



Biodiversidad de protistas amébidos de vida libre en México

Biodiversity of free living amoebid protists in Mexico

Elvia Manuela Gallegos-Neyra^{1✉}, Alfonso Lugo-Vázquez¹, Arturo Calderón-Vega¹, María del Rosario Sánchez-Rodríguez¹ y Rosaura Mayén-Estrada²

¹Unidad de Investigación Interdisciplinaria para las Ciencias de la Salud y Educación, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. de los Barrios, No. 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepanitla, Estado de México, México.

²Laboratorio de Protozoología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n, Cd. Universitaria, 04510 México, D. F., México.

✉ elvia.gallegos1@gmail.com

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

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

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

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

Introducción

Durante muchos años la clasificación de los protozoos, organismos unicelulares microscópicos, se basó exclusivamente en caracteres morfológicos. Con este criterio, Butschli creó el grupo de los sarcomastigóforos, en donde reunió a los organismos cuyo movimiento dependía de la presencia deseudópodos o de flagelos.

Dentro de los sarcodinos se incluyeron los organismos conseudópodos tradicionales (lobópodos, filópodos, etc.) y otros con prolongaciones que se consideraron comoseudópodos modificados (axópodos). Los estudios taxonómicos modernos han mostrado que se trata de un grupo polifilético, y que la aparición de la forma ameboide es un evento que ha ocurrido en diversas ocasiones a lo largo de la evolución de los protistas (Barker, 1948; Lee, 1985; Patterson, 1999; Patterson y Kumar, 2002).

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

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

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

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

Las gimnamebas presentan formas de vida libre (*Amoeba proteus*), formas anfizóicas (gr. *amphi*, que significa de ambos lados) que pueden vivir en el ambiente pero que también pueden ser parásitas facultativas (e. g. *Naegleria fowleri*) y parásitas oportunistas (e. g. *Acanthamoeba* spp.)

(Cerva, 1969; Page, 1988; Kilvington, 1991; John, 1993; De Jonckheere, 2002). Las amibas testadas son todas de vida libre y tienen numerosos representantes fósiles (Ogden y Headley, 1980; Patterson y Kumar, 2002).

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

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

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

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

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

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

Puesto que las AVL son habitantes comunes del suelo, juegan un papel dentro del ciclo de los nutrientes, porque

estimulan el incremento en la tasa de transformación bacteriana del fósforo y del nitrógeno a formas aprovechables para las plantas, lo que produce una mayor producción de biomasa vegetal (Fenchel, 1987; Tyndall et al., 1989).

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

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



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

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

Las amibas en cualquiera de estas fases en que se encuentren se pueden revertir de una a otra forma dependiendo de los cambios ambientales a los que estén sometidas (Marciano, 1988; John, 1993; Marciano et al., 2000). Tras un periodo de crecimiento, la amiba se reproduce por fisión binaria asexual (mitosis) dando lugar a 2 células hijas idénticas (clones) o por fragmentación del plasmodio, característico en el orden Leptomixida. En las amibas testadas durante la reproducción (fisión binaria) el tamaño de la testa hija es determinado por el volumen del citoplasma y la cantidad de alimento disponible (Medioli y Scott, 1988; John, 1993; Charman et al., 2000; Golemansky y Todorov, 2000; Smirnov, 2004; Reinhard et al., 2009). *Antecedentes en México.* El primer trabajo sobre diversos microorganismos de nuestro país lo realizó C. G. Ehrenberg en el siglo XIX, a partir de un conjunto de muestras que fueron colectadas en México y que estudió en Alemania. En los años de 1841 y 1854 publicó la descripción de 25 especies de amibas, varias de ellas nuevas especies (López-Ochoterena y Madrazo-Garibay, 1979). Pasaron más de 80 años para que se publicara un nuevo trabajo sobre amibas de México. Sokoloff y Sámano (1931) fueron los primeros científicos mexicanos que observaron amibas en muestras de agua de México. Sokoloff (1931 y 1933) realizó la primera descripción de una nueva variedad de *Amoeba villosa* var. *actinocauda*, y en 1936 efectuó un estudio hidrobiológico de protozoos donde incluyó a los rhizopoda del manantial de la “Mora” de Actopan, Hidalgo. Osorio-Tafall (1943), realizó hallazgos de amibas tecadas acuáticas en las cuevas de la región de Ciudad Valles en San Luis Potosí.

Posteriormente, se realizaron trabajos importantes pero aislados. Desde 1964 y hasta el año de 2005, el Dr. López-Ochoterena fundador del Laboratorio de Protozoología de la Facultad de Ciencias y posteriormente investigador del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, publicó junto con varios colaboradores más de 120 artículos sobre Protozoología, los que se referían principalmente a la descripción de nuevas especies para la ciencia y sobre su ecología, incluyendo algunos sobre amibas (López-Ochoterena, 1964, 1984; López-Ochoterena y Roure-Cane, 1970; Madrazo-Garibay y López-Ochoterena, 1982; Madrazo-Garibay et al., 1988). A partir de 1978 el Dr. Fermín Rivera-Agüero, discípulo de López-Ochoterena, inició una importante secuencia de trabajos, casi todos ellos enfocados en las amibas, especialmente en aquellas

de vida libre con potencial patógeno. A lo largo de 20 años el Dr. Rivera conjuntó los aspectos ambientales y médicos de las amibas, realizando la mayor parte de su trabajo en la entonces Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala de la UNAM. Esto explica el incremento notable de especies que se observa durante estos años y el amplio dominio del número de especies registradas para el D. F. y otros estados del centro del país, especialmente estudiados por este autor y sus colaboradores como parte del inventario sobre amebas de vida libre de México (Rivera et al., 1978a, 1978b, 1979, 1981, 1983, 1984a, 1984b, 1986, 1987, 1988, 1989, 1990, 1992, 1993, 1994; Lugo et al., 1991, 1998; Gallegos-Neyra, 1992, 1997; Rodríguez-Zaragoza, 1994; Omaña, 1997; Bonilla et al., 1999; Gallegos-Neyra et al., 1999, 2005, 2006, 2008, 2012; Rodríguez Zaragoza et al., 2005; Ramírez et al., 2009, 2010) (Figs. 2, 3), otros estudios sobre el tema se realizan en el Instituto Tecnológico de Sonora (Lares-Villa et al., 1993, 2001; Lares-Jiménez y Lares-Villa, 2009) y en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (Rojas, 2007). En el laboratorio de Protozoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, se efectúan algunos trabajos sobre amibas en diversos ambientes naturales (Aladro et al., 2007; Sigala-Regalado y Mayén-Estrada, 2008; Sigala-Regalado et al., 2011).

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

Diversidad

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

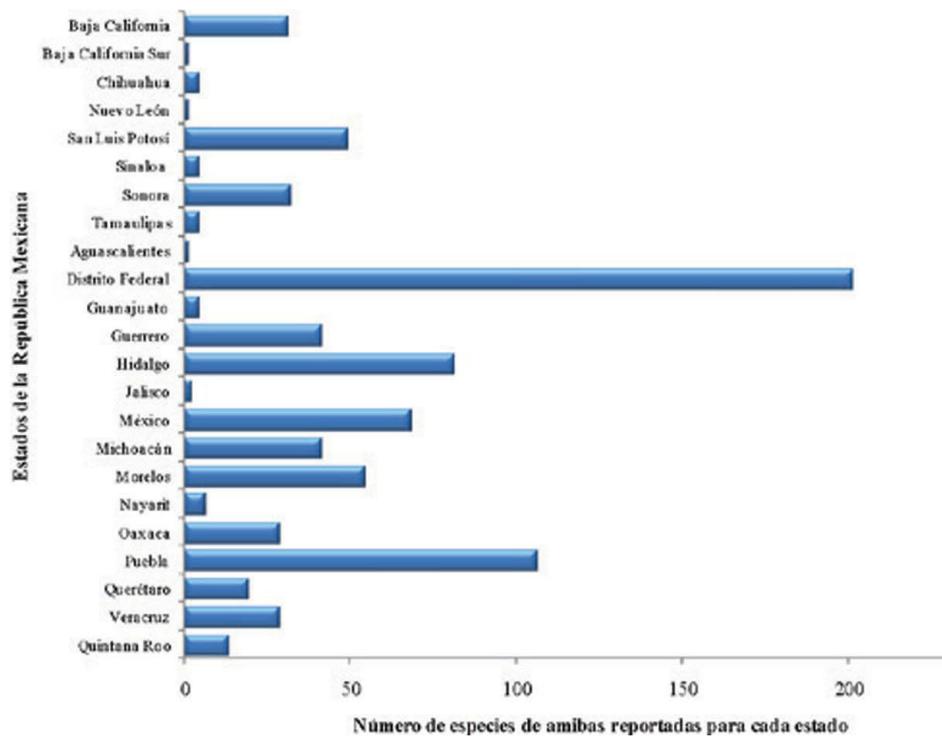


Figura 2. Estimación del número de especies de amibas reportadas para cada estado de la República Mexicana (1841-2012).

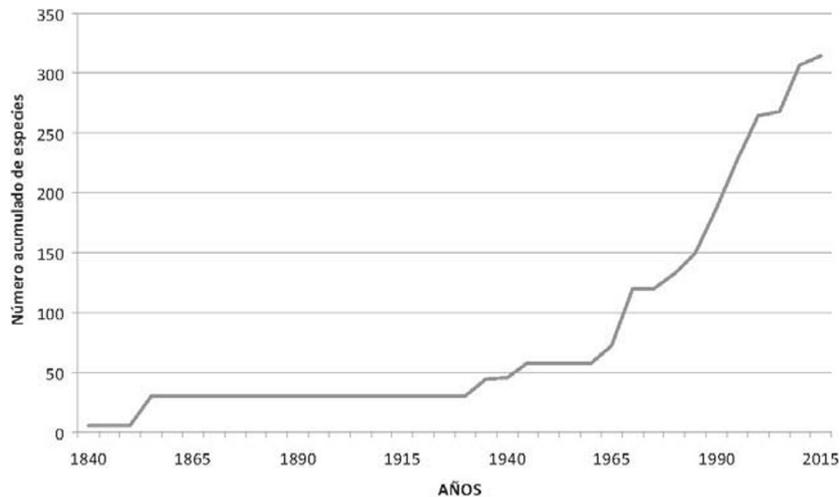


Figura 3. Curva acumulativa de especies de amibas descritas por cada 5 años en México (1841-2012).

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

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

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

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

Cuadro 1. Continúa

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

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

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

En el presente trabajo se obtiene una cifra de 315 especies de amibas en México, basándose en las publicaciones formales (artículos, libros) e informales (tesis) encontradas. Este dato es aproximado, pues existen

numerosos registros en donde la identificación únicamente alcanzó el nivel de género, lo cual impide saber si se trató de especies diferentes a otras ya reportadas. Es altamente probable que varios de estos registros incompletos puedan tratarse de nuevas especies.

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

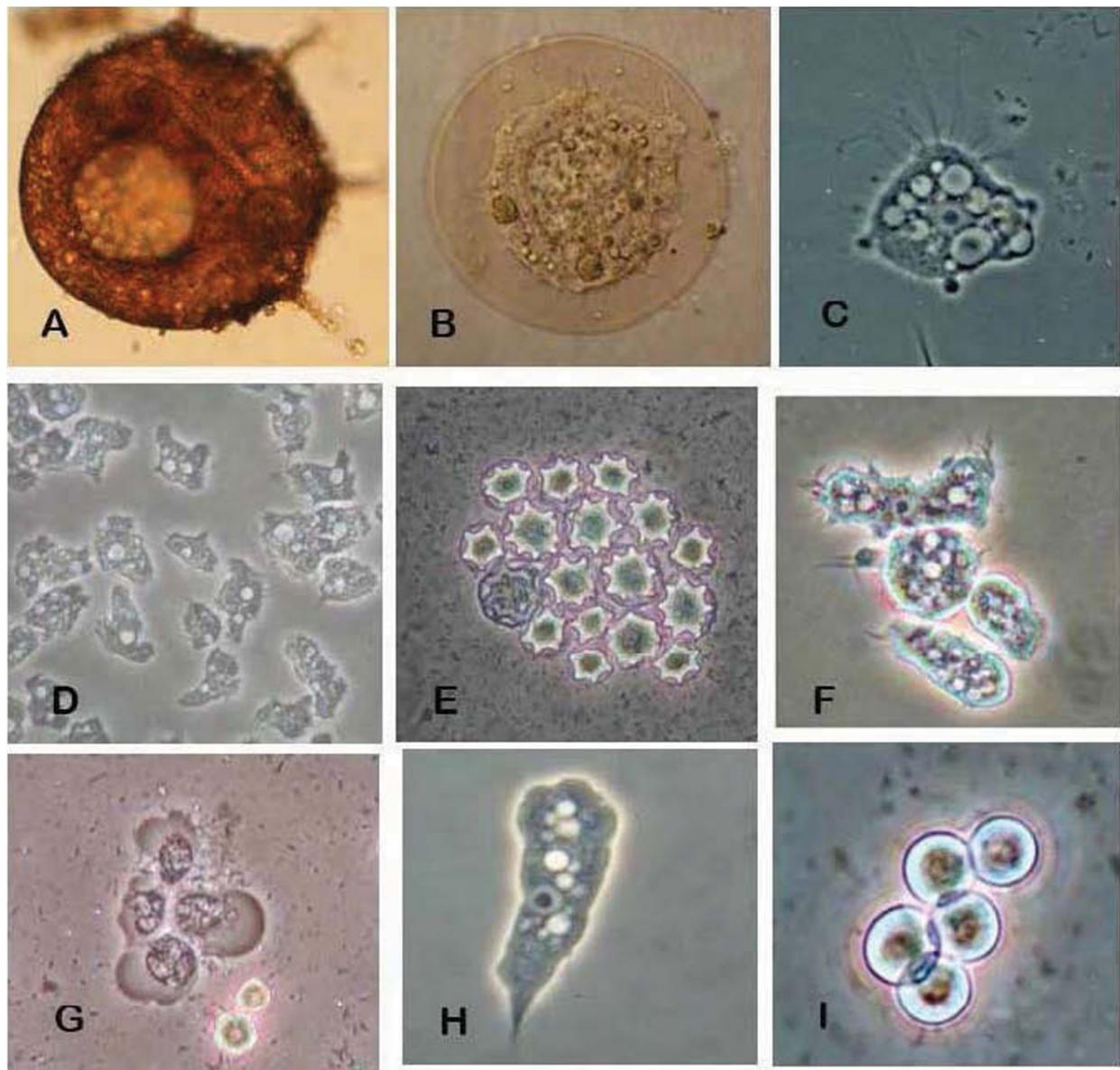


Figura 4. Protistas amébidos de México. A, amibas tecadas *Centropyxis discoides*; B, *Arcella vulgaris*, (A y B aisladas de la reserva ecológica: “La Cantera Oriente”, Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria, D. F.; *Nuclearia* sp. del “Lago Mayor” de Chapultepec, México, D. F.; C, amibas desnudas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

su número de endemismos y se considera que alberga aproximadamente el 10% de las especies del mundo. Se calcula que el número total de especies de los grupos conocidos en México es de 64 878 aproximadamente (Portales-Betancourt et al., 2008), esto se ve favorecido por su posición geográfica en el cinturón intertropical

entre dos provincias biogeográficas (Rzedowski, 1978). Con base en lo anterior el estudio de los protistas amébidos en México resulta prometedor, debido a que podrían aportar elementos para debatir las dos teorías acerca de la distribución de los protozoos en el mundo. Por lo anterior resulta importante incrementar estudios taxonómicos y

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

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

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

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

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

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

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



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

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

En México, la Conabio, desde su creación en 1992, consideró en sus temas de desarrollo inventariar la diversidad microbiana, ninguna de las especies del grupo de los protozoos incluyendo a los amébidos figura en la Nom-059-Semarnat-2010. Lo anterior no implica que no existan especies de amibas en situación de riesgo de extinción o ya extintas y no descritas y las repercusiones que tendría su extinción en la actividad del resto de la diversidad biológica. Lo que significa es el poco conocimiento que se tiene de este grupo. Se deben definir estrategias para promover el conocimiento, conservación, manejo y aplicación de los recursos microbianos en México, además de generar investigaciones que ayuden a su entendimiento

en diferentes aspectos como son: distribución, tipos de hábitats, asociaciones con otros organismos, potencial patógeno generándose la información necesaria para conocer su vulnerabilidad biológica y el impacto de la actividad humana sobre el grupo y de esta manera proponer las acciones de conservación que son muy semejantes para otras especies de mayor tamaño como es la protección de la vegetación, cuerpos de agua y de los suelos dentro de diferentes áreas del país protegidas o no protegidas. Cabe destacar que el estudio de la diversidad de los protozoos no puede llevarse a cabo sin establecer colecciones de cepas tipo aisladas en México y que se consideren de importancia en una amplia gama de actividades biológicas.

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

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

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

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

Agradecimientos

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

Literatura citada

Adl, S. M., A. G. Simpson, M. A. Farmer, R. A. Andersen, O. R. Anderson, J. R. Barta, S. S. Bowser, G. Brugerolle, R. A. Fensome, S. Fredericq, T. Y. James, S. Karpov, P. Kugrens, J. Krug, C. E. Lane, L. A. Lewis, J. Lodge, D. H. Lynn,

D. G. Mann, R. M. Mccourt, L. Mendoza, O. Moestrup, S. E. Mozley-Standridge, T. A. Nerad, C. A. Shearer, A.V. Smirnov, F. W. Spiegel y M. F. Taylor. 2005. The new higher level classification of Eukaryotes with emphasis on the taxonomy of Protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 52:399-451.

- Aladro-Lubel, M. A., M. Reyes-Santos, F. Olvera-Bautista y M. N. Robles-Briones. 2007. Ciliados y otros protozoos. *In* Guía ilustrada de la Cantera Oriente: Caracterización Ambiental e Inventario Biológico, A. Lot (Coord.). Coordinación de la Investigación Científica, Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de la Ciudad Universitaria, UNAM. México, D. F. p. 97-122.
- Anderson, O. R. 1977. Fine structure of a marine amoeba associated with a blue-green alga in the Sargasso Sea. *Journal of Protozoology* 24:370-376.
- Anderson, O. R., A. T. Nerad y C. J. Cole. 2003. *Platyamoeba nucleolilateralis* n. sp. from the Chesapeake Bay region. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 50:57-60.
- Armstrong, M. 2000. The pathogenesis of human *Acanthamoeba* infection. *Infectious Disease Review* 2:65-73.
- Barker, R. J. 1948. The status of the Protozoa. *Nature* 161:548-551.
- Bitton, G. 1999. *Wastewater Microbiology*, 2a edición. Wiley. Canada. 26 p.
- Bonilla, L., E. Ramírez, R. Ortiz, A. Calderón, E. Gallegos y D. Hernández. 1999. Occurrence of pathogenic and free-living amoeba in aquatic systems of the Huasteca Potosina, México. *In* Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope, M. Munawar, S. Lawrence y D. Malley (eds.). *Ecovision World Monograph Series*. Backhuys Publishers, Holanda. p. 37-44.
- Byers, T., E. R. Hugo y V. J. Stewart. 1990. Genes of *Acanthamoeba*: DNA, RNA and protein sequences (A review). *Journal of Protozoology* 37:175-255.
- Caron, D. 2009. Past president's address: protistan biogeography: Why all the fuss? *Journal of Eukaryotic Microbiology* 56:105-112.
- Centeno, M., F. Rivera, L. Cerva, V. Tsutsumi, E. Gallegos, A. Calderón, R. Ortiz, P. Bonilla, E. Ramírez y G. Suárez. 1996. *Hartmannella vermiformis* isolated from the cerebrospinal fluid of a young male patient with meningoencephalitis and bronchopneumonia. *Archives of Medical Research* 27:579-586.
- Cerva, L. 1969. Amoebic meningoencephalitis: axenic culture of *Naegleria*. *Science* 163:576.
- Coleman, D. C., C. V. Cole, R. V. Anderson, M. Blaha, M. R. Champion, M. Clarholm, E. T. Elliot, H. W. Hunt, B. Scafer y J. Sinclair. 1977. Soil organisms as component of ecosystems. *Ecology Bulletin* 23:299-309.
- Charman, D. J. 1999. Testate amoebae and the fossil record: issues in biodiversity. *Journal of Biogeography* 26:89-96.
- Charman, D. J., D. Hendon y W.A. Woodland. 2000. The Identification of Testate Amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in Peats. QRA Technical Guide No. 9, Quaternary Research Association, London. 147 p.

- De Jonckheere, J. F. 1987. Epidemiology. In Amphizoic amebae: human pathology, E. G. Rondanelli (ed.). Piccin Nuova Libreria. Padua. p. 127-147.
- De Jonckheere, J. F. 1991. Ecology of *Acanthamoeba*. Infectious Disease Review 13:385-387.
- De Jonckheere, J. F. 2002. A century of research on the amoeboflagellate genus *Naegleria*. Acta Protozoologica 41:309-342.
- De Jonckheere, J. F. 2004. Molecular definition and the ubiquity of species in the genus *Naegleria*. Journal of Protistology 155:89-103.
- De Jonckheere, J. F. 2011. Origin and evolution of the worldwide distributed pathogenic amoeboflagellate *Naegleria fowleri*. Infection, Genetic and Evolution 11:1520-1528.
- De Jonckheere, J. F., E. Guzmán-Fierros y F. Lares-Villa. 2008. Molecular identification of free-living amoebae of the Vahlkampfiidae isolated in Mexico. Journal of Protistology 5:142-145.
- De Jonckheere, J. F. y F. Rivera. 1984. Thermophilic *Naegleria* in a recreation centre in the vicinity of Mexico city. Journal of Protozoology 31:68-69.
- De Jonckheere, J. F., H. Van Dijk y L. Van de Voorde. 1975. The effect of thermal pollution on the distribution of *Naegleria fowleri*. Journal of Hygiene 75:7-13.
- De Jonckheere, J. F., J. Murase y J. Opperdoes. 2011. A new thermophilic heterolobosean amoeba, *Fumarolamoeba ceborucoi*, gen. nov., sp. nov., isolated near a fumarole at a volcano in Mexico. Acta Protozoologica 50:41-48.
- Durán, R. C. 2010. Microorganismos Asociados a *Tillandsia heterophylla* E. Morren. (Bromeliacea) en tres ambientes contrastantes del centro de Veracruz, México. Tesis, Maestría en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM, México. 162 p.
- Ehrenberg, C. G. 1838. Die infusionsthierchen las vollkommene organismen. Leipzig. 288 p.
- Ehrenberg, C. G. 1841. Distribución e influencia de los organismos microscópicos vivos en Sur y Norte América. Abhandlungen der Königlich Akademie der Wissenschaften Berlin. p. 241-445.
- Ehrenberg, C. G. 1843. Verbreitung und einfluss des mikroskopischen lebens in Süd-und-Nord-Amerika. Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Berlin. p. 291-445
- Ehrenberg, C. G. 1854. Visión general comparativa de los organismos pequeños actuales de agua dulce formadores de tierra en México. In Zur Mikrogeologie, Von Leopold Vos. (ed.). Verlag, Leipzig. p. 336-372.
- Fenchel, T. 1987. Ecology of Protozoa: The biology of free-living phagotrophic protists. Springer Verlag, Wisconsin. 197 p.
- Fenchel, T. y B. J. Finlay. 2004. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. BioScience 54:777-784.
- Finlay, B. J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. Science 296:1061-1063.
- Finlay, B. J. y L. Esteban. 1998. Freshwater protozoa: biodiversity and ecological function. Biodiversity and Conservation 7:1163-1186.
- Finlay, B. J. y T. Fenchel. 1996. Ecology: role of Ciliates in the natural environment. In Ciliates, Cells as Organisms, K. Hausmann y P. C. Bradbury (eds.). Gustav Fischer, Stuttgart. p. 417-440.
- Foissner, W. 1987. Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations, indicators of environmental quality, guide to the literature. Progress in Protistology 2:69-212.
- Foissner, W. 1998. An updated compilation of world soil ciliates (Protozoa, Ciliophora), with ecological notes, new records, and descriptions of new species (review). European Journal of Protistology 34:195-235.
- Foissner, W. 1999. Protist diversity: estimates of the near-imponderable. Journal of Protistology 150:363.
- Gallegos-Neyra, E. 1992. Caracterización biológica de una amiba de vida-libre patógena aislada de un paciente con meningoencefalitis amibiana primaria en el estado de Puebla, México. Tesis, Maestría en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM. 115 p.
- Gallegos-Neyra, E. 1997. Amebas de vida libre potencialmente patógenas en cuerpos de agua de uso recreativo en el estado de San Luis Potosí. Tesis de Doctorado, FES Iztacala, UNAM, México. 132 p.
- Gallegos-Neyra, E. y A. Calderón-Vega. 2012. Diagnóstico clínico de amibas de vida libre patógenas. In Infecciones por patógenos emergentes. Ed. Hospital General "La Raza", Centro Médico del IMSS. p. 1-35.
- Gallegos-Neyra, E., A. Calderón Vega y D. García Morales. 2005. Uso de la PCR para detectar e identificar *Naegleria fowleri* patógena en cuerpos de agua termal en México. Revista Latinoamericana de Microbiología 44:158-160.
- Gallegos-Neyra, E., A. Calderón Vega y A. Garduño. 2012. Amibas de vida libre patógenas en playas de Veracruz, México. Revista Latinoamericana de Microbiología 65:148-150.
- Gallegos-Neyra, E., A. Warren, E. Robles, E. Campoy, A. Calderón, M. G. Sainz, P. Bonilla y O. Escolero. 1999. The effects of wastewater irrigation on groundwater quality in Mexico. Water Science and Technology 40:45-52.
- Gallegos-Neyra, E., C. Urbina, K. Rangel y V. Calderón. 2006. Distribución de *Naegleria fowleri* patógena en un balneario de aguas termales en el corredor acuático del Estado de Hidalgo. Revista de la Sociedad de Medicina Tropical 12:82-85.
- Gallegos-Neyra, E., M. R. Sánchez-Rodríguez, A. Calderón-Vega y A. Lugo-Vázquez. 2008. Diversidad de protozoos. In La diversidad biológica del Estado de México, G. Ceballos, R. List, G. Garduño, R. López-Cano, J. M. Quintanar, E. Collado y J. E. San Román (comps.). Secretaría del medio ambiente del gobierno del Estado de México, Conabio y la Biblioteca Mexiquense del Bicentenario. 530 p.
- Golemansky, V. 1967. Tecamebianos muscícolas (Rhizopoda, Testacea) de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 18:73-77.

- Golemansky, V. y M. T. Todorov. 2000. Testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from Thailand. *Acta Protozoologica* 39:337-344.
- Greub, G. y D. Raoult. 2004. Microorganisms resistant to free-living amoebae. *Clinical of Microbiology Review* 17:413-433.
- Heal, O. W. 1962. The abundance and micro-distribution of testate amoebae (Rhizopoda: Testacea) in *Sphagnum*. *Oikos* 13:35-47.
- Humphrey, G. S., A. Bobrov y E. Lara. 2008. Diversity and biogeography of testate amoebae. *Biodiversity and Conservation* 17:329-343.
- John, D. T. 1993. Opportunistically pathogenic free-living amoebae. In *Parasitic Protozoa*, J. P. Kreier y J. R. Baker (eds.). Academic Press, Nueva York. p. 140-246.
- Khan, N. A. 2001. Pathogenicity, morphology, and differentiation of *Acanthamoeba*. *Current Microbiology* 43:391-395.
- Kilvington, S. 1995. Identification and epidemiological typing of *Naegleria fowleri* with DNA probes. *Applied Environmental Microbiology* 61:2071-2078.
- Kilvington, S., P. G. Mann y D. C. Warhurst. 1991a. Pathogenic *Naegleria* amoebae in the waters of Bath, a fatality and its consequences. In *Hot Springs of Bath*, G. A. Kellaway (ed.). Bath City Council, Reino Unido. p. 89-96.
- Kilvington, S., J. R. Beeching y G. D. White. 1991b. Differentiation of *Acanthamoeba* strains from infected corneas and the environment by using restriction endonuclease digestion of whole cell DNA. *Journal of Clinical Microbiology* 29:310-314.
- Kyle, D. E. y G. P. Noblet. 1986. Seasonal distribution of thermotolerant free-living amoebae. *Journal of Protozoology* 33:422-434.
- Lares-Jiménez, L. F. y F. Lares-Villa. 2009. Aislamiento de amebas de vida libre en aguas superficiales del Valle del Mayo, Sonora. *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales* 5:159-165.
- Lares-Villa, F., I. Ayala-Montenegro y E. Verdugo-Escoboza. 2001. Amibas de vida libre aisladas de jacuzzis y piscinas de uso recreativo en Hermosillo, Sonora. Publicación del Instituto Tecnológico de Sonora y Dirección de Investigación y Estudios de Posgrado 3:39-47.
- Lares-Villa, F., J. F. De Jonckheere, H. Moura, I. A. Rechi, G. E. Ferreira, Q. G. Fernández, M. C. Ruiz y G. S. Visvesvara. 1993. Five cases of primary amebic meningoencephalitis in Mexicali, Mexico: study of the isolates. *Journal of Clinical Microbiology* 31:685-688.
- Laycock, R. A. 1974. The detrital food chain based on seaweeds: I. Bacteria associated with the surface of *Laminaria* fronds. *Marine Biology* 25:223-231.
- Lee, J. J., S. H. Hutner y E. C. Bovee. 1985. An Illustrated Guide to the Protozoa. Society of Protozoology. Allen Press, Kansas. 622 p.
- López-Ochoterena, E. 1964. Some microscopic techniques and their proper use in the study of free-living protozoa in Mexico. *Transactions of the American Microscopical Society* 83:428-433.
- López-Ochoterena, E. 1994. Presencia de *Corallomyxa mutabilis* Grell (Sarcomastigophora, Stereomyxidae) en aguas mexicanas del Mar Caribe. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 45:163-166.
- López-Ochoterena, E. y E. Rouré-Cane. 1970. Lista taxonómica comentada de protozoarios de vida libre de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 31:23-68.
- López-Ochoterena, E. y M. Madrazo-Garibay. 1979. La contribución de C. G. Ehrenberg al conocimiento de los protozoarios de vida libre de México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 50:739-742.
- Lorenzo-Morales, J., F. Marciano-Cabral, J. F. Lindo, G. S. Visvesvara y S. K. MacIver. 2010. Pathogenicity of amoebae. *Experimental Parasitology* 126:2-3.
- Lüftenegger, G. y W. Foissner. 1991. Morphology and biometry of twelve soil testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from Australia, Africa and Austria. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology* 57:1-16.
- Lüftenegger, G., W. Petz, H. Berger, W. Foissner y H. Adam. 1988. Morphologic and biometric characterization of twenty-four soil testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda). *Archiv für Protistenkunde* 136:153-189.
- Lugo, A., L. Bravo-Inclán, J. Alcocer, M. Gaytán, M. G. Oliva, M. R. Sánchez, M. Chávez y G. Vilaclara. 1998. Effect on the planktonic community of the chemical program used to control water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Guadalupe dam, Mexico. *Journal of Aquatic Ecosystems Health and Management* 1:333-343.
- Lugo, A., S. Martínez, F. Rivera y M. R. Sánchez. 1991. Protozoan indicator communities in waste stabilization pond systems. In *Biological approach to sewage treatment process*, P. Madoni (ed.). Current Status and Perspectives, Perugia. p. 115-118.
- Madrazo-Garibay, M. y E. López-Ochoterena. 1982. Segunda lista taxonómica comentada de protozoarios de vida libre de México. *Revista Latinoamericana de Microbiología* 24:281-295.
- Madrazo-Garibay, M., E. López-Ochoterena, G. Rico-Ferrat y G. Serrano-Limón. 1988. Especies del Phylum Sarcomastigophora asociadas a animales domésticos, estudiadas en México. IV. Relación taxonómica y bibliográfica. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 58:843-852.
- Marciano-Cabral, F. 1988. Biology of *Naegleria* spp. *Microbiological Review* 52:114-133.
- Marciano-Cabral, F. 2009. Free-living amoebae as agents of human infection. *Journal of Infectious Disease* 199:1104-1106.
- Marciano-Cabral, F. y M. Cline. 1987. Chemotaxis by *Naegleria fowleri* for bacteria. *Journal of Protozoology* 34:127-131.
- Marciano-Cabral, F., M. Jamerson y E. S. Kaneshiro. 2010. Free-living amoebae, *Legionella* and *Mycobacterium* in tap water supplied by a municipal drinking water utility in the USA. *Journal of Water Health* 8:71-82.
- Marciano-Cabral, F., R. Puffenbarger y G. A. Cabral. 2000. The increasing importance of *Acanthamoeba* infections. *Journal*

- of Eukaryotic Microbiology 47:29-36.
- Martínez, A. J. 1985. Free-living amoebae: natural history prevention, diagnosis, pathology and treatment of disease. CRC Press, Boca Ratón. 156 p.
- Martínez, A. J. y G. S. Visvesvara. 1997. Free-living, amphizoic and opportunistic amoebae. *Brain Pathology* 7:583-598.
- Medioli, F. S. y D. B. Scott. 1988. Lacustrine thecamoebians (mainly Arcellaceans) as potential tools for paleolimnological interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 62:361-386.
- Mitchell, D. 1999. Ecology of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in *Sphagnum* peatlands in the Jura mountains, Switzerland and France. *Écoscience* 6:565-576.
- Moreira, D. y P. López-García. 2002. The molecular ecology of microbial eukaryotes unveils a hidden world. *Trends in Microbiology* 10:31-38.
- Ogden, C. G. y H. Hedley. 1980. An atlas of freshwater testate amoebae. Oxford University Press, Hampshire. 222 p.
- Omaña, M. M. 1997. Estudio comparativo de tres cepas del género *Acanthamoeba* responsables de los primeros casos detectados de queratitis en México. Tesis, Maestría en Ciencias (Microbiología), FES-Cuautitlán, UNAM, México. 163 p.
- Osorio-Tafall, B. F. 1943. Observaciones sobre la fauna acuática de las cuevas de la región de Valles, San Luis Potosí (México). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 4:43-71.
- Page, F. C. 1974. A further study of taxonomic criteria for limax amoebae with descriptions of new species and a key to genera. *Archiv für Protistenkunde* 116:149-184.
- Page, F. C. 1976a. An Illustrated Key to Freshwater and Soil Amoebae with Notes on Cultivation and Ecology. Freshwater Biological Association Scientific Publication, Londres. 180 p.
- Page, F. C. 1976b. Some comparative notes on the occurrence of Gymnamoebia (Protozoa: Sarcodina) in British and American habitats. *Transactions of the American Microscopical Society* 95:385-394.
- Page, F. C. 1988. A new key to freshwater and soil Gymnamoebae with instructions for culture. Culture Collection of Algae and Protozoa. Freshwater Biological Association Scientific Publication, Londres. 122 p.
- Patterson, J. D. 1999. The diversity of Eukaryotes. *American Naturalist* 154:S96-S124.
- Patterson, J. D. y S. Hedley. 1992. Free-Living freshwater Protozoa (a colour guide). BPC Hazell Books LTD. Aylesbury, England. 203 p.
- Patterson, R. T. y A. Kumar. 2002. A review of current testate rhizopod (thecamoebian) research in Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 180:225-251.
- Patterson, R. T., A. Dalby, A. Kumar, L. A. Henderson y R. E. A. Boudreau. 2002. Arcellaceans (thecamoebians) as indicators of land-use change: settlement history of the Swan Lake area, Ontario as a case study. *Journal of Paleolimnology* 28:297-316.
- Portales-Betancourt, G., E. J. San Román, B. H. Díaz, C. A. Angón y F. R. Borja. 2008. La biodiversidad en el mundo y en México. *In* La Diversidad biológica del Estado de México, G. Ceballos, R. List, G. Garduño, R. López-Cano, J. M. Quintanar, E. Collado y J. E. San Román (comps.). Secretaría del medio ambiente del gobierno del estado de México, Conabio y la Biblioteca Mexiquense del Bicentenario (eds.). 530 p.
- Porter, K. G., E. B. Sherr, B. F. Sherr, M. Pace y R. W. Sanders. 1985. Protozoa in planktonic food webs. *Journal of Protozoology* 32:409-415.
- Ramírez, E., E. Robles y B. Martínez. 2010. Free-living amoebae isolated from water-hyacinth root (*Eichhornia crassipes*). *Experimental Parasitology* 126:42-44.
- Ramírez, E., E. Robles, G. Sainz, R. Ayala y E. Campoy. 2009. Calidad microbiológica del acuífero de Zacatepec, Morelos, México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental* 25:247-255.
- Read, L. K., L. Margulis, J. Stolz, L. Obar y T. K. Sawyer. 1983. A new strain of *Paratetramitus jugosus* from Laguna Figueroa, Baja California, Mexico. *The Biological Bulletin* 165:241-264.
- Reinhardt, E. G., P. A. Beddows, H. P. Schwarcz y J. J. Gabriel. 2009. Foraminifera and testate amoebae (thecamoebians) in an anchialine cave: surface distributions from Aktun Ha (Carwash) cave system, Mexico. *Limnology and Oceanography* 54:391-396.
- Rico-Ferrat, G. 1990. Identificación de los protozoarios que habitan en la hojarasca de un bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 41:33-36.
- Rico-Ferrat, G. y E. López-Ochoterena. 1976. Aspectos biológicos de los protozoarios de las aguas negras de la zona metropolitana de la Ciudad de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 37:221-227.
- Rivera, F., E. Paz y E. López-Ochoterena. 1978a. Transformación ameboflagelar espontánea e inducida en especies del género *Naegleria*, Alexeieff (1912), emend Calkins (1913), recolectadas en piscinas, grifos y reservorios naturales de agua dulce de la Ciudad de México. *Archivos Mexicanos de Anatomía* 15:9-19.
- Rivera, F., E. Paz y E. López-Ochoterena. 1978b. Estudio biológico de las amebas del grupo limax, géneros *Naegleria* y *Acanthamoeba*. *Archivos Mexicanos de Anatomía* 15:54-59.
- Rivera, F., A. Ortega., E. López-Ochoterena y E. Paz. 1979. A quantitative morphological and ecological study of protozoa polluting tap water in Mexico. *Transactions of the American Microscopy Society* 98:465-469.
- Rivera, F., M. Galván, E. Robles, P. Leal, L. González y A. M. Lacy. 1981. Bottled mineral waters polluted by protozoa in Mexico. *Journal of Protozoology* 28:54-56.
- Rivera, F., P. Ramírez, G. Vilaclara, E. Robles y F. Medina. 1983. A survey of pathogenic and free-living amoebae inhabiting swimming-pool waters in Mexico City. *Journal of Environmental Research* 32:205-211.
- Rivera, F., F. Medina, P. Ramírez, J. Alcocer, G. Vilaclara y E.

- Robles. 1984a. Pathogenic and free-living protozoa isolated by culture from the nasopharyngeal and oral regions of odontological patients. *Journal of Environmental Research* 33:428-440.
- Rivera, F., R. Romero y F. Medina. 1984b. Meningoencefalitis amibiana primaria producida por *Naegleria fowleri*. *Revista de la Facultad de Medicina México* 27:113-122.
- Rivera, F., G. García, A. Lugo, E. Zierold, J. Islas, E. Ramírez y P. Bonilla. 1986. Amoebae in a waste stabilization pond system in Mexico. *Water, Air and Soil Pollution Journal* 28:185-198.
- Rivera, F., G. Roy-Ocotla, I. Rosas, E. Ramírez, P. Bonilla y F. Lares. 1987. Amoebae isolated from the atmosphere of Mexico City and environs. *Journal of Environmental Research* 42:149-154.
- Rivera, F., F. Lares, P. Bonilla, E. Ramírez, P. Ramírez y A. Paulín. 1988. Pathogenic Amoebae isolated from the atmosphere of Mexico City and environs. *In Hazardous waste: detection, control, treatment*, R. Abbou (ed.). Elsevier Science, Amsterdam. p.1175-1179.
- Rivera, F., F. Lares, E. Gallegos, E. Ramírez, P. Bonilla, A. Calderón, J. Martínez, S. Rodríguez y J. Alcocer. 1989. Pathogenic amoebae in natural thermal waters of three resorts of Hidalgo, Mexico. *Journal of Environmental Research* 50:289-295.
- Rivera, F., L. Cerva, J. Martínez, G. Keleti, F. Lares, E. Ramírez, P. Bonilla, S. R. Graner, A. K. Saha y R. H. Glew. 1990. *Naegleria lovaniensis tarasca* new subspecies, and the Purepecha strain, a morphological variant of *Naegleria lovaniensis* isolated from natural thermal waters in Mexico. *Journal of Protozoology* 37:301-310.
- Rivera, F., A. Lugo, E. Ramírez, P. Bonilla, A. Calderón, S. Rodríguez, R. Ortiz, E. Gallegos, A. Labastida y M. Chávez. 1992. Seasonal distribution of air-borne protozoa in Mexico City and its suburbs. *Water, Air and Soil Pollution Journal* 61:17-33.
- Rivera, F., E. Ramírez, P. Bonilla, A. Calderón, E. Gallegos, S. Rodríguez, R. Ortiz, B. Saldivar, P. Ramírez y A. Durán. 1993. Pathogenic and free-living amoebae from swimming pools and physiotherapy tubs in Mexico. *Journal of Environmental Research* 62:43-52.
- Rivera, F., P. Bonilla, E. Ramírez, A. Calderón, S. Rodríguez, R. Ortiz, D. Hernández y V. Rivera. 1994. Seasonal distribution of air-borne pathogenic and free-living amoebae in Mexico City and its suburbs. *Water, Air and Soil Pollution Journal* 74:65-87.
- Rodríguez-Zaragoza, S. 1994. Ecology of free-living amoebae. *Critical Review in Microbiology* 20:225-241.
- Rodríguez-Zaragoza, S., G. L. Gaviira y A. V. Rivera. 2005. Riqueza de especies de amebas desnudas en la rizósfera de *Neobuxbaumia tetetzo* y *Prosopis laevigata* en el desierto del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 11:54-64.
- Rojas, H., M. Rodríguez, F. Moreno, L. Jarillo, Y. Carrasco, G. Miliar y R. Campos. 2007. Nitric oxide production and nitric oxide synthase immunoreactivity in *Naegleria fowleri*. *Journal of Parasitology Research* 101:269-274.
- Rondanelli, E. G. 1987. Infectious Diseases. 1. Amphizoic Amoebae Human Pathology. Piccin Nuova Libreria, Padua, Italia. 279 p.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Sadaka, H. A., S. F. El-Nassery, L. M. Samra y H. N. Awadalla. 1994. Isolation and identification of free-living amoeba from some water source in Alexandria. *Journal of the Egyptian Society of Parasitology* 24:247-257.
- Sawyer, T. K. 1980. Marine amoebae from clean and stressed bottom sediments of the Atlantic Ocean and Gulf of México. *Journal of Protozoology* 27:13-32.
- Schuster, F. L. y G. Visvesvara. 2004. Free-living amoebae as opportunistic and no-opportunistic pathogens of human and animals. *International Journal of Parasitology* 34:1-27.
- Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.
- Seki, H. 1971. Microbial clumps in seawater in the euphotic zone of Saanich Intlet (British Columbia). *Marine Biology* 9:4-8.
- Sigala-Regalado, I. y R. Mayén-Estrada. 2008. Diversidad y aspectos ecológicos de protozoos en el Sistema Xalltégoxtli I, Puebla, México. *Mundos Subterráneos* 18-19:1-7.
- Sigala-Regalado, I., R. Mayén-Estrada y J. Morales-Malacara. 2011. Spatial and temporal distribution of protozoa at Cueva de los Riscos, Querétaro, México. *Journal of Cave and Carst Studies* 73:55-62.
- Simpson, A. G. B. y A. Roger. 2004. Excavata and the origin of the amitochondriate eukaryotes. *In Organelles, genomes and eukaryotic phylogeny*, P. H. Hirt y D. S. Horner. CRC Press, Boca Raton. p. 27-53.
- Smirnov, A. y A. Goodkov. 1999. An illustrate list of basic morphotypes of *Gymnamoeba* (Rhizopoda, Lobosea). *Journal of Protistology* 1:20-29.
- Sminorv, A. y R. Thar. 2003. Spatial distribution of *Gymnamoebae* (Rhizopoda, Lobosea) in brackish-water sediments at the scale of centimeters and milimeters. *Journal of Protistology* 154:359-369.
- Smirnov, A. y S. Brown. 2004. Guide to the methods of study and identification of soil gymnamoebae. *Journal of Protistology* 3:148-190.
- Sokoloff, D. 1931. Experiencia de transmisión de microorganismos por el aire y los insectos. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 2:167-168.
- Sokoloff, D. 1933. Una nueva forma de *Amoeba villosa actinocauda* forma nova. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 4:27-28.
- Sokoloff, D. 1936. Análisis hidrobiológico del manantial de la "Mora" de Actopan, Hidalgo. Ciliata, Flagelata y Rhizopoda. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional*

- Autónoma de México, Serie Zoología 7:287-303.
- Sokoloff, D. y B. A. Sámano. 1931. La flora y fauna de aguas dulces del Valle de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 1:1-49.
- Sokoloff, D y I. Ancona. 1937. Análisis hidrobiológico de las aguas potables del Valle del Mezquital, incluyendo la descripción de tres nuevas formas de protozoarios. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 81:157-179.
- Tomasini, A. C., G. E. Ortiz, M. Moeller-Chávez, Y. Garzón-Zuñiga y G. Hornelas-Orozco. 2009. The testate lobose amoeba in the wastewater treatment. *In* Current research topics in applied microbiology and microbial biotechnology, M. A. Vilas (eds.). World Scientific Publishing, London. 765 p.
- Tyndall, R. L., K. S. Ironside, P. L. Metler, E. L. Tan, T. C. Hazen y C. B. Fliermans. 1989. Effect of thermal additions on the density and distribution of thermophilic amoebae and pathogenic *Naegleria fowleri* in a newly created cooling lake. *Applied and Environmental Microbiology* 55:722-732.
- Visvesvara, G. S., F. L. Schuster y J. Martinez. 1993. *Balamuthia mandrillaris*, n. g., n. sp., agent of amebic meningoencephalitis in humans and other animals. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 40:504-514.
- Visvesvara, G. S. y J. K. Stehr-Green. 1990. Epidemiology of free-living amoeba infections. *Journal of Protozoology* 37:25S-33S.
- Wellings, F. M., S. L. Amuso y A. L. Lewis. 1977. Isolation and identification of pathogenic *Naegleria* from Florida lakes. *Applied Environmental Microbiology* 34:661-667.
- Whitaker, R., D. Grogan y J. Taylor. 2003. Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic archaea. *Science* 24:976-978.
- Williams, P. J. L. 1981. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. *Kiel Meeresforsch* 5:11-28.
- Yoko, Y. y S. Kenji. 1984. Light and electron microscope observations and prey specificities of an algophorous amoeba from Japanese freshwater. *Journal of Genetic Applied Microbiology* 30:411-417.