



Universidad del Mar
Campus Puerto Ángel

“Diversidad alfa y beta de *Macrobrachium* Spence Bate, 1868
(Crustacea, Palaemonidae) en el arroyo El Aguaje Puerto Ángel,
Oaxaca, en temporada de lluvias y secas”

Tesis

Que para obtener el grado de
Maestro en Ciencias en Ecología Marina

Presenta:

Biól. Erick Emmanuel Jáuregui Velázquez

Directora

Dra. María del Socorro García Madrigal

Puerto Ángel, Oaxaca, marzo del 2019

Dedicatoria

A mi compañera de vida y colega Sandra Quetzalli Barcenás Gutiérrez, por siempre confiar en mí, amarme y apoyarme a pesar de todo; a mi madre Patricia Velázquez por tus enseñanzas, tu apoyo y tu cariño, a pesar de la distancia siempre estoy a tu lado.

Gracias por su comprensión, éstos triunfos son siempre compartidos.

Agradecimientos

A mi directora de tesis, Dra. María del Socorro García Madrigal, por apoyarme durante el transcurso de ésta etapa, por siempre impulsarme para ser más exigente con mi trabajo y formar cada día un mejor estudiante y mejor investigador; por sus consejos y su amistad, gracias.

A mis asesores: Dr. J. Rolando Bastida-Zavala, gracias por siempre tener tiempo para nuestras dudas, por sus comentarios y preguntas que enriquecieron el escrito; Dr. Pedro Cervantes-Hernández, por su apoyo con la metodología y por explicarme incontables veces como funcionan las redes neuronales; Dr. Marcelo Ulises García-Guerrero, gracias por sus observaciones, por la literatura y por la disponibilidad de apoyarme desde el inicio; Dr. Francisco Benítez- Villalobos, por sus comentarios y enseñanzas que guiaron la parte ecológica de éste trabajo.

A mis amigos, que conformaron el equipo de recolecta: Sandra Barcenas, Francisco Muñoz, Adan Nigó, Sarai Mijangos, Tania Peregrino, Jose Luis Ovilla, Sandra Narvaez, Axel Balseca, Julio (Mcfly), Jahir Morales, gracias por tener la disposición y el tiempo para atrapar “chacales” incluso hasta las 3 de la mañana; por los ratos de fiesta en Zipolite, Salud.

Tabla de contenido

Resumen	7
Abstract	8
Introducción	9
Importancia ecológica	11
Importancia económica	13
Antecedentes	13
Justificación	15
Objetivo general	15
Objetivos particulares	15
Hipótesis	15
Material y métodos	16
Área de estudio	16
Trabajo de campo	17
Trabajo de gabinete	17
Diversidad alfa	18
Diversidad beta	21
ACP para la matriz de correlación q (secciones) de la matriz NA:	21
ACP para la matriz de correlación q (meses) de la matriz Nm:	21
ACP para la matriz de correlación r (especies) de la matriz Nm:	22
Modelo de correspondencia (MC)	22
Modelo Radial de Clasificación Neuronal de las variables ambientales	23
Resultados	23
Sistemática	23
<i>Macrobrachium acanthochirus</i>	23
<i>Macrobrachium americanum</i>	28
<i>Macrobrachium hobbsi</i>	32
Forma A	33
Forma B	34
<i>Macrobrachium michoacanus</i>	41
Forma A	41
Forma B	43
Forma C	45

<i>Macrobrachium cf. occidentale</i>	51
<i>Macrobrachium cf. olfersii</i>	55
Forma A	57
Forma B	60
Temporalidad	68
Variables ambientales	68
Diversidad alfa.....	68
Diversidad beta	73
ACP para la matriz de correlación q (secciones) de la matriz NA.....	73
ACP para la matriz de correlación q (meses) de la matriz Nm.....	73
ACP para la matriz de correlación r (especies) de la matriz Nm.....	75
Asociación de las etapas de vida.	77
Discusión	83
Conclusiones	88
Referencias	89
Anexos	96
Anexo 1. Lista de especies de <i>Macrobrachium</i> del Pacífico mexicano	96
Anexo 2. Fórmulas de diversidad	98
Anexo 3. Matrices de abundancia de <i>Macrobrachium</i>	99
A. matriz de abundancia “N” o total	99
B. matriz de abundancia de <i>Macrobrachium</i> por sección (matriz NA).....	102
C. matriz de abundancia de <i>Macrobrachium</i> por mes (matriz Nm)	102
Anexo 4. Métodos utilizados para realizar el Análisis de Componentes Principales (ACP).....	102
A. Método para obtener la ordenación de las abundancias por secciones	102
B. Método para obtener la ordenación de las abundancias mensuales	103
C. Método para obtener las especies presentes en cada grupo	105
Anexo 5. Abundancia de las etapas de vida de cada grupo de especies (matriz Ne)	106
Anexo 6. Matriz de abundancia de las etapas de vida de todas las especies (matriz NeT)	106
Anexo 7. Operaciones matriciales para el Modelo de Correspondencia	106
Anexo 8. Variables ambientales usados para el Modelo Radial de Clasificación Neuronal.....	107
A. Promedios de las variables ambientales registrados a lo largo del año.....	107
B. Variables ambientales registradas cuando el primer grupo de especies predominó.....	107
C. Variables ambientales registradas cuando el segundo grupo de especies predominó ..	108
D. Variables ambientales registradas cuando el tercer grupo de especies predominó	109
E. Valores de las variables ambientales registradas en todos los meses de muestreo.....	109
Anexo 9. Metodología para el Modelo Radial de Clasificación Neuronal	111

A. Tendencia de las variables ambientales en las que predominó cada grupo	111
B. Tendencia de las variables ambientales en las que ocurrieron las etapas de vida del primer grupo.....	112
C. Tendencia de las variables ambientales en las que ocurrieron las etapas de vida del segundo grupo	114
D. Tendencia de las variables ambientales en las que ocurrieron las etapas de vida del tercer grupo.....	115
E. Tendencia de las variables ambientales por sección, de todos los muestreos	116
Anexo 10. Valores esperados para la interacción etapas de vida-secciones, de cada grupo de especies.....	117
Anexo 11. Magnitudes finales de correspondencia para la interacción individual entre las etapas de vida por sección de cada grupo de especies	117
Anexo 12. Valores esperados para la interacción etapas de vida-secciones, de todas las especies.....	118
Anexo 13. Magnitudes finales de correspondencia para la interacción etapas de vida-secciones de todas las especies.....	118

Resumen

La familia Palaemonidae contiene el género *Macrobrachium*, que es diverso y ampliamente distribuido con 230 especies descritas en regiones tropicales y subtropicales del mundo; varias especies tienen importancia económica en países de occidente y es un recurso de subsistencia en otras regiones del mundo, como es el caso del Pacífico de México. Se han registrado siete especies en el Pacífico sur mexicano, pero hay poca información acerca de la biología y ecología de sus poblaciones, en particular se ha minimizado su importancia en arroyos intermitentes que predominan en la región. El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, es un sistema temporal que ha sido transformado y usado como desagüe de zonas habitacionales; en éste lugar sólo se ha registrado una especie de *Macrobrachium*, a pesar de que es consumido localmente en temporada de lluvias cuando incrementa el recurso, por lo tanto, la poca información y la sobreexplotación por las comunidades ribereñas, así como el deterioro del hábitat, ponen en riesgo éste recurso. Se evaluó el estado de la comunidad a través de la diversidad alfa y beta, para ello se realizaron ocho muestreos mensuales, entre agosto del 2017 y junio del 2018, en El Aguaje, el cual se dividió en cuatro secciones desde la desembocadura hasta 2 km río arriba. Se obtuvieron 203 ejemplares de seis especies de *Macrobrachium*; cuatro corresponden con la descripción de la especie nominal y dos son *confer*. A lo largo del año, se presentaron diferentes formas para *M. hobbsi*, *M. cf. offersii* y *M. michoacanus*, dos, dos y tres formas, respectivamente. La diversidad fue mayor en noviembre y disminuyó en mayo, donde *M. hobbsi* fue la especie predominante, su forma A se presentó en temporada de lluvias, mientras que la forma B en la estación de secas; por el contrario *M. acanthochirus* y *M. cf. occidentale* fueron escasas durante el mes de noviembre. Con base al Análisis de Componentes Principales no hubo diferencias en la abundancia de las especies a lo largo del arroyo. Se registró una variación temporal en el ensamblaje de *Macrobrachium*, resultando tres grupos predominantes a lo largo del año: El primero, entre agosto y septiembre, incluye a *M. hobsii* forma A, *M. michoacanus* forma B, *M. acanthochirus* y *M. cf. occidentale*; el segundo, entre octubre y marzo se conformó con *M. americanum*; el último, de abril a junio, se formó con *M. hobsii* forma B, *M. michoacanus* formas A y C, y *M. cf. offersii* formas A y B. Los machos se asociaron entre los 1,000 y 1,500 m de distancia de la línea de costa, las hembras ovígeras entre 0-1,000 m, mientras que los juveniles estuvieron de agosto-septiembre de 0 a 500 m y de octubre a marzo entre 1,500 y 2,000 m.

Palabras clave: Arroyo intermitente, Caridea, Decapoda, Ensamblaje, Etapas de vida.

Abstract

The Palaemonidae family contains the genus *Macrobrachium*, which is diverse and widely distributed with 230 described species in tropical and subtropical regions of the world; several species are of economic importance in Western countries and it is a subsistence resource in other regions of the world, such as the Pacific of Mexico. Seven species have been recorded in the South Pacific of Mexico, but there is little information about the biology and ecology of their populations, in particular, their importance has been minimized in intermittent streams that predominate in the region. The El Aguaje stream, Puerto Ángel, Oaxaca, is a temporary system that has been transformed and used as drainage of housing areas; in this place only one species of *Macrobrachium* has been registered, although it is consumed locally in the rainy season when the resource increases, therefore, the little information and overexploitation by the riparian communities, as well as the deterioration of the habitat, put this resource at risk. The status of the community was evaluated through alpha and beta diversity, for which eight monthly samplings were conducted, between August 2017 and June 2018, in the El Aguaje stream, which was divided into four sections from the mouth to the 2 km upstream. We obtained 203 specimens of six species of *Macrobrachium*; four correspond to the description of the nominal species and two are confer. Throughout the year, different forms were presented for *M. hobbsi*, *M. cf. olfersii* and *M. michoacanus*, two, two and three forms, respectively. The diversity was greater in November and decreased in May, where *M. hobbsi* was the predominant species, its form A was presented in the rainy season, while form B in the dry season; on the contrary *M. acanthochirus* and *M. cf. occidentale* were scarce during the month of November. Based on the Principal Component Analysis, there was no difference in the abundance of the species along the stream. A temporary variation was recorded in the assemblage of *Macrobrachium*, resulting in three predominant groups throughout the year: The first, between August and September, includes *M. hobsii* form A, *M. michoacanus* form B, *M. acanthochirus* and *M. cf. occidentale*; the second, between October and March, he settled for *M. americanum*; the last, from April to June, was formed with *M. hobsii* form B, *M. michoacanus* forms A and C, and *M. cf. olfersii* forms A and B. The males were associated between 1,000 and 1,500 m away from the shoreline, the ovigerous females between 0-1,000 m, while the juveniles were from August-September from 0 to 500 m and from October to March between 1,500 and 2,000 m.

Keywords: Intermittent stream, Caridea, Decapoda, Assemblage, Stages of life.

Introducción

Las comunidades son grupos de poblaciones de diferentes especies que habitan un mismo lugar y tiempo; la diversidad alfa corresponde al número de especies de un sitio o comunidad particular, mientras que la diversidad beta es la tasa de cambio en la composición de las especies a lo largo de un gradiente ambiental o entre diferentes comunidades en un paisaje (Krebs 1989).

La diversidad de crustáceos decápodos en México es vasta, pero se desconocen muchos aspectos de su ecología y biología; asimismo, a causa de las actividades humanas que han deteriorado el paisaje, así como la introducción deliberada o accidental de especies exóticas, se ha promovido la pérdida de diversidad, en particular de las especies endémicas (Villalobos-Hiriart *et al.* 1993).

Los camarones carideos pertenecientes a la familia Palaemonidae Rafinesque, 1815 incluyen 36 géneros reconocidos en el mundo, siendo *Macrobrachium* Spence Bate, 1868 el género más rico en especies con más de 230 descritas (Hendrickx 1995; Holthuis & Ng 2009).

Se denomina camarones verdaderos a los crustáceos decápodos que exhiben un plan corporal caridoide, caracterizado por poseer un cuerpo comprimido lateralmente, un caparazón que fusiona el cefalón con todos los segmentos torácicos, tienen dos pares de antenas largas, mandíbulas y dos pares de maxilas, además de ocho pares de patas esbeltas en el cefalotórax; los primeros tres pares de toracópodos forman parte de las piezas bucales, que usan para fracturar y manipular el alimento, le siguen otros dos pares que se han modificado como quelípedos que les sirven para la defensa o para desgarrar su alimento y finalmente tres pares de apéndices que usan para caminar. También tienen cinco pares de extremidades abdominales o pleópodos (Figura 1a), que eventualmente usan para moverse en la columna de agua (Bauer 2004).

En particular, las especies de *Macrobrachium* tienen un rostro desarrollado, proyectado hacia adelante, comprimido lateralmente y con dientes o dentículos dorsales y ventrales; el caparazón con espinas en las regiones hepática y antenal; el primer par de toracópodos son quelados y tan largos como la longitud del caparazón y el segundo par de toracópodos son quelados y frecuentemente más largos que la longitud del cuerpo (Figura 1b); el telson es triangular, alargado, estrechándose posteriormente, con dos pares de espinas en la superficie dorsal y dos pares de espinas terminales (Figura 1c). Los caracteres diagnósticos más usados para diferenciar entre especies son el tamaño, la forma y la ornamentación del segundo par de quelas (Spence Bate 1868; Holthuis 1952).

Las especies de *Macrobrachium* son dioicas y con dimorfismo sexual, éste último generalmente se observa porque en los machos el segundo par de quelas, o solo una de ellas, es más grande con respecto a las hembras (Holthuis 1952; Espinosa-Chaurand *et al.* 2011). En los adultos y ocasionalmente en los juveniles es posible diferenciar el sexo por la posición del

gonoporo; en las hembras se sitúa entre las coxas del tercer par de toracópodos y en los machos entre las coxas del quinto par de patas (Vega-Villasante *et al.* 2014).

Los *Macrobrachium* tienen un periodo de reproducción anual que coincide con la temporada de lluvias, aunque las hembras pueden desovar varias veces al año y producir miles de huevos, los cuales son llevados en el abdomen durante la incubación (García-Guerrero & Hendrickx 2009; García-Guerrero *et al.* 2013). En temporada seca los juveniles de algunas especies de *Macrobrachium* viajan hacia la parte alta de ríos y lagunas de agua dulce donde crecerán y alcanzarán la madurez sexual (Bauer 2004; 2011b).

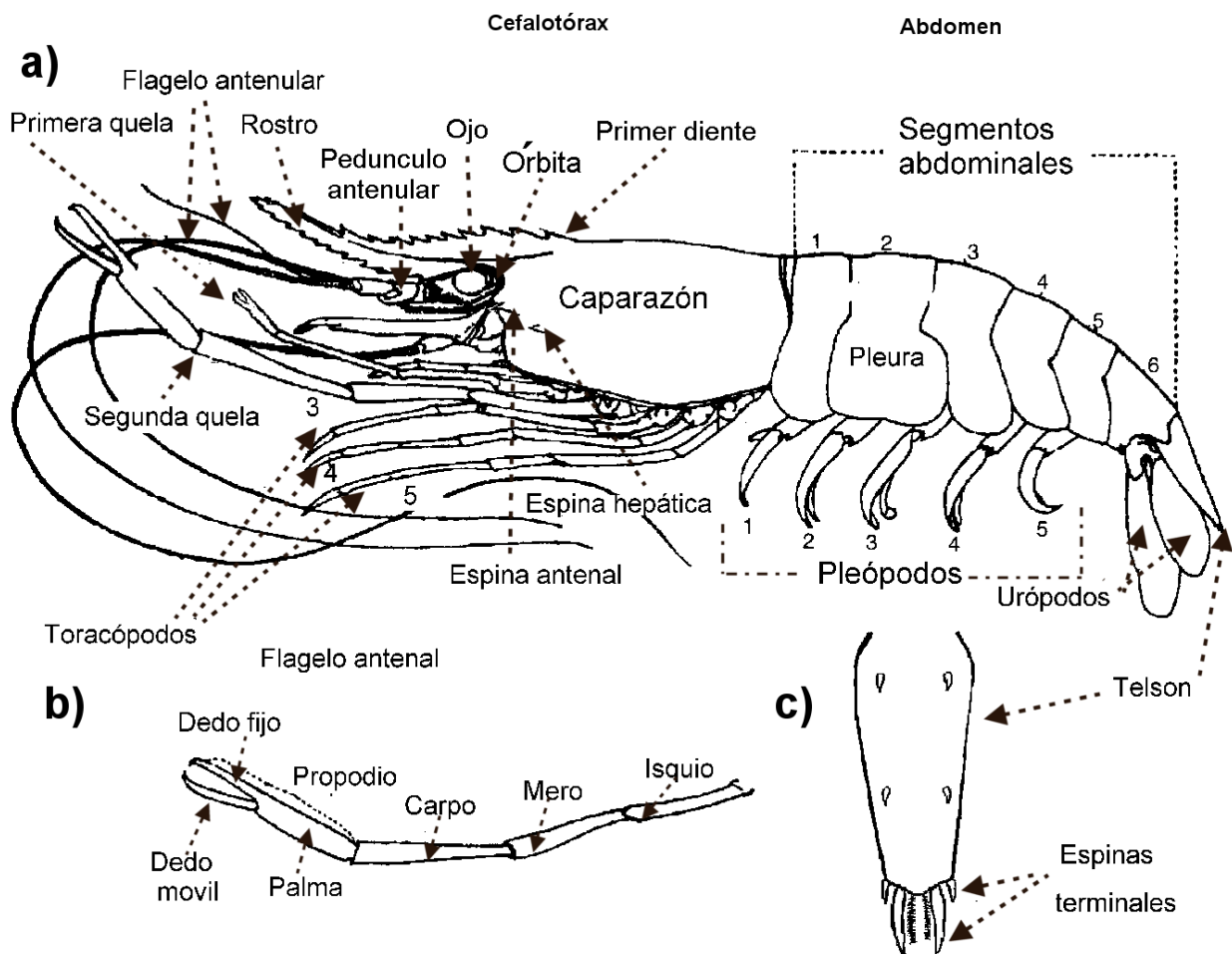


Figura 1. Términos usados para caracterizar las especies de *Macrobrachium*: a) morfología general; b) segundo quelípedo; c) vista dorsal del telson. (Modificado de New *et al.* 2009).

Las hembras se reproducen y desovan río arriba, pero los huevecillos eclosionan cerca de la costa (Bauer 2011a; 2011b); por lo anterior las hembras de algunas especies viajan en la temporada de lluvia hacia los estuarios y lagunas costeras, donde las larvas completan su desarrollo extendido; en otras especies las larvas son liberadas río arriba con dirección a la costa (Jalihal *et al.* 1993; Bauer 2004; 2013; García-Guerrero *et al.* 2013; Rodríguez-Urbe *et al.* 2014).

Los *Macrobrachium* se distribuyen en la franja tropical y subtropical de todo el mundo, con el mayor número de especies endémicas en Asia y América; en éste último se distribuyen en

ambas costas (Wicksten & Hendrickx 2003; Bauer 2004; De Grave & Fransen 2011), en el Pacífico oriental se les encuentra desde Baja California Sur, México (27° N) hasta el río Chira en Perú (5°S) (Murphy & Austin 2005).

En México se han registrado 17 especies de *Macrobrachium*, nueve de ellas en el océano Pacífico (Figura 2), siendo siete de ellas autóctonas, ya que el camarón malayo *M. rosenbergii* (De Man, 1879), se introdujo en centros de desarrollo y acuicultura de Oaxaca y Guerrero (entre otros estados) durante la década de los setenta (Alfaro *et al.* 2014); por otro lado Pérez-Enriquez (2015) registró en Oaxaca a *M. olfersii* (Wiegmann, 1836) considerándola una especie exótica debido a que su localidad tipo está en Brasil (Anexo 1).

La distribución altitudinal de *Macrobrachium* va aproximadamente desde el nivel del mar hasta 1,000 msnm (Hendrickx 1995); la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto de los ríos influyen en la composición específica de los *Macrobrachium* (Villalobos-Hiriart *et al.* 2010); estos camarones han sido capturados en diversos sitios, principalmente ambientes lóticos (Hendrickx 1995), asociados a troncos, cuevas, en diversos sedimentos, con corrientes rápidas o lentas, pero esto varía con la especie (López-Uriarte *et al.* 2018).

Los juveniles y adultos de *Macrobrachium* pueden localizarse en los márgenes de los ríos, arroyos y pantanos (Hendrickx 1995; Jayachandran 2001), prefieren los sustratos arenosos, limosos, cercanos a las raíces sumergidas de manglares, cuevas y bajo piedras, habitualmente en una profundidad menor a dos metros (Vega-Villasante *et al.* 2011 a).

La abundancia y la distribución de las etapas de vida de *Macrobrachium* puede variar tanto espacial como temporalmente. En general, es posible encontrar postlarvas y adultos cerca de la costa en la época de lluvia, mientras que los juveniles se mueven río arriba cuando los ríos reducen su cauce, pero esto puede variar según la especie (Bauer 2011a; 2011b; Vega-Villasante *et al.* 2014).

Importancia ecológica

Los camarones del género *Macrobrachium* son omnívoros, consumen principalmente carroña y detritos, aunque depredan macroinvertebrados acuáticos, peces pequeños y también son caníbales (Albertoni *et al.* 2003; March & Pringle 2003; Bauer 2011a); en etapas tempranas son consumidos por insectos y peces, mientras que los juveniles y adultos son depredados por otros crustáceos, aves, mamíferos y cocodrilos (Cupul-Magaña *et al.* 2008; García-Guerrero *et al.* 2013).

Los camarones *Macrobrachium* cumplen un papel importante en lagunas, ríos y arroyos cercanos a la costa, forman parte de la dieta de numerosos animales y a la vez regulan las poblaciones de otras especies, además de que ayudan a remover y transformar la materia orgánica haciéndola utilizable para otros niveles tróficos (March & Pringle 2003).

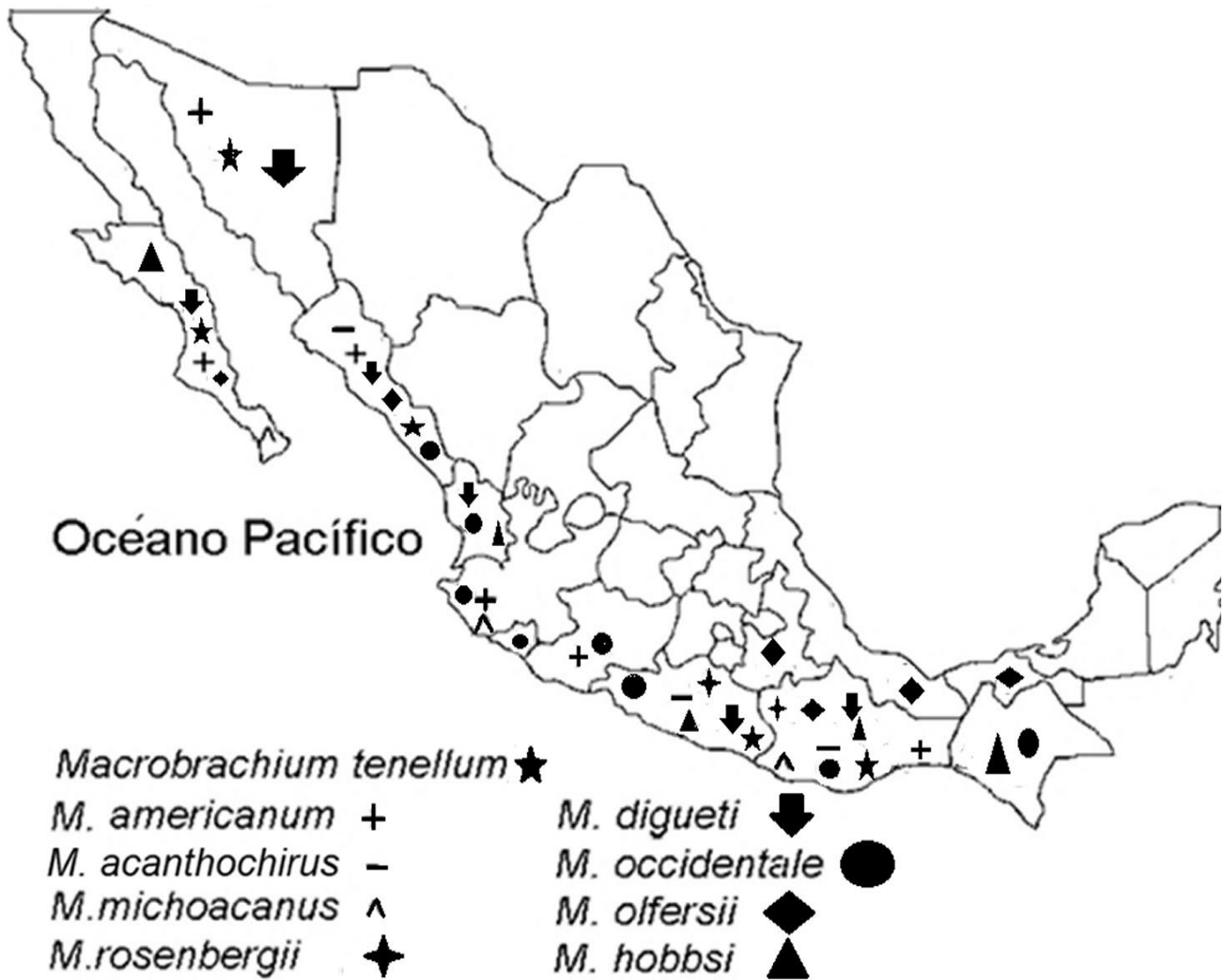


Figura 2. Distribución de las especies del género *Macrobrachium* registradas en el Pacífico mexicano. Modificado de Mejía-Ortíz *et al.* (2016).

En general las especies de *Macrobrachium* son anfidromas, es decir que durante su ciclo viajan entre la parte alta de los ríos y su desembocadura en la zona costera, de esta manera la biomasa fluye entre los sitios que recorren (McDowall 2007; Bauer 2011b). Por el papel que desempeñan en las cadenas tróficas principalmente por participar en los procesos de recirculación de energía y nutrientes en el fondo de ríos y arroyos, son especies clave en los ecosistemas acuáticos

Pese a su rol ecológico, la mayoría de las especies de éste género en Latinoamérica están en algún grado de riesgo a causa de la explotación excesiva y la transformación del paisaje por las actividades humanas, como por ejemplo, la pérdida de su hábitat debido a la contaminación de los agroquímicos usados en el campo o por contaminantes industriales y urbanos arrojados a las cuencas; asimismo, el uso de agua para el cultivo, en las industrias y la ciudad promueven la reducción de los caudales de ríos y arroyos (García-Guerrero *et al.* 2013).

Importancia económica

Los camarones de ríos son atractivos para la acuicultura ya que económicamente constituyen un producto alimenticio costoso y preciado, básicamente por su tamaño, el sabor de su carne y su alto contenido de proteína; además, la talla comercializable puede producirse en un lapso relativamente corto de tiempo (Espinosa & Rodríguez 1986). Sin embargo, los acuicultores en México utilizaron por primera vez en 1973, a *Macrobrachium rosenbergii*, especie exótica proveniente de Asia, la cual por fortuna no ha sido registrada en ambientes naturales (Mendoza-Alfaro *et al.* 2014).

Pérez-Enriquez (2015) registró a *M. olfersii* en dos localidades de Oaxaca, aunque es una especie nativa de Brasil. Holthuis & Provenzano (1970) consideraron a esta especie exótica en Florida e indicaron que se introdujo a través de la importación de plantas acuáticas; asimismo, como no hay estudios que fundamenten que la especie mantiene flujo génico entre sus poblaciones, además de poseer la habilidad de moverse a lo largo de las costas de América, no se justifica como natural la amplia distribución registrada hasta el momento.

Debido a los riesgos para la biodiversidad local que generan la traslocación de especies y la introducción de especies exóticas en acuicultura, como es el caso de la tilapia (*Oreochromis niloticus*) y la langosta de quelas rojas australiana (*Cherax quadricarinatus*) (Mendoza-Alfaro *et al.* 2011), se hace necesario el uso de especies nativas para su cultivo, lo cual solo es posible gracias al conocimiento sobre su estado de conservación y los atributos de sus comunidades como la riqueza, abundancia, dominancia, la tasa de recambio entre otras (Southwood & Henderson 2000).

Algunas propuestas concretas para el uso de camarones de ríos nativos son las de Arana-Magallón (1974) y Kensler *et al.* (1974) que consideraron el uso de *M. americanum* Bate, 1868, así como la de Vega-Villasante *et al.* (2011c) que propusieron a *Macrobrachium tenellum* Smith, 1871 como especie potencial para la acuicultura; lamentablemente ambas especies son ecológicamente frágiles debido a que están expuestas a las prácticas de pesquería indiscriminada y la destrucción del hábitat; además, el desconocimiento de la biología y ecología de sus poblaciones impide sentar programas apropiados de manejo (Espinosa-Chaurand *et al.* 2011).

Antecedentes

En los últimos años la investigación acerca de las especies de *Macrobrachium* ha ido en aumento, aunque su estudio ha sido disparejo en distintas regiones del país. Asimismo, son pocos los estudios que aborden las comunidades de estos carideos considerando un gradiente ambiental. Un ejemplo de éste tipo de trabajos es el realizado en el río Espíritu Santo, en Puerto Rico, por March *et al.* (2002), quienes estudiaron a los camarones de ríos a 10, 90 y 300 m de altitud; los autores registraron que la densidad de *Macrobrachium* fue mayor en la parte media (1.31 individuos/m²) y baja del río (1.37 individuos /m²) en donde observaron solo tallas pequeñas

($\mu=8.9 \pm 0.4$ mm) y menor biomasa (1.35 g y 1.29 g peso fresco/m², respectivamente); pero a mayor altitud registraron las mayores tallas ($\mu= 23 \pm 5.6$ mm) y menor densidad (0.17 individuos/m²) y una biomasa promedio fue mayor (2.64 g peso fresco/m²).

En el Pacífico mexicano, Hernández *et al.* (2007) registraron seis especies de *Macrobrachium* en 81 sitios de Baja California e hicieron una clave de identificación para el género. Por su parte, en el Pacífico central de México hay estudios sobre *M. tenellum* que abordan temas como métodos de engorda, temperatura óptima de crecimiento, estructura de tallas, supervivencia a diferente salinidad, el estado del arte, entre otros (Espinosa-Chaurand *et al.* 2011; Pérez-Velázquez *et al.* 2011; Vega-Villasante *et al.* 2011a; 2011b; 2011c).

Hay documentos e informes de la FAO y otras instituciones que consideran a los *Macrobrachium* como un recurso potencial para la pesca (Holthuis 1952; Hendrickx 1995); asimismo, algunos estudios han abordado las bases biológicas de *M. americanum* y *M. tenellum*, así como técnicas para su cultivo (Arana-Magallón 1974; Kensler *et al.* 1974; Ponce-Palafox 2002).

En el Pacífico sur de México (Guerrero, Oaxaca y Chiapas), Román-Contreras (1991) registró seis especies de *Macrobrachium*, siendo *M. tenellum* la dominante en la laguna de Coyuca, Guerrero; asimismo, encontró que, en temporada de secas, al disminuir la temperatura y al aumentar la salinidad, hay mayor abundancia de tallas pequeñas, en cambio en temporada de lluvias, cuando aumenta la temperatura y disminuye la salinidad, hubo menor abundancia de *Macrobrachium* y generalmente tienen tallas grandes.

Casi veinte años después, Villalobos-Hiriart *et al.* (2010) registraron siete especies de *Macrobrachium* en las cuencas de Copalita, Zimatán y Coyula, en la costa de Oaxaca; considerando 12 estaciones, las especies más frecuentes fueron *M. americanum* y *M. occidentale*, ubicándose en ocho y nueve estaciones respectivamente.

En cambio, en la planicie costera de estas cuencas, la especie más abundante fue *M. tenellum*, mientras que *M. hobbsi* fue rara y *M. olfersii* tuvo una distribución irregular y escasa. Por su parte, *Macrobrachium americanum* y *M. michoacanus* se distribuyeron en la porción media y la planicie costera; mientras que *M. digueti* y *M. occidentale* presentaron mayor abundancia en la porción media. Los autores concluyen que hay mayor riqueza y abundancia en la porción baja de los ríos, no obstante, la composición de especies fue heterogénea en las distintas altitudes.

Bastida-Zavala *et al.* (2013) realizaron una síntesis de información de la biodiversidad marina y costera de Oaxaca, México, hasta el 2010, en la que registran seis especies de *Macrobrachium*. Poco después, Pérez-Enriquez (2015) registró cuatro especies de *Macrobrachium* para la costa de Oaxaca, incluyendo nuevos registros para *M. tenellum* en Oaxaca y Guerrero, así como *M. americanum* en El Aguaje, Oaxaca.

Justificación

La compleja geomorfología de las costas de Oaxaca permite mayor heterogeneidad ambiental y con ello las condiciones necesarias para albergar gran diversidad de formas de vida (García-Mendoza *et al.* 2004), por lo que es importante explorar los ecosistemas, descubrir la riqueza específica y la presencia de especies exóticas.

Generalmente en las zonas costeras los pescadores usan a los camarones como alimento o para su venta local; sin embargo, debido al escaso conocimiento de su ecología y biología las comunidades de *Macrobrachium* pueden estar en constante amenaza (García-Guerrero *et al.* 2013); un ejemplo se observa en El Aguaje, Puerto Ángel.

En el Pacífico sur de México el conocimiento acerca de los camarones del género *Macrobrachium* es escaso, en El Aguaje, Oaxaca sólo se ha registrado una especie. Los habitantes de éste lugar han observado que en los últimos años éstos, llamados localmente “chacales” o “manudos”, han disminuido en talla y en número, posiblemente por la sobrepesca, sobreexplotación de hembras ovígeras, contaminación del arroyo por las actividades humanas y/o por la duración del periodo de estiaje, entre otros (com. pers. habitantes de El Aguaje, julio-agosto 2017).

Por lo anterior es necesario conocer la diversidad de la comunidad de *Macrobrachium*, así como el efecto de los factores ambientales como: La altitud, temperatura, pH y salinidad, tanto en la composición como distribución a lo largo del cauce de El Aguaje. Con esta información se puede promover el establecimiento de planes de conservación y aprovechamiento sustentable.

Objetivo general

Evaluar la diversidad alfa y beta del género *Macrobrachium* en El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, en un ciclo anual.

Objetivos particulares

- Identificar y caracterizar las especies del género *Macrobrachium*, en El Aguaje.
- Evaluar espacio-temporalmente la diversidad alfa y beta en El Aguaje.
- Comparar la asociación de las etapas de vida de *Macrobrachium* en las diferentes secciones de El Aguaje.
- Evaluar la influencia de las variables ambientales, como la temperatura, oxígeno disuelto, conductividad, salinidad y total de sólidos disueltos, en el ensamblaje de especies de *Macrobrachium* en El Aguaje, en un ciclo anual.

Hipótesis

- Debido a que en el Pacífico de México se han registrado siete especies de *Macrobrachium*, en El Aguaje se encontrarán al menos éstas mismas.

- Especies de tallas grandes como *Macrobrachium americanum* y *M. tenellum* han sido registrados en ríos permanentes, por lo tanto, estarán restringidas o ausentes en El Aguaje.
- La diversidad y asociación de las diferentes etapas de vida de la comunidad de *Macrobrachium* en El Aguaje es regulada por variables ambientales como la temperatura, el pH, el oxígeno disuelto y la salinidad, debido a que éstas se modifican respecto a la distancia de la línea de costa, la altitud y la temporalidad.
- A pesar de que el ciclo de vida varía entre las especies, en general, los ejemplares adultos de *Macrobrachium* se encontrarán río arriba, mientras que los juveniles, cerca de la desembocadura de El Aguaje. Durante la época reproductiva, las hembras ovígeras y los machos maduros, se encontrarán asociados cerca de la línea de costa mientras los juveniles estarán río arriba.

Material y métodos

Área de estudio

El arroyo El Aguaje es un afluente intermitente ubicado en el municipio de San Pedro Pochutla, Oaxaca, desemboca en el océano Pacífico en la localidad de Puerto Ángel, éste arroyo es alimentado por la corriente Xonene que pertenece a la Región Hidrológica 21 (RH21), de la cuenca del río Copalita y de la subcuenca del río Tonameca (INEGI 2008) (Figura 3).

El clima en Puerto Ángel, según Köppen (1900), es cálido subhúmedo con lluvias en verano (AW); presenta una precipitación de entre 800 y 2,000 mm al año, la temporada lluviosa sucede entre mayo-noviembre y generalmente septiembre es el mes más lluvioso del año; la temporada de secas se presenta entre diciembre y mayo, la temperatura ambiental en la región varía entre 22 y 32°C con una media anual de 27.9°C (INEGI 2008).

El área de estudio abarcó desde la desembocadura de El Aguaje, en la playa principal de Puerto Ángel, hasta 2 km al norte, entre las coordenadas 15°40'04"N, 96° 29' 33"O y 15°40'40.1"N, 96°29'36.24"O (Figura 3 a-c). Debido a que no se encontró ninguna información publicada sobre el área de estudio, el arroyo fue dividido en cuatro secciones de 500 m y se realizó la siguiente descripción mediante observaciones, datos obtenidos del GPS y Google Earth Pro.

La sección A1 del arroyo se encontró entre 0 y 500 m de distancia de la costa, con una altitud máxima de 24 msnm y una pendiente máxima de 10°, el arroyo fue recto con pocos depósitos de rocas y el sustrato fue arenoso; la sección A2 comprendió de los 501 a los 1,000 m, con una altitud máxima de 58 msnm y una pendiente máxima de 9°; hubo peñascos y cantos rodados, el sustrato fue arenoso, con lodo escaso; la sección A3 se ubicó entre 1,001 y 1,500 m, hubo una altitud máxima de 62 msnm y una pendiente máxima de 6°; hubo muchos cantos mayores a 1 m de diámetro y fondos lodosos; la sección A4 comprendió entre los 1,501 y los

2,000 m, se registró una altitud máxima de 78 msnm y una pendiente máxima de 5°, hubo pocos peñascos, rocas y el sustrato fue lodoso.

Todas las secciones del arroyo presentaron diferente micro-hábitat como pozas, vados, rápidos, charcos y caídas de agua con fondos rocosos, arenosos y lodosos; sin embargo, estas áreas mostraron modificaciones significativas durante la temporada de lluvias y de secas (Figuras 4-5).

Trabajo de campo

Se realizaron ocho muestreos, cuatro en la temporada de lluvias (entre agosto y noviembre) y cuatro en la de secas (entre marzo y junio); en cada una se recorrió el arroyo a partir de las seis pm; en cada sección de 500 m, se efectuaron recolectas de forma aleatoria en tres estaciones de cada sección. Las recolectas se realizaron usando una red de cuchara con luz de malla de 0.5 cm o un colador de plástico, o bien la captura fue manual; también se buscaron camarones *Macrobrachium* bajo rocas y escombros para ampliar la posibilidad de capturar organismos adultos. En cada estación se dedicó un esfuerzo de cinco minutos de captura, es decir, quince minutos por sección; al cumplir éste límite se continuaba con la siguiente estación.

En cada punto de recolecta se registraron las variables ambientales como temperatura (grados celcius), conductividad (mS/cm) salinidad (ups), total de sólidos disueltos (mg/L), oxígeno disuelto (ppm) y pH que se midieron con un multiparamétrico Hanna HI9828; la precipitación mensual para la región de Puerto Ángel se obtuvo mediante la página oficial de CONAGUA (2018).

Trabajo de gabinete

Los camarones recolectados fueron preservados en alcohol al 96% y se trasladaron al Laboratorio de Sistemática de Invertebrados Marinos (LABSIM) de la Universidad del Mar campus Puerto Ángel. Con ayuda de un microscopio estereoscópico, los organismos se agruparon por morfotipos y se procedió con la identificación, para lo cual se utilizaron las claves de Holthuis (1952), Hendrickx (1995) y Hernández *et al.* (2007); una vez identificados se realizó una diagnosis con base en la descripción original de cada especie usando literatura especializada de la región y posteriormente se identificaron los juveniles.

Entre las proporciones más útiles se usaron la forma y el tamaño del rostro, así como la forma, el tamaño y las proporciones entre los siguientes segmentos de la segunda quela mayor: isquio (IQM), mero (MQM), carpo (CQM), propodio (PQM), dácilo (DQM) y el alto de la palma (AP) (Holthuis 1952; Hernández *et al.* 2007); también se obtuvieron medidas corporales: longitud total (LT), del cefalotórax (LFX) y del caparazón (Lcap).

El tratamiento taxonómico de cada especie contemplo lo siguiente: nombre de la especie, autor y año, localidad tipo, primera sinonimia, referencias críticas, material examinado, diagnosis, hábitat general y discusión taxonómica.

Diversidad alfa

Una vez procesado el material, fue catalogado y depositado en la Colección Científica de Invertebrados Marinos del LABSIM. Usando los datos de abundancia por especie y con el fin de analizar la diversidad alfa y beta se aplicaron diferentes métodos mediante los softwares Statistica 7.0, Excel y Primer 6.

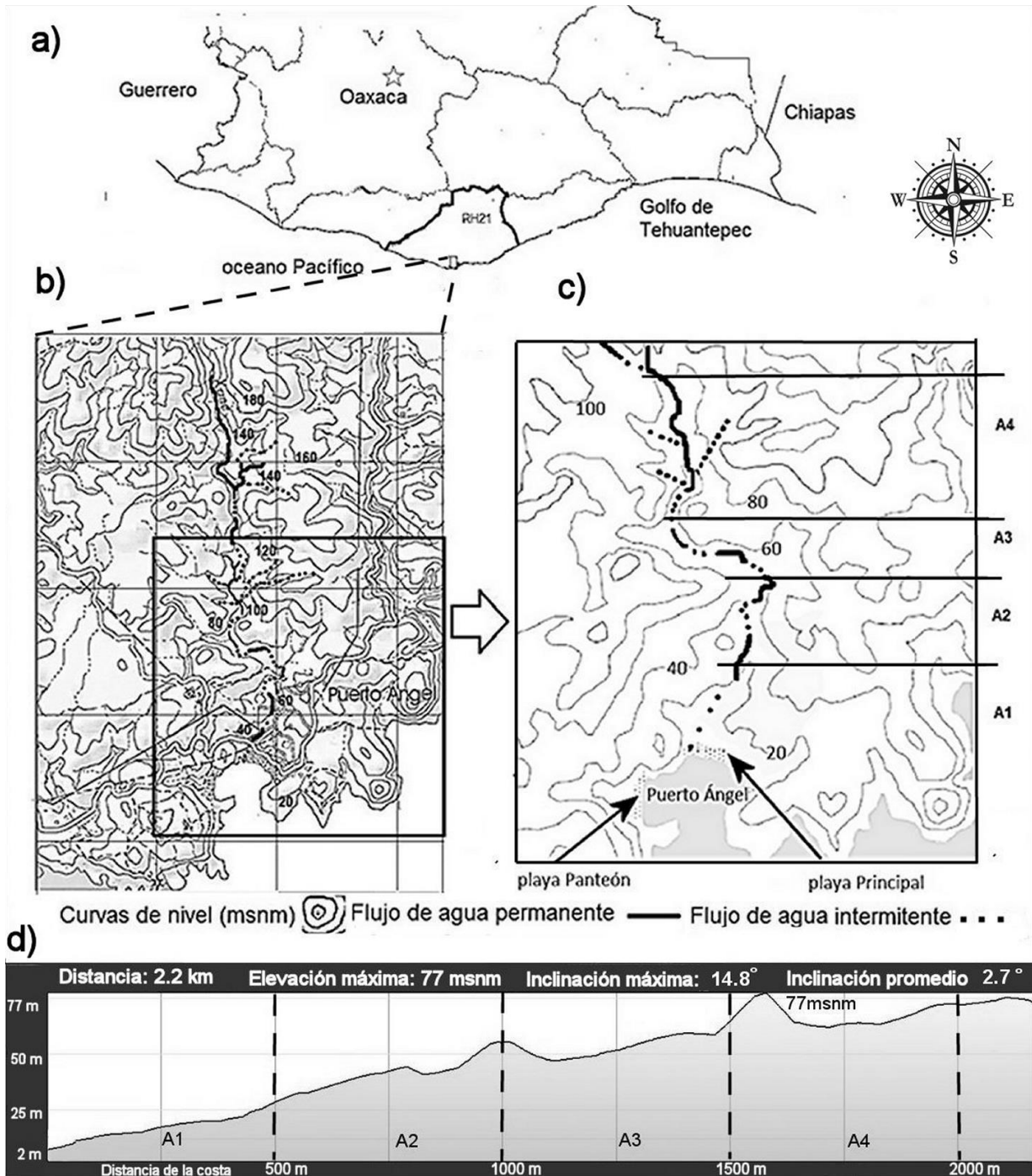


Figura 3. Área de estudio: a) Región hidrológica RH21; b) corriente intermitente Xonene; c) arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca: Sección uno (A1) comprende entre 0 a 500 m de distancia de la costa, sección dos (A2) comprende de 501 a 1,000 m, sección tres (A3) comprende de 1,001 a 1,500 m y sección cuatro (A4) de 1,501 a 2,000 m; modificadas de INEGI (2008); d) altitud y pendiente.

La diversidad alfa se evaluó mediante una curva de acumulación de especies usando el modelo no paramétrico de Jackknife 1, que ha demostrado ser el más preciso con muestras relativamente pequeñas y se usó para conocer la riqueza a partir de las especies que aparecen sólo en una muestra y las que se repiten en dos.



Figura 4. Imágenes representativas de los diferentes microhábitat en las secciones de El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, a lo largo del muestreo en temporada de lluvias; en las secciones A1, A2 se observaron pozas y vados; en las secciones A3 y A4 hubo pozas, estanques, rápidos y caídas de agua.

Además, la comunidad se analizó mediante los índices de Shannon-Wiener (H'), dominancia de Simpson (D) y el índice de Pielou (J') (Krebs 1989; Southwood & Henderson 2000; Moreno 2001) (Anexo 2).

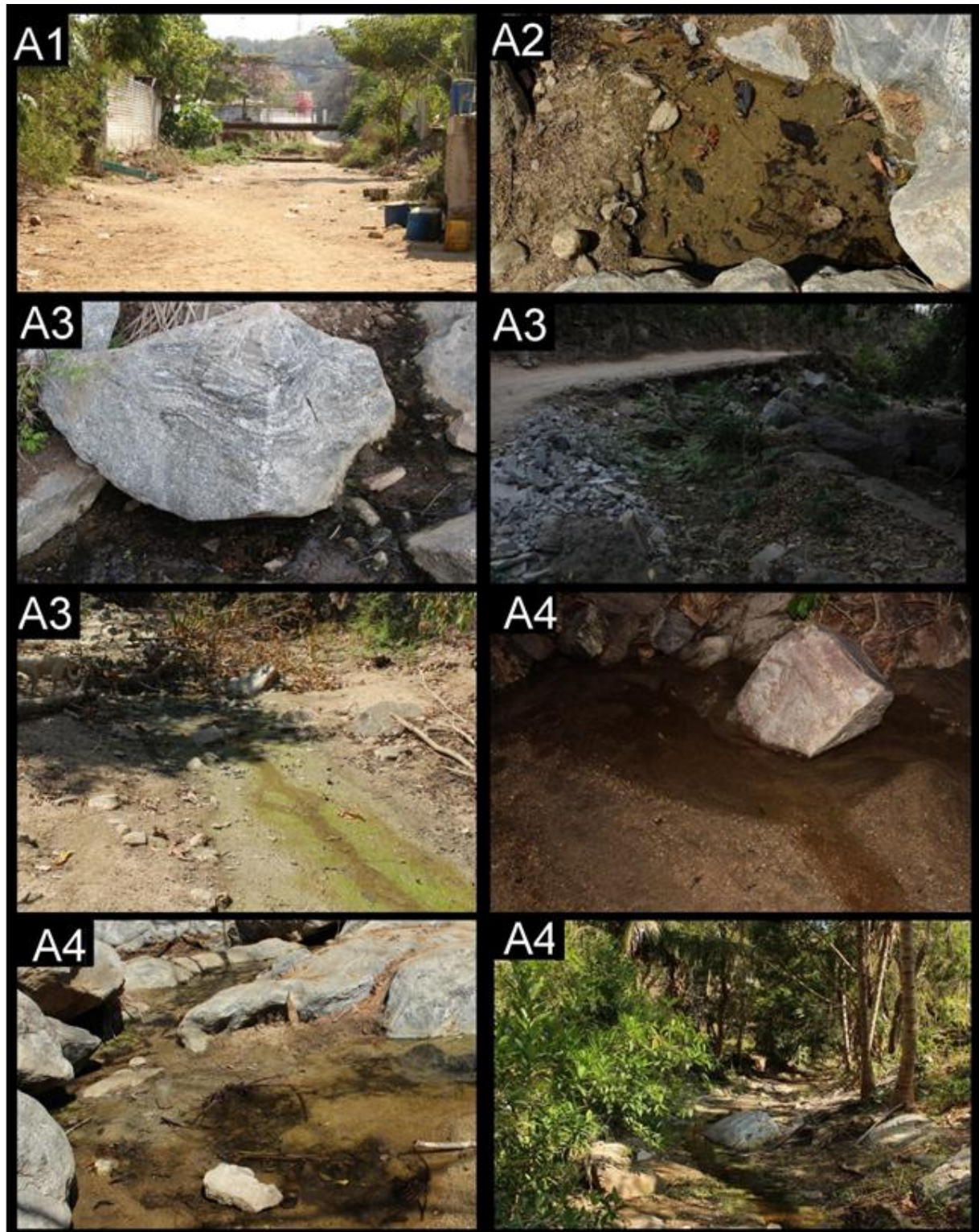


Figura 5. Imágenes representativas de los diferentes microhabitats en las secciones de El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, a lo largo del muestreo en temporada de secas; la sección A1 se secó, la sección A2 presentó pocos charcos; en las secciones A3 y A4 hubo vados y charcos.

Diversidad beta

Para analizar la diversidad beta entre las secciones del arroyo A1, A2, A3 y A4 y entre las temporadas de lluvias y secas, se usaron métodos de ordenación (Moreno 2001). La abundancia de *Macrobrachium* fue inscrita en una matriz general (Anexo 3.A), que sirvió para estructurar dos arreglos matriciales denominados “abundancia de camarones por sección” o matriz N_A (Anexo 3.B) y “abundancia de camarones mensual” o matriz N_m (Anexo 3.C). En el caso de las especies que presentaron variaciones morfológicas significativas, las distintas formas se analizaron por separado.

La matriz N_A se constituyó de 10 renglones (los i morfotipos de *Macrobrachium*) y cuatro columnas (las j secciones de la A1 a la A4), siendo la interacción i, j ; mientras que la matriz N_m se constituyó de 10 renglones (los i morfotipos de *Macrobrachium*) y ocho columnas (los j meses, agosto, septiembre, octubre, noviembre, marzo, abril, mayo, junio) la interacción es i, j .

Las matrices “ N_A ” y “ N_m ” fueron analizadas, separadamente con la técnica de Análisis de Componentes Principales (ACP); distinguiendo entre los siguientes casos.

ACP para la matriz de correlación q (secciones) de la matriz N_A :

La matriz de correlación entre las j secciones fue estimada y con base en esta información una nueva ordenación de las secciones se simuló vía ACP. Las j secciones, se ordenaron según el parecido entre su registro de abundancia total para los i morfotipos de camarones del género *Macrobrachium*. Para éste caso, se esperaron dos resultados posibles:

- Que la mayoría o todas de las secciones se ordenen en un mismo Componente Principal (CP). Entonces, no existe un gradiente de abundancia del género *Macrobrachium* y de sus diferentes formas, a lo largo del arroyo E l Aguaje.
- Que haya secciones con mayor abundancia del género *Macrobrachium* y de sus diferentes formas (CP primero), con media (CP segundo) y con menor (CP tercero), entonces, existe un gradiente a lo largo de El Aguaje.

El proceso matricial enfocado a la obtención de la matriz m_corr “ q ” de N_A se describe en el anexo 4.A.

ACP para la matriz de correlación q (meses) de la matriz N_m :

La matriz de correlación entre los j meses fue estimada; con base en esta información, una nueva ordenación de los meses se simuló vía ACP. Los j meses, se ordenaron según el parecido que se tenga entre su registro de abundancia total para los i morfotipos de camarones del género *Macrobrachium*. Para éste caso, se esperaron dos resultados posibles:

- a) Que la mayoría o todos los meses se ordenan en un mismo CP. Entonces, no existe variación en el ensamblaje de camarones del género *Macrobrachium* y de sus diferentes morfotipos, a lo largo del año.
- b) Que haya meses con mayor abundancia total para las i formas de camarones (CP primero), con media (CP segundo) y con menor (CP tercero). Entonces, existe una variación temporal en

el ensamblaje de especies del género *Macrobrachium* y de sus diferentes morfotipos a lo largo de El Aguaje y habrá grupos de especies predominantes.

El proceso matricial enfocado a la obtención de la matriz m_corr “ q ” de N_m se describe en el anexo 4.B.

ACP para la matriz de correlación r (especies) de la matriz N_m :

La matriz “ N_m ”, a través de las matrices en r y q , se puede analizar con respecto a las filas (especies S_n) o las columnas (meses N_m) por ejemplo:

- a) Si el objetivo primario fue ordenar en un CP a las variables S_n , el ACP a implementar es de tipo r y su complemento, es el ACP Score tipo q . Con base en lo anterior, se proporciona información adicional, de en cuáles meses se registraron los sub-grupos de *Macrobrachium* con mayor (CP primero), media (CP segundo) y menor (CP tercero) magnitud de abundancia específica.
- b) Si el objetivo primario fue ordenar en CP a las variables N_m , el ACP a implementar es de tipo q y su complemento, es el Score ACP tipo r . Con base en lo anterior, se proporciona información adicional, sobre cuáles especies de *Macrobrachium* y sus morfotipos se presentaron en los sub-grupos de meses con mayor (CP primero), media (CP segundo) y menor (CP tercero) magnitud de abundancia específica.

Los resultados de ordenación para los ACP Score tipo r , se desplegaron en denominada “Matriz de Cargas Factoriales Scores” (MCFS) (Tabla 9).

La Cij se utilizó para validar la correcta ordenación de las secciones o meses en los CP (elementos principales). La variable secciones o meses, se consideraron correctamente ordenadas en el CP, toda vez que su Cij es ≥ 0.70 (Hair *et al.* 1999). El proceso matricial enfocado a la obtención de la matriz m_corr “ r ” de N_m se describe en el anexo 4 C.

Modelo de correspondencia (MC).

Para evaluar la posible correspondencia entre las etapas de vida de los *Macrobrachium* y las secciones de El Aguaje, se estructuró para cada grupo (CP) una matriz denominada “etapas de vida” o matriz “ Ne ” (Anexo 5). Cada matriz “ Ne ” se constituyó de tres renglones (las i etapas de vida adultos (A), juveniles (J) y hembras ovígeras (HO) de las especies de camarones y sus distintos morfotipos predominantes en cada grupo) y cuatro columnas (las j secciones de la A1-A4), la interacción es i, j . Complementariamente se estructuró una matriz con la abundancia total de las etapas de vida de *Macrobrachium* y sus diferentes formas” NeT ” (Anexo 6).

En cada caso dicha matriz “ Ne ” fue sometida a un Modelo de Correspondencia (MC) (Otto 1989; Hair *et al.* 1999), para clasificar simultáneamente las j secciones y las i etapas de vida. Las j secciones, fueron correspondientes a las etapas de vida según el parecido entre su registro de abundancia total para las i etapas de vida de camarones del género *Macrobrachium*. Para éste caso, se esperaron dos resultados posibles:

- a) Que las etapas de vida no correspondan con las secciones del arroyo. Entonces no presentaron una asociación con las secciones del arroyo.
- b) Que las etapas de vida correspondan con alguna sección del arroyo. Entonces las etapas de vida se asociaron preferencialmente.

El resultado del MC se evaluó con base a una magnitud de correspondencia. Aunque el MC fue desarrollado con la versión 7.0 del programa STATISTICA® en el anexo 7 se describe el proceso matricial.

Para evaluar la relación de las variables ambientales con la abundancia de camarones y sus etapas de vida, estas fueron sometidas prospectivamente a un análisis de regresión lineal múltiple (ARLM); sin embargo, ya que el tamaño de la muestra no fue suficiente, los R^2_m no resultaron significativos; por lo tanto, para obtener las tendencias se usaron las variables que influyeron en mayor magnitud a la abundancia de especies, como la temperatura (T), oxígeno disuelto ppm (OD), conductividad (Cond) y total de sólidos disueltos (TDS). En el caso de las variables ambientales que se encontraron en escalas de cientos como la conductividad (Cond) y el total de sólidos disueltos (TDS) se usó una notación exponencial ($\times 10^{-2}$).

Modelo Radial de Clasificación Neuronal de las variables ambientales

Con el fin de conocer la tendencia de las variables ambientales bajo las cuales se presentó cada CP (grupo de especies) y las asociaciones de sus etapas de vida (MC), se estructuró un modelo mediante la técnica de redes neuronales (Haykin 1999); en cada caso el modelo consideró los valores de los parámetros ambientales en los que se presentó cada grupo (CP) (Anexo 8.A) y por sección (A1-A4) (Anexo 8. B-D) y se nombró Modelo Radial de Clasificación Neuronal (MRCN), (Anexo 9.A-D), adicionalmente los datos de las variables ambientales se analizaron en conjunto (anexo 8. E) y se usaron para complementar el modelo de correspondencia de las etapas de vida de todas las especies (9. E).

Resultados

Se registraron 203 ejemplares correspondientes a seis especies del género *Macrobrachium*, dos de ellas se consideraron cercanas y cuatro corresponden a la especie nominal; además, tres de las especies registradas presentaron de dos a tres formas distintas.

Sistemática

Infraorden Caridea Dana, 1852
Familia Palaemonidae Rafinesque, 1815
Subfamilia Palaemoninae Rafinesque, 1815
Género *Macrobrachium* Bate, 1868

Macrobrachium acanthochirus

Figuras 6-9

Macrobrachium acanthochirus Villalobos-Figueroa 1967: 167, lámina 1 y 2 (Localidad tipo: río Valdeflores, Tonameca, Pochutla, Oaxaca; holotipo 61.0 mm, no. IBUNAM: CNCR: 10458, Colección Nacional de Carcinología, Instituto de Biología, UNAM, México).

Material examinado: Cinco ejemplares de El Aguaje, Oaxaca: UMAR-DECA-1194, una hembra ovígera, A1= 15°40'07"N, 96°29'31"W, bajo rocas, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-1195, un macho adulto y una hembra ovígera, A2= 15°40'13.6"N, 96°29'26.1"W, entre rocas, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-1196, una hembra ovígera, A3= 15°40'23"N, 96°29'23"W, bajo rocas, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-1197, una hembra ovígera, A4= 15°40'27"N, 96°29'36.5"W, bajo rocas, 30-noviembre-2017.

Intervalo de tallas (mm): LT macho adulto= 37.3 mm; LT hembras ovígeras= 35.8–42.7 mm.

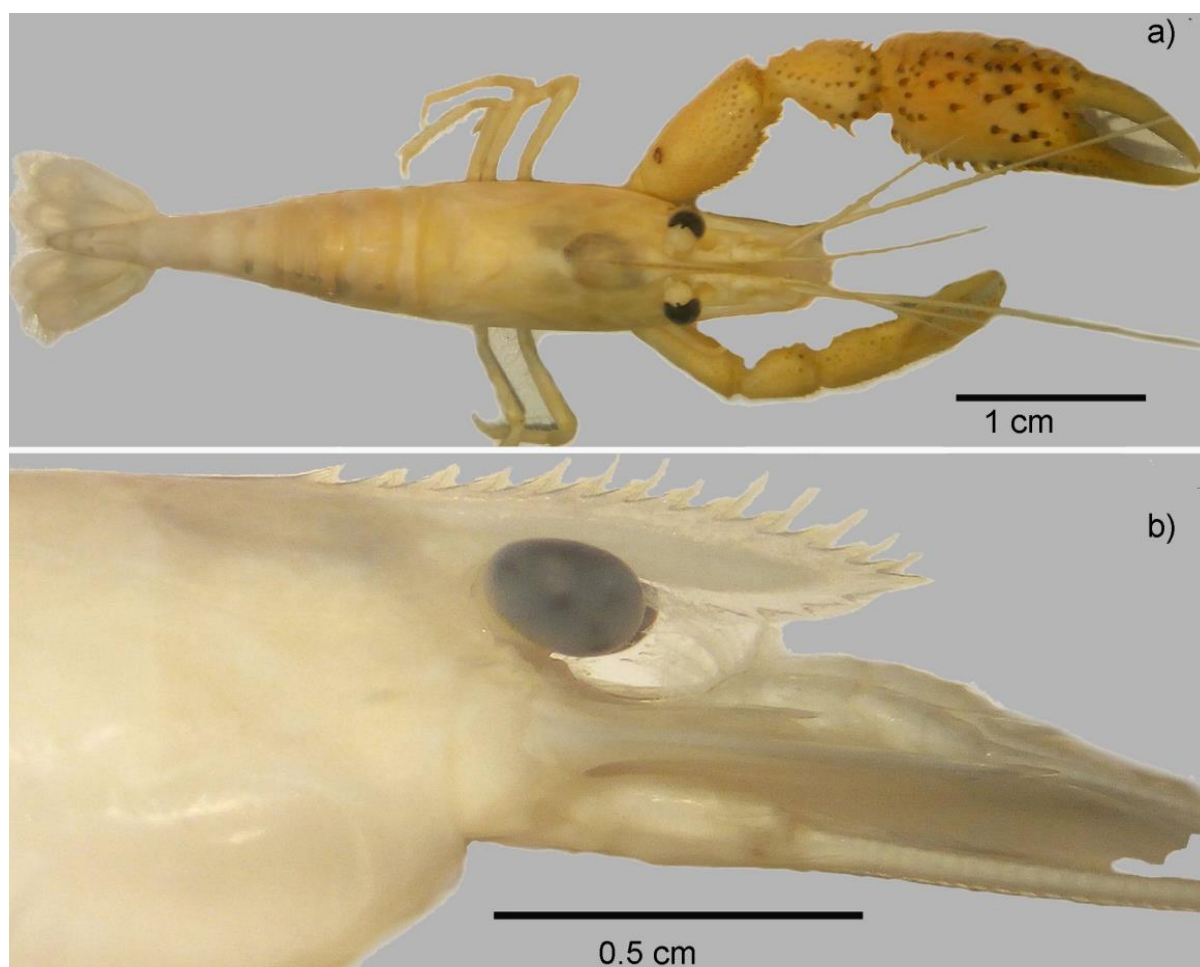


Figura 6. *Macrobrachium acanthochirus*, macho adulto, 37.3 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-1195. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

Diagnosis: Macho adulto, LT=37.3 mm, UMAR-DECA-1195, arroyo El Aguaje, Oaxaca. La LT es 2.14 x la del cefalotórax; longitud del caparazón 2.16 x la distancia entre el primer diente rostral y primer postorbital, dientes postorbitales 0.20 x la longitud del caparazón; el rostro alcanza el margen distal del segundo segmento del pedúnculo antenular, su longitud es 0.86 x la del escafocerito, con 14 dientes dorsales, cuatro postorbitales y cuatro ventrales; margen distal del escafocerito alcanza el tercio proximal del carpo. Segundo par de toracópodos desiguales en

tamaño y forma; segundo toracópodo mayor: Longitud del mero 1.37 x la del carpo y 2.20 x la del isquio; carpo 0.75 x la longitud de la palma; palma hinchada, corta, 1.14 x más larga que alta y 0.88 x la longitud del dactilo, su superficie externa presenta cuatro regiones longitudinales para el patrón de ornamentación: 1) Región superior externa con espinas tanto en la región proximal como distal y abundante pubescencia en la mitad proximal, 2) a lo largo de la superficie medial con 42 espinas que ocupan desde la parte proximal de la quela hasta la distal, 3) submarginal inferior sin espinas pero con un surco, escasas y largas setas, 4) a lo largo del margen inferior con espinas pequeñas y setas; dactilo curvo y con un diente proximal. Telson 1.53 x la longitud del sexto pleonito. Mandíbula con tres dientes en el proceso incisivo, siete crestas en el proceso molar y el palpo con tres segmentos.

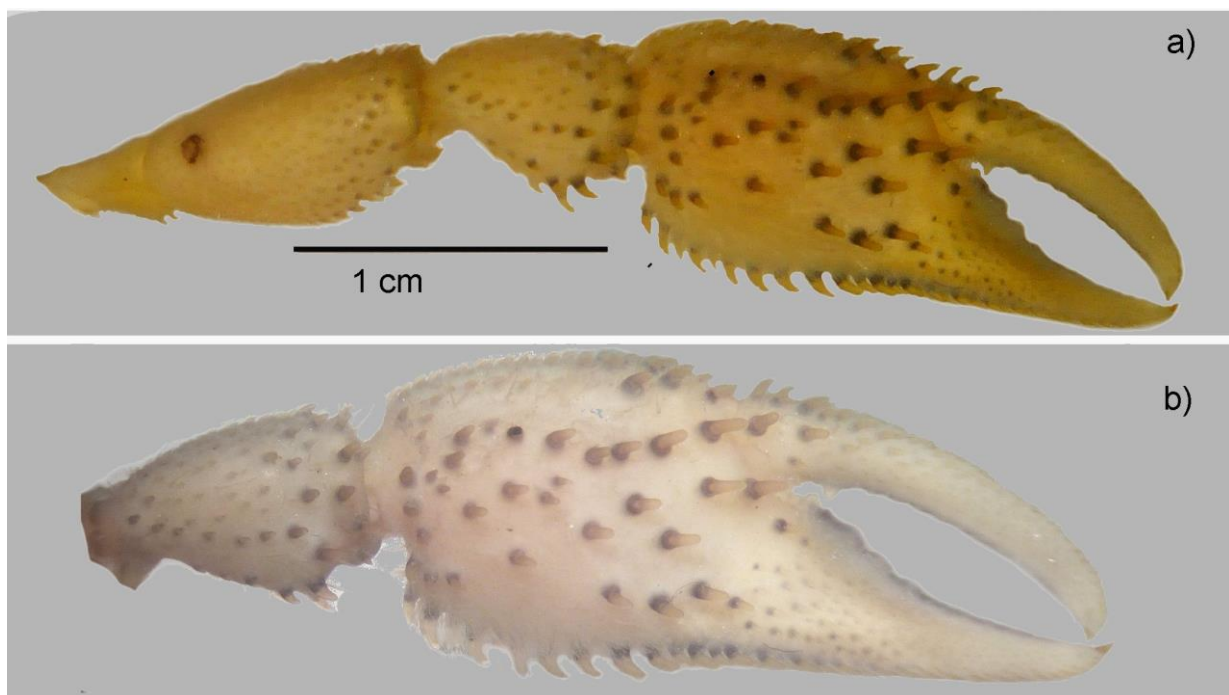


Figura 7. *Macrobrachium acanthochirus*, macho adulto, 37.3 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-1195. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).

Hábitat: Bajo rocas.

Variaciones: **Hembras ovígeras,** Cuerpo 2.25–2.41 x la longitud del cefalotórax; longitud del caparazón 1.7–2.21 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; rostro alcanza el margen distal del segundo segmento del pedúnculo antenular y es 0.86–0.98 x la longitud del escafocerito, con 15–17 dientes dorsales, 4–5 postorbitales y 3–4 ventrales; longitud de la palma 1.66–1.87 x su alto y 0.88–0.93 x la del dactilo.

Discusión taxonómica: *Macrobrachium acanthochirus* del río Valdeflores es diferente a *M. acanthochirus* de El Aguaje porque la especie nominal alcanzó una LT de 61 mm y la longitud del mero es subigual a la del carpo, mientras que la talla de la segunda es de 37 mm y el mero es

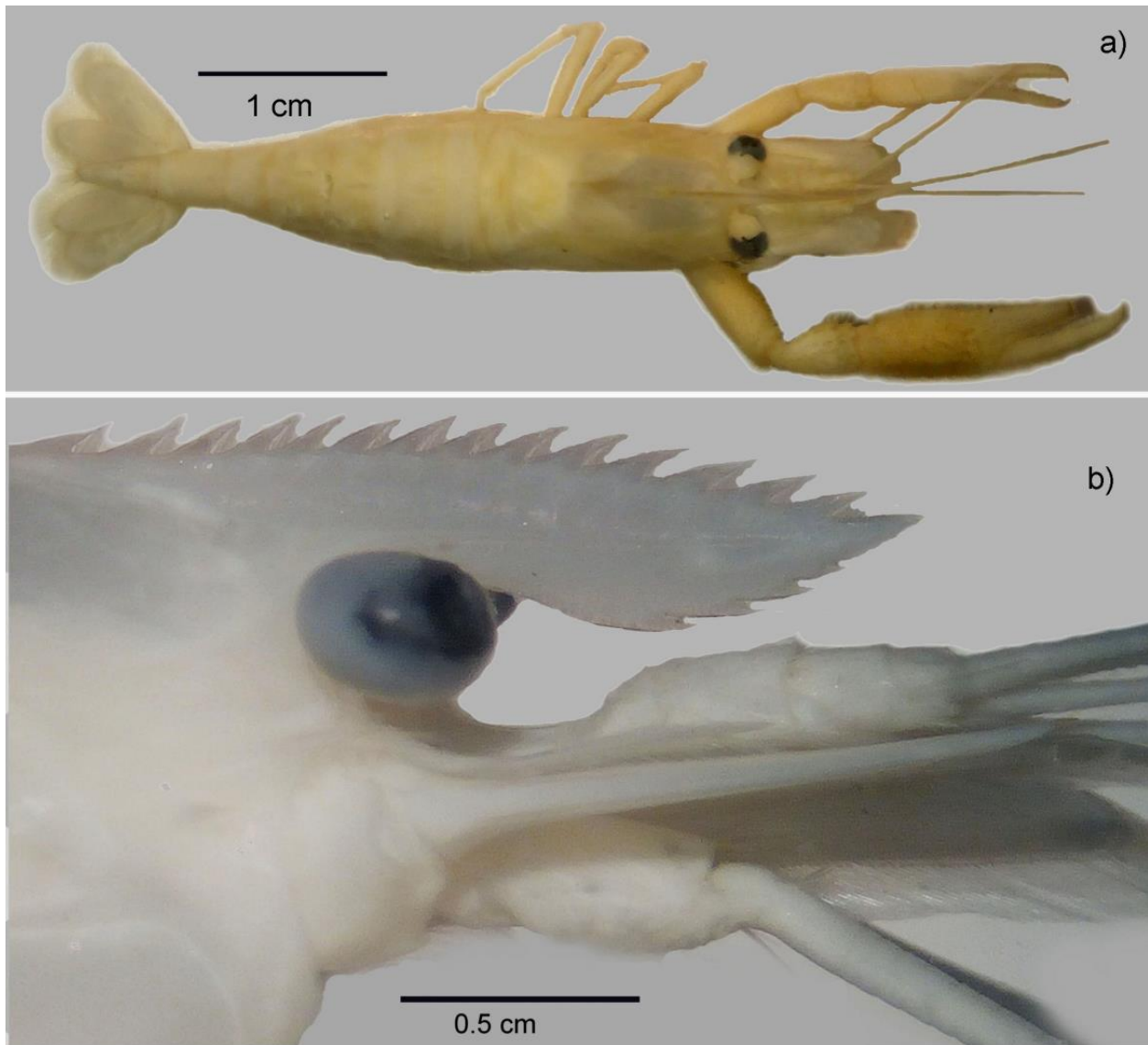


Figura 8. *Macrobrachium acanthochirus*, hembra ovígera, 42,7 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-1195. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro

1.37 x la longitud del carpo (Tabla 1). De las cuatro regiones del patrón de ornamentación descritos por Villalobos-Figueroa (1967) para la superficie externa de la palma de la quela mayor, tres fueron diferentes en el macho adulto de El Aguaje y solo la región marginal inferior fue similar: 1.- En la especie nominal, a lo largo de la región superior con abundante pubescencia, mientras que el ejemplar de El Aguaje tiene espinas tanto en la región proximal como distal y solo la mitad proximal con abundante pubescencia.

2.- En la especie nominal, la superficie medial con 31–36 espinas, mientras que el ejemplar de El Aguaje presentó 42.

3.- En la especie nominal, la superficie submarginal inferior externa con un espacio con algunas setas, contra un surco y escasas setas del macho adulto de El Aguaje.



Figura 9. *Macrobrachium acanthochirus*, hembra ovígera, 42,7 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-1195. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (derecho), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (derecho).

Tabla 1. Comportamiento de proporciones utilizadas como características diagnosticas de *Macrobrachium acanthochirus* Villalobos-Figueroa, 1967 y de *M. acanthochirus* de El Aguaje: AP= alto de la palma, LC= longitud del carpo, LCap= longitud del caparazón, LCX= longitud del cefalotórax, LDA= longitud del dátilo, LDP= longitud de los dientes postorbitales, LE= longitud del escafoerito, LI= longitud del isquio, LM= longitud del mero LP= longitud de la palma, LR= longitud del rostro, LT= longitud total, LTel= longitud del telson, L6= longitud del sexto pleonito.

Especie	<i>Macrobrachium acanthochirus</i>		<i>Macrobrachium acanthochirus</i>	
	macho adulto	hembra ovígera	macho adulto	hembra ovígera
Localidad	río Valdeflores, Tonameca, Pochutla		arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca	
Sexo	macho adulto	hembra ovígera	macho adulto	hembra ovígera
LT(mm)	55.4–64.6 mm	48.7 mm	37.3 mm	35.4–42.7 mm
LT/LCap	2.14–2.25	2.37	2.14	2.25–2.41
LCap/LR	1.96–2.07	1.86	2.16	1.7–2.2
LCap/LDP	–	–	0.20	0.16–0.24
LE/LR	–	–	0.86	0.85–0.98
LM/LI	2	–	2.2	1.54–2.0
LM/LC	Subigual	–	1.37	1.35–1.71
LP/AP	1	–	1.14	1.66–1.87
LC/LP	1	–	0.75	0.61–0.85
LP/LDA	–	–	0.88	0.88–0.93
LTel/L6	1.4	–	1.53	1.39–1.45

Notas: Para comparar la proporción LM/LI, se invirtió con respecto a la presentada en la especie nominal.

García-Velazco *et al.* (2017) mencionaron que *M. acanthochirus* es un sinónimo menor de *M. digueti* Bouvier, 1895, pero según la descripción original por Bouvier (1895), difieren en la longitud corporal y la ornamentación de la segunda quela mayor.

El río Valdeflores, localidad tipo de *M. acanthochirus* y el arroyo El Aguaje pertenecen a la misma subcuenca hidrológica y es posible que las diferencias entre los patrones de ornamentación se deban al tamaño y madurez de los ejemplares.

***Macrobrachium americanum* Spence Bate, 1868**

Figuras 10–13

Macrobrachium americanum Spence Bate, 1868: 363, pl. 30 (Localidad tipo: lago Amatitlán Guatemala; holotipo, LT= 228.6 mm, Museo Británico de Londres, Inglaterra, número de catálogo 68,41).

Referencias críticas: Holthuis, 1952: 128 pl. 31, figuras d-e. (Ilustra a *Macrobrachium americanum*).

Material examinado: 54 ejemplares de El Aguaje, Oaxaca: UMAR-DECA-1198, un macho adulto y cinco machos juveniles, A1= 15°40'6.5"N, 96°29'31.1"W, entre arena y rocas 27-agosto- 2017; UMAR-DECA-1199, dos machos juveniles, A3= 15°40'25.9"N, 96°29'27.2"W, entre arena y rocas, 27-agosto- 2017; UMAR-DECA-2000, dos hembras juveniles, A2= 15°40'20.5"N, 96°29'23.3"W, bajo rocas, 30-septiembre-2017; UMAR-DECA-2001, un macho adulto, A2= 15°40'11.6"N, 96°29'27"W, bajo rocas, 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2002, un macho adulto, A3= 15°40'27"N, 96°29'28"W, bajo rocas, 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2003, tres machos juveniles y cinco hembras juveniles, A4= 15°40'36"N, 96°29'38.3"W, bajo rocas, 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2004, un macho juvenil, A1= 15°40'09.2"N, 96°29'28.4"W, bajo rocas, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2005, tres machos adultos, un macho juvenil y dos hembras ovígeras, A2= 15°40'16"N, 96°29'27.5"W, entre ramas 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2006, cuatro machos juveniles y cuatro hembras juveniles, A3= 15°40'27"N, 96°29'27.5"W, bajo rocas, entre ramas 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2007, un macho adulto, tres machos juveniles y cinco hembras juveniles, A4= 15°40'28.5"N, 96°29'37"W, bajo rocas, entre ramas 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2008, dos machos juveniles, A2= 15°40'28"N, 96°29'30.2"W, dentro de la cascara de un coco, 03-marzo-2017; UMAR-DECA-2009, una hembra adulta y tres machos juveniles, A2= 15°40'25.2"N, 96°29'27.2"W, bajo rocas, 07-abril-2017; UMAR-DECA-2010, un macho juvenil, A3= 15°40'26.1"N, 96°29'27.6"W, bajo rocas, 07-abril-2017; UMAR-DECA-2011, dos hembras juveniles, A3= 15°40'27.02"N 96°29'33.94"W, bajo rocas, 06-junio-2017; UMAR-DECA-2012 un macho juvenil, A4= 15°40'27.21"N, 96°29'36.93"W bajo rocas, 06-junio-2017

Intervalo de tallas (mm): LT machos adultos= 77.3-101.6 mm; LT machos juveniles= 23.9-45.3 mm; LT hembras ovígeras= 66.2-97.2 mm; LT hembras juveniles= 19.6-63.8 mm.

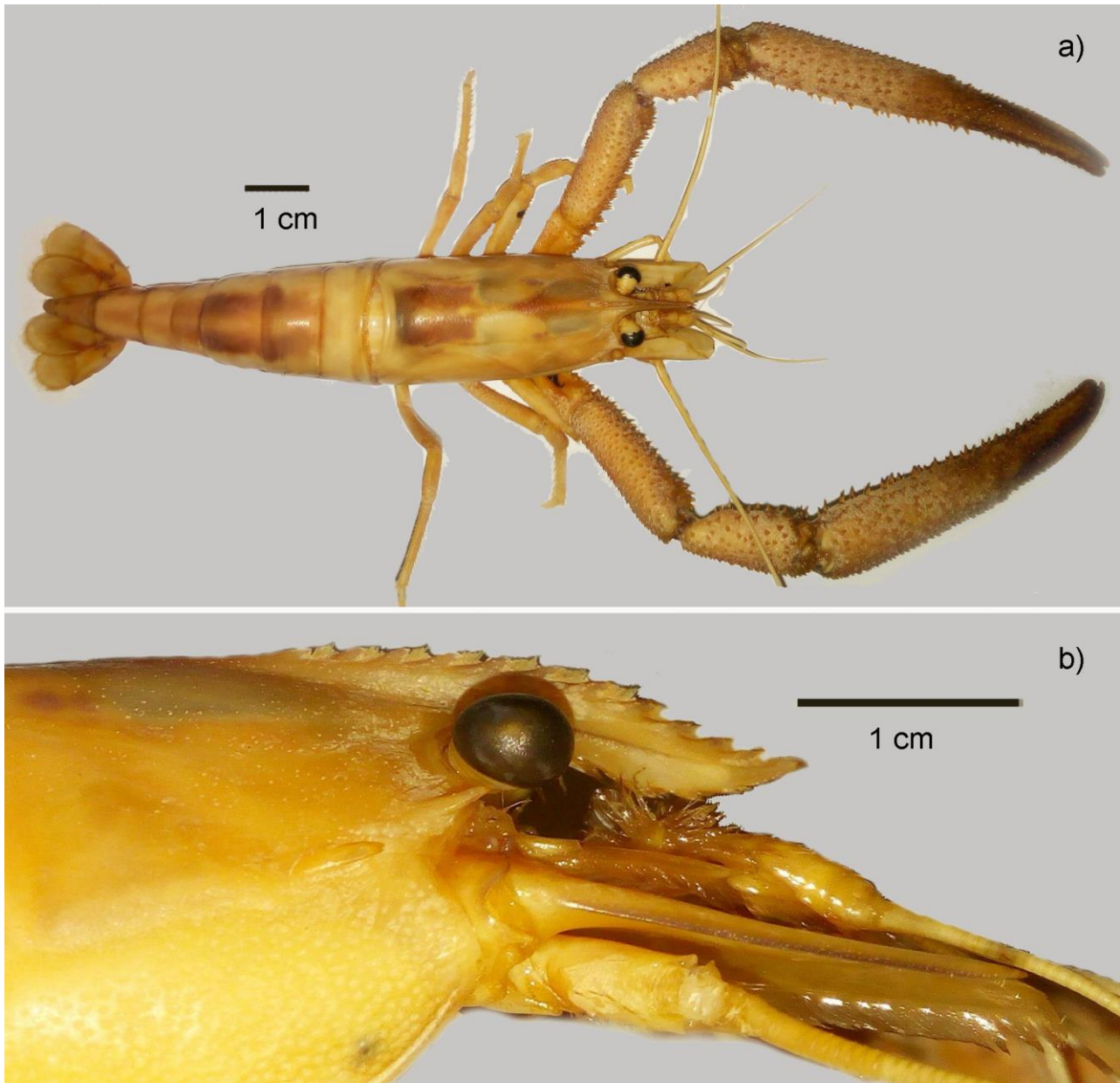


Figura 10. *Macrobrachium americanum*, macho adulto, 101.6 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2005. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

Diagnosis modificada de Spence Bate (1868) y Holthuis (1952): Macho adulto, LT= 101.6 mm, UMAR-DECA-2005, arroyo El Aguaje, Oaxaca. Longitud del cuerpo 2.18 x la del cefalotórax; longitud del caparazón 4 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; el rostro alcanza el margen distal del segundo segmento del pedúnculo antenular, su longitud es 0.76 x la del escafocerito, con 11 dientes dorsales, cuatro postorbitales y tres ventrales; margen distal del escafocerito alcanza el primer tercio proximal del mero. Segundo par de toracópodos: Simétricos, subiguales en tamaño, superficie interna del apéndice con espinas rígidas, longitud del carpo 2 x su alto y 0.75 x la longitud que el mero; palma hinchada y deprimida, con márgenes dorsal y ventral simétricos, 3 x más larga que alta, su longitud 1.52 x la del dácilo, superficie externa e interna sin setas y con espinas similares pero de mayor tamaño en la cara interna; dedos rectos, distalmente incurvados, margen interno proximal con escasa pubescencia; un diente medial



Figura 11. *Macrobrachium americanum*, macho adulto, 101.6 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2005. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (derecho), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (derecho).



Figura 12. *Macrobrachium americanum*, hembra ovígera, 97.2 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2005. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.



Figura 13. *Macrobrachium americanum*, hembra ovígera, 97.2 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2005. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).

grande y triangular sobre el dactilo y en el dedo fijo sobre el primer tercio proximal. Telson 1.48 x la longitud del sexto pleonito.

Hábitat: Entre rocas grandes, dentro de la cáscara de cocos, en estanques con agua constante.

Variaciones: **Machos adultos**, caparazón 2.8-3.4 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; rostro 0.58-76 x la longitud del escafocerito; carpo 1.7-2.52 x su ancho; palma 2.8-3.7 x su alto. **Machos juveniles**, caparazón 3-4 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; rostro 0.83-0.91 x la longitud del escafocerito; carpo 1.8-2.81 x su ancho; palma 2.56-4.6 x su alto; **Hembras ovígeras**, caparazón 3.23-3.61 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; rostro 0.7-0.9 x la longitud del escafocerito; carpo 1.7-2.9 x su ancho; palma 2.93-3.30 x su alto. **Hembras juveniles**, Cuerpo 2.29-3.44 x la longitud del caparazón; caparazón 2.23-3.23 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; rostro tan largo como el pedúnculo antenular y 0.81 x la longitud del escafocerito; carpo 2.05-3.10 x su ancho; palma 2.45-3.46 x su alto.

Discusión taxonómica: *Macrobrachium americanum* de Amatitlán, Guatemala presentó una talla de 240 mm, Holthuis (1952) registró un intervalo de tallas de 98-235 mm en ejemplares del Pacífico americano, mientras que en el arroyo El Aguaje es de 19.6-101 mm.

En el ejemplar ilustrado por Spence Bate (1868), el rostro alcanzó la base del tercer segmento del pedúnculo antenular, su parte anterior es deprimida, el arco sobre el ojo es tenue y la punta ligeramente elevada; mientras que en los ejemplares de El Aguaje el rostro es corto, alcanzó el margen distal del segundo segmento del pedúnculo antenular, la parte anterior es más alta y el arco de la órbita como la elevación de la punta son más pronunciadas.

En la ilustración de la especie nominal, en la palma del segundo toracópodo los márgenes superior e inferior se estrechan en la parte medial, el margen superior mediodistal es cóncavo, los

dedos esbeltos e incurvados que al cerrarse tocan sus puntas, el dedo fijo forma un ángulo de 45° respecto a la palma, mientras que en los ejemplares de El Aguaje los márgenes son casi rectos, los dedos son robustos y rectos; en ejemplares machos esbeltos las puntas de los dedos se cruzan de forma evidente hasta en $\frac{1}{4}$ su longitud, el dedo fijo forma un ángulo de 5° aproximadamente respecto a la palma.

Holthuis (1952) mencionó que *M. carcinus* es muy similar a *M. americanum*, pero son diferentes porque en la primera, la distancia entre el primer diente postorbital y el margen de la órbita es entre $\frac{1}{3}$ - $\frac{2}{7}$ (caparazón 3.0-3.6 x la distancia) la longitud del caparazón, el carpo es 2.5 x su ancho y la palma es aproximadamente 2 x su alto; mientras que en la segunda la distancia entre el primer diente postorbital y el margen de la órbita es de $\frac{1}{4}$ (caparazón 4 x la distancia) la longitud del caparazón, el carpo es 2 x su ancho y la longitud de la quela es 3 x su alto.

En contraste, en los ejemplares adultos de El Aguaje con longitud total de entre 45.2-90.0 mm, el caparazón es 3.94-4.49 x la distancia entre el primer diente postorbital y el margen de la órbita, el carpo es 1.86-2.38 x su ancho y la longitud de la palma es 2.48-3.23 x su alto; en dos ejemplares de 96.0 y 102.4 mm de longitud total, el caparazón es 4.10-4.15 x la distancia entre el primer diente postorbital y el margen de la órbita, el carpo 2.24-2.40 x su ancho y la palma 3.50-3.70 x su alto.

Por otro lado, las proporciones entre la longitud/ancho del carpo y la longitud de la palma/alto de la palma coinciden con las registradas para *M. americanum* (Holthuis 1952); sin embargo, estas varían con respecto a la edad y/o la talla, pero no fue descrito o ilustrado por Spence Bate (1868) ni Holthuis (1952).

***Macrobrachium hobbsi* Nates & Villalobos, 1990**

Figuras 14–21

Macrobrachium hobbsi Villalobos-Hiriart & Nates-Rodríguez, 1990: 7, figura 3 (Loc. Tipo: Río El Naranjo, Chiapas, México; holotipo, LCap= 21.7 mm, IBUNAM: CNCR: 11,496 Colección Nacional de Carcinología, Instituto de Biología, UNAM, México).

Diagnosis modificada de Villalobos-Hiriart & Nates-Rodríguez (1990): Segundo toracópodo mayor: La longitud del mero 0.89-1.31 x la del carpo y 1.31-1.69 x la del isquio; carpo 0.69-1.1 x la longitud de la palma; palma 1.91-2.66 x más larga que alta y 0.95-1.36 x la longitud del dáctilo; la región proximal y distal de la superficie externa de la palma, con espinas grandes y agudas, región central con espinas pequeñas y setas largas; dedos rectos, sin espacio entre ellos y con setas rígidas en los márgenes internos; dáctilo con varios dientes, los primeros dos proximales triangulares y contiguos, el resto redondeados y pequeños; los primeros tres dientes del dedo fijo son triangulares, el segundo o el tercero es grande y agudo. Mandíbula con tres dientes en el proceso incisivo, siete crestas en el proceso molar y el palpo con tres segmentos.

Forma A

(Figuras 19-22)

Material examinado: 36 ejemplares de El Aguaje, **Oaxaca:** UMAR-DECA-2013, un macho adulto y un juvenil, A1=15°40'11.3"N, 96°29'26.9"W, entre la arena, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2014, un macho adulto, A 2= 15°40'20.06"N, 96°29'23.4"W, entre la arena, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2015, tres machos adultos, un macho juvenil y dos hembras ovígeras, A3= 15°40'28"N, 96°29'30.2"W, entre arena y rocas, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2016, tres machos adultos, un macho juvenil, una hembra juvenil y tres hembras ovígeras, A4= 15°40'35"N, 96°29'39"W, entre arena, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2017, un macho adulto, un macho juvenil, una hembra adulta y cuatro hembras ovígeras, A2= 15°40'15"N, 96°29'27"W, bajo rocas, 30-septiembre-2017; UMAR-DECA-2018, una hembra juvenil y dos ovígeras, A3= 15°40'28"N, 96°29'30"W, entre rocas, 30-septiembre-2017; UMAR-DECA-2019, dos machos adultos y una hembra ovígera, A4= 15°40'36"N, 96°29'35"W, bajo rocas, 30-septiembre-2017; UMAR-DECA-2020, tres hembras ovígeras, A1= 15°40'08"N, 96°29'28.6"W, bajo rocas, 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2021, una hembra ovígera, A2= 15°40'15"N, 96°29'26.8"W, entre rocas, 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2022, una hembra ovígera, A1= 15°40'09.2"N, 96°29'28.4"W, bajo rocas, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2023, una hembra adulta, A2= 15°40'13.6"N, 96°29'26.1"W, bajo rocas, 30-noviembre-2017;

Intervalo de tallas (mm): LT machos adultos= 32.4–46.0 mm; LT machos juveniles= 31.0–33.8 mm; LT hembras ovígeras= 33.91–45.1 mm; hembras adultas= 36.5–44.6; hembras juveniles= LT 31.3–38.8.

En la forma A (Macho adulto, LT= 34.9 mm, UMAR-DECA-2015, arroyo El Aguaje, Oaxaca) el margen distal del escafoцерito alcanza entre la parte medial y distal del carpo del segundo toracópodo mayor; segundo par de toracópodos diferentes en tamaño y ornamentación pero similares en la forma de la palma y del dácтilo; segundo toracópodo mayor robusto, con abundantes espinas y setas, palma subrectangular, hinchada próximalmente, margen dorsal agudo, con una hilera de espinas grandes, margen ventral redondeado, con dos o tres hileras de espinas pequeñas, tanto la superficie externa superior como la media son pubescentes, pero esta disminuye hacia la superficie externa inferior, región proximal y distal con dos o tres hileras de grandes espinas aplanadas, en la región central con espinas de menor tamaño y setas largas; dedos robustos; dácтilo con 6-12 dientes, los dos proximales pequeños, triangulares y agudos, el tercero robusto y del doble de tamaño que los anteriores, los subsiguientes redondeados y de menor tamaño.

Hábitat general: Bajo rocas y entre la arena.

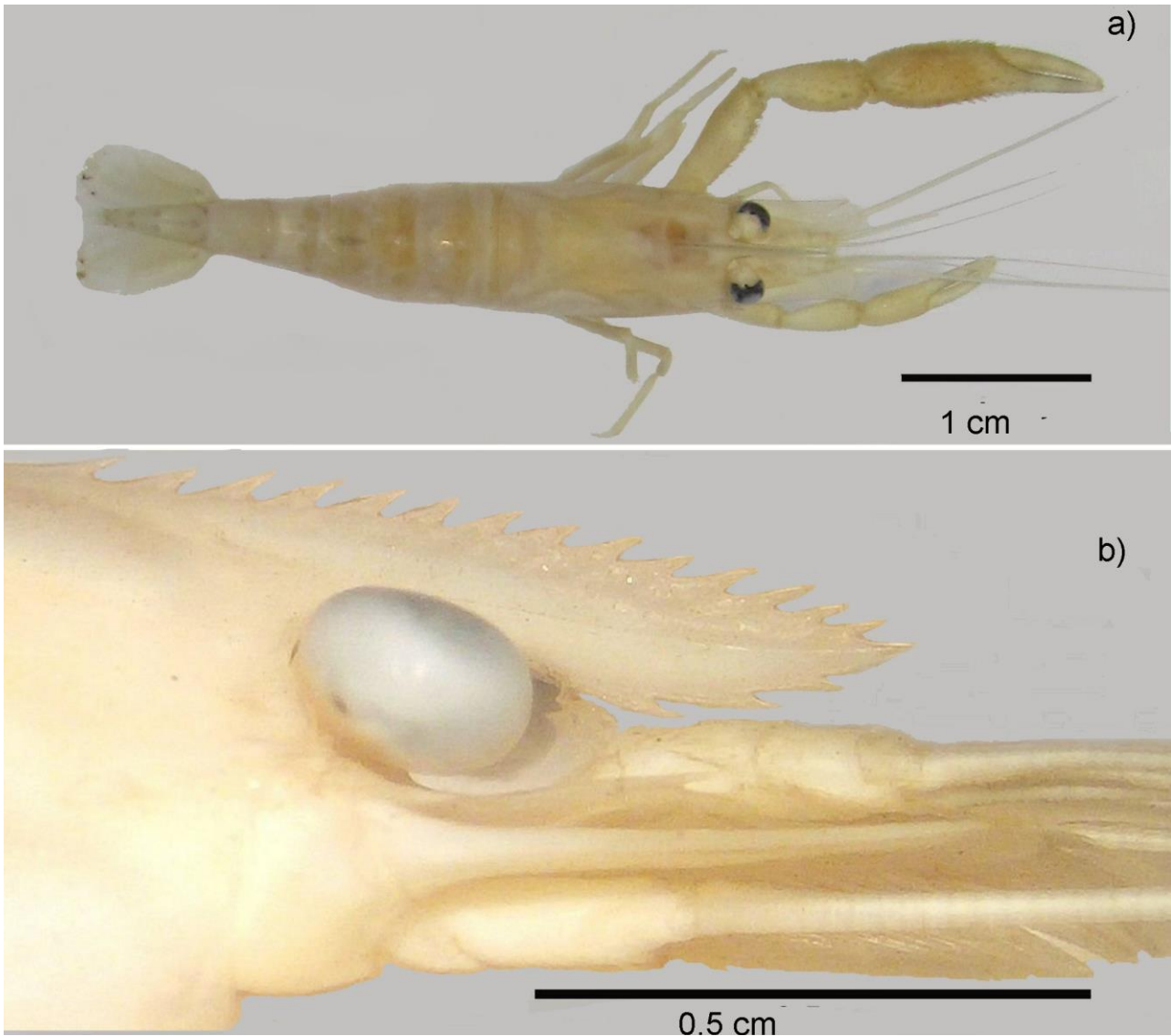


Figura 14. *Macrobrachium hobbsi* forma A, macho adulto, 34.9 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2015. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

Variaciones: Hembras ovígeras: En tres ejemplares (8.3% de la población), la longitud del mero es 1.85-1.96 x la del isquio. **Hembra juvenil:** En un ejemplar (2.7% de la población) la longitud de la palma es 3.2 x su alto.

Forma B

(Figuras 18–21)

Material examinado: 38 ejemplares de El Aguaje, **Oaxaca:** UMAR-DECA-2024, un macho adulto y una hembra adulta, A1= 15°40'6.5"N, 96°29'31.1"W, entre la arena, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2025, un macho adulto y una hembra adulta, A2= 15°40'20.06"N, 96°29'23.4"W, entre la arena, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2026, un macho adulto, una hembra adulta, dos hembras ovígeras y una hembra juvenil, A3= 15°40'25.9"N, 96°29'27.2"W, entre la arena, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2027, un macho adulto y una hembra ovígera, A4= 15°40'32.8"N, 96°29'39.3"W, entre la arena, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2028, un macho adulto, una hembra adulta y dos

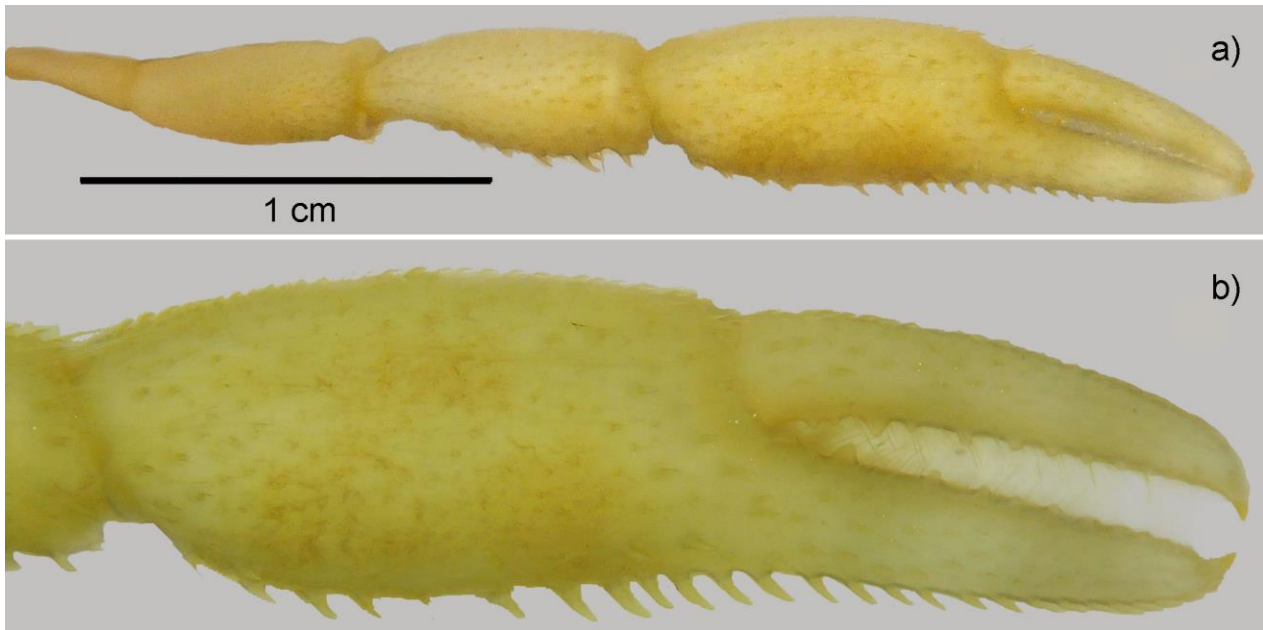


Figura 15. *Macrobrachium hobbsi* forma A macho adulto, 34.9 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2015. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo)

hembras ovígeras, A2= 15°40'15"N, 96°29'27"W, bajo rocas, 30-septiembre-2017; UMAR-DECA-2029, un macho adulto, un macho juvenil y tres hembras ovígeras, A4= 15°40'36"N, 96°29'35"W, bajo rocas, 30-septiembre-2017; UMAR-DECA-2030, dos hembras juveniles, A3= 15°40'21"N, 96°29'22.9"W, bajo rocas, 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2031, un macho juvenil y una hembra juvenil, A4= 15°40'36"N, 96°29'38.3"W, entre rocas, 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2032, dos hembras ovígeras, A1= 15°40'07"N, 96°29'31"W, bajo rocas, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2033, un macho adulto, dos hembras adultas y cuatro hembras juveniles, A3= 15°40'26.1"N, 96°29'27.6"W, bajo rocas, 07-abril-2017; UMAR-DECA-2034, una hembra ovígera y una hembra juvenil, A3= 15°40'24.33"N, 96°29'26.34"W, entre rocas, 06-mayo-2017; UMAR-DECA-2035, dos machos juveniles y una hembra juvenil, A3= 15°40'26.73"N, 96°29'28.22"W, bajo rocas, 06-junio-2017.

Intervalo de tallas (mm): LT machos adultos= 21.6–35.6 mm; LT machos juveniles= 24.1–24.7 mm; LT hembras ovígeras= 18.5–32.6 mm; LT hembras adultas= 26.2–30.9 mm; LT hembras juveniles= 18.4–31.0 mm.

En la forma B (Macho adulto, LT= 32.9 mm, UMAR-DECA-2026, arroyo El Aguaje, Oaxaca) el margen distal del escafocerito alcanza la región proximal a medial de la palma. Segundo par de toracópodos subiguales en tamaño, ornamentación y forma; cortos y esbeltos; tiene escasas espinas pequeñas y setas largas; palma del segundo toracópodo mayor ovalada, hinchada en su totalidad, márgenes dorsal y ventral redondeados, el dorsal con una hilera de espinas aplanadas, el ventral con una hilera de espinas pequeñas; la superficie externa de la palma escasamente pubescente o ausente y con escasas espinas pequeñas; dedos esbeltos; el dácilo con 2-4

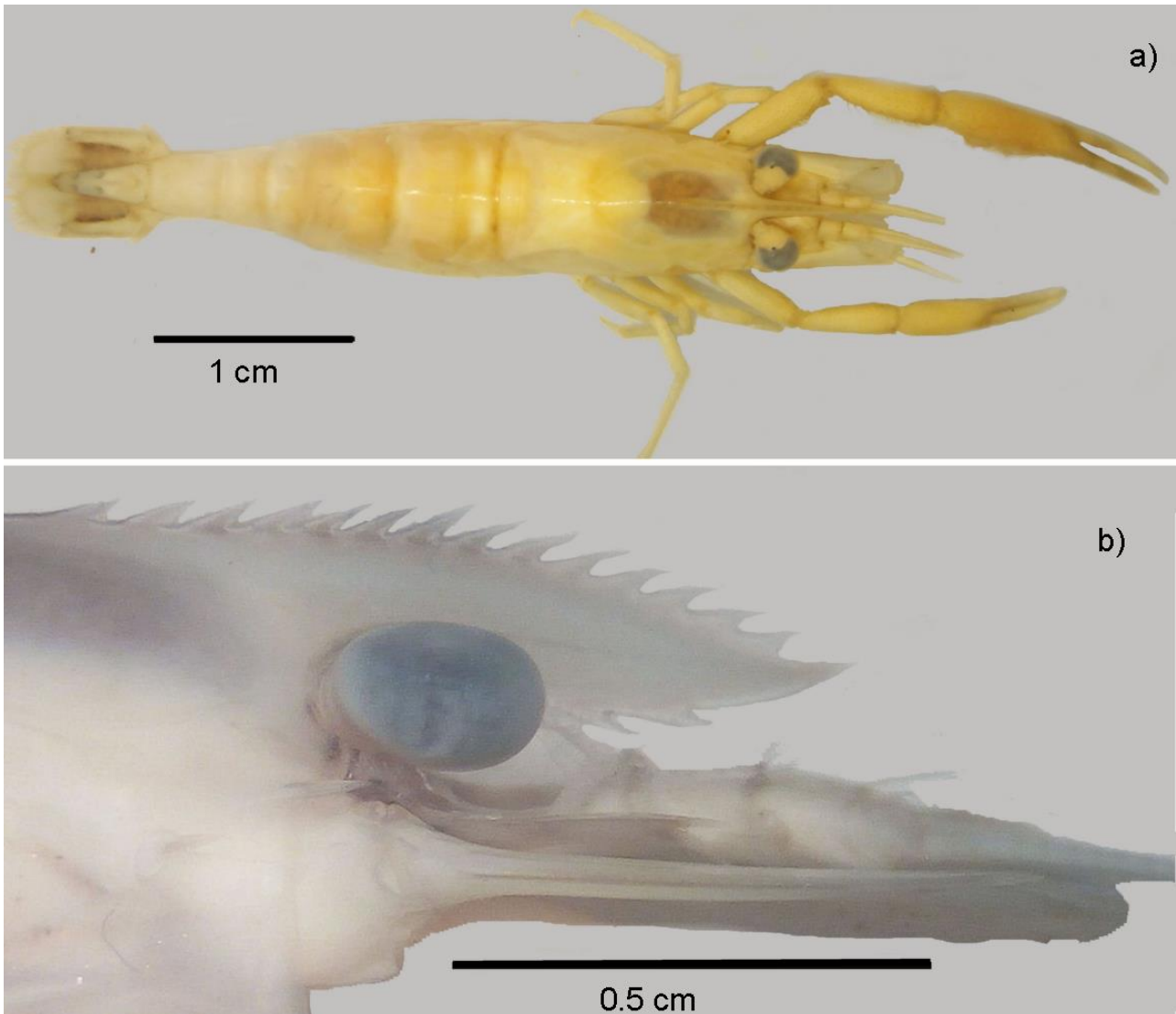


Figura 16. *Macrobrachium hobbsi* forma A, hembra ovígera, 40.5 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2015. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

dientes, los primeros tres triangulares y agudos, todos del mismo tamaño.

Hábitat general: Entre grietas pequeñas y sobre arena.

Variaciones: machos adultos: En un ejemplar (2.6% de la población) el dactilo con nueve dientes. **Hembras juveniles:** En dos ejemplares (5.2% de la población) la longitud del mero 1.82-1.88 x la del isquio.

Discusión taxonómica: La especie nominal, *M. hobbsi* forma A y forma B de El Aguaje, Oaxaca son similares en las proporciones del segundo toracópodo mayor; sin embargo, en los juveniles y hembras ovígeras de ambas formas de Oaxaca hay un amplio intervalo de variación entre las proporciones de la longitud del mero, del carpo y de la palma (Tabla 2).

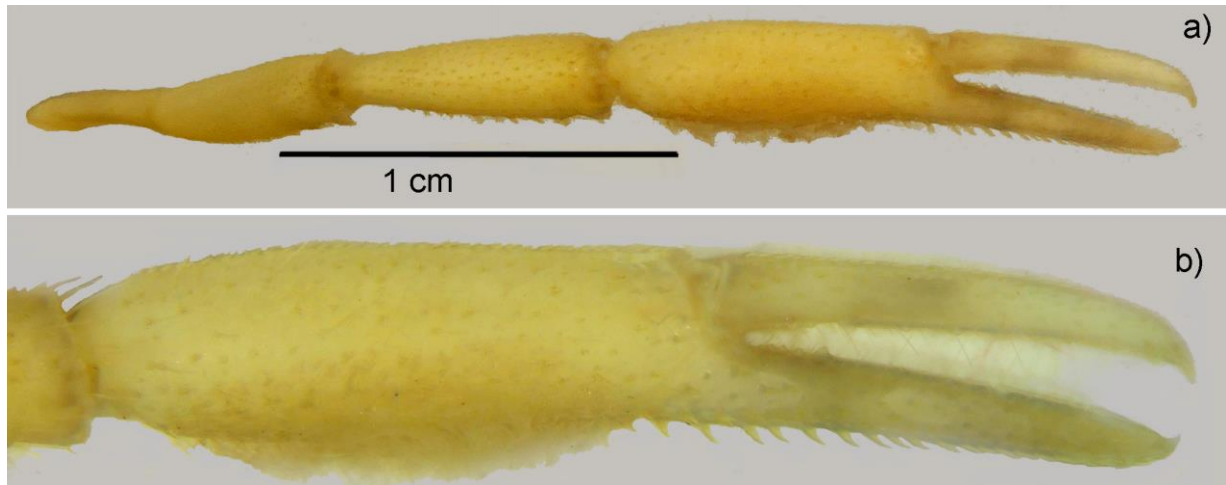


Figura 17. *Macrobrachium hobbsi* forma A, hembra ovígera, 40.5 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2015. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).

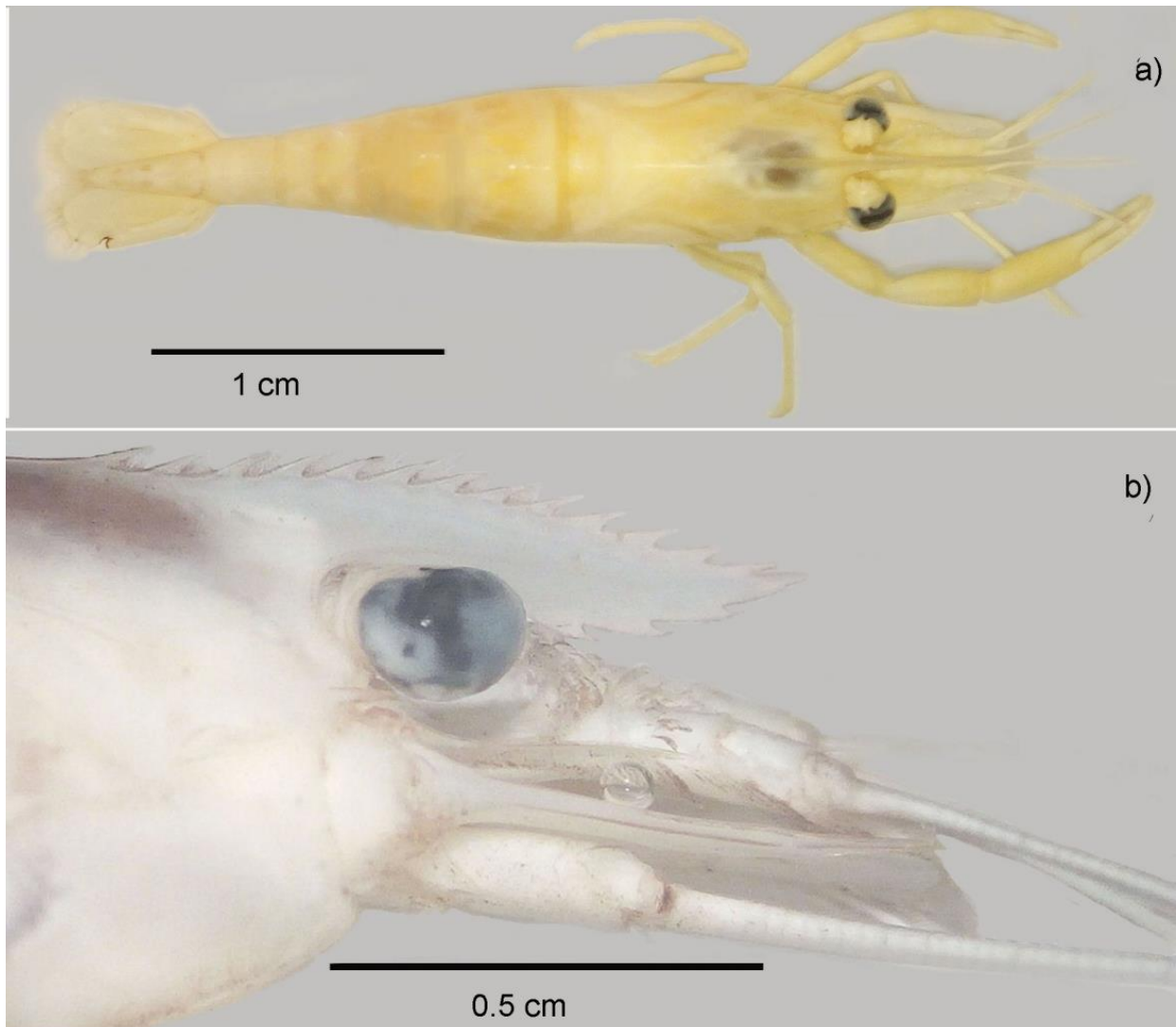


Figura 18. *Macrobrachium hobbsi* forma B, macho adulto, 32.9 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2026. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

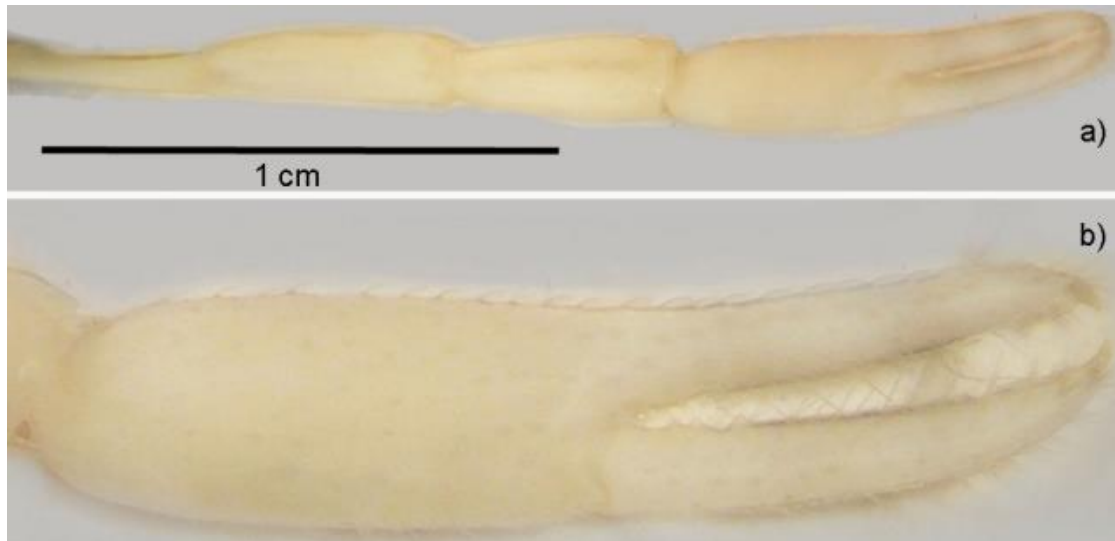


Figura 19. *Macrobrachium hobbsi* forma B, macho adulto, 32.9 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2026. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (derecho), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (derecho).

En la especie nominal la longitud del caparazón es 21.7 mm, la superficie externa de la palma del segundo toracópodo mayor tiene espinas pequeñas en la región distal que disminuyen su tamaño próximalmente, la región media y superior son pubescentes con abundantes setas rígidas; en *M. hobbsi* forma A la longitud del caparazón es de 8.1–16.1 mm ($\mu = 11.5$), las espinas en la superficie externa son grandes, las de mayor tamaño se encuentran en la región superior proximal y distal formando dos o tres hileras. Mientras que la forma B presentó una longitud del caparazón de 5–11.1 mm ($\mu = 9.9$), las espinas en la superficie externa son pequeñas, escasas, dispersas y tiene escasa pubescencia o sin ella.

Macrobrachium hobbsi forma A y B son abundantes a lo largo de El Aguaje; sin embargo, la forma A predomina en los meses lluviosos, alcanza una longitud máxima de 46.0 mm ($\mu = 37.48$) y la quela es robusta, mientras que la forma B, predomina en los meses de secas, alcanza una longitud máxima de 35.6 ($\mu = 25.7$) y la quela es esbelta.

Usando ejemplares del Pacífico mexicano y sustentándose en evidencia molecular y morfológica García-Velazco *et al.* (2018) sinonimizaron a *M. offersii* con *M. hobbsi*, sin embargo, las características tienen un amplio intervalo de variación el cual incluye los intervalos de *M. hobbsi* y de las dos formas cercanas a *M. offersii* de El Aguaje, pero en estas últimas, el intervalo de variación es corto (Tablas 2 y 6); además en *Macrobrachium hobbsi* el mero mide 1.22-1.62 x la longitud del isquio, el proceso molar de la mandíbula es subrectangular y tiene siete crestas; mientras que en *M. cf offersii* el mero mide 1.8-2.4 x la longitud del isquio, el proceso molar de la mandíbula es subcuadrado y tiene cinco crestas, pero éstas características no fueron evaluadas por García-Velazco *et al.* (2018) en la especie nominal, por lo que en éste trabajo *M. hobbsi* y *M. cf offersii* se consideran diferentes, hasta que se defina el estatus de ambas especies con base en el material tipo.

Tabla 2. Comparación entre los caracteres diagnósticos de *Macrobrachium hobbsi* Nates & Villalobos, 1990 de Río El Naranjo, Chiapas, *Macrobrachium hobbsi* forma A y B de El Aguaje, Oaxaca. AP= alto de la palma, LC= longitud del carpo, LCap= longitud del caparazón, LCX= longitud del cefalotórax, LDA= longitud del dácilo, LDP= longitud de los dientes postorbitales, LE= longitud del escafocerito, LI= longitud del isquio, LM= longitud del mero LP= longitud de la palma, LR= longitud del rostro, LT= longitud total, LTel= longitud del telson, L6= longitud del sexto pleonito.

Especie	<i>Macrobrachium hobbsi</i> Nates & Villalobos (1990)		<i>Macrobrachium hobbsi</i> forma A			<i>Macrobrachium hobbsi</i> forma B		
	Río El Naranjo, Chiapas		arroyo El Aguaje, Oaxaca			arroyo El Aguaje, Oaxaca		
Sexo	macho adulto	hembra ovígera	población total	macho adulto	hembra ovígera	población total	macho adulto	hembra ovígera
LT(mm)	-	-	31.0-46.0	32.4-46.0	33.1-45.1	18.3-35.6	21.6-35.6	18.5-32.6
Lcap (mm)	21.7	13.2	8.1-16.1	8.1-16.1	9.3-13.9	4.9-11.1	5-11.1	4.9-9.4
LT/LCX	-	-	1.99-2.50	1.99-2.43	2.20-2.50	2.11-2.62	2.11-2.48	2.26-2.59
LCap/LR	-	-	1.55-2.37	1.55-2.30	1.73-2.37	1.19-2.29	1.6-2.0	1.7-2.2
LCap/LDP	-	-	0.18-0.38	0.18-0.32	0.18-0.38	0.10-0.27	0.17-0.24	0.19-0.27
LE/LR	-	-	0.71-0.96	0.71-0.94	0.83-0.96	0.80-1.10	0.86-1.10	0.80-1.10
LM/LI	-	-	1.22-1.96	1.31-1.69	1.22-1.61	1.13-1.65	1.25-1.82	1.13-1.65
LM/ LC	0.9-1	-	0.89-1.07	0.94-1.03	0.89-1.07	0.87-1.45	0.89-1.31	0.87-1.45
LC/LP	0.70-0.87	-	0.69-1.10	0.69-0.89	0.72-1.02	0.76-1.10	0.76-1.10	0.76-1.04
LP/AP	>1.7-2	-	1.91-3.2	1.91-2.66	2.21-2.87	2.0-2.92	2.05-2.61	2.16-2.92
LP/LDA	0.8-1.1	-	0.95-1.42	0.95-1.29	0.97-1.42	0.80-1.48	0.80-1.36	0.93-1.48
LTel/L6	-	-	1.08-1.68	1.36-1.68	1.08-1.57	1.11-1.54	1.13-1.54	1.0-1.54

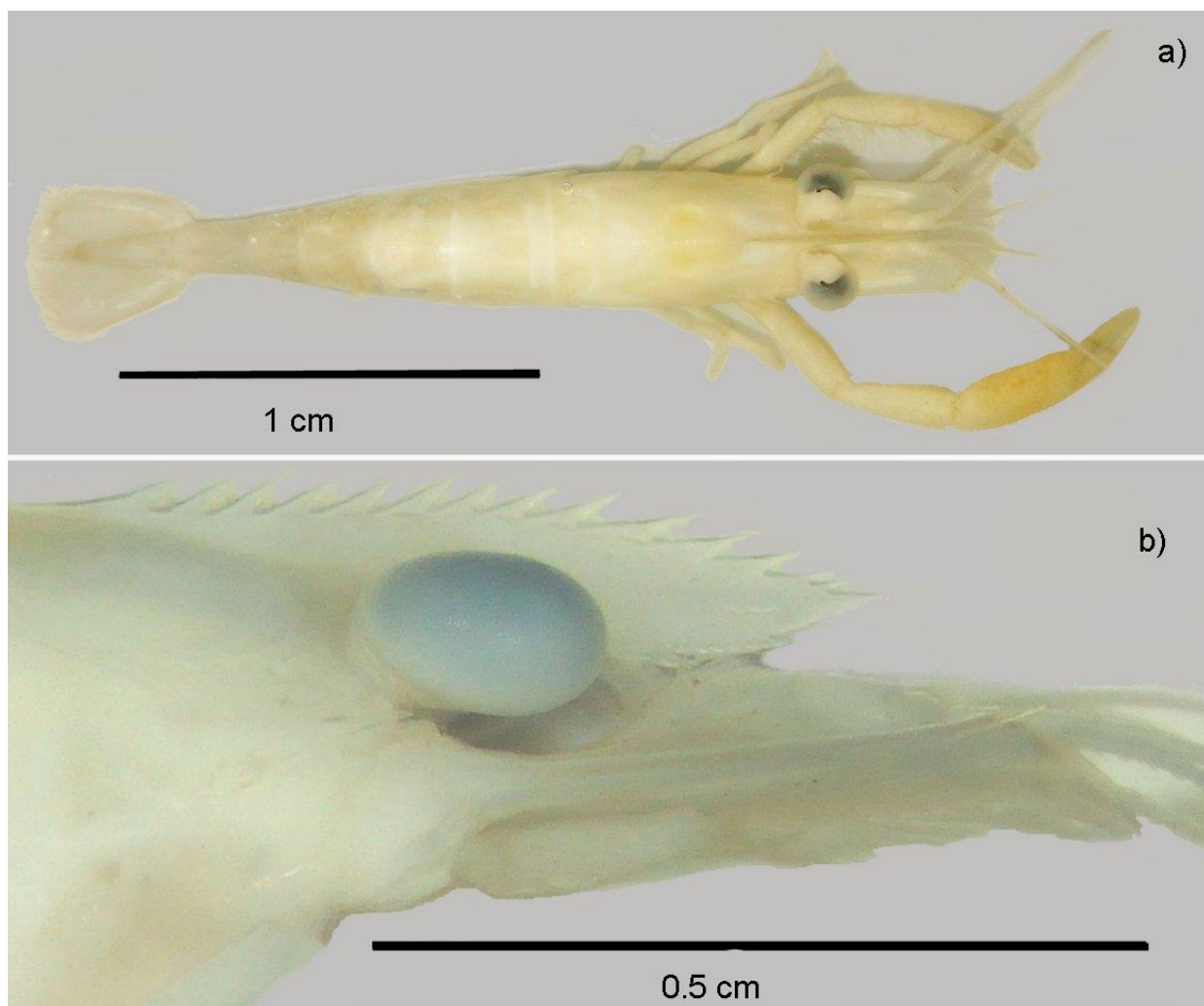


Figura 20. *Macrobrachium hobbsi* forma B, hembra ovígera, 21.8 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2028. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.



Figura 21. *Macrobrachium hobbsi* forma B, hembra ovígera, 21.8 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2028. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (derecho), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (derecho).

***Macrobrachium michoacanus* Nates & Villalobos, 1990**

(Figuras 22–33).

Macrobrachium michoacanus Villalobos-Hiriart & Nates-Rodríguez, 1990: 2, figura 2 (Loc. Tipo: Río Mexcalhuacán, Michoacán, México; holotipo, LT= 17.5 mm, no. IBUNAM: CNCR: 12988, Colección Nacional de Carcinología, Instituto de Biología, UNAM, México).

Diagnosis modificada de Villalobos-Hiriart & Nates-Rodríguez (1990): Segundo par de toracópodos desiguales en tamaño y ornamentación pero similares en forma; segundo toracópodo mayor: La longitud del mero 1.32-1.51 x la del carpo y 1.52- 2.95 la del isquio; carpo 0.73-1.07 x la longitud de la palma; palma comprimida, 1.25-1.67 x más larga que alta y 0.68-0.1.29- x la longitud del dactilo, margen dorsal y ventral agudos, con pequeñas espinas con separadas entre ellas, superficie externa presenta un patrón de ornamentación dividido en cuatro regiones longitudinales, dedos rectos sin espacio entre ellos, dedo fijo comprimido; dactilo con 3-12 dientes. Mandíbula con tres dientes en el proceso incisivo, seis crestas en el proceso molar y el palpo con tres segmentos.

Forma A

(Figuras 27–30)

Material examinado: 24 ejemplares de El Aguaje, Oaxaca: UMAR-DECA-2036, tres hembras ovígeras, A1= 15°40'07"N, 96°29'31"W, entre arena y rocas con materia orgánica, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2037, una hembra ovígera y una hembra juvenil, A2= 15°40'13.6"N, 96°29'26.1"W, entre arena, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2038, un macho juvenil y tres hembras juveniles, A3= 15°40'27"N, 96°29'27.5"W, entre arena y ramas, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2039, una hembra ovígera y dos hembras juveniles, A4= 15°40'28.5"N, 96°29'37"W, entre arena y rocas, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2040, una hembra ovígera, A2= 15°40'28"N, 96°29'30.2" entre rocas, 03-marzo-2017; UMAR-DECA-2041, un macho adulto, dos machos juveniles y dos hembras juveniles, A2= 15°40'25.2"N, 96°29'27.2"W, bajo rocas, 07-abril-2017; UMAR-DECA-2042, dos machos adultos y una hembra juvenil, A3= 15°40'26.1"N, 96°29'27.6"W, bajo rocas, 07-abril-2017; UMAR-DECA-2043, dos machos adultos, A3= 15°40'27.02"N 96°29'33.94"W, bajo rocas, 06-junio-2017; UMAR-DECA-2044, un macho juvenil, A4= 15°40'27.21"N, 96°29'36.93"W bajo rocas, 06-junio-2017.

Intervalo de tallas (mm): LT machos adultos= 35.2–43.8 mm; LT machos juveniles= 23.2–32.7mm; LT hembras ovígeras= 38.1–45.1 mm; LT hembra adulta= 45.3 mm; LT hembras juveniles= 17.1–38.7 mm.

En la forma A (Macho adulto, LT= 43.8 mm, UMAR-DECA-2042, arroyo El Aguaje, Oaxaca) el margen distal del escafoцерito alcanzó entre la región proximal y medial de la palma; segundo par de toracópodos: el mero es 1.52-1.72 x la longitud del isquio; la palma del segundo toracópodo mayor es 1.29-1.60 x más larga que alta, comprimida, subrectangular, subigual que la longitud del dactilo, generalmente 0.68-0.96 x; la ornamentación se presenta en cuatro regiones longitudinales:

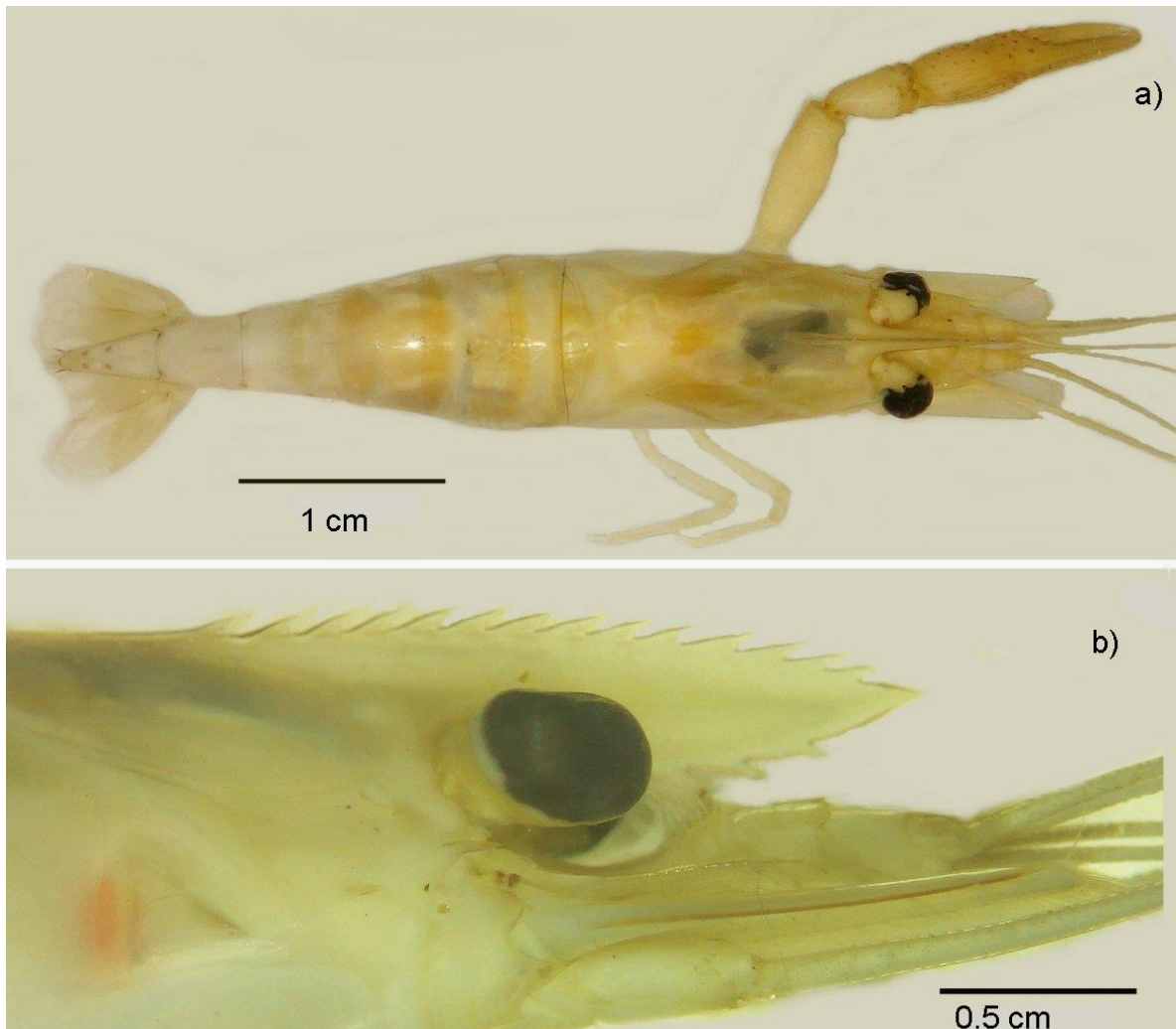


Figura 22. *Macrobrachium michoacanus* forma A, macho adulto, 43.8 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2042. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

1) Región superior proximal y distal con espinas y en el centro con abundante pubescencia, 2) a lo largo del espacio medial con espinas, que se reducen en número en la parte central, 3) submarginal inferior con largas setas y escasa pubescencia, 4) a lo largo del margen inferior con una o dos hileras de espinas pequeñas, setas y pubescencia; dedos rectos, esbeltos; dácilo con 5-8 dientes, el primer diente proximal pequeño y romo, el segundo grande, triangular y agudo, los subsiguientes son pequeños y anchos.

Hábitat: Bajo rocas, entre arena con algas y materia orgánica.

Variaciones: **Machos Juveniles:** caparazón 1.6–1.8 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; palma 1.45–2.3 x su alto; dácilo con 1–2 dientes; telson 1.25–1.42 x la longitud del 6to pleonito. **Hembras ovígeras:** palma 1.60–1.96 x su alto; dácilo con 1–3 dientes. **Hembra juvenil:** caparazón 1.37–2.0 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; un ejemplar con el mero 1.23 x la longitud del isquio; palma 1.55–2.14 x su alto; dos ejemplares con la palma 1.27-1.3 la longitud del dácilo; dácilo con 0–2 dientes; telson 1.20–1.4 x la longitud del 6to pleonito.

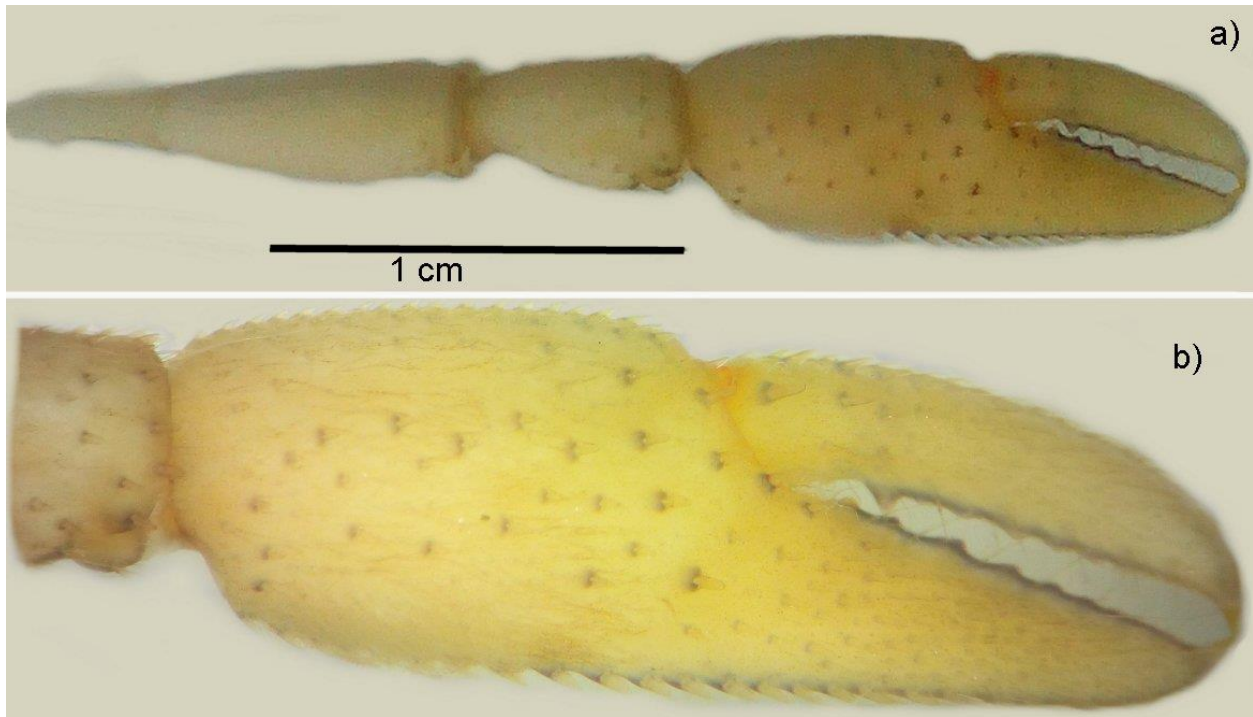


Figura 23. *Macrobrachium michoacanus* forma A, macho adulto, 43.8 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2042. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).

Forma B

(Figuras 26–29)

Material examinado: Cinco ejemplares de El Aguaje, **Oaxaca:** UMAR-DECA-2045, una hembra ovígera, A1= 15°40'09.2"N, 96°29'28.4"W, bajo rocas, 30-noviembre -2017; UMAR-DECA-2046, un macho adulto y dos hembras ovígeras, A2= 15°40'13.6"N, 96°29'26.1"W, bajo rocas, 30-noviembre -2017; UMAR-DECA-2047, una hembra ovígera, A4= 15°40'34"N, 96°29'39.3"W, bajo rocas, 30-noviembre -2017.

Intervalo de tallas (mm): LT macho adulto= 42.7 mm; LT hembras ovígeras= 35.6–41.1 mm.

En la forma B (Macho adulto, LT= 42.7 mm, UMAR-DECA-2046, arroyo El Aguaje, Oaxaca) el margen distal del escafoцерito alcanza el margen proximal del carpo. Segundo toracópodo mayor: La longitud del mero es 2.61 x la del isquio; palma hinchada, 1.26 x más larga que alta, longitud 0.91 x la del dactilo, margen ventral redondeado, con espinas pequeñas y el dorsal agudo, con espinas grandes que se alternan con otras de menor tamaño, su superficie externa presenta un patrón de ornamentación dividido en cuatro regiones longitudinales: 1) Región superior externa con escasas espinas tanto en la región proximal como distal y abundante pubescencia en la mitad proximal, 2) a lo largo de la superficie medial externa con espinas grandes que se esparcen hacia la zona superior e inferior, tanto en la parte proximal como distal, pero disminuyen en número hacia la parte medial, 3) submarginal inferior con una depresión con pocas pero largas setas, 4) a lo largo del margen inferior con dos hileras de espinas alternadas, setas y pubescencia; dedos rectos y robustos; dedo fijo comprimido próximamente; dactilo hinchado, con doce dientes, el

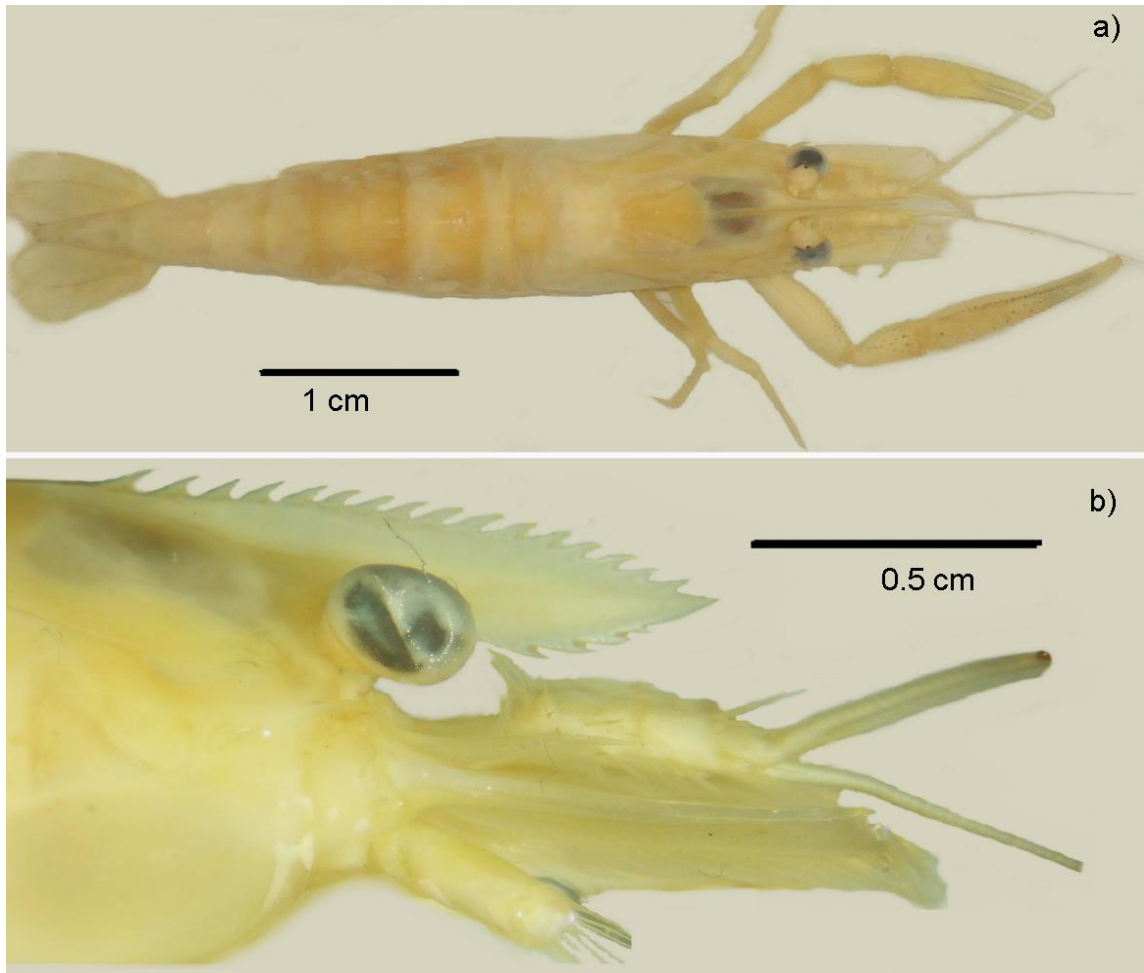


Figura 24. *Macrobrachium michoacanus* forma A, hembra ovígera, 45.3 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2040. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

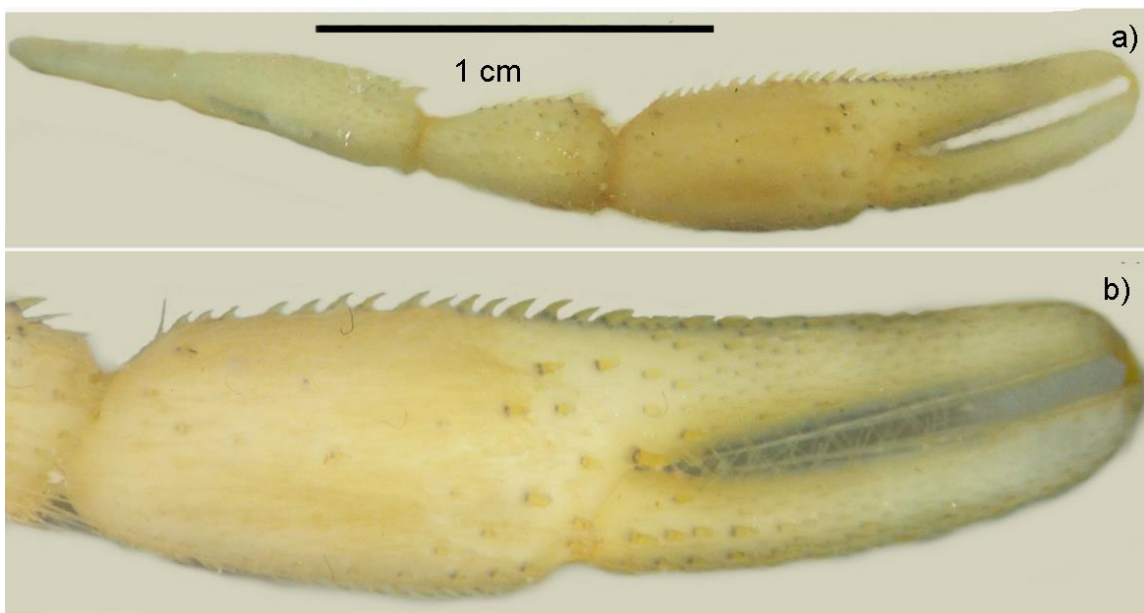


Figura 25. *Macrobrachium michoacanus* forma A, hembra ovígera, 45.3 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2040. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).

primer diente proximal pequeño y redondeado, el segundo de mayor tamaño, redondeado, pero ligeramente agudo.

Hábitat: Entre arena, bajo rocas.

Variaciones: Hembras ovígeras: caparazón 1.72–2.21 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; rostro alcanza el margen distal del segundo segmento del pedúnculo antenular o lo sobrepasa, longitud de la palma 1.16–1.48 x su alto.

Forma C

(Figuras 30–33)

Material examinado: Once ejemplares de El Aguaje, **Oaxaca:** UMAR-DECA-2048, un macho juvenil, A3= 15°40'21"N, 96°29'22.9"W, bajo rocas, 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2049, un macho adulto y un macho juvenil, A4= 15°40'37"N, 96°29'36.3"W, bajo rocas, 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2050, dos hembras ovígeras, una hembra adulta y una hembra juvenil, A2= 15°40'13.6"N, 96°29'26.1"W, bajo rocas y entre arena, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2051, un macho adulto y una hembra ovígera, A3= 15°40'23"N, 96°29'23"W, entre arena y troncos 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2052, dos machos adultos, bajo rocas y troncos, A4= 15°40'28.5"N, 96°29'37"W, 30-noviembre-2017.

Intervalo de tallas (mm): LT machos adultos= 40.1–45.6 mm; LT machos juveniles= 21.4–31.1 mm; LT ovígeras= 52.8–53.4 mm; LT hembra adulta= 54.0; LT hembra juvenil= 34.7mm.

En la forma C (Macho adulto, LT= 40.1 mm, UMAR-DECA-2052, arroyo El Aguaje, Oaxaca) el margen distal del escafocerito alcanza el margen distal del carpo. segundo toracópodo mayor: La longitud del mero es 2-2.95 x la del isquio; palma hinchada, 1.42-1.67 x más larga que alta, longitud 0.96-1.29 x la del dáctilo, los márgenes dorsal y ventral son redondeados, el dorsal con espinas grandes puntiagudas y muy separadas entre ellas, su superficie externa presenta un patrón de ornamentación dividido en cuatro regiones longitudinales: 1) Región superior externa angosta y desnuda, 2) a lo largo de la superficie medial externa, una región rectangular con espinas grandes, agudas y pocas setas, 3) submarginal inferior angosta, llena de setas largas y rígidas, 4) a lo largo del margen inferior con dos hileras de espinas; dedos rectos, robustos e hinchados; dedo fijo ancho; dáctilo con uno-cuatro dientes, los proximales son pequeños, gruesos y romos, el último es grande y afilado.

Hábitat: Entre rocas, arena y troncos.

Variaciones: Machos Juveniles; dáctilo con dos dientes; telson 1.07–1.3 x la longitud del 6to pleonito. **Hembras ovígeras:** un ejemplar con caparazón 1.75 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; el mero es 1.79-1.85 x la longitud del isquio; la longitud de la palma es 1.78–1.86 x su alto; dáctilo con 1–2 dientes. **Hembra adulta:** la longitud que ocupan los dientes postorbitales es 0.24 x la del caparazón; el mero es 1.71-1.85 x la longitud del isquio; la longitud de la palma es 1.82 x su alto; dáctilo con 3 dientes. **Hembra juvenil:** el mero es 1.67 x la longitud

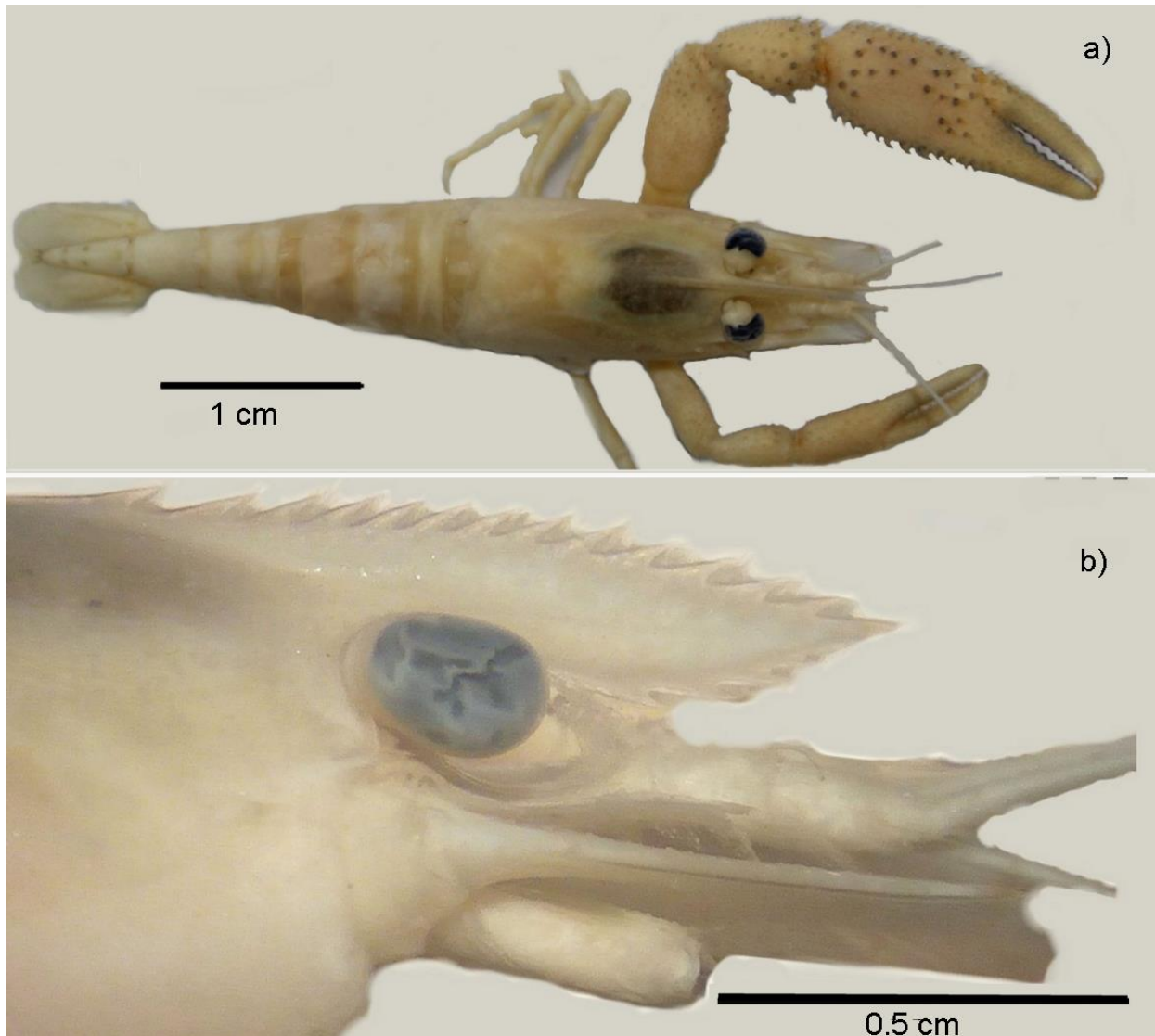


Figura 26. *Macrobrachium michoacanus* forma B, macho adulto, 42.7 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2046. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

del isquio; la longitud de la palma es 2.18 x su alto; dácilo con 2 dientes.

Discusión taxonómica: Villalobos-Hiriart & Nates-Rodríguez (1990), indicaron que la longitud del caparazón del holotipo macho de *Macrobrachium michoacanus* es 17.5 mm, la palma del segundo toracópodo mayor es 1.2–1.3 x su alto, la longitud del mero es 1.3 x la del carpo y casi 2 x la del isquio; mientras en los machos adultos de las formas del arroyo, el caparazón mide 7.7-14.5 mm, la palma es 1.29-1.67 x su alto, la longitud del mero es 1.32-1.52 x la longitud del carpo y 1.52-2.95 x la longitud del isquio (Tabla 3).

En la especie nominal la palma del segundo toracópodo mayor es comprimida, subcuadrada, márgenes dorsal y ventral con espinas juntas, cortas y robustas, mientras que en la forma A, de El Aguaje se observó comprimida, subrectangular, el margen dorsal tiene abundantes espinas rectas que apuntan hacia adelante, el ventral con espinas pequeñas; en la forma B la palma es hinchada, subcuadrada y robusta; el margen dorsal tiene pocas espinas grandes

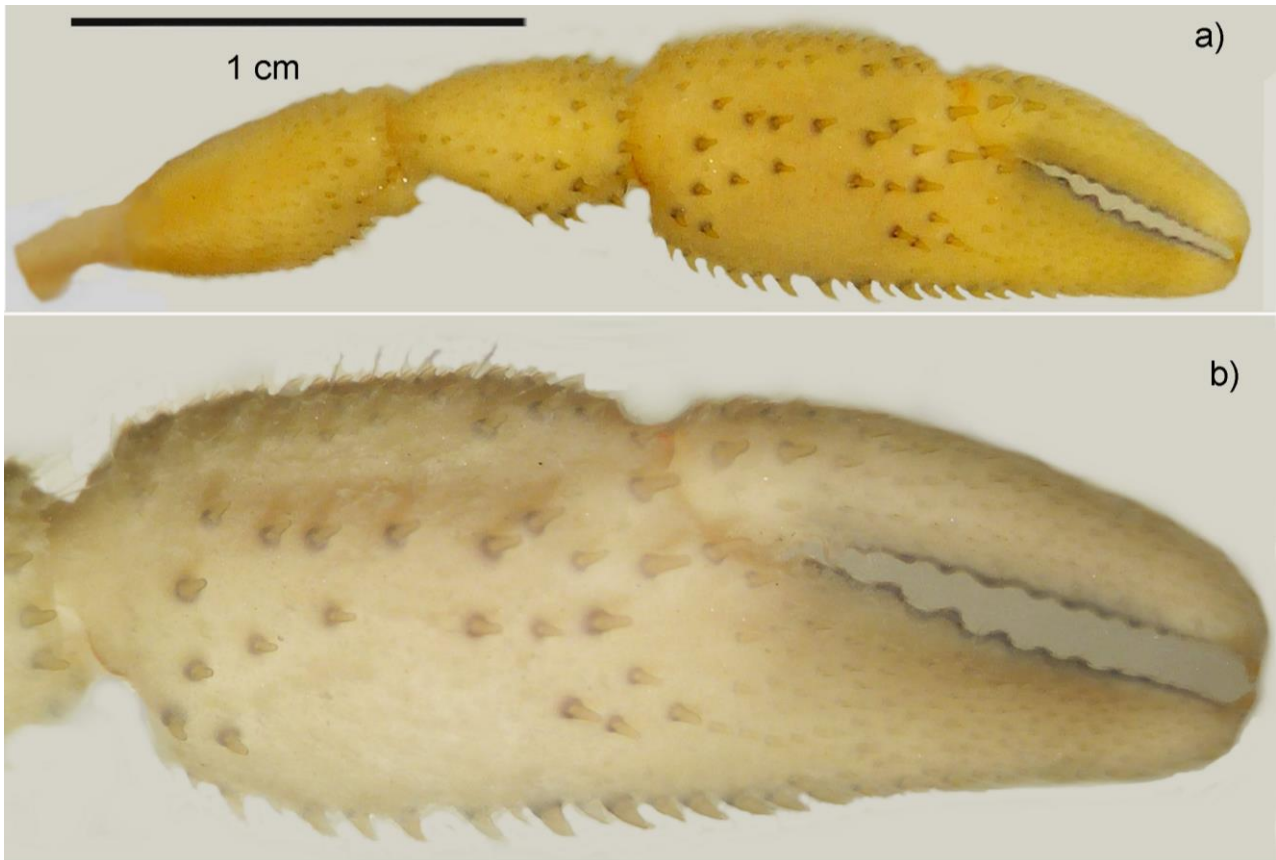


Figura 27. *Macrobrachium michoacanus* forma B, macho adulto, 42.7 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2046. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).

curvadas hacia adelante y con otras pequeñas intercaladas, el margen ventral tiene hileras de espinas largas y anchas. Por último, en la forma C la palma es hinchada, subrectangular/subovalada, los bordes dorsal y ventral con varias hileras de espinas, en ambos lados la hilera central con espinas largas y agudas.

De las cuatro regiones de ornamentación descritos e ilustradas por Nates y Villalobos (1990) para la superficie externa de la palma del segundo toracópodo mayor, la forma A de El Aguaje es diferente en una; la especie nominal tiene a lo largo de la superficie medial espinas grandes y abundantes que se juntan en la parte media, mientras que en la forma A el tamaño de las espinas disminuyen próximalmente y dejan mayor distancia entre ellas. En la forma B y forma C de El Aguaje tres de las cuatro regiones de ornamentación descritas e ilustradas por Villalobos-Hiriart & Nates-Rodríguez (1990) son diferentes:

- 1) En la especie nominal, la región superior es ancha, se distribuye en 1/3 del alto total de la palma y es pubescente, mientras que en la forma B es de 2/5, tiene cuatro espinas grandes proximales, tres distales y pubescente en la parte central; en la forma C es angosta, de 1/8 del ancho total de la palma y está desnuda.
- 2) En la especie nominal, a lo largo de la superficie medial con tres hileras de espinas numerosas que se juntan en el centro y se distribuyen hasta en 2/5 del alto total de la palma, mientras que en

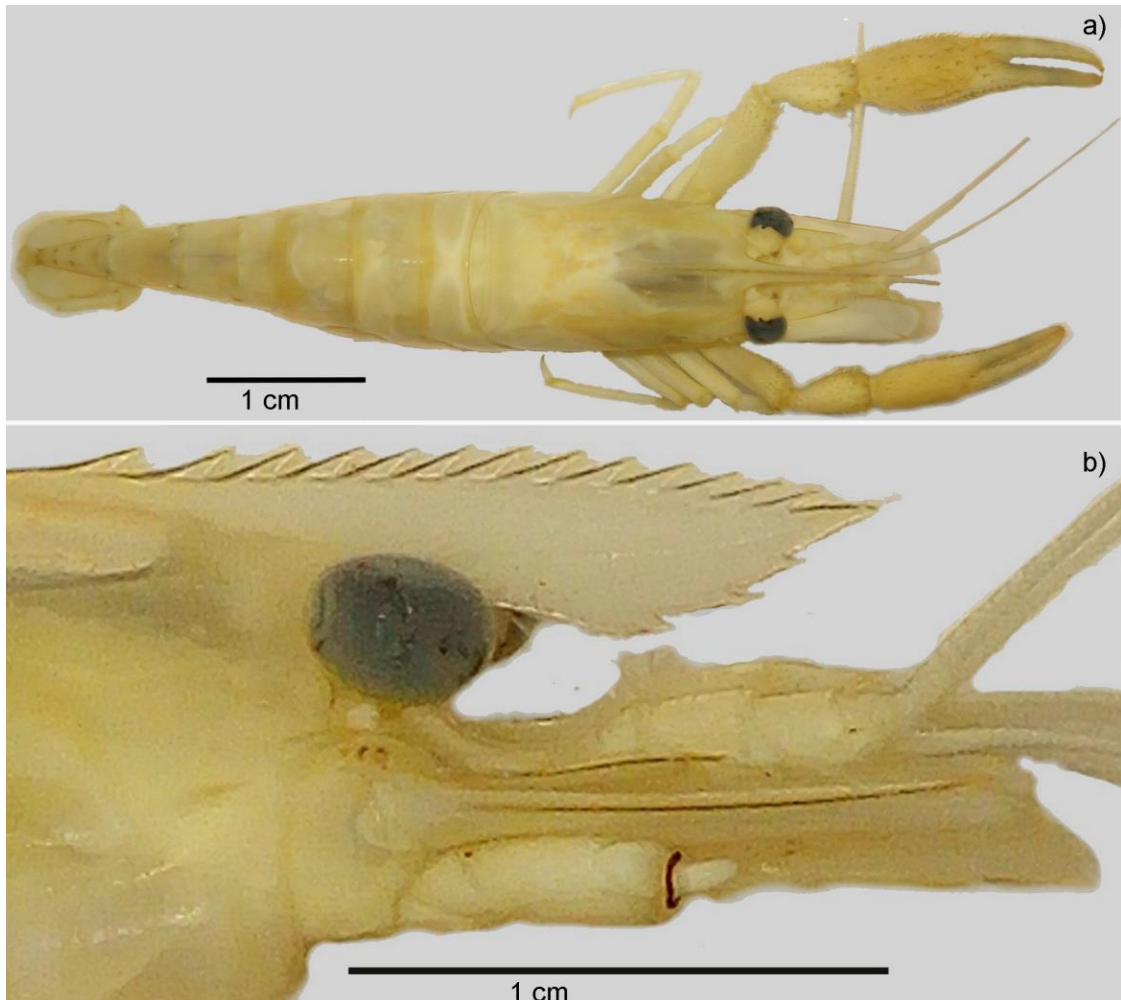


Figura 28. *Macrobrachium michoacanus* forma B, hembra ovígera, 43.5 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2047. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.



Figura 29. *Macrobrachium michoacanus* forma B, hembra ovígera, 43.5 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2047. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).



Figura 30. *Macrobrachium michoacanus* forma C, macho adulto, 40.1 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2052. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

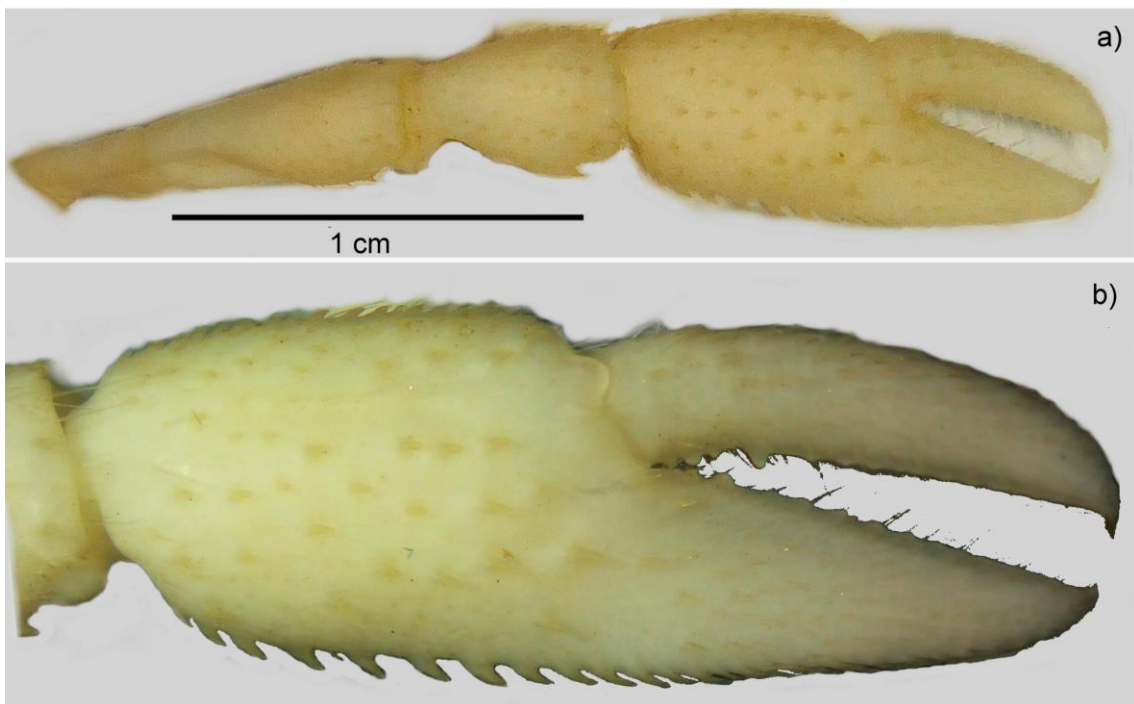


Figura 31. *Macrobrachium michoacanus* forma C, macho adulto, 40.1 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2052 a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).

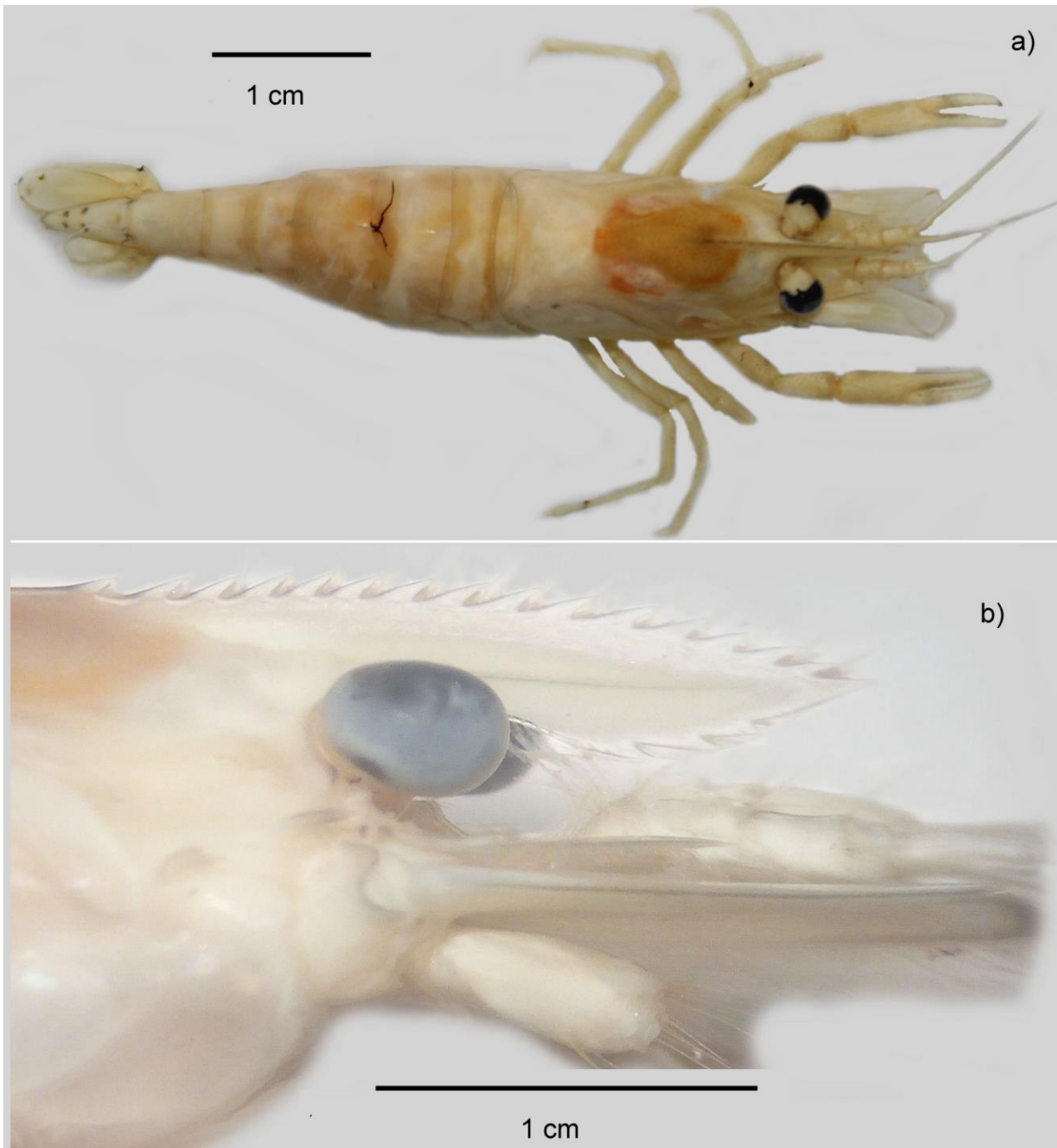


Figura 32. *Macrobrachium michoacanus* forma C, hembra ovígera, 52.8 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2050. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

la forma B, presenta dos hileras de espinas robustas, pero escasas que se distribuyen tanto en la parte central como proximal y ocupan $\frac{1}{4}$ del alto total de la palma; en la forma C la región medial presenta cuatro o cinco hileras de espinas esbeltas y pocas setas, esta región es amplia y rectangular, ocupa hasta $\frac{3}{5}$ del alto total de la palma.

3) En la especie nominal, la región submarginal inferior es angosta, ocupa $\frac{1}{8}$ del alto total de la palma, con poca pubescencia y setas, mientras que en la forma B es más ancha, $\frac{1}{5}$ del alto total

de la palma y presenta un surco con espinas pequeñas y escasas setas rígidas; en la forma C esta región tiene setas largas y rígidas.

La forma A y la forma C de El Aguaje se registraron durante la temporada de secas, mientras que la forma B sólo se registró en la temporada de lluvias y fue escasa, de modo que no se puede comprobar que estas variaciones son influenciadas por la temporalidad y posiblemente las diferentes formas respondan a otros factores poblacionales como la aparición de machos dominantes (Raanan & Sagi 1985; New, 2002; Vega- Villasante *et al.* 2014), pero esto no se ha comprobado para *M. michoacanus*. Para comparar los intervalos de variación de estas características falta recolectar mayor número de machos adultos, ampliar el periodo de recolecta y revisar el material tipo.



Figura 33. *Macrobrachium michoacanus* forma C, hembra ovígera, 52.8 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2050. A) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).

Macrobrachium cf. occidentale

Figuras 33–37.

Localidad tipo de la especie nominal: Río de Los Esclavos, Guatemala.

Referencias críticas: Holthuis 1950: 95 (identifica a *Macrobrachium occidentale* a través de una breve diagnosis); Holthuis 1952: 74, pl. 17, figuras a-e, (describe e ilustra a *Macrobrachium occidentale*).

Material examinado: Tres ejemplares de El Aguaje, Oaxaca: UMAR-DECA-2053, una hembra ovígera, A2= 15°40'13.6"N, 96°29'26.1"W, entre rocas, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2054, una hembra ovígera, A3= 15°40'29"N, 96°29'30.5"W, entre rocas 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2055, macho adulto, A4= 15°40'27"N, 96°29'36.5"W, entre rocas, 30-noviembre-2017.

Tabla 3. Comparación entre los caracteres diagnósticos de *Macrobrachium michoacanus* Nates y Villalobos, 1990, *Macrobrachium michoacanus* forma A, forma B y Forma C de El Aguaje, Oaxaca. AP= alto de la palma, LC= longitud del carpo, LCap= longitud del caparazón, LCX= longitud del cefalotórax, LDA= longitud del dácilo, LDP= longitud de los dientes postorbitales, LE= longitud del escafocerito, LI= longitud del isquio, LM= longitud del mero LP= longitud de la palma, LR= longitud del rostro, LT= longitud total, LTel= longitud del telson, L6= longitud del sexto pleonito.

Localidad	Mexcalhuacán, Michoacán			El Aguaje, Oaxaca, Puerto Ángel, Oaxaca						
	<i>Macrobrachium michoacanus</i> (Nates & Villalobos 1990)			<i>M. michoacanus</i> forma A		<i>M. michoacanus</i> forma B		<i>M. michoacanus</i> forma C		
Sexo	macho	hembra	población total	macho	Hembra	Macho	hembra	población total	macho	hembra
LT(mm)	-	-	17.1-45.3	35.2-43.8	38.1-45.1	42.7	39.6-43.5	21.4-54.1	40.1-45.6	52.8-54.1
LT/ LCX	-	-	2.21-2.47	2.21-2.35	2.29-2.45	2.15	2.38-2.46	1.86-2.55	1.86-2.26	2.27-2.37
Long. del Cap	17.5	13.1	4-12.8	10.2-12.3	10.2-12.8	13.5	10.5-12.3	7.7-15.8	7.7-14.5	9.5-15.8
LCap/LR	2.3		1.37-2.24	1.79-2.24	1.89-2.0	2.14	1.72-2.21	1.72-2.13	1.8-2.27	1.70-2.13
LCap/LDP	0.14		0.17-0.27	0.20-0.26	0.17-0.21	0.21	0.19-0.26	0.16-0.24	0.16-0.21	0.18-0.22
LE/LR	0.89		0.85-1.18	0.93-0.98	0.90-0.95	0.98	0.78-1.01	0.86-0.97	0.87-0.92	0.91-0.92
LM/LI	2	1.2-1.4	1.23-1.95	1.52-1.72	1.64-1.90	2.61	2.09-2.3	1.67-2.95	2-2.95	1.67-1.80
LM/LC	1.3		1.2-1.52	1.45-1.51	1.23-1.58	1.32	1.64-1.76	1.08-1.70	1.34-1.50	1.40-1.51
LP/AP	1.2-1.3	1.6-1.9	1.29-2.14	1.29-1.60	1.60-1.96	1.25	1.5-1.58	1.42-1.86	1.42-1.67	1.79-1.85
LC/LP	0.8		0.66-1.33	0.89-1.07	0.66-0.89	0.78	0.67-0.86	0.69-1.08	0.73-0.86	0.69-1.08
LP/LDA	1.2		0.65-1.27	0.68-0.96	0.86-0.94	0.91	0.78-0.88	0.91-1.52	0.91-1.29	1.16-1.52
LTel/L6	-		1.20-1.58	1.48-1.52	1.35-1.50	1.47	1.35-1.63	1.07-1.48	1.38-1.48	1.27-1.45

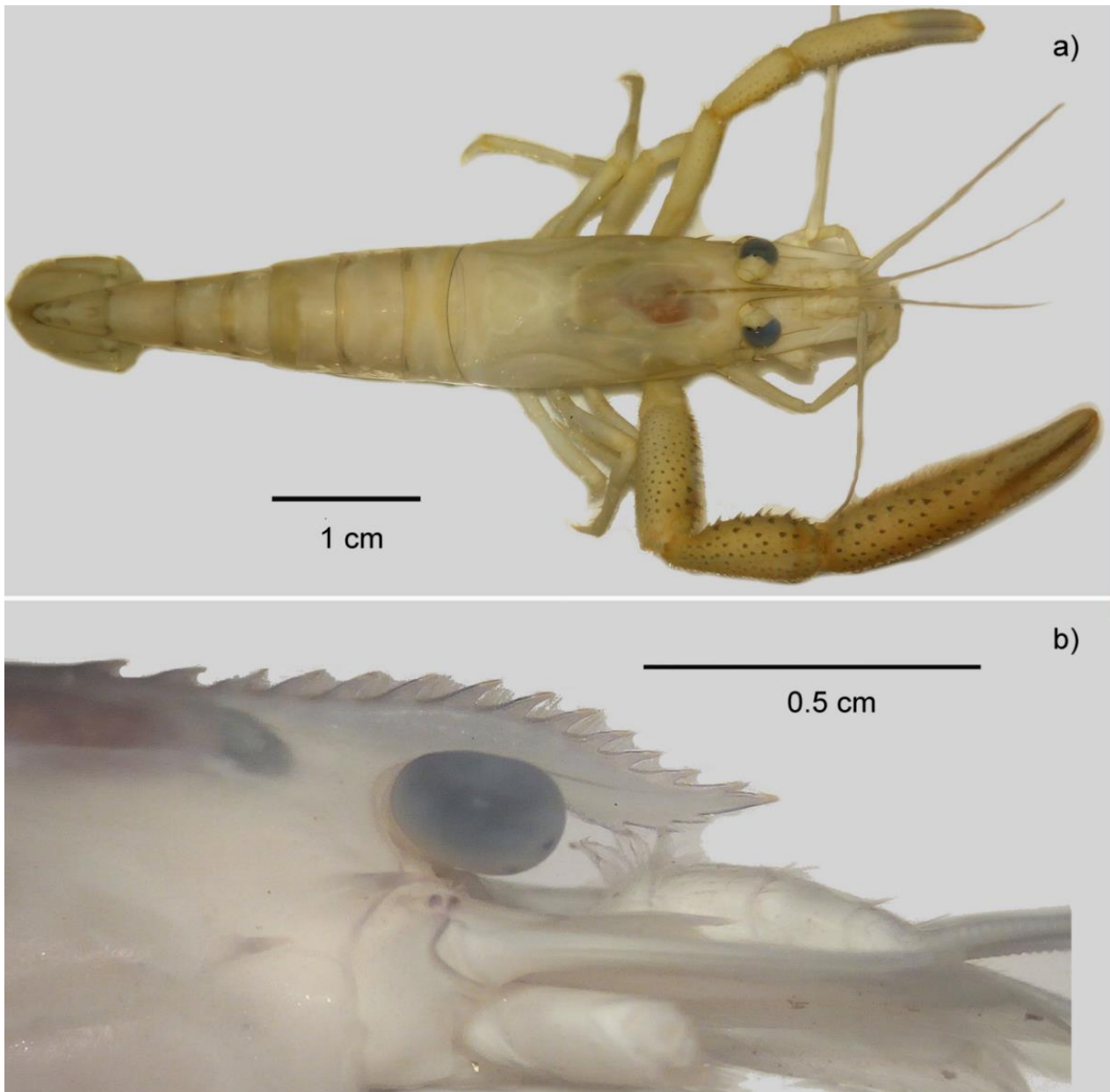


Figura 34. *Macrobrachium* cf. *occidentale*, macho adulto, 49.2 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2055. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

Intervalo de tallas (mm): LT macho adulto= 49.2 mm; LT hembras ovígeras= 41.1–43.0 mm.

Diagnosis: UMAR-DECA-2055, arroyo El Aguaje, Oaxaca. Longitud del cuerpo 2.14 x la del cefalotórax; longitud del caparazón 3.1 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital; dientes postorbitales ocupan 0.20 x la longitud del caparazón; el rostro alcanza la base del tercer segmento del pedúnculo antenular, su longitud es 0.74 x la del escafocerito, con 15 dientes dorsales, cinco postorbitales y tres ventrales; margen distal del escafocerito alcanza el primer tercio proximal del carpo. Segundo par de toracópodos desiguales en tamaño y forma; Segundo toracópodo mayor: Superficie interna del isquio, mero y carpo con abundantes espinas rígidas;

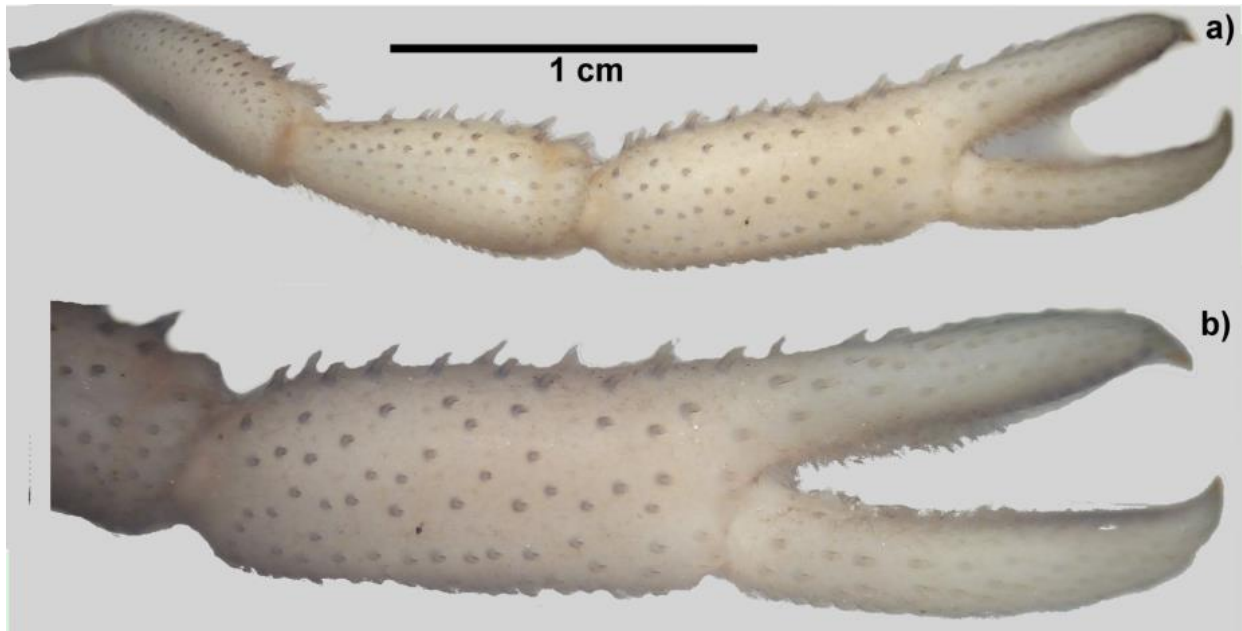


Figura 35. *Macrobrachium* cf. *occidentale*, macho adulto, 49.2 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR–DECA–2055. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (derecho), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (derecho).

mero con pocas setas largas, su longitud subigual a la del carpo y 1.63 x la del isquio; palma hinchada, alargada, 2.83 x más larga que alta, longitud 1.26 x la del carpo y 1.28 x la del dactilo, superficie externa con espinas grandes, dispersas y superficie interna con espinas pequeñas y pubescente; dedos rectos, robustos, pubescentes; dactilo con cinco dientes proximales del mismo tamaño. Telson 1.46 x la longitud del sexto pleonito.

Hábitat: Entre rocas y sedimento.

Variaciones: Hembras ovígeras, Cuerpo 2.36–2.40 x la longitud del cefalotórax; caparazón 2.9–3.4 x la distancia entre el primer diente rostral y el postorbital.

Discusión taxonómica: *Macrobrachium occidentale* del río de Los Esclavos y *M. cf. occidentale* de El Aguaje son diferentes, el primero tiene un intervalo de talla de 52–90 mm, mientras que el segundo mide 49.2 mm (Tabla 4).

En la especie nominal todos los segmentos del segundo toracópodo tienen pubescencia, la palma es comprimida, el dedo fijo es recto y el dactilo es curvo, ambos son esbeltos y al cerrarse dejan un espacio entre ellos, mientras que los ejemplares de Oaxaca, tienen el mero con pocas setas largas, el isquio y el carpo son desnudos, la palma es hinchada y los dedos son rectos, robustos y al cerrarse el espacio interdactilar es ausente.

Para confirmar el estatus específico de los tres ejemplares *M. cf. occidentale* de El Aguaje, se requiere recolectar más ejemplares para conocer la variación intraespecífica del segundo toracópodo, valorar el intervalo de tallas de la población y revisar el holotipo de la especie nominal.



Figura 36. *Macrobrachium* cf. *occidentale*, hembra ovígera, 43.0 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2054. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

Macrobrachium* cf. *olfersii

Figuras 38–45

Localidad tipo de la especie nominal: Costa de Brasil (Sintipo: dos machos adultos, MNB 1916 Museum für Naturkunde, Berlin).

Referencias críticas: Wiegmann 1836: 150 (descripción de *M. olfersii*); Von Martens, 1869: 26, pl. 2, figura 3 (ilustra la quela de un ejemplar de Brasil); Hedgpeth 1949: 35, figuras 1d, 4 (describe ejemplares de la costa este de Estados Unidos); Sawaya 1946: 404-405, pl. 2, figuras 12 y 13 (ilustra ejemplares de Brasil); Holthuis 1952: 95, pls. 24-25, figuras a-b (sinonimias); Villalobos-Figueroa 1969: 1055 (revisión de ejemplares del golfo de México y del Pacífico mexicano).

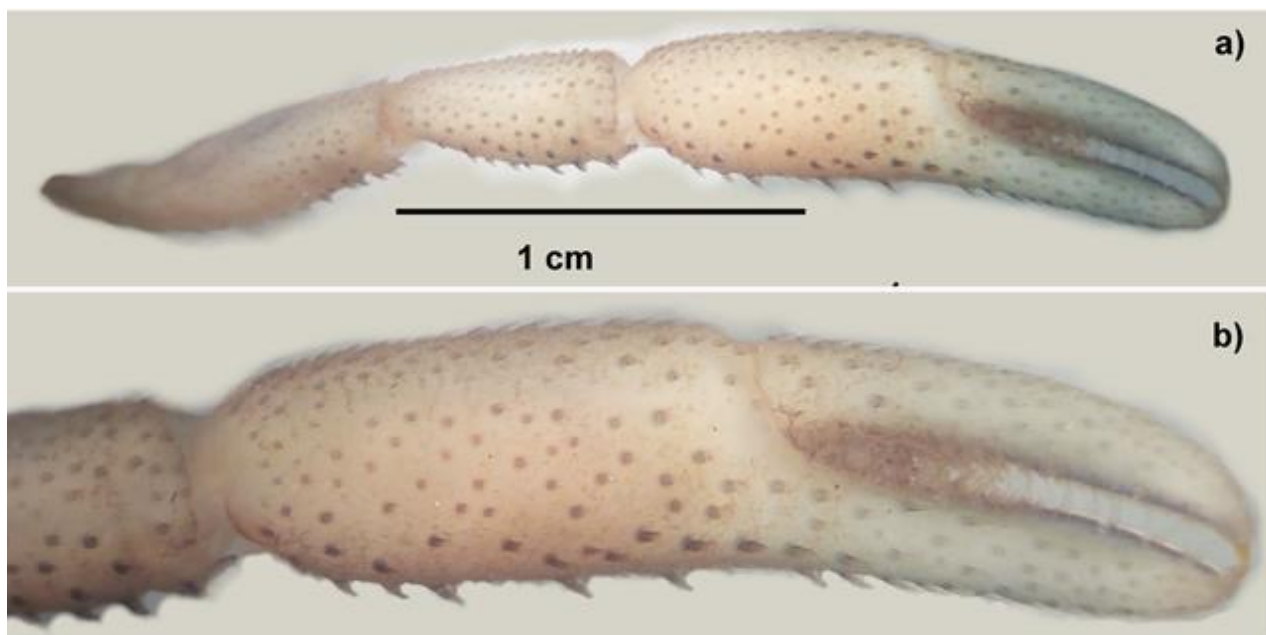


Figura 37. *Macrobrachium* cf. *occidentale*, hembra ovígera, 43.0 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2054. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).

Tabla 4. Comparación entre los caracteres diagnósticos de *Macrobrachium occidentale* Holthuis 1950 y de *Macrobrachium* cf. *occidentale*. AP= alto de la palma, LC= longitud del carpo, LCap= longitud del caparazón, LCX= longitud del cefalotórax, LDA= longitud del dáctilo, LDP= longitud de los dientes postorbitales, LE= longitud del escafocerito, LI= longitud del isquio, LM= longitud del mero LP= longitud de la palma, LR= longitud del rostro, LT= longitud total, LTel= longitud del telson, L6= longitud del sexto pleonito.

Localidad	río de Los Esclavos, Guatemala		arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca	
Especie	<i>Macrobrachium occidentale</i>		<i>Macrobrachium</i> cf. <i>occidentale</i>	
Sexo	macho adulto	hembra ovígera	macho adulto	hembra ovígera
LT(mm)	90	–	49.2	41.1–43
LT/ LCX	–	–	2.14	2.36–2.40
LCap / LR	–	–	3.1	2.9–3.4
LCap/LDP	>0.33x	–	0.2	0.18–0.19
LE/LR	–	–	0.74	0.60–0.69
LM/LI	–	–	1.63	1.45–1.68
LM/ LC	subigual	–	1.01	1.08–1.23
LP /AP	–	–	2.83	2.14–2.17
LC/LP	LP>LC	–	0.78	0.7–0.75
LP/LDA	1.32	–	1.28	1.13–1.16
LTel/ L6	–	–	1.47	1.40–1.45

Notas: Las proporciones LC/LP y LP/DA fueron invertidas con respecto a la especie nominal, para su comparación con éste trabajo.

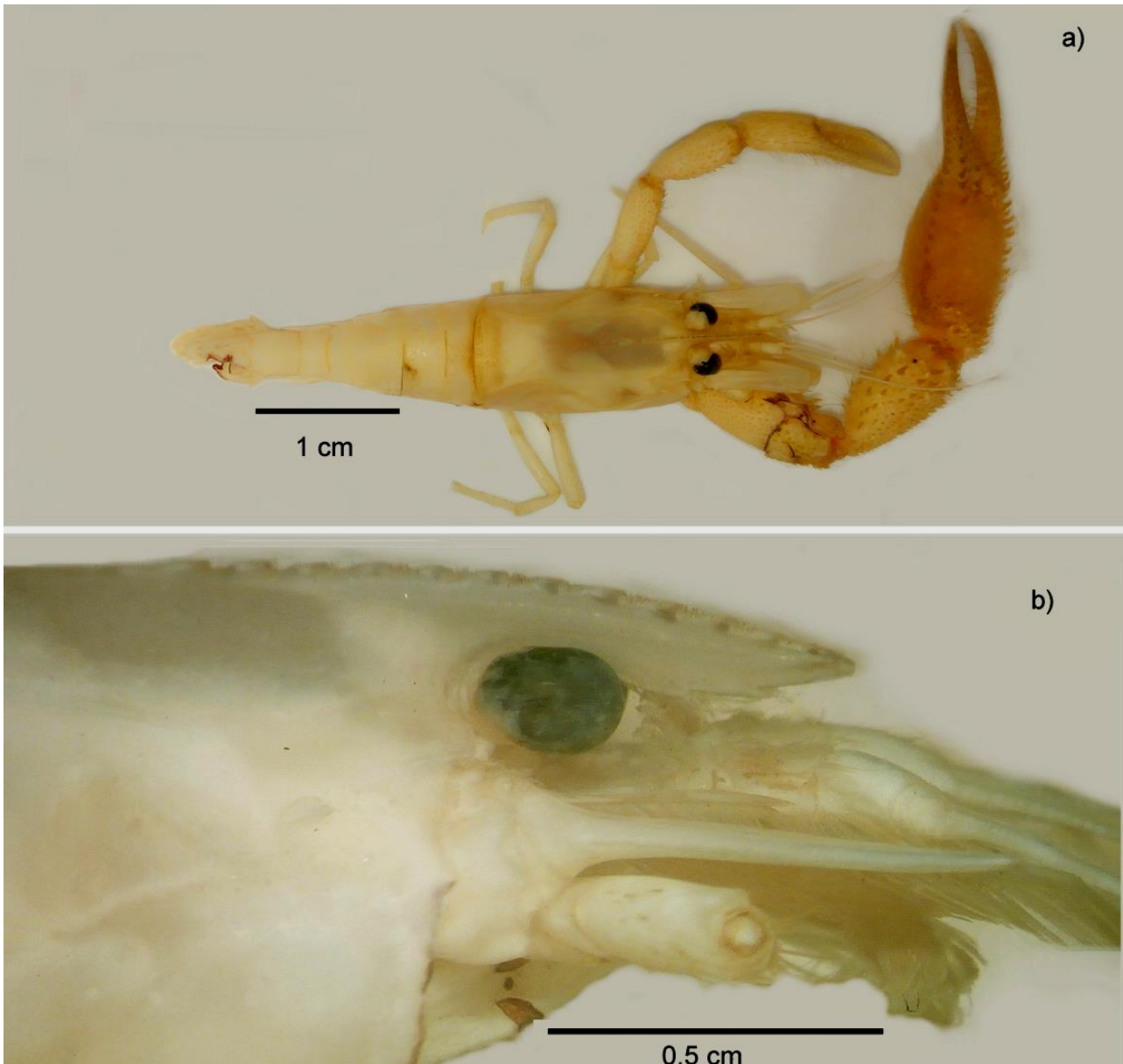


Figura 38. *Macrobrachium* cf. *olfersii* forma A, macho adulto, 50.5 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2061. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista lateral del rostro.

Diagnosis: Segundo par de toracópodos diferentes en tamaño y ornamentación pero similares en forma; segundo toracópodo mayor: La longitud del mero es 0.83-1.04 x la del carpo y 1.55-2.48 x la del isquio; longitud del carpo 0.68-1.16 x la de la palma; palma 1.5-2.0 x más larga que alta y 0.86-1.23 x la del dactilo; dedos incurvados en $\frac{3}{4}$ de su longitud, dejan un espacio evidente entre ellos, con abundante pubescencia, próximalmente con setas rígidas, dactilo con cinco-nueve dientes, el primero proximal más grande. Mandíbula con tres dientes en el proceso incisivo, cinco crestas en el proceso molar y el palpo con tres segmentos.

Forma A
(Figuras 39-42)

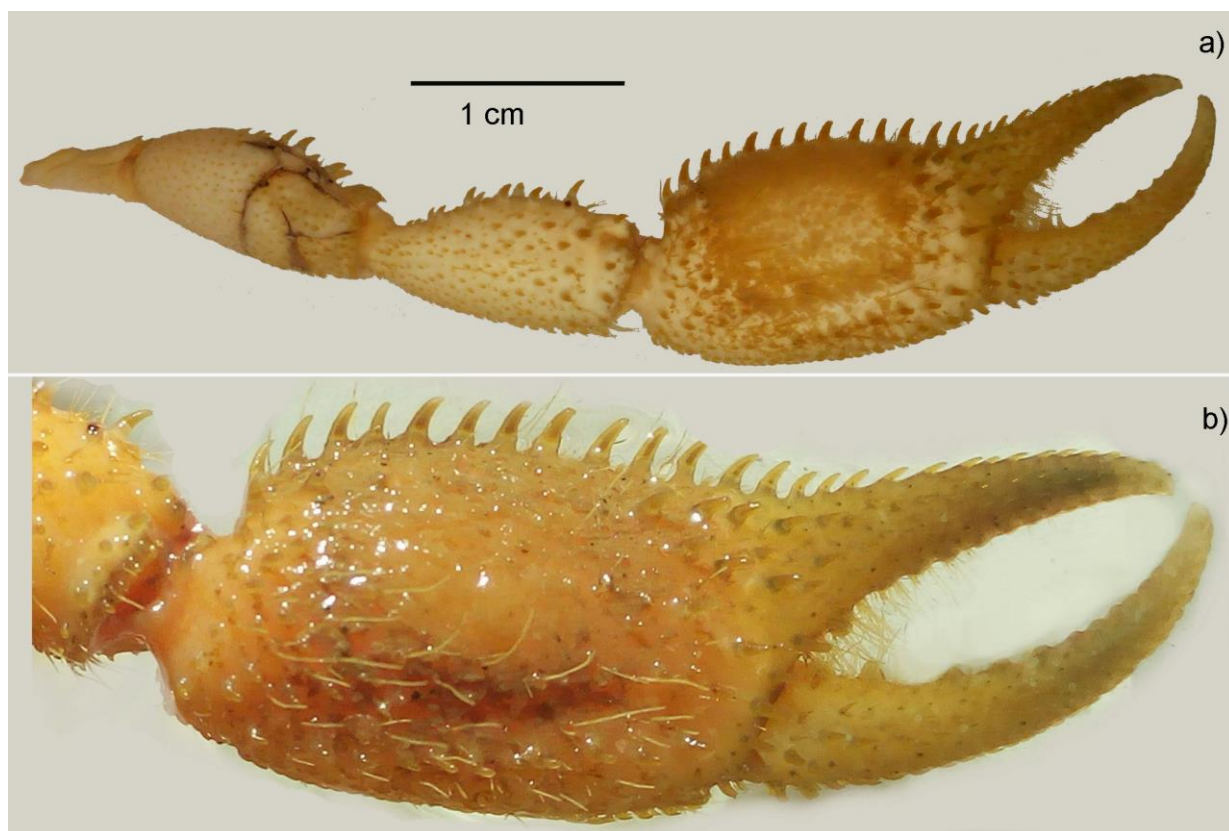


Figura 39. *Macrobrachium* cf. *offersii* forma A, macho adulto, 50.5mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2061. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (derecho), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (derecho).

Material examinado: 18 ejemplares de El Aguaje, Oaxaca: UMAR-DECA-2056, un macho adulto, A4= 15°40'35"N, 96°29'39"W, entre la arena, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2057, tres machos juveniles, A2=15°40'15"N, 96°29'27"W, bajo rocas, 30-septiembre-2017; UMAR-DECA-2058, tres machos adultos y un macho juvenil, A3= 15°40'28"N, 96°29'30"W, entre rocas y ramas, 30-septiembre-2017; UMAR-DECA-2059, un macho juvenil, A4= 15°40'36"N, 96°29'35"W, bajo rocas, 30-septiembre-2017; UMAR-DECA-2060, una hembra ovígera, A1= 15°40'08"N, 96°29'28.6"W, bajo rocas, entre escombros 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2061, dos machos adultos, bajo rocas, A2= 15°40'11.6"N, 96°29'27"W, entre escombros 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2062, una hembra ovígera, A3= 15°40'27"N, 96°29'28"W, bajo rocas 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2063, un macho adulto y dos hembras ovígeras, A1= 15°40'09.2"N, 96°29'28.4"W, bajo rocas, 30-noviembre-2017; UMAR-DECA-2064, un macho adulto y una hembra ovígera, A2= 15°40'20"N, 96°29'16"W, entre rocas, 30-noviembre-2017.

Intervalo de tallas (mm): LT machos adultos= 26.0–50.5 mm; LT machos juveniles= 19.7–35.6 mm; LT hembras ovígeras= 40.1– 51.2 mm.

En la forma A (Macho adulto, LT= 50.5 mm, UMAR-DECA-2061, arroyo El Aguaje, Oaxaca) el margen distal del escafocerito alcanza de la parte medial al último tercio distal del mero; segundo

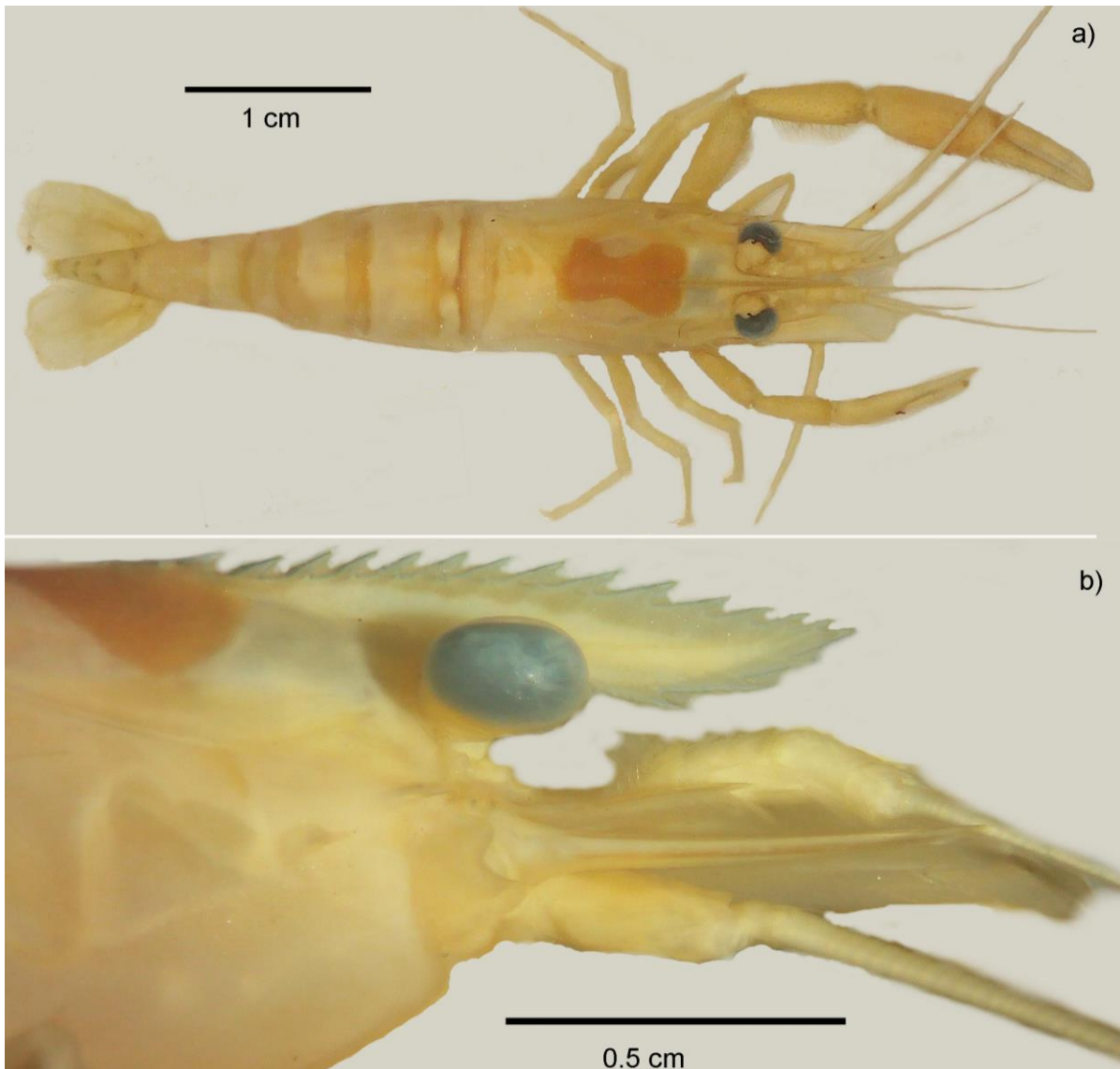


Figura 40. *Macrobrachium* cf. *olfersii* forma A, hembra ovígera, 51.2 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2063. a) Morfología general en vista dorsal, b) Vista lateral del rostro.

toracópodo mayor: longitud del mero 0.83-1.03 x la del carpo, palma comprimida, 1.71-2.08 x más larga que alta, márgenes dorsal y ventral agudos, subrectangulares, el dorsal con grandes espinas redondeadas, el ventral con dos o tres hileras de espinas pequeñas, las superficies externa e interna con pubescencia y largas setas dispersas, región superior externa con espinas alineadas en tres o cuatro hileras uniformes en la porción distal, pero solo una hilera en la parte medial y proximal; región central sin espinas, región inferior externa con un surco angosto, rodeado de setas y pequeñas espinas dispersas, una hilera de espinas submarginales no uniformemente alineadas

Hábitat: Entre rocas, escombros y arena.

Variaciones: Macho Juvenil: un ejemplar con la palma 2.2 x su alto; dactilo con 5–7 dientes
ovígeras: la longitud de la palma es 2.3–2.6 x su alto; dactilo con 3–9 dientes.

Forma B

(Figuras 42-45)

Material examinado: nueve ejemplares de El Aguaje, Oaxaca: UMAR-DECA-2065, cuatro machos adultos y un macho juvenil, A3= 15°40'26.3"N, 96°29'35.2"W, entre la arena, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2066, una hembra ovígera, A4= 15°40'35"N, 96°29'39"W, entre la arena, 27-agosto-2017; UMAR-DECA-2067, un macho adulto y una hembra ovígera, A2= 15°40'15"N, 96°29'26.8"W, entre rocas y troncos 29-octubre-2017; UMAR-DECA-2068, un macho adulto bajo rocas y escombros, A1= 15°40'09.2"N, 96°29'28.4"W, 30-noviembre-2017.

Intervalo de tallas (mm): LT machos adultos= 31.2–45.0 mm; LT machos juveniles= 33.2 mm; LT hembras ovígeras= 44.2–44.6 mm.

En la forma B (Macho adulto, LT= 42.6 mm, UMAR-DECA-2065, arroyo El Aguaje, Oaxaca) el margen distal del escafoцерито alcanza entre la parte distal del mero y el tercio proximal del carpo; segundo toracópodo mayor: Longitud del mero 0.95-1.04 x la del carpo; palma hinchada y deprimida, 1.53-1.64 x más larga que alta, márgenes dorsal y ventral redondeados, convexos, el dorsal con grandes espinas aplanadas, el ventral con una hilera de espinas pequeñas, superficies externa e interna con pubescencia y largas setas dispersas, región superior externa con espinas grandes y dispersas en la porción distal pero decrecen en tamaño y número próximamente, región central con espinas cortas pero escasas, región inferior externa con al menos dos hileras de espinas no uniformemente alineadas.

Hábitat general: Sitios poco profundos, entre rocas, escombros y troncos.

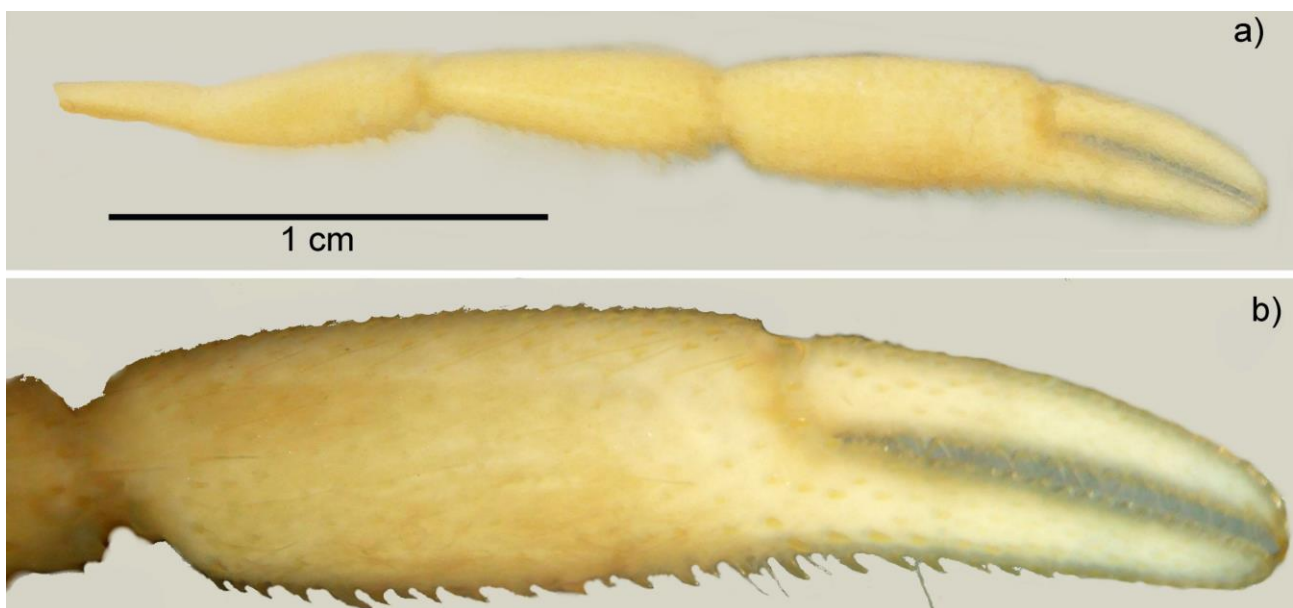


Figura 41. *Macrobrachium* cf. *offersii* forma A, hembra ovígera, 51.2 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2063. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (izquierdo), b) Ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (izquierdo).

Variaciones: Macho Juvenil: la longitud de la palma es 1.69 x su alto; dáctilo con siete dientes.

Hembras ovígeras: la longitud de la palma es 1.71–1.75 x su alto; dáctilo con 6–8 dientes; telson 1.52–1.72 x la longitud del 6to pleonito.

Discusión taxonómica: Wiegmann (1836) describió a *Macrobrachium olfersii* a partir de ejemplares obtenidos de la costa de Brasil, su descripción de un macho adulto de LT= 70 mm fue realizada en latín y sin ilustraciones; Von Martens (1869) realizó una breve caracterización de los ejemplares de Wiegmann (1836) y de machos adultos (LT= 46 mm) de Tejuca, Brasil, e indicó que ambos son similares porque tienen la palma aplanada y la longitud es 2 x su alto; sin embargo, el macho adulto de *M. cf. olfersii* forma A (Lt= 50.5 mm), es más parecido al macho de 90 mm ilustrado por Hedgpeth (1949) porque la longitud de la palma de la quela mayor es 1.72 y 1.69 x su alto, respectivamente (Tablas 5 a-b y 6), los dedos son curvos y presentan setas entre ellos; pero son diferentes porque los de Estados Unidos de América tienen pubescencia en la superficie externa inferior de la palma, las espinas son del mismo tamaño y se acomodan de manera irregular; mientras que *M. cf. olfersii* forma A tiene la pubescencia en la superficie externa e interna superior, las espinas decrecen hacia la parte medial de la palma y están distribuidas de manera uniforme.

Sawaya (1946) y Holthuis (1952) caracterizan e ilustran machos adultos de *M. olfersii* (LT= 70 y 90 mm, respectivamente); el primero con material obtenido exclusivamente de Brasil y el segundo con material de Estados Unidos, México, Guatemala Brasil y Panamá; sin embargo, se observan como variantes de la misma ya que el primer autor describe la palma ornamentada con largos pelos, ovalada, hinchada, con longitud de 1.5 x el alto, mientras que Holthuis (1952) indicó una palma ornamentada con hileras de espinas separadas en la región ventral, comprimida, poco hinchada, con longitud de 1.5–2 x su alto.

De estas variantes la de Sawaya (1946) es similar a la forma B en la talla, la forma del rostro, la forma de la palma y su proporción, pero en la ilustración de ese autor las espinas de la palma y su orden no se ilustraron, mientras que en la forma B de Oaxaca las espinas son grandes tanto en la región distal como proximal y se ordenan de manera irregular.

Las formas A y B de El Aguaje son semejantes porque en el segundo toracópodo mayor, la longitud del mero y la del carpo es subigual (Tablas 5 a-b y 6), tiene los dedos arqueados, con setas entre ellos; pero se diferencian porque la primera tiene el segundo toracópodo mayor con la palma comprimida, sus márgenes dorsal y ventral agudos, subrectangulares, con una longitud de 1.71–2.04 x su alto, las espinas en la superficie externa región distal se alinean uniformemente en tres o cuatro hileras y el surco se extiende a lo largo de la superficie externa inferior de toda la palma, con una hilera de espinas no uniformemente acomodadas en la región submarginal; mientras que la forma B tiene la palma deprimida e hinchada, los márgenes dorsal y ventral redondeados, convexos, su longitud es 1.53–1.64 x su alto, superficie superior externa con

grandes espinas acomodadas de manera irregular en la región distal, pero son pequeñas y escasas en el centro, en la región inferior externa con al menos dos hileras de espinas no uniformemente alineadas. Ambas formas predominaron durante la temporada de secas, de modo que no se puede comprobar que sus diferencias son influenciadas por la temporalidad y posiblemente respondan a la aparición de machos dominantes (Raanan & Sagi 1985; New, 2002; Vega- Villasante *et al.* 2014),

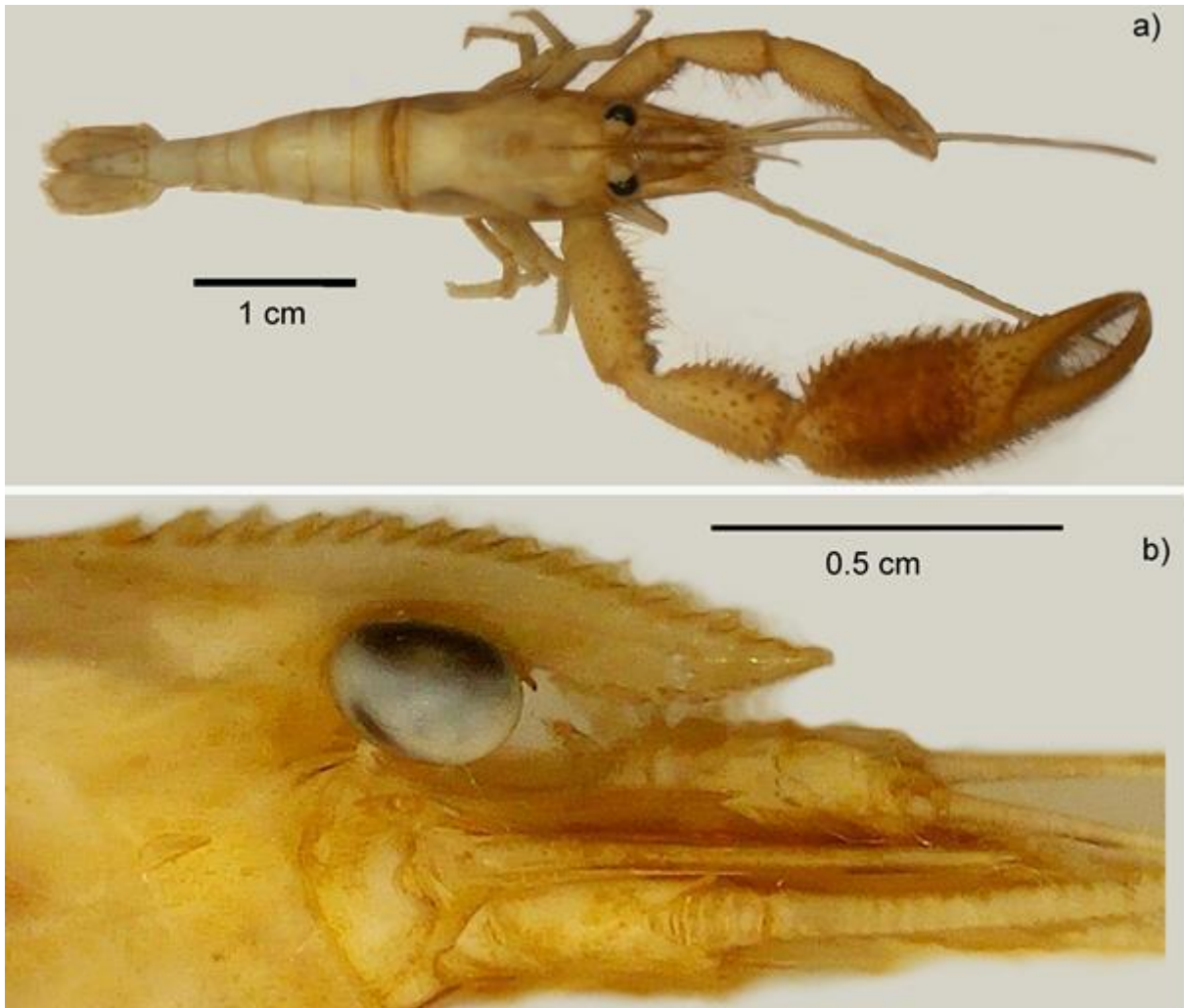


Figura 42. *Macrobrachium cf. offersii* forma B, macho adulto, 42.6 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2065. a) Morfología general en vista dorsal, b) Vista lateral del rostro.

Debido al número de formas descritas como *M. offersii* en América, actualmente las características consideradas para definir esta especie son insuficientes; por lo que es necesario sistematizar el estudio morfológico de éste complejo en América, axial como analizar otras características como las piezas bucales.

M. offersii ha sido descrita como especie con amplia distribución en el Océano Atlántico, pero Hedgpeth (1949.) mencionó que la presencia de *M. offersii* en Florida puede explicarse como

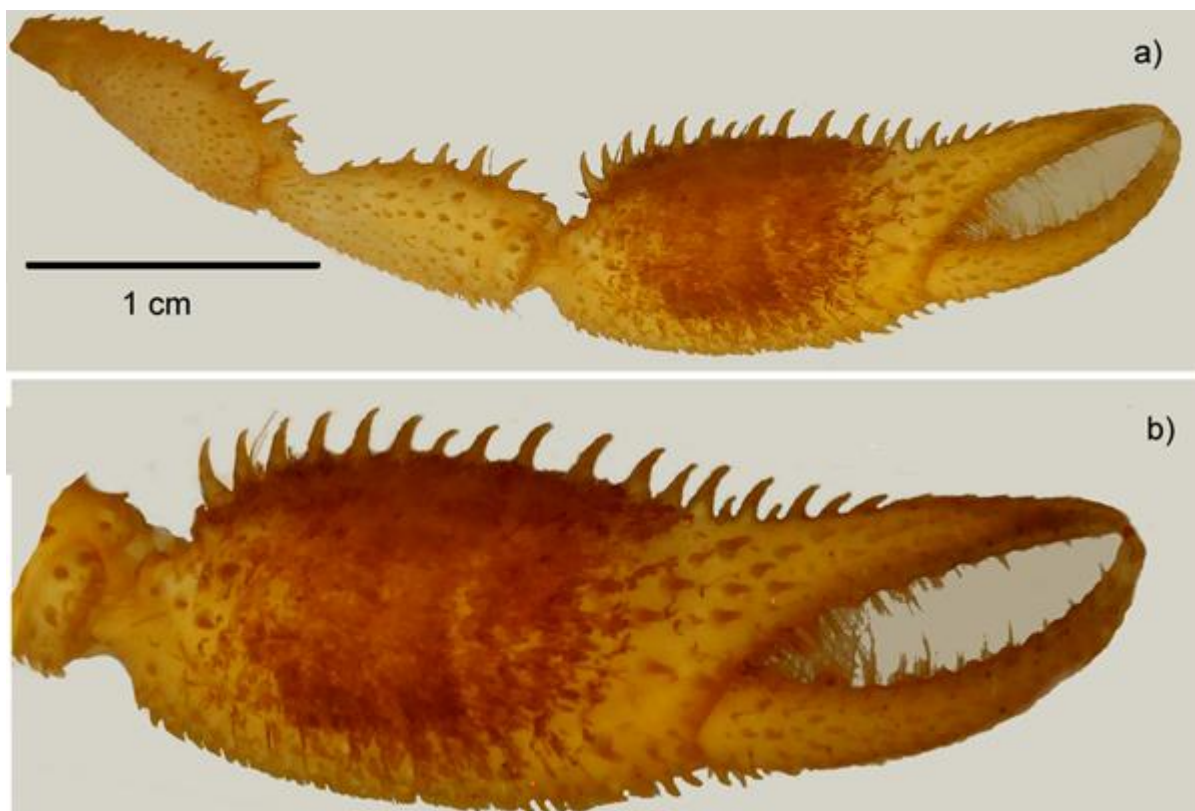


Figura 43. *Macrobrachium* cf. *olfersii* forma B, macho adulto, 42.6 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2065. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (derecho), b) ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (derecho).

resultado de la intervención humana; posteriormente Holthuis & Provenzano (1970) concluyeron que fue introducida a través de plantas acuáticas provenientes de Brasil.

Villalobos-Figueroa (1969) mencionó que la presencia de *M. olfersii* en el Pacífico puede deberse a la invasión de nuevos territorios a través del istmo de Tehuantepec y zonas semejantes de América del sur; sin embargo, Rossi & Mantelatto (2013), Pileggi *et al.* (2014), García-Velazco *et al.* (2017) mencionaron que *M. olfersii* es una especie de la costa Atlántica de América y que no se presenta en el Pacífico mexicano.

Recientemente García-Velazco *et al.* (2018), sinonimizaron el material de *M. olfersii* recolectado en el Pacífico mexicano como *M. hobbsi* usando técnicas morfológicas y genéticas; sin embargo, en el arroyo El Aguaje ambas formas son diferentes en la mandíbula, la primera con cinco crestas en el proceso molar y la segunda con siete crestas; por lo tanto para definir el estatus específico de *M. cf. olfersii* de Oaxaca y reconocerla como sinónimo de *M. hobbsi* o como una especie diferente es necesaria la revisión del holotipo, conocer la variabilidad intraespecífica en diferentes etapas de vida y revisar ejemplares de otros lugares del Pacífico mexicano.

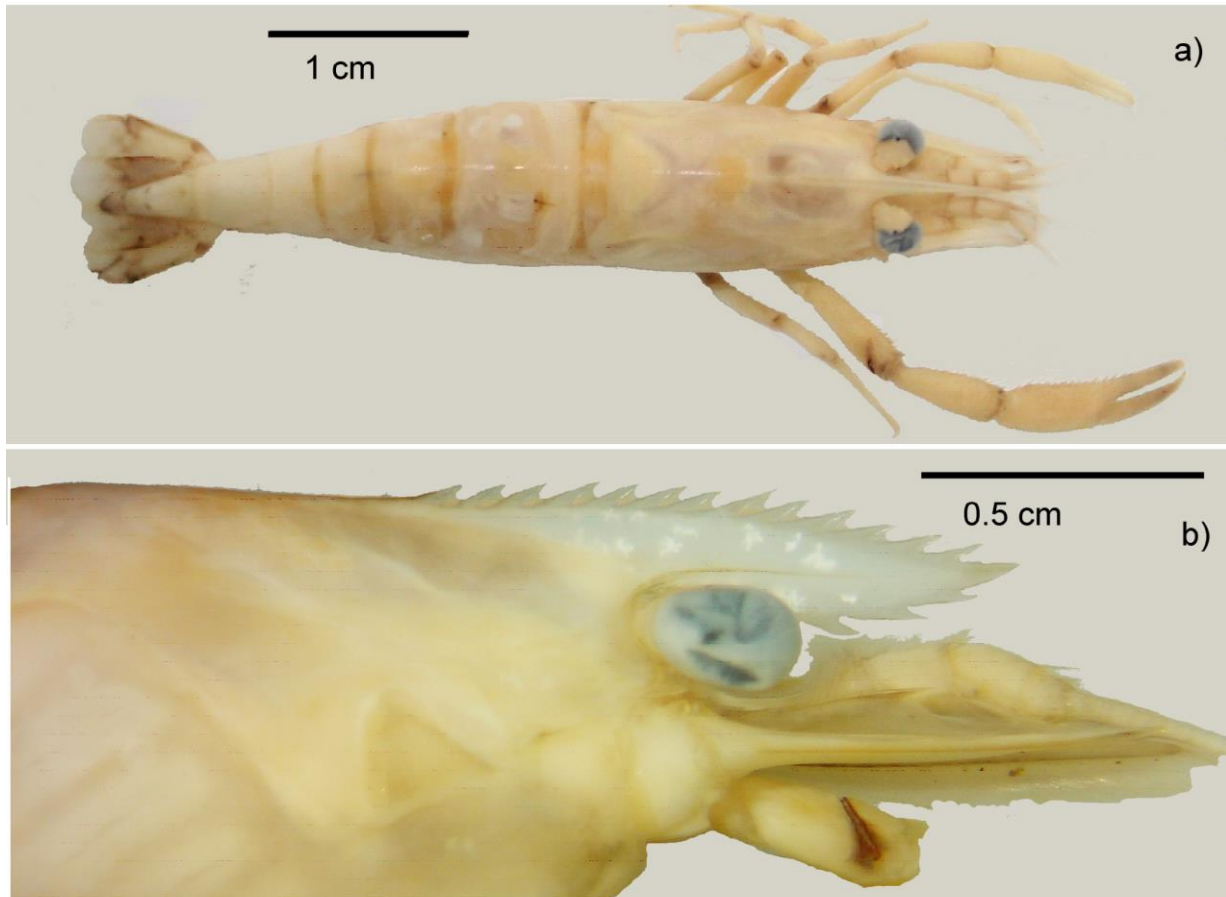


Figura 44. *Macrobrachium* cf. *olfersii* forma B, hembra ovígera, 46,2 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2066. a) Morfología general en vista dorsal, b) vista 9lateral del rostro.



Figura 45. *Macrobrachium* cf. *olfersii* forma B, hembra ovígera, 46,2 mm, arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, UMAR-DECA-2066. a) Superficie externa del segundo toracópodo mayor (derecho), b) Ornamentación de la superficie externa de la quela del segundo toracópodo mayor (derecho).

Tabla 5a. Caracteres comparativos de *M. offersii* registrados en Brasil y los colectados en el arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca.

Caracteres /especie	Wiegmann, 1836	Von martens, 1869	Hedgpeth (1949)	<i>M. cf. offersii</i> forma A (2017)
LT(mm)	70 mm	46 mm	90 mm	19.6–50.5 mm
Localidad	Brasil	Brasil	Florida, USA	Arroyo El Aguaje, Oaxaca
Dientes del rostro	14 dorsales, ????, 3 ventrales	13–14 dorsales, 5–6 postorbitales y 3–5 ventrales	12–15 dorsales, 4–5 postorbitales y cinco ventrales	12–16 dorsales, 4–5 postorbitales y 2–5 ventrales
LCap / LR	Mayor a 1/3	????	????	Mayor a 1/3
Forma de la quela mayor	Oblongo–obovada	????	Ancha y lisa	Obovada–oblonga comprimida.
LP /AP	2 x	1.85 x	1.69 x	1.71-2.08 x
Forma de los dedos	Curvos, dejan espacio entre ellos	Curvos, dejan espacio entre ellos	Curvos, con espacio entre ellos	Curvos, dejan espacio entre ellos
Ubicación de la pubescencia	En la palma y entre los dedos de la quela mayor	????	????	Escasa en la zona interna y externa superior de la palma
Ubicación de las setas	Entre los dedos y en la palma de la quela mayor del segundo par de toracópodos	Entre los dedos del segundo par de toracópodos, principalmente en la quela pequeña	Entre los dedos del segundo par de quelas, abundantes en la quela pequeña	Escasas entre los dedos de ambas quelas y en el mero y carpo del segundo par de toracópodos
Forma del telson	Triangular, alargado	????	Triangular	Triangular, alargado
LTel/ L6	????;	????	????	1.5–1.9 x
LE/LR	más corto que el escafoцерito	más corto que el escafoцерito	????	0.79 x la longitud del escafoцерito
Relación del rostro con el pedúnculo antenular	????	Alcanzó la parte medial del tercer segmento del pedúnculo antenular	Alcanza el margen distal del tercer segmento del pedúnculo antenular	alcanza el margen distal del segundo segmento del pedúnculo antenular

Tabla 5b. Caracteres comparativos de *M. offersii* registrados en Brasil y los colectados en el arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca.

Caracteres /especie	Holthuis (1952)	Sawaya, 1946	<i>M. cf. offersii</i> Forma B (2017)
LT(mm)	90 mm	70 mm	37.8–45.04mm
Localidad	Brasil	Brasil	Arroyo El Aguaje Oaxaca
Dientes del rostro	12 a 15 dorsales, 5 postorbitales y 3–4 ventrales	13–15 dorsales, 5–6 postorbitales y 3–5 ventrales	12–17 dorsales, 2–4 postorbitales y 2–4 ventrales
LCap / LR	Menor a 1/3	????	Menor a1/3
Forma de la quela mayor	Comprimida e hinchada	Ovalada	Ovalada, deprimida e hinchada
LP /AP	1.5 - 2 x	1.66 x	1.53 -1.64 x
Forma de los dedos	Curvos, dejan espacio entre ellos	Curvos, dejan espacio entre ellos	Curvos dejan espacio entre ellos
Ubicación de la pubescencia	Densa en la palma de la quela mayor, en la parte interna y externa inferior pero ausente en la superior	Escasa en la parte inferior medial de la cara externa de la palma de la quela mayor	Densa en la zona interna y externa superior de la palma.
Ubicación de las setas	Abundantes entre los dedos, dispersas en la palma, el mero y carpo del segundo par de toracópodos	Entre los dedos, la palma, el mero y el carpo del segundo par de toracópodos	Abundantes entre los dedos, del segundo par de quelas y escasas en la palma
Forma del telson	Triangular	????	Triangular, alargado
LTel/ L6	1.5 x	????;	entre 1.51–1.75 x
LE/LR	0.75 x la longitud del escafoцерito	????	0.52 x la longitud del escafoцерito
Relación del rostro con el pedúnculo antenular	Alcanzó el margen distal del tercer segmento del pedúnculo antenular	Rebasó el margen distal del segundo segmento del pedúnculo antenular	Alcanza el primer tercio proximal del tercer segmento del pedúnculo antenular

Tabla 6. Comparación entre las proporciones de los caracteres diagnósticos de *M. cf. offersii* forma A y B del arroyo E l Aguaje. AP= alto de la palma, LCap= longitud del caparazón, LC= longitud del carpo, LCX= longitud del cefalotórax, LDA= longitud del dácilo, LDP= longitud de los dientes postorbitales, LE= longitud del escafocerito, LI= longitud del isquio, LM= longitud del mero LP= longitud de la palma, LR= longitud del rostro, LT= longitud total, LTel= longitud del telson, L6= longitud del sexto pleonito.

Especie	<i>M.cf offersii</i> forma A			<i>M.cf offersii</i> forma B		
	Localidad arroyo El Aguaje, Oaxaca					
Sexo	población total	macho adulto	hembra ovígera	población total	macho adulto	hembra ovígera
LT(mm)	19.7-51.2	26.0-50.5	39.3-51.2	31-46.2	32.8-45.0	44.2-46.2
LT/ LCX	1.81-2.32	1.81-2.2	2.27-2.32	1.91-2.35	1.91-2.18	2.3-2.35
LCap / LR	1.70-2.75	1.96-2.75	2.01-2.5	2.0-2.54	2.02-2.54	2.21-2.31
LCap /LDP	0.20-0.35	0.26-0.32	0.20-0.26	0.20-0.28	0.20-0.25	0.23-0.28
LE/LR	0.71-0.96	0.71-0.96	0.83-0.89	0.79-0.89	0.79-0.89	0.82-0.84
LI/LM	1.30-2.48	1.5-2.48	1.3-1.76	1.50-2.48	1.8-2.48	1.57-1.67
LM/ LC	0.83-1.05	0.83-1.03	1.01-1.05	0.95-1.07	0.95-1.04	0.98-1.01
LP /AP	1.71-2.73	1.71-2.08	2.3-2.73	1.52-1.75	1.53-1.64	1.71-1.75
LC/LP	0.66-1.15	0.70-1.16	0.73-0.98	0.68-1.09	0.68-0.84	1.03-1.09
LP/LDA	0.86-1.33	0.86-1.23	0.9-1.33	0.87-1.15	0.96-1.15	0.87-0.90
LTel/ L6	1.09-1.84	1.44-1.84	1.35-1.83	1.51-1.86	1.51-1.8	1.52-1.72

Temporalidad

En el arroyo El Aguaje, el periodo de lluvias transcurrió de mayo a octubre del 2017; en mayo y junio hubo dos tormentas tropicales y se registró una precipitación entre 200 y 500 mm, pero la precipitación continuó intensa en agosto y septiembre con entre 100 y 150 mm (CONAGUA 2018), en consecuencia, durante las recolectas hubo pozas, vados, rápidos y caídas de agua con un flujo constante de agua. En octubre y noviembre la precipitación se redujo (100-0 mm) y con ello, hubo pozas someras y vados con poco flujo de agua (Figura 4).

El periodo de secas transcurrió entre noviembre del 2017 y abril del 2018 (CONAGUA 2018), durante esos meses, gradualmente se redujo la profundidad del arroyo y hubo charcos pequeños de pocos centímetros de profundidad; en mayo y junio llovió poco (50-150 mm), por lo que los charcos fueron grandes y someros (Figura 5).

VARIABLES AMBIENTALES

La tendencia de las variables ambientales cambió estacionalmente; en agosto y septiembre la tendencia de la temperatura fue ascendente, la del oxígeno disuelto aumentó ligeramente y se mantuvo, mientras que la tendencia de la conductividad y el total de sólidos disueltos descendió.

Por el contrario, en octubre, noviembre y marzo, la tendencia de la temperatura fue descendente, mientras que la del oxígeno disuelto, la conductividad y el total de sólidos disueltos fue en ascenso. Por último, en abril mayo y junio, la tendencia de la temperatura fue ascendente, la de la conductividad ascendió ligeramente y se mantuvo; mientras que la tendencia del oxígeno disuelto y el total de sólidos disueltos fue descendente (Figura 53).

La tendencia de las variables ambientales también cambio conforme a la distancia de la costa; se registró que las tendencias de la temperatura y el total de sólidos disueltos fueron ascendentes en las secciones A1 y A2 (cercanas a la costa) y descendentes en las secciones A3 y A4 (lejanas de la costa); la tendencia de la conductividad fue ascendente en las secciones A2 y A3, pero descendente en las secciones A1 y A4; por último, la tendencia del oxígeno disuelto fue descendente en la sección A1 y ascendente en la sección A4 (Figuras 54-57).

DIVERSIDAD ALFA

La curva de acumulación de especies obtenida mediante el modelo Jackknife 1 indicó que con un aumento en el muestreo es posible encontrar hasta siete especies en la comunidad de *Macrobrachium*. En el arroyo El Aguaje la riqueza fue de seis especies (Figura 46).

Hubo mayor riqueza durante la temporada de lluvias; noviembre destacó por ser el mes con mayor diversidad con seis especies y 67 ejemplares capturados; por el contrario, durante la temporada de secas (marzo, abril y mayo) tanto la riqueza como la abundancia fueron menores (Figuras 47-48). La riqueza fue mayor en las secciones A2 y A3 (501–1,500 m de distancia de la costa), ambas con seis especies; la mayor abundancia se obtuvo en la sección A3 con 64 ejemplares seguido de la sección A2 con 61. *Macrobrachium hobbsi* fue la especie más abundante en todas

las secciones, seguida de *M. americanum* y *M. michoacanus* que fueron abundantes en las secciones A2 y A4 (Figuras 49-50).

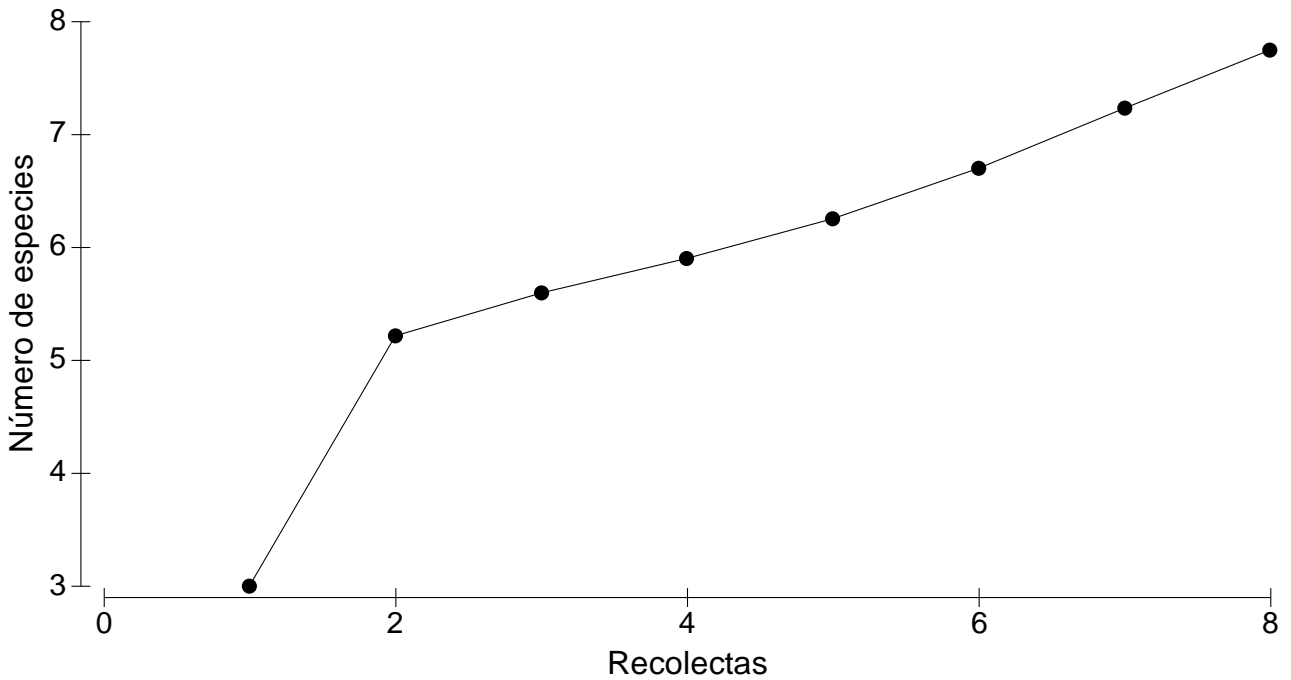


Figura 46. Modelo de acumulación de especies de Jacknife 1 para la comunidad de *Macrobrachium* en el arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca.

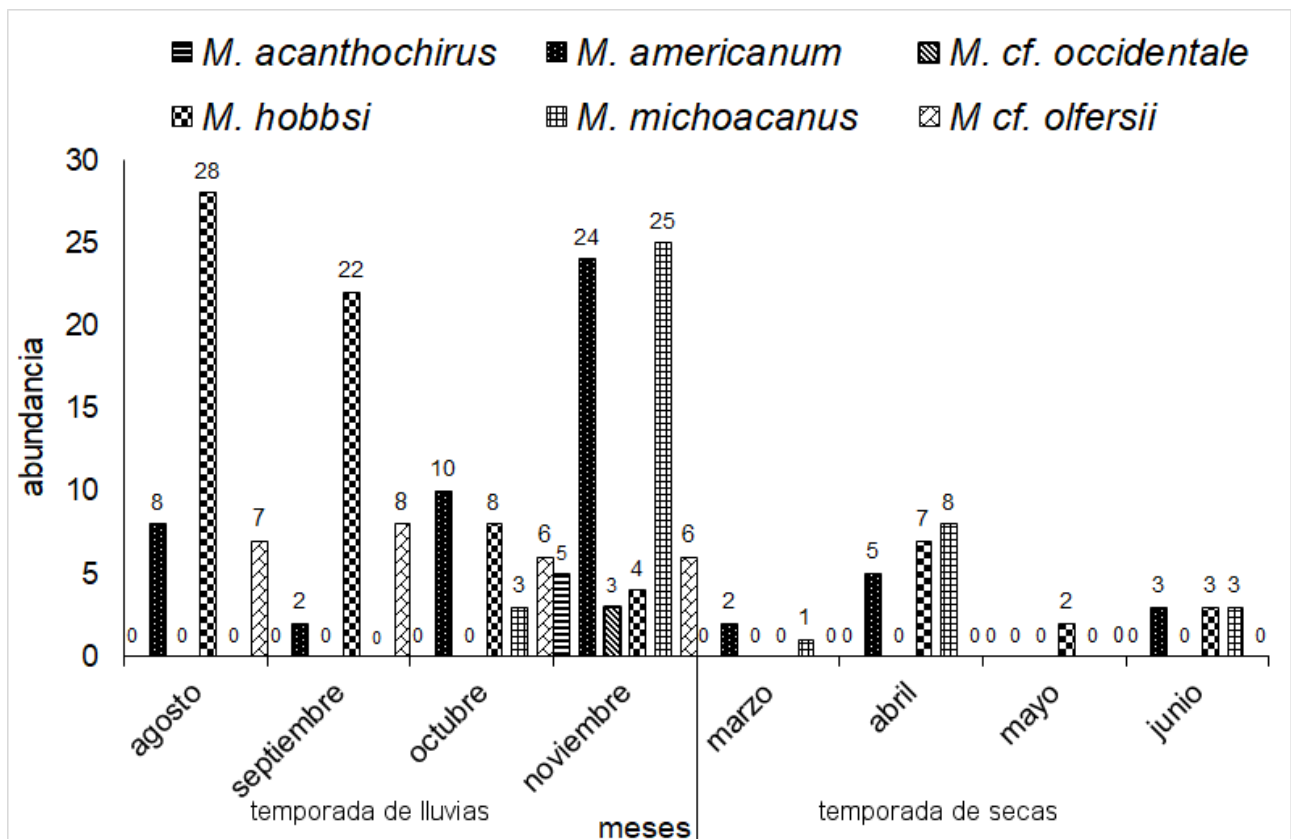


Figura 47. Abundancia por especie de *Macrobrachium* en temporada de lluvias y de secas en el arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca.

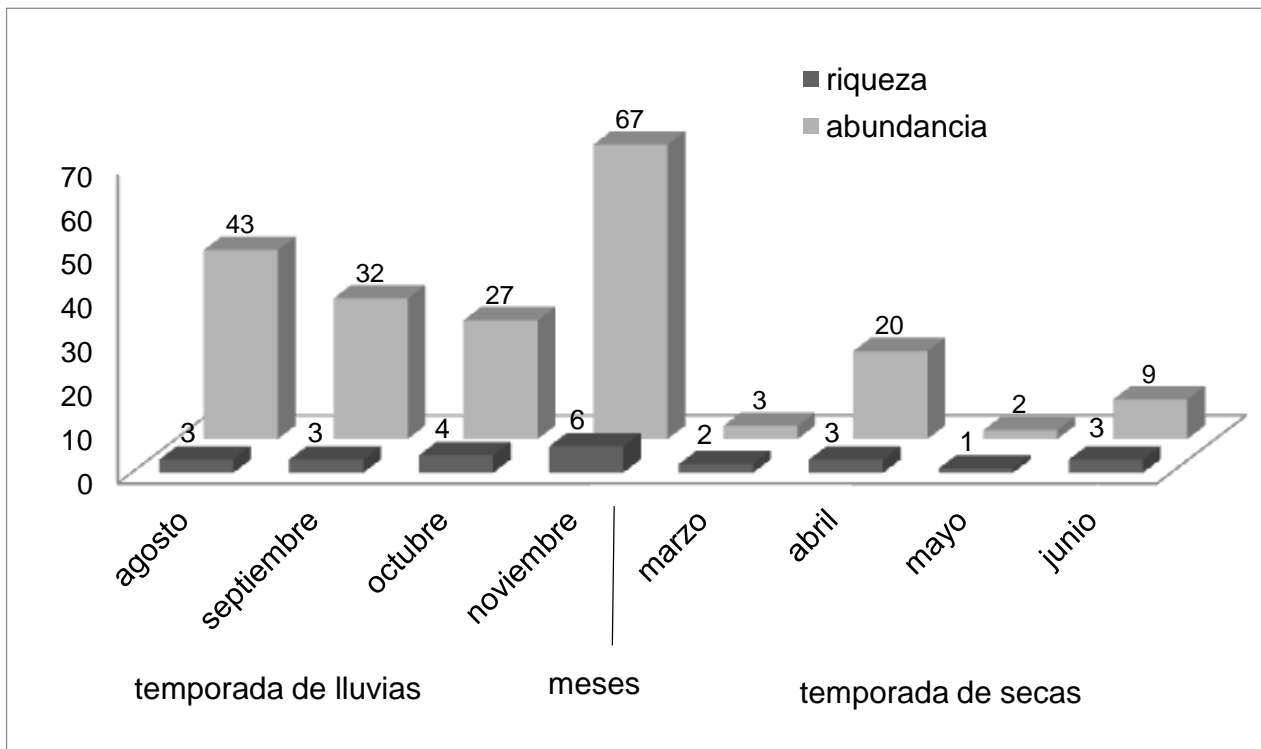


Figura 48. Riqueza y abundancia de *Macrobrachium* en temporada de lluvias y de secas en el arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca.

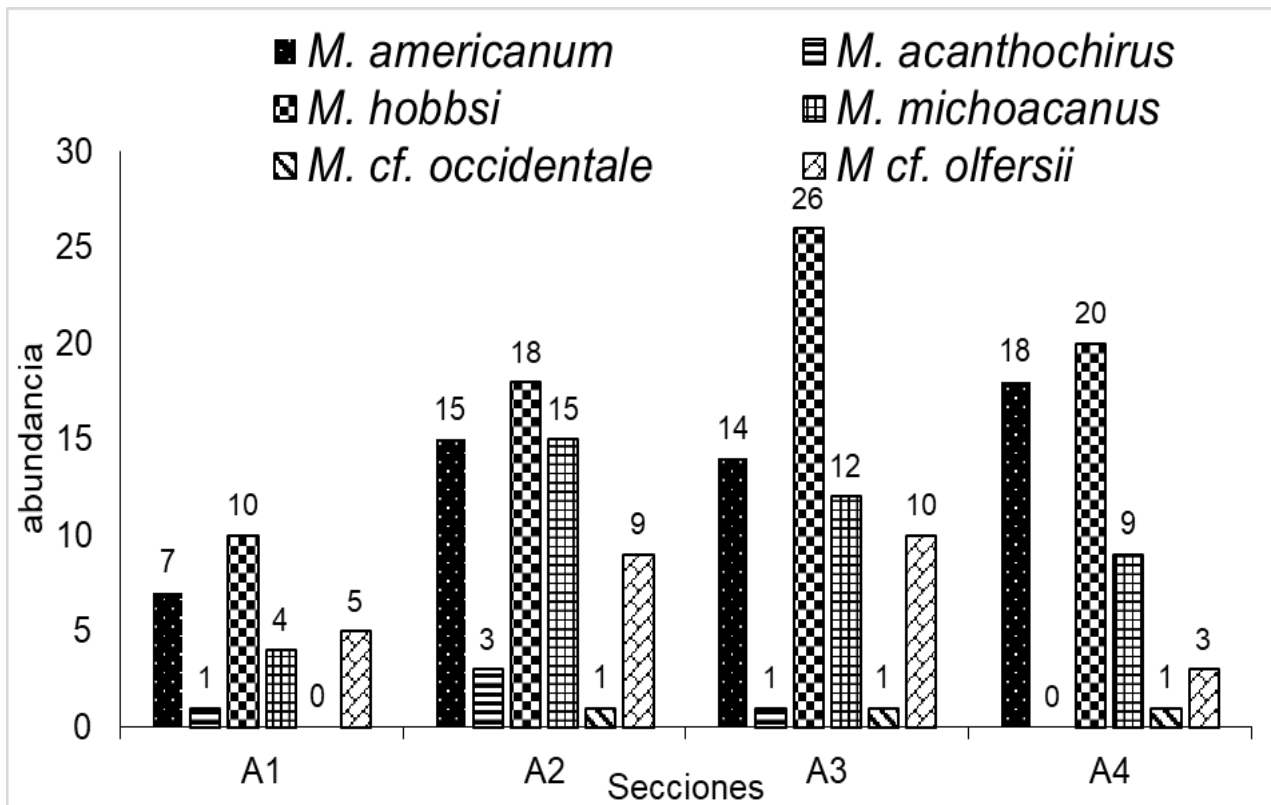


Figura 49. Riqueza y abundancia por especie en cada sección de El Aguaje Puerto Ángel, Oaxaca.

En orden decreciente la abundancia relativa de las especies fue: *M. hobbsi* 36% (74, ejemplares), *M. americanum* con 27% (54 ejemplares), *M. michoacanus* con el 20% (40 ejemplares), *M. cf.*

olfersii con el 13% (27 ejemplares), *M. acanthochirus*, con el 2.3% (5 ejemplares) y *M. cf. occidentale* con el 2% (3 ejemplares) (Figura 51).

La diversidad aumentó en la temporada de lluvias, destacan los meses de octubre y noviembre con 1.89 y 2.10 bits/ind, respectivamente. En la temporada de secas la diversidad disminuyó entre 0–1.58 bits/ind, mayo tuvo los valores menores (Figura 52). En cuanto a la distancia de la costa, la diversidad fue similar variando entre 1.85-2.23 bits /ind.

La comunidad de *Macrobrachium* presentó especies dominantes en la temporada de secas, destacándose los meses de marzo y mayo con $\lambda = 0.56$ y 1.0 respectivamente, mientras que en la temporada de lluvias la dominancia fue alta en los meses de agosto y septiembre con $\lambda = 0.49$ y 0.54, respectivamente, pero disminuyó en los meses de octubre y noviembre, ambos con $\lambda = 0.29$ (Figura 52). En cuanto a la distancia de la costa no hubo especies dominantes $\lambda = 0.26$ –0.31.

La equidad aumentó en la temporada de lluvias con $J' = 0.71$ –0.94, pero la comunidad se mantuvo equitativa hasta abril ($J' = 0.98$); en mayo la comunidad no fue equitativa con $J' = 0$; sin embargo, en junio nuevamente aumentó con $J' = 1$ y se registraron solo tres especies (Figura 52). En cuanto a la distancia de la costa, hubo mayor equidad en la sección A1 y A2 ($J' = 0.86$ –0.89), pero ésta disminuyó en la sección A3 y A4 con $J' = 0.798$ -0.791.

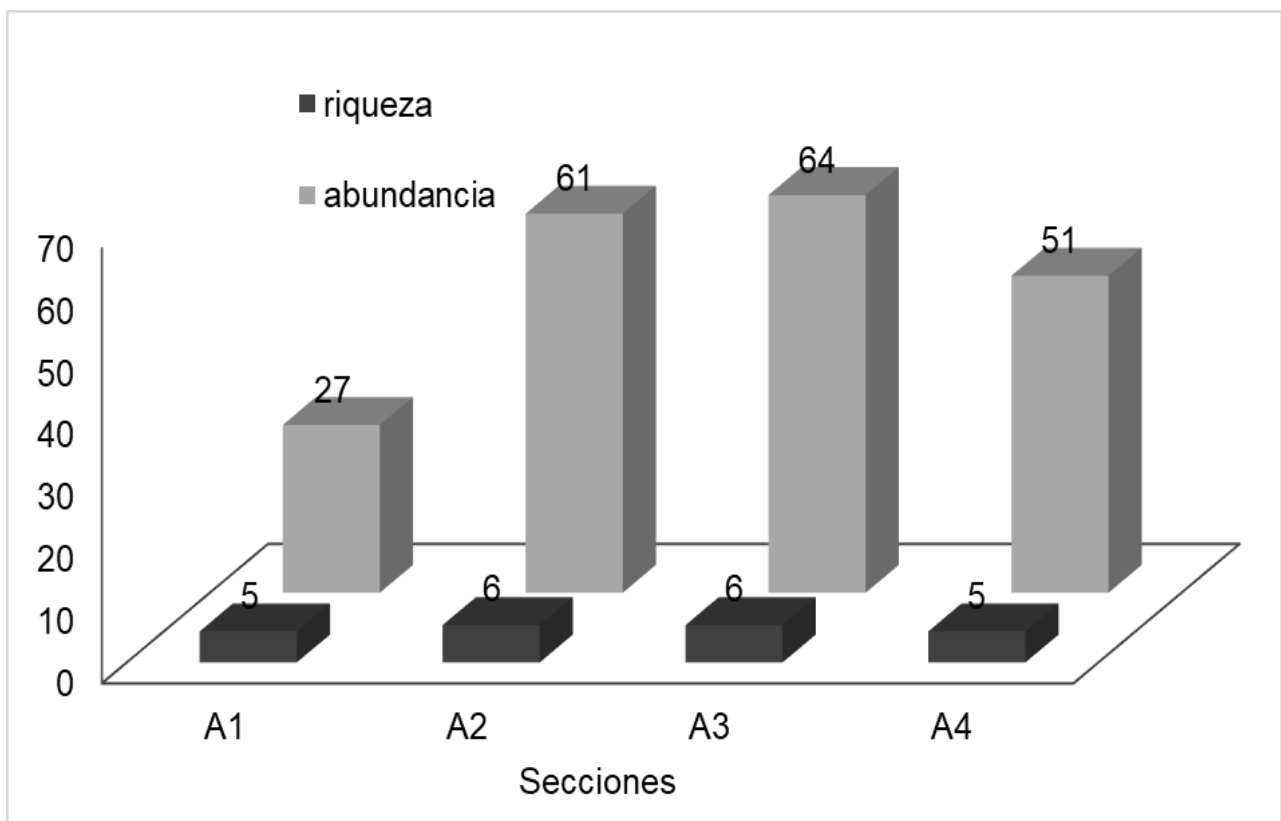


Figura 50. Riqueza y abundancia de *Macrobrachium* en cada sección de El Aguaje Puerto Ángel, Oaxaca.

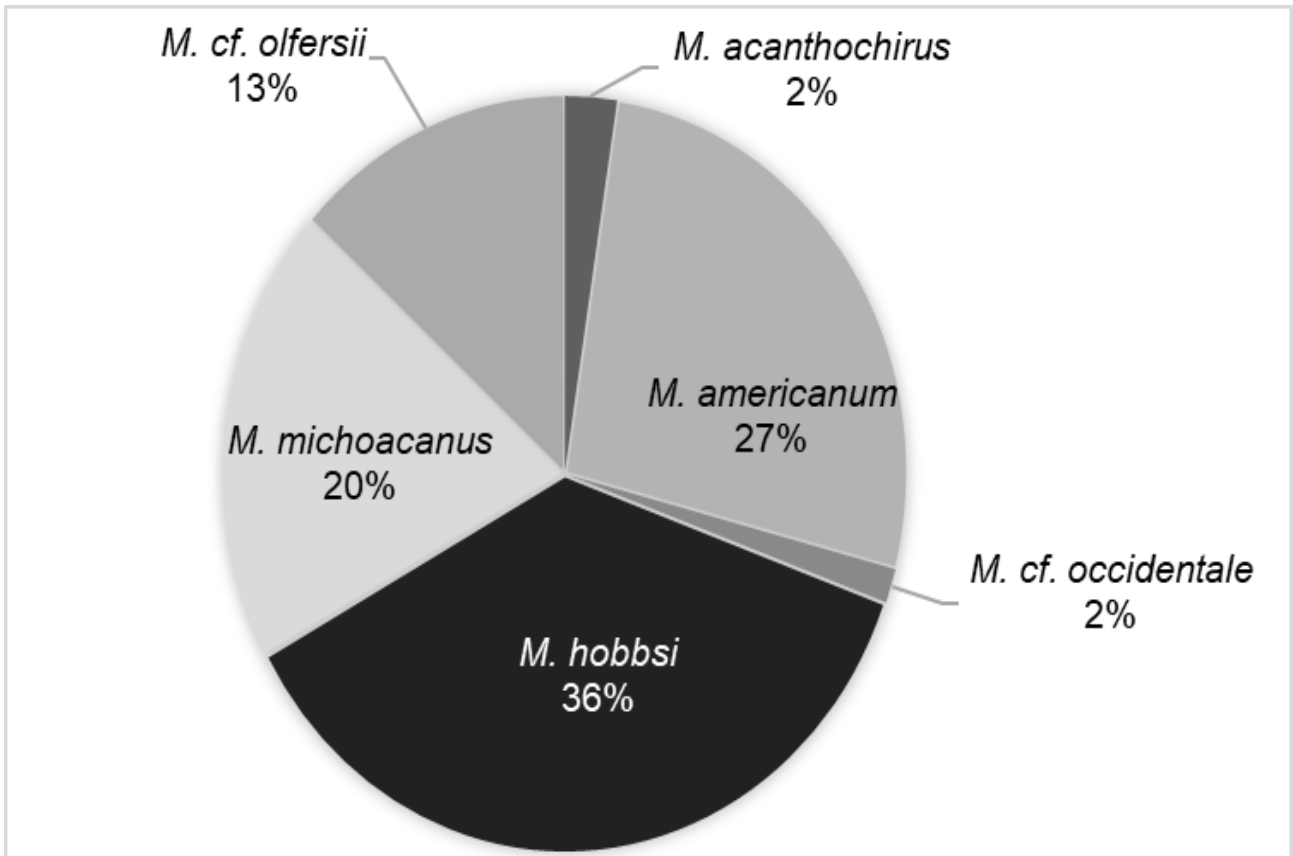


Figura 51. Abundancia relativa de las especies de *Macrobrachium* en el arroyo El Aguaje Puerto Ángel, Oaxaca.

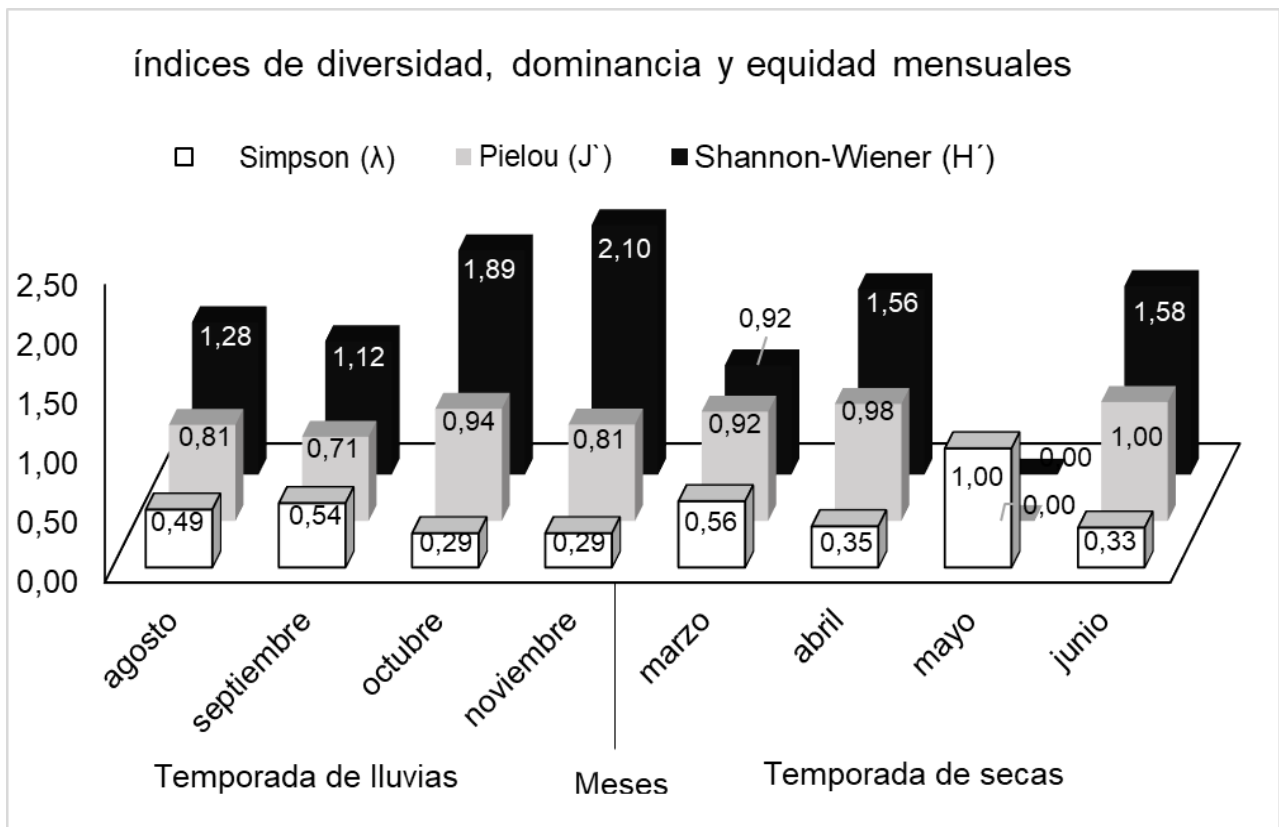


Figura 52. Diversidad, dominancia y equidad de la comunidad de *Macrobrachium* por temporada en el arroyo El Aguaje Puerto Ángel, Oaxaca. λ = índice de Simpson.

Diversidad beta

ACP para la matriz de correlación q (secciones) de la matriz NA

Con el ACP tipo q de la matriz "Na" (secciones) se generó un único escenario de ordenación mostrado en la matriz de Cargas Factoriales (MCF) *Unrotated* (Tabla 7) y no se generaron otros modelos de rotación ortogonal. El escenario consistió en un CP con eig-val ≥ 1.00 y POE= 88. A un nivel de $C_{ij} \geq 0.70$, se concluyó que, en el CP1, las variables A1, A2, A3, A4 están correctamente ordenadas. Sin embargo, los resultados de ordenación por ACP son estadísticamente incorrectos, porque todas de las variables A_n se ordenan en el mismo Componente Principal (CP) (Hair *et al.*, 1999). Éste error sugiere, ecológicamente, que a lo largo de las secciones de El Aguaje la abundancia de especies de camarones del género *Macrobrachium* y de sus distintas formas, no presentó cambios entre secciones (A1, A2, A3, A4).

Tabla 7. MCF *Unrotated*. Componentes principales (CP), variables ordenadas (A_n), eigen-valor (eig-val), porcentaje de ordenación estadística (POE). Magnitudes de carga factorial ≥ 0.70 (**en negritas**) y < 0.70 (negro).

Secciones	A1	A2	A3	A4	eig-val	POE
CP1	-0.95	-0.97	-0.89	-0.95	3.55	88

ACP para la matriz de correlación q (meses) de la matriz Nm

Con el ACP tipo q, de la matriz "Nm" (meses) se generaron cinco escenarios de ordenación, mostrados en las MCF *Unrotated* y ortogonales (Tabla 8).

1.-La MCF *Unrotated* generó dos CP con eig-val ≥ 1.00 . A un nivel de $C_{ij} \geq 0.70$, se concluyó lo siguiente: a) En el CP1, las variables octubre, noviembre, marzo, abril y junio estuvieron correctamente ordenadas. b) En el CP2, las variables agosto y septiembre estuvieron correctamente ordenadas. c) El POE por ACP total es de 74% (45%+29%)

2.-La MCF *Varimax raw* generó tres CP con eig-val ≥ 1.00 . A un nivel de $C_{ij} \geq 0.70$, se concluyó lo siguiente: a) En el CP1, las variables octubre, noviembre y marzo estuvieron correctamente ordenadas. b) En el CP2, las variables agosto y septiembre estuvieron correctamente ordenadas. c) En el CP3, las variables abril, mayo y junio estuvieron correctamente ordenadas. d) El POE por ACP total es de 92.6% (35.9%+27.8%+28.9%).

3.-La MCF *Bicartimax raw* generó tres CP con eig-val ≥ 1.00 . A un nivel de $C_{ij} \geq 0.70$, se concluyó lo siguiente: a) En el CP1, las variables octubre, noviembre y marzo estuvieron correctamente ordenadas. b) En el CP2, las variables agosto y septiembre estuvieron correctamente ordenadas. c) En el CP3, las variables abril, mayo y junio estuvieron correctamente ordenadas. d) El POE por ACP total es de 92.6% (36.5%+27.8%+28.3%).

4.-La MCF *Cuartimax raw* generó tres CP con eig-val ≥ 1.00 . A un nivel de $C_{ij} \geq 0.70$, se concluyó lo siguiente: a) En el CP1, las variables octubre, noviembre y marzo estuvieron correctamente ordenadas. b) En el CP2, las variables agosto y septiembre estuvieron correctamente ordenadas. c) En el CP3, las variables abril, mayo y junio estuvieron correctamente ordenadas. e) El POE por ACP total es de 92.6% (37.4%+27.7%+27.5%).

5.-La MCF *Equamaxraw* generó tres CP con eig-val ≥ 1.00 . A un nivel de $C_{ij} \geq 0.70$, se concluyó lo siguiente: a) En el CP1, las variables octubre, noviembre y marzo estuvieron correctamente ordenadas. b) En el CP2, las variables agosto y septiembre estuvieron correctamente ordenadas. c) En el CP3, las variables abril, mayo y junio estuvieron correctamente ordenadas. d) El POE por ACP total es de 92.6% (37.4%+27.7%+27.5%).

Tabla 8. MCF *Unrotated* y *ortogonales*. Componentes principales (CPn), variables ordenadas (N mes), eigen-valor (eig-val), porcentaje de ordenación estadística (POE). Magnitudes de carga factorial ≥ 0.70 (**en negritas**) y < 0.70 (negro).

Mes	<i>Unrotated</i>		<i>Varimax</i>			<i>Bicuartimax</i>			
	CP1	CP2	CP1	CP2	CP3	CP1	CP2	CP3	
Agosto	-0,388	-0,764	0,05	0,920	0,141	0,057	0,92	0,144	
septiembre	-0,176	-0,869	-0,185	0,912	0,088	-0,184	0,911	0,098	
octubre	-0,729	-0,158	0,706	0,616	0,060	0,706	0,617	0,042	
noviembre	-0,763	0,572	0,967	-,132	0,148	0,971	-0,13	0,119	
Marzo	-0,852	0,461	0,951	-0,041	0,271	0,958	-0,041	0,242	
Abril	-0,828	-0,033	0,356	0,005	0,912	0,383	0,002	0,901	
mayo	-0,345	-0,672	-0,348	0,380	0,787	-0,318	0,375	0,799	
Junio	-0,921	-0,004	0,502	0,078	0,857	0,527	0,075	0,842	
eigen-valor	3,678	2,358	2,873	2,230	2,316	2,92	2,224	2,267	
POE	0,459	0,294	0,359	0,278	0,289	0,365	0,278	0,283	
	<i>Cuartimax</i>			<i>Equamax</i>					
	CP1	CP2	CP3	CP1	CP2	CP3			
agosto	0,0612	0,919	0,146	0,061	0,919	0,146			
septiembre	-0,185	0,911	0,110	-0,182	0,911	0,110			
octubre	0,706	0,618	0,017	0,706	0,618	0,017			
noviembre	0,975	-0,124	0,080	0,975	-0,129	0,080			
Marzo	0,967	-0,040	0,204	0,967	-0,048	0,204			
Abril	0,419	-0,0009	0,885	0,419	-0,0009	0,885			
Mayo	-0,289	0,371	0,812	-0,286	0,371	0,812			
Junio	0,560	0,072	0,821	0,560	0,072	0,821			
eigen-valor	2,997	2,219	2,202	2,997	2,219	2,202			
POE	0,374	0,277	0,275	0,374	0,277	0,275			

Al comparar la matriz de Cargas Factoriales (MCF) *Unrotated* con las MCF ortogonales se concluye lo siguiente:

- La MCF *Unrotated* fue incorrecta (Tabla 8), porque la abundancia de especies de camarones del género *Macrobrachium* correspondiente a mayo no se ordenó en ningún Componente Principal.
- Como resultado de la rotación ortogonal se generó un segundo escenario de ordenación; las MCF ortogonales que resultaron evidenciaron la misma tendencia de ordenación; esto es: *Varimaxraw= Biquartimaxraw= Quartimaxraw= Equamaxraw*.

De las Matrices de Cargas Factoriales ortogonales mencionadas se seleccionó remplazar a la MCF *Unrotated* con la MCF *Varimax raw* (Tabla 8). Con base en lo anterior se concluyó lo siguiente por grupo de camarones que predominaron:

- El primer grupo se asignó al CP2: Éste se identificó en agosto (mes en el que se registró máxima carga factorial) descendiendo en septiembre. Las *ij* cargas factoriales >0.70 estuvieron localizadas entre los meses de agosto y octubre (Figura 53 a).
- El segundo grupo se asignó al CP1: La máxima carga factorial se presentó entre noviembre y marzo. Las *ij* cargas factoriales >0.70 entre las que se delimitó ocurrieron en los meses de octubre, noviembre, marzo y descendieron en abril.
- El tercer grupo se asignó al CP3: La máxima carga factorial se presentó en abril; las *ij* cargas factoriales >0.70 estuvieron localizadas en los meses de abril, mayo y junio

ACP para la matriz de correlación *r* (especies) de la matriz *Nm*

Al integrar los resultados del ACP tipo *q* y los resultados del ACP Score tipo *r*, con los resultados del modelo de Redes Neuronales (Figura 53 a, Tabla 9), se concluyó lo siguiente:

- En el primer grupo (CP2), ubicado en agosto y septiembre, estuvieron presentes y fueron dominantes sin diferencias de abundancia a lo largo de El Aguaje: *M. hobsii* forma A, *M. michoacanus* forma B, *M. acanthochirus* y *M. cf. occidentale*; en éste periodo se documentaron tendencias ascendentes para temperatura, oxígeno disuelto y descendentes para la conductividad y el total de sólidos disueltos (Figura 53 b).
- En el segundo grupo (CP1), ubicado en octubre, noviembre y marzo, predominó *M. americanum*; en éste periodo se documentaron tendencias ascendentes para, oxígeno disuelto, conductividad, total de sólidos disueltos y descendentes para la temperatura (Figura 53 c)
- En el tercer grupo (CP3), ubicado en los meses de abril, mayo y junio estuvieron presentes y fueron dominantes sin diferencias de abundancia a lo largo de El Aguaje: *M. hobsii* forma B, *M. michoacanus* forma A y forma C, *M. cf. olfersii* forma A y forma B; en éste periodo se

documentaron tendencias ascendentes para la temperatura, conductividad y descendentes, para oxígeno disuelto y total de sólidos disueltos (Figura 53 d).

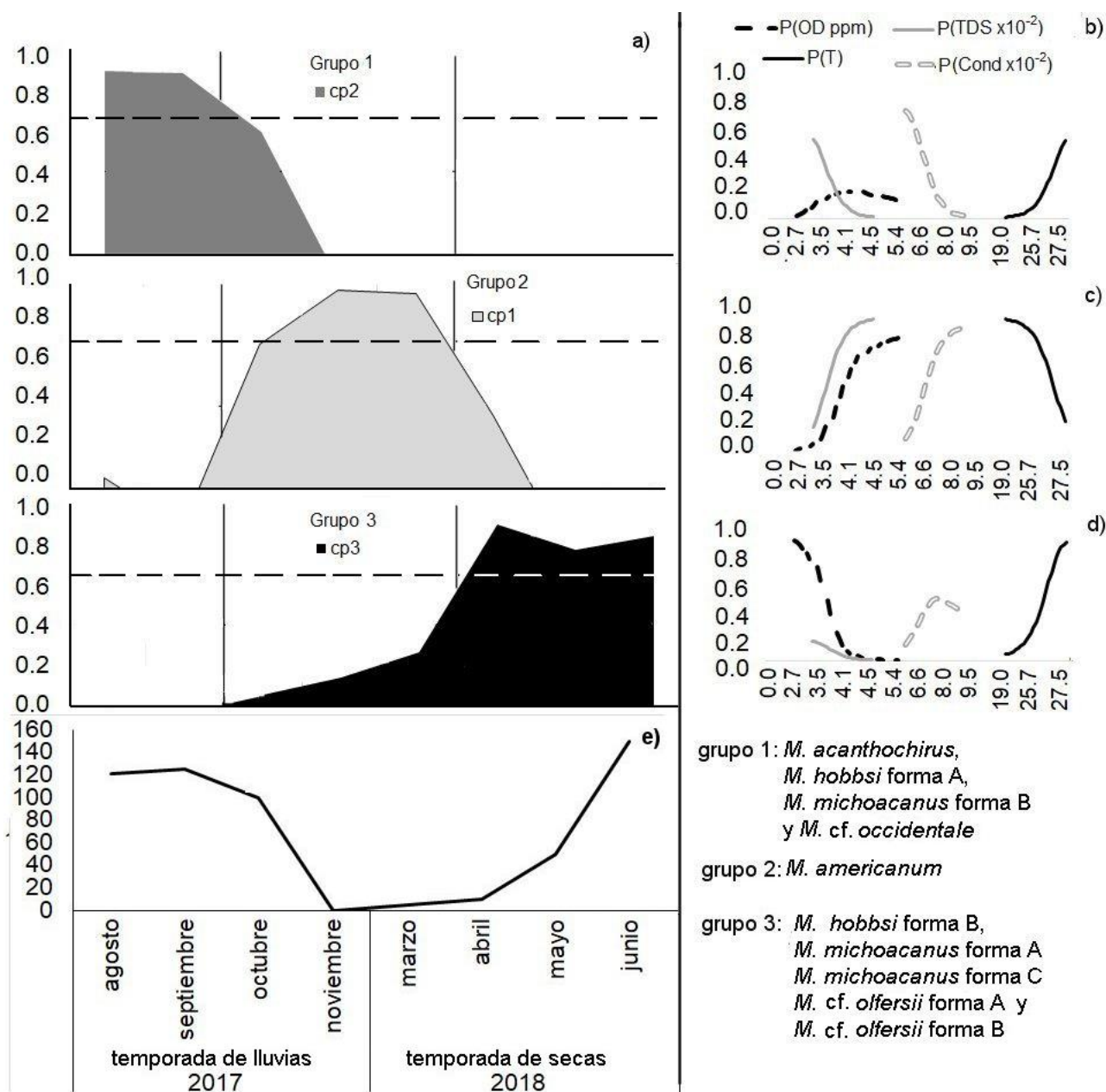


Figura 53. Variación temporal de especies de camarones del género *Macrobrachium* en el arroyo el Aguaje, entre agosto del 2017 y junio del 2018. a) Representación de la MCF Varimax raw, magnitudes de carga factorial ≥ 0.70 (sobre la línea punteada) y < 0.70 (debajo de la línea punteada): Grupos de especies (Cpn). CP1= segundo grupo. CP2= primer grupo y CP3= tercer grupo. b) tendencia de las variables ambientales bajo las que predominó el primer grupo de especies; c) tendencia de las variables ambientales bajo las que predominó el segundo grupo de especies; d) tendencia de las variables ambientales bajo las que predominó el tercer grupo de especies; e) precipitación en Puerto Ángel entre 2017–2018 (CONAGUA, 2018).

Tabla 9. matriz de Cargas Factoriales Scores (MCFS) para asignar las *i* especies de camarones del género *Macrobrachium* y las diferentes formas registradas en el arroyo El Aguaje en la solución del modelo ortogonal *Varimax raw*. Las CS_{ij} mayores, que están en negritas indican la asignación de la *i* especies en el CP señalado.

Especies	CP1	CP2	CP 3
<i>M. americanum</i>	2.624	0.497	-0.014
<i>M. acanthochirus</i>	-0.445	-0.742	-0.354
<i>M. hobbsi</i> forma A	-0.342	2.017	-0.816
<i>M. hobbsi</i> forma B	-0.816	1.056	2.313
<i>M. michoacanus</i> forma A	0.629	-1.238	1.272
<i>M. michoacanus</i> forma B	-0.445	-0.742	-0.354
<i>M. michoacanus</i> forma C	-0.022	-0.460	-0.574
<i>M. cf. occidentale</i>	-0.547	-0.728	-0.327
<i>M. cf. olfersii</i> forma B	-0.447	-0.0843	-0.478
<i>M. cf. olfersii</i> forma A	-0.186	0.424	-0.665

Asociación de las etapas de vida.

Se obtuvo el gráfico perceptual para las abundancias de las etapas de vida de las distintas formas de *Macrobrachium* predominantes en cada grupo (Figuras 54–57) y con base en los valores de χ^2 (Anexo 10-11) se interpretó lo siguiente:

Grupo 1: (agosto y septiembre). Las interacciones (etapas de vida–secciones) con proximidad máxima fueron resaltados con círculos negros: A1-J, A2-HO y A4-A. La sección A3 no mostró proximidad con otros pares (secciones-etapas de vida) con una inercia total= 0.059= eig-val 1 + eig-val 2.

- En la sección A1 donde los juveniles fueron correspondientes, se documentaron tendencias ascendentes para temperatura, oxígeno disuelto y descendente para la conductividad y total de sólidos disueltos (Figura 54).
- En la sección A2 donde las hembras ovígeras fueron correspondientes, se documentaron tendencias ascendentes para el total de sólidos disueltos y descendentes para la temperatura, el oxígeno disuelto y la conductividad.
- En la sección A4 donde los adultos fueron correspondientes, se documentaron tendencias ascendentes para el oxígeno disuelto y descendente para la conductividad, la temperatura y total de sólidos disueltos.

Grupo 2: (octubre, noviembre y marzo). Las interacciones (etapas de vida-secciones) con proximidad máxima fueron resaltados con círculos negros: A2-A y A4-J. La sección A1 y A3 no

mostraron proximidad con otros pares (secciones-etapas de vida) con una inercia total= 0.499= eig-val 1 + eig-val 2.

- En la sección A2 donde los adultos se asociaron, se documentaron tendencias ascendentes para temperatura, conductividad y descendentes para el total de sólidos disueltos y el oxígeno disuelto (Figura 55).
- En la sección A4 donde los juveniles se asociaron, se documentaron tendencias ascendentes para el oxígeno disuelto y descendente para el total de sólidos disueltos, la temperatura y la conductividad.

Grupo 3: (abril, mayo y junio). Las interacciones (etapas de vida-secciones) con proximidad máxima fueron resaltados con círculos negros: A2-J y A3-A. La sección A1 y A4, así como las HO o mostraron proximidad con otros pares (secciones-etapas de vida) con una inercia total= 0.1072= eig-val 1 + eig-val 2.

- En la sección A2 donde los juveniles se asociaron, se *documentaron* tendencias ascendentes para la conductividad y el total de sólidos disueltos; por el contrario, las tendencias de la temperatura y el oxígeno disuelto fueron descendentes (Figura 56).
- En la sección A3 donde se asociaron los adultos, se documentaron tendencias ascendentes para el oxígeno disuelto y descendente para la conductividad, la temperatura y el total de sólidos disueltos.

Adicionalmente se obtuvo el gráfico perceptual para las abundancias acumuladas de las etapas de vida de las especies y sus distintos morfotipos, con base en los valores de χ^2 (Anexos 12-13) se interpreta lo siguiente:

Las interacciones (etapas de vida-secciones) con proximidad máxima fueron resaltados con círculos negros: A1-H0, A3-A y A4-J. La sección A2 no mostró proximidad con otros pares (secciones-etapas de vida) con una inercia total= 0.10= eig-val 1 + eig-val 2.

En general, sin importar los meses, la sección A1 presentó una tendencia ascendente para la temperatura y el oxígeno disuelto; por el contrario, la tendencia para la conductividad y el total de sólidos disueltos fue descendente (Figura 57).

La sección A2 presentó una tendencia ascendente para la conductividad y el total de sólidos disueltos; por el contrario, la tendencia de la temperatura, y el oxígeno disuelto fue descendente. La sección A3 presentó una tendencia ascendente para la conductividad y el total de sólidos disueltos; por el contrario, la tendencia para la temperatura y el oxígeno disuelto fueron descendentes. La sección A4 presentó una tendencia ascendente para el oxígeno disuelto; por el contrario, la tendencia para la temperatura, conductividad y total de sólidos disueltos fueron descendentes.

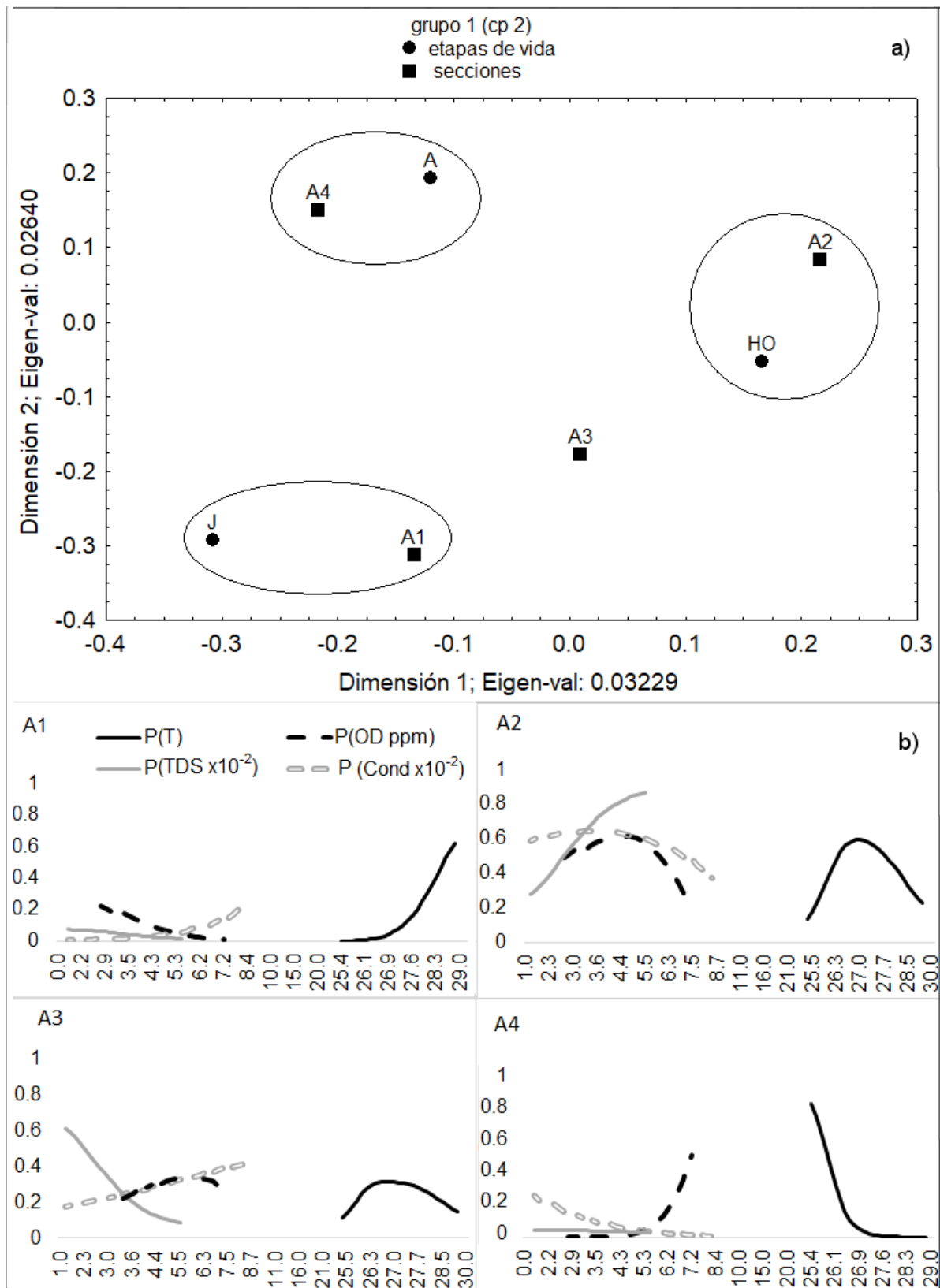


Figura 54. a) Mapa perceptual de la abundancia de las etapas de vida de los camarones del género *Macrobrachium*, del primer grupo de especies predominantes en agosto y septiembre del 2017, en las secciones el arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca. Inercia total= 0.59= eig-val 1 + eig-val 2. Secciones A1, A2, A3 Y A4. Etapas de vida: J= Juvenil, A=adultos, HO= hembras ovígeras; b) tendencia de las variables ambientales temperatura P (T), oxígeno disuelto P(OD), conductividad P(Cond) y total de sólidos disueltos P(TDS).

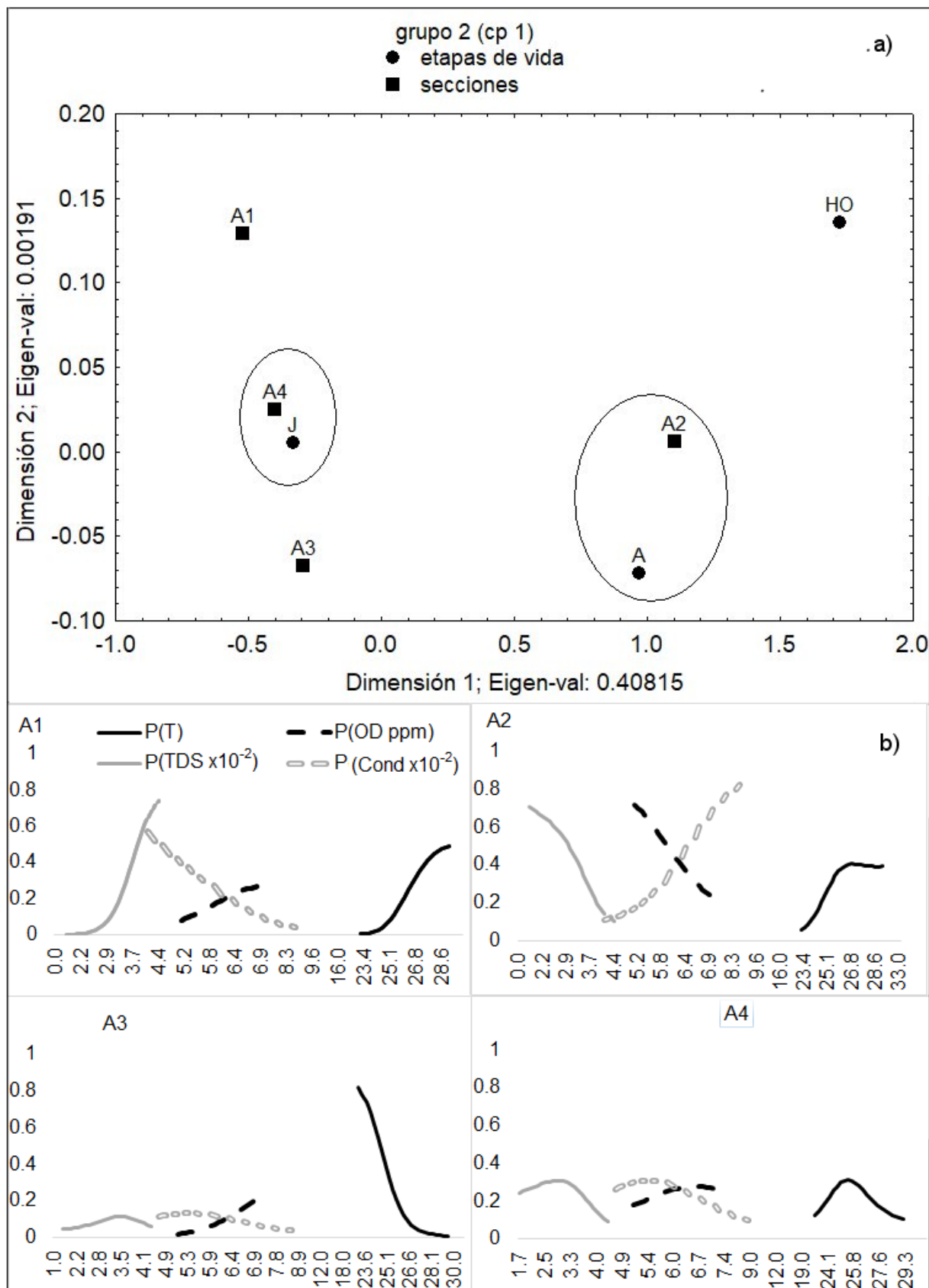


Figura 55. a) Mapa perceptual de la abundancia de las etapas de vida de los camarones del género *Macrobrachium*, del segundo grupo de especies predominantes entre octubre del 2017-marzo 2018, en las secciones el arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, Inercia total= 0.59= eig-val 1 + eig-val 2. Secciones A1, A2, A3 Y A4. Etapas de vida: J= Juvenil, A= adultos, HO= hembras ovígeras. b) tendencia de las variables ambientales temperatura P (T), oxígeno disuelto P(OD), conductividad P(Cond) y total de sólidos disueltos P(TDS).

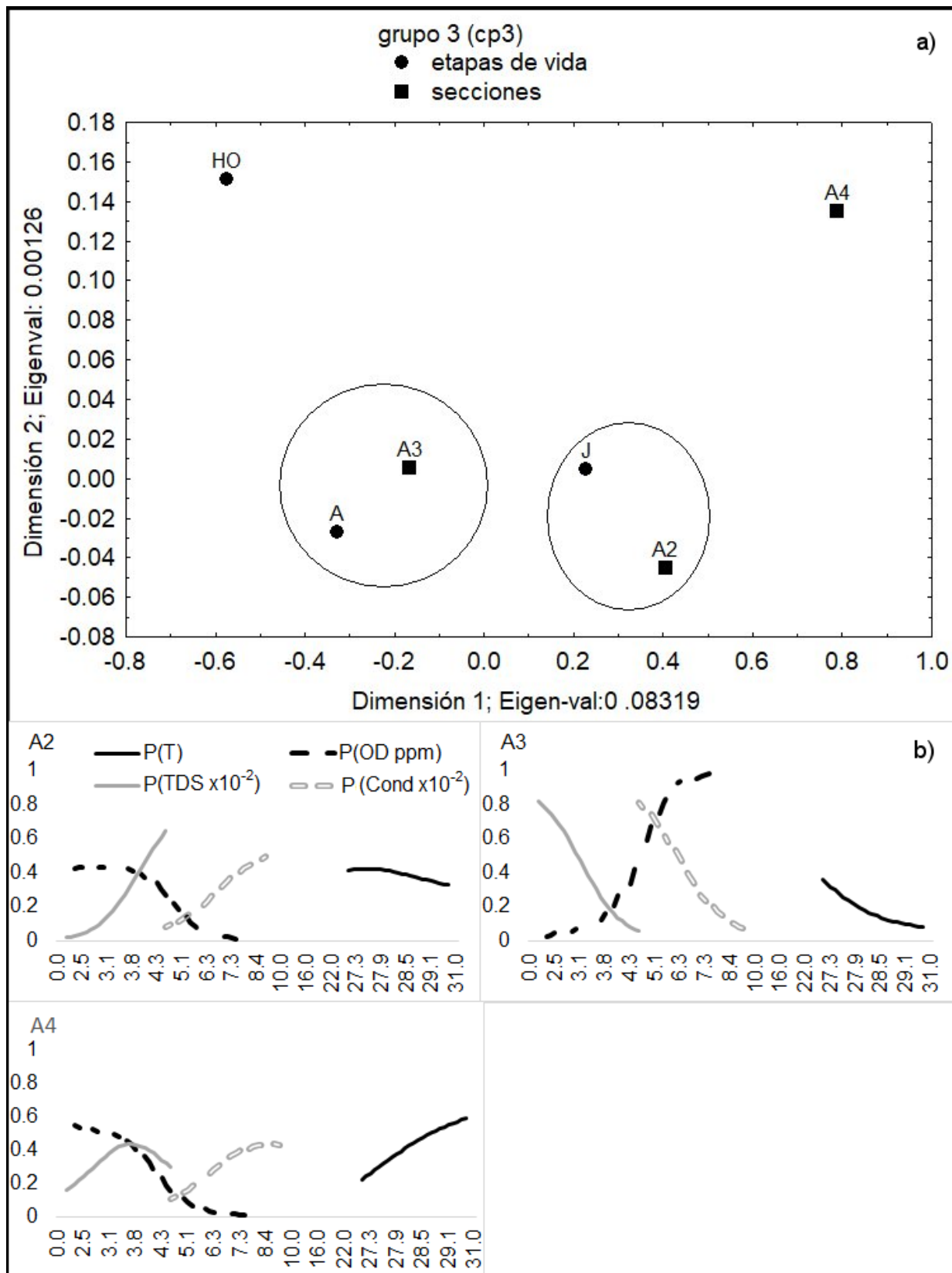


Figura 56. a) Mapa perceptual de la abundancia de las etapas de vida de los camarones del género *Macrobrachium*, del tercer grupo de especies predominantes entre abril- junio del 2018, en las secciones el arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca,. Inercia total= 0.59= eig-val 1 + eig-val 2. Secciones A1, A2, A3 Y A4. Etapas de vida: J= Juvenil, A=adultos, HO= hembras ovígeras. b) tendencia de las variables ambientales temperatura P (T), oxígeno disuelto P(OD), conductividad P(Cond) y total de sólidos disueltos P(TDS).

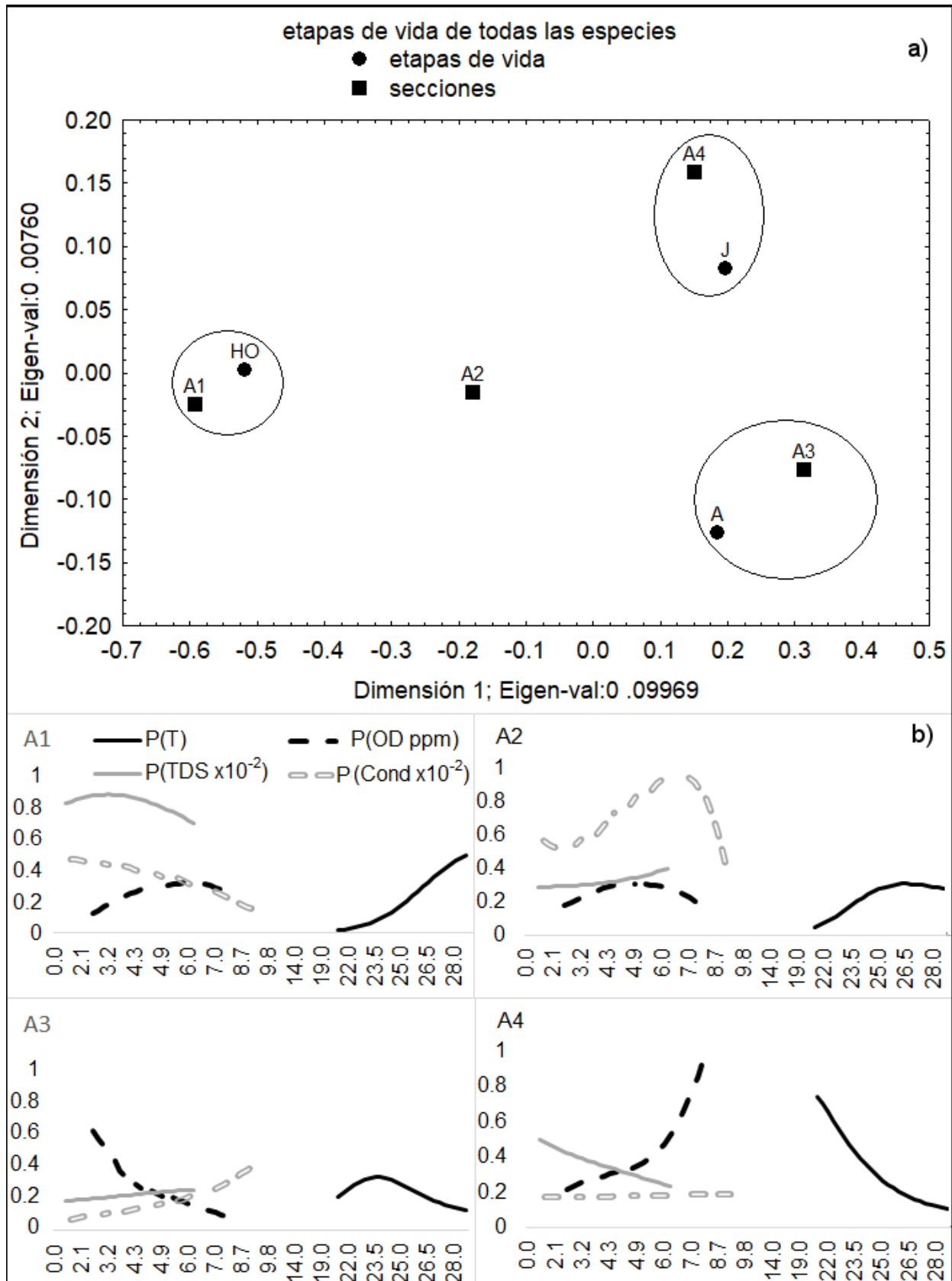


Figura 57. a) Mapa perceptual de la abundancia total de las etapas de vida de los camarones del género *Macrobrachium* en las secciones el arroyo El Aguaje, Puerto Ángel, Oaxaca, entre agosto del 2017- junio del 2018. Inercia total= 0.10= eig-val 1 + eig-val 2. Secciones A1, A2, A3 Y A4. Etapas de vida: J= Juvenil, A=adultos, HO= hembras ovígeras; b) tendencia de las variables ambientales temperatura P (T), oxígeno disuelto P(OD), conductividad P(Cond) y total de sólidos disueltos P(TDS).

Discusión

Debido a que la mayoría de las especies de *Macrobrachium* se han considerado de amplia distribución geográfica y a que presentan una amplia variación intraespecífica, algunas especies, al menos en el Pacífico de México, requieren una revisión para definir su estatus específico; para ello es necesaria la re-descripción de las especies nominales, para determinar la variabilidad y/o la estabilidad de los caracteres tradicionalmente utilizados, así como explorar y valorar la estabilidad de nuevas características.

Un ejemplo controversial es la presencia de *M. offersii* en el Pacífico mexicano (Villalobos-Figueroa 1967; Pérez Tello *et al.* 2016), especie originaria de Brasil (Holthuis 1952) y considerada exótica en Florida por Holthuis & Provenzano (1970); pero varios autores opinan que se trata de un complejo de especies en América tropical (Pileggi *et al.* 2014; García-Velazco *et al.* 2017); lo que hace dudosa su presencia en el Pacífico, en éste contexto, Rossi & Mantelatto (2013) mencionaron que no hay flujo génico entre las poblaciones de ambas costas de América y por lo tanto, los ejemplares considerados *M. offersii* en el Pacífico realmente se tratan de una especie hermana y criptica.

De las seis especies registradas en el arroyo El Aguaje, Oaxaca, cuatro de ellas: *Macrobrachium acanthochirus*, *M. americanum*, *M. michoacanus* y *M. hobbsi*, presentaron las características diagnosticas de la respectiva especie nominal; por otro lado *M. cf. offersii* es distinta de la especie nominal en la ornamentación de la quela; en el caso de *M. cf. occidentale*, es necesario recolectar mayor número de ejemplares por que sólo se obtuvieron tres, además de comparar con ejemplares topotipo.

Por su parte, tres de las especies presentaron diferentes morfotipos: *M. michoacanus* presentó tres formas, mientras que *M. hobbsi* y *M. cf. offersii* presentaron dos formas cada una; en el caso de *M. michoacanus* la forma A y la forma C predominaron en la temporada de secas mientras que la forma B solo se presentó en la temporada de lluvias y fue escasa; en el caso de *M. hobbsi* la forma A predominó en la temporada de lluvias mientras que la forma B en la temporada de secas, ambas con abundancias similares; lo cual manifiesta la influencia que tiene la disminución del cauce y los cambios en las variables ambientales durante el año en las formas de *Macrobrachium* que se presentan; de manera que al cambiar el ambiente físico y los recursos disponibles, algunas características morfológicas serán seleccionadas, en el caso de la forma A de *M. hobbsi*, las tallas más grandes así como las quelas robustas y ornamentadas se presentaron cuando aumentó el cauce, posiblemente por una mayor competencia por hembras, alimento e incluso una jerarquización de los machos; mientras que en secas, las tallas pequeñas se presentaron con la disminución de los espacios inundados, las quelas esbeltas y poco ornamentadas pueden ser en respuesta al cambio de hábitos alimenticios o por la ausencia de jerarquías; sin embargo, es necesario estudiar la biología y ecología individual de estas especies.

Por último, en el caso de *M. cf. offersii*, las formas A y B predominaron en temporada de secas y es posible que sus diferencias se deban a la jerarquización entre los machos o al efecto

toro (Karplus & Sagi 2009; Vega-Villasante *et al.* 2011c, Vega- Villasante *et al.* 2014); sin embargo, esto no está comprobado para dicha especie.

En el arroyo El Aguaje fue evidente la variabilidad morfológica de las especies de *Macrobrachium*, principalmente entre los juveniles, pero se identificaron las diferentes etapas de vida de *M. hobbsi*, *M. americanum*, *M. michoacanus* y *M. cf. offersii*, además de obtener el intervalo de variación de sus proporciones; sin embargo, éste no se pudo contrastar con las descripciones de las especies nominales porque carecen de sus respectivos intervalos de variación o bien no se ha analizado características como las piezas bucales, las ilustraciones en las descripciones son escasas o ausentes, utilizan características que son poco informativas o les falta indicar la localidad de procedencia.

Por su parte, Villalobos-Hiriart *et al.* (2010) mencionaron que la posibilidad de encontrar nuevas especies en sistemas poco estudiados es común; pero la mayoría de las investigaciones sobre *Macrobrachium* se han enfocado en ríos permanentes y de amplio cauce, proporcionando menor importancia a los sistemas intermitentes y poco caudalosos, que son abundantes en el Pacífico sur mexicano donde se han documentado 17 cuencas autóctonas y otros sistemas asociados (Ortíz-Pérez 2010).

El Pacífico sur mexicano es una región con un relieve accidentado y una intrincada hidrología (Lankford 1977; De la Lanza Espino *et al.* 2013) que provee una elevada heterogeneidad ambiental y consecuentemente, mayor número de nichos (Ward & Tockner 2001). Con base en nuestros resultados, es posible que la riqueza de *Macrobrachium* éste siendo subestimada, ya que en México sólo el 10% de las investigaciones sobre éste género son estudios taxonómicos (García-Guerrero *et al.* 2013), en algunos casos no se han realizado de manera sistemática o con descripciones estandarizadas, por lo que falta incrementar el esfuerzo de muestreo en áreas poco exploradas.

En el arroyo El Aguaje, se registraron 253 ejemplares de *Macrobrachium* correspondientes a seis especies, de las cuales tres presentaron diferentes morfotipos. En el transcurso de la temporada de lluvias como de secas se modificó el cauce del arroyo y en consecuencia hubo distintos microambientes como caídas de agua, pozas, rápidos, vados y charcos (Figuras 4-5), lo que representó gran variedad de espacios que pueden ser ocupados por diferentes organismos, entre ellos los *Macrobrachium*; en éste contexto, McCabe (2010) mencionó que los gradientes de las características físicas en los ríos y arroyos, promueven la heterogeneidad ambiental y determinan la diversidad que se establece.

En el arroyo intermitente El Aguaje las especies con mayor abundancia relativa fueron *M. hobbsi* y *M. americanum* (Figura 51), la primera se presentó todo el año; por el contrario *M. cf. occidentale* y *M. acanthochirus* fueron escasas y solo se presentaron un mes en la estación lluviosa (Figura 47). En contraste, Villalobos-Hiriart *et al.* (2010) encontraron que en los ríos permanentes Zimatán y Coyula, Oaxaca, las especies más abundantes fueron *M. tenellum* (Smith, 1871) y *M. michoacanus*, mientras que *M. hobbsi* y *M. offersii* fueron escasas. En otro estudio en el río permanente Terraba en Costa Rica, Rólier-Lara & Wehrtmann (2011) indicaron que *M.*

digueti (Bouvier 1895), *M. occidentale* y *M. tenellum* fueron las especies más abundantes, mientras que *M. americanum* fue la más escasa.

En el caso de *M. americanum*, esta diferencia se debe a que habita preferentemente en ríos con fuertes modificaciones temporales del cauce, situación que permite su reproducción, la cual sucede entre mayo y septiembre (García-Guerrero & Hendrickx 2009; García-Guerrero *et al.* 2015). Algo similar puede estar ocurriendo en el caso de *M. hobbsi*, pero, al igual que el resto de las especies del género que no son de importancia económica en el Pacífico de México, el estudio de su biología y ecología esta incompleto.

Con respecto a las secciones establecidas, los índices de diversidad y el resultado del ACP demostraron que en el arroyo El Aguaje, todas las especies se distribuyen igualmente entre los 0 y 2,000 m de distancia de la línea de costa (Figuras 49-50, Tabla 7), independientemente de la variación en los parámetros ambientales registrados; por lo que el arroyo El Aguaje, puede estudiarse como un solo escenario relativamente homogéneo respecto a la diversidad de *Macrobrachium*; por el contrario, comparando la temporada de lluvias con la de secas, la comunidad de *Macrobrachium* se modificó significativamente de la siguiente manera:

Durante la temporada de lluvias el cauce creció, lo que modificó la disponibilidad y la variedad de escondites (Figura 4), en consecuencia, tanto la riqueza como la abundancia aumentaron a 3-6 especies y 27–67 ejemplares, por lo que se registraron valores mayores de diversidad ($H' = 1.28\text{--}2.1$ bits/ind) y de equidad ($J = 0.71\text{--}0.94$), pero el menor de dominancia ($\lambda = 0.29\text{--}0.54$); lo que indica que las abundancias, así como los recursos disponibles, tales como alimento y espacio, se distribuyeron equitativamente para las distintas especies de *Macrobrachium* durante la estación lluviosa.

En el transcurso de la temporada de estiaje se secaron los primeros 500 m del arroyo, igual que pozas, vados y caídas de agua a lo largo del área de estudio, permaneciendo solo algunos charcos (Figura 5), lo que posiblemente redujo tanto la disponibilidad como la variedad de refugios, aumentando el efecto de depredación (Collins *et al.* 2007) y en consecuencia, tanto la riqueza como la abundancia disminuyeron entre 1-3 especies y 3-20 ejemplares; en esta estación, la diversidad bajó ($H' = 1.56\text{--}0$ bits/ ind), la equidad disminuyó solo en mayo debido a que fue el mes más seco, mientras la dominancia aumentó ($\lambda = 0.35\text{--}1$); aunque la comunidad fue menos diversa, la abundancia de las especies fueron equitativas, excepto en mayo en el que *M. hobbsi* fue la única especie (dominancia total); lo cual se puede atribuir a la disminución del cauce que favorece la presencia de especies pequeñas y limitó la de camarones de tallas mayores como *M. americanum*.

Además, por su abundancia en la estación de secas, *M. hobbsi* se considera tolerante al aumento de la temperatura y la concentración de iones (conductividad) así como la disminución del oxígeno disuelto y el total de sólidos disueltos, que fueron las condiciones ambientales que prevalecieron; sin embargo, el estudio sobre las preferencias y los hábitos ecológicos de ésta y otras especies de *Macrobrachium* en el Pacífico de México esta incompleto (García-Guerrero *et al.* 2013).

A pesar de que en el arroyo El Aguaje, las condiciones ambientales del río y el esfuerzo de muestreo fueron diferentes a las mencionadas por Villalobos-Hiriart *et al.* (2010), que incluyeron la cuenca alta media y baja, de los ríos Copalita, Zimatán y Coyula, obtuvieron 3,200 crustáceos decápodos pertenecientes a tres familias, cuatro géneros y 13 especies, de estas, siete fueron de *Macrobrachium*; se registraron valores comparables a los del presente estudio para los índices de diversidad ($H' = 2.5-3$ bits/ind), equidad ($J = 0.80-0.90$) y de dominancia ($\lambda = 0.1-0.3$) en la cuenca baja de esos ríos.

En éste contexto, Soberón & Miller (2009) explicaron que la estructura espacial y la heterogeneidad del ambiente afectan la dinámica poblacional y el proceso evolutivo de las especies; en el caso de El Aguaje, la diversidad de *Macrobrachium* registrada responde a la condición intermitente del arroyo, que provee mayor heterogeneidad ambiental y recursos suficientes para que seis de las siete especies de *Macrobrachium* presentes en el Pacífico de mexicano, lo habiten, pero encontrándose menos abundantes en comparación con poblaciones de ríos permanentes, los cuales presentan condiciones ambientales relativamente más estables (McCabe 2010).

En el arroyo El Aguaje, como resultado de la reducción gradual del cauce hasta su sequía, la tendencia de las variables ambientales obtenidas mediante Análisis Radial de Clasificación Neuronal, mostraron diferencias tanto temporales como espaciales; sin embargo, esto es distinto en ríos permanentes de mayor cauce, como en San Pedro-Mezquitil, Nayarit, donde no hubo variaciones temporales o espaciales significativas en la temperatura y el oxígeno disuelto, durante el 2009 y el 2012 (López-Uriarte *et al.* 2018).

Ward & Tockner (2001) mencionaron que, durante el periodo de lluvias, tanto en ríos como en arroyos se modifica el ambiente por la inundación de hábitats y estos se homogenizan; por el contrario, al disminuir el cauce, los cuerpos de agua recuperan sus características propias, incluyendo el hábitat y los organismos que los ocupan. Con base en lo anterior y en los resultados del análisis de componentes principales (ACP) a lo largo del año, se evidenció un cambio estacional en el ensamblaje de camarones del género *Macrobrachium* y se conformaron tres grupos que predominaron, cada uno bajo condiciones ambientales particulares durante cierta temporada (Figura 53):

- 1) El primer grupo que incluye a *M. acanthochirus*, *M. hobsii* forma A, *M. michoacanus* forma B y *M. cf. occidentale*, se presentó en temporada de lluvias, en los meses de agosto y septiembre en los que se observaron estanques, caídas de agua, rápidos y pozas, es decir, ambientes con flujo de agua constante; lo que coincide con lo mencionado por López-Uriarte *et al.* (2018) para el río San Pedro Mezquitil, Nayarit y Rólier-Lara & Wehrtmann (2011) en el río Térraba, Costa Rica para *M. hobsii* y *M. occidentale*, respectivamente, quienes las capturaron bajo condiciones similares.
- 2) El segundo grupo solo incluye a *M. americanum* y se registró entre las temporadas de lluvias y secas, en los meses de octubre a marzo, en los que se observaron estanques, vados y charcos; es decir, ambientes con poco flujo de agua, lo que coincide con lo registrado por López-Uriarte *et*

al. (2018) y Rólier-Lara & Wehrtmann (2011) quienes capturaron esta especie bajo condiciones similares.

3) El tercer grupo incluye a *M. hobbsi* forma B, *M. michoacanus* forma A y forma C, *M. cf. offersii* forma A y forma B, se presentó en la temporada de secas, en los meses de abril mayo y junio, en los que el arroyo se secó, por lo que solo hubo estanques y charcos; es decir, ambientes sin flujo de agua, lo cual coincide con los resultados de Pérez Tello *et al.* (2016) que capturaron a *M. offersii* en Sonora, México, bajo condiciones similares. López- Uriarte *et al.* (2018) registraron a *M. michoacanus* en sitios con corriente de agua y vegetación adyacente, contrario a lo registrado en el arroyo El Aguaje, donde se capturó en charcos con una considerable cantidad de materia orgánica a causa de desagües urbanos.

Con base en los resultados del ACP, las tendencias de las variables ambientales y los microhábitats observados durante el periodo de secas (Figuras 4-5), se considera que las formas del grupo tres (Figura 53 c), son tolerantes al aumento de la temperatura, a la disminución del oxígeno disuelto, a la desecación y la eutrofización; especialmente *M. hobbsi* forma B que fue abundante; mientras que las especies del primer grupo son menos tolerantes, especialmente *M. acanthochirus* y *M. cf. occidentale* que son especies raras ya que representaron menos del 5% de la población total y se presentaron solo un mes.

En el arroyo El Aguaje se obtuvieron adultos, hembras ovígeras y juveniles de la mayoría de las especies, excepto de *M. acanthochirus* y *M. cf. occidentale* para las que se registró un macho adulto y pocas hembras en cada caso, lo cual coincide con lo mencionado por Bauer (2011a; 2011b; 2013) quien mencionó que debido a sus hábitos migratorios y a que requieren de agua salobre y zooplancton para el desarrollo de sus larvas, la parte baja de los ríos tiene gran importancia para *Macrobrachium*, ya que funciona como área de agregación para los reproductores, de crianza y de protección para los juveniles.

Aunque el ACP por sección indicó que en cuanto a la diversidad de *Macrobrachium*, el arroyo El Aguaje se puede estudiar como un escenario homogéneo, el Análisis de Correspondencia para todas las especies y para cada grupo de especies (1, 2 y 3), demostraron que las etapas de vida de cada grupo de especies, se asociaron a diferentes secciones del arroyo y en cada caso la tendencia de las variables ambientales bajo las que se presentaron dichas asociaciones, fue diferente (Figuras 54–57).

Los adultos de *Macrobrachium* de todas las especies, por lo general se asociaron entre los 500–1,500 metros de distancia de la costa, en las temporadas tanto de lluvias como de secas y fueron abundantes; mientras que las hembras ovígeras del primer grupo de especies fueron abundantes y se asociaron preferencialmente a sitios cercanos de la costa (entre los 500–1000 m de distancia), pero, el resto de los meses las hembras ovígeras fueron escasas, por lo que no hubo ninguna asociación (Figuras 54–56); al revisar el modelo de correspondencia para el total de especies, se registró que las hembras ovígeras, sin distinción de especie, se asociaron preferentemente entre los 0 y 500 m de distancia de la costa.

Por otra parte, entre agosto y septiembre del 2017, los juveniles se ubicaron en los primeros 500 metros de la costa, mientras entre octubre del 2017 y marzo del 2018 se encontraron entre 1.500 y 2,000 m de la costa (Figuras 54-55), lo que coincide con lo descrito por Bauer (2011a; 2011b) quien mencionó que los *Macrobrachium* en etapa juvenil llevan a cabo dicha migración; posiblemente en el arroyo El Aguaje éste evento se vea influenciado por la reducción del cauce durante la temporada de secas.

Mendoza-Cariño *et al.* (2014) mencionaron que la zona ribereña ubicada en la planicie costera, conforma un ecotono espacial y temporal, con alta diversidad biológica, que juega un papel complejo debido a su posición entre los sistemas acuático y terrestre. En éste contexto, el arroyo El Aguaje es un sistema temporal, usado como desagüe de zonas habitacionales en donde, a pesar del impacto antropogénico, se registró una alta diversidad de *Macrobrachium*, además de registrar la presencia de otros organismos como peces, tortugas, iguanas, sapos, ranas, murciélagos, entre otros; esta biodiversidad, hace necesario tomar medidas para conocer y monitorear su estado, reducir el impacto humano y mantener los recursos naturales aprovechables a través de un manejo sustentable.

Conclusiones

- Se obtuvieron 253 ejemplares de seis especies de *Macrobrachium*, cuatro corresponden con la especie nominal y dos fueron *confer*.
- *Macrobrachium cf. olfersii* y *M. hobbsi* tienen dos distintas formas mientras que *M. michoacanus*, tres.
- *Macrobrachium hobbsi* fue predominante con 74 ejemplares a lo largo del año, le siguió *M. americanum* con 54 ejemplares y *M. michoacanus* con 40 ejemplares; mientras que *Macrobrachium cf. occidentale* y *M. acanthochirus* fueron especies raras, sólo estuvieron en noviembre.
- El Aguaje tiene alta diversidad de *Macrobrachium*, lo cual se atribuye a la heterogeneidad ambiental que posee.
- Entre las secciones de El Aguaje, la abundancia de cada especie fue similar y se observa como un escenario homogéneo.
- Se registró una variación temporal en el ensamblaje conformándose tres grupos de especies predominantes.
- El primer grupo, entre agosto y septiembre, incluye a *M. hobsii* forma A, *M. michoacanus* forma B, *M. acanthochirus* y *M. cf. occidentale*; el segundo, entre octubre y marzo se conformó con *M. americanum*; el último, de abril a junio, se formó con *M. hobsii* forma B, *M. michoacanus* formas A y C, y *M. cf. olfersii* formas A y B.
- La forma B de *M. hobbsi* se consideró tolerante al incremento de la conductividad y temperatura, por la reducción del cauce.
- La temperatura, conductividad, oxígeno disuelto y total de sólidos disueltos mostraron amplias variaciones tanto espacial como temporal.

- Aunque la temperatura, conductividad, oxígeno disuelto y total de sólidos disueltos se relacionaron con la abundancia de *Macrobrachium*, su influencia no fue significativa.
- Los machos se asociaron entre los 1,000 y 1,500 m de distancia de la línea de costa, las hembras ovígeras entre 0-1,000 m, mientras que los juveniles estuvieron de agosto-septiembre de 0 a 500 m y de octubre a marzo, entre 1,500 y 2,000 m.

Referencias

- Ahyong, S.T. & Yeo, D.C.J. (2007) Feral populations of the Australian Red-Claw crayfish (*Cherax quadricarinatus* von Martens) in water supply attachments of Singapore. *Biological Invasions*, 9, 943–946.
- Albertoni, E.F., Palma-Silva, C. & Esteves, F.D.A. (2003) Overlap of dietary niche and electivity of three shrimps species (Crustacean, Decapoda) in a tropical coastal lagoon, Río de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(1), 135–140.
- Alfaro, R.M., Ramírez-Martínez, C., González C.A. & del Castillo, M.E.M. (2014) Principales vías de introducción de las especies exóticas. Pp: 43–73, *In*: Mendoza, R. & Koleff, P. (eds.), *Especies acuáticas invasoras en México*. CONABIO, México.
- Álvarez, F., Bortolini, J.L., Villalobos J.L. & García, L. (2014) La presencia del acocil australiano *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868) en México. Pp: 603–622 *In*: Low-Pfeng, A.M., Quijón, P.A., Peters-Recagnos, E. (eds.) *Especies invasoras acuáticas: casos de estudio en ecosistemas de México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México, 633 pp.
- Arana-Magallón, F. (1974) Experiencias sobre el cultivo del langostino *Macrobrachium americanum* (Bate1968), en el Noroeste de México. Pp: 139–147 *In*: Dupree, H.K., Price, K.S. Jr., Shaw W.N. & Danberg K.S. (Eds.), *Actas del Simposio sobre Acuicultura en América Latina*, FAO, Fisheries reports, Roma, Italia, 159(1):139–147: Consultado el 5 de septiembre de 2017: http://www.fao.org/docrep/005/ac866s/AC_866S19.htm
- Bastida-Zavala, J.R., García-Madrugal, M.S., Rosas-Alquicira, E.F., López-Pérez R.A., Benítez-Villalobos, F., Meraz-Hernando, J.F., Torres-Huerta, A.M., Montoya-Márquez, A. & Barrientos-Luján, N.A. (2013) Marine and coastal biodiversity of Oaxaca, México. *Check List*, 9(2), 329–390.
- Bate, C. S. (1868) On a new genus, with four new species, of freshwater prawns. *The Proceedings of the Zoological Society of London*, 1868, pp. 363–368.
- Bauer, R. (2004) *Remarkable shrimps: Adaptations and natural history of the carideans*. 1^a ed., University of Oklahoma Press, Norman Publisher, 282 pp.
- Bauer, R. (2011a) Amphidromy and migrations of freshwater shrimps. I. Costs, benefits, evolutionary origins and an unusual case of amphidromy. Pp: 145–156 *In*: Asakura, A. (ed.), *New Frontiers in Crustacean Biology*. Brill, Japón.

- Bauer, R. (2011b) Amphidromy and migrations of freshwater shrimps. II. Delivery of hatching larvae to the sea, return of juvenile upstream migration and human impacts. Pp: 157–168 In: Asakura, A. (ed.), *New Frontiers in Crustacean Biology*. Brill, Japan.
- Bauer, R. (2013) Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea. *Studies on Freshwater Decapods. Latin American Journal of Aquatic Research*, 41 (4), 633–650.
- Bouvier, E.L. (1895) Sur les Palémons recueillis dan les eaux douces de la Basse-Californie par M. diguet. *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 1, 106–109.
- Collins, P.A., Williner, V. & Giri, F. (2007) Littoral communities. Macrocrustaceans. Pp: 277-302 In: Iriondo, M. H., Paggi, J.C. & Parma, M.J. (eds.) *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer Science & business Media, Verlag Berlin Heidelberg, 379 pp.
- CONAGUA (2018) Pronostico climático del Sistema Meteorológico Nacional. Consultado el 3 septiembre de 2018: <https://smn.cna.gob.mx/es/climatologia/pronostico-climatico/precipitacion-form>
- Cupul-Magaña, F.G., Rubio-Delgado, A., Molano-Rendón, F. & Reyes-Juárez, A. (2008) Contenido estomacal de neonatos de *Crocodylus acutus* (Cuvier, 1807) en Boca Negra, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 16, 41–45.
- De la Lanza Espino, G., Pérez, M.A.O., & Pérez, J.L.C. (2013) Diferenciación hidrogeomorfológica de los ambientes costeros del Pacífico, del Golfo de México y del Mar Caribe. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía*, (81), 33–50.
- De Grave, S. & Fransen, C.H.J.M. (2011) Carideorum catalogus: The recent species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische mededelingen, Leiden*, 85(9), 195–589.
- Espinosa-Chaurand, L.D., Vargas-Ceballos, M.A., Guzmán-Arroyo, M., Nolasco-Soria, H., Carrillo-Farnés, O., Chong-Carrillo, O. & Vega-Villasante, F. (2011) Biología y cultivo de *Macrobrachium tenellum*: Estado del arte. *Hidrobiológica* 21(2): 98–117.
- Espinosa, J.L. & Rodríguez, A. (1986) El Langostino: Un alimento en peligro. Serie medio ambiente en Coatzacoalcos. Pp: 30–96. In: Toledo, A., & A. Vázquez Botello. 1988. *Energía, ambiente y desarrollo*. Centro de Eco desarrollo, México.
- García-Guerrero, M.U. & Hendrickx M.E. (2009) External description of the embryonic development of the prawn, *Macrobrachium americanum* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae) based on the staging method. *Crustaceana*, 82(11), 1413–1422.
- García-Guerrero, M.U., Becerril-Morales, F., Vega-Villasante F. & Espinosa-Chaurand, L.D. (2013) Los langostinos del género *Macrobrachium* con importancia económica y pesquera en América Latina: conocimiento actual, rol ecológico y conservación. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4), 651–675.
- García-Guerrero, M.U., Romero, D.L.S. R., Vega-Villasante, F. & Cortes-Jacinto, E. (2015) Conservation and aquaculture of native freshwater prawns: the case of the cauque river prawn *Macrobrachium americanum* (Bate, 1868). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 43(5), 819–827.

- García-Mendoza, A. J., Ordóñez, M. de J. & Briones-Salas M. (2004) Biodiversidad de Oaxaca [Biodiversity of Oaxaca]. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wild Life Fund. México.
- García-Velazco, H., Maeda-Martínez, A.M., Obregón-Barboza, H., Rodríguez-Almaraz, G., Villalobos-Hiriart, J. L. & Murugan, G. (2014) Evidence of oceanic dispersal of a disjunctly distributed amphidromous shrimp in Western North America: first record of *Macrobrachium occidentale* from the Baja California Peninsula. *Journal of Crustacean Biology*, 34(2), 199–215.
- Hair, F., Anderson, J., Tatha M. L. & Black, C. (1999) *Multivariate data analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 542 pp.
- Haykin, S. 1999. *Neural Networks: A Comprehensive Foundation*. Prentice Hall, New Jersey. 842 pp.
- Hedgpeth, J. W. (1949) The North American Species of *Macrobrachium* (River Shrimp). *Texas Journal of Science*, (1), 28–38.
- Hendrickx, M.E. (1984) Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, México. II. The decapod crustaceans of Estero El Verde. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 11(1), 23–48.
- Hendrickx, M.E. (1995) Camarones. Pp: 417–537 *In*: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (eds.), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca: Pacífico centro oriental*. Vol. 1. FAO, Roma, Italia, 646 pp.
- Hernández, L., Murugan, G., Ruiz-Campos, G. & Maeda-Martínez, A.M. (2007) Freshwater shrimp of the genus *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) from the Baja California Peninsula, México. *Journal of Crustacean Biology*, 27(2), 351–369.
- Holthuis, L.B. (1950) Subfamily Palaemoninae. The Palaemonidae collected by the Siboga and Snellius expeditions with remarks on other species. I. The Decapoda of the Siboga expedition Part X. *Siboga Expeditie, a*, Vol. 39, 238 pp.
- Holthuis, L.B. (1952) A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemoninae. *Allan Hancock Foundation Publications: Occasional Papers*, 12(1), 400 pp.
- Holthuis, L.B. & Provenzano, A.J. (1970) New distribution records for species from *Macrobrachium* with notes on the distribution of the genus in Florida (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 19, 211–213.
- Holthuis, L.B., & Ng, P.K. (2009) Nomenclature and taxonomy. Pp: 12–17 *In*: New, M.B., Tidwell, J.H., D'abramo, L.R. & Kutty, M.N (eds.) *Freshwater prawns: Biology and farming*. 1^a ed. John Wiley & Sons, Iowa, 533 pp.
- INEGI (2008) *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, San Pedro Mixtepec-distrito 22, Oaxaca*. Consultado el 5 de septiembre de 2017 de 2017: <http://www3.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datosgeograficos/20/20318.pdf>

- Jayachandran, K.V. (2001) Palaemonid prawns: Biodiversity, Taxonomy, Biology and Management. Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire, USA, 624pp.
- Jalihal, D.R., Sankolli, K.N. & Shenoy, S. (1993) Evolution of larval developmental patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus *Macrobrachium*. Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). Crustaceana, 65(3), 365–376.
- Karplus, I. & Sagi, A. (2009) The biology and management of size variation. Pp: 316–347 In: New, M.B., Tidwell, J.H., D'abramo, L.R. & Kutty, M.N. (eds.) Freshwater prawns: Biology and farming. 1^a ed. John Wiley & Sons, Iowa, 533 pp.
- Kensler, C.B., Weller, A., & Grande, J. M. (1974) El desarrollo y cultivo del langostino de río en Michoacán y Guerrero, México. Contribución a los estudios pesqueros de México. FAO, Departamento de Pesca, Roma, Italia, 11: 36 pp.
- Köppen, W. (1900) Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. (Schluss). Geographische Zeitschrift, 6(12. H), 657–679.
- Krebs, C.J. (1989) Ecological methodology. 2^a ed., Harper Collins Publications, Oxford, 654 pp.
- Lankford, R. R. (1977) Coastal lagoons of México their origin and classification. In Estuarine Processes: Circulation, Sediments, and Transfer of Material in the Estuary: 182–215 pp.
- López-Urriarte, E., Robles-Jarero, E. G., Alejandro-Vargas Ceballos, M., & Vega-Villasante, F. (2018) Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) from the San Pedro-Mezquital River, Nayarit, México. Latin American Journal of Aquatic Research, 46(3), 593–598.
- Ludwig, J. A. & Reynolds, J. F. (1988) Statistical ecology. John Wiley & Sons, U.S.A., 337 pp.
- Lockington, W.N. (1878) Notes on Pacific coast Crustacea. Bulletin of the Essex Institute, 10, 159–165.
- March, J.G. & Pringle, C.M. (2003) Food web structure and basal resource utilization along a tropical island stream continuum, Puerto Rico. Biotropica, 35 (1), 84–93.
- March, J.G., Pringle, C.M., Townsend, M.J. & Wilson, A.I. (2002) Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. Freshwater Biology, 47 (3), 377–390.
- McDowall, R. (2007) On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. Fish and Fisheries 8: 1–13
- Mejía-Ortíz, L.M., López Mejía, M., Chim, A.C., Perera-Pech, Y., Crandall, K.A., Frausto-Martínez, O. & Santander-Botello, L.C. (2016) Freshwater prawns (Palaemonidae: *Macrobrachium*) with abbreviated larval development in rivers of México: Uses, management and conservation opportunities. "River Basin Management" InTech.
- Mendoza-Alfaro, R.E., Rodríguez Almaraz, G.A. & Castillo-Alvarado, S.A. (2011) Riesgo de dispersión y posibles impactos de los acociles australianos del género *Cherax* en México. Universidad Autónoma de Nuevo León, CONABIO.
- Mendoza-Alfaro, R.E., Ramírez-Martínez C., González, A. & del Castillo, M. E. M. (2014) Principales vías de introducción de las especies exóticas. Pp 43–73. In: Mendoza R. & Koleff,

- P. (Eds.) Especies acuáticas invasoras en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Mendoza Cariño, M., Quevedo Nolasco, A., Bravo Vinaja, Á., Flores Magdaleno, H., de la isla, D. B., de Lourdes, M. & Zamora Morales, B. P. (2014) Estado ecológico de ríos y vegetación ribereña en el contexto de la nueva Ley General de Aguas de México. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 30 (4), 429–436.
- Moreno, C.E. (2001) Métodos para medir la biodiversidad. MT manuales y tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, España, 84 pp.
- Murphy, N.P. & Austin, C.M. (2005) Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): Biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development. *Zoologica Scripta*, 34(2), 187–197.
- New, M.B., (2002) Farming freshwater prawns, a manual for the culture of the giant river prawn (*Macrobrachium rosenbergii*), FAO, Fisheries Technical Paper, Rome, 428,141-178.
- New, M.B., Tidwell, J.H., D'abramo, L.R., & Kutty, M.N. (Eds.) (2009) Freshwater prawns: Biology and farming. John Wiley & Sons, 531 pp.
- Ortíz-Pérez, M. (2010) Clasificación ecogeográfica de las cuencas hidrográficas: el caso de México. Las cuencas hidrográficas de México: diagnóstico y priorización. Instituto de Ecología de México, Press, México: 22–25.
- Otto, M. (1998) Multivariate methods. In: Kellner, R., Mermet, J.M., Otto, M., Widmer, H.M. (Eds.), *Analitical chemistry*. Wiley-CVH, Weinheim, Germany.
- Pérez Enriquez, V.I. (2015) Revisión faunística de palemónidos (Decapoda: Caridea) del Pacífico sur de México. Tesis de licenciatura de Biología Marina, Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, 110 pp.
- Pérez-Tello, M. G., Gallo-Reynoso, J. P., Villalobos-Hiriart, J. L. & Mondragón-Mota, J. G. (2016) Registro de *Macrobrachium olfersii* en un arroyo temporal de San Carlos, Guaymas, Sonora, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(4), 1379–1382.
- Pérez-Velázquez, P.A., Hernández-Ventura, S., Ulloa-Ramírez, P., Patiño-Valencia, J.L. & J. Tovar Ávila. (2011) La pesca del langostino (*Macrobrachium tenellum*) en la laguna de Mexcaltitán, Nayarit, una alternativa económica regional. *Ciencia Pesquera*, 19(1), 14 pp.
- Pileggi, L.G. & Mantelatto, F. L. (2010) Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected american species. *Invertebrate Systematics*, 24(2), 194–208.
- Pileggi, L.G., Rossi, N., Wehrtmann, I.S. & Mantelatto, F.L. (2014) Molecular perspective on the American transisthmian species of *Macrobrachium* (Caridea, Palaemonidae). In: Wehrtmann I.S. & R.T. Bauer (Eds), *Proceedings of the Summer Meeting of the Crustacean Society and the Latin American Association of Carcinology*, Costa Rica, ZooKeys: 457pp.
- Ponce-Palafox, J.T., Arana-Magallón, F.C., Cabanillas-Beltrán, H., Esparza-Leal, H. & de Blas, I. (2002) Bases biológicas y técnicas para el cultivo de los camarones de agua dulce nativos del

- Pacífico Americano *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) y *M. americanum* (Bate, 1968). In I Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura, CIVA 2002 (pp. 534–546).
- Raanan, Z. & Sagi A. (1985) Alternative mating strategies in male morphotypes of freshwater prawn *Macrobrachium rosembergii* (De Man), *Biological Bulletin*. 169. 592-601
- Rodríguez de La Cruz M. (1968) Contribución al conocimiento de los palemónidos de México: III. Palemónidos del golfo de California, con notas sobre la biología de *Macrobrachium americanum*. *FAO, Fisheries Reports, Roma, Italia*, 2, 373–380.
- Rodríguez-Uribe, M.C., Vega-Villasante, F., Bauer, R.T. & Guzmán-Arroyo, M. (2014) Migración de camarones anfídromos: Conocimiento actual en América. Pp: 245–275 *In: Lemus, J.L.C. & F.G.C. Magaña (eds.), Temas sobre investigaciones costeras. 1a ed. Universidad de Guadalajara, Jalisco*, 327 pp.
- Rólier-Lara, L., & Wehrtmann, I. S. (2011) Diversity, abundance and distribution of river shrimps (Decapoda, Caridea) in the largest river basin of Costa Rica, Central America. *New Frontiers in Crustacean Biology*. Brill. pp. 197–212.
- Román-Contreras, R. (1978) Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Macrobrachium tenellum* (Smith) (Crustacea: Decapoda, Palaemonidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 6(2), 137–160.
- Román-Contreras, R. (1991) Ecología de *Macrobrachium tenellum* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) en la laguna Coyuca, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 18(1), 87–96.
- Rossi N. & Mantelatto, F. L. (2013) Molecular analysis of the fresh water prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) supports the existence of a single species throughout its distribution. *Plos One* 8(1), e54698.
- Rossi, N., De Grave, S., & Mantelatto, F. L. (2016) A note on the correct spelling of the name of the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae). *Zootaxa*, 4114(5), 587–589.
- Sawaya, M. P. (1946) Sobre alguns camaroes d'agua doce do Brasil. *Zoologia, Sao Paulo*, (11), 393–408.
- Signoret, G. & Brailovsky, D. (2002) Population study of *Macrobrachium tenellum* (smith 1871) in Coyuca de Benítez, Guerrero, México. *In: Escobar-Briones, E. & F. Álvarez. (Eds.), Modern approaches to the study of Crustacea*. Springer, Kluwer Academic, USA. 125–129 pp.
- Soberón, J. & Miller, C. P. (2009) Evolución de los nichos ecológicos. *Miscelanea Matemática*, 49. 83-99.
- Southwood, R.E. & Henderson, P.A. (2000) *Ecological methods*. 3ª ed., John Wiley & Sons (eds.), Blackwell Science, Oxford, 574 pp.
- Spence Bate, C. (1868) On a new genus, with four new species of freshwater prawns. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 363–368.
- Vega-Villasante, F., Galavíz-Parada, J. D., Guzmán-Arroyo, M., Flores Zepeda, C.A. & Espinosa-Chaurand, L. D. (2011a) Efecto de diferentes salinidades sobre el crecimiento y supervivencia

- de juveniles del langostino de río *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871). *Zootecnia Tropical*, 29(4), 467–473.
- Vega-Villasante, F., Martínez-López, E.A., Espinosa-Chaurand, L.D., Cortés-Lara, M.C. & Nolasco-Soria, H. (2011b) Crecimiento y supervivencia del langostino (*Macrobrachium tenellum*) en cultivos experimentales de verano y otoño en la costa tropical del Pacífico mexicano. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 14(2), 581–588.
- Vega-Villasante, F., Espinosa-Chaurand, L.D., Yamasaki-Granados, S., Cortés-Jacinto, E., García-Guerrero, M.U., Cupul-Magaña, A.L., Nolasco-Soria, H. & Guzmán-Arroyo, M. (2011c) Acuicultura del langostino *Macrobrachium tenellum*: Engorda en estanques semirústicos. De La Noche (eds.), Jalisco, México, 87 pp.
- Vega-Villasante, F., García-Guerrero, M.U., Cortés-Jacinto, E., Yamasaki-Granados, S., Montoya-Martínez, C.E., Vargas-Ceballos, M.A. & Espinosa-Chaurand, L.D. (2014) Los camarones de agua dulce del género *Macrobrachium*: Biología, ecología y explotación. Pp: 276–316 *In*: Lemus, J.L.C. & F.G.C. Magaña (eds.), Temas sobre Investigaciones Costeras. Universidad de Guadalajara, Jalisco: 327 pp.
- Villalobos-Figueroa, A. (1967) Estudio de los Palaemonidae de México. *Macrobrachium acanthochirus* n. sp., del suroeste de México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*, 37, 167–174.
- Villalobos-Figueroa, A. (1969) Problemas de especiación en América de un grupo de Palaemonidae del género *Macrobrachium*. *FAO, Fisheries report*, 57(3), 1055–1066.
- Villalobos-Hiriart, J. L., & Nates-Rodríguez, J.C. (1990) Dos especies nuevas de camarones de agua dulce del género *Macrobrachium* (Spence Bate, 1868) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae), de la vertiente occidental de México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*, 61, 1–11.
- Villalobos-Hiriart, J.L., Cantú, A. & Lira-Fernández, E. (1993) Los crustáceos de agua dulce de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44: 267–290.
- Villalobos-Hiriart J.L., Álvarez, F., Hernández, C., de la Lanza-Espino, G. & González-Mora, I.D. (2010) Crustáceos decápodos de las cuencas Copalita, Zimatán y Coyula, en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 99–111.
- Ward, J. V., & Tockner, K. (2001) Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology*, 46(6), 807–820.
- Wicksten, M.K. & Hendrickx, M.E. (2003) An updated checklist of benthic marine and brackish water shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Stenopodidea, Caridea) from the Eastern Tropical Pacific. *Contributions to the study of East Pacific crustaceans*, 2, 49–76.
- Wiegmann, A. F. A. (1836) Beschreibung einiger neuen Crustaceen des Berliner Museums aus México und Brasilien. *Archiv für Naturgeschichte*, 2, 145–151

Anexos.

Anexo 1. Lista de especies de *Macrobrachium* del Pacífico mexicano

Especie	Localidad tipo	Registros históricos	Autor
<i>Macrobrachium acantochirus</i> Villalobos-Figueroa, 1967	Río Valdeflores, Oaxaca.	Guerrero: Coyuca.	Román-Contreras (1991)
		Oaxaca: La Mina; Río Tonameca; Laguna de Manialtepec.	Pérez Enriquez (2015)
<i>Macrobrachium americanum</i> Bate, 1868	Lago Amatitlán, Guatemala	Sonora: Guaymas. BCS: La Paz; Cabo San Lucas. Sinaloa: Río Presidio; Río Quelite. Jalisco: Ríos Santiago y Ameca. Colima: Río Armería.	Holthuis (1952)
		Sonora: Río Yaqui; Río Mayo. Sinaloa: Río Fuerte; Río Presidio.	Rodríguez de La Cruz (1968)
		Michoacán: Caleta de Campos; Chuta, San Rafael y La Villita. Guerrero: Bahía Petatlán.	Kensler <i>et al.</i> (1974)
		Sinaloa: Río Baluarte.	Arana-Magallón (1974)
		Guerrero: Coyuca.	Román-Contreras (1991)
		BCS: Mulegé; Santa Rita, Presa de Guadalupe, Rancho Las Paredes, San Juanito Nuevo, Rancho Tres Pozas, Rancho Merecuaco; Las Pocitas, Rancho Las Cuevas, Corral de Piedra, Rancho El Caracol, Poza de la Matanza, Santa Fe; El Coyote, Las Vinoramas; Todos Santos, Los Potreros; San Bartolo, Agua Caliente; San José del Cabo, Rancho San Antonio, Poza de Santa Rosa.	Hernández <i>et al.</i> (2007)
		Oaxaca: Coyula; Zimatán; Copalita.	Villalobos-Hiriart <i>et al.</i> (2010)
		BCS: Las Pocitas/San Hilario, Rancho las Cuevas y La Cuchilla; Santa Rita, San Pedro de la Presa y Santa María de Toris; Todos Santos. Oaxaca: Río Verde.	García-Velazco <i>et al.</i> (2014)
		Oaxaca: Arroyo la Mina; Río El Aguaje; Piedra de Fuego; Zipolite y Arroyo de Puerto Ángel.	Pérez Enriquez (2015)
		BCS: Mulegé.	Bouvier (1895)
BCS: Mulegé; La Paz; Cabo San Lucas. Guerrero: Acapulco.	Holthuis (1952)		
Sonora: Río Yaqui; Río Mayo.	Rodríguez de La Cruz, (1968)		
Guerrero: Laguna de Coyuca.	Román-Contreras (1991)		
BCS: Mulegé; Boca de la Sierra; Los Potreros; San José del Cabo. Sinaloa: Río Baluarte. Nayarit: El Colomó. Jalisco: Cuitzmala; Río los Cuartones. Michoacán: La Villita.	Hernández <i>et al.</i> (2007)		
Oaxaca: Coyula; Copalita.	Villalobos-Hiriart <i>et al.</i> (2010)		

<i>Macrobrachium digueti</i> (Bouvier, 1895)	Mulegé Baja California Sur	BCS: San José del Cabo; Todos Santos; Santa Rita. Nayarit: Río Ameca; El Colomó; Ixtapa. Jalisco: Río Purificación. Guerrero: Río Coyuca.	García-Velazco <i>et al.</i> (2014)
		Guerrero: Río Murga. Oaxaca: Río Ostuta. Chiapas: Palenque; Río Chacamax. Veracruz: Río La Palma.	Nates & Villalobos (1990)
		BCS: La Purísima, Ojo de Agua, San Isidro, Camino a San Juanico; Santo Domingo, San Pedro de la Presa; Santa Rita, Rancho San Basilio, Rancho Las Paredes, Rancho Merecuaco; Las Pocitas, Paso Iritú, El Caracol, El Colorado, Los Potreros; San Pedro de la Soledad. Nayarit: Río Huaynamota; Los Salazares.	Hernández <i>et al.</i> (2007)
		Oaxaca: Coyula.	Villalobos-Hiriart <i>et al.</i> (2010)
<i>Macrobrachium hobbsi</i> Nates & Villalobos, 1990	Río El Naranjo, Chiapas	BCS: Santa Rita, La Purísima; Río Ameca; El Colomó; Bahía de Banderas. Oaxaca: Río Verde.	García-Velazco <i>et al.</i> (2014)
<i>Macrobrachium michoacanus</i> Nates & Villalobos, 1990	Río Mexcalhuacán, Michoacán	Jalisco: Río Cuitzamala. Michoacán: Río Chucatitlán; Río Popoyutla. Guerrero: Presa José Ma. Morelos y Pavón (límite entre Michoacán y Guerrero); Río Murga; Río Aguas Blancas. Oaxaca: Río Valdeflores.	Nates & Villalobos (1990)
		BCS: Santa Rita, Rancho San Basilio, Rancho Las Cuevas; Las Pocitas, Paso Iritú, Poza El Cardalito; Poza Los Potreros.	Hernández <i>et al.</i> (2007)
		Oaxaca: Copalita; Zimatán.	Villalobos-Hiriart <i>et al.</i> (2010)
		BCS: Todos Santos, La Poza, Oasis San Pedrito. Guerrero: Río Coyuca; Vado Aguas Blancas.	García-Velazco <i>et al.</i> (2014)
		Guerrero: Coyuca.	Román-Contreras (1991)
		Oaxaca: Coyula; Zimatán; Copalita.	Villalobos-Hiriart <i>et al.</i> (2010)
<i>Macrobrachium occidentale</i> Holthuis, 1950	Río Baluarte, Sinaloa	BCS: Oasis Santa María de Toris; San Pedro de la Presa; Las Pocitas; Todos Santos; El Coyote, Las Vinoramas; El Chucarro; San Venancio. Sinaloa: Río Sinaloa; Sinaloa de Leyva; Vado Guasave, Río Elota; Río Baluarte; Río Presidio. Nayarit: Río Huaynamota. Colima: Río Armería. Michoacán: Río Balsas. Oaxaca: Río Verde; Río Zimatán; Río Copalita; Laguna Mar Muerto.	García-Velazco <i>et al.</i> (2014)
		BCS: La Purísima, Ojo de Agua, San Javier; Santo Domingo, San Juanito Nuevo, Rancho Tres Pozas, Rancho Merecuaco; Las Pocitas, Poza El Cardalito; Todos Santos; Poza El Mechudo; San José del Cabo, Arroyo San José y Poza de Santa Rosa. Nayarit: Los Salazares; Río Santiago; Arroyo Bogadero.	Hernández <i>et al.</i> (2007)
<i>Macrobrachium olfersii</i> (Wiegmann, 1836)	Costas de Brasil	Oaxaca: Coyula.	Villalobos-Hiriart <i>et al.</i> (2010)
		BCS: Todos Santos. Sinaloa: Río Presidio. Oaxaca: Río Verde.	García-Velazco <i>et al.</i> (2014)
		Oaxaca: Arroyo La Mina; Rincón Alegre; Río Tonameca.	Pérez Enriquez (2015)
		BCS: Mulegé.	Lockington (1878)
		Oaxaca: Tangolunda.	Holthuis (1952)

<i>Macrobrachium tenellum</i> (smith,1871) El Polvón Nicaragua	BCS: La Paz. Sinaloa: Los Cocos; Río Presidio.	Rodríguez de La Cruz (1968)
	Guerrero: Chautengo; Mitla; Tres Palos.	Román-Contreras (1978)
	Sinaloa: Estero Verde.	Hendrickx (1984)
	Guerrero: Coyuca.	Román-Contreras (1991)
	BCS: Mulegé; Santa Rita, Merecuaco; Rancho Las Pocitas, Rancho las Cuevas, Corral de Piedra, El Caracol; Todos Santos, La Poza, San Pedrito; San José del Cabo, Estero San José del Cabo. Nayarit: El Colomó; Mezcaltitán; San Blas.	Hernández <i>et al.</i> (2007)
	Oaxaca: Coyula; Zimatán.	Villalobos-Hiriart <i>et al.</i> (2010)
	Guerrero: Coyuca.	Signoret & Brailovsky (2002)
	Nayarit: Laguna de Mexcaltitán.	Pérez-Velázquez <i>et al.</i> (2011).
	Guerrero: Laguna Playa azul; Barra de Tecoaapa; La bocana. Oaxaca: Laguna Candelilla; Santa María del mar; Palmar; Santiago Astata, Río Zimatán; Laguna Santa María Tonameca; Cacaluta; Barra de La Cruz; Piedra de Fuego.	Pérez Enriquez (2015)

Anexo 2. Fórmulas de diversidad

Modelo de Jacknife de primer orden $Jack\ 1 = J + L \frac{m-1}{m}$	Donde: L= número de especies que ocurren solamente en una muestra. M= número de muestras.
Índice de diversidad Shannon-Wiener $H' = -\sum p_i \log_2 p_i$	Donde: ni= número de individuos de la especie i. pi= abundancia proporcional de la especie i (pi= ni/N). N= número total de individuos para las "S" especies
Índice de dominancia de Simpson $\lambda = \sum p_i^2$	Donde: Pi= ni/N ni= número de individuos de la especie i. pi= abundancia proporcional de la especie i
Índice de equidad de Pielou $J' = \frac{H'}{H'_{max}}$	Donde: H' max= Log ₂ (S) (S) = número de especies

Anexo 3. Matrices de abundancia de *Macrobrachium*

A. matriz de abundancia "N" o total. La abundancia de *Macrobrachium* se expresa mensual y por sección en el arroyo El Aguaje. En cada sección se realizó una recolecta y dos réplicas. Sección A1= 0-500 m, A2= 501-1,000 m, A3= 1,001-1,500 m y A4= 1,501-2,000 m.

Mes	secciones	<i>M. americanum</i>	<i>M. acanthochirus</i>	<i>M. hobbsi</i> forma A	<i>M. hobbsi</i> forma B	<i>M. michoacanus</i> forma A	<i>M. michoacanus</i> forma B	<i>M. michoacanus</i> forma C	<i>M. cf. occidentale</i>	<i>M. cf. olfersii</i> forma B	<i>M. cf. olfersii</i> forma A	
				0	0	0	0	0	0	0	0	0
agosto	A1	3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	
		3	0	1	1	0	0	0	0	0	0	
	A2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	A3	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	
		2	0	3	4	0	0	0	0	0	0	
	A4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		0	0	3	1	0	0	0	0	0	5	0
		0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	4	0	0	0	0	0	0	1	1
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
septiembre	A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	A2	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	2
		0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	1
	A3	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	3
	A4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
			0	0	2	2	0	0	0	0	0	1
			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	1	3	0	0	0	0	0	0	
octubre	A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	A2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	1
		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2

		0	0	1	0	0	0	0	0	2	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	2	0	0	1	0	0	0
	A3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A4	2	0	0	2	0	0	1	0	0	0
		4	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<hr/>											
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	1
		1	0	1	0	2	1	0	0	1	2
		2	2	1	0	2	3	4	1	0	0
	A2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
		1	1	0	0	2	0	1	0	0	0
	A3	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0
		5	0	0	0	1	0	1	1	0	0
		3	1	0	0	1	0	0	1	0	0
	A4	3	0	0	0	1	0	2	0	0	0
		3	0	0	0	1	1	0	0	0	0
<hr/>											
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<hr/>											
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

		1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		3	0	0	0	5	0	0	0	0	0
		1	0	0	7	3	0	0	0	0	0
	A3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<hr/>											
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
	A3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<hr/>											
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	A2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
	A3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		1	0	0	1	2	0	0	0	0	0
		1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
	A4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<hr/>											

B. matriz de abundancia de *Macrobrachium* por sección (matriz NA)

La distancia se expresa en metros (m) entre las secciones de muestreo.

Especies	Secciones			
	A1 0-500 m	A2 501-1,000 m	A3 1,001-1,500 m	A4 1,501-2,000 m
<i>M. americanum</i>	7	15	14	18
<i>M. acanthochirus</i>	1	3	1	0
<i>M. hobbsi</i> forma A	6	10	9	11
<i>M. hobbsi</i> forma B	4	8	17	9
<i>M. michoacanus</i> forma A	3	8	9	4
<i>M. michoacanus</i> forma B	1	3	0	1
<i>M. michoacanus</i> forma C	0	4	3	4
<i>M. cf. occidentale</i>	0	1	1	1
<i>M. cf. olfersii</i> forma B	1	2	5	1
<i>M. cf. olfersii</i> forma A	4	7	5	2

C. matriz de abundancia de *Macrobrachium* por mes (matriz Nm)

Especies	Meses							
	2017				2018			
	agosto	septiembre	octubre	noviembre	marzo	abril	mayo	junio
<i>M. americanum</i>	8	2	10	24	2	5	0	3
<i>M. acanthochirus</i>	0	0	0	5	0	0	0	0
<i>M. hobbsi</i> forma A	17	13	4	2	0	0	0	0
<i>M. hobbsi</i> forma B	11	9	4	2	0	7	2	3
<i>M. michoacanus</i> forma A	0	0	0	12	1	8	0	3
<i>M. michoacanus</i> forma B	0	0	0	5	0	0	0	0
<i>M. michoacanus</i> forma C	0	0	3	8	0	0	0	0
<i>M. cf. occidentale</i>	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>M. cf. olfersii</i> forma B	6	0	2	1	0	0	0	0
<i>M. cf. olfersii</i> forma A	1	8	4	5	0	0	0	0

Anexo 4. Métodos utilizados para realizar el Análisis de Componentes Principales (ACP)

A. Método para obtener la ordenación de las abundancias por secciones

La matriz de correlación entre las j secciones ($m_{\text{corr}} "q"$ de N_A) fue estimada (ecuación 3); y con base en esta información una nueva ordenación de las secciones se simuló vía ACP. Las j secciones, se ordenaron según el parecido entre su registro de abundancia total para los i morfotipos de camarones del género *Macrobrachium*. Para éste caso, se esperaron dos resultados posibles:

a) Que la mayoría o todas de las secciones se ordenan en un mismo CP. Entonces, no existe un gradiente de abundancia entre los morfotipos de *Macrobrachium* a lo largo del arroyo El Aguaje.

b) Que haya secciones con mayor (CP primero), media (CP segundo) y menor (CP tercero) abundancia total para los i morfotipos de *Macrobrachium*, entonces, existe un gradiente de abundancia a lo largo del arroyo E I Aguaje.

A continuación, se describe el proceso matricial enfocado a la obtención de la matriz m_corr "q" de N_A :

1.- La matriz N_A fue normalizada bajo el criterio de j , esto es:

$$Z_{ij} = \frac{(x_{ij} - \bar{x}_{ij})}{\sigma_j} \quad (\text{Ecuación 1})$$

Donde:

Z_{ij} es el valor normalizado de la abundancia para la i especie de camarones en cada j sección.

X_{ij} es el valor de la abundancia para la i especie de camarones en la j sección.

\bar{x}_{ij} es el valor medio de la abundancia de camarones en cada j sección.

σ_j es la desviación estándar de la abundancia de camarones en cada j sección.

2.- A la matriz N_A normalizada se llamó Z_q , y con ésta se realizaron las siguientes operaciones matriciales:

$$SCPCm = Zq' * Zq \quad (\text{Ecuación 2})$$

$$m_{corr_q \text{ de } N_A} = SCPC * \left(\frac{1}{nR}\right) \quad (\text{Ecuación 3})$$

Donde:

$SCPC$ es la matriz para la suma cuadrada de productos cruzados matriciales.

Zq' es la matriz transpuesta de Zq .

m_{corr_q} de N_A es la matriz de correlación entre las j secciones.

nR es el número total de especies de camarones *Macrobrachium* ($i=10$).

B. Método para obtener la ordenación de las abundancias mensuales

La matriz de correlación entre los j meses (m_corr "q" de N_m) fue estimada (ecuación 6); con base en esta información, una nueva ordenación de los meses se simuló vía ACP. Los j meses, se ordenaron según el parecido que se tenga entre su registro de abundancia total para las i especies de *Macrobrachium*. Para éste caso, se esperaron dos resultados posibles:

a) Que la mayoría o todos los meses se ordenan en un mismo k CP. Entonces, no existe una variación temporal en la abundancia de especies de camarones del género *Macrobrachium* a lo largo de El Aguaje.

b) Que haya meses con mayor (CP primero), media (CP segundo) y menor (CP tercero) abundancia total para las i especies de camarones de ríos. Entonces, existe una variación temporal en la abundancia de especies de camarones del género *Macrobrachium* a lo largo de El Aguaje y por lo tanto habrá grupos de especies predominantes.

A continuación, se describe el proceso matricial enfocado a la obtención de la matriz de correlación entre los j meses:

1.- La matriz N_m fue normalizada bajo el criterio de j , esto es:

$$Z_{ij} = \frac{(x_{ij} - \bar{x}_{ij})}{\sigma_j} \quad (\text{Ecuación 4})$$

Donde:

Z_{ij} es el valor normalizado de la abundancia para la i especie de *Macrobrachium* en cada j mes.

X_{ij} es el valor de la abundancia para la i especie de *Macrobrachium* en el j mes.

\bar{x}_{ij} es el valor medio de la abundancia de *Macrobrachium* en cada j mes.

σ_j es la desviación estándar de la abundancia de *Macrobrachium* en cada j mes.

2.- A la matriz N_m normalizada se llamó Z_{q2} , y con ésta se realizaron las siguientes operaciones matriciales:

$$SCPCm = Z_{q2}' * Z_{q2} \quad (\text{Ecuación 5})$$

$$m_{corr q \text{ de } N_m} = SCPC * \left(\frac{1}{nR}\right) \quad (\text{Ecuación 6})$$

Donde:

$SCPC$ es la matriz para la suma cuadrada de productos cruzados matriciales.

Z_{q2}' es la matriz transpuesta de Z_{q2} .

$m_{corr q}$ es la matriz de correlación entre las j secciones.

nR es el número total de especies de camarones ($i=10$).

Ambos tipos de ACP fueron desarrollados según Hair *et al.* (1999) y con la versión 7.0 del programa STATISTICA®. Los resultados del ACP fueron desplegados en forma matricial, implementando para cada caso, matrices de cargas factoriales (MCF) (Tabla 7 y 8).

En las MCF están indicados los siguientes componentes estadísticos: El eig-val se utilizó para identificar el CP con secciones o meses ordenados. En cada CP, el eig-val = $\sum C_{ij}^2$. En la MCF, únicamente se interpretan los CP con eig-val ≥ 1.00 , porque incluyeron secciones o meses ordenados.

El porcentaje de ordenación estadística (POE) se utilizó para cuantificar, de un total de N variables secciones o meses, cuántas de éstas se ordenaron en cada CP. El POE = eig-val / N . Cuando en un CP el POE es $\sim 100\%$, significa que éste tiene un mayor número de variables secciones o meses ordenados. Esta tendencia disminuye a medida que el POE es $< 100\%$, pero el resultado de la ordenación por ACP es válido para el CP, siempre que para éste el eig-val se conserve ≥ 1.00 .

La C_{ij} se utilizó para validar la correcta ordenación de las secciones o meses en los CP (elementos principales). La variable secciones o meses, se consideraron correctamente ordenadas en el CP, toda vez que su C_{ij} es ≥ 0.70 (Hair *et al.* 1999). La C_{ij} varió en el rango de 0 (mínima importancia de ordenación de la variable secciones o meses dentro del k CP) a (| -

1.00 | ,1.00) (máxima importancia de ordenación de la variable secciones o meses dentro del k CP). Cuando la magnitud de la C_{ij} fue negativa, se generó un efecto inverso de asociación lineal entre la variable secciones o meses y el CP. Cuando la magnitud de C_{ij} fue positiva, se generó un efecto directo de asociación lineal entre la variable secciones o meses y el CP.

Antes de tomar en cuenta como correcto al primer resultado de ordenación (referida como *Unrotated* en el programa STATISTICA 7.0[®]), se implementó y probó de manera exploratoria, los siguientes modelos de rotación ortogonal: *Varimax raw*, *Biquartimax raw*, *Quartimax raw* y *Equamax raw*. Estos modelos tuvieron la finalidad de re-ordenar simultáneamente las C_{ij} cargas factoriales en los k CP (Hair *et al.* 1999). Al aplicar estos modelos, las variables secciones o meses se re-ordenaron en cada k CP obtenido, manipulando por rotación, cambios en las magnitudes de sus C_{ij} .

C. Método para obtener las especies presentes en cada grupo

Como se mencionó, la matriz Nm , se puede analizar en r y q con respecto a las filas (especies S_n) o las columnas (meses M_n). Para cada caso, el desarrollo matricial algebraico es diferente e independiente; pero al final, al implementar uno, el otro es su complemento y en el programa *Statistica* se le denomina, ACP Score tipo q o r , así, por ejemplo:

a) Si el objetivo primario fue ordenar en CP a las variables S_n , el ACP a implementar es de tipo r y su complemento, es el ACP Score tipo q . Con base en lo anterior, se proporciona información adicional, de en cuáles meses se registraron los sub-grupos de morfotipos de *Macrobrachium* con mayor (CP primero), media (CP segundo) y menor (CP tercero) magnitud de abundancia específica.

b) Si el objetivo primario fue ordenar en CP a las variables Nm , el ACP a implementar es de tipo q y su complemento, es el Score ACP tipo r . Con base en lo anterior, se proporciona información adicional, sobre cuáles morfotipos de *Macrobrachium* están presentes en los sub-grupos de meses con mayor (CP primero), media (CP segundo) y menor (CP tercero) magnitud de abundancia específica.

Los resultados de ordenación para los ACP Score tipo r y q , se desplegaron en denominada "Matriz de Cargas Factoriales Scores" (MCFS), un arreglo matricial con "desigual" número de i filas (número de CP Scores) y j columnas (número de variables S_n o X_n). En las interacciones ij , las C_{ij} fueron sustituidas por las denominadas "Cargas de Score" (CS_{ij}). Los CP desplegados en la MCFS (el ACP complemento), no estuvieron sujetos a la condición eig-val ≥ 1.00 ; y sólo se incluyó, un número de CP Scores, igual a los CP desplegados en la MCF (eig-val ≥ 1.00). C_{ij}

La CS_{ij} se utilizó para validar la correcta ordenación de las variables X_n en los CP Scores (elementos principales). La variable X_n se consideró correctamente ordenada en el CP Score, toda vez que su CS_{ij} es ≥ 0.70 (Hair *et al.* 1999). La CS_{ij} vario en el rango de 0.00 (mínima importancia de ordenación de las variables X_n dentro del CP Score) a ($\geq | -1.00 |$, ≥ 1.00) (máxima importancia de ordenación de las variables X_n dentro del CP Score). Cuando la magnitud de la

CS_{ij} fue negativa, se generó un efecto inverso de asociación lineal entre la variable X_n y el CP Score. Cuando la magnitud de CS_{ij} fue positiva, se generó un efecto directo de asociación lineal entre la variable X_n y el CP.

Anexo 5. Abundancia de las etapas de vida de cada grupo de especies (matriz Ne)

	Grupo 1 (CP2)				Grupo 2 (CP1)				Grupo 3 (CP3)					
	A1	A2	A3	A4	A1	A2	A3	A4	A2	A3	A4			
A	1	5	3	6	A	0	4	1	1	A	1	7	0	8
J	1	1	2	2	J	1	3	8	16	J	4	9	1	14
HO	2	9	6	5	HO	0	2	0	0	HO	0	1	0	1

Anexo 6. Matriz de abundancia de las etapas de vida de todas las especies (matriz NeT)

	A1	A2	A3	A4
A	6	16	26	11
J	8	23	34	24
HO	16	21	9	9

Anexo 7. Operaciones matriciales para el Modelo de Correspondencia

La matriz "Ne" fue sometida a un Modelo de Correspondencia (MC) (Otto 1989; Hair *et al.* 1999), para clasificar simultáneamente las *j* secciones y las *i* etapas de vida. Las *j* secciones, fueron correspondientes a las etapas de vida según el parecido entre su registro de abundancia total para las *i* etapas de vida de camarones del género *Macrobrachium*. Para éste caso, se esperaron dos resultados posibles:

El resultado del MC se evaluó con base a una magnitud de correspondencia. A continuación, se describe el proceso matricial

1.- Se estructuró una matriz de contingencia *U* a partir del matriz *Ne*.

2.- Para estructurar a la matriz *U*, la abundancia esperada (*E_{ij}*) por *i* estadio de vida de *Macrobrachium* se estimó con:

$$E_{ij} = (F(j)) \cdot (F(i)) \cdot \sum \sum S_{ij}$$

Dónde:

F(j) es la frecuencia de las *i* etapas de vida en la *j* sección, estimada con: $F(j) = \sum S_j / \sum \sum S_{ij}$

$\sum S_j$ es la suma total de las *i* etapas de vida en la *j* sección.

F(i) es la frecuencia de la *i* etapa de vida en las *j* secciones, estimada con $F(i) = \sum S_i / \sum \sum S_{ij}$

$\sum S_i$ es la suma total de la *i* etapa de vida en las *j* secciones.

$\sum \sum S_{ij}$ es la suma total-total de las *i* etapas de vida en las *j* secciones.

3.- El residuo obtenido entre cada uno de los *i* observados y esperados se estandarizó a valores de correspondencia con la distribución de Chi-cuadrada (X²) (Hair *et al.* 1999), grados de

libertad = $(i - 1) \cdot (j - 1)$; donde, i son las etapas de vida y j son las secciones A1-A4; los valores de correspondencia se utilizaron para estimar la “etapa de vida” que se asignó a cada “sección”, para visualizarlos se usará un gráfico perceptual de correspondencia (Hair *et al.* 1999).

Para interpretarlo se consideró específicamente para el eje X, el signo y la magnitud del valor de la correspondencia, de manera que ésta fue “baja” para valores de correspondencia negativos, “media” para valores de correspondencia cercanos a cero y “alta” para valores de correspondencia positivos mayores a cero.

Anexo 8. Variables ambientales usados para el Modelo Radial de Clasificación Neuronal

A. Promedios de las variables ambientales registrados a lo largo del año

	Mes	Grupo	Temperatura (°C)	OD (ppm)	Cond $\times 10^{-2}$ (mS/cm)	TDS $\times 10^{-2}$ (mg/L)
Lluvias	agosto	CP2	26.81	5.73	5.912	2.959
	septiembre	CP2	27.7375	4.64	5.941	3.392
	octubre	CP1	24.75	5.60	7.770	3.697
	noviembre	CP1	26.44	6.27	6.111	3.258
	marzo	CP1	29.18	5.33	9.23	4.585
secas	abril	CP3	26.87	6.13	8.673	4.32
	mayo	CP3	27.66	4.41	8.08	4.038
	junio	CP3	28.46	2.68	7.486	3.753

B. Variables ambientales registradas cuando el primer grupo de especies predominó

Secciones	Temperatura (°C)	OD (ppm)	Cond $\times 10^{-2}$ (μ S/cm)	TDS $\times 10^{-2}$ (mg/L)
A1	27.7	5.31	6.92	3.46
A1	27.6	5.05	6.77	3.39
A1	27.2	7.3	6.84	3.42
A1	32.4	3.51	4.68	2.34
A1	28.9	3.77	8.89	4.44
A1	27.3	3.1	7.71	3.81
A2	27.2	3.44	6.83	3.42
A2	26.9	6.53	6.56	3.28
A2	26.7	6.85	6.73	3.38
A2	27.8	3.7	7.77	3.9
A2	28	2.7	3.65	1.89
A2	27.3	2.72	1.68	5.85

A3	27.5	2.7	3.43	1.72
A3	26.43	6.1	6.09	3.05
A3	27.06	4.42	6.22	3.11
A3	27.4	7	3.8	1.91
A3	27.15	3.14	7.98	4.01
A3	26.8	5.25	7.26	3.64
A4	25.9	7.03	5.5	2.75
A4	25.4	7.2	3.16	1.58
A4	26.13	6.9	5.9	2.95
A4	26.7	6.6	3.7	1.85
A4	26.4	6.8	7.11	3.54
A4	26.7	7.41	7.07	3.53

C. Variables ambientales registradas cuando el segundo grupo de especies predominó

Secciones	Temperatura (°C)	OD (ppm)	Cond x10 ⁻² (mS/cm)	TDS x10 ⁻² (mg/L)
A1	27.7	5.31	6.92	3.46
A1	27.5	5.28	4.54	2.27
A1	24.08	5.63	4.51	2.25
A1	27.5	5.28	8.59	4.3
A1	26.21	6.6	3.48	4.12
A1	26.9	7.16	6.7	3.37
A2	25.56	6.57	8.96	2.25
A2	23.42	6.92	8.95	4.34
A2	24.89	6.22	8.7	4.36
A2	26.04	7.1	3.5	1.72
A2	26.7	5.92	6.49	3.29
A2	26.51	6.55	6.28	3.14
A2	29.3	5.6	9.77	4.83
A2	29.06	5.07	8.69	4.34
A3	26.12	4.15	10.36	5.185
A3	23.12	6.19	8.11	4.09
A3	24.7	3.7	8.09	4.1

A3	27.3	4.45	8.44	4.22
A3	26.7	6.66	5.98	2.99
A3	26.21	6.8	5.97	2.98
A3	24.52	5.06	8.03	4.01
A4	24.1	5.8	7.81	3.91
A4	21.36	6.4	8.27	4.14
A4	26.04	6.28	5.97	2.98
A4	25.66	6.41	5.89	2.97
A4	25.62	6.03	6.05	3.02

D. Variables ambientales registradas cuando el tercer grupo de especies predominó

Secciones	Temperatura (°C)	OD (ppm)	Cond x10 ⁻² (mS/cm)	TDS x10 ⁻² (mg/L)
A2	27.44	4.12	8.58	4.29
A2	26.07	6.82	8.78	4.4
A2	29.5	2.39	8.88	4.49
A3	27.1	7.46	8.66	4.28
A3	28.3	2.97	9.63	4.83
A3	28.38	2.87	4.92	2.46
A3	28.1	3.08	4.29	2.14
A4	28.58	2.7	8.19	4.09
A4	27.95	2.11	9.01	4.51

E. Valores de las variables ambientales registradas en todos los meses de muestreo

Secciones	Temperatura (°C)	OD (ppm)	Cond x10 ⁻² (mS/cm)	TDS x10 ⁻² (mg/L)
A1	27.7	5.31	6.92	3.46
A1	27.6	5.05	6.77	3.39
A1	27.2	7.3	6.84	3.42
A1	32.4	3.51	4.68	2.34
A1	28.9	3.77	8.89	4.44
A1	27.3	3.1	7.71	3.81

A2	27.2	3.44	6.83	3.42
A2	26.9	6.53	6.56	3.28
A2	26.7	6.85	6.73	3.38
A2	27.8	3.7	7.77	3.9
A2	28	2.7	3.65	1.89
A2	27.3	2.72	1.68	5.85
A3	27.5	2.7	3.43	1.72
A3	26.43	6.1	6.09	3.05
A3	27.06	4.42	6.22	3.11
A3	27.4	7	3.8	1.91
A3	27.15	3.14	7.98	4.01
A3	26.8	5.25	7.26	3.64
A4	25.9	7.03	5.5	2.75
A4	25.4	7.2	3.16	1.58
A4	26.13	6.9	5.9	2.95
A4	26.7	6.6	3.7	1.85
A4	26.4	6.8	7.11	3.54
A4	26.7	7.41	7.07	3.53
A1	27.7	5.31	6.92	3.46
A1	27.5	5.28	4.54	2.27
A1	24.08	5.63	4.51	2.25
A1	27.5	5.28	8.59	4.3
A1	26.21	6.6	3.48	4.12
A1	26.9	7.16	6.7	3.37
A2	25.56	6.57	8.96	2.25
A2	23.42	6.92	8.95	4.34
A2	24.89	6.22	8.7	4.36
A2	26.04	7.1	3.5	1.72
A2	26.7	5.92	6.49	3.29
A2	26.51	6.55	6.28	3.14
A2	29.3	5.6	9.77	4.83
A2	29.06	5.07	8.69	4.34
A3	26.12	4.15	10.36	5.185

A3	23.12	6.19	8.11	4.09
A3	24.7	3.7	8.09	4.1
A3	27.3	4.45	8.44	4.22
A3	26.7	6.66	5.98	2.99
A3	26.21	6.8	5.97	2.98
A3	24.52	5.06	8.03	4.01
A4	24.1	5.8	7.81	3.91
A4	21.36	6.4	8.27	4.14
A4	26.04	6.28	5.97	2.98
A4	25.66	6.41	5.89	2.97
A4	25.62	6.03	6.05	3.02
A2	27.44	4.12	8.58	4.29
A2	26.07	6.82	8.78	4.4
A2	29.5	2.39	8.88	4.49
A3	27.1	7.46	8.66	4.28
A3	28.3	2.97	9.63	4.83
A3	28.38	2.87	4.92	2.46
A3	28.1	3.08	4.29	2.14
A4	28.58	2.7	8.19	4.09
A4	27.95	2.11	9.01	4.51

Anexo 9. Metodología para el Modelo Radial de Clasificación Neuronal

A. Tendencia de las variables ambientales en las que predominó cada grupo

El modelo se estructuró con la técnica de redes neuronales (Haykin 1999) y se nombró, modelo Radial de Clasificación Neuronal (mRCN). Éste se implementó con tres capas de aprendizaje y la información base de entrada (indicados a continuación como g) fueron los registros promedio de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm), conductividad (Cond $\times 10^{-2}$) y total de sólidos disueltos (TDS $\times 10^{-2}$) en los meses que ocurrió cada grupo de especies (Anexo 8.A). Un modelo lineal se usó para activar a la capa primera de aprendizaje $A = [a + (b \cdot g)]$.

Entre ésta última y la capa segunda de aprendizaje, se utilizó un modelo lineal como señal sináptica de conexión [$SSn1 = \Sigma(c \cdot A) - Tn1$], y para activar a la capa segunda de aprendizaje, se utilizó un modelo hiperbólico $B = [(exp^{SSn1} - exp^{-SSn1}) / [(exp^{SSn1} + exp^{-SSn1})]$. Entre ésta última y la capa tercera de aprendizaje, se utilizó un modelo lineal como señal sináptica de conexión, [$SSn2 = \Sigma(d \cdot B) - Tn2$] y para activar la capa tercera de aprendizaje, se utilizó un modelo *softmax*

$[\exp^{SSn^2}/(\sum \exp^{SSn^2})]$ (Figura 58). En las fórmulas utilizadas se tiene como variables constantes las letras a, b, c, d.

Las P (g) estuvieron en el rango probabilístico de 0.00 a 1.00 y fueron identificadas: P (T), P (OD ppm), P (Cond $\times 10^{-2}$) y P (TDS $\times 10^{-2}$) las cuales se usaron para revelar las tendencias de la temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm) conductividad (Cond) y sólidos totales disueltos (TDS):

Con un valor del índice P (T)~ 0 se representó la disminución en los registros de las variables ambientales P(g); lo opuesto para un valor de P (g) ~1 (Ludwig & Reynolds 1988). Durante el proceso de entrenamiento, los modelos para activar a las capas de aprendizaje estuvieron condicionados programa Statistica, ver. 7.0 (StatSoft, 2004).

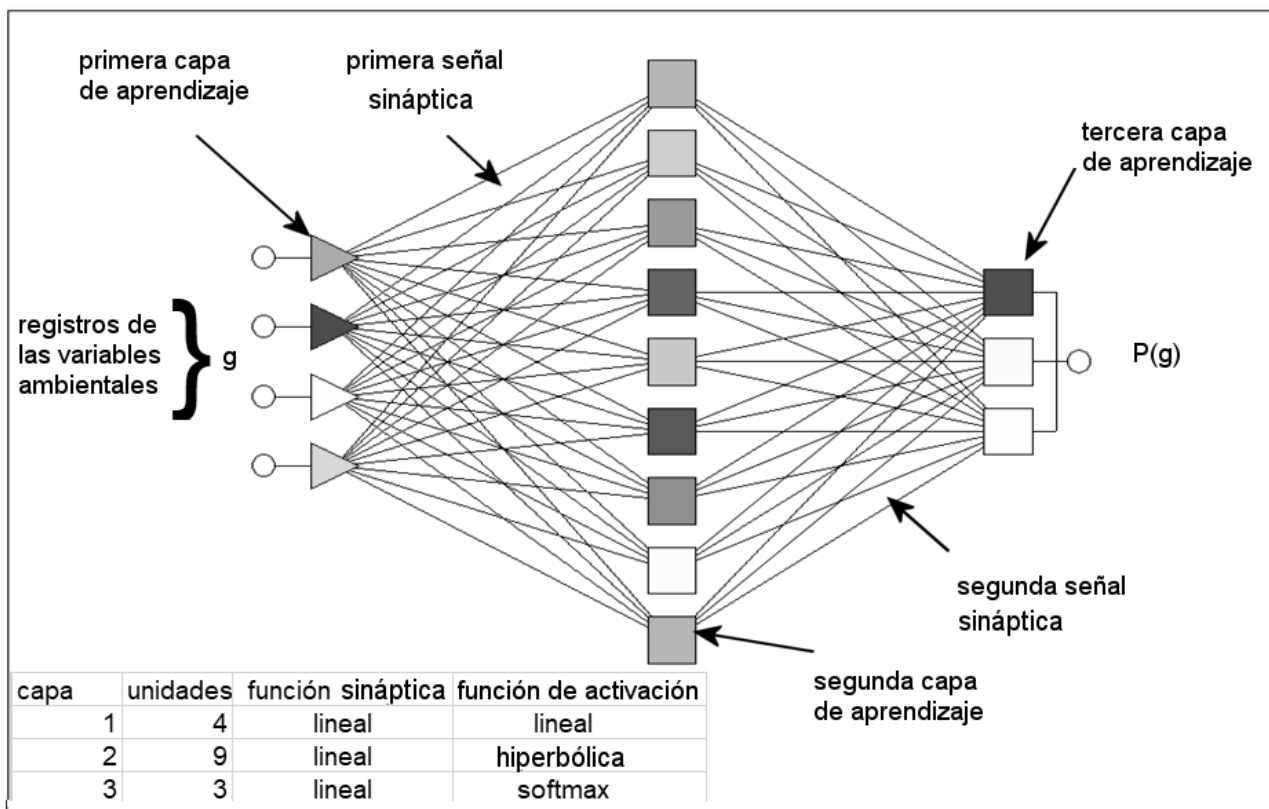


Figura 58. Diagrama de la red neuronal que se obtuvo a partir del promedio mensual de los registros de la temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm), conductividad (Cond $\times 10^{-2}$) y total de sólidos disueltos (TDS $\times 10^{-2}$) de los meses en que se presentó cada grupo de especies predominantes.

B. Tendencia de las variables ambientales en las que ocurrieron las etapas de vida del primer grupo

El modelo se estructuró con la técnica de redes neuronales (Haykin 1999) y se nombró, modelo Radial de Clasificación Neuronal (mRCN). Éste se implementó con tres capas de aprendizaje; los registros por sección de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm), conductividad (Cond $\times 10^{-2}$) y total de sólidos disueltos (TDS $\times 10^{-2}$) de los meses que predominó el primer grupo de especies (Anexo 8.B) fueron la información base de entrada (indicados a continuación como g).

Un modelo lineal se usó para activar a la capa primera de aprendizaje $A = [a + (b \cdot g)]$. Entre ésta última y la capa segunda de aprendizaje, se utilizó un modelo lineal como señal sináptica de conexión $[SSn1 = \Sigma(c \cdot A) - Tn1]$, y para activar a la capa segunda de aprendizaje, se utilizó un modelo hiperbólico $B = [(exp^{SSn1} - exp^{-SSn1}) / [(exp^{SSn1} + exp^{-SSn1})]]$. Entre ésta última y la capa tercera de aprendizaje, se utilizó un modelo lineal como señal sináptica de conexión, $[SSn2 = \Sigma(d \cdot B) - Tn2]$ y para activar la capa tercera de aprendizaje, se utilizó un modelo *softmax* $[exp^{SSn2} / (\Sigma exp^{SSn2})]$ (Figura 59). En las fórmulas utilizadas se tiene como variables constantes las letras a, b, c, d.

Las P (g) estuvieron en el rango probabilístico de 0.00 a 1.00 y fueron identificadas: P (T), P (OD ppm), P (Cond $\times 10^{-2}$), y P (TDS $\times 10^{-2}$) las cuales se usaron para revelar las tendencias de la temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm) conductividad (Cond) y sólidos totales disueltos (TDS): Con un valor del índice P (T) ~ 0 se representó la disminución en los registros de las variables ambientales P(g); lo opuesto para un valor de P (g) ~ 1 (Ludwig & Reynolds 1988). Durante el proceso de entrenamiento, los modelos para activar a las capas de aprendizaje estuvieron condicionados programa Statistica, ver. 7.0 (StatSoft, 2004).

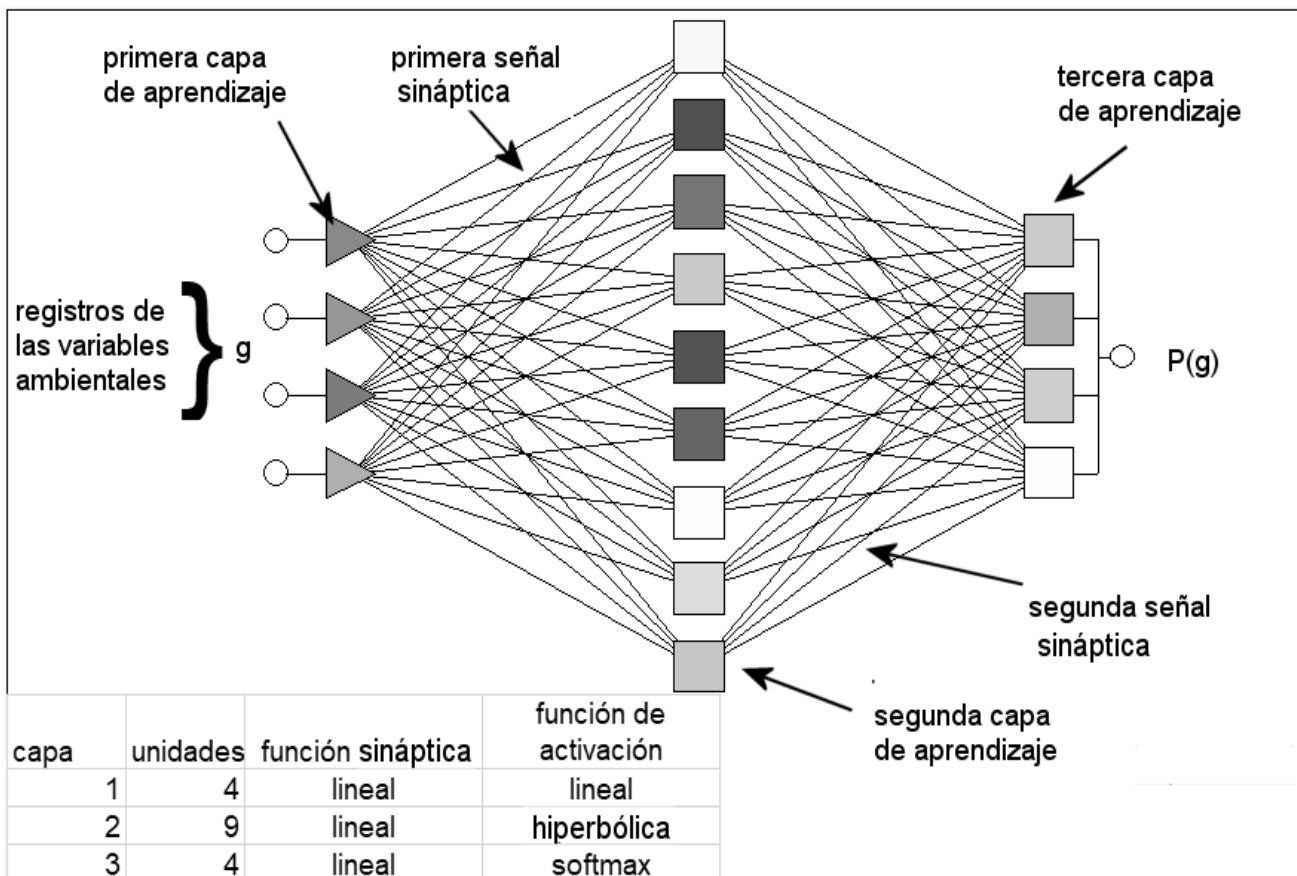


Figura 59. Diagrama de la red neuronal que se obtuvo a partir de los registros de la temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm), conductividad (Cond $\times 10^{-2}$) y total de sólidos disueltos (TDS $\times 10^{-2}$), para los meses en los que se presentó el primer grupo de especies, por sección.

C. Tendencia de las variables ambientales en las que ocurrieron las etapas de vida del segundo grupo

El modelo se estructuró con la técnica de redes neuronales (Haykin 1999) y se nombró, modelo Radial de Clasificación Neuronal (mRCN). Éste se implementó con tres capas de aprendizaje; la información base de entrada fueron los registros por sección de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm), conductividad (Cond $\times 10^{-2}$) y total de sólidos disueltos (TDS $\times 10^{-2}$) de los meses que predominó el segundo grupo de especies (Anexo 8.C) (indicados a continuación como g). Un modelo lineal se usó para activar a la capa primera de aprendizaje $A = [a + (b \cdot g)]$.

Entre ésta última y la capa segunda de aprendizaje, se utilizó un modelo lineal como señal sináptica de conexión $[SSn1 = \sum(c \cdot A) - Tn1]$, y para activar a la capa segunda de aprendizaje, se utilizó un modelo hiperbólico $B = [(exp^{SSn1} - exp^{-SSn1}) / (exp^{SSn1} + exp^{-SSn1})]$. Entre ésta última y la capa tercera de aprendizaje, se utilizó un modelo lineal como señal sináptica de conexión, $[SSn2 = \sum(d \cdot B) - Tn2]$ y para activar la capa tercera de aprendizaje, se utilizó un modelo *softmax* $[exp^{SSn2} / (\sum exp^{SSn2})]$ (Figura 60). En las fórmulas utilizadas se tiene como variables constantes las letras a, b, c, d.

Las P (g) estuvieron en el rango probabilístico de 0 a 1 y fueron identificadas: P (T), P (OD ppm), P (Cond $\times 10^{-2}$), y P (TDS $\times 10^{-2}$) las cuales se usaron para revelar las tendencias de la temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm) conductividad (Cond) y sólidos totales disueltos (TDS):

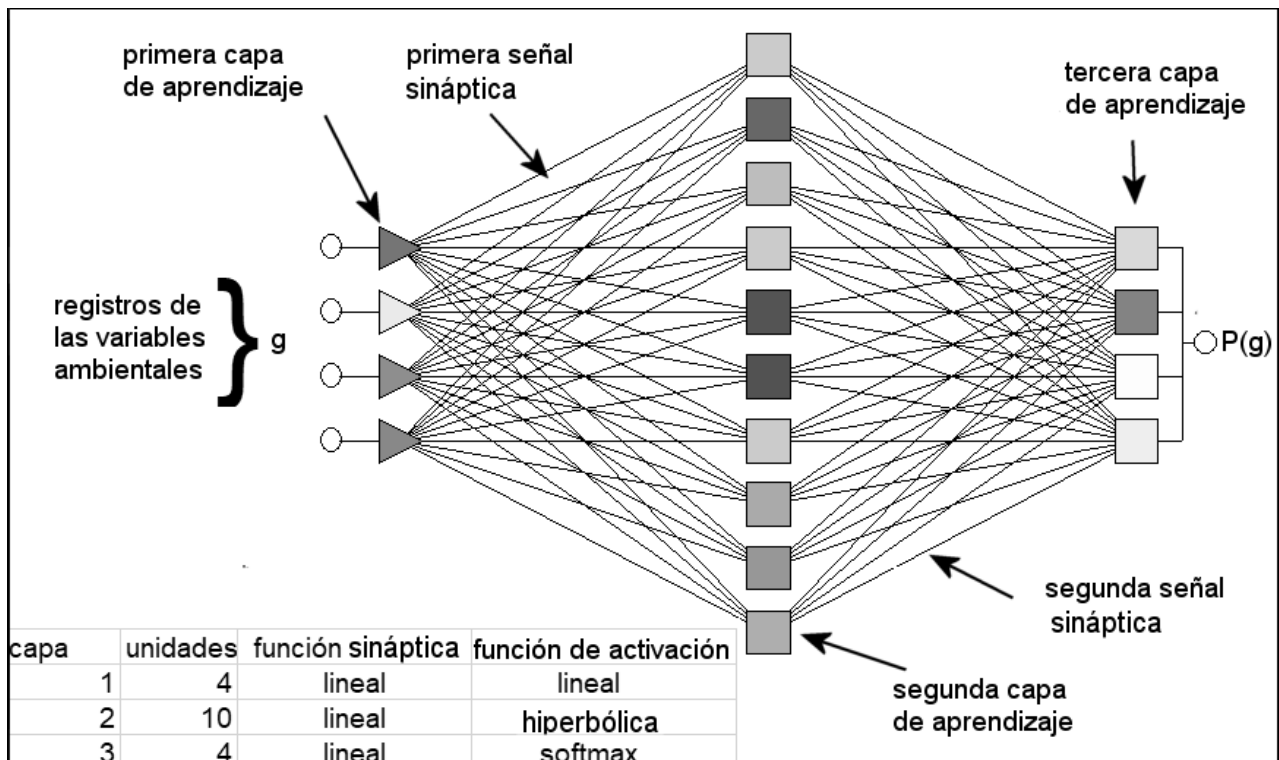


Figura 60. Diagrama de la red neuronal que se obtuvo a partir de los registros de la temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm), conductividad (Cond $\times 10^{-2}$) y total de sólidos disueltos (TDS $\times 10^{-2}$), para los meses en los que se presentó el segundo grupo de especies, por sección.

Con un valor del índice P (T) ~ 0 se representó la disminución en los registros de las variables ambientales P (g); lo opuesto para un valor de P (g) ~ 1 (Ludwig & Reynolds 1988). Durante el proceso de entrenamiento, los modelos para activar a las capas de aprendizaje estuvieron condicionados programa Statistica, ver. 7.0 (StatSoft, 2004).

D. Tendencia de las variables ambientales en las que ocurrieron las etapas de vida del tercer grupo

El modelo se estructuró con la técnica de redes neuronales (Haykin 1999) y se nombró, modelo Radial de Clasificación Neuronal (mRCN). Éste se implementó con tres capas de aprendizaje; fueron la información base de entrada los registros por sección de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm), conductividad (Cond $\times 10^{-2}$) y total de sólidos disueltos (TDS $\times 10^{-2}$) de los meses que predominó el tercer grupo de especies (Anexo 8.D) (indicados a continuación como g). Un modelo lineal se usó para activar a la capa primera de aprendizaje $A = [a + (b \cdot g)]$.

Entre ésta última y la capa segunda de aprendizaje, se utilizó un modelo lineal como señal sináptica de conexión $[SSn1 = \Sigma(c \cdot A) - Tn1]$, y para activar a la capa segunda de aprendizaje, se utilizó un modelo hiperbólico $B = [(expSSn1 - exp-SSn1) / [(expSSn1 + exp-SSn1)]$. Entre ésta última y la capa tercera de aprendizaje, se utilizó un modelo lineal como señal sináptica de conexión, $[SSn2 = \Sigma(d \cdot B) - Tn2]$ y para activar la capa tercera de aprendizaje, se utilizó un modelo softmax $[expSSn2 / (\Sigma expssn2)]$ (Figura 61). En las fórmulas utilizadas se tiene como variables constantes las letras a, b, c, d.

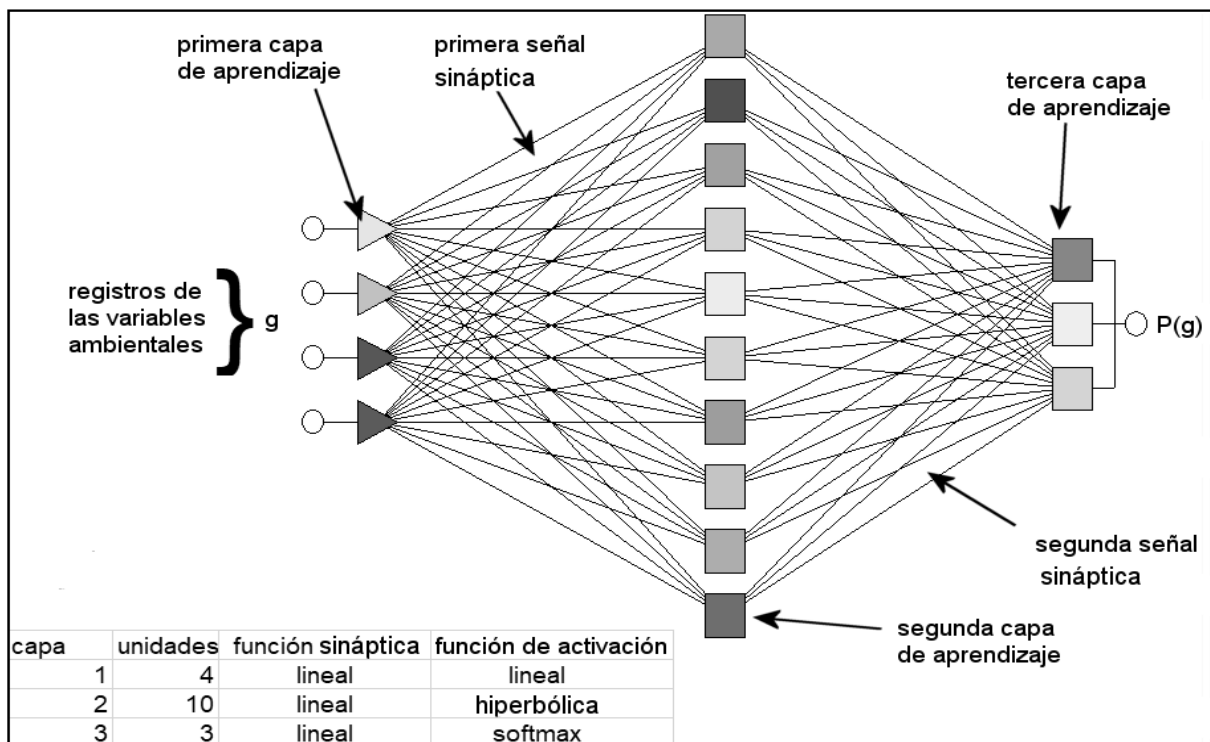


Figura 61. Diagrama de la red neuronal que se obtuvo a partir de los registros de la temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm), conductividad (Cond $\times 10^{-2}$) y total de sólidos disueltos (TDS $\times 10^{-2}$), para los meses en los que se presentó el tercer grupo de especies, por sección.

Las P (g) estuvieron en el rango probabilístico de 0.00 a 1.00 y fueron identificadas: P (T), P (OD ppm), P (Cond x10⁻²) y P (TDS x10⁻²) las cuales se usaron para revelar las tendencias de la temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm) conductividad (Cond) y sólidos totales disueltos (TDS):

Con un valor del índice P (T) ~0 se representó la disminución en los registros de las variables ambientales P (g); lo opuesto para un valor de P (g) ~1 (Ludwig & Reynolds 1988). Durante el proceso de entrenamiento, los modelos para activar a las capas de aprendizaje estuvieron condicionados programa Statistica, ver. 7.0 (StatSoft, 2004).

E. Tendencia de las variables ambientales por sección, de todos los muestreos

El modelo se estructuró con la técnica de redes neuronales (Haykin 1999) y se nombró, modelo Radial de Clasificación Neuronal (mRCN). Éste se implementó con tres capas de aprendizaje; la información base de entrada fueron los registros por sección de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm), conductividad (Cond X10⁻²) y total de sólidos disueltos (TDS x10⁻²) de todos los meses de recolecta (Anexo 8. E) (indicados a continuación como g). Un modelo lineal se usó para activar a la capa primera de aprendizaje $A = [a + (b \cdot g)]$. Entre ésta última y la capa segunda de aprendizaje, se utilizó un modelo lineal como señal sináptica de conexión $[SSn1 = \Sigma(c \cdot A) - Tn1]$, y para activar a la capa segunda de aprendizaje, se utilizó un modelo hiperbólico $B = [(exp^{SSn1} - exp^{-SSn1}) / [(exp^{SSn1} + exp^{-SSn1})]$. Entre ésta última y la capa tercera de aprendizaje, se utilizó un modelo lineal como señal sináptica de conexión, $[SSn2 = \Sigma(d \cdot B) - Tn2]$ y para activar la capa tercera de aprendizaje, se utilizó un modelo *softmax* $[exp^{SSn2} / (\Sigma exp^{ssn2})]$ (Figura 62).

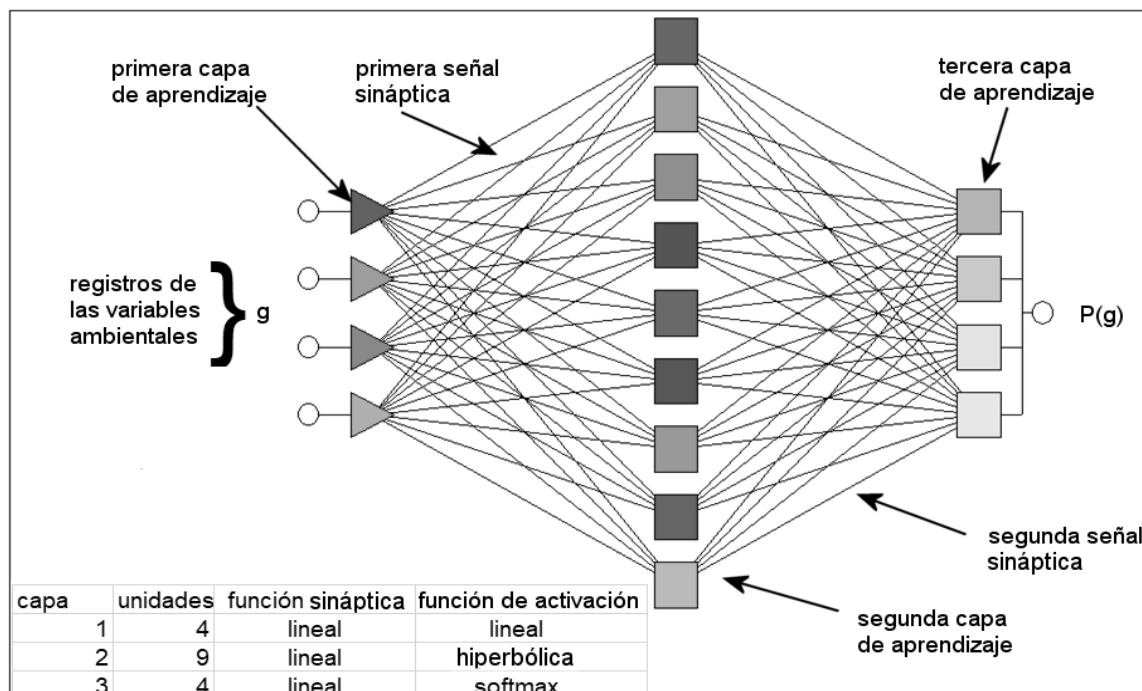


Figura 62. Diagrama de la red neuronal que se obtuvo a partir de los registros de temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm), conductividad (Cond x10⁻²) y total de sólidos disueltos (TDS x10⁻²) de todos los meses, por sección.

En las fórmulas utilizadas se tiene como variables constantes las letras a, b, c, d. Las P (g) estuvieron en el rango probabilístico de 0.00 a 1.00 y fueron identificadas: P (T), P (OD ppm), P (Cond x10⁻²), y P (TDS x10⁻²) las cuales se usaron para revelar las tendencias de la temperatura (T), oxígeno disuelto (OD ppm) conductividad (Cond) y sólidos totales disueltos (TDS):

Con un valor del índice P (T)~ 0 se representó la disminución en los registros de las variables ambientales P (g); lo opuesto para un valor de P (g) ~1 (Ludwig & Reynolds 1988). Durante el proceso de entrenamiento, los modelos para activar a las capas de aprendizaje estuvieron condicionados programa Statistica, ver. 7.0 (StatSoft, 2004).

Anexo 10. Valores esperados para la interacción etapas de vida-secciones, de cada grupo de especies

Grupo 1				Grupo 2					
	A1	A2	A3	A4		A1	A2	A3	A4
A	1.395	5.233	3.837	4.535	A	0.167	1.500	1.500	2.833
J	0.558	2.093	1.535	1.814	J	0.778	7.000	7.000	13.222
HO	2.047	7.674	5.628	6.651	HO	0.056	0.500	0.500	0.944

Grupo 3			
	A2	A3	A4
A	1.739	5.913	0.348
J	3.043	10.348	0.609
HO	0.217	0.739	0.043

Anexo 11. Magnitudes finales de correspondencia para la interacción individual entre las etapas de vida por sección de cada grupo de especies

Grupo 1				Grupo 2					
	A1	A2	A3	A4		A1	A2	A3	A4
A	-0.395	-0.233	-0.837	1.465	A	-0.167	2.5	-0.5	-1.833
J	0.442	-1.093	0.465	0.186	J	0.222	-4	1	2.778
HO	-0.047	1.326	0.372	-1.651	HO	-0.056	1.5	-0.5	-0.944

Grupo 3			
	A2	A3	A4
A	-0.739	1.087	-0.348
J	0.957	-1.348	0.391
HO	-0.217	0.261	-0.043

Anexo 12. Valores esperados para la interacción etapas de vida-secciones, de todas las especies

	A1	A2	A3	A4
A	8.719	174.3	20.05	12.78
J	13.15	26.30	30.25	19.29
HO	8.128	16.25	18.69	11.92

Anexo 13. Magnitudes finales de correspondencia para la interacción etapas de vida-secciones de todas las especies

	A1	A2	A3	A4
A	-2.71	-1.43	5.94	-1.78
J	-5.15	-3.30	3.74	4.70
HO	7.87	4.74	-9.69	-2.92