



## *Ciencia Nicolaita 86*

ISSN: 2007-7068



Universidad  
Michoacana  
de San Nicolás  
de Hidalgo

# Las especies crípticas: un reto para los estudios modernos de sistemática, descripción de la biodiversidad y conservación de las especies

## Cryptic species: a challenge for modern studies of systematics, biodiversity description and species conservation

Gerardo Pérez Ponce de León, Brenda Solórzano García

**Para citar este artículo:** Gerardo Pérez Ponce de León, Brenda Solórzano García, 2022. Las especies crípticas: un reto para los estudios modernos de sistemática, descripción de la biodiversidad y conservación de las especies. *Ciencia Nicolaita* no. 86, 45-53. DOI: <https://doi.org/10.35830/cn.vi86.672>



### **Historial del artículo:**

Recibido: 31 de mayo de 2022

Aceptado: 4 de octubre de 2022

Publicado en línea: diciembre de 2022



**Ver material suplementario**



**Correspondencia de autor:** [ppdleon@enesmerida.unam.mx](mailto:ppdleon@enesmerida.unam.mx)



**Términos y condiciones de uso:** <https://www.cic.cn.umich.mx/cn/about/privacy>



**Envíe su manuscrito a esta revista:** <https://www.cic.cn.umich.mx/cn/about/submissions>

# Las especies crípticas: un reto para los estudios modernos de sistemática, descripción de la biodiversidad y conservación de las especies

## Cryptic species: a challenge for modern studies of systematics, biodiversity description and species conservation

Gerardo Pérez Ponce de León<sup>1,2</sup>, Brenda Solórzano García<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Mérida, UNAM.

<sup>2</sup> Instituto de Biología, UNAM.

### Resumen

La taxonomía se encarga de identificar, describir, nombrar y clasificar a los seres vivos; por su parte, la sistemática incorpora la información generada por los taxónomos para inferir las relaciones evolutivas entre los organismos. En conjunto, estas disciplinas proveen un marco de referencia para cualquier estudio biológico. El uso de marcadores moleculares en las últimas décadas revitalizó la sistemática, permitiendo desarrollar criterios más precisos para delimitar especies. A través de estos marcadores, se ha reconocido la existencia de las *especies crípticas*, es decir, aquellas morfológicamente indistinguibles, pero genéticamente distintas. El reconocimiento y delimitación de estas especies representa un reto para el conocimiento de la biodiversidad, para la descripción de patrones macroecológicos, biogeográficos y evolutivos, así como para los estudios sobre la conservación de las especies.

**Palabras clave:** sistemática, especies crípticas, taxonomía integrativa, delimitación de especies, biodiversidad

### Abstract

Taxonomy is involved with the identification, description, naming and classification of organisms whereas systematics uses the information generated by taxonomists to infer the evolutionary relationships among organisms. Both represent a fundamental framework for organismal biology studies. The use of molecular markers in the last decades has revitalized the area of systematics, by allowing the development of phylogenetic hypothesis between taxa, and improving the accuracy of defining species. Furthermore, molecular markers are very useful for recognizing *cryptic species* (those morphologically indistinguishable, but genetically distinct). The recognition and delimitation of cryptic species represents a challenge for our complete understanding of biodiversity, for the description of macroecological, biogeographical, and evolutionary patterns, and for studies on species conservation.

**Keywords:** systematics, cryptic species, integrative taxonomy, species delimitation, biodiversity

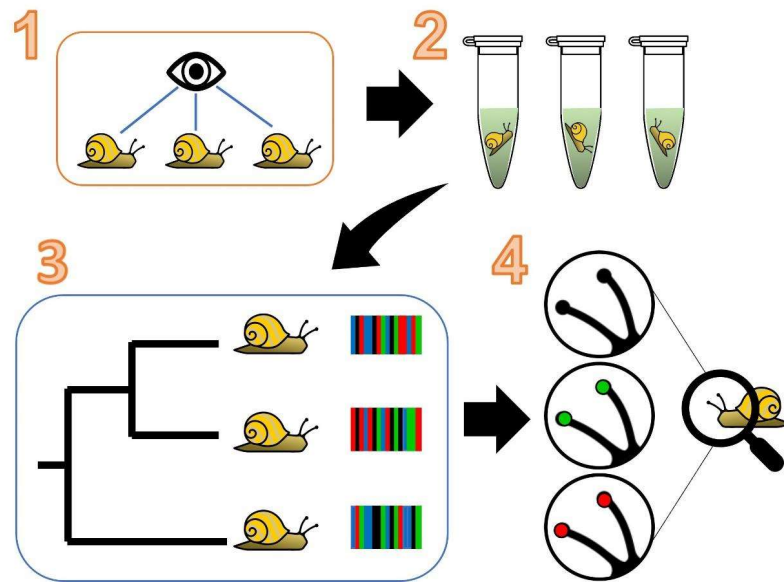


## Introducción

La sistemática comprende el estudio de los seres vivos que habitan en el planeta y sus relaciones evolutivas; mientras que la taxonomía se refiere al estudio teórico de las bases, reglas y principios que son empleados para su clasificación (Morrone, 2013). Cada grupo reconocible de organismos es ubicado dentro de un taxón, los cuales constituyen categorías determinadas de clasificación. La especie, el nivel más básico dentro de la jerarquía taxonómica, es la unidad fundamental en todos los estudios de biodiversidad y, en general, en los estudios biológicos de cualquier índole. El adecuado conocimiento de la biodiversidad requiere la implementación de métodos de investigación que incluyan estrategias de análisis de datos que no solo nos permitan reconocer a las especies como las unidades de estudio, sino también delimitarlas y lograr una descripción completa de los rasgos que sirvan para identificarlas. Desde el establecimiento de la nomenclatura binomial propuesta por el naturalista sueco Carlos Linneo en el siglo XVIII, se generó un sistema que nos permite organizar y clasificar la biota que nos rodea.

Durante varios siglos, los taxónomos han descrito la diversidad de especies utilizando principalmente caracteres o rasgos morfológicos observables en los organismos; sin embargo, los métodos basados en ADN son empleados cada vez con mayor frecuencia para delimitar a las especies, para complementar su descripción morfológica y para analizar su historia evolutiva (Blaxter, 2004). En las últimas décadas, las herramientas moleculares han ofrecido una oportunidad sin precedentes para incluir nuevos componentes en la descripción de la biodiversidad, particularmente caracterizando la diversidad genética, estableciendo la estructura genética poblacional y permitiendo inferir las relaciones filogenéticas entre taxones. En este contexto, la sistemática representa una disciplina que integra varios campos del conocimiento para describir y entender muchos de los procesos micro y macroevolutivos que han determinado el origen, la distribución y el mantenimiento de la biodiversidad en el planeta. Los métodos modernos de análisis en la sistemática, implican realizar trabajos de inventario de la biodiversidad dando un énfasis muy importante en el significado ecológico y evolutivo de las especies, sus interacciones y el ambiente en el que habitan.

En la actualidad, el proceso de reconocimiento y descripción de especies se inserta en el marco de la denominada *taxonomía integrativa*, un concepto acuñado formalmente por Dayrat (2005) que refiere el marco conceptual que utilizamos para delimitar a las especies. Esta aproximación metodológica implica utilizar diferentes fuentes de caracteres (ecológicos, genéticos, morfológicos, etc.) para lograr una delimitación más robusta de las entidades biológicas bajo estudio. Asimismo, la delimitación puede lograrse mediante el uso de enfoques variados, como aquellos derivados de la filogeografía (o estudio de la distribución de las poblaciones), la morfología comparada, la genética de poblaciones, la ecología, el comportamiento, etc. Los estudios sobre la sistemática de muchos grupos de organismos han evidenciado que los caracteres morfológicos tradicionalmente utilizados para separar especies, en ocasiones no eran suficientes, o bien no eran confiables u objetivos para lograr una clara distinción entre las entidades bajo estudio, especialmente en grupos que son altamente diversos o bien, aquellos que están sujetos a un conservadurismo morfológico. Es difícil reconocer cuando dos especies son diferentes en aquellos casos donde ciertos caracteres morfológicos son muy variables, de tal manera que se manifiestan como caracteres polimórficos. Para la sistemática, y más concretamente para la taxonomía, es fundamental poder distinguir cuando esos polimorfismos son el resultado de plasticidad fenotípica asociada al ambiente, y cuando esos caracteres indican que se trata de más de una especie. Por ello, la utilización de caracteres moleculares en la descripción de la diversidad biológica, ha conducido al descubrimiento de las denominadas *especies crípticas*, aquellas morfológicamente indistinguibles, pero genéticamente diferentes (Bickford *et al.*, 2007). Cuando se utilizan datos moleculares en el análisis de la diversidad genética entre los individuos de una población (o poblaciones) que se asume pertenecen a una misma especie, existe la posibilidad de encontrar diferencias genéticas, aunque morfológicamente los individuos no puedan ser separados en correspondencia con los grupos formados genéticamente (grupos monofiléticos) (Figura 1.3). Reconocer diferencias genéticas entre los individuos de una población, ha llevado a los taxónomos a realizar observaciones más detalladas para lograr identificar los caracteres morfológicos diagnósticos; en estos casos, se considera a



**Figura 1.** Diagrama que representa el reconocimiento de especies crípticas. 1) Al observar los ejemplares no se detectan diferencias morfológicas. 2) Los ejemplares son procesados para obtener datos moleculares. 3) Al realizar el análisis filogenético empleando los datos moleculares, se detectan diferencias genéticas en las secuencias de ADN entre individuos y se calculan valores de divergencia genética. Esto lleva a repetir el examen morfológico de una forma más minuciosa. Si a pesar de esta revisión no se encuentran diferencias morfológicas, se consideraría un caso de especies crípticas. Por el contrario, si en esta revisión se llegan a encontrar pequeñas diferencias (4), entonces sería un caso de especies pseudocrípticas.

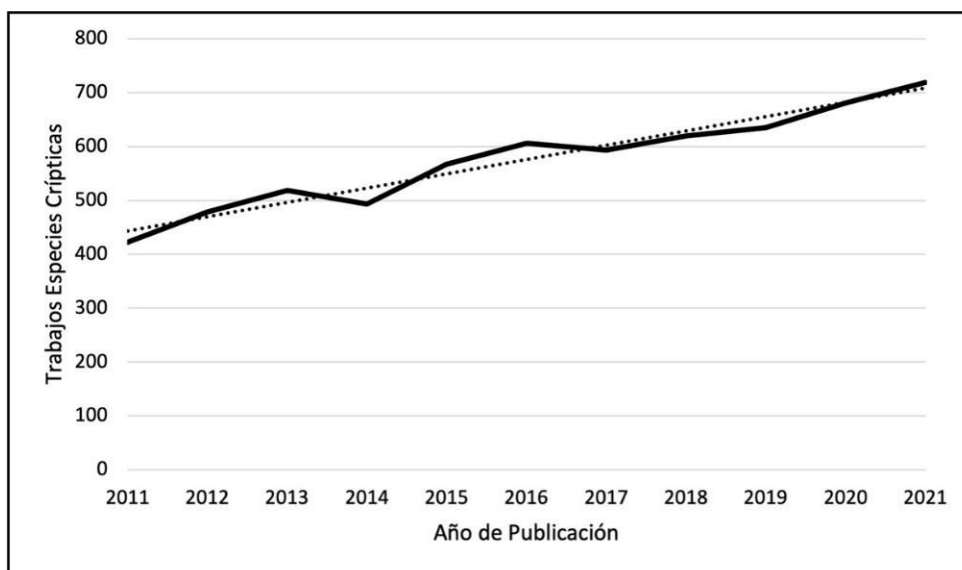
estas especies como ‘*pseudocrípticas*’ (Sáez *et al.*, 2005) (Figura 1.4). En otras ocasiones, a pesar de realizarse un estudio detallado, no se encuentran los caracteres diagnósticos entre los ejemplares y es entonces cuando se analizan fuentes de caracteres alternas que ayuden a corroborar que se trata de dos o más especies distintas (Schlick-Sateiner *et al.*, 2007).

Chenuil *et al.* (2019) proponen dos categorías para distinguir a las especies crípticas: las especies crípticas *sensu lato* (s.l.), que son aquellas que se reportan cuando los datos moleculares muestran de manera inesperada alta divergencia genética, aunque los datos morfológicos no han sido verificados, es decir, estas pueden ser el resultado de la ‘prospección molecular’. Por otro lado, estos autores refirieron a las especies crípticas *sensu stricto* (s.s.), como aquellas en donde se ha verificado la ausencia de caracteres morfológicos diagnósticos que distinguen a las especies independientemente de su nivel de divergencia genética.

En la literatura científica se han reportado muchos estudios en donde las especies crípticas son reconocidas, pero no son descritas ni nombradas, por lo que terminan siendo referidas como Unidades Taxonómicas Operacionales (OTU’s), linajes genéticos, especies

candidatas, etc. El proceso de describirlas formalmente, una vez delimitadas, constituye otra problemática que requiere una base metodológica para resolver la falta aparente de caracteres morfológicos que permitan al taxónomo establecer su diagnóstico. Por lo anterior, se ha sugerido que para describir especies crípticas deben modificarse las líneas de evidencia y considerar a los caracteres moleculares como la columna vertebral de la descripción (Jörger *et al.*, 2013).

El número de especies crípticas en la naturaleza se ha incrementado en las últimas dos décadas. Pérez-Ponce de León *et al.* (2016) realizaron una búsqueda exhaustiva en las bases de datos del ISI Web of Knowledge y en Zoological Records, considerando todos aquellos trabajos que utilizaron el término ‘cryptic species’ para el periodo de 1975 a 2015. Además, hicieron una separación entre aquellos trabajos que refirieron a las especies crípticas en el título, resumen o palabras clave, de aquellos que representaban un estudio explícito de reconocimiento molecular de especies crípticas. Estos autores utilizaron tres medidas de la tasa de descubrimiento de especies crípticas: 1) El número de trabajos que refieren a estas especies, 2) El número de especies crípticas encontradas, y 3) El



**Figura 2.** Número de trabajos publicados en ISI Web of Knowledge en donde se refiere el término ‘especies crípticas’ en el periodo comprendido entre 2011 y 2021, observándose una tendencia ascendente.

número promedio de especies crípticas por trabajo publicado. Se encontró que, al menos entre los metazoarios, las especies crípticas se encuentran distribuidas de forma heterogénea en los diferentes phyla. Incluso, algunos grupos como los anfibios, reptiles, crustáceos y platelmintos, son más propensos a tener especies crípticas que otros como los gastrotricos, colémbolos y acantocéfalos (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2016).

Para demostrar el hecho de que las especies crípticas continúan siendo comúnmente referidas en la literatura científica, realizamos una búsqueda del número de trabajos publicados que aparecieron en el ISI Web of Knowledge bajo el mismo término (‘cryptic species’) durante el año 2021, encontrando un total de 719 resultados. Es interesante destacar que el número de estudios que refieren a las especies crípticas en la literatura, continúa con una tendencia a incrementarse, aumentando un 59 % el número de trabajos publicados en los últimos diez años, pasando de 422 en 2011 a 719 en 2021 (Figura 2).

## ¿Cómo se reconocen las especies crípticas?

El proceso de descubrimiento de especies crípticas fue descrito por Sáez *et al.* (2005) y consta de dos pasos. Primero, se obtienen secuencias de ADN de distintos genes de aquellos individuos que pertenecen a una especie reconocida morfológicamente. Segundo,

de manera inesperada, los individuos se agrupan en dos o más clados recíprocamente monofiléticos al conducir un análisis filogenético, diferenciados genéticamente (Figura 1.3). El elemento clave en dicho reconocimiento, es precisamente la utilización de caracteres moleculares, por lo cual se ha enfatizado que la descripción moderna de la biodiversidad debe estar acompañada necesariamente de esta herramienta y que debe hacerse de manera rutinaria en los estudios de taxonomía descriptiva (alfa). Claramente, el reconocimiento de linajes evolutivos distintos a través de secuencias de ADN, conlleva al concepto de ‘iluminación recíproca’ (Hennig, 1966), donde el examen de los ejemplares, a la luz de esta nueva evidencia, permite la identificación de características que nos ayudan a distinguirlas, es decir, los datos moleculares proveen un marco de referencia para analizar la variabilidad morfológica en otro contexto para lograr así una identificación más precisa de las especies bajo estudio.

Para algunos autores (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2010), en un sentido estricto, las especies crípticas mantienen este estado de manera provisional, dada la posibilidad teórica de que una revisión minuciosa adicional revele características diagnósticas que permitan una distinción morfológica entre las especies, resultando en la descripción formal de estas. Sin embargo, existe la posibilidad de que el reconocimiento de especies crípticas basado en secuencias de ADN, no esté acompañado del descubrimiento de caracteres

morfológicos diagnósticos, pues a pesar de las observaciones que los especialistas realizan, estos no se encuentran. En estos casos, existe un problema práctico en términos de la descripción de estas especies, ya que no se cuenta con los caracteres morfológicos requeridos para ello.

En este contexto, es el trabajo de los taxónomos y el de los sistématas el que va a unificar los problemas conceptuales y metodológicos derivados del reconocimiento de estas especies morfológicamente indistinguibles, y serán ellos también quienes determinarán los pasos necesarios a seguir para diferenciar las verdaderas especies crípticas de aquellas que simplemente no han sido adecuadamente estudiadas. Por ello, se necesita contar con métodos apropiados que ayuden a realizar inferencias más robustas sobre los mecanismos responsables del surgimiento de las especies crípticas y, por ende, a una mejor estimación de la biodiversidad en el planeta.

## ¿Cómo delimitamos a las especies crípticas?

Existe una diferencia entre *reconocer* y *delimitar* especies crípticas, puesto que son dos procesos distintos. El término ‘prospección molecular’ se usa para describir el método para analizar la variabilidad genética entre individuos que pertenecen a una supuesta especie (Blouin, 2002). Al estudiar esta variación en nemátodos parásitos, el autor encontró que era común observar evidencia de diferenciación genética en organismos que podrían parecer morfológicamente idénticos, pero que tenían una amplia distribución geográfica, o bien parasitaban a distintas especies de hospederos. Las especies que son reconocidas de esta manera son referidas entonces como ‘especies candidatas’, pero una vez reconocidas, estas especies deben ser delimitadas. Para ello, se requiere de un estudio morfológico más detallado, así como el análisis de otras fuentes de caracteres como son los fisiológicos, ecológicos o conductuales, que permitan establecer con mayor certeza los límites entre estas (Padial *et al.*, 2010). Esta delimitación se realiza dentro del contexto de dos métodos: aquellos que se fundamentan en una aproximación evolutiva y filogenética (denominados métodos basados en árboles) y aquellos apoyados propiamente en caracteres moleculares, donde se uti-

lizan estimadores de divergencia genética para la caracterización de individuos en una población, y que pueden utilizarse para estimar flujo genético entre dos o más poblaciones e inferir si estas representan entidades reproductivamente aisladas (ver Pérez-Ponce de León, 2017 y referencias ahí citadas).

Por ejemplo, la iniciativa del ‘código de barras de la vida’ (o DNA barcoding) impulsada por la Universidad de Guelph en Canadá y que posteriormente se convirtió en un proyecto mundial, emplea una aproximación basada en caracteres moleculares para identificar y descubrir especies (ibol.org). Se fundamenta en la secuenciación de un fragmento de un gen mitocondrial (usualmente 650 pares de bases del gen citocromo oxidasa, subunidad I, COI) y la utiliza como una medida estándar de comparación entre distintos organismos para su identificación a partir de la cantidad de diferencias genéticas encontradas entre organismos (divergencia genética). Este fragmento se ha utilizado principalmente en animales, ya que en plantas y hongos se utilizan otros genes que son apropiados para esos grupos de estudio.

Para algunos autores (DeSalle *et al.*, 2005), es más conveniente considerar que los procedimientos de descubrimiento de especies a través del código de barras sean considerados como una ‘prospección molecular’, más que un proceso de delimitación de especies, para lo cual se requieren generar otros datos y realizar otros procedimientos analíticos. Tal y como lo concluye Pérez-Ponce de León (2017), cualquier estudio de biodiversidad que utilice secuencias de ADN debe considerar, en principio, métodos basados en caracteres que permitirán reconocer la existencia de especies distintas, incluidas las especies crípticas, con base en un nivel de divergencia genética, esto partiendo del hecho de que la morfología de los individuos en estudio muestre que no hay caracteres que los distingan; sin embargo, este primer paso debe de ser sujeto a una prueba de hipótesis que permita realizar una delimitación robusta de las especies. Aquí es donde los métodos basados en árboles representan la mejor alternativa para definir la independencia de los linajes genéticos, y así demostrar que los individuos analizados representan especies distintas.





## ¿Por qué son importantes las especies crípticas en la sistemática?

Dado que las especies son las unidades básicas en estudios de biodiversidad, es fundamental descubrirlas, delimitarlas y describirlas formalmente, incluyendo por supuesto aquellas especies que en principio son reconocidas como especies crípticas. El reconocimiento de especies crípticas tiene implicaciones muy importantes para nuestro conocimiento de la biodiversidad. El conocimiento debe ser preciso para responder a la pregunta de cuántas entidades evolutivas conforman la biota actual, lo cual es resultado de miles de millones de años de evolución. Muchas de las especies que componen esta biodiversidad, son utilizadas por el ser humano para su bienestar y sobrevivencia. Mientras más especies conozcamos, mejor uso podremos hacer de ellas. Pero también está implícita la importancia de reconocer a las especies para entender su historia evolutiva y biogeográfica y cómo la historia geológica del planeta ha determinado no solo los patrones de distribución que observamos, sino también los procesos que generan la diversificación de las especies en el tiempo y en el espacio.

Si la existencia de las especies crípticas no es definida con base en un riguroso método de delimitación (estén formalmente descritas o solo reconocidas como linajes evolutivos independientes), los estudios de ecología, biología evolutiva, biogeografía, e incluso de biología de la conservación, podrían llegar a conclusiones equivocadas. Por ejemplo, las relaciones filogenéticas entre especies hermanas y la interpretación de los procesos evolutivos (especiación, adaptación) que dieron origen a estas relaciones, pueden cambiar drásticamente si lo que se considera que es una especie resulta ser en realidad dos o más (Logo *et al.*, 2022; Newmaster *et al.*, 2009). Por su parte, la descripción de patrones biogeográficos y macroecológicos robustos depende, en primera instancia, de registros de distribución geográfica confiables (basados en estudios taxonómicos realizados por especialistas) y de la certeza de que cada punto de distribución de una especie corresponda a una especie en particular y no a un conjunto de especies que no habían sido reconocidas como diferentes.

Independientemente de los patrones observados, algunos autores han discutido los factores que determinan el surgimiento de las especies crípticas en la

evolución. Para saber más sobre esto, sugerimos al lector referirse a los trabajos de Struck *et al.* (2018, 2019), donde se discuten los procesos de divergencia reciente, paralelismos, convergencia y estasis evolutiva, los cuales pueden explicar el origen de las especies crípticas y sus implicaciones ecológicas. Estos autores han descrito un marco conceptual unificado para el reconocimiento de las especies crípticas en la naturaleza.

Finalmente, muchos trabajos han enfatizado la importancia de considerar a las especies crípticas en nuestras interpretaciones de la biodiversidad en el planeta (v. gr. Bickford *et al.*, 2007; Beheregaray *et al.*, 2007; Pfenninger *et al.*, 2007; Nadler *et al.*, 2011; Chenuil *et al.*, 2019). Dentro de este contexto, el diseño de estrategias de conservación de las especies requiere definir si las entidades biológicas que se pretende conservar representan una o más especies. Un ejemplo emblemático es el caso de las jirafas (*Jiraffa camelopardalis*), consideradas tradicionalmente una sola especie en África; no obstante, después de un estudio en donde se analizaron genes mitocondriales y nucleares (microsatélites), se demostró que en realidad eran seis linajes evolutivos distintos (Brown *et al.*, 2007). Otro ejemplo que también atañe a especies amenazadas es el descrito por Russello *et al.* (2005), quienes encontraron tres linajes genéticos distintos en lo que se consideraba una sola especie de tortuga gigante de las Islas Galápagos. Esto tiene implicaciones importantes al momento de diseñar estrategias de conservación, asignar presupuesto y decidir sitios de aplicación, lo cual estará en función del número de especies a considerar. Utilizando datos moleculares, los autores analizaron la diagnosibilidad, nivel de divergencia genética y posición filogenética para reconocer al menos un nuevo taxón críptico entre las poblaciones de tortugas.

Asimismo, debemos considerar que para cada grupo de organismos en el planeta, las especies crípticas tienen un significado y una importancia específica. Tan solo como ejemplo, en el campo de la parasitología, descubrir especies crípticas es de gran relevancia no solo para comprender la frecuencia relativa del parasitismo como una forma de vida muy exitosa, sino también para abordar aspectos prácticos relacionados con la epidemiología, control biológico y desarrollo de fármacos para enfrentar infecciones parasitarias en la especie humana (ver Nadler *et al.*, 2011).

En conclusión, las especies crípticas representan todo un reto para entender la biodiversidad en el planeta, pero existen ahora las herramientas metodológicas y analíticas para abordar su estudio de manera integral y de esta forma poder reconocerlas, delimitarlas, describirlas y nombrarlas, lo que seguramente redundará en estudios más completos y precisos en distintas áreas del conocimiento biológico.

### Agradecimientos

Las ideas expresadas en este trabajo son el resultado de investigaciones que los autores hemos realizado sobre la diversidad genética de parásitos de fauna silvestre. En particular, deseamos agradecer a los programas que financian nuestro trabajo de investigación, en este momento, el programa PAPIIT - UNAM (IN212621) y el Proyecto de Ciencia Básica del CONACYT (No. A1-S-21649). Al Dr. Leopoldo Andrade Gómez por la lectura crítica del manuscrito.

### Referencias

- Beheregaray, L.B., and Caccone, A., 2007, Cryptic biodiversity in a changing world: *Journal of Biology*, 6, 9. <https://doi.org/10.1186/jbiol60>
- Bickford, D., Lohman, D.J., Sodhi, N.S., Ng, P.K., Meier, R., Winker, K., Ingram, K., and Das, I., 2007, Cryptic diversity as a window on diversity and conservation: *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 148-155. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.11.004>
- Blaxter, M.L., 2004, The promise of a DNA taxonomy: *Philosophical transactions of the royal society of London*, 359, 669-679.
- Blouin, M.S., 2002, Molecular prospecting for cryptic species of nematodes: mitochondrial DNA versus internal transcribed spacer: *International Journal for Parasitology*, 32, 527-531. [https://doi.org/10.1016/s0020-7519\(01\)00357-5](https://doi.org/10.1016/s0020-7519(01)00357-5)
- Brown, D.M., Breneman, R.A., Koepfli, K.P., Pollinger, J.P., Milá, B., Georgiadis, N.J., Louis Jr, E.E., Grether, G.F., Jacobs, D.K., and Wayne R.K., 2007, Extensive population genetic structure in the giraffe: *BMC Evolutionary Biology*, 5, 57. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-5-57>
- Chenuil, A., Cahill, A.E., Délémontey, N., Du Salliant du Luc, E., and Fanton, H., 2019, "Problems and Questions Posed by Cryptic Species. A Framework to Guide Future Studies" en E. Casetta, J. Marques da Silva, and D. Vecchi, eds., From Assessing to Conserving Biodiversity. History, Philosophy and Theory of the Life Sciences, vol 24. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-10991-2\\_4](https://doi.org/10.1007/978-3-030-10991-2_4)
- Dayrat, B., 2005, Towards integrative taxonomy: *Biological Journal of the Linnean Society*, 85, 407-415. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x>
- DeSalle, R., Egan, M.G., and Siddal, M., 2005, The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding: *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360, 1905-1926. <https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1722>
- Hennig, W., 1966, Phylogenetic systematics: *University of Illinois Press*, Urbana, IL.
- Jörger, K.M., and Schrödl, M., 2013, How to describe a cryptic species? Practical challenges of molecular taxonomy: *Frontiers in Zoology*, 10, 59. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-10-59>
- Logo, G.C., Harms, J., Hydem J.R., Craig, M.T., Ramón-Laca, A., and Nichols, K.M., 2022, Genome-wide markers reveal differentiation between and within the cryptic sister species, sunset and vermilion rockfish: *Conservation genetics*, 23, 75-89. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01397-4>
- Morrone, J., 2013. Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones: *México, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias*, p. 508.
- Nadler, S.A., and Pérez-Ponce de León, G., 2011, Integrating molecular and morphological approaches for characterizing parasite cryptic species: implications for parasitology: *Parasitology*, 138, 1688-1709. <https://doi.org/10.1017/S003118201000168X>
- Newmaster, S.G., and Ragupathy, S., 2009, Testing plant barcoding in sister species complex of pantropical *Acacia* (Mimosoideae, Fabaceae): *Molecular Ecology Resources*, 9 (suppl. 1), 172-180.
- Padial, J.S., Miralles, A., De la Riva, I., and Vences, M., 2010, The integrative future of taxonomy: *Frontiers in Zoology*, 7, 16. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-16>
- Pérez-Ponce de León, G., and Nadler, S.A., 2010, What we don't recognize can hurt us: a plea for awareness about cryptic species: *Journal of Parasitology*, 96, 453-464. <https://doi.org/10.1645/GE-2260.1>
- Pérez-Ponce de León, G., 2017, "Reconocimiento y delimitación de especies crípticas", in R. Mata-López, A.N. Castañeda Sortibán, E.A. García Trejo, M.B. Honety Escandón, M.B. Mendoza Garfias, and P. Cervantes Agui-



- lar, eds., *Manual de Sistemática Molecular y Bioinformática*, Las prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, pp. 200-214.
- Pérez-Ponce de León, and Poulin, R., 2016, Taxonomic distribution of cryptic diversity among metazoans: not so homogeneous after all: *Biological Letters*, 12, 20160371. <https://doi:10.1098/rsbl.2016.0371>
- Pfenninger, M., and Schenk, K., 2007, Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions: *BMC Evolutionary Biology*, 7, 121. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-7-121>
- Russello, M.A., Glaberman, S., Gibbs, J.P., Márquez, C., Powell, J.R., and Caccone, A., 2005, A cryptic taxon of Galápagos tortoise in conservation peril: *Biological Letters*, 1, 287-290. <https://doi:10.1098/rsbl.2005.0317>
- Sáez, A.G., and Lozano, E., 2005, Body doubles: *Nature*, 13, 433. doi: 10.1038/433111a.
- Schlick-Sateiner, B.C., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E. Crozier, R.H., and Steiner, F.M., 2007, Without morphology, cryptic species stay in taxonomic crypsis following Discovery: *Trends in Ecology and Evolution*, 22, 391-392. <https://doi:10.1016/j.tree.2007.05.004>
- Struck, T.H., and Cerca, J., 2019, Cryptic species and their evolutionary significance: *Encyclopedia of Life of Science*. <https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0028292>
- Struck, T.H., Feder, J.L., Bendiksy, M., Birkeland, S., Cerca, J., Gusarov, V.I., Kistenich, S., Larsson, K.H., Liow, L.H., Nowak, M.D. et al., 2018, Finding evolutionary processes hidden in cryptic species: *Trends in Ecology and Evolution*, 33, 153-163. <https://doi:10.1016/j.tree.2017.11.007>