

PARABROTEAS

# EL PEQUEÑO GIGANTE DE LA PATAGONIA

Numerosos humedales patagónicos albergan al copépodo de agua dulce más grande del mundo. Conozca la biología de este voraz invertebrado y su rol en las redes alimentarias de lagos y lagunas.

**Roberto D. García, Mariana Reissig y Ma. del Carmen Diéguez**

Los humedales de la Patagonia albergan una gran diversidad de fauna y flora silvestre. Una característica que hace únicos a los humedales patagónicos es la presencia de especies endémicas cuya distribución está restringida a una ubicación geográfica muy concreta. En la Patagonia existe una clara intención de fomentar el conocimiento y la protección de los humedales y de las especies autóctonas, sin embargo, la conservación está focalizada en la fauna de vertebrados, soslayándose un número enorme de especies de invertebrados acuáticos. Los pequeños invertebrados constituyen eslabones fundamentales en los ecosistemas acuáticos y, por lo tanto, conocer su biología permite comprender la dinámica de estos ambientes. Un invertebrado muy peculiar, que habita tanto lagos profundos como lagunas someras de la Patagonia argentino-chilena y de la Antártida, es el copépodo depredador "Parabroteas" (*Parabroteas sarsi*) (ver Figura 1).

Esta especie ha sido motivo de numerosos estudios científicos que han revelado aspectos fascinantes de su biología y de su adaptación a la vida en diversos cuerpos de agua de la región. Parabroteas es el copépodo dulceacuícola de mayor talla conocido, su longitud máxima ronda el medio centímetro. Y aunque esta talla puede resultar poco amenazante para el lector, resulta impactante para los organismos del pequeño mundo que lo rodea, especialmente en lagos y lagunas sin peces. Parabroteas es un verdadero león en los ambientes que habita. Su voracidad es bien conocida, consume diversas presas entre las que se encuentran otros invertebrados como rotíferos y crustáceos (pulgas de agua y copépodos). Tal es así que las especies que coexisten con Parabroteas, y cuyas características las ponen en su mira de depredador, han desarrollado diferentes tácticas para evitar y mitigar el impacto de su depredación. Este artículo es una invitación a sumergirse en el fascinante mundo microscópico de las lagunas y charcas de la región, donde medio centímetro es el tamaño de un verdadero gigante.

**Palabras clave:** ambientes acuáticos patagónicos, invertebrados planctónicos, depredación.

**Roberto Daniel García** <sup>(1)</sup>

Lic. Cs. Biológicas.

garcia robertodaniel@gmail.com

**Mariana Reissig** <sup>(1, 2)</sup>

Dra. en Biología.

mreissig@comahue-conicet.gob.ar

**María del Carmen Diéguez** <sup>(1)</sup>

Dra. en Biología.

dieguezmc@gmail.com

<sup>(1)</sup> Laboratorio de Fotobiología – INIBIOMA (Inst. de Investigaciones en Biodiversidad y Medio Ambiente) - CONICET - UNCo, Argentina.

<sup>(2)</sup> Docente del Ctro. Reg. Universitario Bariloche, Univ. Nac. del Comahue, Argentina.

Recibido: 20/11/2012. Aceptado: 25/02/2013.



## Pero... ¿Qué es un copépodo?

Los copépodos son pequeños crustáceos, en muchos casos microscópicos, presentes en la mayoría de los sistemas acuáticos, desde pequeñas lagunas hasta los grandes océanos de ambos hemisferios, incluyendo ambientes polares. Ellos forman parte de la comunidad conocida como plancton, que está integrada por organismos microscópicos de grupos muy diferentes como bacterias, algas e invertebrados que se encuentran suspendidos en el agua. Los copépodos son parientes de los cangrejos, camarones y langostas, y están entre los animales más abundantes de la Tierra. Estimaciones indican que los copépodos probablemente superan en número a los insectos. La gran mayoría de los copépodos de agua dulce son de vida libre y se alimentan de algas y protozoos, otros son depredadores o detritívoros, aunque unas 330 especies han adoptado la vida parásita sobre peces y moluscos. Se conocen alrededor de 13.000 especies de copépodos, de las cuales 10.186 son especies

**Figura 1. Distribución del copépodo depredador Parabroteas.**

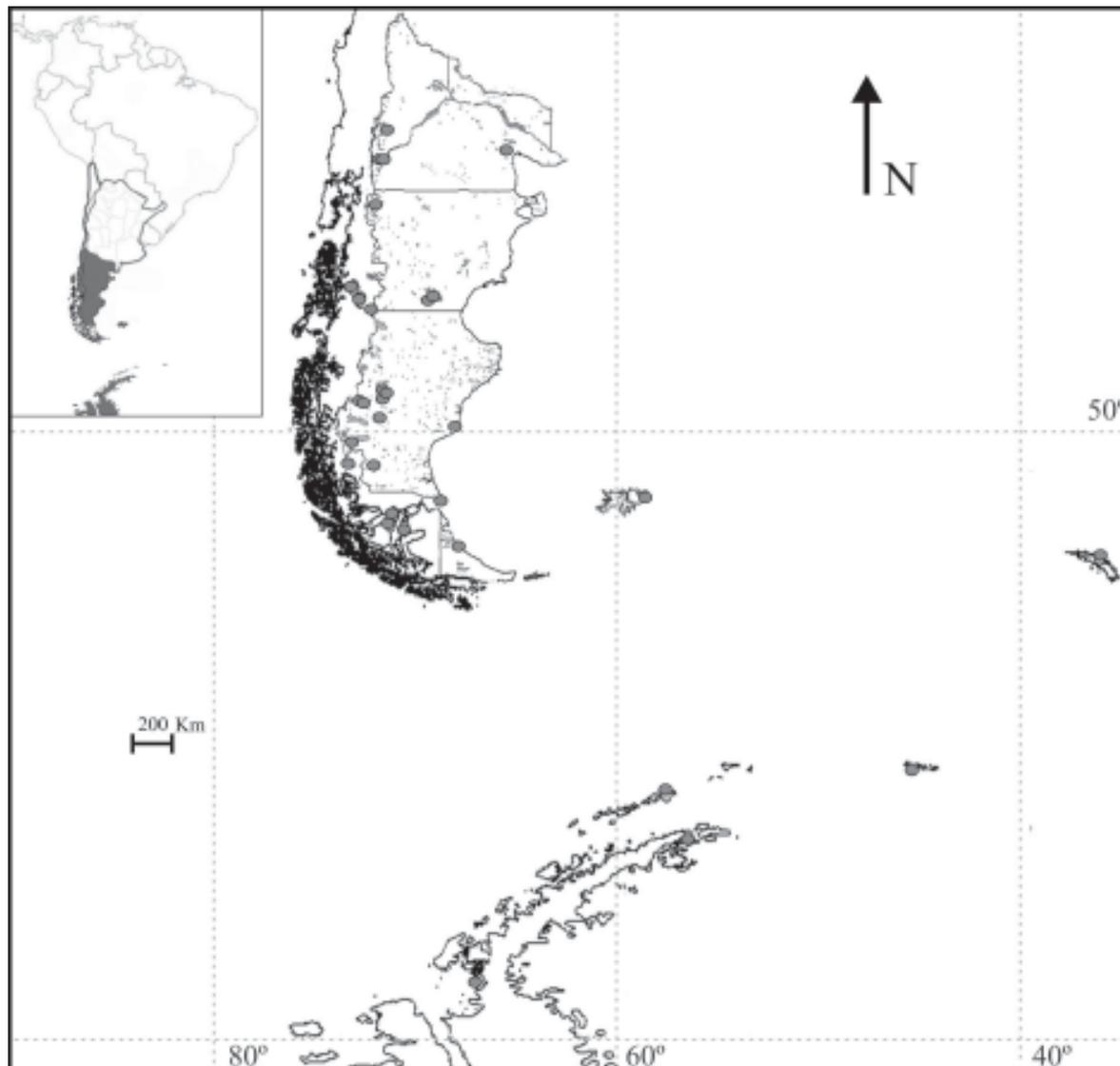


Imagen: R. D. García y M. Reissig.

<b>Ambiente</b>	<b>Ubicación</b>
<b>Argentina</b>	
Laguna Los Juncos	40° 04' S, 71° 00' O
Laguna El Chanco	40° 37' S, 65° 21' O
Laguna Refugio de Jesús	41° 07' S, 71° 13' O
Laguna Teleférico	41° 07' S, 71° 22' O
Laguna Fantasma	41° 07' S, 71° 27' O
Lago Rivadavia	42° 34' S, 71° 40' O
Lago Colhue-Huapi	45° 30' S, 68° 46' O
Estanque Sarmiento	45° 35' S, 69° 04' O
Laguna Aves	48° 29' S, 71° 24' O
Laguna Rodríguez 19	48° 31' S, 71° 11' O
Laguna Martínez 04	48° 32' S, 71° 17' O
Laguna Herradura	48° 34' S, 71° 11' O
Laguna Cittadini 44	48° 38' S, 71° 08' O
Laguna Cittadini 42	48° 38' S, 71° 10' O
Lago Cardiel	48° 57' S, 71° 13' O
Laguna Volcán 4	49° 09' S, 72° 33' O
Laguna Volcán 2	49° 09' S, 72° 34' O
Laguna Volcán 3	49° 09' S, 72° 34' O
Laguna Perito Moreno 4	49° 12' S, 72° 20' O
Laguna Perito Moreno 1	49° 12' S, 72° 21' O
Laguna Perito Moreno 3	49° 12' S, 72° 22' O
Estanque Tres Lagos	49° 36' S, 71° 30' O
Estanque Río Chico	49° 58' S, 67° 53' O
Lago Argentino	50° 15' S, 72° 33' O
Estanque Cabo Vírgenes	52° 19' S, 68° 21' O
Estanque María Behety	53° 40' S, 67° 41' O

<b>Ambiente</b>	<b>Ubicación</b>
<b>Chile</b>	
Laguna Los Patos	45° 19' S, 72° 42' O
Lago Elizalde	45° 45' S, 72° 25' O
Lago Riesco	45° 46' S, 72° 20' O
Estanques en Balmaceda (I-III)	45° 53' S, 71° 40' O
Laguna Chiguay	45° 56' S, 71° 50' O
Estanque Guanaco	51° 01' S, 72° 50' O
Estanque Redonda	51° 01' S, 72° 52' O
Estanque Cisnes	51° 01' S, 72° 52' O
Estanque Don Alvaro	51° 01' S, 72° 52' O
Estanque Larga	51° 01' S, 72° 52' O
Estanque Vega del Toro	51° 07' S, 71° 40' O
Estanque Kon Aikén (I-VI)	52° 50' S, 70° 50' O
Lagunas Monte y de los Patos Bravos	53° 09' S, 70° 57' O
<b>Islas Antárticas y Sub-Antárticas</b>	
Islas Malvinas	51° 38' S, 57° 52' O
Islas Georgias del Sur	54° 10' S, 36° 41' O
Islas Orcadas del Sur	60° 43' S, 45° 38' O
Islas de Shetland del Sur	62° 01' S, 58° 04' O
Península Argentina	63° 26' S, 57° 01' O
Islas Palmer	68° 12' S, 67° 00' O

**PARABROTEAS, EL PEQUEÑO GIGANTE DE LA PATAGONIA**

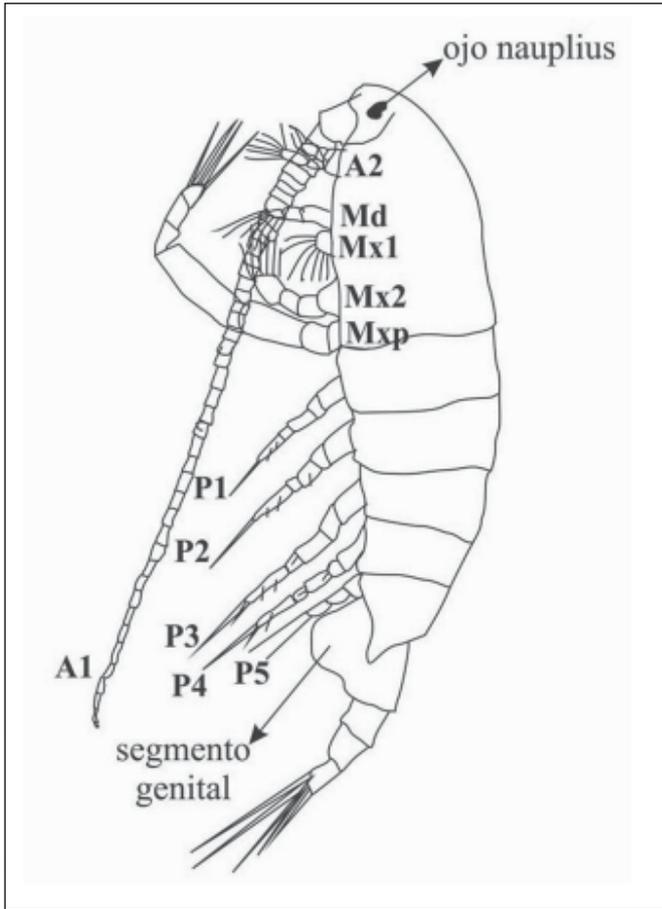


Imagen: M. Reissig

**Figura 2. Vista lateral del copépodo Parabroteas. Abreviaturas: A1-2 (primer y segundo par de antenas), Md (mandíbula); Mx1-2 (primer y segundo par de maxilas); Mxp (maxilipedio); P1-5 (primer al quinto par de patas).**

marinas y sólo 2.814 son de agua dulce. Los copépodos de vida libre (no parásitos) poseen cuerpo alargado, un solo ojo conocido como ojo nauplius, 2 pares de antenas, 1 par de mandíbulas, 2 pares de maxilas, 1 par de maxilipedios y 5 pares de patas plumosas que les ayudan en la natación (ver Figura

2). La coloración de estos curiosos animales puede variar entre la transparencia y los colores rojos, anaranjados y azules. El color del cuerpo se debe a la acumulación de pigmentos carotenoides de su dieta, que actúan como antioxidantes para contrarrestar el estrés producido por la exposición a la radiación solar. Esta coloración puede transferirse a sus depredadores, por ejemplo, el plumaje rosado de los flamencos se debe a su alimentación a base de copépodos coloreados y de algas con gran contenido de estos pigmentos.



**¿Por qué estudiar a los copépodos?**

Los copépodos son componentes muy importantes en los ecosistemas acuáticos, ya que representan un eslabón fundamental entre los productores primarios y los vertebrados. Pueden explotar una diversidad de nichos tróficos, alimentándose tanto de detrito y algas, como así también de otros pequeños animales del plancton como ciliados, rotíferos, cladóceros y otros copépodos (ver Figura 3). De esta manera, transfieren la energía de la producción primaria de las algas autótrofas (ver Glosario) hasta los niveles más altos de

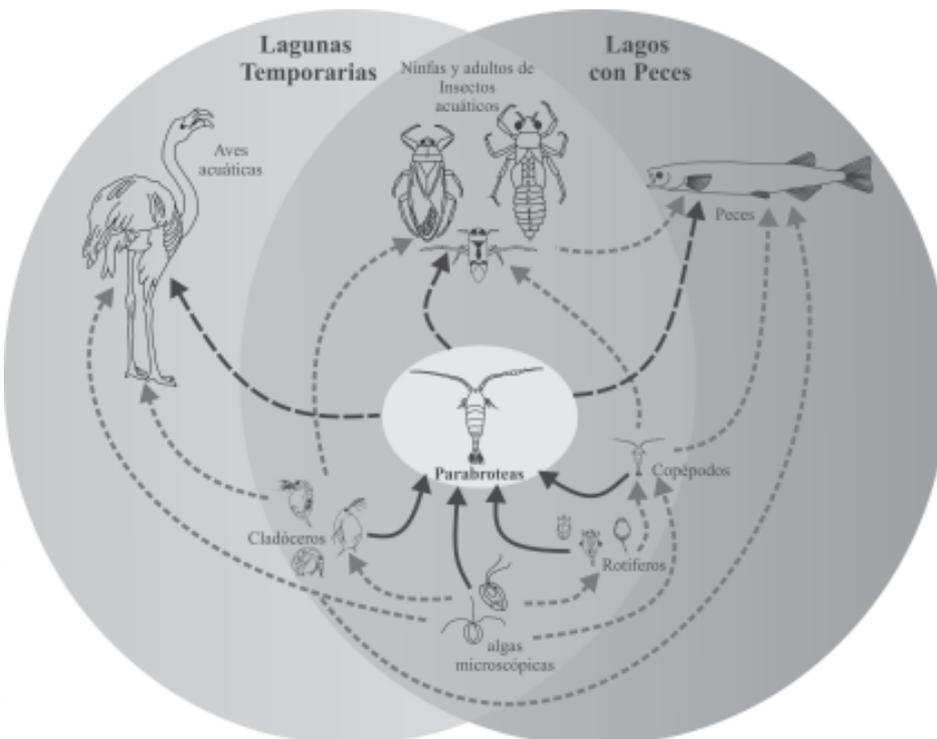


Imagen: M. Reissig

**Figura 3. Esquema de los dos tipos de redes alimentarias en las que participa Parabroteas en ambientes de Patagonia: Redes de ambientes someros y sin peces en las que Parabroteas transfiere la energía proveniente de consumidores primarios planctónicos hacia insectos y aves; y redes de lagos profundos con peces en las que Parabroteas es presa de diversas especies de peces y, potencialmente, también de insectos acuáticos. En líneas negras punteadas se muestran las presas principales de Parabroteas; en líneas negras discontinuas sus depredadores potenciales y en líneas grises punteadas las relaciones tróficas de sus presas y depredadores con otros organismos.**

**Figura 4. Esquema del ciclo de vida de Parabroteas.**

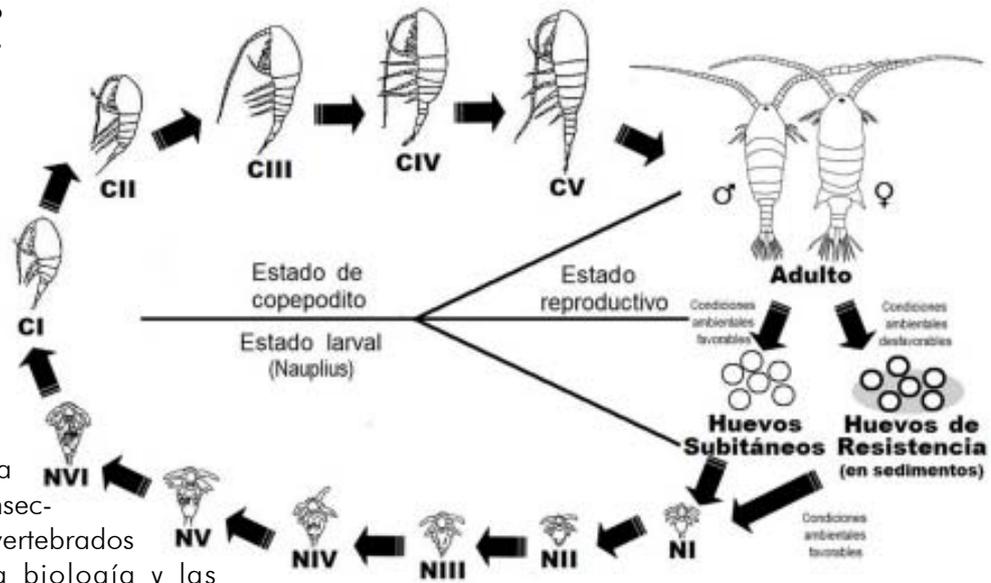


Imagen: D. García

las redes alimentarias, ya que constituyen una fuente importante de alimento para depredadores invertebrados (insectos, gusanos chatos, etc.) y vertebrados (peces y aves). Conocer la biología y las interacciones de los copépodos con otros componentes de las redes tróficas acuáticas permite comprender una parte del funcionamiento de los ecosistemas acuáticos.

### **Sobre la biología de Parabroteas**

El ciclo de vida de Parabroteas es bastante peculiar ya que se encuentra adaptado para sobrevivir tanto en ambientes permanentes como en cuerpos de agua estacionales o temporales, que se secan durante el verano. Su ciclo vital simplificado posee 4 etapas: huevos, larvas nauplii, copepoditos y adultos (ver Figura 4). La hembra adulta lleva adherida una bolsa con 30-40 huevos (ovisaco, ver Figura 5) que se encuentran en proceso de desarrollo y se denominan huevos subitáneos. Al madurar los huevos, eclosionan dejando salir de cada uno de ellos un individuo llamado "larva nauplius" (nauplii para el plural) que es común en los crustáceos. Las larvas nauplii no se parecen en nada a los estadios posteriores; su cuerpo compacto (~1 mm) sólo posee 3 pares de apéndices (patas) que utilizan para nadar (ver Figura 5). En lagunas temporarias, al comienzo de la época de llenado es posible apreciar las larvas en grandes densidades. Este estadio posee tasas de mortalidad muy altas y, por lo tanto, puede constituirse como un cuello de botella para el desarrollo de una población de Parabroteas. Bajo ciertas condiciones desfavorables, como pueden ser la escasez de alimento, el aumento excesivo de la temperatura, la disminución del oxígeno disuelto y la depredación, Parabroteas produce *huevos de resistencia* que en lu-

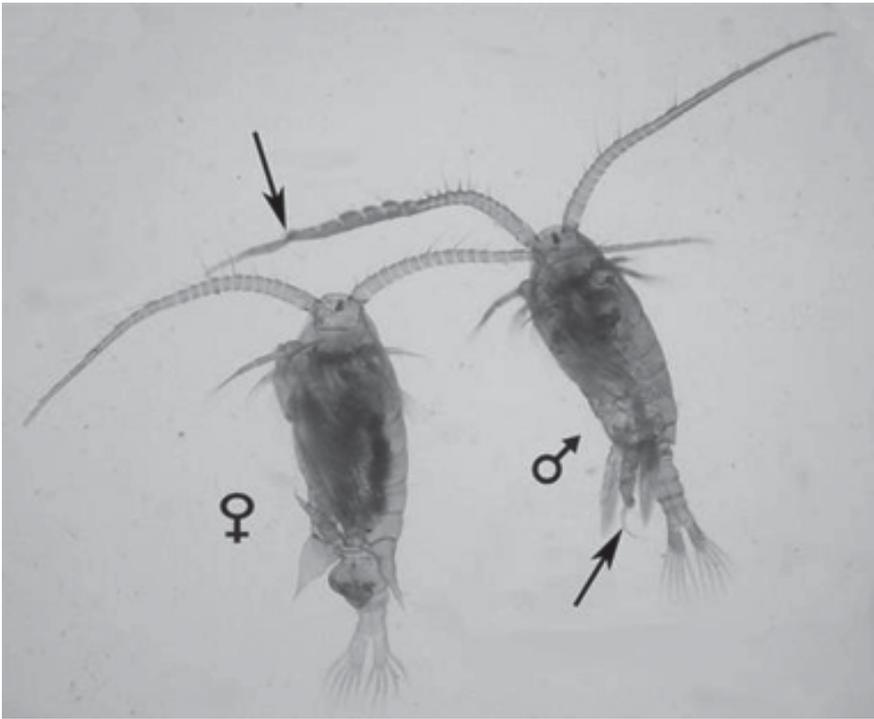
gar de desarrollarse y eclosionar inmediatamente, detienen completamente su desarrollo entrando en un estado denominado *latencia*. Estos huevos de resistencia decantan en el fondo del cuerpo de agua acumulándose en los sedimentos. Allí permanecen hasta que las condiciones ambientales se tornan favorables para restablecer la población, lo que en algunos ca-



Imagen: D. García.

**Figura 5. Larva nauplius junto a una hembra adulta de Parabroteas con ovisaco.**

Imagen: D. García



**Figura 6. Vista ventral de hembra y macho de Parabroteas. Las flechas en el macho indican la antena derecha modificada para sujetar a la hembra, y el quinto par de patas que intervienen en la cópula.**

Los huevos de resistencia puede llevar varios años. La producción de huevos de resistencia es una estrategia de supervivencia que permite a la población establecer un puente para poder atravesar períodos desfavorables. En lagunas temporarias, Parabroteas produce estos huevos cuando el ambiente comienza a secarse, momento en el cual los huevos de resistencia permanecen en los sedimentos expuestos a la intemperie. Este tipo de huevos posee una gruesa cubierta que los protege de la desecación y de la depredación. Una vez que las primeras lluvias vuelven a llenar la laguna y las condiciones se tornan favorables, los huevos de resistencia salen de su letargo y eclosionan, dando lugar a nuevas nauplii. Se conoce que sólo un pequeño número de los miles que se depositan cada temporada llegan a eclosionar. Mediante experimentos realizados en el laboratorio se pudo apreciar que en ambientes temporarios, este tipo de huevos sólo eclosionan luego de un período de reposo (como ocurre con muchas semillas) seguido del estímulo de temperaturas bajas (<10°C). Si no reci-

ben estos estímulos, los huevos de resistencia continúan su latencia y siguen siendo viables.

En apenas pocas semanas, las nauplii se transforman en copepoditos, semejantes a los adultos, aunque de menor talla y con menor número de patas. Durante su desarrollo, Parabroteas pasa por 5 estadios de copepodito (CI a CV, ver Figura 4), en cada uno de los cuales adquiere mayor tamaño e incorpora un nuevo par de patas, hasta lograr el tamaño adulto con 5 pares de patas. Si bien tanto el CIV como el CV y el adulto poseen 5 pares de patas, este último par va sufriendo modificaciones de tamaño y forma al pasar de un estadio al otro. En el adulto este último par de patas se modificará para ser utilizado durante la cópula, siendo diferente en el macho que en la hembra (ver Figura 6).

ben estos estímulos, los huevos de resistencia continúan su latencia y siguen siendo viables.

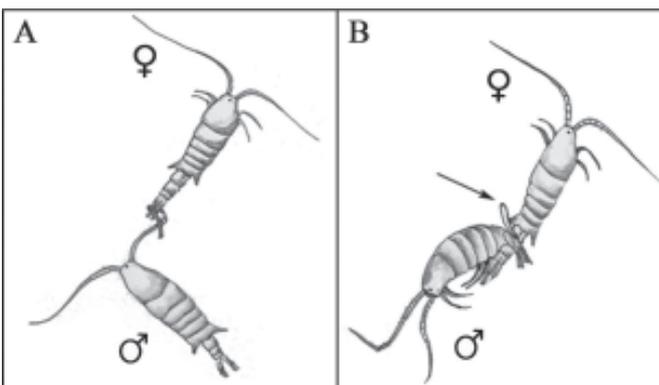
### **Parabroteas y el sexo**



Los copépodos, al igual que muchos otros animales, poseen dimorfismo sexual, es decir, diferencias morfológicas entre el macho y la hembra. Los machos son más pequeños que las hembras y poseen el último par de patas y una de las antenas modificadas para sujetar y fecundar a la hembra durante la cópula (ver Figuras 6 y 7).

Como todos los copépodos, Parabroteas sólo se reproduce sexualmente. El proceso de apareamiento consiste típicamente en varias etapas encadenadas que comienzan con la búsqueda de una hembra receptiva, a la cual el macho persigue y finalmente mantiene sostenida con su anténula derecha especialmente

Imagen: M. Reissig.



**Figura 7. Proceso de cópula en Parabroteas: A) Captura y sujeción de la hembra mediante la antena del macho, B) Colocación del espermatóforo (indicado con flecha) en el segmento genital de la hembra.**

**Figura 8. A) Hembra de *Parabroteas* con 4 espermátóforos adheridos a su segmento genital, B) Hembra de *Parabroteas* con ovisaco.**

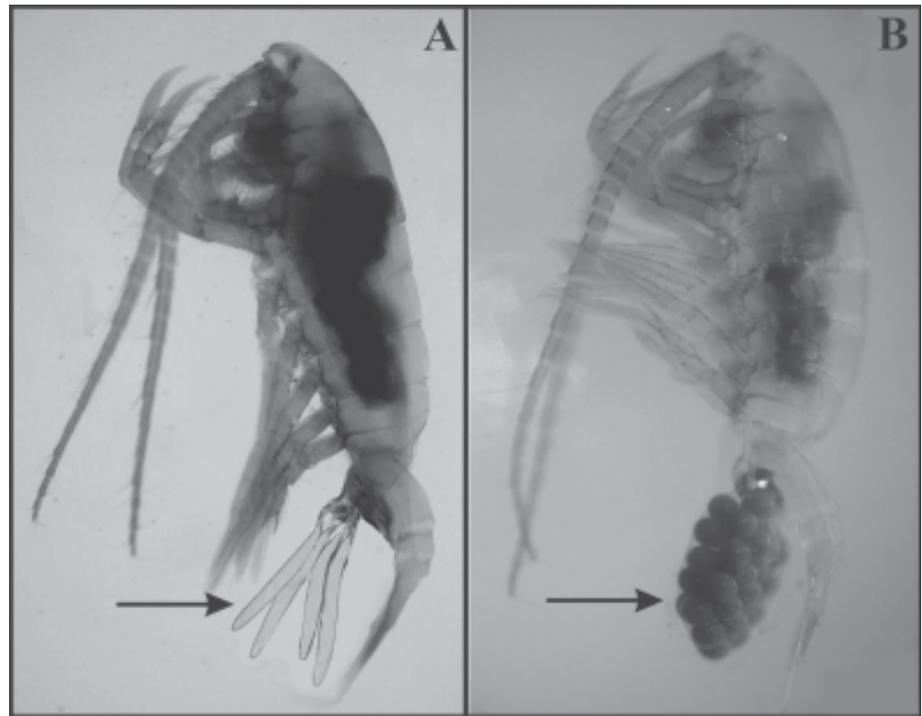


Imagen: M. Reissig.

adaptada para tal fin. Luego el macho adopta una posición de cópula e insemina a la hembra indirectamente a través de un espermátóforo. El espermátóforo es una pequeña bolsa en la cual se almacena el espermato que el macho transfiere y adhiere mediante una sustancia pegajosa al segmento genital de la hembra. El macho suele liberar a la hembra inmediatamente después de la transferencia del espermátóforo; la hembra usará ese espermato para fecundar los huevos. La secuencia de apareamiento completo dura unos pocos segundos o minutos. Es común ver hembras con varios espermátóforos adheridos a su segmento genital (ver Figura 8a), probablemente provenientes de múltiples apareamientos. Una vez fecundada, la hembra transporta dentro del ovisaco a los huevos que darán continuidad al ciclo de vida de esta especie (ver Figura 8b).



### Un depredador voraz

Una de las principales características de *Parabroteas* es su voracidad como depredador de diversos organismos planctónicos, pero... ¿qué impacto puede causar la alimentación de un animal que tan sólo mide 5 mm? Para empezar, *Parabroteas* es un depredador activo, es decir, detecta a sus presas mediante receptores químicos y de movimiento y las persigue mediante movimientos rápidos y potentes de sus largas antenas hasta capturarlas (ver Figura 9).

Este depredador puede alimentarse de una gran variedad de presas con las que coexiste a lo largo de su ciclo de vida (ver Figura 3), consumiendo algas mi-

croscópicas y rotíferos en sus estadios iniciales, y cladóceros y otros copépodos en sus estadios más avanzados (CIV a adulto). Algunos estudios han determinado que *Parabroteas* sólo puede acceder a presas que miden menos de la mitad de su propio tamaño (presas de aprox. 2,5 mm teniendo en cuenta a los adultos de *Parabroteas*), pero esto no implica mayor problema, ya que una gran proporción de los organismos del plancton se encuentra por debajo de esa talla. Las tasas de depredación de este copépodo sobre determinados componentes zooplantónicos pueden ser tan altas como para controlar la distribución espacial y temporal, como así también la demografía de las especies presa. Se infiere que el impacto de *Parabroteas* en las redes tróficas cambia a lo largo de su ciclo de vida debido a los cambios en su alimenta-

**Figura 9. A) Foto del copépodo *Boeckella michaelsoni* luego de ser atacado por *Parabroteas* en la región dorsal. B) Hembra de *Parabroteas* junto a restos de *Boeckella michaelsoni* luego de un experimento de depredación realizado con estas 2 especies. Las flechas negras muestran los restos de individuos atacados por *Parabroteas*, mientras que la flecha blanca muestra un copépodo ileso.**

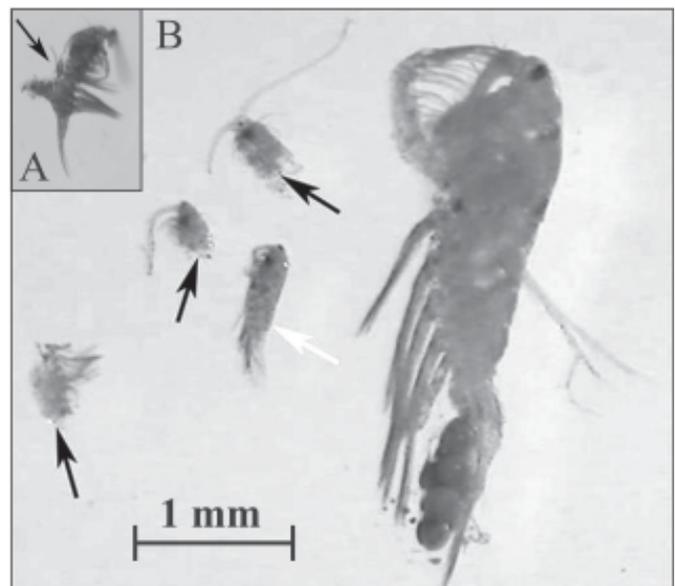
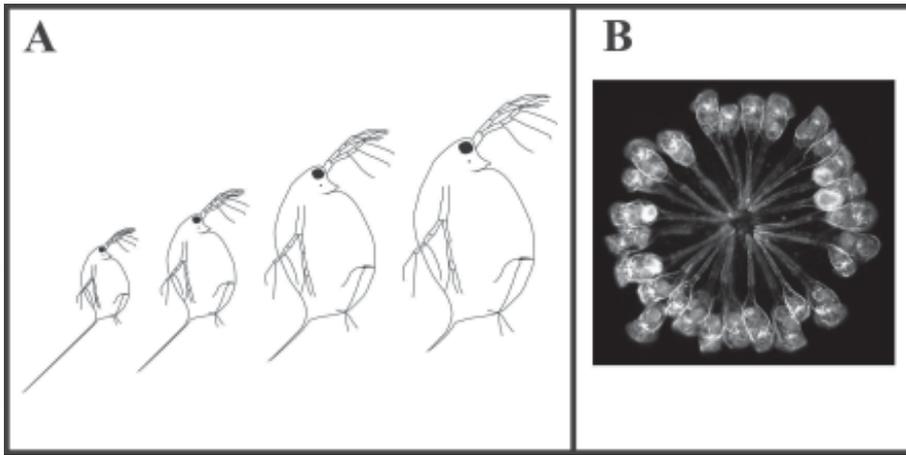


Imagen: M. Reissig.

Imagen: M. Reissig.



**Figura 10. Adaptaciones anti-Parabroteas que aumentan el tamaño de la presa, dificultando su captura y depredación. A) Juveniles y adultos de la pulga de agua *Daphnia middendorffiana* del lago Rivadavia. En presencia del depredador Parabroteas en el ambiente, los juveniles de *Daphnia* incrementan su talla corporal aumentando el largo de su espina caudal, B) Formación de colonias en el rotífero *Conochilus hippocrepsis* de la Laguna Fantasma.**

ción que tienen lugar a lo largo de su desarrollo. Los estadios más jóvenes (nauplii, CI y CII) poseen un comportamiento principalmente herbívoro, los intermedios (CIII y CIV) son omnívoros, mientras que los finales (CV y adulto) son carnívoros.



**Curiosas estrategias “anti-Parabroteas”**

En la naturaleza es posible apreciar curiosas estrategias para evitar la depredación. En el mundo planctónico las estrategias anti-depredación están a la orden del día. En el caso particular de diferentes organismos que coexisten con Parabroteas, se ha observado la variación en la talla y forma corporal debido a la producción de espinas o a la formación de colonias. El desarrollo de estas estrategias tiene un costo energético elevado que comúnmente repercute en la reproducción y es por ello que se ensayan únicamente cuando el depredador está presente en el ambiente. Un caso fascinante ocurre en el cladócer *Daphnia middendorffiana*, conocido también como pulga de agua. Los juveniles de esta especie presentan una espina caudal larga que actúa como estructura

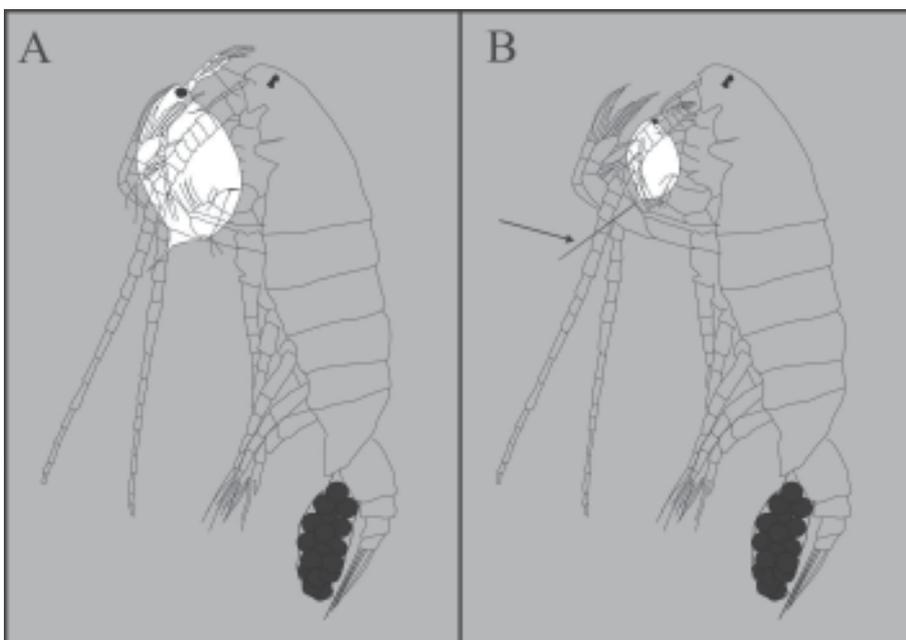
defensiva en la interacción con Parabroteas, aumentando la talla corporal (ver Figuras 10a y 11) lo cual condiciona su captura y manipulación, incrementando su chance de escapar. Asimismo, el rotífero *Conochilus hippocrepsis* se agrupa en colonias ante la presencia de Parabroteas, llegando a formaciones de 80 individuos y un tamaño colonial que dificulta su depredación (ver Figura 10B). Sin embargo, en ausencia del depredador, este rotífero prefiere la vida solitaria o bien en grupos de pocos individuos.



**El cazador cazado**

A pesar de ser un eficaz depredador de zooplancton, Parabroteas debe enfrentarse a la amenaza de otros depredadores (ver Figura 3). En lagunas temporarias, las larvas de libélula (odonatos), los adultos de las chinches de agua (heteróptera) y algunas aves acuáticas consumen a Parabroteas. En los grandes lagos, peces de diversas especies pueden depredar sobre este pequeño gigante del plancton. Los peces, al ser depredadores visuales (ubican a sus presas a través de la visión), prefieren presas de gran tamaño ya que son fáciles de localizar. Es así que en ambientes con peces, el tamaño de Parabroteas se convierte en un problema. Sin embargo, este copépodo tiene sus recursos para evitar ser depredado. En el lago Rivadavia (Chubut), donde habitan siete especies diferentes de

Imagen: M. Reissig.



**Figura 11. Parabroteas manipulando a la pulga de agua *Daphnia middendorffiana*: A) Hembra adulta de *Daphnia middendorffiana*, B) Juvenil de la misma especie. Nótese que la espina posterior en el cuerpo de la presa incrementa su tamaño total y dificulta su manipulación.**

**Figura 12. Diferencia de tamaños en las poblaciones de *Parabroteas* del Lago Rivadavia (izquierda) y de la Laguna Fantasma (derecha).**

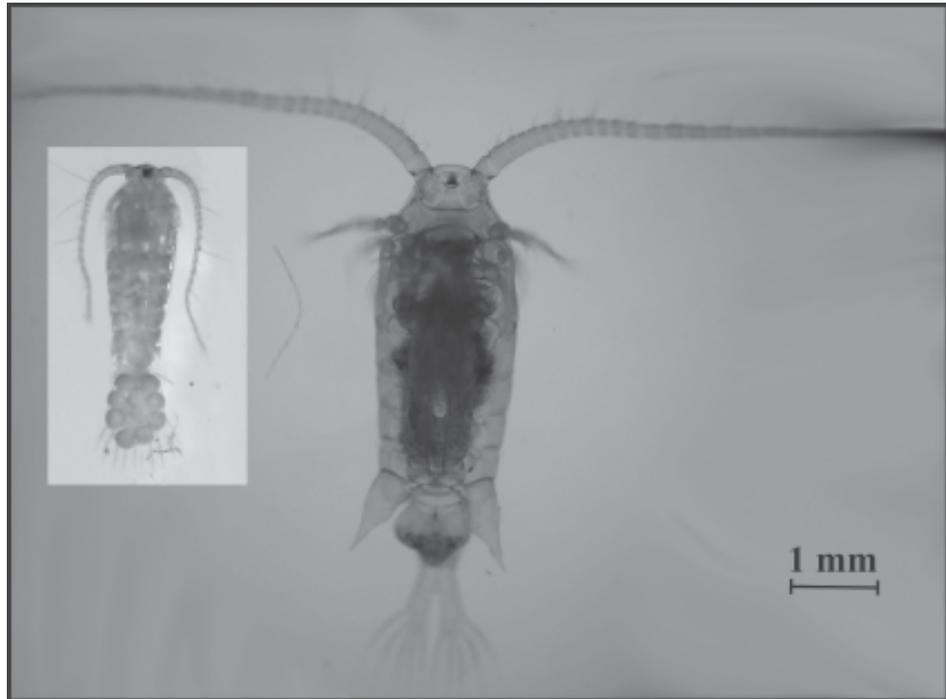


Imagen: M. Reissig.

peces, *Parabroteas* ha encontrado la manera de disminuir las pérdidas por depredación. Su estrategia consiste en permanecer en las zonas profundas del lago (por debajo de los 30 metros de profundidad), con escasa iluminación lo cual disminuye la eficiencia de la detección visual, constituyéndose como un verdadero refugio. Por otra parte, en los grandes lagos, *Parabroteas* presenta menor talla (~3 mm) y menor coloración que sus congéneres de lagunas temporarias (~5,5 mm), lo que disminuye su vulnerabilidad frente a los depredadores visuales (ver Figura 12).

### Glosario

**Autótrofo:** Organismo capaz de producir todas las sustancias esenciales para su metabolismo a partir de sustancias inorgánicas, de manera que para su nutrición no necesita de otros seres vivos.

**Carotenoides:** Pigmentos orgánicos de color amarillo, anaranjado o rojo. Son los principales responsables de la aparición de estos colores en los alimentos vegetales. Su principal función biológica es la de participar en el proceso de transferencia de energía y proteger al organismo contra la autooxidación durante la fotosíntesis. Los organismos animales no son capaces de sintetizar carotenoides, por eso los incorporan a través de la dieta. Actúan como antioxidantes para contrarrestar el estrés producido por la exposición a la radiación solar.

**Detritívoro:** Organismo que se alimenta de detrito o materia orgánica en descomposición.

**Detrito:** Residuos que provienen de fuentes orgánicas (restos de plantas y animales).

**Red trófica/alimentaria:** Esquema que describe el proceso de transferencia de sustancias nutritivas a través de las diferentes especies de una comunidad biológica, en el que cada uno se alimenta del precedente y es alimento del siguiente. Tanto las plantas como los herbívoros y los carnívoros forman parte de la red trófica.

Los invertebrados contribuyen en gran medida a la diversidad y valor endémico de la fauna regional. Además, tienen un rol esencial en las redes tróficas de ambientes acuáticos permanentes y temporales. Los humedales urbanos pueden ser una gran fuente de conocimiento y recreación, sólo basta con observarlos con atención para descubrir un mundo completamente nuevo y dinámico con seres casi fantásticos como *Parabroteas*.

### Lecturas sugeridas

- De los Ríos, P. y Rivera, R. (2008). On the geographic distribution of *Parabroteas sarsi* (Mrázek, 1901) (Copepoda, Calanoida). *Anales del Instituto de la Patagonia (Chile)* 36(2), pp.75-78. En URL: <http://www.scielo.cl/pdf/ainpat/v36n2/art08.pdf>
- Diéguez, M. y Balseiro, E. (1998). Colony size in *Conochilus hippocrepis*: defensive adaptation to predator size. *Hydrobiologia*, 387/388, pp. 421–425.
- García, R. D. (2010). Historia de vida de la población del copépodo depredador *Parabroteas sarsi* (Calanoida, Centropagidae) en la laguna Fantasma. *Tesis de Licenciatura. Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue.*
- Reissig, M., Modenutti, B., Balseiro, E. y Queimaliños, C. (2004). The role of the predaceous copepod *Parabroteas sarsi* in the pelagic food web of a large deep Andean lake. *Hydrobiologia*, 524, pp. 67–77. En URL: [http://investigadores.uncoma.edu.ar/Lab\\_Limnologia/publicaciones/Reissig%20et%20al%20\(Hy\).pdf](http://investigadores.uncoma.edu.ar/Lab_Limnologia/publicaciones/Reissig%20et%20al%20(Hy).pdf)
- Suárez-Morales, E. (2000). Copépodos, seres ubicuos y poco conocidos. *Biodiversitas*, 29, pp. 7-11. En URL: <http://www.biodiversidad.gob.mx/Biodiversitas/Articulos/biodiv29art2.pdf>