en Chihuahua.



Jalisco es el estado que presenta la mayor cantidad de especies del género *Cambarellus* con cuatro, Michoacán tiene tres especies, mientras que Nayarit, Querétaro y Morelos presentan 2 especies, incluyendo a Chihuahua que presenta una especie de *Cambarellus* y posee también a *O. virilis*. Los restantes nueve estados presentan sólo una especie. En la Tabla 3 se resume esta información.

Tabla 3. Distribución por estado del género *Cambarellus* y de la especie *Orconectes virilis*.

Nombre Científico	Chih	Coa	NL	Sin	Nay	Jal	Mic	Pue	Hid	Que	Méx	Mor	D.F.	Gua	Tla
<i>Cambarellus alvarezi</i>			XY												
<i>Cambarellus areolatus</i>		XY													
<i>Cambarellus chapalanus</i>						XY	Y								
<i>Cambarellus chihuahuae</i>	XY														
<i>Cambarellus lermensis</i>											XY				
<i>Cambarellus montezumae</i>					XY	XY	XY	X	XY	X	XY	X	XY	XY	XY
<i>Cambarellus occidentalis</i>				Y	Y										
<i>Cambarellus patzcuarensis</i>						Y	XY								
<i>Cambarellus prolixus</i>						XY									
<i>Cambarellus zempoalensis</i>												XY			
<i>Orconectes virilis</i>	YZ														

Chih: Chihuahua, Coa: Coahuila, NL: Nuevo León, Sin: Sinaloa, Nay: Nayarit, Jal: Jalisco, Mic: Michoacán, Pue: Puebla, Hid: Hidalgo, Que: Querétaro, Méx: Estado de México, D.F. Distrito Federal, Gua: Guanajuato, Tla: Tlaxcala. X: Especímenes de la CNCR. Y: Especímenes de USNM, Z: Especímenes de UANL-FCB.

El género *Procambarus* se distribuye en 22 estados del país (Tabla 4). La especie más distribuida es *P. clarkii* que se encuentra en nueve estados (41%), *P. llamasii* se distribuye en seis estados (27%). Las especies *P. acanthophorus*, *P. digueti* y *P. pilosimanus* se encuentran en cuatro estados (18%), *P. cuevachicae*, *P. riojai* y *P. tolteca* estan en tres estados (14%), *P. caballeroi*, *P. erichsoni*, *P. hoffmanii*, *P. mexicanus*, *P. ortmanii*, *P. regiomontanus* y *P. tlapacoyanensis* se encuentran distribuidos en dos estados (9%). Las restantes 30 especies del género *Procambarus* se distribuyen sólo en un estado del país.

Veracruz es el estado con mayor cantidad de especies del género *Procambarus* con 19, es decir, el 42% de las especies, Puebla alberga el 31% ya que posee 14 especies, Hidalgo con 16%, con siete especies, Chiapas tiene seis especies, el 16%, San Luis Potosí y Oaxaca poseen cinco especies, el 11%.

En total 28 estados de la República Mexicana son ocupados por la fauna de acociles, de los cuales sólo en 10 estados se comparten géneros. Así Coahuila, Nuevo León, Jalisco, Michoacán, Puebla, Hidalgo y Guanajuato comparten tanto *Cambarellus* como *Procambarus*. Mientras que en Morelos se encuentra *Cambarellus* en interacción con *Cherax* y en Tamaulipas *Procambarus* con *Cherax*. Por lo tanto pueden reconocerse diferentes niveles de diversidad dentro de la fauna de acociles, ya que es distinto tener una zona, en este caso un estado, representado por un sólo género pero que incluya varias especies, a tener un área que alberga pocas especies, pero que está representada por dos o tres géneros. En ese sentido, Chihuahua es el



único estado que presenta la mayor cantidad de géneros registrados: *Cambarellus*, *Procambarus* y *Orconectes*. Se trata de un caso muy particular debido a que cada género es un linaje distinto (Figura 8).

Tabla 4. Distribución por estado de las especies de los subgéneros de *Procambarus*.

Nombre Científico	BC	BCS	Son	Chih	Coa	NL	Tam	Dur	Jal	Mic	SLP	Ver	Oax	Chia	Cam	Tab	QR	Yuc	Pue	Hid	Mor	Gua	
<i>P. (Austrocambarus) acanthophorus</i>												X Y	X Y	Y		X							
<i>P. (Austrocambarus) catemacoensis</i>												X											
<i>P. (Austrocambarus) cavernicola</i>													X										
<i>P. (Austrocambarus) citlaltetelensis</i>												X											
<i>P. (Austrocambarus) llamasi</i>												X		X	X Y	X	XY3	X3					
<i>P. (Austrocambarus) maya</i>																	X						
<i>P. (Austrocambarus) mexicanus</i>												X Y	X										
<i>P. (Austrocambarus) mirandai</i>														X Y									
<i>P. (Austrocambarus) oaxaca oaxaca</i>														XY									
<i>P. (Austrocambarus) oaxaca reddelli</i>														XY									
<i>P. (Austrocambarus) olmecorum</i>												Y											
<i>P. (Austrocambarus) pilosimanus</i>															X	Y		Y	Y				
<i>P. (Austrocambarus) rodriguezii</i>												X Y											
<i>P. (Austrocambarus) ruthveni</i>												X Y											
<i>P. (Austrocambarus) sbordonii</i>														X Y									
<i>P. (Austrocambarus) vazquezae</i>												X Y											
<i>P. (Austrocambarus) veracruzanus</i>												X Y											
<i>P. (Austrocambarus) zapoapensis</i>												X Y											
<i>P. (Girardiella) regiomontanus</i>						XYZ	X																
<i>P. (Mexicambarus) bouvieri</i>										X Y													
<i>P. (Ortmannicus) caballeroi</i>												X							XY				
<i>P. (Ortmannicus) cuevachicae</i>							XYZ				X	XY							X				
<i>P. (Ortmannicus) gonopodocrisatus</i>												X											
<i>P. (Ortmannicus) hidalgoensis</i>												X										X	
<i>P. (Ortmannicus) tolteca</i>												YZ	X									Y	
<i>P. (Ortmannicus) villalobosi</i>												Y											
<i>P. (Ortmannicus) xilitlae</i>												Y											
<i>P. (Paracambarus) ortmannii</i>																			X Y		X		
<i>P. (Paracambarus) paradoxus</i>																			X Y				
<i>P. (Pennides) roberti</i>												X											
<i>P. (Procambarus) digueti</i>									X Y	X Y		YZ									X		Y
<i>P. (Scapulicambarus) clarkii</i>	XY2	2	2	X	YZ2	XYZ	YZ2	Z2	X2					X									
<i>P. (Scapulicambarus) strenthii</i>												YZ											
<i>P. (Villalobosus) achilli</i>													X									X	
<i>P. (Villalobosus) chacalli</i>																							
<i>P. (Villalobosus) contrerasi</i>																							
<i>P. (Villalobosus) cuetzalanae</i>																			X Y				
<i>P. (Villalobosus) erichsoni</i>																			X		X Y		
<i>P. (Villalobosus) hoffmanni</i>												X											
<i>P. (Villalobosus) hortonhobbsi</i>												YZ										X Y	X
<i>P. (Villalobosus) riojai</i>													X									X Y	X Y
<i>P. (Villalobosus) teziutlanensis</i>																						X Y	X Y
<i>P. (Villalobosus) tlapacoyanensis</i>													X									X Y	X Y
<i>P. (Villalobosus) xochitlanae</i>																						X Y	X Y
<i>P. (Villalobosus) zihuatlensis</i>																						X	X
<i>Cherax quadricarinatus</i>								Z															X1

BCN: Baja California Norte, BCS: Baja California Sur, Son: Sonora, Chih: chihuahua, Coa: Coahuila, NL: Nuevo León, Tam: Tamaulipas, Dur: Durango, Jal: Jalisco, Mic: Michoacán, SLP: San Luis Potosí, Ver: Veracruz, Oax: Oaxaca, Chia: Chiapas, Cam: Campeche, Tab: Tabasco, QR: Quintana Roo, Yuc: Yucatán, Pue: Puebla, Hid: Hidalgo, Mor: Morelos, Gua: Guanajuato.

X: Especímenes de la CNCR; Y: especímenes de USNM; Z: especímenes de UANL-FCB; 1: especímenes registrados por Bortolini *et al.* (2007); 2: especímenes registrados por Hernández *et al.* (2008); 3: especímenes registrados por Torres (2009).



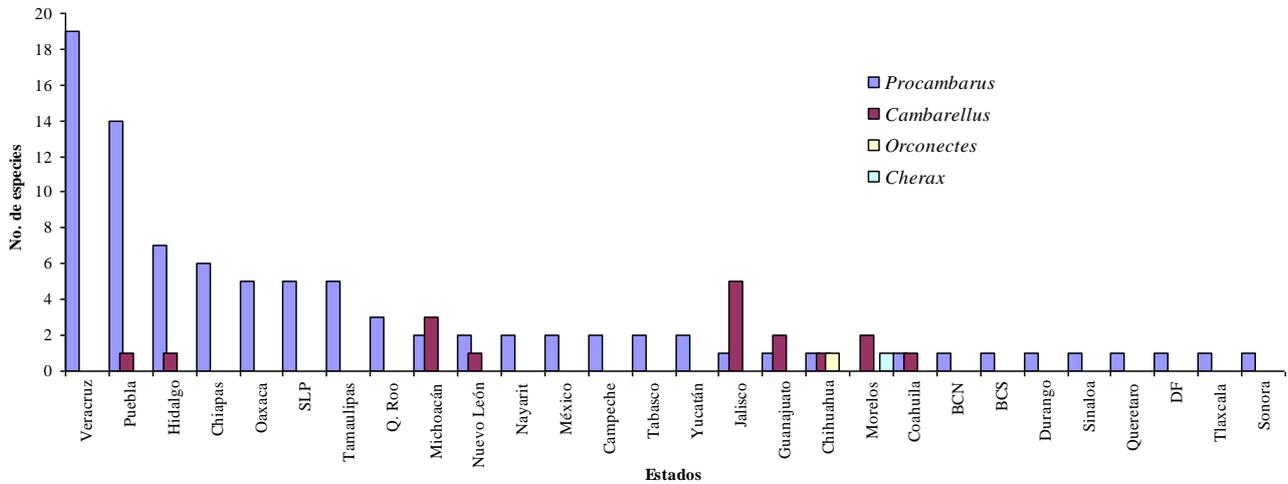


Figura 8. Estados mexicanos que presentan acociles, se indica el número de especies agrupadas por género.

La Figura 9 representa la distribución de todas las especies de acociles dentro del país, cada punto de color en el mapa es una localidad en dónde la especie ha sido colectada. Muestra la tendencia de los acociles a distribuirse en dos líneas principales, una horizontal que cubre la parte central del país, es decir a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana, con una mayor abundancia hacia el Golfo de México pero también llegando hasta la costa del Pacífico. La otra línea se dibuja verticalmente casi paralela al Golfo de México. Adicionalmente, se observan distribuciones disyuntas que se encuentran en los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Chihuahua y Coahuila. Este es el mapa que será posteriormente utilizado para el análisis de áreas de endemismo y la comparación con diferentes regionalizaciones del país.



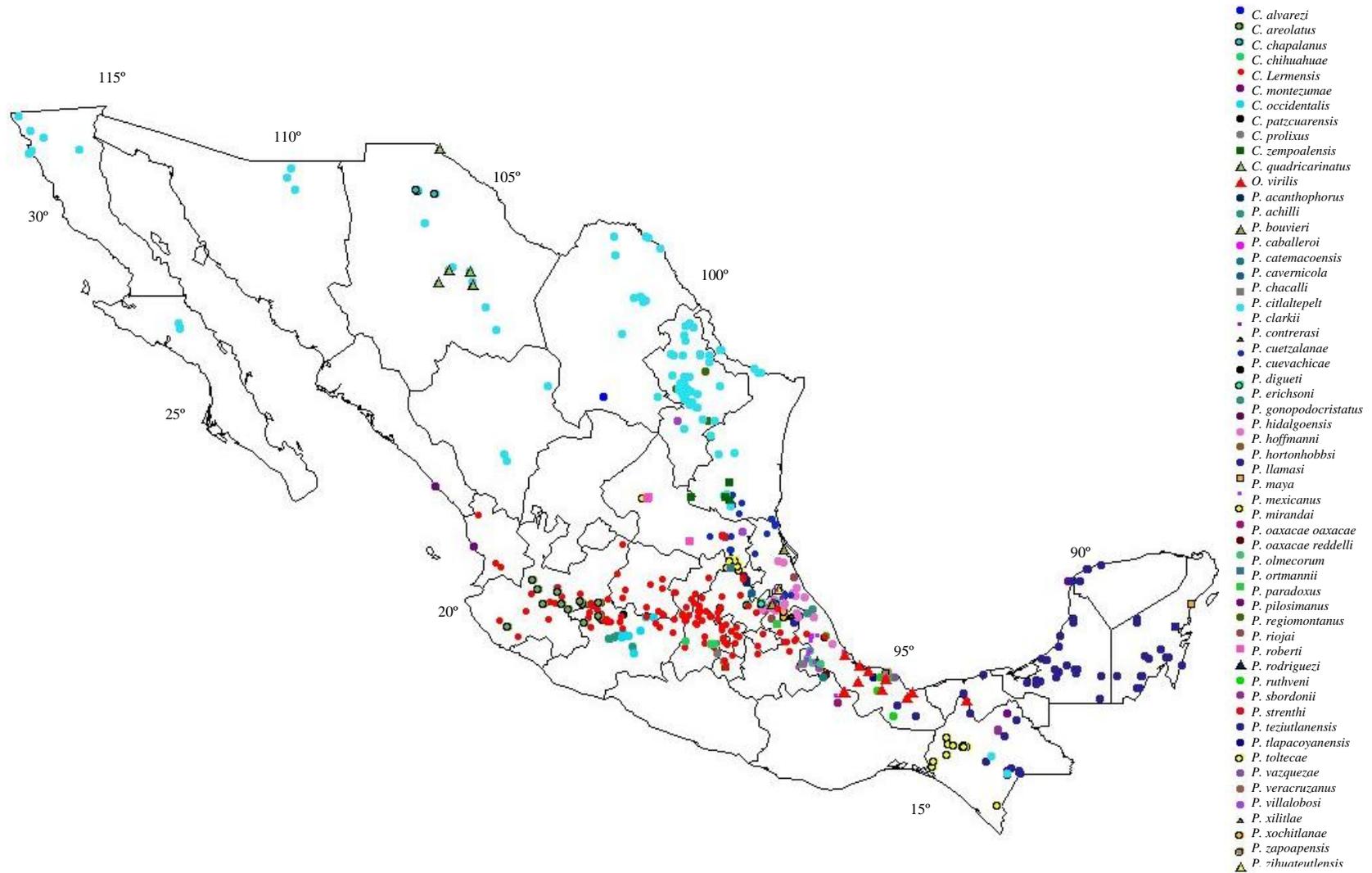


Figura 9. Distribución de las especies de acociles de México. En la columna de la derecha se muestran los nombres de las especies con el punto de color correspondiente.



La distribución espacial del género *Cambarellus* junto con las especies *O. virilis* y *C. quadricarinatus* esta representada en la Figura 10. El género *Cambarellus* se caracteriza porque sus especies poseen una distribución discontinua, localizándose en cuencas cerradas y hábitats típicamente lóticos, todas localizadas en la planicie central del país salvo por las pocas distribuciones disyuntas al norte, como el caso de *C. chihuahuae* (norte de Chihuahua), *C. areolatus* (sur de Coahuila), *C. alvarezii* (sur de Nuevo León)

Cambarellus alvarezii parece ser una especie clave, puesto que podría ser la conexión faunística entre los acociles mexicanos y los acociles norteamericanos. Esta especie presenta una clara relación con las especies del mismo género en Estados Unidos y se aparta por completo de las especies que existen en el centro de México que están relacionadas con *C. montezumae*, la cual se localiza en toda la Cuenca de México (Villalobos, 1951). Desafortunadamente todo parece indicar que dicho puente descrito se ha roto con la muy posible extinción de *C. alvarezii* (según la Lista Roja de la IUCN).

La especie del género *Cambarellus* con mayor intervalo de distribución es *C. montezumae*. *Cambarellus lermensis* es una especie que ha sido reportada para el río Lerma cerca de su nacimiento. Sin embargo, a lo largo del río comparte hábitat con *C. montezumae*. Estas poblaciones se encuentran más próximas a la desembocadura del lago de Chapala, en donde se intersecta la distribución de *C. montezumae* con *C. chapalanus* (Villalobos-Hiriart, com. pers). Podría decirse que *C. lermensis* es una forma intermedia entre *C. montezumae* y *C. chapalanus*, incluso se ha reportado que *C. lermensis* aparentemente es similar a *C. zempoalensis* porque posiblemente tienen un origen común en *C. montezumae* y quizá se deba a que los lagos de Zempoala en algún momento del Mioceno pertenecieron a la cuenca del río Lerma quedando actualmente aisladas por la Sierra Ocuilán y evolucionaron independientemente lo cual pudiera haber promovido la especiación (Romero, 1967). *C. quadricarinatus* ha sido introducida en el estado de Morelos y al sur de Tamaulipas. La especie *O. virilis* ha sido introducida al norte del estado de Chihuahua.



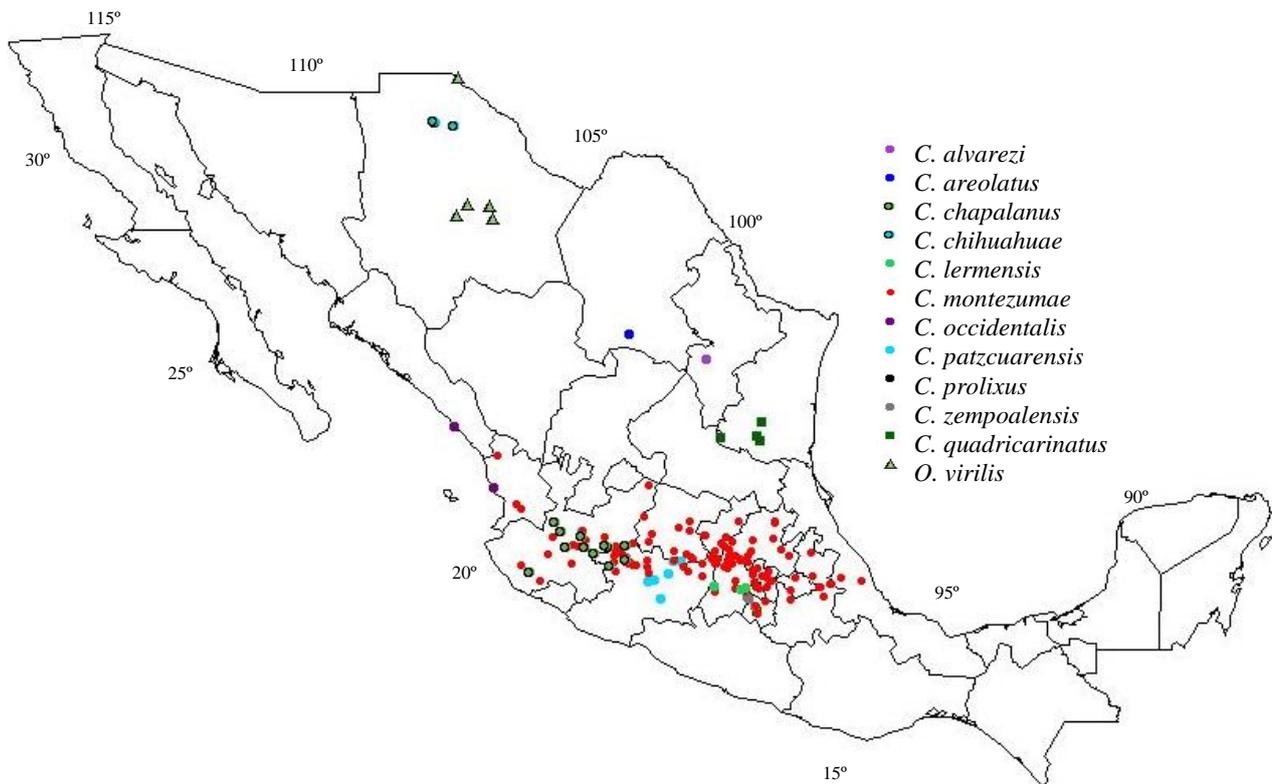


Figura 10. Distribución de las especies del género *Cambarellus* y las especies *O. virilis* y *C. quadricarinatus*.

La distribución del género *Procambarus* al ser el más diverso se muestra separado en subgéneros para señalar los puntos de distribución de las especies (Figuras 11-14). La Figura 11 muestra las especies del subgénero *Procambarus* (*Austrocambarus*). Siete estados ocupan en total la distribución de este subgénero (Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Chiapas, Campeche, Yucatán y Quintana Roo). Es el subgénero más diverso, está representado por 18 especies, 12 de éstas (67%) se distribuyen en el estado de Veracruz, lo que quiere decir que la mayor aportación de la diversidad de acociles del estado de Veracruz se le debe al subgénero *Austrocambarus*. Su gran cantidad de especies se puede atribuir al grado de aislamiento que han sufrido las formas por encontrarse en las zonas profundas de las cañadas, por habitar en manantiales, lagos y arroyos que existen separadamente en el área o simplemente por distribución altitudinal diferencial (Rojas, 1998). *Procambarus acanthophorus* ha sido reportada para Chiapas pero no tenemos aún la geoposición en dichos lugares. La especie con mayor distribución es *P. llamasi*, que se localiza en toda la península de Yucatán pero también en Veracruz, Tabasco y Chiapas.



El grupo de especies afines a *P. mexicanus* en la región de Veracruz, son los representantes más modernos y posiblemente los que tienen un mayor potencial evolutivo. La aparición de barreras orográficas, formadas por el relieve irregular de barrancas y cañadas en la zona, dividieron al tronco ancestral de *P. mexicanus* en una variedad de morfos y han mantenido aisladas las poblaciones hasta ahora.

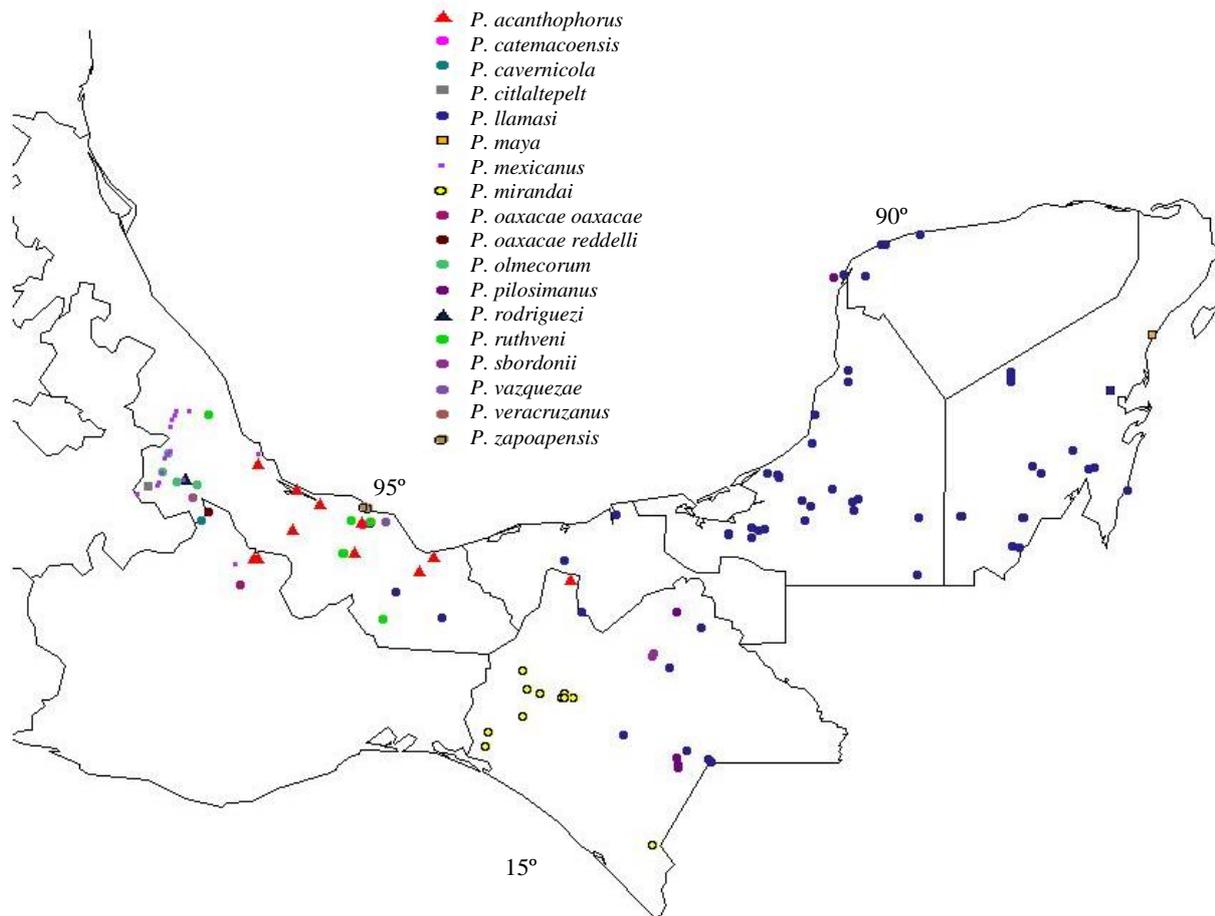


Figura 11. Distribución de las especies del subgénero *Procambarus* (*Austrocambarus*).

La Figura 12 incluye la distribución de las especies de varios subgéneros representados por una o dos especies en los cuales se agrupa: *Mexicambarus* (una especie), *Scapulicambarus* (dos especies), *Procambarus* (una especie), *Paracambarus* (dos especies), *Pennides* (una especie) y *Girardiella* (una especie). Estos subgéneros tienen una distribución más restringida al presentarse pocos puntos sobre el mapa. Sólo se distribuyen en uno o máximo dos estados y en pocas localidades, excepto el subgénero *Procambarus* (*Scapulicambarus*), representado por la especie *P. clarkii*, la cual está presente en varios estados del norte del país (Baja California, Baja California Sur, Sonora, Chihuahua, Coahuila, Nuevo León,



Tamaulipas y Durango) y también se ha reportado para el estado de Chiapas. Se presenta en varias localidades por estado.

Por otra parte, *Procambarus digueti* esta reportada para Guanajuato pero no contamos con la geoposición. Casos como estos resaltan la importancia de continuar obteniendo datos de campo y muestran la asimetría que existe en cuanto a la cantidad de información disponible para las especies. *Procambarus digueti* habita sólo en la zona occidental de la República, la cual corresponde a la región geográfica más antigua del país, por lo que se ha considerado la especie evolutivamente más distante y por tanto la más antigua en México. Lo comprueban la falta de especies afines y su aislamiento con respecto a los grupos genéricos de la zona oriental (Villalobos, 1955). *Procambarus digueti* y quizá *P. bouvieri* son posiblemente las especies más primitivas, tal como lo consideran Ortmann (1905), Faxon (1914) y Hobbs (1984), ya que quizá pudieron establecerse en México entre el Cretácico medio y el superior. Ambas especies son de gran importancia ya que dada su distribución geográfica es de suponerse que se establecieron en la parte sur de la masa continental y ahí quedaron circunscritas por los plegamientos de la Sierra Madre Occidental.

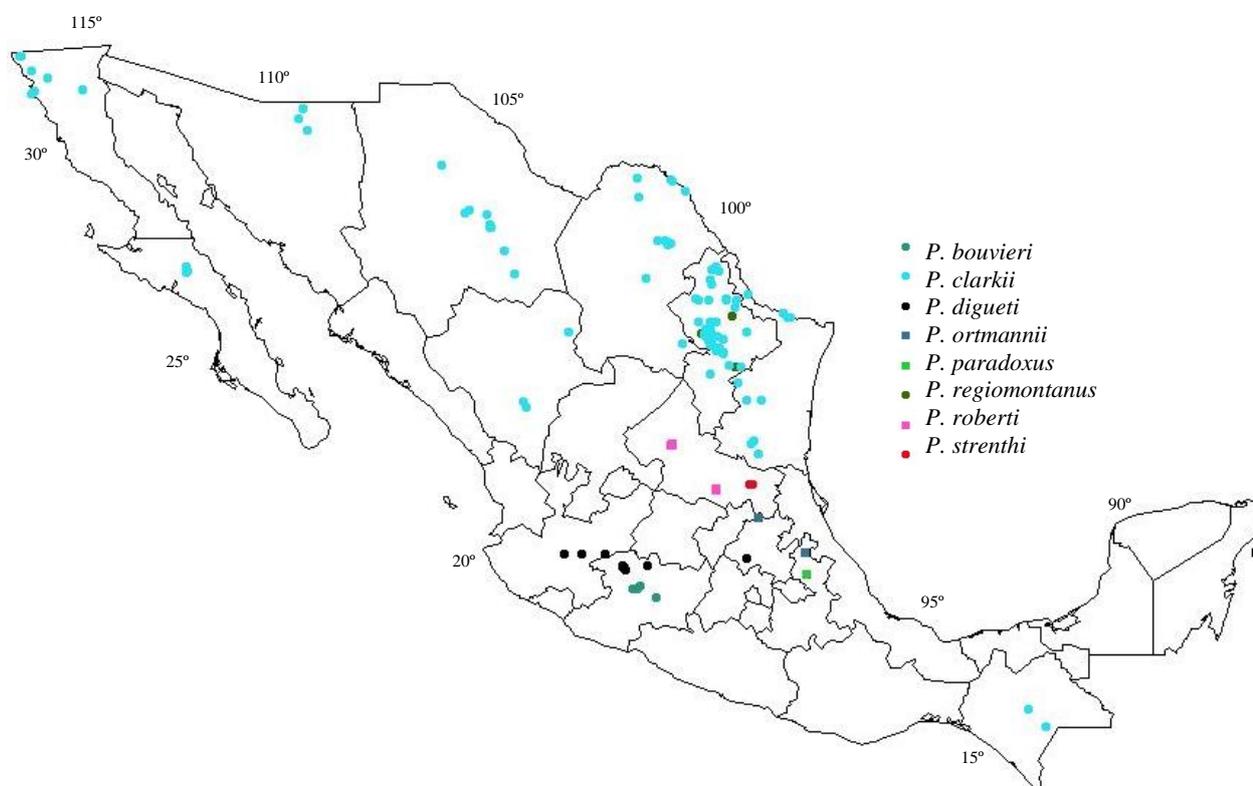


Figura 12. Distribución de las especies de los subgéneros de *Procambarus* (*Mexicambarus*), *P.* (*Scapulicambarus*), *P.* (*Procambarus*), *P.* (*Paracambarus*), *P.* (*Girardiella*) y *P.* (*Pennides*).



El subgénero *Ortmannicus* se compone de siete especies y se restringe a estar distribuido en las intersecciones de seis estados: Tamaulipas (parte sur), San Luis Potosí (parte sureste), Querétaro, Hidalgo, Puebla y Veracruz, justo en la vertiente del Golfo de México. Los estados de San Luis Potosí y Veracruz albergan la mayor diversidad del subgénero, poseen cuatro especies. Los otros cuatro estados sólo tienen una especie. La especie más distribuida tanto en estados como en amplitud de distribución es *P. cuevachicae* (Figura 13).

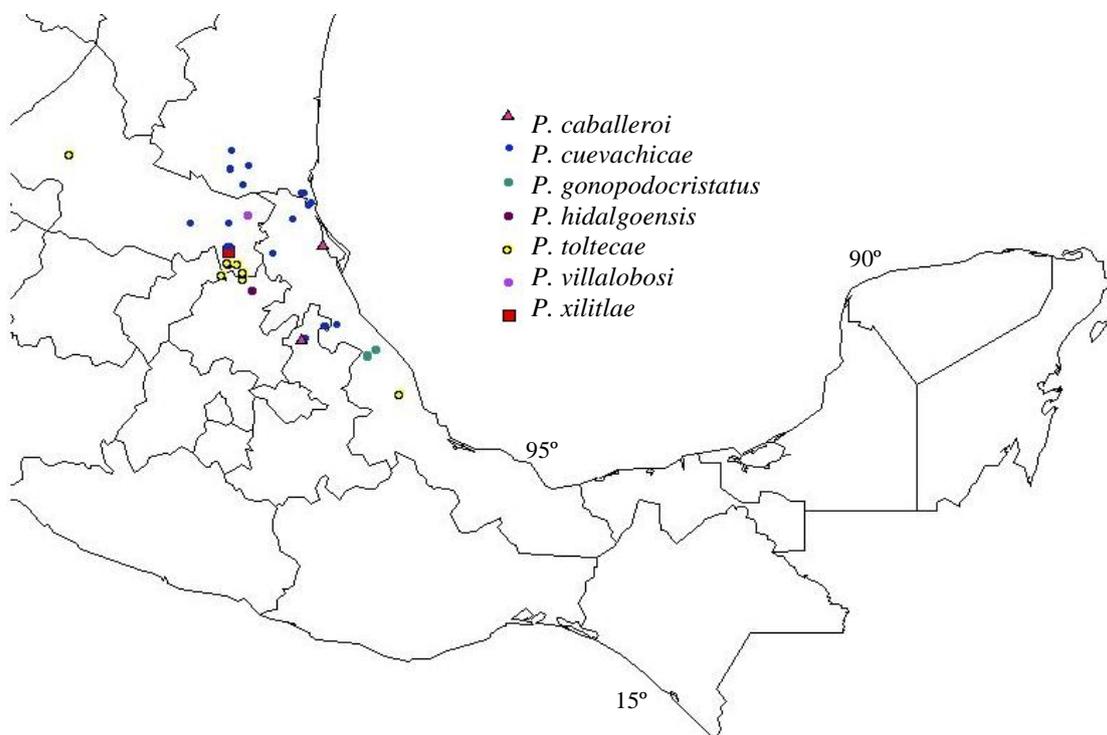


Figura 13. Distribución de las especies del subgénero *Procambarus* (*Ortmannicus*).

El subgénero *Villalobosus* también lo encontramos distribuido en la vertiente del Golfo de México, se compone de 12 especies. Esta distribuido en la región sur de la Huasteca, en los límites de los cuatro estados: Tamaulipas (un punto aislado en el sur), Veracruz, Puebla e Hidalgo. Estos dos últimos estados son los que poseen más especies del subgénero, con 10 y 6, respectivamente. La especie más ampliamente distribuida es *P. hoffmanni* que aunque se encuentra en tres estados su intervalo de distribución entre éstos es mayor que en cualquier otra especie del subgénero (Figura 14).



Se piensa que tanto las condiciones ecológicas como geológicas a las que han estado vinculados estos organismos han originado la extraordinaria diversidad de formas que se hallan en un área de distribución relativamente restringida. Los eventos de especiación muy probablemente se dieron en dirección noroeste-sureste. Toda la región de distribución actual del subgénero *Villalobosus*, estuvo cubierta por el mar hasta su emersión en el Eoceno durante la orogénesis hidalguesa, ocasionando principalmente el plegamiento y levantamiento de la Sierra Madre Oriental. Ocupa la parte montañosa de esta sierra y el norte de la Faja Volcánica Transmexicana donde comparte territorio con algunos miembros de los subgéneros *Ortmannicus* y *Paracambarus*. Se dice que la distribución de sus poblaciones es muy restringida en comparación con otros subgéneros de cambáridos (Villalobos, 1955; López-Mejía, 2006).

Procambarus hoffmanni tiene una amplia distribución en la parte norte de Puebla compartiendo territorio en Villa Juárez, Puebla con *P. caballeroi*. Ambas especies se encuentran separadas por sólo unos cuantos metros pero nunca se han encontrado reunidas. El hecho es que pertenecen a subgéneros distintos la primera pertenece al subgénero *P. (Villalobosus)*, mientras que la segunda especie pertenece al subgénero *P. (Ortmannicus)*. Las excursiones del Dr. Villalobos (1955) a la región de Villa Juárez, siempre fueron tan fructíferas y exitosas en términos del número de especies nuevas encontradas que catalogó a dicha región como “zona de dispersión”.

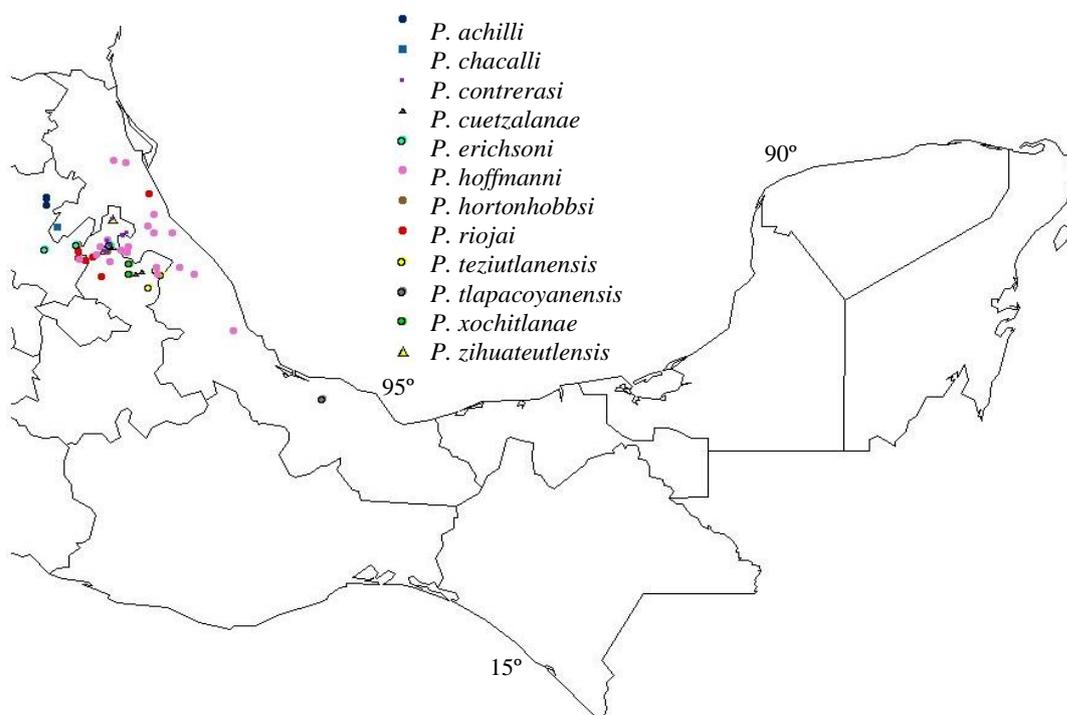


Figura 14. Distribución de las especies del subgénero *Procambarus (Villalobosus)*.



Áreas de endemismo

La Figura 15 muestra el mapa general de la distribución de los acociles dividido cada grado de latitud por cada grado de longitud en el se puede visualizar el número de especies diferentes en cada cuadro formado. Un total de 234 cuadros fueron ocupados por el territorio nacional, pero sólo 94 de los cuadros tienen presencia de acociles (40%). El número de especies obtenidas por cuadros fue: 15, 8, 7, 5, 4, 3, 2 y 1. El valor más alto se representó con el color rojo. Para el resto de valores de riqueza de especies se eligieron colores diferentes. El máximo de riqueza de especies se encontró al norte de Veracruz (15 especies), denotado por el cuadro (20° N, 97° W). Un cuadro a la izquierda (20° N, 98° W), una debajo de ésta (19° N, 97° W) y un tercero al sur de Veracruz (18° N, 95° W) presentan ocho especies. Dos cuadros en Veracruz presentan siete especies (18°, 19° N, 96° W). Lo que quiere decir que en el estado de Veracruz existe una zona peculiar que permite la permanencia de varias especies, quizá sea una zona de diversificación de acociles. También la parte de éste que colinda con los estados de Hidalgo y Puebla (Figura 15). Nótese la gran cantidad de cuadros (60%) conteniendo sólo una especie, seguida de los cuadros que contienen únicamente dos especies (23%).



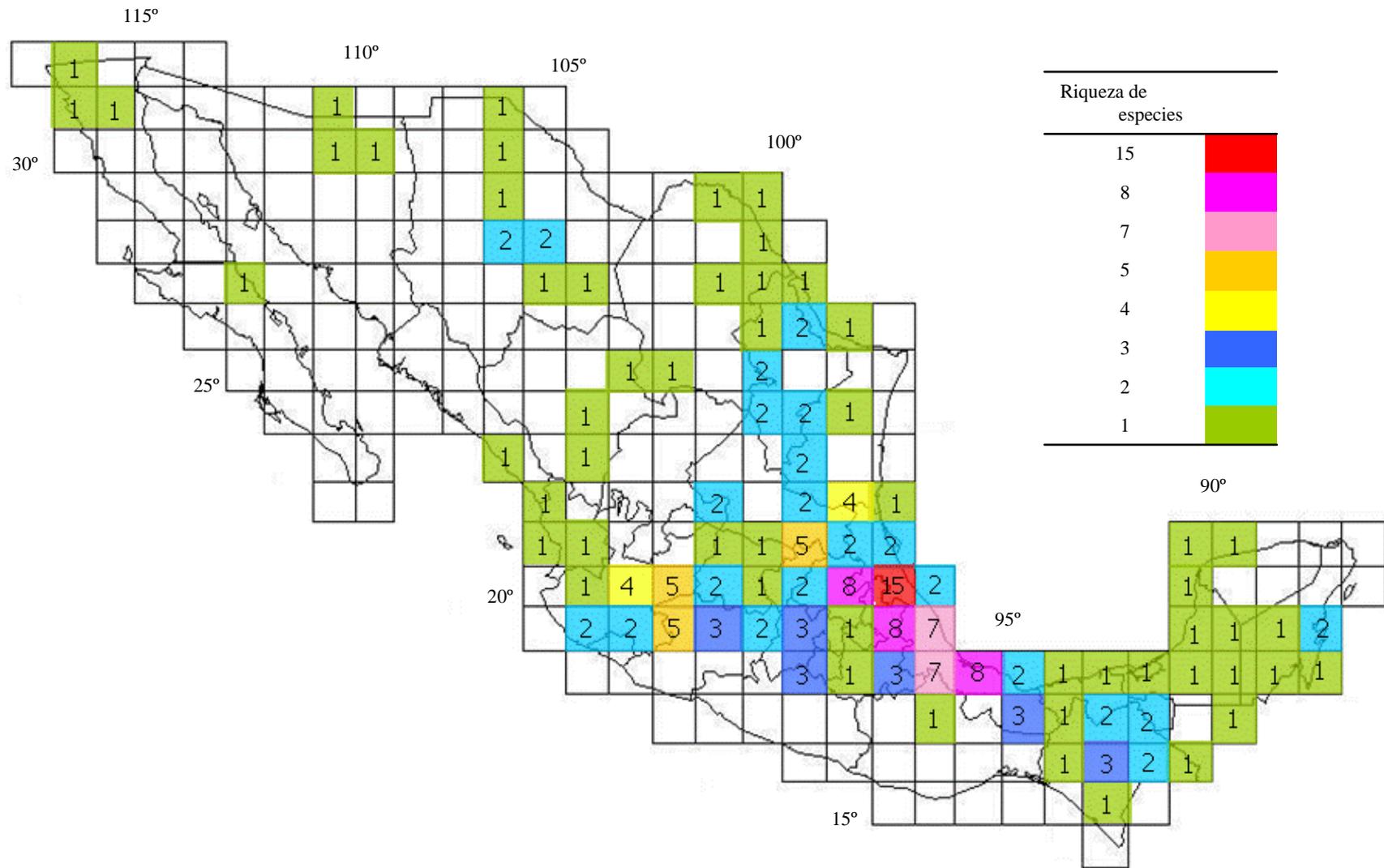


Figura 15. Riqueza de especies de acociles por cuadro de 1° de latitud por 1° de longitud, mostrando los 234 cuadros, de los cuales 94 son ocupados por acociles.



La Figura 16A contiene el mapa con el cuadrículado que muestra los valores sumados del IE. Sólo un cuadro posee el valor más alto de IE (6.1 - 7.0) que también se denota con el color rojo, se trata del mismo cuadro (20° N, 97° W) con el mayor valor de riqueza de especies. Sin embargo, los cuadros de la izquierda y al sur, ya no coinciden con los valores de riqueza de especies. En esta figura abunda mucho más el color verde (76% de los cuadros), reflejando bajos valores de IE (0 - 0.5) en gran parte del país. Seguido de los cuadros con un valor de IE del 1.1 -2.0 (12%).

La Figura 16B indica la relación existente entre IE y la riqueza de especies. Muestra alta correlación ($R^2 = 0.82$). Como puede apreciarse, mientras mayor es el valor de riqueza de especies mayor es el valor de IE por lo que existe una relación de tipo lineal. Lo anterior tiene mucha lógica puesto que si se tiene un cuadro con varias especies, cada una de ellas sumará al valor final de IE, por lo cual por pequeña que sea la aportación de cada especie al cuadro, el valor final de IE se verá aumentado.

La Figura 17A, describe las áreas donde se estima el nivel de endemismo corregido (IEC) independientemente de la riqueza de especies. Se observan tres cuadros de color rojo, indicando el grado más elevado de endemismo corregido (0.904–1). El primer cuadro de norte a sur (30° N, 106° W), coincide con la distribución de *C. chihuahuae*, especie con una sólo localidad de distribución y que parece estar extinta debido a la reciente desaparición del ojo de agua donde se encontraba, la única localidad de donde se conocía, es decir, su localidad tipo. El segundo cuadro coloreado en rojo (25° N, 102° W) pertenece a la especie *C. areolatus*, que sólo se distribuye en esa localidad, también su localidad tipo. En la último cuadro (17° N, 96° W) se presenta *P. oaxacae oaxacae*. Estos tres cuadros tienen un alto valor de endemismo tanto porque la especie encontrada ahí se distribuye restringidamente a ese cuadro y porque en dicho cuadro no existe ninguna otra especie. Sólo se presentó un cuadro de color fucsia que denota el valor de IEC por debajo del rojo (0.775 – 0.903).

La Figura 17B indica que no existe ninguna relación entre el IEC y la riqueza de especies, con $R^2 = 0.087$. Lo que indica que si al valor de IE lo dividimos entre la riqueza específica de cada cuadro nos resultan las verdaderas áreas de endemismo. En este mapa, la mayor cantidad de cuadros están coloreados de verde, ocupan casi la mitad de todos los cuadros (52%), esto denota que en la mayor parte del territorio nacional existen valores bajos de IEC. Los cuadros de color azul fuerte y azul claro tienen porcentajes de aparición muy similares entre ellos, 16 y 17% respectivamente.



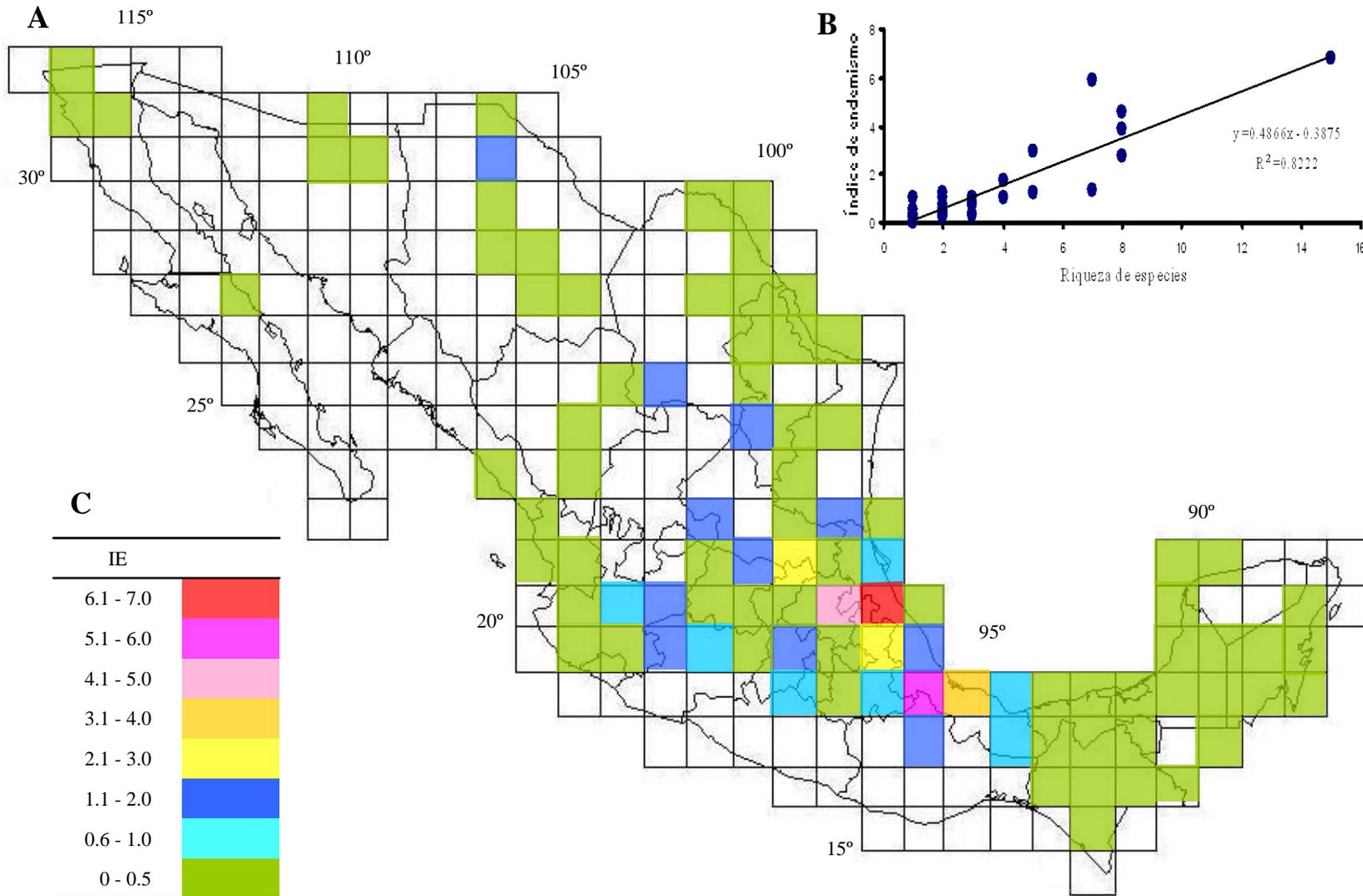


Figura 16A, Índice de endemismo (IE), B, relación entre el IE y riqueza de especies, C valores de IE.



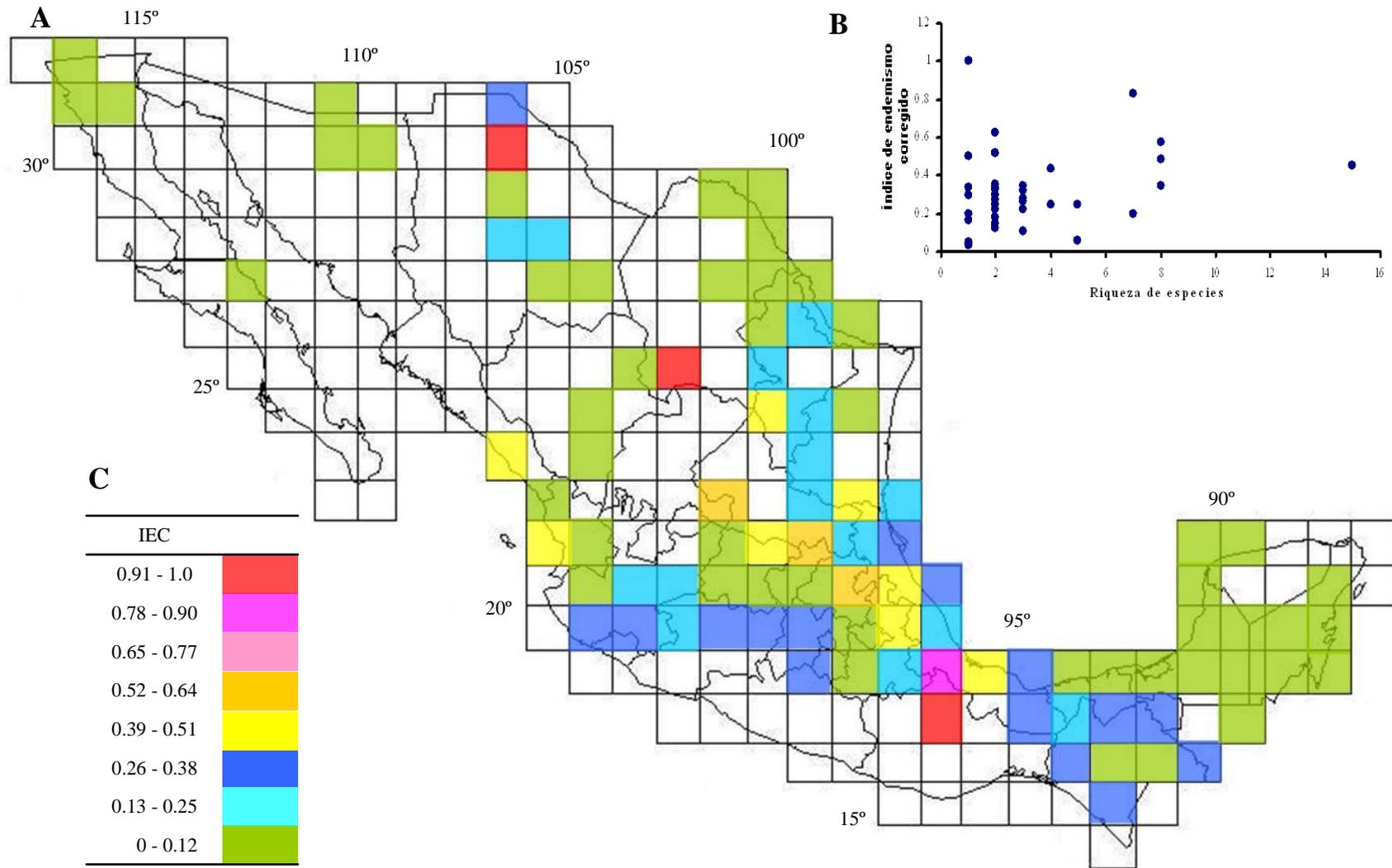


Figura 17A, Índice de endemismo corregido (IEC); B, relación entre el IEC y riqueza de especies, C valores de IEC.



Nótese como cambian los colores de acuerdo al mapa que se este observando y como muchos de los cuadros permanecen del mismo color aunque se trate de variables distintas (riqueza de especies, IE o IEC). Son 45 cuadros los que permanecen del mismo color, es decir, independiente de la variable que se analice, los colores de 45 cuadros no cambiaron en los mapas (47%). El mapa de IE coincide con el mapa de de IEC en 51 cuadros (54%) que están coloreadas igual. El mapa del IE es parecido al mapa de riqueza de especies en 55 cuadros (58%) y finalmente el mapa de IEC se asemeja al mapa de riqueza de especies en 56 cuadros (59%).

Las áreas geográficas que contienen alta riqueza específica en conjunto con valores altos de IEC, son considerados como “hotspots”. La Figura 18 muestra el análisis de asociación Olmstead-Tukey. Cada punto representa un cuadro ocupado. Son 12 los puntos que caen en el cuadro superior derecho, los cuales pertenecen a las áreas con alta riqueza de especies y alto valor de endemismo que corresponden a los colores asignados por el IEC como: el cuadro rojo, los tres cuadros de color fucsia, uno de los cuadros rosas (la otra tiene un IE bajo, en comparación con las otras), dos cuadros de color ocre, las dos únicas cuadros amarillas y cuatro de los seis cuadros coloreados de azul fuerte (Figura 19). Todos los centros de endemismo se concentran en el centro y cubren parte del sureste de México.

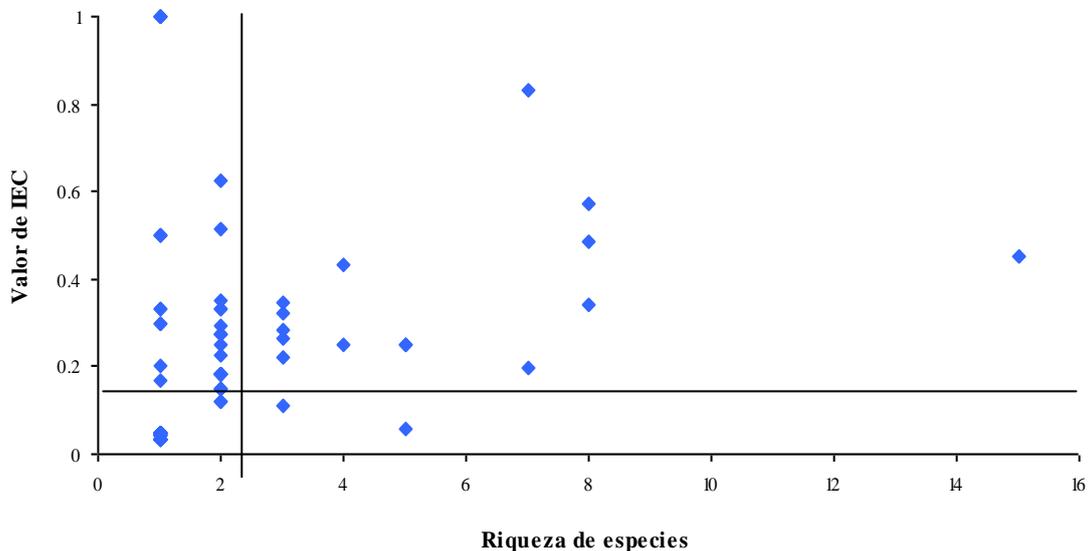


Figura 18. Análisis de asociación Olmstead-Tukey entre la riqueza de especies y el índice de endemismo corregido (IEC). Los puntos representan cada cuadro en el mapa.



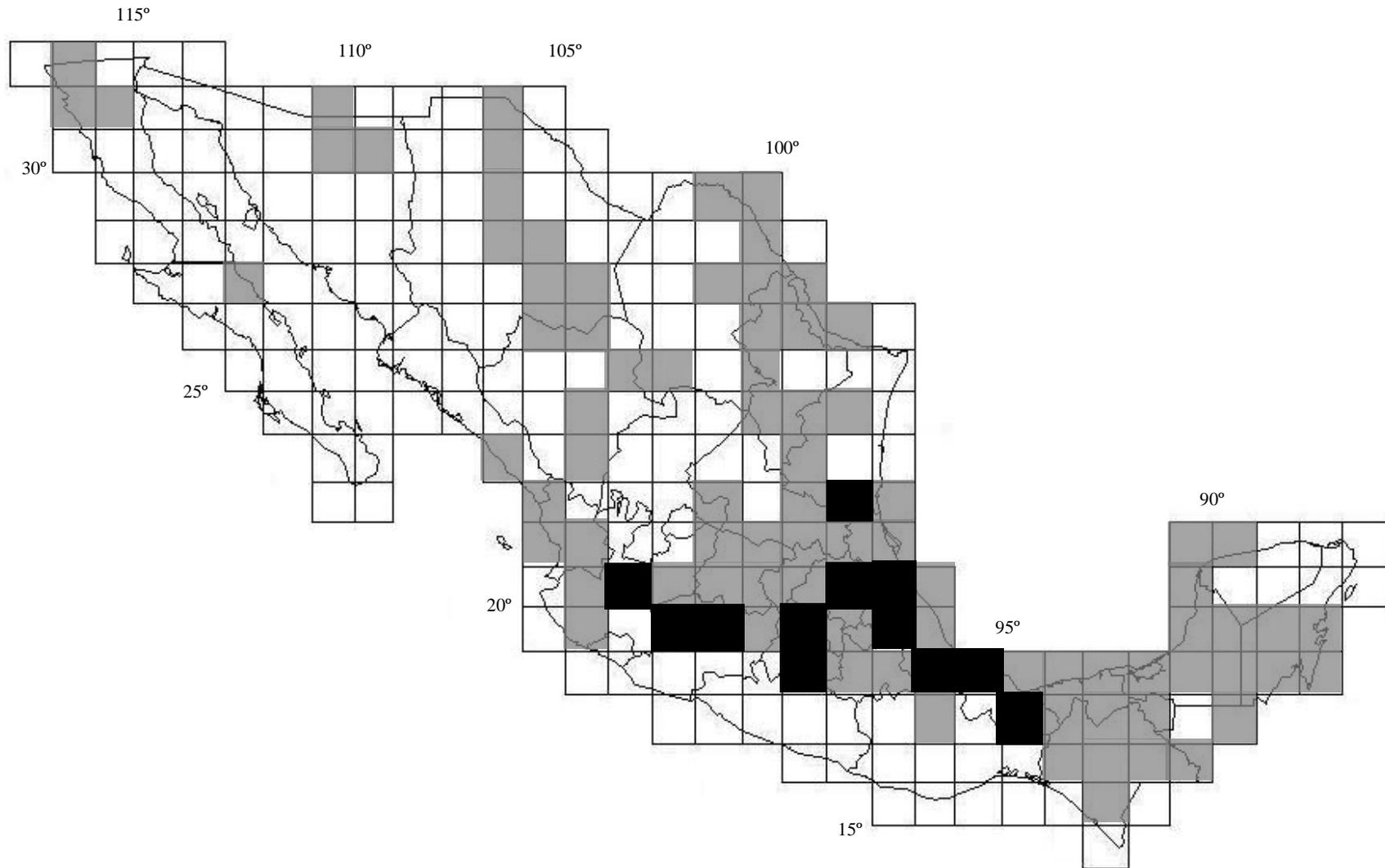


Figura 19. Mapa señalando los cuadros con alta riqueza de especies (cuadros grises) y los valores de alto endemismo o "hotspot" (cuadros negros).



Distribución de los acociles en relación con Áreas Naturales Protegidas (ANP), Regiones Hidrológicas Prioritarias (RHP) y Cuencas Hidrológicas (CH).

La relación existente entre la distribución de los acociles para conocer cuántas especies de acociles se encuentran dentro de las Áreas Naturales Protegidas (ANP), Regiones Hidrológicas Prioritarias (RHP) y Cuencas Hidrológicas (CH), se muestra en la Tabla 5. Cada una de las regionalizaciones ofrece una perspectiva diferente.

Tabla 5. Relación del número de especies de acociles que se encuentran dentro de alguna de las tres regionalizaciones utilizadas.

	Total	Presencia de acociles	%	No. de spp. de acociles incluidas	% de acociles
Áreas Naturales Protegidas	174	21	12%	17	30%
Regiones Hidrológicas Prioritarias	110	40	36%	43	75%
Cuencas Hidrológicas	161	73	45%	57	100%

De las 174 ANPs existentes, solamente en 21 de ellas se encuentran acociles (12%), estando representadas 17 especies (30% del total de especies) (Figura 20). En la Tabla 6 se aprecia la relación de las especies de acuerdo al ANP en que se encuentran. En la región de Los Tuxtlas, considerada como una ANP, se encuentran distribuidas cinco especies de acociles (ver Tabla 6), lo que coloca a Los Tuxtlas como la ANP que mejor representa a los cambáridos. Lagunas de Montebello, Cuencas de los ríos Valle de Bravo Malacatepec, Tilostoc y Temascaltepec, Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla, Cuenca hidrográfica del río Necaxa y La Barranca de Metztitlán presentaron dos especies. Las otras 14 ANPs sólo tienen una especie.

Procambarus llamasii es la especie que se encuentra distribuida en más ANP (seis), seguida de *C. montezumae* y *P. clarkii*, ambas se encuentran en cuatro ANP, *P. mirandai* está alojada en tres ANP, *C. lermensis* se localiza en dos, las otras 12 especies sólo están distribuidas en una sola ANP. Lo que indica, que sólo las especies con amplia distribución y por consecuencia las especies menos amenazadas, como *P. llamasii*, *C. montezumae* y *P. clarkii* alcanzan algún tipo de protección por parte de las ANPs pero sólo porque su amplia distribución cae dentro de algún ANP.



Tabla 6. Relación de especies de acociles según el Área Natural Protegida en que se encuentran.

	Nombre de el Área Natural Protegida	Especies
1	Lagunas de Montebello	<i>P. llamasi</i> , <i>P. mirandai</i>
2	Calakmul	<i>P. llamasi</i>
3	Pantanos de Centla	<i>P. llamasi</i>
4	Lagunas de Términos	<i>P. llamasi</i>
5	Los Tuxtlas	<i>P. acanthophorus</i> , <i>P. catemacoensis</i> , <i>P. ruthveni</i> , <i>P. vazquezae</i> , <i>P. zapoapensis</i>
6	Cañon de río Blanco	<i>P. mexicanus</i>
7	Cuencas de los ríos valle de Bravo	
8	Malacatepec, Tilostoc y Temascaltepec	<i>C. lermensis</i> , <i>C. montezumae</i>
9	Sierra de Manantlán	<i>C. montezumae</i>
10	Selva El Ocote	<i>P. mirandai</i>
11	La Sepultura	<i>P. mirandai</i>
12	Sian Ka'an	<i>P. llamasi</i> , <i>P. maya</i>
13	Insurgente Miguel Hidalgo y Costilla	<i>C. lermensis</i> , <i>C. montezumae</i>
14	Lagunas de Zempoala	<i>C. zempoalensis</i>
15	Ría Celestun	<i>P. llamasi</i>
16	Barranca de Metztlán	<i>C. montezumae</i> , <i>P. erichsoni</i>
17	Cuenca hidrográfica del río Necaxa	<i>P. hoffmanii</i> , <i>P. riojai</i>
18	Sierra Gorda	<i>P. tolteca</i>
19	Porción río Sabina, La Encantada, Santa Rosa	<i>P. clarkii</i>
20	Cumbres de Monterrey	<i>P. clarkii</i>
21	Porción Sierra de Arteaga	<i>P. clarkii</i>
22	El Vízcaino	<i>P. clarkii</i>



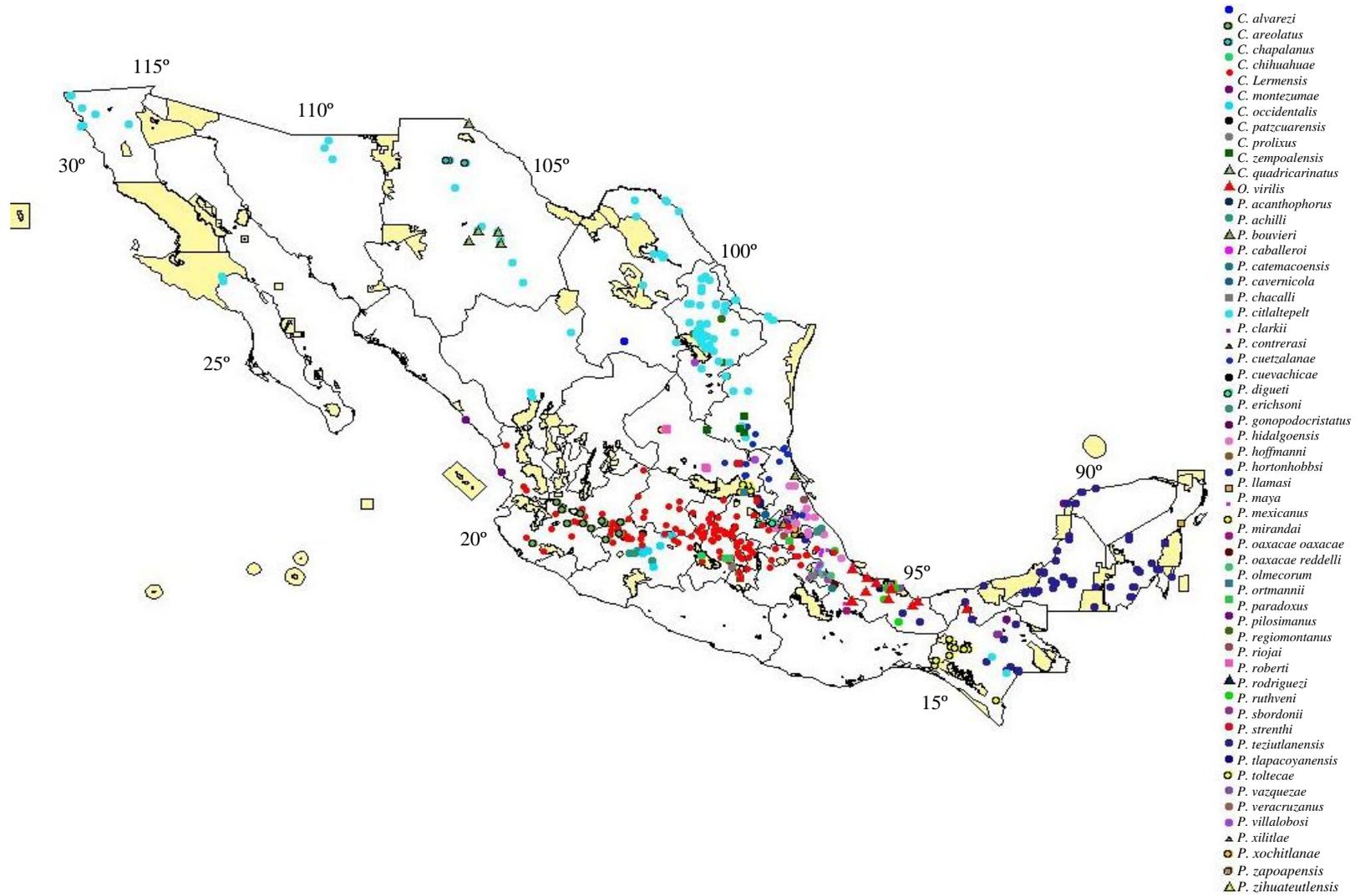


Figura 20. Distribución de los acociles de México, en relación con las Áreas Naturales Protegidas (polígonos amarillos).



Existen 110 RHP, pero sólo en 40 de ellas se encuentran acociles, 36%, (Figura 21). La Tabla 7 describe la relación entre las especies de acociles y las RHP en que se encuentran. Las RHP representan más la distribución de los acociles, al albergar el 75% de las especies. Las RHP llamadas Confluencia de las Huastecas y río Tecolutla, presentan el mayor número de especies (ocho), seguida de Los Tuxtlas y Chapala–Cajititlán–Sayula en donde se presentan cinco especies. Humedales del Papaloapan, San Vicente y San Juan tienen cuatro especies. La especie que se encuentra en más RHP es *C. montezumae*, distribuida en 14 de ellas, seguida de *P. llamasii* que se encuentra en nueve RHP y *P. clarkii* está alojada en siete. Nuevamente se trata de especies con amplia distribución.

Tabla 7. Relación de la presencia de especies de acociles según la Región Hidrológica Prioritaria en que se encuentran.

Región Hidrológica Prioritaria	Especies
1 Soconusco	<i>P. mirandai</i>
2 La Sepultura	<i>P. mirandai</i>
3 Comitán-Lagunas de Montebello	<i>P. llamasii</i> , <i>P. mirandai</i> , <i>P. pilosimanus</i>
4 Calakmul	<i>P. llamasii</i>
5 Río Lacantún y tributarios	<i>P. llamasii</i> , <i>P. pilosimanus</i>
6 Río Tulijá-Altos de Chiapas	<i>P. llamasii</i> , <i>P. sbordoni</i>
7 Malpaso-Pichucalco	<i>P. mirandai</i>
8 Cuenca Media y alta del río Coatzacoalcos Humedales y lagunas de la Bahía de	<i>P. ruthveni</i>
9 Chetumal	<i>P. llamasii</i>
10 Río Hondo	<i>P. llamasii</i>
11 Laguna de Terminos-Pantanos de Centla Humedales del Papaloapan, San Vicente y	<i>P. llamasii</i>
12 San Juan	<i>P. acanthophorus</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. ruthveni</i> , <i>P. tlapacoayanensis</i>
13 Los Tuxtlas	<i>P. acanthophorus</i> , <i>P. catemacoensis</i> , <i>P. ruthveni</i> , <i>P. vazquezae</i> , <i>P. zapoapensis</i>
14 Presa Miguel Alemán-Cerro de Oro	<i>P. cavernicola</i> , <i>P. oaxacae reddeli</i> , <i>P. veracruzanus</i>
15 Río Amacuzac-Lagunas de Zempoala	<i>C. montezumae</i> , <i>C. zempoalensis</i> , <i>C. quadricarinatus</i>
16 Zacapu	<i>C. montezumae</i> , <i>P. digueti</i>
17 Cajón de Peñas-Chamela	<i>C. montezumae</i>
18 Ríos Purificación-Armeria	<i>C. montezumae</i>
19 Pátzcuaro y cuencas endorreicas cercanas Sian Ka'an	<i>C. montezumae</i> , <i>C. patzcuarensis</i> , <i>P. bouvieri</i> <i>P. llamasii</i> , <i>P. maya</i>
21 Laguna Chichancanab	<i>P. llamasii</i>
22 Anillo de Cenotes	<i>P. llamasii</i>
23 Río La Antigua	<i>C. montezumae</i> , <i>P. hoffmanni</i> , <i>P. mexicanus</i>
24 Cuenca Oriental	<i>C. montezumae</i>
25 Río Tecolutla Remanentes del complejo lacustre de la	<i>C. montezumae</i> , <i>P. contrerasi</i> , <i>P. cuetzalanae</i> , <i>P. hoffmanni</i> , <i>P. paradoxus</i> , <i>P. riojai</i> , <i>P. teziutlanensis</i> , <i>P. xochitlanae</i>
26 Cuenca de México	<i>C. montezumae</i>
27 Cabecera del río Lerma	<i>C. lermensis</i> , <i>C. montezumae</i>
28 Humedales de Jilotepec-Ixtlahuaca	<i>C. montezumae</i>
29 Lagos cráter del Valle de Santiago	<i>C. montezumae</i>
30 Presas río Turbio	<i>C. montezumae</i>
31 Chapala-Cajititlán-Sayula	<i>C. chapalanus</i> , <i>C. montezumae</i> , <i>C. prolixus</i> , <i>P. digueti</i>
32 Cenotes Tulum-Cobá	<i>P. maya</i>
33 Confluencia de las Huastecas	<i>C. montezumae</i> , <i>P. achilli</i> , <i>P. cuevachicae</i> , <i>P. hidalgoensis</i> , <i>P. ortmanii</i> , <i>P. totecaae</i> , <i>P. villalobosi</i> , <i>P. xilitlae</i> ,
34 Río Baluarte-Marismas Nacionales	<i>C. montezumae</i> , <i>C. occidentalis</i>
35 Lago de la Media Luna	<i>P. roberti</i>
36 Río Tamesí	<i>C. quadricarinatus</i> , <i>P. clarkii</i> , <i>P. cuevachicae</i>
37 Río San Juan y río Pesquería	<i>P. clarkii</i> , <i>P. regiomontanus</i>
38 Cumbres de Monterrey	<i>P. clarkii</i>
39 Río Bravo Internacional	<i>O. virilis</i> , <i>P. clarkii</i>
40 Río Salado de los Nadadores	<i>P. clarkii</i>



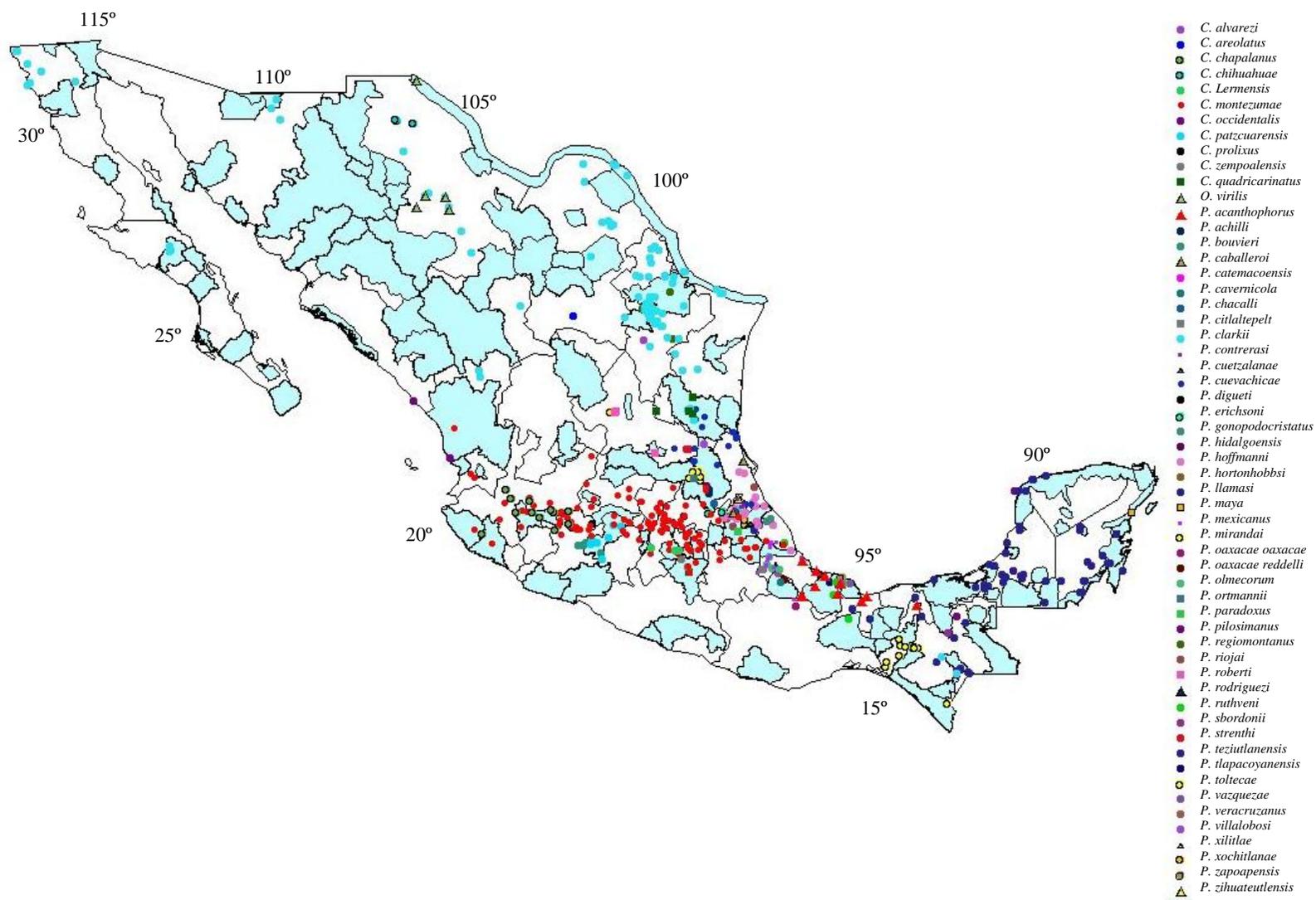


Figura 21. Distribución de los acociles de México, en relación con las Regiones Hidrológicas Prioritarias (polígonos azul claro).



De las 161 Cuencas Hidrológicas se hallan acociles en 73 (45%). Todas las especies pertenecen a alguna CH pero también pueden estar distribuidas en dos o más (Figura 22). En la Tabla 8 se muestra la relación de las especies de acuerdo a la Cuenca Hidrológica en que se encuentran. La CH del río Papaloapan cuenta con 13 especies de acociles, seguido de la del río Cazonos que presenta 10 especies, en la cuenca del río Moctezuma se encuentran nueve especies, el río Jamapa con ocho y la cuenca del río Tecolutla se encuentran siete especies. La especie que se encuentra en más CH es *P. clarkii*, que se distribuye en 21, seguida de *C. montezumae* que se encuentra en 17 CH y finalmente *P. llamasii* alojada en nueve cuencas distintas. Nuevamente se trata de especies con distribución amplia.

Tabla 8. Relación de especies de acociles de acuerdo a la Cuenca Hidrológica en que se encuentran.

	Nombre de la Cuenca Hidrológica	Especies
1	Río Grijalva-Concordia	<i>P. clarkii</i> , <i>P. llamasii</i> , <i>P. pilosimanus</i>
2	Río Coatzacoalcos	<i>P. acanthophorus</i> , <i>P. llamasii</i> , <i>P. ruthveni</i>
3	Río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez	<i>P. mirandai</i>
4	Río Grijalva-Villa Hermosa	<i>P. acanthophorus</i> , <i>P. llamasii</i> , <i>P. sbordoni</i>
5	Río Huixtla y otros	<i>P. mirandai</i>
6	Río Lacantun	<i>P. llamasii</i> , <i>P. mirandai</i> , <i>P. pilosimanus</i>
7	Mar Muerto	<i>P. mirandai</i>
8	Cuencas cerradas-A	<i>P. llamasii</i>
9	Río Chixoy	<i>P. llamasii</i> , <i>P. pilosimanus</i> <i>P. acanthophorus</i> , <i>P. catemacoensis</i> , <i>P. cavernicola</i> , <i>P. citlaltepil</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. oaxacae oaxacae</i> , <i>P. oaxacae reddelli</i> , <i>P. olmecorum</i> , <i>P. ruthveni</i> , <i>P. tlapacoyanensis</i> , <i>P. vazquezae</i> , <i>P. veracruzanas</i> , <i>P. zapoapensis</i>
10	Río Papaloapan	<i>P. llamasii</i> , <i>P. maya</i>
11	Bahía de Chetumal y otras	<i>P. llamasii</i>
12	Cuencas cerradas-B	<i>P. llamasii</i>
13	Laguna de Términos	<i>P. llamasii</i>
14	Río Champotón y otros	<i>P. llamasii</i> <i>C. montezumae</i> , <i>P. acanthophorus</i> , <i>P. hoffmanni</i> , <i>P. mexicanus</i> , <i>P. olmecorum</i> , <i>P. rodriguezii</i> , <i>P. ruthveni</i> , <i>P. tolteca</i>
15	Río Jamapa y otros	<i>C. montezumae</i> , <i>C. zemopolensis</i> , <i>C. quadricarinatus</i>
16	Río Grande de Amacuzac	<i>C. montezumae</i>
17	Río Atoyac-A	<i>C. montezumae</i> , <i>C. lermensis</i>
18	Río Lerma-Toluca	<i>C. montezumae</i> , <i>C. lermensis</i>
19	Río Cutzamala	<i>C. montezumae</i> , <i>C. lermensis</i>
20	Río Tepalcatepec-Infiernillo Lago de Pátzcuaro-Cuitzeo y Lago de	<i>C. patzcuarensis</i> , <i>P. bouvieri</i>
21	Yuriria	<i>C. montezumae</i> , <i>C. patzcuarensis</i>
22	Río Tacambaro	<i>C. patzcuarensis</i> , <i>P. bouvieri</i>
23	Río Santiago Guadalajara	<i>C. montezumae</i> , <i>C. chapalanus</i> , <i>C. patzcuarensis</i> , <i>P. bouvieri</i> ,
24	Río Tepalcatepec	<i>C. chapalanus</i> , <i>C. montezumae</i> , <i>C. patzcuarensis</i>
25	Río San Nicolás-Cuitzamala	<i>C. montezumae</i>
26	Río Chacala-Purificación	<i>C. montezumae</i>
27	Lago de Chapala	<i>C. chapalanus</i> , <i>C. prolixus</i> , <i>P. digueti</i>
28	Yucatán	<i>P. llamasii</i> <i>C. montezumae</i> , <i>P. cuetzalananae</i> , <i>P. hoffmanni</i> , <i>P. paradoxus</i> , <i>P. riojai</i> , <i>P. teziutlanensis</i> , <i>P. xochitlananae</i>
29	Río Tecolutla	<i>P. gonopodocristatus</i> , <i>P. hoffmanni</i>
30	Río Nautla y otros	<i>C. montezumae</i>
31	Río Lerma-Salamanca	<i>C. montezumae</i>
32	Río Laja	<i>C. montezumae</i>
33	Río Lerma-Chapala	<i>C. chapalanus</i> , <i>C. montezumae</i> , <i>C. patzcuarensis</i> , <i>C. prolixus</i> , <i>P. digueti</i>
34	La Vega-Cocula	<i>C. chapalanus</i>
35	Santiago-Aguamilpa	<i>C. chapalanus</i> , <i>C. montezumae</i>
36	Río Ameca-Atenguillo	<i>C. montezumae</i>
37	Río Armería	<i>C. montezumae</i>
38	Quintana Roo	<i>P. maya</i> <i>P. caballeroi</i> , <i>P. contrerasi</i> , <i>P. cuevachicae</i> , <i>P. erichsoni</i> , <i>P. hoffmanni</i> , <i>P. hortonhobbsi</i> , <i>P. ortmanni</i> , <i>P. riojai</i> , <i>P. tlapacoyanensis</i> , <i>P. zihuatlensis</i>
39	Río Cazonos	<i>P. chacalli</i> , <i>P. contrerasi</i> , <i>P. erichsoni</i> , <i>P. riojai</i> , <i>P. zihuatlensis</i>
40	Río Tuxpan	



41	Río Moctezuma	<i>C. montezumae</i> , <i>P. achilli</i> , <i>P. cuevachicae</i> , <i>P. digueti</i> , <i>P. erichsoni</i> , <i>P. hidalgoensis</i> , <i>P. ortmanii</i> , <i>P. tolteca</i> , <i>P. xilitlae</i>
42	Río Huicicila-San Blas	<i>C. montezumae</i>
43	Río Acaponeta	<i>C. montezumae</i>
44	Laguna de Tamiahua	<i>P. caballeroi</i> , <i>P. hoffmanni</i>
45	Río Pánuco	<i>P. cuevachicae</i>
46	Río Tamuín	<i>P. cuevachicae</i> , <i>P. roberti</i> , <i>P. strenthi</i> , <i>P. villalobosi</i>
47	San Luis Potosí	<i>P. roberti</i> , <i>P. tolteca</i>
48	Río Tamesí	<i>C. quadricarinatus</i> , <i>P. clarkii</i> , <i>P. cuevachicae</i>
49	La Tula	<i>C. quadricarinatus</i>
50	Río San Pedro	<i>C. occidentalis</i> , <i>O. virilis</i> , <i>P. clarkii</i>
51	Río Presidio	<i>C. occidentalis</i>
52	San Pablo y otras	<i>C. alvarezii</i> , <i>P. clarkii</i>
53	Soto la Marina	<i>P. clarkii</i> , <i>P. regiomontanus</i>
54	Río Bravo-San Juan	<i>P. clarkii</i> , <i>P. regiomontanus</i>
55	Lago de Mayrán y Viesca	<i>C. areolatus</i>
56	Río Nazas-Torreón	<i>P. clarkii</i>
57	Río Bravo -Sosa	<i>P. clarkii</i>
58	Río Bravo -Matamoros-Reynosa	<i>P. clarkii</i>
59	Presa Falcón-río Salado	<i>P. regiomontanus</i>
60	Río Conchos-Presa de la Colina	<i>P. clarkii</i>
61	Lago San Ignacio-Arroyo San Raymundo	<i>P. clarkii</i>
62	Río Conchos-Presa el Granero	<i>O. virilis</i> , <i>P. clarkii</i>
63	Río Bravo-Piedras Negras	<i>P. clarkii</i>
64	Río Bravo -Presas de la Amistad	<i>P. clarkii</i>
65	Río San Fernando	<i>P. clarkii</i> , <i>P. regiomontanus</i>
66	Río del Carmen	<i>C. chihuahuae</i> , <i>P. clarkii</i>
67	Río Santa María	<i>C. chihuahuae</i>
68	Río Sonora	<i>P. clarkii</i>
69	Río Bravo-Ciudad Juárez	<i>O. virilis</i>
70	Desierto del Altar-río Bravo	<i>P. clarkii</i>
71	Arroyo del Diablo	<i>P. clarkii</i>
	Arroyo Las Animas-Arroyo Santo Domingo	<i>P. clarkii</i>
72	Domingo	<i>P. clarkii</i>
73	Arroyo Tijuana-Arroyo de Maneadero	<i>P. clarkii</i>

Tanto las ANP como las RHP comparten zonas que han sido nombradas de la misma forma, a pesar de ser formas diferentes de regionalizar el país. Tal es el caso de Calakmul, Cumbres de Monterrey, La Sepultura, Laguna de Términos, Sian Ka'an, Lagunas de Montebello, Lagunas de Zempoala y Los Tuxtlas. Sin importar el tipo de regionalización las especies se comparten en estas ocho zonas, casi en su totalidad ya que son 15 las especies que se presentan en este conjunto de regiones. Sólo tres no son coincidentes entre la regionalización de ANP y RHP (ver Tablas 6 y 7). Igualmente, las RHP y las CH también comparten zonas con el mismo nombre, tales como el río Tamesí, río Tecolutla, río Lacantún, río Armería y Sian Ka'an, en las cuales se distribuyen 14 especies y sólo 3 no están compartidas entre RHP y CH (ver Tablas 7 y 8).



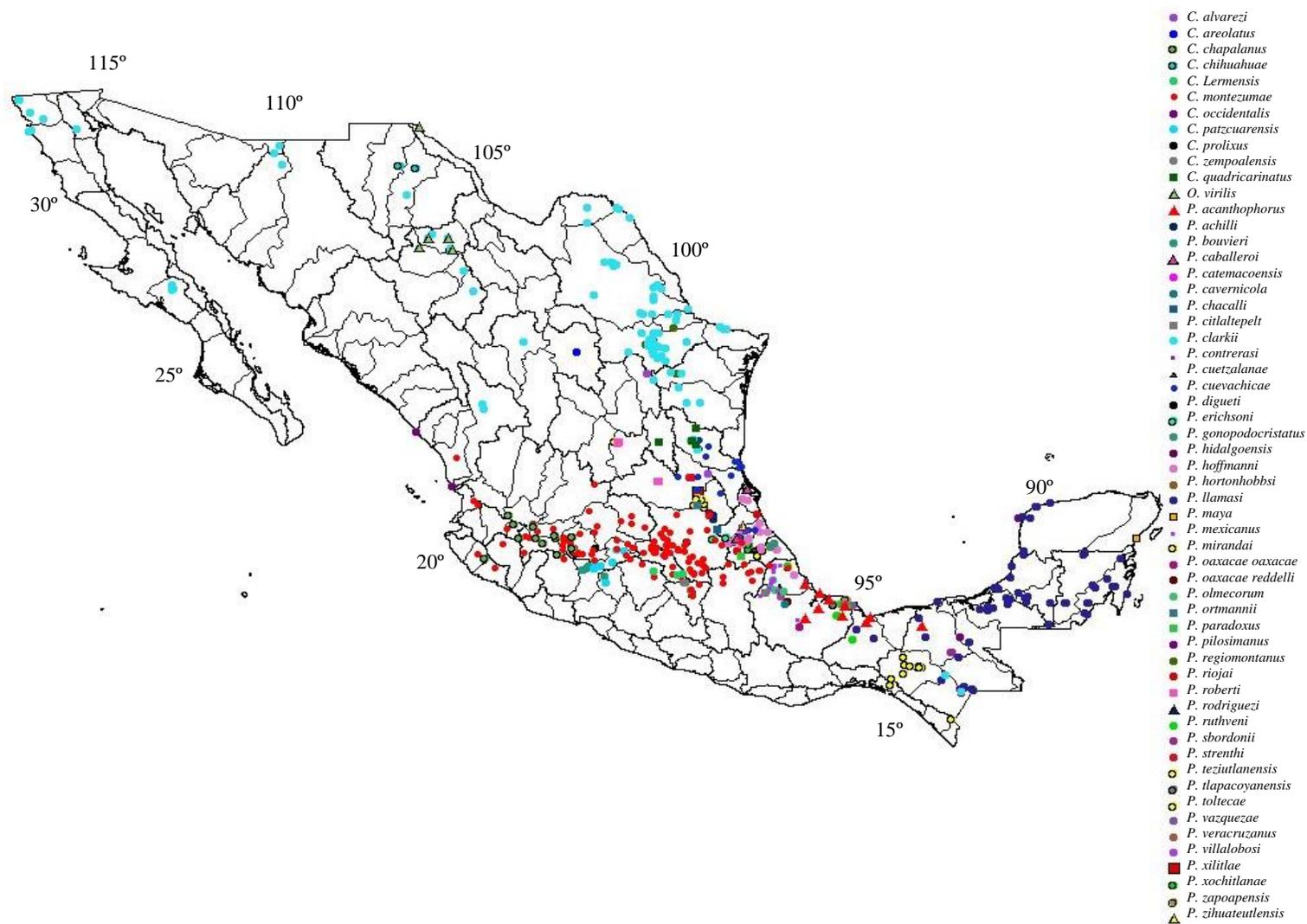


Figura 22. Distribución de los acociles de México, en relación con las Cuencas Hidrológicas.



La Tabla 9 muestra la categorización de las especies de acociles según la Lista Roja. Se muestran todas las especies incluidas en este estudio y el estado de amenaza.

Tabla 9. Estatus de conservación de las especies de acociles según la Lista Roja de especies amenazadas declaradas por la Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza (IUCN). (DD) Datos Insuficientes, (LC) Menor Preocupación, (NT) Casi Amenazada, (VU) Vulnerable, (EN) Peligro de extinción, (CR) Peligro Crítico, (EX) Extinto.

**Cambarellus lermensis* no ha sido reconocida por la Lista Roja, ** *P. reddelli* se integra al complejo de *P. oaxacae*.

Nombre Científico	DD	LC	NT	VU	EN	CR	EX
<i>C. alvarezi</i>							X
<i>C. areolatus</i>						X	
<i>C. chapalanus</i>			X				
<i>C. chihuahuae</i>							X
<i>C. lermensis</i> *							
<i>C. montezumae</i>		X					
<i>C. occidentalis</i>		X					
<i>C. patzcuarensis</i>					X		
<i>C. prolixus</i>						X	
<i>C. zempoalensis</i>							
<i>O. virilis</i>		X					
<i>P. acanthophorus</i>		X					
<i>P. catemacoensis</i>						X	
<i>P. cavernicola</i>				X			
<i>P. citlaltepeltensis</i>				X			
<i>P. llamasi</i>		X					
<i>P. maya</i>	X						
<i>P. mexicanus</i>		X					
<i>P. mirandai</i>		X					
<i>P. oaxacae oaxacae</i>		X					
<i>P. oaxacae reddelli</i> *							
<i>P. olmecorum</i>		X					
<i>P. pilosimanus</i>		X					
<i>P. rodriguezii</i>	X						
<i>P. ruthveni</i>				X			
<i>P. sbordonii</i>	X						
<i>P. vazquezae</i>			X				
<i>P. veracruzanus</i>	X						
<i>P. zapoapensis</i>			X				
<i>P. regiomontanus</i>						X	
<i>P. bouvieri</i>					X		
<i>P. caballeroi</i>		X					
<i>P. cuevachicae</i>		X					
<i>P. gonopodocristatus</i>		X					
<i>P. hidalgoensis</i>		X					
<i>P. tolteca</i>		X					
<i>P. villalobosi</i>	X						
<i>P. xilitlae</i>	X						
<i>P. ortmannii</i>						X	
<i>P. paradoxus</i>						X	
<i>P. roberti</i>					X		
<i>P. digueti</i>					X		
<i>P. clarkii</i>		X					
<i>P. strenthi</i>	X						
<i>P. achilli</i>		X					
<i>P. chacalli</i>	X						
<i>P. contrerasi</i>					X		
<i>P. cuetzalanae</i>			X				
<i>P. erichsoni</i>	X						
<i>P. hoffmanni</i>		X					
<i>P. hortonhobbsi</i>					X		
<i>P. riojai</i>		X					
<i>P. teziutlanensis</i>	X						
<i>P. tlapacoyanensis</i>	X						
<i>P. xochitlanae</i>	X						
<i>P. zihuatlensis</i>					X		
<i>C. quadricarinatus</i>		X					



De acuerdo a la Lista Roja de especies amenazadas de la IUCN, el estatus de los acociles mexicanos abarca siete de las nueve categorías. De esta manera el 38% de las especies de acociles han sido catalogadas como de menor preocupación. Sin embargo, el 22% son catalogadas como con datos insuficientes, lo que refleja la falta de información actualizada que se tiene de estos decápodos y por tanto no puede conocerse su estado de amenaza. El 13% de las especies han sido catalogadas como en peligro de extinción, 11% como en peligro crítico, 7% como especies casi amenazadas y el 5% como vulnerables, finalmente el 4% han sido declaradas como extintas (dos especies: *C. alvarezii* y *C. chihuahuae*) (Figura 23).

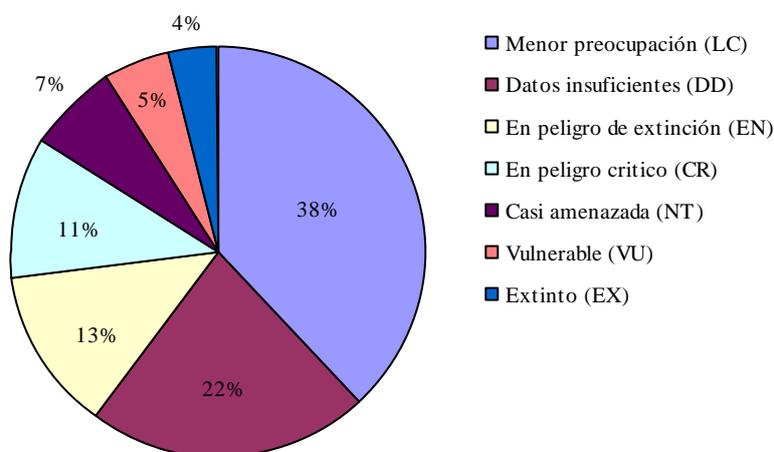


Figura 23. Porcentaje de los diferentes estatus de riesgo de los acociles según la Lista Roja.

La Figura 25 muestra el mapa del análisis de estatus de riesgo corregido, es decir, a los valores de estatus de riesgo se les divide por la riqueza específica para quitar el sesgo que produce este parámetro. La mayoría de cuadros fueron azul claro, 60 cuadros de 94 (64%). De acuerdo a los criterios establecidos para evaluar el nivel/estatus de riesgo de las poblaciones de acociles, se aprecia una distribución más o menos homogénea en donde dominan valores de bajo riesgo que corresponden a especies ampliamente distribuidas. En el centro del país se aprecian zonas en donde el nivel de riesgo aumenta. Estas regiones corresponden al estado de Michoacán y Jalisco, así como otra zona en la porción centro-norte de Veracruz. En ambos casos, en estos cuadros es importante tanto el número de especies como su estatus o nivel de riesgo.

En la Figura 26 se unieron tres valores: riqueza de especies, IEC y estatus de riesgo corregido, el mapa obtenido fue muy parecido al que se mostró en el índice de endemismo, resaltando los mismos cuadros coloreados en rojo mostrados en la Figura 17 (20° N, 97° W; 25° N, 102° W) y se presenta nuevamente el color fucsia en 30° N, 106° W.



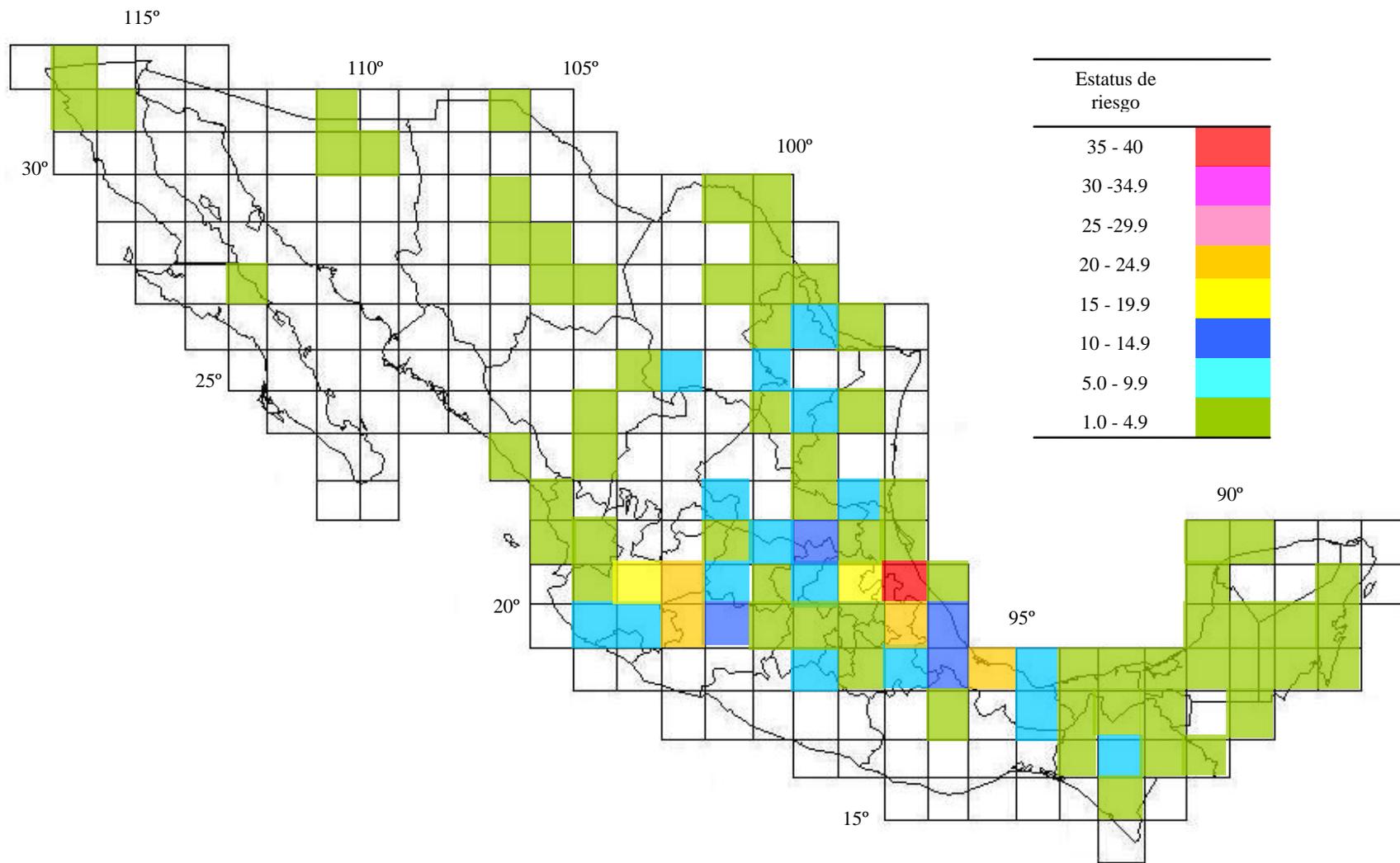


Figura 24. Análisis del estatus de riesgo de las especies de acociles según la Lista Roja de la IUCN.



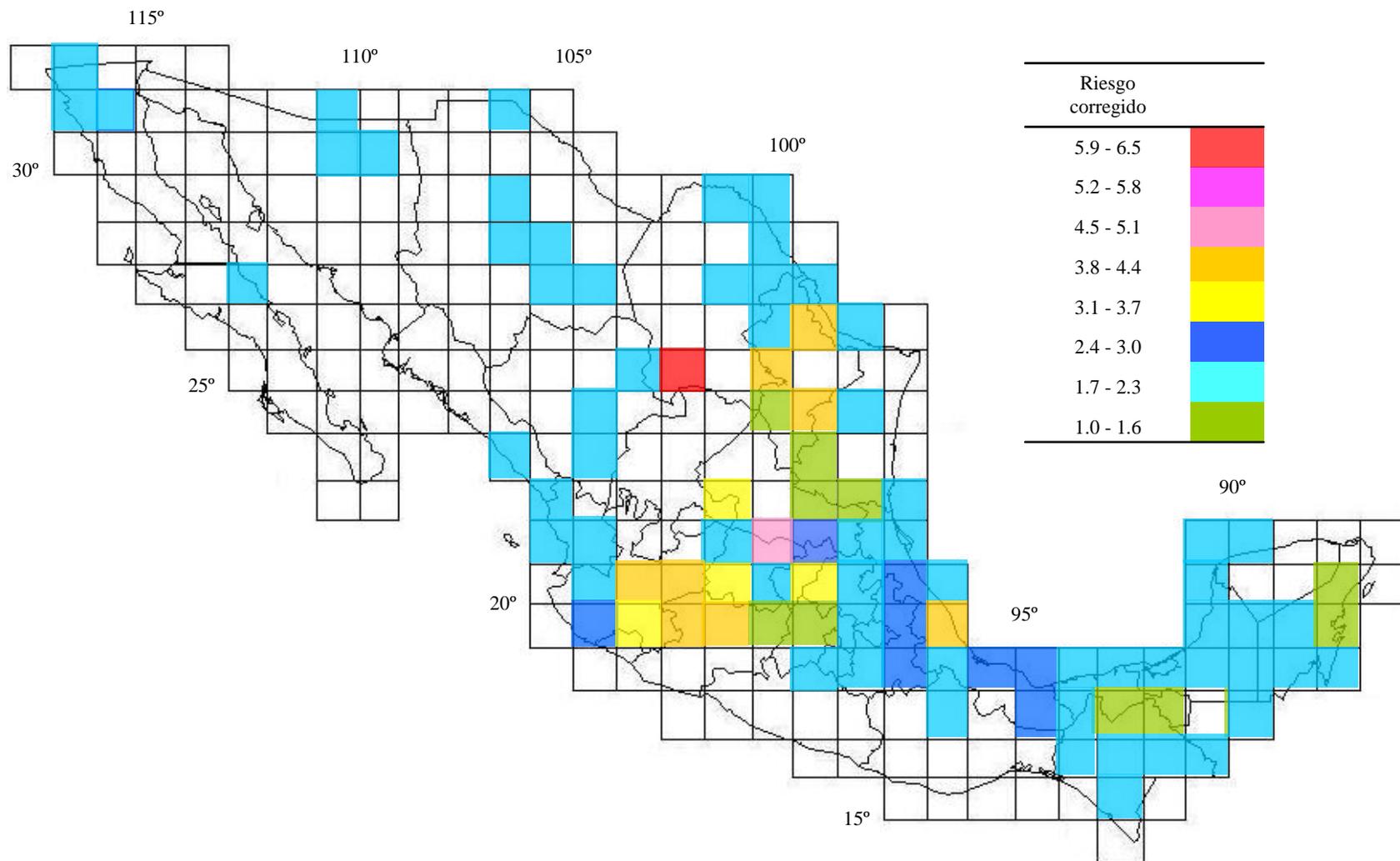


Figura 25. Análisis de riesgo corregido de las especies de acociles según IUCN.



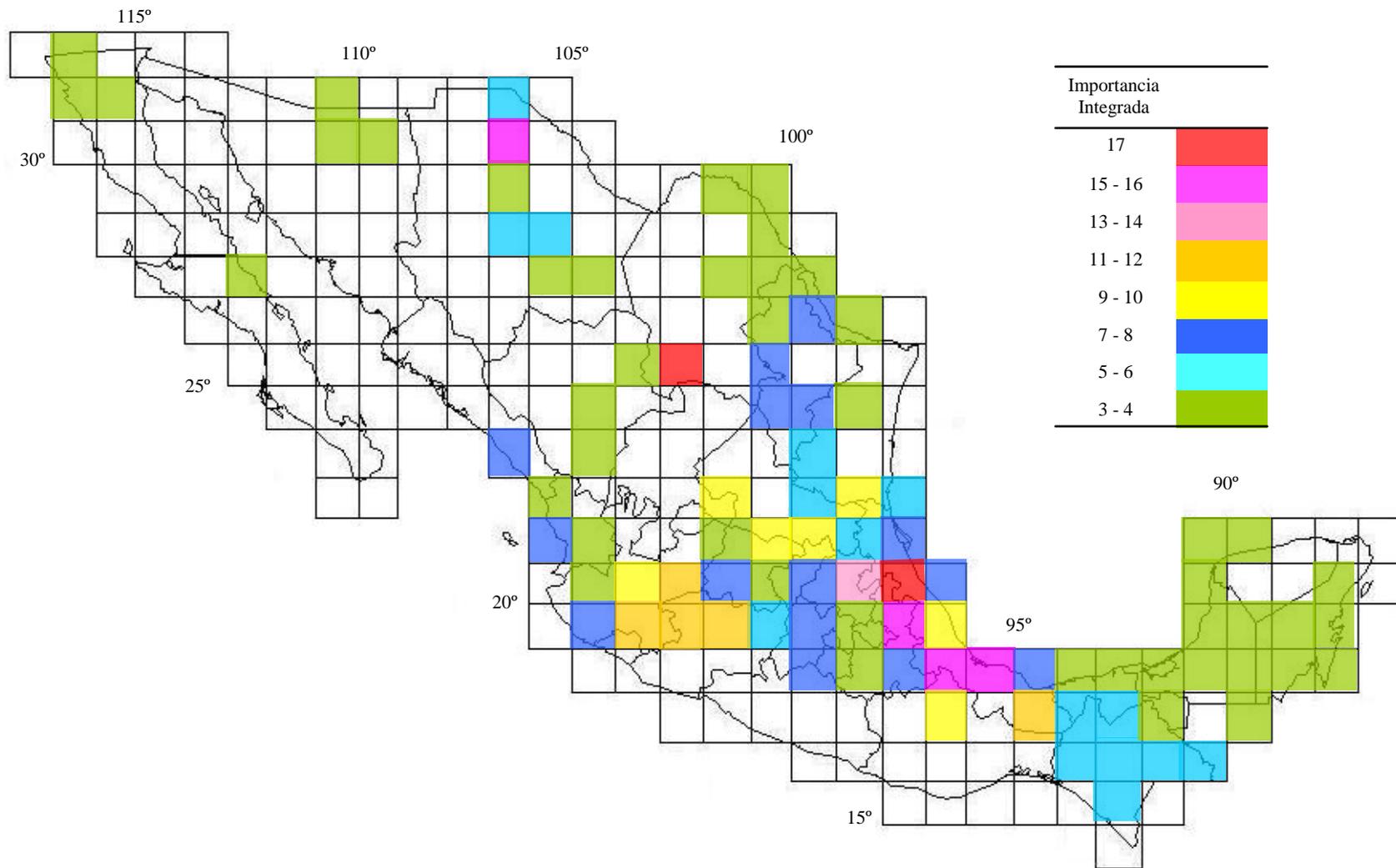


Figura 26. Mapa de importancia integrada, que considera los valores de riqueza de especies, índice de endemismo corregido y estatus de riesgo corregido.



DISCUSIÓN

Riqueza de especies

A pesar de contar con 1 543 registros, se advierten todavía espacios para trabajar en regiones o con especies de las cuales poco o casi nada se conoce. La presencia de acociles no es homogénea a través del territorio nacional. De 234 cuadros, se encontraron acociles en 94 (40%), lo cual indica la restricción de la existencia de cuerpos de agua dulce en el país para que se establezcan. Los resultados muestran que las áreas que están habitadas por acociles se pueden resumir en: la cuenca del Golfo de México, la Faja Volcánica Transmexicana, el estado de Chiapas y la península de Yucatán. Existen distribuciones disyuntas con especies nativas en Nayarit y Sinaloa, Chihuahua y Coahuila; pero a la vez existen otras distribuciones debidas a introducciones de *P. clarkii* en Sonora y en la península de Baja California.

La riqueza de especies por cuadro tampoco se distribuye homogéneamente. El intervalo va de una especie a 15 especies por cuadro. En 55 cuadros se encuentra solamente una especie y en 22 cuadros se hallan dos especies, de manera que el 82% de la distribución de los acociles dentro de México se encuentran a muy baja diversidad local. También se puede interpretar como que la mayor parte de las especies tienen intervalos de distribución muy pequeños (microendémicas) y es muy raro el caso en el que dos especies sean simpátricas, lo que produce baja diversidad dentro de los cuadros. Como se muestra en la Figura 15, las áreas de baja riqueza de especies comprenden todo el norte del país, el estado de Chiapas y la península de Yucatán. En 11 cuadros (12%) sí se encuentra una alta diversidad de especies. En general, estos cuadros se agrupan a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana mostrando una importante área de concentración de especies en los estados de Puebla, Hidalgo y Veracruz; y en menor medida en San Luis Potosí, Michoacán y Jalisco. Este patrón se puede interpretar como que en una quinta parte del área de distribución se encuentra cerca del 70% de las especies, lo cual tendrá una gran relevancia en aspectos de investigación y conservación de estas especies.

Comenzando de oeste a este el análisis de las áreas de alta riqueza de especies, destaca la zona comprendida por el norte de Michoacán y el sureste de Jalisco en donde se encuentra una convergencia de especies tanto de *Cambarellus* como de *Procambarus*. Este traslape de las distribuciones se ha interpretado como el resultado de una muy antigua evolución de la región a la que primero llegaron las que se consideran las especies morfológicamente más primitivas de *Procambarus*, que son *P. digueti* y *P. bouvieri* (Villalobos, 1955). Posteriormente se originaron las especies de *Cambarellus* (*C. montezumae*, *C. prolixus*,



C. chapalanus, *C. patzcuarensis*) (Pedraza, 2011). Alvarez *et al.* (en prensa) advierten que ésta es una de las áreas más interesantes, puesto que las especies de *Procambarus* pudieron haberse establecido en esta región durante el Cretácico superior o medio (Villalobos, 1955; Hobbs, 1984). Mientras que las especies de *Cambarellus* pudieron establecerse en esta región entre los últimos 1.5 a 9 millones de años (Pedraza, 2011). En otras palabras, la alta riqueza de especies de la región es el resultado del arribo de muy diferentes linajes y el establecimiento de especies ocurrido durante más de 70 millones de años.

La segunda zona con una alta riqueza de especies se encuentra al norte de Querétaro, norte de Puebla, Hidalgo y centro de Veracruz. En esta gran área confluyen varios linajes del género *Procambarus* que son identificados como diferentes subgéneros y que pueden también tener diferentes historias evolutivas, habiendo llegado a ocupar la región en diferentes épocas (López-Mejía, 2006). Esta zona se identifica rápidamente en la Figura 15 correspondiendo a una porción de la Sierra Madre Oriental que empieza justo al norte de Laguna Verde en donde la sierra alcanza la costa del Golfo de México. En esta zona se encuentra el cuadro con mayor número de especies (15) y también se encuentran 28 especies diferentes de acociles, lo que representa cerca del 50% de toda la fauna de cambarinos de México. La diversidad biológica de una zona es el resultado de la acumulación de especies durante muchos millones de años, muestra la complejidad del mecanismo que ha generado y mantenido dicha diversidad y la importancia de conservar estos conjuntos de especies, ya que de perderse difícilmente se recuperarán.

Curva acumulativa de especies

Para evaluar los patrones de distribución y las áreas de endemismo se requiere primero saber que tan profundo es nuestro conocimiento del grupo de estudio, por si fuera necesario tomar decisiones sobre medidas de conservación o se dirigieran esfuerzos de colecta a ciertas áreas. Este análisis mostró la heterogeneidad con la que se han descrito las especies de acociles a través del tiempo. Existen décadas con pocas especies descritas o incluso ninguna descripción. También identifica los años en los cuales se obtuvieron varias especies. Es de suma importancia saber cómo y en qué cantidad se han ido describiendo las especies de cambáridos mexicanos, porque da idea de cuántas especies nuevas potenciales podrían existir en la actualidad. La aparente asíntota que aparece al final de la curva acumulativa (Figura 3) podría reflejar que no faltan muchas especies por describir. Sin embargo, esto debe ser tomado con cautela ya que depende de la intensidad de muestreo que se ha invertido en distintas regiones y del trabajo taxonómico que se ha logrado, hasta el momento. Cabe señalar que en los últimos 30 años solamente seis autores han



descrito acociles de México (Hobbs, Alvarez, López-Mejía, Mejía-Ortíz, Rojas y Villalobos), lo que hace patente la necesidad de más especialistas en esta área.

De 1943 a 1954 el Dr. Villalobos da principio formal al estudio de la taxonomía de los cambáridos en México (Villalobos, 1955). En varias colectas que realizó en diferentes zonas del país, reconoce la existencia de especies nuevas. De acuerdo con sus investigaciones en campo reconoce que en la captura de acociles fue importante considerar sus hábitos, la preferencia por algún ambiente en particular, así como las horas de mayor actividad de los organismos para tener el éxito deseado en la captura de ejemplares. En general, en las colectas se han omitido datos sobre el comportamiento, hábitat y asociaciones de los acociles, lo cual nos ha dejado solamente con los datos de fecha y localidad.

Distribución de especies

La hipótesis más aceptada sobre la invasión de los acociles a México, explica que proceden de Estados Unidos y que a través de migraciones en distintos períodos geológicos, los cambáridos, siguiendo dos rutas principales fueron estableciéndose cada vez más al sur, en las regiones adecuadas para su existencia (Hobbs, 1984). Es probable que la ruta más antigua que siguió la biota cambarina, fuera a través de la planicie central del país. La segunda ruta, explica que la migración fue progresando por la planicie costera del Golfo de México después de su emersión, la cual brindó condiciones favorables, por lo que podría deducirse la gran variedad de formas y el gran número de especies reportada en esa zona (Villalobos, 1955).

La distribución de los acociles no es azarosa. Para explicar la distribución actual de la biota, hace falta explicar la historia geológica de la región, la cuál permite visualizar los cambios ocurridos en las poblaciones relacionadas con las barreras geográficas, vistas como productos de eventos geológicos ocurridos en la zona de distribución de cada taxa (Aguilar *et al*, 2005; Morrone, 2005). Con estos cambios geológicos, puede verse modificada la diversificación genética de los individuos al cambiar el hábitat original de las especies y esto a través del tiempo, produce aislamiento por distancia en las subpoblaciones y la posterior restricción del flujo genético entre ellas puede conducir a la diversificación del fenotipo de los organismos mediante la adaptación, capacitando a los organismos para sobrevivir (Salomon, 2001). La distribución geográfica actual de una población puede atribuirse entonces, a colonización o expansión de otra población, después de lo cual su estructura genética podría verse afectada a través del tiempo debido a la recombinación genética, dada por diversos factores, tales como la dispersión, migración, selección y el sistema de apareamiento (López-Mejía, 2008). Posiblemente grandes poblaciones fueron separadas en



subpoblaciones dispersadas geográficamente como consecuencia de la conformación final de las diferentes regiones, obligando a las nuevas y múltiples formas a permanecer en un área más restringida (Holsinger y Mason-Gamer, 1996).

Así, la complicada topografía del territorio nacional y su ubicación entre dos provincias biogeográficas, Neártica y Neotropical ha provocado que existan regiones que se han convertido en zonas de especialización múltiple, donde una especie ancestral con amplia distribución quedó fragmentada en pequeñas poblaciones vicariantes (Morrone, 2005). Según Ferrusquía-Villafranca (1998), la Faja Volcánica Transmexicana se define como un centro de endemismo para muchos grupos biológicos, entre ellos los mamíferos y en consecuencia, el patrón de variación actual de muchos grupos sugiere una evolución por fragmentación. En este análisis se pudo observar que de igual forma se puede considerar a la Faja Volcánica Transmexicana, como un importante centro de endemismo de los acociles. Según Villalobos (1955), desde el punto de vista ecológico y geográfico, La Faja Volcánica Transmexicana puede ser vista como una barrera natural que detuvo a los cambáridos en su migración hacia el sur, actuando como un punto de dispersión de los acociles. Procesos de vicarianza también pudieron contribuir para generar el actual patrón de distribución de las especies (López-Mejía, 2006).

Además, los fenómenos orogénicos que dieron lugar a cadenas montañosas y a su vez a desviaciones de cauces de ríos o formación de volcanes, han dado como resultado la gradación de climas y por consiguiente una gran abundancia de especies de flora y fauna, explicando la gran diversidad fisiográfica y biológica presente en el territorio nacional (Ramamoorthy *et al.*, 1998). Dadas estas condiciones, el género *Cambarellus* y los subgéneros de *Procambarus* han quedado geográficamente bien delimitadas en regiones establecidas, aunque todavía existen territorios compartidos por varios subgéneros, pero éstos son pocos (Villalobos, 1955; Hobbs, 1984; Rojas, 1998).

La diversificación de géneros, subgéneros y especies pudieron deberse principalmente a la formación de la Sierra Madre Oriental y a la Faja Volcánica Transmexicana, en la cuál se presume especialmente la diversa riqueza faunística debido a su amplio gradiente altitudinal. De acuerdo con Hobbs (1972), el centro de origen inicial de cambáridos se movió hacia el sur desde el norte de Florida hasta la costa del Golfo de México alcanzando la Faja Volcánica Transmexicana, propiciando la formación de varias especies. Los altos endemismos genéricos y específicos no solo han ocurrido en la fauna cambárida sino en otros grupos, como las plantas vasculares ya que existen 300 géneros y el 55-60% de especies. Es por ello que México ha sido catalogado como un centro de evolución y diferenciación de categorías específicas y supraespecíficas (Ramamoorthy y Lorence, 1987).



Por falta de exploraciones en la parte occidental no se puede asegurar la inexistencia de los acociles en esa zona del país. Sin embargo, dadas las condiciones ecológicas que privan al occidente de México, seguramente la fauna de cambáridos debe ser más pobre que en la región de la vertiente del Golfo de México (Villalobos, 1955). Por otro lado, la vasta cantidad de especies presentes en el estado de Veracruz puede deberse probablemente a la orografía que se presenta en las áreas de Huatusco-Orizaba-Córdoba, Los Tuxtlas y la zona de Tuxpetec en los inicios de la región montañosa del norte de Oaxaca (Rojas, 1998).

Los entornos hidrológicos, climáticos, geográficos y geológicos de México dan como resultado ciertas interacciones que ocasionan un paisaje heterogéneo, por lo tanto tenemos una distribución y abundancia dispar de los recursos acuáticos epicontinentales del país (SEDESOL, 1993; INEGI, 1995). Es de esperarse que las especies dulceacuícolas tengan igualmente una distribución y abundancia dispar si consideramos un análisis a escala país. El 53% del territorio nacional tiene un balance hídrico negativo (zonas desérticas, áridas y semiáridas) donde existen severos problemas con la disponibilidad de agua y las sequías son comunes. El resto del territorio, 47% posee un balance hídrico positivo (zonas húmedas o subhúmedas), donde el problema más común son las inundaciones y los problemas de contaminación del agua. Los cuerpos de agua naturales son abundantes en las zonas del Golfo y el sureste del país (37-40%), donde encontramos una mayor cantidad de especies de acociles del género *Procambarus*. La mayoría de los lagos de México, son pequeños y están ubicados en la región centro occidental del altiplano mexicano (Alcocer, 2007), donde se encuentra la mayor diversificación del género *Cambarellus*. Por lo tanto si las zonas de la vertiente del Golfo y sureste del país, abarcan la mayor cantidad de agua dulce, es lógico pensar que es ahí donde se presenta la mayor cantidad de especies de acociles simplemente porque es donde se encuentra el mayor porcentaje de su biotopo.

Muchos son los factores abióticos que influyen en la presencia/ausencia de las especies dentro del cuerpo de agua e incluso existe una distribución diferencial dentro de un mismo lago, río, presa o humedal (Alvarez, 1981). Los cuerpos de agua dulce son altamente heterogéneos ya que presentan una amplia gama de microhabitats, es decir, son espacialmente variables, ya que en cada una de las masas acuáticas se encuentran un gran complejo de elementos cuya interacción determina condiciones ecológicas particulares. Cada región del cuerpo de agua responde a diversos factores físicos, químicos y biológicos. Eso les confiere propiedades específicas como alta diversidad biológica, como resultado de evitar la competencia entre los individuos que integran la comunidad (Alvarez, 1981). La altitud por ejemplo, a la que se encuentran los cuerpos de agua, se considera como factor limitante en la distribución de las especies, ya que pueden estar asignadas a la parte alta de la cuenca, o a la parte baja o incluso estar presente una o más de una especie, donde los tributarios se juntan (Rojas, 1998). Los acociles son organismos que tienen preferencia por las



condiciones que se presentan en las regiones más altas de las cuencas, básicamente en los nacimientos de los ríos (López-Mejía, 2006).

Se conoce que la presencia de los cambáridos esta caracterizada por dos factores principalmente. Por una parte están íntimamente asociados al sustrato lodoso y por otra sólo los encontramos en cuerpos de agua poco profundos y sin corrientes fuertes (obs. pers.). Muy posiblemente su preferencia por un sustrato lodoso se debe al alto contenido de materia orgánica que éste posee, fundamental fuente alimenticia del acocil (Mejía-Ortiz, 2008). Los sedimentos del fondo de aguas epicontinentales generalmente son ricos en materia orgánica (más del 10%). Los cambáridos tienen preferencia por enterrarse en el lodo, principalmente las hembras cargadas de huevos ya que esto ofrece protección contra depredadores. El enterrarse les ofrece resguardo en temporadas de sequía al mantenerse en un lugar húmedo dentro de su madriguera (Alvarez y Villalobos, 1997). Los acociles pueden vivir perfectamente en condiciones de alta humedad, no necesariamente sumergidos por completo de agua (Villalobos, 1955). En cuanto a localizarse en sitios de poco caudal, hay que considerar que entre menos velocidad de corriente exista, más se favorecerá la acumulación de materia orgánica y por lo tanto habrá gran disponibilidad de alimento para cada individuo. Además, la falta de corriente confiere la ventaja a los organismos de no ser arrastrados, dando la oportunidad de establecerse en un mismo sitio (Alvarez, 1981). Por otro lado, la vegetación acuática juega un papel trascendente para la presencia/ausencia de acociles de forma directa ya que por lo general se comporta como un mosaico de unidades discontinuas que varía a lo largo del cuerpo de agua (Alonso-Eguális, 2007). La vegetación acuática está considerada también como una serie de islas que resguardan y protegen a los organismos. López-Mejía (2008), considera que las condiciones ambientales particulares de cada zona han influido fundamentalmente en la especialización de los taxa. Las especies de acociles estan distribuidas bajo condiciones muy particulares, eso refleja su gran especificidad fisiológica (requerimientos) para existir en determinados ambientes (Rojas, 2003).

Los principales factores de dispersión de los acociles son: a través de las corrientes de los ambientes lóticos, a través de embarcaciones a las cuales pueden quedar sujetos y trasladarse de un sitio a otro por lo menos dentro de un mismo cuerpo de agua (laguna) pero con kilómetros de diferencia ya sea en su estado larval, juvenil o adulto o por efecto de inundaciones de los cuerpos de agua dulce. Tal como ocurre con *P. llamasi*, especie de la cuál se desconoce con presición, sus medios de distribución a lo largo de la Península de Yucatán (única región de distribución de la especie), pero es probable que ocurra a través de arrastres provocados por las lluvias, permitiendo la radiación de la especie por toda la Península. La Sierra de Ticul es la zona más alta de toda la Península y ésta sirve como barrera geográfica que impide la penetración de *P. llamasi* hacia el norte (Rodríguez, 1999).



Los cambáridos se han adaptado exitosamente a las diferentes condiciones ambientales que han colonizado, gracias a su gran capacidad de adaptación fisiológica. Se ha reportado que son capaces de soportar una amplia variedad de temperaturas, escasez de agua (resisten muy bien las temporadas de secas), amplio intervalo de tolerancia a salinidades y su capacidad de omnivoría, los hace capaces de permanecer en ambientes con características contrastantes (Villalobos, 1955; Hobbs, 1991; Rodríguez, 1999).

El hombre juega un papel fundamental en la distribución de las especies de forma directa (aprovechándolas con diversos fines) o de forma indirecta al afectar por varios motivos el hábitat que ocupan las especies y restringiendo cada vez más su intervalo de distribución. En este último caso, en su afán de aumentar el valor económico de dichos crustáceos y en aras de experimentación, sobre todo en estudios fisiológicos, de osmoregulación, gasto energético, tasas de crecimiento y esfuerzo reproductivo, ha introducido especies exóticas de acociles a diferentes cuerpos de agua ocasionados generalmente por accidentes o descuidos en las áreas de acuicultura de los cambáridos de interés comercial. Presentándose subsecuentes problemas ecológicos que van desde el desplazamiento de las poblaciones nativas de acociles mexicanos en el lugar del accidente, hasta la desaparición de otras especies tanto de invertebrados como de especies vegetales ya que generalmente la especie invasora alcanza crecimientos masivos dentro del nuevo hábitat creando problemas ambientales al generarse una nueva composición de especies y por tanto la consecuente alteración de sus interacciones biológicas o bien pueden ser portadores de alguna enfermedad, como en el caso de *P. clarkii* el cual es hospedero intermediario de numerosos helmintos de vertebrados (Johnson, 1977).

Tanto las introducciones como las extinciones son dos procesos que modifican el patrón de distribución natural de las especies. En México podemos hablar de ambos procesos para diferentes especies en diferentes áreas. Con respecto a especies introducidas, *P. clarkii* es el invertebrado de agua dulce con mayor número de introducciones en el mundo de manera exitosa. *O. virilis* es otra especie introducida sobre todo en Europa. Otras especies también han sido introducidas a México pero en menor escala, son los parastácidos *C. destructor* y *C. quadricarinatus*. Esta última especie fue introducida en México proveniente de Australia en la década de los 80's por algunos acuicultores que manejaron la especie en el estado de Morelos. Es una especie sumamente exitosa a pesar de ser nativa del hemisferio sur (endémica de Australia), perteneciente a la familia Parastacidae. La característica morfológica más notable es que tienen el aparato branquial más completo (de 20 a 21 branquias a cada lado) que los astácidos del hemisferio norte, que sólo presentan 17 branquias a cada lado (Hobbs, 1942; Villalobos, 1954). Quizá esta característica le confiera a *C. quadricarinatus* una mayor capacidad respiratoria y la permanencia con éxito dentro del



hemisferio norte. Se ha reportado para el estado de Morelos como para el sur de Tamaulipas (Bortolini *et al.*, 2007).

La principal causa de extinciones que se puede detectar hasta ahora es la modificación o desaparición de los cuerpos de agua. Un ejemplo de esto es la especie *C. chihuahuae*, especie endémica de un ojo de agua en Villa Ahumada, Chihuahua. En la actualidad está comprobada la desaparición del ojo de agua y por lo tanto la extinción de la especie. De la misma forma está documentada la extinción de *C. alvarezii* endémica de un ojo de agua llamado El Potosí localizado en el sur del estado de Nuevo León (Rodríguez y Muñoz, 2008). En varios escenarios es posible que hayan ocurrido otras extinciones también, pero ¿y las que no se han documentado? ¿Cuántas especies de acociles se han perdido hasta el momento debido al mal manejo de los cuerpos de agua? Recordemos que son especies endémicas de esos lugares, que no existen en ninguna otra parte del mundo y que evidentemente su recuperación es imposible. Precisamente por eso hay que hacer un estudio completo que incluya colectas en todas las localidades y de todas las especies para saber si todas las especies que se conocen siguen existiendo en los lugares de su descripción original o en sitios aledaños. Sin embargo, eso requiere costos y la cooperación de numerosos investigadores de orden multidisciplinario.

La problemática de las extinciones e introducciones genera preguntas para el tipo de análisis como los que aquí se realizaron. Las áreas en donde han ocurrido extinciones deberían considerarse como áreas de alto valor para su conservación. Sin embargo, las especies que les daban interés han desaparecido. Al no considerarse estas áreas en nuevos análisis podrían modificar los patrones reales de diversidad y endemismo. Por otra parte, las introducciones pueden generar áreas de alta diversidad que no corresponden a ningún fenómeno natural confundiendo las interpretaciones de los análisis. Se deben entonces tomar con cautela los resultados, que pueden cambiar de acuerdo al tipo de análisis y de pregunta que se trate.

La fauna cambarina se compone de especies con amplia distribución (la minoría), *C. montezumae*, *P. clarkii* y *P. llamasii* y con distribuciones restringidas (la mayoría) (Villalobos, 1955; Rojas, 1998, 2003). Aguilar (2008), demostró en el caso de helmintos parásitos de peces de agua dulce, que también existe el mismo patrón donde la mayor cantidad de especies tienen distribuciones restringidas y pocas especies poseen amplia distribución, característica compartida con sus hospederos. Cabe considerar que tanto peces como crustáceos se caracterizan por poseer una capacidad de dispersión reducida, favoreciendo la emergencia de patrones de distribución similares entre los dos taxa, resultado de la evolución geológica de las cuencas en que habitan. Peces y acociles son grupos que están bajo severa presión y sus especies se pueden extinguir como resultado de los impactos humanos (Pringle *et al.*, 2000). Según Liebherr (1991), de



acuerdo a la posible fragmentación antigua de las zonas montañosas de México que dividiera una biota tropical en una extratropical, que se fragmentó en la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre Occidental incluyendo parte del altiplano, sugiere que existe un gran número de especies endémicas compartidas entre las partes norte y sur de las dos Sierras, por lo que ambas pueden considerarse como unidades biogeográficas naturales.

En el caso de las especies con las que sólo se cuenta con el registro de la localidad tipo, no se han encontrado indicios de que el área de distribución sea mayor. Por ejemplo *P. achilli* se conoce sólo dentro de 20 km alrededor de la localidad tipo (López-Mejía *et al.*, 2003). Sólo algunas especies de acociles pueden salir de su intervalo de distribución. De que dependa esta condición, es aún desconocido (Mejía-Ortiz, 2006). Las especies *C. occidentalis*, *P. olmecorum*, *P. villalobosi* y *P. xilitlae* son especies con las cuáles no se cuenta con ningún registro mexicano. Han sido colectadas hace ya varias décadas por investigadores extranjeros y dichos registros se encuentran en colecciones de otros países sobre todo de Estados Unidos. Por lo que surge la pregunta, ¿Por qué no se cuenta con ningún registro de estas especies dentro de una colección mexicana? ¿Por qué nadie se ha interesado en coleccionar esas especies? Es preciso entonces, enfocarse a buscar dichas especies, en las localidades donde fueron reportadas, al menos para registrarlas y conservarlas en una colección biológica del país. Sabemos de su existencia únicamente por las colectas pasadas que se han registrado y sus posteriores descripciones, pero no se cuenta con un solo ejemplar para observaciones dentro del país o para conocer la densidad de sus poblaciones.

Áreas de endemismo

El índice de endemismo corregido (IEC) es un método más preciso para determinar el endemismo real en un cuadro o zona, debido a que no está influenciado por la riqueza de especies como en el caso del índice de endemismo (IE). El resultado de la corrección mostró que en lugar de tener solamente un cuadro con gran importancia (cuadro rojo), definida por la riqueza de especies, se obtiene en cambio tres cuadros (Figura 17). Se ha discutido ampliamente, sobre todo en el diseño de reservas naturales, que podría ser más importante ¿conservar un área con muchas especies comunes? o ¿conservar un área con pocas especies raras? En el caso de los acociles mexicanos se deberían considerar ambos casos. Es decir, tener reservas para proteger especies muy raras que están en peligro de extinción, como *C. occidentalis*, *O. virilis*, *P. cavernicola*, *P. hortonhobbsii*, *P. maya*, *P. paradoxus*, *P. strenthi*, *P. veracruzanus*, *P. villalobosus* y *P. xilitlae*. Pero además tener reservas en zonas donde el endemismo y la riqueza de especies son altos, aunque existan ahí especies de amplia distribución.



En el análisis aquí presentado se obtienen tres cuadros con el valor máximo del IEC, esto quiere decir que se encuentra ahí una especie que no se encuentra fuera de ese cuadro. Tales son los casos de *C. chihuahuae* del área de Villa Ahumada, Chihuahua; *C. areolatus*, de la zona de Parras, Coahuila; y de *Procambarus oaxacae*, del norte de Oaxaca. Valga aquí apuntar que posiblemente *C. chihuahuae* esté considerada como una especie ya extinta, como se reporta en la lista roja de la IUCN. De esta manera, el análisis identifica tres especies que ya se habían considerado como muy raras previamente y deberían proponerse medidas de conservación específicas para cada una de ellas. El análisis del IEC también identifica la zona donde confluyen los estados de Veracruz, Oaxaca y Puebla, como una zona de muy alto endemismo. Aquí, como en el caso de Michoacán y Jalisco, se encuentran tanto especies del género *Cambarellus* como del género *Procambarus*, lo que le añade una importancia particular debido a los diferentes orígenes de cada línea evolutiva.

Retomando la idea de que había que identificar zonas de alta diversidad y de alto endemismo independientemente, éstas dos valoraciones se examinaron mediante un análisis de asociación de Olmstead-Tukey (Figura 18). Así, se identificaron los posibles centros de alta riqueza de especies y alto endemismo, también llamados “hotspots”. Este tipo de análisis es más amplio y nos arroja 12 cuadros distintos, en contraste con el análisis de IE que nos arroja sólo un cuadro o en el caso del IEC que arroja tres cuadros.

Los cuadros que presentan alta riqueza de especies y altos niveles de endemismo son reconocidas como “hotspots”. Ecológica y biogeográficamente dichas zonas deben ser consideradas en términos de conservación. Por ejemplo, aquí se describe que en un solo cuadro de un grado de latitud por uno de longitud se concentra el 26% de las especies de acociles. Dichas zonas pueden ser consideradas como una isla, donde alrededor de la misma existen condiciones tan distintas que el número de especies disminuye considerablemente a la mitad o menos. Ramamoorthy (1998), reconoce que la topografía junto con la variabilidad climática ha generado numerosas islas biológicas que alojan endemismos. Dichos centros de endemismo están separados unos de otros, lo que sugiere que la compleja historia geológica de México ha sido una fuerza evolutiva (Ramamoorthy *et al.*, 1998). La diversificación de especies en estas regiones se debe principalmente a la heterogeneidad que proporciona tanto la Sierra Madre Oriental como la intersección con la Faja Volcánica Transmexicana. Dos cuadros obtenidos aquí como “hotspots” (19° N, 101° W; 18° N 95° W; ver Figura 19) también son consideradas por Aguilar *et al.* (2008), como “hotspots” para helmintos parásitos de peces de agua dulce. Lo que hace suponer que existen en esas dos zonas las condiciones ambientales ideales para que distintos componentes de la biota dulceacuícola puedan expresarse con un alto número de especies.



Distribución de los acociles en relación con Áreas Naturales Protegidas (ANP), Regiones Hidrológicas Prioritarias (RHP) y Cuencas Hidrológicas (CH).

Las ANP son regiones de cualquier parte del país que contienen una riqueza específica elevada de flora y fauna, por lo que el gobierno mexicano decidió declararlas zonas ecológicas importantes a través de un decreto publicado en el Diario Oficial de la Federación. El propósito es proteger y conservar la riqueza natural. Las ANP se reparten en ocho categorías según el tamaño, importancia, ubicación y la finalidad para la cual fue creada. Estas son: Parques Nacionales, Reservas de Biosfera, Las Áreas de Protección de Flora y Fauna Silvestre, Áreas de Protección de Recursos Naturales, Monumentos Naturales, Santuarios, Parques y Reservas Estatales y Zonas de Preservación Ecológica de los centros de población (Conanp, 2011). De las 174 ANP existentes en total, solamente en 21 de ellas se distribuyen acociles, los polígonos que delimitan a las ANP son reducidos en relación al resto del territorio nacional. Debido a la reducida protección para los acociles en este tipo de regionalización mostrada por parte de la CONANP, se puede afirmar que las ANPs tienen muy poca relación con el cuidado y conservación de las especies de acociles a pesar de que los acociles son considerados piezas clave de ecosistemas acuáticos (Rodríguez, 1999; Crowl *et al.*, 2001). Sin embargo, pocos invertebrados son considerados para la creación de áreas protegidas, ya que estas áreas son frecuentemente limitadas por diseños y tamaños, por intereses económicos, sociales o políticos. Aún así la identificación de puntos críticos mundiales y regionales tienen como objetivo dar prioridad a las actividades de conservación (Grant y Samways, 2011).

Las zonas consideradas como Regiones Hidrológicas Prioritarias, al cubrir mayor porción del territorio nacional, siendo polígonos que abarcan más territorio que los trazados para delimitar a las ANP y porque muchas RHP se juntan, tienen una mayor coincidencia con la distribución de los acociles. Esto resulta benéfico en algún sentido para la conservación de la fauna cambarina ya que dentro de estas áreas se encuentra el 75% de las especies. Sin embargo, no se debe perder de vista que ésta es sólo una calificación de ordenamiento del territorio y no una medida oficial de conservación de las poblaciones que ahí se encuentran, tanto de crustáceos como de otros invertebrados. Por lo tanto es urgente adquirir medidas preventivas para la preservación de los acociles mexicanos dentro de las cuencas hidrológicas prioritarias en las que se alojan.

La regionalización del país de acuerdo a cuencas hidrológicas, abarca como es de esperarse el 100% de la distribución de las especies de acociles mexicanos. Las cuencas hidrológicas son polígonos irregulares que cubren por completo el territorio mexicano. Por lo tanto es evidente que en alguna de las 161 cuencas hidrológicas caiga la distribución de cada una de las especies de acociles. Nosotros incluimos esta



comparación de distribución porque consideramos que era una distribución más natural para ser comparada con la distribución de los acociles y nos permitiría ver en que porción del territorio son más abundantes sin hacer referencia a divisiones políticas como las de los estados.

Independientemente de la regionalización que utilizamos para definir al país por zonas, aquellas regiones que presentan un mayor número de especies son las que debemos analizar con mayor interés ya que esas regiones son especiales por contener los factores ambientales necesarios para que se de la convergencia de varias especies de acociles en el mismo espacio.

La Lista Roja de la IUCN. El 38% de las especies de acociles mexicanos han sido catalogadas como especies de menor preocupación por la IUCN. Sin embargo, dado los escasos registros con que contamos de la mayoría de las especies (el 22% de las especies han sido agrupadas en la categoría como datos insuficientes), habría que reconsiderar dichos estatus de riesgo en evaluaciones futuras. De hecho, el 36% de las especies se encuentran dentro de estatus alarmantes como en peligro de extinción, peligro crítico, especies casi amenazadas y especies vulnerables, por lo tanto este alto porcentaje indica sin lugar a dudas la enorme amenaza actual de sus poblaciones. El 4% de las especies han sido declaradas extintas, reconociendo la tendencia revelada por el estudio este porcentaje podría llegar a ser mayor en poco tiempo.

El estatus de riesgo corregido, permite observar que las áreas de alto riesgo cambian al norte y al occidente del país. Se esperaría que hubiera muchas áreas de alto riesgo. Sin embargo, no es así, por lo que podría decirse que los criterios empleados por la IUCN tienen un enfoque muy conservador, o bien, debido a los elementos que se utilizan en las evaluaciones sus resultados pueden tener mayor precisión.

Importancia integrada de las áreas de distribución de los acociles. Al juntar los valores más representativos como riqueza de especies, IEC y estatus de riesgo corregido, localizamos dos cuadros en el mapa con los valores más altos, esto coincide con los mismos cuadros que señaló el análisis de índice de endemismo. El primer cuadro se encuentra al norte de Veracruz, mientras que el otro se localiza al sur de Coahuila. A pesar de que el análisis revela que ambos cuadros poseen los mismos valores de importancia integrada son muy diferentes. El primer cuadro se caracterizó por presentar alta riqueza específica, valores medios de endemismo, bajos valores de estatus de riesgo y además corresponde a un hotspot. Sin embargo, el segundo cuadro presentó baja riqueza específica, alto valor de endemismo, alto valor de estatus de riesgo y no es considerado un hotspot. Al norte de Chihuahua (un cuadro), en la interacción media de Veracruz con Puebla (dos cuadros) y en la parte sureste de Veracruz (dos cuadros) se presentaron los valores siguientes de importancia integrada (de 15-16) (Figura 26). Los valores verdaderamente trascendentes son



alta riqueza de especies y altos valores de endemismo, no importando el nivel de riesgo en que están catalogadas las especies. Mientras existan altos valores ya sea de riqueza o de endemismo en los cuadros, los análisis revelan que dichos cuadros son de alta importancia para la conservación, vistos como centros de interés. En la intersección de Jalisco con Michoacán, también tenemos cuadros de altos valores de importancia integrada en ellos se presentan riqueza específica media, bajos valores de endemismo, altos niveles de riesgo y esos cuadros son considerados hotspot (véanse las Figuras 15, 17, 19, 25).



CONCLUSIONES

Las especies de acociles tienen un marcado patrón de distribución acotado por regiones restringidas.

La distribución de los acociles es heterogénea y tiende a concentrarse en la parte central y sureste del país.

La fauna de cambáridos se compone de especies con amplia distribución (la minoría) y con distribución restringida (la mayoría). *Cambarellus montezumae*, *Procambarus clarkii* y *Procambarus llamasi* son las especies de más amplia distribución.

Las especies de acociles, a parte de ser endémicos de México, son microendémicos, es decir, algunas especies se distribuyen en una sola localidad.

Existen tres zonas en el país con alto valor de endemismo: norte del estado de Chihuahua, sur de Coahuila y norte de Oaxaca.

Las áreas con altos valores de endemismo y de riqueza de especies, obtenidos independientemente son doce y se encuentran distribuidos en los estados de Jalisco, Michoacán, Hidalgo, Puebla, México, Distrito Federal, Morelos, Oaxaca, Tamaulipas y Veracruz.

Las regionalizaciones del territorio nacional como las ANP y las RHP no toman en cuenta la distribución de los acociles.

La evaluación de importancia integrada ubica 2 áreas de interés, al sur de Coahuila y al norte de Veracruz, que deberían ser el foco de atención de nuevas investigaciones y esfuerzos de conservación.



LITERATURA CITADA

- ALCOCER, J.** 2007. El agua epicontinental de México. *Ciencia. Revista de la Academia Mexicana de Ciencias* **58**(3):26-35.
- ALONSO-EGUÍALIS, P.** 2007. Importancia del estudio de la entomofauna acuática para la conservación y manejo sustentable de sistemas dulceacuícolas de México. *In Simposio Internacional Entomología Acuática Mexicana: estado actual de conocimiento y aplicación.*
- ALVAREZ, F. y J. L. VILLALOBOS.** 1994. Two new species and one new combination of freshwater crabs (Brachyura, Pseudothelphusidae) from Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **107**:729-737.
- ALVAREZ, F. y J. L. VILLALOBOS.** 1997. Decapoda. *In Historia Natural de Los Tuxtlas*, E. González, R. Dirzo y R. Vogt (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. p. 433-438.
- ALVAREZ, F., J. L. VILLALOBOS y E. LIRA.** 1996. Decapoda. *In Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México*, J. Llorente-Bousquets, A. N. García Aldrete y E. González-Soriano (eds.). Conabio-Universidad Nacional Autónoma de México, México. p. 103-129.
- ALVAREZ, F., J. L. VILLALOBOS, Y. ROJAS y R. ROBLES.** 1999. Lista y comentarios sobre los crustáceos decápodos de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie zoológica* **70**(1):1-27.
- ALVAREZ, F., M. LÓPEZ-MEJÍA y J. L. VILLALOBOS.** 2007. A new species of crayfish (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) from a salt marsh in Quintana Roo, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **120**(3):311-319.
- ALVAREZ, F. y R. RANGEL.** 2007. Estudio poblacional del acocil *Cambarellus montezumae* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) en Xochimilco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **78**(2):431-437.
- ALVAREZ, J.** 1981. Pláticas hidrobiológicas. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología. Continental. México. 167 pp.
- AGUILAR-AGUILAR R., R. CONTRERAS-MEDINA, A. MARTÍNEZ-AQUINO, G. SALGADO-MALDONADO y A. GONZÁLEZ-ZAMORA.** 2005. Aplicación del análisis de parsimonia de endemismos (PAE) en los sistemas hidrológicos de México: Un ejemplo con helmintos parásitos de peces dulceacuícolas. *In Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines*, J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrón. (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. p. 227-239.
- AGUILAR-AGUILAR, R., G. SALGADO, R. CONTRERAS y A. MARTÍNEZ.** 2008. Richness and endemism of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society* **94**:435-444.
- ANDERSON, S.** 1994. Area and endemism. *Quarterly Review of Biology* **69**:451-471.



- ARRIAGA, L., C. AGUILAR, D. ESPINOSA y R. JIMÉNEZ.** 1997. *Regionalización ecológica y biogeográfica de México*. Workshop developed in the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Mexico, Conabio.
- ARRIAGA, L., V. AGUILAR y J. ALCOCER.** 2000. Aguas continentales y diversidad biológica de México. Conabio, México. 327 p.
- BARBOUR, M. T., J. GERRITSEN, B. D. ZINDER y J. B. STRIBLING.** 1999. Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish. Second Edition. EPA 841-B41-99-002. U. S. Environmental Protection Agency. Office of Water. Washington, D. C.
- BORTOLINI, J. L., F. ALVAREZ y G. RODRÍGUEZ-ALMARAZ.** 2007. On the presence of the Australian redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, in Mexico. *Biological Invasions* **9**:615-620.
- CONABIO.** 2010. Portal de geoinformación. Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad. [http:// www.conabio.gob.mx/informacion/gis/](http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/); última consulta. 19/05/10.
- CONABIO.** 2011. Portal de Especies invasoras http://www.conabio.gob.mx/invasoras/index.php/Especies_invasoras-Crust%C3%A1ceos última consulta. 30/5/11
- CONANP.**2011. Áreas Naturales Protegidas <http://www.conanp.gob.mx/regionales/>
- CONTRERAS-MEDINA, R., J. J. MORRONE y I. LUNA.** 2001. Biogeographic methods to identify gymnosperm biodiversity “hotspots”. *Naturwissenschaften* **88**:427-430.
- CRISP, M. D., S. LAFFAN, H. P. LINDER y A. MONRO.** 2001. Endemism in the Australian flora. *Journal of Biogeography* **28**:183-198.
- CROWL, T. A., W. H. MCDOWELL, A. P. COVICH y S. L. JOHNSON.** 2001. Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream. *Ecology* **82**:775-783.
- CUMBERLIDGE, N., P. K. L. NG, D. YEO, T. NARUSE, K. MEYER y L. ESSER.** 2011. Diversity, endemism and conservation of the freshwater crabs of China (Brachyura: Potamidae and Gecarcinucidae). *Integrative Zoology* **2011**(6) 45-55.
- FAXON, W.** 1914. Notes on the crayfishes in the United States Nacional Museum and the Museum of Comparative Zoology, with descriptions of new species and subspecies to which is appended a Catalogue of known species and subspecies. *Memoirs of Museum of Comparative Zoology at Harvard College* **40**(23):356-361.
- FERRUSQUÍA-VILAFRANCA, I.** 1998. Geología de México: una sinopsis. In: Ramamoorthy T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM., México D. F., p. 3-108.
- GRANT, P. y M. SAMWAYS.** 2011. Micro-hotspot determination and buffer zone value for Odonata in a globally significant biosphere reserve. *Biological Conservation* **144**:772-781.



- HERNÁNDEZ, L., A. MAEDA-MARTÍNEZ, G. RUIZ-CAMPOS, G. RODRÍGUEZ-ALMARAZ, F. ALONZO-ROJO y J. C. SAINZ.** 2008. Geographic expansion of the invasive red crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Crustacea: Decapoda) in Mexico. *Biological Invasions* **10**:977-984.
- HOBBS, H. H., JR.** 1942. A generic revision of the crayfishes of the subfamily Cambarinae (Decapoda, Astacidae) with the description of a new genus and species. *American Midland Naturalist* **28**:334-357.
- HOBBS, H. H., JR.** 1943. Two new crayfishes of the genus *Procambarus* from Mexico (Decapoda, Astacidae). *Lloydia* **6**:198-206.
- HOBBS, H. H., JR.** 1969. *Procambarus villalobosi*, un Nuevo cambarino de San Luis Potosí, México (Decapoda: Astacidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Ciencias del Mar y Limnología* **38**(1):41-46.
- HOBBS, H. H., JR.** 1972. The subgenera of the crayfish genus *Procambarus* (Decapoda: Astacidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* **117**:1-22.
- HOBBS, H. H., JR.** 1973. Three new troglobitic decapod crustaceans from Oaxaca, Mexico. *Association for Mexican Cave Studies Bulletin* **5**:25-38.
- HOBBS, H. H., JR.** 1974. Synopsis of the Families and Genera of Crayfishes (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology* **164**:1-32.
- HOBBS, H. H., JR.** 1975. New crayfishes (Decapoda: Cambaridae) from the southern United States and Mexico. *Smithsonian Contributions to Zoology* **201**:1-34.
- HOBBS, H. H., JR.** 1977. Cave-inhabiting crayfishes of Chiapas, Mexico (Decapoda: Cambaridae). *Accademia Nazionale dei Lincei Quaderno* **171**:197-206.
- HOBBS, H. H., JR.** 1982. A new crayfish (Decapoda: Cambaridae) from the state of Puebla, Mexico, with new locality records for *Procambarus (Villalobosus) xochitlanae* and entocytherid ostracod symbionts. *Association for Mexican Cave Studies Bulletin* **8**:39-44.
- HOBBS, H. H., JR.** 1984. On the distribution of the crayfish genus *Procambarus* (Decapoda: Cambaridae). *Journal of Crustacean Biology* **4**(1):12-24.
- HOBBS, H. H., JR.** 1989. An illustrated checklist of the American crayfishes (Decapoda: Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* **480**:1-236.
- HOBBS, H. H., JR.** 1991. Decapoda. In: Throp H. y A. P. Covich (Eds.), *Ecology and classification of north American freshwater invertebrates*. Academic Press Inc., 823-874 p.
- HOLDICH, D. M., M. M. HARLIOGLU y I. FIRKINS.** 1997. Salinity adaptations of crayfish in British waters with particular reference to *Austropotamobius pallipes*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **44**:147-154.
- HOLSINGER, K. E. y R. J. MASON-GAMER.** 1996. Hierarchical analysis of nucleotide diversity in geographically structured populations. *Genetics* **142**:629-639.



- HOOPER, D. U., S. CHAPIN III, J. J. EWEL, A. HECTOR, P. INCHAUSTI, S. LAVOREL, J. H. LAWTON, D. M. LODGE, M. LOREAU, S. NAEEM, B. SCHMID, H. SETALA, A. J. SYMSTAD, J. VANERMMEEER y D. A. WARDLE.** 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**:3-35.
- HUIDOBRO, L., J. J. MORRONE, J. L. VILLALOBOS y F. ALVAREZ.** 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* **33**:731-741.
- INEGI.** 1995. Estadísticas del Medio Ambiente, México. INEGI.
- JOHNSON, P. T.** 1977. A viral disease of the blue crab, *Callinectes sapidus*, histopathology and differential diagnosis. *Journal of Invertebrate Pathology* **29**:201-209.
- LIEBHERR, J. K.** 1991. A general area cladogram for montane Mexico based on distribution in the Platynine genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* **93**:390-406.
- LÓPEZ-MEJÍA, M.** 2006. Diversificación de *Procambarus* (*Villalobosus*) Hobbs, 1972 (Crustacea: Decapoda: Cambaridae). *Tesis de Doctorado*, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 227 p.
- LÓPEZ-MEJÍA, M.** 2008. Sistemática de los acociles de México. In *Crustáceos de México: Estado actual de su conocimiento*. F. Alvarez y G. Rodríguez (eds.). Universidad Autónoma de Nuevo León. 115-166.
- LÓPEZ-MEJÍA, M., L. M. MEJÍA y F. ALVAREZ.** 2003. *Procambarus* (*Villalobosus*) *achilli* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) a new species of crayfish from Mexico. *Crustaceana* **76**:523-531.
- LÓPEZ-MEJÍA, M., F. ALVAREZ y L. M. MEJÍA-ORTIZ.** 2004. *Procambarus* (*Villalobosus*) *chacalli* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) a new species of crayfish from Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **117**(2):169-175.
- LÓPEZ-MEJÍA, M., F. ALVAREZ y L. M. MEJÍA-ORTIZ.** 2005. *Procambarus* (*Ortmannicus*) *hidalgoensis* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) a new species of crayfish from Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **118**(3):558-565.
- MARCH, J. G., J. P. BENSTEAD, C. M. PRINGLE y M. W. RUEBEL.** 2001. Linking shrimp assemblages with rates of detrital processing along an elevational gradient in a tropical stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**:470-478.
- MARTIN, J. W. y G. E. DAVIS.** 2001. An updated classification of the recent crustacean. *Science Series. Natural History Museum of Los Angeles Country*. United States of America. 124 p.
- MEJÍA-ORTÍZ, L. M., G. HARTNOLL y J. A. VICCON-PALE.** 2003. A new stygobitic crayfish from Mexico, *Procambarus cavernicola* (Decapoda: Cambaridae), with a review of cave-dwelling crayfishes in Mexico. *Journal of Crustacean Biology* **23**(2):391-401.



- MORRONE, J. J.** 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. **76**:207-252.
- OLSON, D. M. y E. DINERSTEIN.** 1998. The Global 2000: A representation approach to conserving the Earth's most biologically valuable ecoregions. *Conservation Biology* **12**:502-515.
- ORTMANN, A. E.** 1902. The Geographical Distribution of Freshwater Decapods and its Bearing upon Ancient Geography. *Proceedings of the American Philosophical Society* 41(171): 267-400.
- ORTMANN, A. E.** 1905. *Procambarus*, a new subgenus of the genus *Cambarus*. *Annals of the Carnegie Museum* **3**:435-442.
- ORTMANN, A. E.** 1906. Mexican, Central American and Cuban Cambari. *Proceedings of the Washington Academy of Sciences* **8**:1-24.
- PEDRAZA-LARA, C.** 2011. Patrones de diversificación y procesos evolutivos en cangrejos de río (Crustacea, Astacoidea). *Tesis de Doctorado*, Universidad Complutense de Madrid. 286pp.
- PRINGLE, C. M., F. N. SCATENA, P. PAABY-HANSEN y M. NUÑEZ-FERRERA.** 2000. River conservation in Latin America and the Caribbean. In *Global perspectives on river conservation: science, policy and practice*, P. J. Boon y G. E. Petts (eds.). John Wiley and Sons. p. 39-75.
- RAMAMOORTHY, T. P., R. BYE, A. LOT, y J. FA.** 1998. Diversidad Biológica de México: Orígenes y Distribución. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 791p.
- RAMAMOORTHY, T. P. y D. H. Lorence.** 1987. Species vicariante in Mexican flora and a new species of *Salvia* from Mexico. *Adansonia* **2**:167-175.
- RODRÍGUEZ, G. y R. MUÑIZ.** 2008. Conocimiento de los acociles y langostinos del noreste de México: amenazas y propuestas de conservación. In *Crustáceos de México: Estado actual de su conocimiento*. F. Alvarez y G. Rodríguez. (eds.) Universidad Autónoma de Nuevo León. p. 167-206.
- RODRÍGUEZ, M.** 1999. Biología y sistemática de los Cambáridos del Sudeste de México y su potencial aprovechamiento en la acuicultura. *Tesis de Doctorado*, Universidad Nacional Autónoma de México. 101 p.
- ROJAS, Y.** 1998. Revisión taxonómica de ocho especies del género *Procambarus* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) del centro de Veracruz, México. *Tesis de Licenciatura*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 158 p.
- ROJAS, Y.** 2003. Revisión taxonómica de las especies de *Cambarellus* (*Cambarellus*) (Crustacea: Decapoda: Astacidae: Cambaridae): Análisis morfológico. *Tesis de Maestría*, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 82 p.
- ROJAS, Y., F. ALVAREZ y J. L. VILLALOBOS.** 1998. Cambaridae (camaroncitos reguladores). In *Historia Natural de Los Tuxtlas*, R. Dirzo, R. Vogt y E. González (eds). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. P. 405-409.



- ROJAS, Y., F. ALVAREZ y J. L. VILLALOBOS.** 1999. A new species of crayfish of the genus *Procambarus* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) from Veracruz, México. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **112**:396-404.
- ROJAS, Y., F. ALVAREZ y J. L. VILLALOBOS.** 2000. A new species of crayfish (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) from Lake Catemaco, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **113**:792-798.
- ROJAS, Y., F. ALVAREZ y J. L. VILLALOBOS.** 2002. Morphological variation in the crayfish *Cambarellus (Cambarellus) montezumae* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae). Pp. 311-317, In E. Escobar-Briones y F. Alvarez (eds.). *Modern Approaches to the Study of Crustacea*, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, New York, USA.
- SALOMON, M.** 2001. Evolutionary biogeography and speciation: essay on a synthesis. *Journal of Biogeography* **28**:13-27.
- SEDESOL.** 1993. Informe de la situación actual general en materia de equilibrio ecológico y protección al ambiente 1991-1992. México. Secretaría de Desarrollo Social. Instituto Nacional de Ecología.
- TORRES, E.** 2009. Variación genética en *Procambarus (Austrocambarus) llamasi* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) de la Península de Yucatán, México. *Tesis de Licenciatura*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 40 p.
- VILLALOBOS, A.** 1949. Estudios de los cambarinos mexicanos VIII: Descripción de una nueva especie del género *Paracambarus*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie zoología* **20**:331-339.
- VILLALOBOS, A.** 1951. Estudios de los cambarinos mexicanos X. Una nueva especie del género *Cambarellus* del estado de Nuevo León. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie zoología* **22**(2):525-532.
- VILLALOBOS, A.** 1954. Estudios de los cambarinos mexicanos, XII, parte 1: Revisión de las especies afines a *Procambarus mexicanus*, con descripción de nuevas formas. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie zoología* **25**:299-379.
- VILLALOBOS, A.** 1955. Cambarinos de la fauna mexicana (Crustacea: Decapoda). *Tesis de Doctorado*, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 290 p.
- VILLALOBOS-HIRIAT, J. L., A. CANTÚ y E. LIRA.** 1993. Los crustáceos de agua dulce de México. In *Diversidad biológica en México*. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. p. 267-290.
- WALLACE, J. B. y J. R. WEBSTER.** 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Ecology and Systematics* **41**:115-139.

