

00387



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA**

SISTEMÁTICA DE LOS CANGREJOS DE AGUA DULCE DE
MÉXICO, TRIBU PSEUDOTHELPHUSINI ORTMANN, 1897
(CRUSTACEA: DECAPODA: BRACHYURA:
PSEUDOTHELPHUSIDAE). ANÁLISIS FILOGENÉTICO,
BIOGEOGRÁFICO Y DESCRIPCIÓN DE ESPECIES NUEVAS.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

M. en C. JOSÉ LUIS VILLALOBOS HIRIART

DIRECTOR DE TESIS: DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA.



México, D. F.

Abril 2005

COORDINACIÓN

m342105



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MEXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS COORDINACIÓN

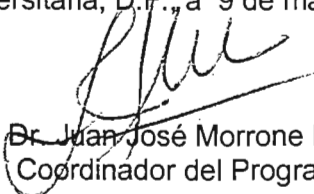
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 4 de octubre del 2004, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno **VILLALOBOS HIRIART JOSE LUIS** con número de cuenta **72353318** y número de expediente **55075**, con la tesis titulada: **“Sistemática de los cangrejos de agua dulce de México, tribu Pseudothelphusini Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae): Análisis Filogenético, Biogeográfico y descripción de especies nuevas”**, bajo la dirección del **Dr. Fernando Álvarez Noguera**.

Presidente: Dr. Juan José Morrone Lupi
Vocal: Dra. Elva Escobar Briones
Vocal: Dr. Gerardo Pérez Ponce de León
Vocal: Dr. Luis Soto González
Secretario: Dr. Fernando Álvarez Noguera
Suplente: Dr. Alejandro Velázquez Montes
Suplente: Dr. Francisco Vega Vera

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 9 de marzo del 2005.


Dr. Juan José Morrone Lupi
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

Se agradece la beca complementaria otorgada por la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM, a través del Programa de Apoyos para la Superación del Personal Académico de Tiempo Completo de la UNAM, durante el periodo en que se desarrolló el doctorado.

Comité Tutorial:

Dr. Fernando Alvarez Noguera
Dr. Gerardo Pérez Ponce de León
Dr. Alejandro Velázquez Montes

DEDICATORIA

A MI ESPOSA "JO" POR SU CARIÑO Y PORQUE SIEMPRE ME HA IMPULSADO A SUPERARME EN TODOS LOS ASPECTOS

A MIS HIJOS LALO Y MACAMEN POR SOPORTAR MI VICIO POR LOS CRUSTÁCEOS Y LA RECOLECTA DURANTE LAS VACACIONES

A MI MADRE POR SU AMOR Y APOYO

A MIS HERMANOS PORQUE JUNTOS HEMOS SALIDO ADELANTE

A MIS CUÑADOS, CUÑADAS Y SOBRINOS

A MIS AMIGOS PORQUE SIEMPRE ESTAN AHÍ

A LA MEMORIA DE MI PADRE DR. ALEJANDRO VILLALOBOS FIGUEROA Y DEL DR. GILBERTO RODRÍGUEZ, EN RECONOCIMIENTO AL LEGADO QUE NOS DEJARON EN CUANTO AL ESTUDIO DE LOS CRUSTÁCEOS DECÁPODOS DE AGUA DULCE DE MÉXICO

AGRADECIMIENTOS

La realización de la presente tesis involucró el apoyo de varias personas a las cuales deseo expresar mi reconocimiento.

Al Comité Tutorial integrado por:

Dr. Fernando Alvarez Noguera director de esta tesis, por su asesoría, disponibilidad e interés por resolver las dudas que surgieron durante el desarrollo del trabajo y por compartir su experiencia en el estudio de los cangrejos de agua dulce de México. Como Curador de la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, UNAM, le agradezco su amistad y la confianza que ha depositado en mí, así como todas las facilidades que me ha brindado para mi superación académica, a través de la realización del doctorado.

Dr. Gerardo Pérez Ponce de León por sus valiosos consejos y su asesoría siempre amable, fueron un aliciente para alcanzar las metas propuestas en este estudio.

Dr. Alejandro Velázquez Montes, quien a pesar de las distancias siempre mostró interés por los avances del trabajo.

A los miembros del Jurado en extenso (Dr. Juan José Morrone Lupi, Dr. Luis Soto González, Dra. Elba Escobar Briones y Dr. Francisco Vega Vera) por sus atinadas recomendaciones, que ayudaron a mejorar en gran medida el presente trabajo de tesis.

A las autoridades del Instituto de Biología, UNAM, por haberme brindado todo su apoyo para la realización del Doctorado en Ciencias.

A la Dirección General de Posgrado de la UNAM, por el apoyo financiero para la realización de dos viajes de muestreo, la estancia en Washington y la participación en el Tercer Congreso Brasileño de Crustáceos y en la Reunión del Verano del 2004 de la Sociedad de Crustáceos, donde se presentaron parte de los resultados obtenidos en este estudio.

Al Dr. Rafael Lemaitre por su ayuda durante mi estancia en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Institución Smithsonian.

A la M. en C. Margarita Hermoso, a su hermano Pablo y a todos los amigos de Tehuacán, por todas las facilidades y la hospitalidad que me ofrecieron durante mi estancia en Washington.

A los doctores Gilberto Rodríguez, Peter J. Schwendinger y D. Guinot, por la información sobre *Pseudothelphusa americana* De Saussure, 1857.

A Yolanda Rojas Paredes por la preparación de los gonópodos y las fotografías en el microscopio electrónico de barrido. A Antonio Celis por el diseño y preparación de las láminas. A Rolando Mendoza por sus magníficos dibujos. A José Juan Flores por la digitalización de negativos.

A los integrantes del laboratorio de Carcinología: Fernando Alvarez, Rolando Mendoza, Carmen Hernández, Paola Acuña, Lourdes González, Antonio Celis, Alejandro Botello, Marilu López, Gema Armendariz, Horacio Vázquez,, por su amistad, compañerismo y por la ayuda que siempre me han ofrecido, para la solución de problemas que muchas veces van más allá de lo académico.

Los ejemplares estudiados y depositados en la Colección Nacional de Crustáceos han sido recolectados por un número considerable de personas, sin este material hubiera sido imposible pensar en la realización de esta tesis. En especial quiero agradecer por el envío y la donación de ejemplares a Michel Hendrickx, Gabriel Quiroz, Albert y Alwin Van der Heiden, Héctor Plascencia, Rafael Robles, Héctor Espinosa, Leticia Huidobro, Ernesto Barrera, Harry Brailovsky, Pedro Tenorio, Ubaldo Guzmán, Socorro García, Rafael Lamothe, Guillermo Salgado, Guillermo Ibarra, Victor Hugo Reinoso, Luis Mejía, Ma. Antonieta Casariego, etc.

A Antonio Celis, Olga Valdez, Guadalupe García, Horacio Vázquez y Alejandro Botello, por su ayuda en la recolecta de ejemplares durante los viajes de nuestro que se efectuaron en Guerrero y Queretaro.

A todos los tesisistas, servicios sociales y estudiantes que han circulado por la Colección Nacional de Crustáceos, que de alguna forma tuvieron que ver con la recolecta, catalogación y curación, de los ejemplares usados en la presente tesis.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	1
INTRODUCCION GENERAL	2
OBJETIVOS	6
AREA DE ESTUDIO	6
PRESENTACIÓN DE LA TESIS	10
CAPITULO I “Análisis Filogenético de la Tribu Pseudothelphusini”	11
Introducción	11
Objetivos particulares	17
Antecedentes	17
Metodología	23
Caracteres examinados	29
Resultados	54
Discusión	86
Conclusiones	105
CAPITULO II “Consideraciones Biogeográficas de la Tribu Pseudothelphusini”	108
Introducción	108
Objetivos particulares	113
Antecedentes	113
Paleogeografía de México	116
Era del Mesozoico	117
Era del Cenozoico	120
Metodología	124
Resultados	125
Discusión	135
Conclusiones	153
CAPITULO III “Taxonomía de la Tribu Pseudothelphusini”	156
Introducción	156
Objetivos particulares	157
Antecedentes	158
Metodología	159
Caracteres morfológicos usados	162
Caparazón	162
Porción frontal	165
Margen anterolateral	165
Margen posterolateral	166
Margen posterior	166
Cavidad orbital	166
Anténulas	166
Antenas	167
Opérculo de la glándula antenal	167
Cavidad bucal	167
Pereiópodos: apéndices bucales cefálicos	169
Mandíbulas	169
Maxilulas	169
Maxilas	169

Pereiópodos: apéndices bucales torácicos	170
Primeros maxilípedos	170
Segundos maxilípedos	170
Terceros maxilípedos	170
Pereiópodos: apéndices torácicos ambulatorios	171
Esternitos torácicos	172
Abdomen	173
Pleópodos	173
Primer par de gonópodos del macho	173
Segundo par de gonópodos del macho	179
Resultados	180
Familia Pseudothelphusidae Ortmann, 1893	180
Subfamilia Pseudothelphusinae Ortmann, 1893	182
Clave para las tribus de Pseudothelphusinae Ortmann, 1893	183
Tribu Pseudothelphusini Ortmann, 1893	183
Clave para los géneros de Pseudothelphusini Ortmann, 1893	184
Género Smalleyus Alvarez, 1989	185
<i>Smalleyus tricristatus</i> Alvarez, 1989	187
Género nuevo 1	188
<i>Gen. nov.1 galloi</i> (Alvarez y Villalobos, 1990)	190
Género nuevo 2	192
<i>Gen. nov.2 sulcifrons</i> (Rathbun, 1898)	193
Género Tehuana Rodríguez y Smalley, 1989	195
Clave para las especies de Tehuana Rodríguez y Smalley, 1969	196
<i>Tehuana complanata</i> (Rathbun, 1905)	197
<i>Tehuana chontalpaensis</i> Villalobos y Alvarez, 2003	200
<i>Tehuana diabolis</i> Pretzmann, 1978	203
<i>Tehuana jacatepecensis</i> Villalobos y Alvarez, 2003	206
<i>Tehuana lamellifrons</i> (Rathbun, 1898)	208
<i>Tehuana lamothei</i> Alvarez y Villalobos, 1994	211
<i>Tehuana poglayenorum</i> Pretzmann, 1978	213
<i>Tehuana veracruzana</i> Rodríguez y Smalley, 1969	217
Género Pseudothelphusa De Saussure, 1857	219
Clave para las especies de Pseudothelphusa De Saussure, 1857	221
<i>Pseudothelphusa americana</i> De Saussure, 1857	225
<i>Pseudothelphusa americana</i> fma. Mixquiahuala	230
<i>Pseudothelphusa americana</i> fma. Tehuacán	233
<i>Pseudothelphusa belliana</i> Rathbun, 1898	236
<i>Pseudothelphusa belliana</i> fma. Agua Blanca	240
<i>Pseudothelphusa belliana</i> fma. Agua de Obispo	244
<i>Pseudothelphusa belliana</i> fma. Ixtapan de la Panocha	248
<i>Pseudothelphusa digueti</i> Rathbun, 1898	251
<i>Pseudothelphusa dilatata</i> Rathbun, 1898	254
<i>Pseudothelphusa doenitzi</i> Bott, 1968	257
<i>Pseudothelphusa dugesi</i> Rathbun, 1898	260
<i>Pseudothelphusa granatensis</i> Rodríguez y Smalley, 1969	263
<i>Pseudothelphusa guerreroensis</i> Rathbun, 1933	265
<i>Pseudothelphusa hoffmannae</i> Alvarez y Villalobos, 1996	269
<i>Pseudothelphusa jouyi</i> Rathbun, 1893	271
<i>Pseudothelphusa leiophrys</i> Rodríguez y Smalley, 1969	274

<i>Pseudothelphusa lophophallus</i> Rodríguez y Smalley, 1969	276
<i>Pseudothelphusa mexicana</i> Alvarez, 1987	279
<i>Pseudothelphusa morelosis</i> Pretzmann, 1968	282
<i>Pseudothelphusa nayaritae</i> Alvarez y Villalobos, 1994	285
<i>Pseudothelphusa nelsoni</i> Rathbun, 1905	288
<i>Pseudothelphusa parabelliana</i> Alvarez, 1989	290
<i>Pseudothelphusa pecki</i> (Smalley y Adkison, 1987)	294
<i>Pseudothelphusa peyotensis</i> Rodríguez y Smalley, 1969	296
<i>Pseudothelphusa rechingeri</i> Pretzmann, 1965	298
<i>Pseudothelphusa seiferti</i> Hobbs Jr., 1980	301
<i>Pseudothelphusa sonorensis</i> Miles, 1967	304
<i>Pseudothelphusa terrestris</i> Rathbun, 1893	306
Discusión	308
Conclusiones	313
Bibliografía citada	315
Apéndice 1	363
Apéndice 2	368

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Lista de géneros y especies ubicados en la tribu <i>Pseudothelphusini</i> al inicio del presente estudio.	4
Tabla 2. Lista de taxa incluidos en el análisis cladístico.	24
Tabla 3.- Especies de los géneros <i>Pseudothelphusa</i> , <i>Tehuana</i> , <i>Disparithelphusa</i> , <i>Epithelphusa</i> y <i>Smalleyus</i> , presentes en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, UNAM.	26-27
Tabla 4. Matriz de caracteres	28
Tabla 5. Propuesta de clasificación interna para la tribu <i>Pseudothelphusini</i>	99
Tabla 6. Altitud sobre el nivel de mar de las localidades registradas para cada especie.	138-141

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de la Tribu <i>Pseudothelphusini</i>	7
Figura 2. Primer gonópodo de un macho adulto en vistas mesial y cefálica	14
Figura 3. Primer gonópodo de un macho adulto en vistas caudal y lateral	14
Figura 4. Primer gonópodo de un macho adulto en vista distal	15
Figura 5. Arbol de consenso estricto	55
Figura 6. Arbol con el mapeo de caracteres	56
Figura 7. Alternativas de arreglo de las especies del género <i>Tehuana</i>	62
Figura 8. Segunda alternativa de arreglo para las especies del género <i>Pseudothelphusa</i>	80
Figura 9. Tercera alternativa de arreglo para las especies del género <i>Pseudothelphusa</i>	83
Figura 10. Cuarta alternativa de arreglo para las especies del género <i>Pseudothelphusa</i>	85
Figura 11. Quinta alternativa de arreglo para las especies del género <i>Pseudothelphusa</i>	87

Figura 12. Arbol resultante del análisis de "bootstrap"	92
Figura 13. Arbol de consenso por mayoría	102
Figura 14. Ubicación de las localidades registradas en la CNCR para las especies de la tribu Pseudothelphusini .	126
Figura 15. Correspondencia entre el clado de la tribu Pseudothelphusini obtenido en árbol de consenso estricto, localidad de recolecta de las especies y cuenca hidrológica a la que pertenecen.	126
Figura 16. Trazos formados por grupos especies con relaciones filogenéticas estrechas.	127
Figura 17. Trazo formado por Pseudothelphusa jouyi y especies afines. 1) P. jouyi , 2) P. nayaritae , 3) P. lophophallus , 4) P. rechingeri , 5) P. sonorensis ; a) río Batán, b) río Duero, c) lago de Chapala, d) río Mezquital, e) río Presidio, f) río Piaxtla, g) río Mayo; VM – Valle de México.	128
Figura 18. Trazo formado por Pseudothelphusa americana y especies afines. 1) P. dugesi , 2) P. americana fma. Chilapa, 3) P. doenitzi , 4) P. americana fma. Tehuacan, 5) P. americana , 6) P. americana fma. Mixquiahuala, P. americana fma. Querétaro; a) cuenca Balsas, b) cuenca Pánuco, c) cuenca Lerma; VM – Valle de México.	129
Figura 19. Trazo formado por Pseudothelphusa peyotensis y especies afines. 1) P. leiophrys , 2) P. terrestris , 3) P. peyotensis ; a) río Coahuayana, b) río Armería, c) río Jesús María; VM – Valle de México.	130
Figura 20. Trazos formados por varias especies de Pseudothelphusa con afinidades filogenéticas y geográficas. 1) P. digueti , 2) P. dilatata , 3) P. seiferti , 4) P. mexicana y 5) P. granatensis ; 6) P. morelosis ; 7) P. hoffmannae , 8) P. belliana y 9) P. belliana fma. Agua de Obispo; 10) P. guerreroensis ; 11) Gen. nov. 1 galloi ; 12) P. parabelliana . a) río Purificación, b) río Ayuquila, c) Armería, d) río Balsas, e) río Papagayo, f) ríos Omitlán-Grande-Malinaltepec, g) río Verde, h) río Copalita, i) Papaloapan; VM – Valle de México.	132
Figura 21. Trazos formados por las especies de Tehuana . 1) T. complanata , 2) T. jacatepecensis y 3) T. lamellifrons ; 4) T. diabolis , 5) T. poglayenorum , 6) T. veracruzana , 7) T. chontalpaensis y 8) T. lamothei . a) cuenca Papaloapan, b) cuenca Tehuantepec, c) cuenca Coatzacoalcos, d) cuenca Tonalá, e) cuenca Grijalva, f) cuenca Usumacinta.	134
Figura 22. Representación de las especies depositadas en la CNCR, por: a) proporción de localidades por especie, y b) proporción de la amplitud de la distribución geográfica de cada especie, por la distancia máxima entre los puntos de recolecta.	136
Figura 23. Algunas formaciones geológicas que tuvieron influencia en la diversificación y distribución de la tribu Pseudothelphusini : a) graben de Tepic-Zacoalco, b) lago de Atotonilco, c) lago de San Marcos, d) lago de Sayula, e) graben de Colima, f) lago de Chapala, g) cuenca del río Lerma, h) Eje neovolcánico.	146
Figura 24. Rasgos somáticos de un cangrejo de agua dulce macho: a) Vista dorsal, b) Vista ventral.	163
Figura 25. Vista frontal del caparazón de un pseudotelfúsido: a) Porción frontal sin borde superior. b) Porción frontal con borde superior. c) Tercer maxilípodo.	164
Figura 26. Primer gonópodo de un macho adulto en vistas mesial y cefálica.	174
Figura 27. Primer gonópodo de un macho adulto en vistas lateral y caudal.	174
Figura 28. Primer gonópodo de un macho adulto en vista distal.	175
Figura 29. Número acumulativo de localidades muestreadas entre 1940 y el 2004.	312
Figura 30. Número acumulativo de especies descritas entre 1850 y el 2005.	312

ÍNDICE LÁMINAS

Lámina I. Smalleyus tricristatus Alvarez, 1989	323
Lámina II. Gen. nov.1 galloi (Alvarez y Villalobos, 1990)	324
Lámina III. Gen. nov.2 sulcifrons (Rathbun, 1898)	325
Lámina IV. Tehuana complanata (Rathbun, 1905)	326
Lámina V. Tehuana chontalpaensis Villalobos y Alvarez, 2003	327
Lámina VI. Tehuana diabolis Pretzmann, 1978	328

Lámina VII. <i>Tehuana jacatepecensis</i> Villalobos y Alvarez, 2003	329
Lámina VIII. <i>Tehuana lamellifrons</i> (Rathbun, 1898)	330
Lámina IX. <i>Tehuana lamothei</i> Alvarez y Villalobos, 1994	331
Lámina X. <i>Tehuana poglayenorum</i> Pretzmann, 1978	332
Lámina XI. <i>Tehuana veracruzana</i> Rodríguez y Smalley, 1969	333
Lámina XII. <i>Pseudothelphusa americana</i> De Saussure, 1857	334
Lámina XIII. <i>Pseudothelphusa americana</i> fma. Mixquiahuala	335
Lámina XIV. <i>Pseudothelphusa americana</i> fma. Tehuacan	336
Lámina XV. <i>Pseudothelphusa belliana</i> Rathbun, 1898	337
Lámina XVI. <i>Pseudothelphusa belliana</i> fma. Agua Blanca, Mich.	338
Lámina XVII. <i>Pseudothelphusa belliana</i> fma. Agua de Obispo, Gro.	339
Lámina XVIII. <i>Pseudothelphusa belliana</i> fma. Ixtapan de la Panocha, Mex.	340
Lámina XIX. <i>Pseudothelphusa digueti</i> Rathbun, 1898	341
Lámina XX. <i>Pseudothelphusa dilatata</i> Rathbun, 1898	342
Lámina XXI. <i>Pseudothelphusa doenitzi</i> Bott, 1968	343
Lámina XXII. <i>Pseudothelphusa dugesi</i> Rathbun, 1893	344
Lámina XXIII. <i>Pseudothelphusa granatensis</i> Rodríguez y Smalley, 1969	345
Lámina XXIV. <i>Pseudothelphusa guerreroensis</i> Rathbun, 1933	346
Lámina XXV. <i>Pseudothelphusa hoffmannae</i> Alvarez y Villalobos, 1996	347
Lámina XXVI. <i>Pseudothelphusa jouyi</i> Rathbun, 1893	348
Lámina XXVII. <i>Pseudothelphusa leiophrys</i> Rodríguez y Smalley, 1969	349
Lámina XXVIII. <i>Pseudothelphusa lophophallus</i> Rodríguez y Smalley, 1969	350
Lámina XXIX. <i>Pseudothelphusa mexicana</i> Alvarez, 1987	351
Lámina XXX. <i>Pseudothelphusa morelosis</i> Pretzmann, 1968	352
Lámina XXXI. <i>Pseudothelphusa nayaritae</i> Alvarez y Villalobos, 1994	353
Lámina XXXII. <i>Pseudothelphusa nelsoni</i> Rathbun, 1905	354
Lámina XXXIII. <i>Pseudothelphusa parabelliana</i> Alvarez, 1989	355
Lámina XXXIV. <i>Pseudothelphusa pecki</i> (Smalley y Adkison, 1987)	356
Lámina XXXV. <i>Pseudothelphusa peyotensis</i> Rodríguez y Smalley, 1969	357
Lámina XXXVI. <i>Pseudothelphusa rechingeri</i> Pretzmann, 1965	358
Lámina XXXVII. <i>Pseudothelphusa seiferti</i> Hobbs Jr., 1980	359
Lámina XXXVIII. <i>Pseudothelphusa sonorensis</i> Miles, 1967	360
Lámina XXXIX. <i>Pseudothelphusa terrestris</i> Rathbun, 1893	361
Lámina XL. <i>Pseudothelphusa puntarenas</i> (= <i>Achlidon agrestis</i>) Hobbs III, 1991	362

RESUMEN

Los pseudotelfúsidos de México se han agrupado taxonómicamente en una subfamilia, tres tribus y 12 géneros. De las tres tribus sobresale la **Pseudothelphusini** por ser la más diversa, tanto a nivel de géneros (5) como de especies (35); en ella se incluyen los dos géneros con mayor riqueza específica: *Pseudothelphusa* con 23 especies y *Tehuana* con ocho. Del resto de los géneros *Epithelphusa* presenta dos especies y *Disparithelphusa* así como *Smalleyus*, una.

Se presenta una revisión sistemática nueva para los cangrejos de la tribu **Pseudothelphusini**, que ayuda a esclarecer las relaciones filogenéticas entre los géneros y especies que la integran. Se proponen las posibles rutas de dispersión que siguieron las formas ancestrales para abarcar la extensa porción geográfica que actualmente ocupan en el territorio nacional y que es congruente con la clasificación propuesta. El estudio se llevó a cabo en tres líneas de investigación, Filogenia, Biogeografía y Taxonomía, con el fin de integrar un trabajo monográfico sobre la tribu **Pseudothelphusini**.

En el trabajo filogenético se analizaron 77 caracteres y 183 estados de carácter, provenientes de 41 especies, a través del programa cladístico PAUP y por medio de una búsqueda heurística se obtuvieron diez cladogramas igualmente parsimoniosos, que demuestran que la tribu **Pseudothelphusini** como actualmente se conoce constituye un taxón parafilético. De acuerdo con los resultados obtenidos en el análisis filogenético, se propone que esta tribu quede integrada por los géneros *Smalleyus*, *Gen. nov.1 galloi*, *Gen. nov.2 sulcifrons*, *Pseudothelphusa* y *Tehuana*. El género *Disparithelphusa* queda inmerso en el *Pseudothelphusa* por lo que se sugiere su desaparición. Por su parte, el género *Pseudothelphusa* queda constituido por 23 especies, las cuales se reunieron formar diferentes grupos a través de los cladogramas obtenidos, varios de ellos mantuvieron su cohesión en todos los árboles resultantes.

En el aspecto biogeográfico, los integrantes de la tribu **Pseudothelphusini**, son endémicos de México. Su distribución geográfica está delimitada por los paralelos 16° y 27° de latitud norte, describiendo un patrón Neotropical singular, ya que 80% de las especies del género *Pseudothelphusa* se han citado para las porciones altas del Eje Neovolcánico y las cordilleras que bordean la depresión del Balsas, en altitudes que van desde los 800 hasta los 2,300 msnm, en donde ocupan ambientes montanos con climas templado o templado-cálido. El análisis de la distribución geográfica dejó en claro la existencia de por lo menos seis patrones de distribución, cada uno integrado por especies cercanamente relacionadas tanto filogenéticamente como por la región geográfica que ocupan. Se concluye que los principales eventos geológicos, tectónicos y volcánicos, que influyeron en la distribución y diversificación de la tribu fueron el levantamiento de la porción sur de la sierra Madre Occidental, las fallas tectónicas relacionadas con la separación de la península de Baja California, la formación del Eje Neovolcánico y los movimientos de tributarios y lagos que han integrado las cuencas hidrológicas del Lerma-Santiago y del Balsas.

En el trabajo taxonómico se propone una nueva nomenclatura para la morfología del primer gonópodo del macho y se presenta la nueva clasificación para la tribu **Pseudothelphusini**. Se incluyen, diagnosis para la tribu, claves dicotómicas y descripciones para el reconocimiento de cinco géneros y 30 especies formalmente descritas, tres más son revalidadas taxonómicamente (*Pseudothelphusa digueti*, *P. dugesi* y *P. nelsoni*), y otras cinco que se presentan en esta tesis como nuevas y se describirán formalmente en un artículo próximo. Por último, *Pseudothelphusa ayutlaensis* queda sinonimizada a *Gen. nov.1 galloi*.

ABSTRACT

The Mexican pseudothelphusids are classified in one subfamily, three tribes and 12 genera. Up to now 52 species have been recognized, distributed in a strictly Neotropical pattern, with some of them reaching the state of Sonora on the western slope of Mexico. The tribe Pseudothelphusini is the most diverse one, with five genera and 35 species, all of them endemic to Mexico; the two most species-rich genera are *Pseudothelphusa* with 23 species and *Tehuana* with eight; *Epithelphusa* includes two species, while *Disparithelphusa* and *Smalleyus* are monotypic.

A new systematic revision for the Pseudothelphusini is presented, that could serve as a framework to analyze the monophyletic origin of the group, and to clear the relationships among genera and species. The probable dispersal routes, used by the ancestral forms to occupy the current large portion of Mexican territory, are proposed. The study now presented was carried out along three lines of investigation, Phylogeny, Biogeography and Taxonomy, in order to integrate a monograph on the tribe Pseudothelphusini.

In the phylogenetic analysis, 77 characters and 183 character states, taken from 41 species were considered. Using PAUP 4.0 and through a heuristic search, 10 trees of the same length were obtained. The results show that the tribe as currently known constitutes a paraphyletic group. According to the obtained results, the tribe Pseudothelphusini *sensu stricto* includes five genera: *Smalleyus*, *Pseudothelphusa*, *Tehuana* and two new ones to place *Pseudothelphusa galloi* and *P. sulcifrons*, respectively. This new arrangement considers the provisional suppression of the genus *Disparithelphusa*, which remained as another species of *Pseudothelphusa* throughout the cladistic analysis.

Biogeographically, all the species included in the tribe Pseudothelphusini are endemic to Mexico. Their distribution ranges between 16° and 27° north. Their distribution pattern is clearly Neotropical, with 80% of the species occurring in the high portions of the Neovolcanic Axis and the sierras bordering the Balsas basin, at altitudes between 800 and 2300 m. The analysis of species distribution shows at least six patterns of ancestral distribution, each one composed of closely related taxa. The most important geologic events that have promoted the diversification of the ancestral stocks were the emergence of the southern portion of sierra Madre Occidental, the tectonic events related to the separation of the California Peninsula, the formation of Neovolcanic Axis and the movements of the tributaries and lakes within the Lerma-Santiago and Balsas hydrologic basins.

In the taxonomic chapter a new nomenclature for the morphology of the first male gonopod and a new classification for the tribe are proposed. The new organization included five genera and 31 valid species, three more are resurrected (*Pseudothelphusa digueti*, *P. dugesi* y *P. nelsoni*) and another five are presented as new ones, and will be formally described in a future paper. Finally, the species *Pseudothelphusa ayutlaensis* is sinonimized to *Gen. Nov. 1 galloi*.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los crustáceos que se distribuyen en los cuerpos de agua epicontinentales de México, integran un grupo que resalta en América por la heterogeneidad de sus formas. La razón de esta gran riqueza se debe básicamente a dos factores: la evolución geológica que ha tenido el territorio nacional desde tiempos preangeicos hasta la conformación de su fisiografía actual y a la confluencia en México de especies provenientes de dos grandes regiones biogeográficas americanas, la neártica y la neotropical (Villalobos, 1982; Villalobos *et al.*, 1993; Alvarez y Villalobos, 1997b).

En el orden Decapoda dichos factores han influido de manera notable, para que se haya diversificado en forma significativa, pues en comparación con la carcinofauna dulceacuícola del mismo orden que se distribuye en otros países del continente, los decápodos mexicanos sobresalen por su diversidad en los niveles supraespecíficos, es decir, en el número de familias y géneros, lo cual es un indicador de la gran antigüedad de las formas ancestrales que dieron origen a la diversidad actual del grupo (Villalobos *et al.*, 1999). Por otro lado, la amplia distribución que han alcanzado los cangrejos y camarones de agua dulce a través del territorio nacional, abarcando toda la gama de ambientes epi e hipocontinentales, desde las llanuras costeras hasta los 3,000 m de altitud, y las adaptaciones fisiológicas y morfológicas que han desarrollado para independizarse totalmente del ambiente marino, apoyan la idea de que la presencia de estos artrópodos en México data de épocas muy remotas.

De las seis familias que integran los decápodos dulceacuícolas mexicanos, la **Pseudothelphusidae** resalta como la de mayor riqueza específica. Hasta ahora se han reconocido 52 especies, casi todas endémicas de nuestro país, las cuales se han distribuido siguiendo un patrón estrictamente neotropical, algunas de ellas se han extendido por la vertiente occidental hasta estados como Nayarit, Durango, Sinaloa y Sonora.

A pesar de que la mayoría de los trabajos que se han publicado sobre los pseudotelfúsidos son de carácter taxonómico, incluyendo generalmente

descripciones de especies nuevas, se sabe que estos crustáceos representan un componente importante en los ecosistemas dulceacuícolas, porque son procesadores eficientes de materia orgánica, depredadores de pequeños invertebrados y peces, a su vez son alimento de una gran variedad de vertebrados, entre los que se incluye al hombre (Alvarez y Villalobos, 1997b).

Con respecto a la morfología externa, los pseudotelfúsidos se caracterizan por presentar la forma típica de un cangrejo, que se mantiene sin grandes modificaciones a través de la familia, excepto quizá por la presencia de ornamentaciones en algunos de sus miembros, que reflejan adaptaciones a un ambiente particular, como sería el caso de las especies que habitan en cavernas o aquellas que se localizan en los grandes ríos de los estados de Tabasco y Chiapas (Alvarez y Villalobos, 1994a).

Debido a esta uniformidad en los caracteres somáticos, la taxonomía de la familia está basada en ornamentación que presenta el ápice del primer pleópodo del macho, el cual se ha transformado en un gonópodo encargado de la transferencia del espermatóforo a la hembra.

Los pseudotelfúsidos de México se han agrupado taxonómicamente en una subfamilia, tres tribus y 13 géneros. De las tres tribus sobresale la **Pseudothelphusini** por ser endémica de nuestro país y la más diversa, tanto a nivel de géneros (5) como de especies (35); en ella se incluyen los dos géneros con mayor riqueza específica: **Pseudothelphusa** con 23 especies y **Tehuana** con ocho. Del resto de los géneros **Epithelphusa** se encuentra representado por dos especies, y **Disparithelphusa** así como **Smalleyus**, son monotípicos (Tabla 1).

Al igual que en los diferentes taxa que constituyen la representación mexicana de la familia **Pseudothelphusidae**, los cangrejos de la tribu **Pseudothelphusini** carecen de una revisión sistemática actualizada, que ayude a esclarecer la situación de varios complejos de especies que se han localizado a través del área de distribución del grupo. De igual forma es necesario realizar un análisis filogenético de la tribu para establecer las relaciones de parentesco entre las especies conocidas y para poner a prueba la robustez de su organización taxonómica. Hasta el momento solo existe un análisis cladístico preliminar de las

Tabla 1. Lista de géneros y especies ubicados en la Tribu **Pseudothelphusini**, al inicio del presente estudio.

Familia **Pseudothelphusidae** Ortmann, 1893

Subfamilia **Pseudothelphusinae** Ortmann, 1893

Tribu **Pseudothelphusini** Ortmann, 1893

Género ***Disparithelphusa*** Smalley y Adkison, 1987

Especie ***D. pecki*** Smalley y Adkison, 1987

Género ***Epithelphusa*** Rodríguez y Smalley, 1969

Especie ***E. chiapensis*** (Rodríguez y Smalley, 1969)

E. mixtepecensis Rodríguez y Smalley, 1969

Género ***Pseudothelphusa*** De Saussure, 1857

Especie ***P. americana*** De Saussure, 1857

P. ayutlaensis Alvarez y Villalobos, 1997

P. belliana Rathbun, 1898

P. dilatata Rathbun, 1898

P. doenitzi Bott, 1968

P. galloi Alvarez y Villalobos, 1990

P. granatensis Rodríguez y Smalley, 1969

P. guerreroensis Rathbun, 1933

P. hoffmannae Alvarez y Villalobos, 1996

P. jouyi Rathbun, 1893

P. leiophrys Rodríguez y Smalley, 1969

P. lophophallus Rodríguez y Smalley, 1969

P. mexicana Alvarez, 1987

P. morelosis Pretzmann, 1968

P. nayaritae Alvarez y Villalobos, 1994

P. parbelliana Alvarez, 1989

P. peyotensis Rodríguez y Smalley, 1969

P. puntarenas Hobbs III, 1991

P. rechingeri Pretzmann, 1965

P. seiferti Hobbs Jr., 1980

P. sonorae Miles, 1967

P. sulcifrons Rathbun, 1898

P. terrestris Rathbun, 1893

Género ***Smalleyus*** Alvarez, 1989

Especie ***S. tricristatus*** Alvarez, 1989

Género ***Tehuana*** Rodríguez y Smalley, 1969

Especie ***T. complanata*** (Rathbun, 1905)

T. chontalpaensis Villalobos y Alvarez, 2003

T. diabolis Pretzmann, 1978

T. jacatepecensis Villalobos y Alvarez, 2003

T. lamellifrons (Rathbun, 1898)

T. lamothei Alvarez y Villalobos, 1994

T. poglayenorum Pretzmann, 1978

T. veracruzana Rodríguez y Smalley, 1969

especies mexicanas de **Pseudothelphusidae**, basado en 18 géneros, utilizando 24 caracteres (Alvarez y Villalobos, 1994a). En este análisis, los géneros estudiados se segregaron de acuerdo al planteamiento de Rodríguez (1982) en donde se definen las cinco tribus de la familia. Sin embargo, se requiere de un análisis mucho más detallado para los **Pseudothelphusini** que indique por ejemplo, si el género **Pseudothelphusa** es en realidad un solo género, si el género **Tehuana** podría haber dado origen a **Pseudothelphusa**, si los géneros **Epithelphusa**, **Smalleyus** o **Disparithelphusa** están ubicados correctamente o no en la tribu. Adicionalmente, se requiere de un análisis muy minucioso de la morfología de los primeros gonópodos para determinar los caracteres homólogos.

Finalmente, no existen estudios que propongan hipótesis acerca de los posibles patrones de dispersión que siguieron las formas de pseudotelfusinos para alcanzar puntos tan lejanos hacia el norte como la porción centro – sur de Sonora. Siendo un grupo de origen tropical, se ha propuesto que los cangrejos de agua dulce migraron desde Centroamérica hacia el norte (Rodríguez, 1982). Como parte de este proceso, se generaron áreas de alta diversidad con intensos procesos de especiación. Se vuelve una tarea necesaria el definir con precisión estas áreas para enfocar futuros estudios sobre biodiversidad y conservación; asimismo, se requieren de hipótesis sobre los orígenes y mecanismos que han moldeado las distribuciones actuales. Para ejemplificar, se puede hacer referencia a la alta diversidad de géneros que se encuentran en el istmo de Tehuantepec, más alta incluso que la que se observa en Colombia y Venezuela, considerados como centros de dispersión (Rodríguez, 1986), o en la cuenca del Amazonas (Alvarez *et al.*, 1996). En esta zona del sur de México, además se encuentran representadas tres de las cinco tribus que componen la familia, situación que no se presenta en ninguna otra región del continente.

Bajo esta perspectiva, el estudio que ahora se presenta aporta información sobre filogenia, biogeografía y taxonomía de la tribu **Pseudothelphusini**, con el fin de integrar un trabajo monográfico sobre este taxón, que ayude a resolver las interrogantes que, con el paso de los años, se han ido generando acerca de la presencia y distribución de los cangrejos de agua dulce en México.

OBJETIVOS

Los objetivos de este trabajo, se describirán en cada uno de los capítulos en los que ha sido desglosado. El objetivo general que delimitó las actividades que se llevaron a cabo, fue el siguiente:

Objetivo general.

Revisar la sistemática de los cangrejos de agua dulce de México de la tribu **Pseudothelphusini**, incluyendo los siguientes puntos: análisis filogenético, análisis biogeográfico, revisión taxonómica y descripción de nuevas especies.

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio que comprende el presente estudio, abarca varios estados de la República Mexicana donde se ha registrado la existencia de los géneros y especies que integran la tribu **Pseudothelphusini** (Fig. 1). Como ya ha sido mencionado, estos pseudotelfúsidos presentan una distribución típica de los organismos neotropicales, alcanzando su límite norteño en el eje Neovolcánico, excepto por algunas especies que lograron pasar esta barrera geográfica y continuaron su dispersión a través de la vertiente occidental hasta el paralelo de los 27° 02' N, en Sonora.

Los géneros con mayor número de especies son los que extienden de manera significativa la distribución de los pseudotelfusini en una porción amplia de México. Los cangrejos del género **Pseudothelphusa** se han ubicado en varios estados del occidente y centro del país, hacia el noroeste el punto más septentrional está dado por el registro de **Pseudothelphusa sonorensis** en la Aduana, Sonora (27° 02' 15" N, 109° 00' 35" W). Hacia el suroeste **Pseudothelphusa galloi** se ha encontrado cerca de la bahía de Huatulco, Oaxaca (15° 00' 03" N, 96° 19' 20" W). En el centro del territorio nacional varias especies se presentan en los estados de Jalisco, Michoacán, sur de Guanajuato, sur de

Querétaro, México, Morelos, Tlaxcala y centro de Puebla, para finalizar en el extremo oriental de esta franja, con un punto disyunto en la región de los Tuxtlas, Veracruz (18° 36' N, 95° 04' W), representado por *Pseudothelphusa parabelliana*.

Las especies del género *Tehuana*, constituyen la segunda aportación en importancia a la presencia de los pseudotelfusini en México, ya que amplían la distribución de la tribu hacia el sureste del país, particularmente en el sur de Puebla (*T. complanata*), centro-sur de Veracruz (*T. diabolis*, *T. poglayenorum*, *T. veracruzana*), Oaxaca (*T. lamellifrons*) y una pequeña porción del norte de Chiapas (*T. lamothei*).

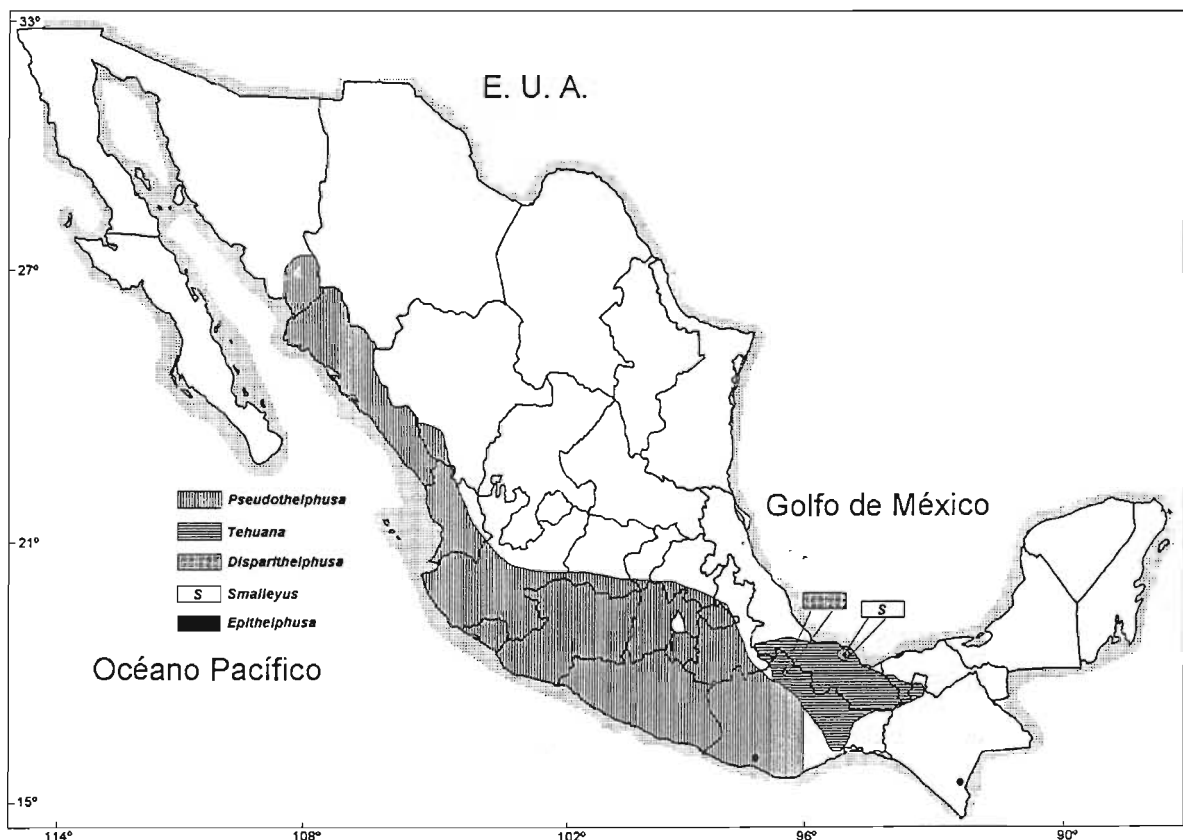


Figura 1. Mapa de distribución de la tribu *Pseudothelphusini*.

Las especies de los géneros *Smalleyus* (*S. tricristatus*) y *Disparithelphusa* (*D. pecki*), se encuentran inmersas en el área de distribución del género *Tehuana*.

Los registros más sureños de la tribu, se deben a la presencia del género *Epithelphusa*. Sus especies se han localizado en el suroeste de Oaxaca (*E. mixtepenensis*) y de Chiapas (*E. chiapensis*), ambos constituyen puntos disyuntos del patrón general del grupo. Destaca el registro de *E. chiapensis* en Motozintla, Chiapas (15° 21' 51" N, 92° 14' 53" W), cerca de la frontera con Guatemala, como una localidad aislada, inmersa en el área de distribución de los géneros de otras tribus de pseudotelfúsidos, como Potamocarcinini e Hypolobocerini.

Debido a la extensa porción de la República Mexicana que abarca la distribución de los pseudotelfusinos, las características de las localidades donde habitan varían desde ambientes tropicales con selvas altas a zonas más secas con selva baja y mediana, a zonas de mayor altitud con bosques de pino-encino. Toda la gran franja occidental, entre el nivel de mar y los 800 o 1,000 msnm, que ocupan varias de las formas del género *Pseudothelphusa*, integrada por los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero y Oaxaca, se caracteriza por presentar un clima subhúmedo con lluvias en verano y con una temperatura media anual que oscila entre los 18 y los 27 °C (semicálido-cálido). La vegetación predominante es la selva mediana y baja caducifolia con manchones de selva alta que se hacen más evidentes hacia el sur de la franja. Por lo general, a los cangrejos se les encuentra en los ríos pequeños y arroyos, que son tributarios de las grandes cuencas de los ríos Fuerte, Presidio, Santiago, Ameca y Balsas, o en aquellos que se forman en la vertiente occidental de la Sierra Madre Occidental y en la Sierra Madre del Sur y que desembocan directamente al mar.

Las especies que ocupan el centro del país, se encuentran en condiciones ambientales un tanto diferentes a las de la franja occidental, debido en gran parte al incremento gradual de la altitud sobre el nivel del mar. En forma muy general, se puede decir que el clima de esta porción del territorio nacional, se considera como semifrío a templado con una temperatura media anual que oscila entre los 5 y los 18 °C. La precipitación puede ser durante todo el año o principalmente en verano, por lo que se clasifica como una región húmeda y subhúmeda. La vegetación propia de este clima y altitud corresponde a los bosques de encinares y pinos. Los

cuerpos de agua donde habitan los cangrejos forman parte de las cuencas hidrológicas del sistema fluvial Lerma-Chapala-Santiago y del río Balsas que desembocan hacia el occidente y de la cuenca del río Pánuco que termina en el Golfo de México, en la porción oriental del país.

El género *Tehuana* ocupa una región más tropical y de menor altitud. En la vertiente oriental la distribución de sus especies se encuentra delimitada hacia el norte por la cuenca del río Papaloapan, Veracruz y hacia el sur por la del río Mezcalapa, Tabasco. Hacia el oeste, en el estado de Oaxaca, la especie *T. lamellifrons* se localiza en tributarios del río Tehuantepec.

Las especies del género *Epithelphusa* también se encuentran en una zona tropical, aunque a mayor altitud que *Tehuana*. Al parecer *E. mixtepensis* ocupa la cabecera del río La Venta, tributario de la presa de Malpaso, mientras que la ubicación de *E. chiapensis*, cerca del poblado de Motozintla en el suroeste de Chiapas, está relacionada con tributarios del río Suchiate.

Por cuanto a los géneros monotípicos *Smalleyus* y *Disparithelphusa*, sus especies ocupan localidades restringidas a la región de Los Tuxtlas, en el estado de Veracruz y la porción noreste del estado de Oaxaca, respectivamente. *S. tricristatus*, se localiza en la vertiente de sotavento de la sierra de Santa Marta, en el Municipio de Catemaco; se trata de un macizo montañoso de origen volcánico que sobresale evidentemente de la planicie costera veracruzana, que está constituido por al menos siete grandes volcanes, con altitudes que sobrepasan los 1,600 msnm. Los ejemplares de esta especie se capturaron en pequeños arroyos de montaña a una altitud entre los 600 y 800 msnm, situados en una vegetación de bosque pino-encino.

Por lo que respecta a *Disparithelphusa pecki*, se ha recolectado en las proximidades de Valle Nacional, Oaxaca, en una pequeña zona montañosa constituida por las estribaciones de la vertiente oriental de la Sierra Norte de Oaxaca. Los ejemplares de *D. pecki* provienen de pequeños arroyos de montaña o de manantiales a una altitud entre los 300 y 1,050 msnm, situados en una vegetación de bosque tropical.

PRESENTACIÓN DE LA TESIS

La información obtenida en los diferentes análisis se ha organizado en tres capítulos; en el primero de ellos se llevó a cabo una revisión morfológica exhaustiva, con el fin de seleccionar caracteres homólogos que permitieran establecer las relaciones de parentesco entre las especies de la tribu. Dichos rasgos se sometieron a una serie de pruebas cladísticas con el fin de reconstruir la filogenia entre las formas y con ello se evaluó el esquema de clasificación actual de la tribu. En el segundo, de acuerdo con el esquema filogenético obtenido se analizó la distribución actual de las especies con el fin de encontrar los patrones de vicarianza y dispersión que siguieron las formas para alcanzar la radiación geográfica que actualmente presenta la tribu en el territorio mexicano. En el tercero, se abordaron los temas relacionados con la taxonomía de los pseudotelfusinos y con base en los resultados obtenidos en el análisis filogenético, se procedió a estructurar un esquema de clasificación. En este capítulo se incluye un tratamiento taxonómico monográfico para géneros y especies, se compararon y describieron detalladamente los caracteres somáticos y reproductivos que definen a estos taxa, se desarrollaron claves de identificación con base en dichos rasgos y se trató de definir su variación a través de un gradiente geográfico.

CAPITULO I

ANÁLISIS FILOGENÉTICO DE LA TRIBU PSEUDOTHELPHUSINI

Resumen

Se analizaron 77 caracteres provenientes de 41 especies a través del programa cladístico PAUP y por medio de una búsqueda heurística se obtuvieron diez cladogramas igualmente parsimoniosos, que demuestran que la tribu **Pseudothelphusini** como actualmente se conoce constituye un taxón parafilético, en el que los géneros *Epithelphusa* y *Spirothelphusa* así como la especie *Pseudothelphusa puntarenas* quedan fuera del grupo interno. De acuerdo con los resultados obtenidos en el análisis filogenético, se propone que esta tribu quede integrada por los géneros *Smalleyus*, *Gen. nov.1 galloi*, *Gen. nov.2 sulcifrons*, *Pseudothelphusa* y *Tehuana*. El género *Disparithelphusa* queda inmerso en el *Pseudothelphusa* por lo que se sugiere su desaparición y la realización de estudios de genética molecular para tratar de esclarecer las relaciones filogenéticas entre ambos taxa. Por su parte, el género *Pseudothelphusa* queda constituido por 23 especies, las cuales se reunieron para formar diferentes grupos a través de los cladogramas obtenidos, varios de ellos mantuvieron su cohesión en todos los árboles resultantes. Las especies *P. jouyi*, *P. lophophallus*, *P. nayaritae*, *P. rechingeri* y *P. sonorensis*, formaron un clado sólido en el que mantienen relaciones tanto morfológicas como geográficas, indicando la posibilidad de constituir un subgénero.

Introducción

Los intentos para desarrollar una reconstrucción filogenética robusta entre los miembros de la familia **Pseudothelphusidae**, tienen que enfrentar en primera instancia dos problemas centrales, la ausencia total de un registro fósil y la imposibilidad de determinar con certeza la existencia de un grupo hermano actual en el ambiente marino (Sternberg *et al.*, 1999). Debido a ello las principales ideas sobre la evolución del grupo, se han derivado de la anatomía comparada y de la distribución geográfica de las especies, así como de la paleogeografía de las regiones donde estas se han localizado (Rodríguez, 1982). Partiendo de la hipótesis de un origen monofilético de los pseudotelfúsidos (Martin y Davis, 2001), basada en la presencia de un pseudopulmón (epitelio que recubre la cámara branquial, capaz de llevar a cabo el intercambio de gases) en todas las especies

de la familia (Díaz y Rodríguez, 1977), Rodríguez (1982; 1986; 1992) y Rodríguez y Campos (1989) han postulado que estos cangrejos tuvieron su origen en las formas ancestrales de la subfamilia **Epilobocerinae**, la cual incluye una serie de especies antillanas caracterizadas por poseer caracteres plesiomórficos (el exognato de los terceros maxilípedos, más largo que el margen externo del isquio del endognato y armado anteriormente con un flagelo segmentado; la presencia de un diente triangular interno en cada canal eferente y la ausencia de un campo de espinas en la cavidad del ápice del primer gonópodo del macho). En la última década los estudios efectuados por Sternberg y Cumberlidge (1999 - 2001), para tratar de ubicar filogenéticamente a los cangrejos de agua dulce del mundo dentro del infraorden Brachyura, mantienen a los pseudotelfúsidos neotropicales como un grupo monofilético y resaltan la existencia de una relación del tipo de grupos hermanos entre éstos y un clado de los potamoideos paleotropicales. Dicha relación en parte está apoyada por cuatro sinapomorfías:

- 1) La orientación horizontal de la proyección media del epistoma.
- 2) La tendencia a la forma triangular del telson.
- 3) La conformación de la región anterior del plastron (esternitos 1-5).
- 4) Similitudes en las regiones subbranquial, suborbital y pterigostomiana así como forma de la cavidad bucal.

Sin embargo, el descubrimiento de un pseudopulmon en otras familias de potamoideos africanos y paratelfúsidos australianos (**Potamonautidae**, **Deckeniidae**, **Gecarcinucidae** y **Parathelphusidae**) (Sternberg y Cumberlidge, 2001), pone de manifiesto la necesidad de estudios detallados sobre estos decápodos para poder esclarecer las posibles relaciones genealógicas entre las diferentes familias de cangrejos que han colonizado y sufrido una fuerte diversificación en los cuerpos continentales de agua dulce del mundo.

En cuanto a la taxonomía molecular, los ejercicios preliminares realizados por Spears *et al.* (2000), para comprobar la monofilia de los cangrejos de agua dulce del mundo, con base en el análisis de los tramos de DNA ribosomal 16S (mitocondrial) y 28S (nuclear), arrojaron evidencia que apoya un origen único para

la familia **Pseudothelphusidae** y una relación de tipo parafilética para las superfamilias **Gecarcinucoidea** y **Potamoidea**.

Hacia el interior de la subfamilia **Pseudothelphusinae** las relaciones de parentesco entre las tribus que la integran permanecen sin esclarecerse. El sistema de clasificación que actualmente se usa, obedece a las propuestas de agrupación que se publicaron entre 1970 y 1982, pero que se iniciaron con los trabajos de Ortmann (1893 y 1897), en donde divide a la subfamilia en dos tribus: **Potamocarcinini** Ortmann, 1893 y **Pseudothelphusini** Ortmann, 1897. En el último tercio del siglo pasado carcinólogos como Bott (1967, 1968), Pretzmann (1972, 1973), Rodríguez y Smalley (1969) y Rodríguez (1982, 1992), construyeron el sistema de clasificación actual de la familia **Pseudothelphusidae**. El gran género **Pseudothelphusa** que incluía a casi 60 especies (Rathbun, 1898; 1905), fue dividido en 36 géneros que a su vez se reagruparon en una subfamilia y cinco tribus: **Strengerianini** Rodríguez, 1982, **Hypolobocerini** Pretzmann, 1971, **Potamocarcinini** Ortmann, 1893, **Pseudothelphusini** Ortmann, 1897 y **Kingsleyini** Bott, 1970. Desde la publicación del arreglo taxonómico sugerido por Rodríguez (1982) hasta la actualidad, las afinidades filogenéticas entre las cinco tribus han sido estudiadas incipientemente; Rodríguez (1986) es el único autor que ha mencionado varias homologías que pueden ser establecidas en el primer gonópodo del macho de estos grupos, incluso indica la dirección de las apomorfías. Sin embargo, no se han efectuado los análisis cladísticos necesarios para comprobar las relaciones entre cada una de las tribus.

En lo que respecta a la tribu **Pseudothelphusini**, Rodríguez (1982) menciona que los géneros que la integran poseen las siguientes características (Figs. 2-4):

- 1.- El gonópodo del macho presenta un proceso o lóbulo mesial (= lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal) en forma de hacha.
- 2.- El proceso marginal (= lóbulo distal de la proyección caudo-marginal) del gonópodo es prolongado y recurvado, se ubica sobre el proceso mesial, para formar un diente terminal sobre el lóbulo en forma de hacha.

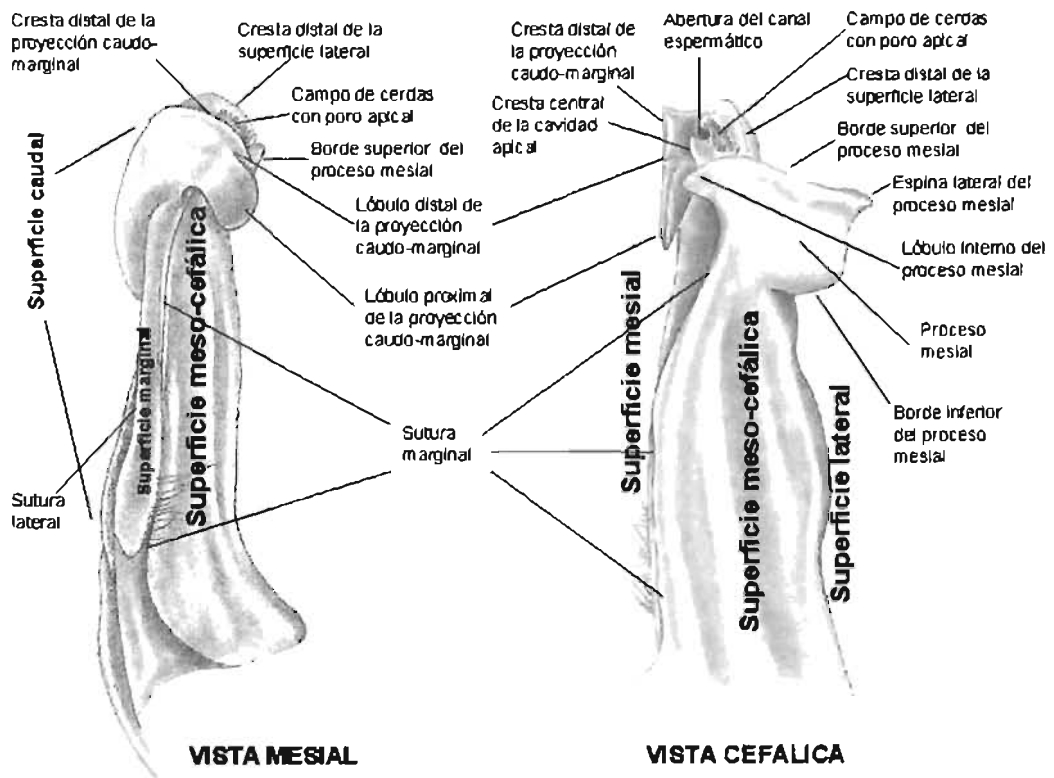


Figura 2. Primer gonópodo de un macho adulto en vistas mesial y cefálica.

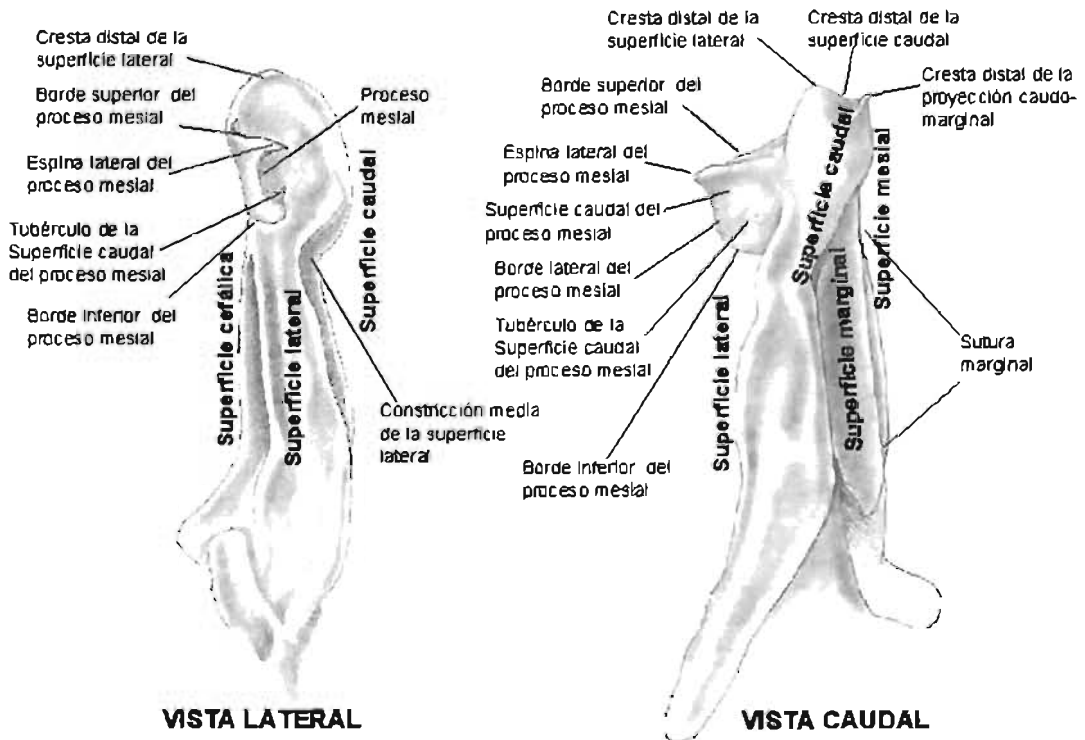
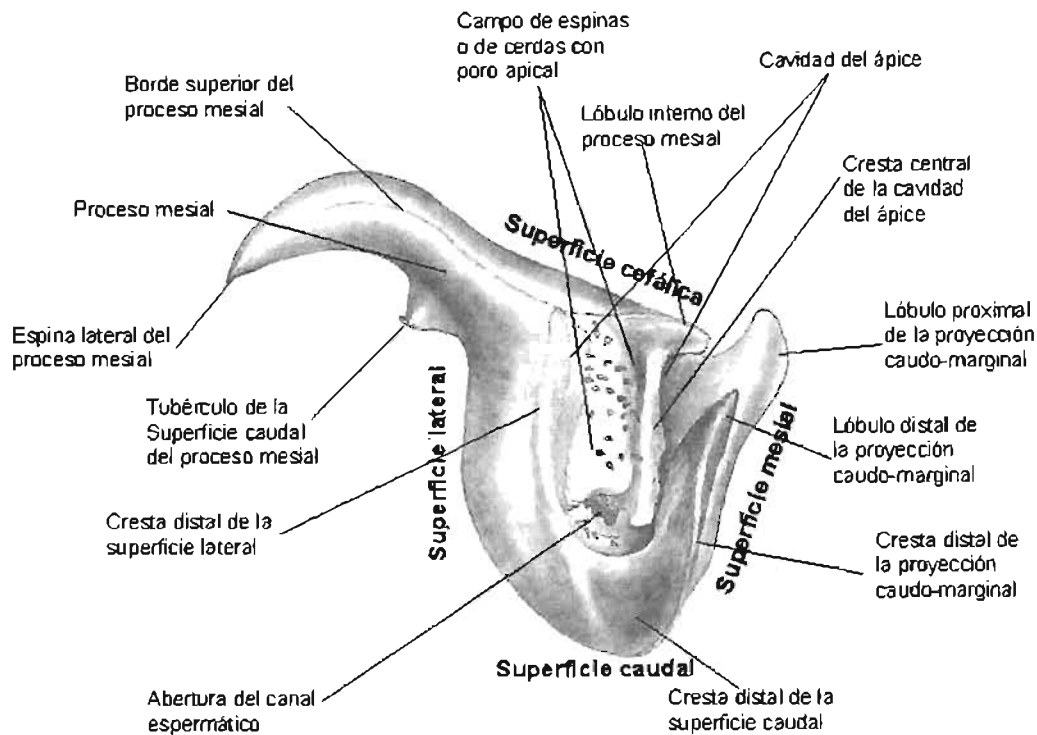


Figura 3. Primer gonópodo de un macho adulto en vistas lateral y caudal.



VISTA DISTAL

Figura 4. Primer gonópodo de un macho adulto en vista distal.

3.- En las especies que se presentan en la porción meridional del área de distribución de la tribu, el diente terminal del gonópodo (= lóbulo distal de la proyección caudo-marginal) se encuentra bien desarrollado. Por el contrario, en las especies que se presentan en la porción septentrional del área de distribución de la tribu, el diente terminal es rudimentario.

4.- La mayoría de las especies de la tribu, presentan en la superficie lateral del gonópodo un lóbulo o diente bien desarrollado (= proceso mesial).

El mismo autor en 1986, establece una estrecha cercanía entre los géneros *Pseudothelphusa* de Saussure, 1857, y *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1969, basada en la presencia de una proyección distal del proceso marginal (= lóbulo distal de la proyección caudo-marginal), parcialmente fusionada o completamente fusionada al proceso mesial (= lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal) (Fig. 2). Del género *Epithelphusa* Rodríguez y Smalley, 1969, Rodríguez (1986) menciona la presencia de una proyección distal del proceso marginal bien

desarrollada (= lóbulo apical de la proyección caudo-marginal unilobulada) y compara esta estructura con la reducción así como la fusión parcial de dicha proyección con el proceso mesial (= fusión entre los lóbulos distal y proximal de la proyección caudo-marginal), en el género *Pseudothelphusa*. Aunque no discute la presencia de otros caracteres que indican una diferencia clara (a nivel supragenérico) en la morfología del primer gonópodo entre las especies de *Epithelphusa* con las de *Tehuana* o *Pseudothelphusa*.

Los otros dos géneros que se incluyen en la tribu, *Disparithelphusa* Smalley y Adkinson, 1984 y *Smalleyus* Alvarez, 1989, presentan una morfología del primer gonópodo del macho similar tanto a las formas de *Tehuana*, como a las de *Pseudothelphusa*. En *Disparithelphusa* los autores del género determinan que las relaciones de este género con el resto de los que conforman la tribu, están apoyadas por la forma de los procesos mesial (= lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal) y lateral (= proceso mesial), aunque este último tiene mayor afinidad con las especies de *Pseudothelphusa*. Para la inclusión del género *Smalleyus* en la tribu *Pseudothelphusini*, Alvarez (1989) considera la curvatura del canal espermático, la forma reniforme del proceso mesial (= lóbulo apical de la proyección caudo-marginal unilobulada) y la presencia de un proceso lateral (= proceso mesial), como rasgos que muestran un parentesco con los pseudotelfusinos (Figs. 2 y 3).

A pesar de estos supuestos, se carece de un estudio que reconstruya la genealogía entre los cinco géneros y las 35 especies, que en la actualidad constituyen la tribu (Tabla 1). La revisión morfológica de las diferentes placas y procesos apicales, que constituyen la ornamentación del apéndice reproductor de estos cangrejos, proporcionó la oportunidad de identificar y seleccionar caracteres homólogos entre las variantes que se presentan en la morfología del primer gonópodo del macho. Rasgos que son imprescindibles para desarrollar el análisis cladístico del grupo, el cual constituirá una prueba rigurosa sobre la monofilia de la tribu y proveerá una hipótesis adecuada sobre las relaciones de parentesco que existen entre los diferentes géneros y especies que la constituyen.

Objetivos particulares

Los objetivos particulares de este capítulo, fueron los siguientes:

- Realizar una inferencia de las relaciones filogenéticas entre los géneros y especies de cangrejos de agua dulce de la tribu **Pseudothelphusini**, utilizando una metodología cladista.
- Confirmar o rechazar las hipótesis sobre la monofilia de la tribu **Pseudothelphusini**, como estaba considerada de acuerdo con Rodríguez (1982).
- Proponer una clasificación, fundamentada en la hipótesis filogenética resultante.

Antecedentes

Los estudios que se han efectuado sobre los cangrejos dulceacuícolas de la tribu **Pseudothelphusini**, desde el siglo XIX hasta nuestros días, están dirigidos a la descripción de formas nuevas y a la compilación de listas de especies para México o para regiones más específicas de este. Hasta el momento, no se tiene noticia de algún trabajo que haya abordado las relaciones de parentesco entre los diferentes taxones que la constituyen, solo se han expresado algunas ideas con base en la comparación de las estructuras apicales del primer gonópodo.

El arreglo sistemático que actualmente se usa para organizar a los géneros y especies de los pseudotelfusinos se justifica más por tradición que por un análisis minucioso de su genealogía. Desde la división del género ***Pseudothelphusa***, su eventual delimitación para incluir únicamente a formas nativas de México (excepto por la inclusión forzada de ***P. puntarenas*** Hobbs, 1991, de Costa Rica) y su agrupamiento junto con otros géneros y especies dentro de la tribu **Pseudothelphusini**, poco se ha escrito sobre las posibles afinidades filogenéticas que existen entre ellos. Pretzmann (1965), reagrupa las especies de

la tribu en el subgénero *Pseudothelphusa*. Rodríguez y Smalley (1969) describen a *Tehuana* como un subgénero nuevo para el género *Pseudothelphusa*, al género *Epithelphusa* para albergar a *E. mixtepensis*, y a la especie *Spirothelphusa chiapensis* (= *Epithelphusa chiapensis*). Además discuten las interrelaciones de las especies mexicanas de acuerdo a la evolución del proceso marginal (= proyección caudo-marginal), sugiriendo que a partir de una forma similar a *Potamocarcinus (Potamocarcinus) magnus* (= *Potamocarcinus magnus*) se diferenciaron tres líneas evolutivas; una que ocupó las tierras bajas de Tabasco representada por *Potamocarcinus (Potamocarcinus) armatus* (= *Potamocarcinus hartmanni*), otra línea que finaliza en la forma cavernícola *Potamocarcinus (Typhlopseudothelphusa) mocinoi* (= *Typhlopseudothelphusa mocinoi*) del sur de Chiapas, y la última más compleja, integrada por una serie de especies, que inicia en *Potamocarcinus (Raddaus) maxillipes* (= *Odontothelphusa maxillipes*) de Tabasco y Veracruz, continua con *Spirothelphusa chiapensis* (= *Epithelphusa chiapensis*), del suroeste de Chiapas y con *Epithelphusa mixtepensis* del centro de Oaxaca, de ahí se ramifica en dos direcciones del territorio de México hacia el noreste con las especies *Pseudothelphusa (Tehuana) cordobensis* (= *Tehuana complanata*) y *P. (T.) veracruzana* (= *Tehuana veracruzana*), y hacia el centro y noroeste hasta el estado de Nayarit con las formas *Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) guerreroensis* (= *Pseudothelphusa guerreroensis*), *P. (P.) dugesi* (= *P. dugesi*), *P. (P.) dilatata* (= *P. dilatata*), *P. (P.) granatensis* (= *P. granatensis*), *P. (P.) peyotensis* (= *P. peyotensis*) y *P. (P.) jouyi* (= *P. jouyi*).

Pretzmann (1972) recopila la información depositada en varios museos, sobre los integrantes de la familia Pseudothelphusidae y la presenta en una monografía, en donde reorganiza a la subfamilia Pseudothelphusinae en cuatro tribus (Kingleyini, Hypolobocerini, Potamocarcinini y Pseudothelphusini), cada una constituida por diferentes géneros. En el caso de la Pseudothelphusini, incluye como géneros a *Pseudothelphusa* (con los subgéneros (*Pseudothelphusa*), (*Tehuana*) y (*Manningiana*)), *Spirothelphusa* y *Epithelphusa*.

Smalley (inédito), integra una lista de las especies de pseudotelfúsidos registradas para México. Para su organización taxonómica utiliza la clasificación propuesta por Pretzmann (1972), reconoce las cuatro tribus en las que este autor dividió la subfamilia **Pseudothelphusinae** y considera que las tribus **Pseudothelphusini** y **Potamocarcinini** están cercanamente relacionadas.

Rodríguez (1982) con base en la comparación morfológica y en la distribución actual de las especies, discute las principales líneas evolutivas que dieron origen a la diversidad actual de los cangrejos dulceacuícolas americanos. Menciona que a través de la forma y disposición de los procesos apicales del primer gonópodo del macho es posible distinguir cuatro de estas líneas hacia el interior de la familia **Pseudothelphusidae**:

- 1) El tipo **Epilobocera**, incluye a cangrejos de las Grandes Antillas que se caracterizan por presentar los primeros gonópodos largos, rectos y esbeltos, apicalmente terminados en una expansión redondeada en forma de bulbo (como palo de golf) ornamentada con espinas, la mayoría de ellas fuertes y agudas. Sutura marginal con el borde que la limita simple y se encuentra reforzado por una cresta paralela. La expansión apical tiene tres procesos principales; un proceso caudal digitiforme desprovisto de espinas, pero ornamentado con una hilera de dientes redondeados en la porción interna del ápice; un proceso lateral globular con siete espinas fuertes y en forma de gancho, y un proceso mesial que se extiende en la porción distal del gonópodo como una estructura combada (formando una especie de hombro) que termina en el ápice en un borde esbelto y transversal armado con cinco espinas agudas, que delimita mesialmente la cavidad del ápice.
- 2) El tipo **Strengeriana**, corresponde a un grupo pequeño de cangrejos de Colombia, que presentan el primer par de gonópodos del macho esbeltos, rectos o arqueados mesialmente. La sutura marginal bordeada por una cresta evidente que se prolonga distalmente hasta alcanzar la porción apical en forma de copa. La porción distal del

apéndice es simple y el campo de espinas se extiende en forma transversal al eje principal del gonópodo.

- 3) El tipo **Kingsleyini**, esta representado por cangrejos de la porción septentrional de Sudamérica (Venezuela, las Guyanas, la parte norte de la cuenca del Amazonas y una parte de las pequeñas Antillas. La morfología del primer gonópodo del género **Microthelphusa** se tomó como ejemplo para ilustrar este grupo. Se caracteriza por ser un apéndice recto y simple, con una sutura marginal cuyos bordes están bien marcados y se continúan distalmente en un proceso complejo. La porción terminal presenta un proceso mesial triangular y el campo de espinas está dirigido lateralmente.
- 4) El tipo **Hypolobocera**, comprende todas las especies que se distribuyen en los Andes de Sudamérica, las características del primer par de gonópodos del macho de estos cangrejos son consideradas como primitivas y de las cuales derivó la morfología de los apéndices reproductores de los pseudotelfúsidos de México y de Centroamérica, no obstante que estos presentan modificaciones importantes. El apéndice reproductor de este grupo se distingue por presentar una sutura marginal recta y un lóbulo o una expansión laminar evidentes en la superficie lateral, que se pueden ubicar cerca de la mitad o justo abajo del ápice. La porción apical es truncada, con el campo de espinas en dirección distal. El margen caudal de la apertura del canal espermático puede llevar uno o dos procesos digitiformes, aunque estas ornamentaciones son obsoletas en la mayoría de las formas que se distribuyen en Centroamérica, que por el contrario han desarrollado otros procesos apicales complejos.

Smalley y Adkinson (1984), al describir el género **Disparithelphusa** y al tratar de establecer sus relaciones con otros miembros de la tribu **Pseudothelphusini**, mencionan la posibilidad de que el esquema morfológico del primer gonópodo de los pseudotelfusinos, que se caracteriza por presentar un canal espermático con torsión, haya evolucionado a partir de especies semejantes

a las del género *Potamocarcinus* cuyo gonópodo tiene un canal espermático recto, el proceso marginal original se transformó en una placa que quedó restringida a la punta del gonópodo y el proceso mesial de *Potamocarcinus* se convirtió en la expansión lateral de los *Pseudothelphusa*.

Rodríguez (1986) al estructurar una nueva hipótesis biogeográfica para la familia **Pseudothelphusidae**, reconoce a esta familia como un grupo monofilético que se distingue de otros cangrejos dulceacuícolas por la presencia en las cámaras branquiales de una membrana altamente vascularizada que actúa como un pseudopulmón y permite la respiración aérea. El desarrollo de este órgano requirió la coadaptación de otras estructuras ubicadas en las porciones orbital, epistomal y pterigostomiana para facilitar la reoxigenación de la pequeña cantidad de agua depositada en las cámaras branquiales y para hacer más eficiente tanto la recuperación del agua que se acumula en otras cavidades corporales, como la absorción de la humedad ambiental, todos estos rasgos son tomados por el autor como sinapomorfías que caracterizan a los pseudotelfúsidos y los distinguen de familias como la **Trichodactylidae**. En el mismo trabajo, al analizar la morfología del primer gonópodo del macho determina la existencia de siete patrones estructurales que indican una continuidad intergrupala a través de las tribus y géneros que constituyen la subfamilia **Pseudothelphusinae**. En este análisis destaca la presencia de una multiplicidad de líneas filéticas en el Istmo de Tehuantepec, de las cuales se derivó la línea que pudo dar origen a los representantes de la tribu **Pseudothelphusini**.

Alvarez (1989) plantea la inclusión del género *Smalleyus* en la tribu **Pseudothelphusini** por la presencia de un canal espermático curvado, de un proceso mesial (= lóbulo apical de la proyección caudo-marginal unilobulada) bien desarrollado y de un lóbulo lateral (= proceso mesial) discernible. De la misma forma justifica la creación de este taxón nuevo, porque a diferencia del resto de los que constituyen la tribu, se distingue por presentar un conjunto de rasgos únicos, como (ver lámina 1 en el capítulo de Taxonomía):

- a) El proceso mesial (= lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal) no completamente reniforme, ornamentado con espinas y con una proyección cefálica aserrada.
- b) La presencia de tres crestas en la cavidad apical del gonópodo, cada una ornamentada con espinas.
- c) La presencia de un lóbulo céfalo-lateral, que parece ser continuación de la cresta apical media.
- d) La presencia de un lóbulo lateral que corresponde a una estructura similar en el género *Pseudothelphusa*, pero con una posición francamente caudal.

Este autor menciona que las relaciones con otros géneros de pseudotelfusinos no son claras, pero considera que *Smalleyus* al igual que *Spirothelphusa*, *Lobithelphusa*, *Odontothelphusa* y *Disparithelphusa*, constituyen un grupo de géneros monotípicos que han dispersado en el istmo de Tehuantepec, y aunque pertenecen a tres tribus diferentes, los factores geológicos que influyeron en su origen y distribución geográfica pudieron ser similares.

Rodríguez (1992) analiza las publicaciones posteriores a 1982 en un intento de actualizar la información presentada en su monografía sobre los **Pseudothelphusidae** de América (Rodríguez, 1982). Corrige varios errores y omisiones, incluye los géneros y las especies que se describieron así como la literatura que se publicó en la década de los ochentas y finalmente, actualiza la nomenclatura del grupo así como la distribución geográfica de varias formas. Con respecto a la filogenia de los pseudotelfúsidos, el mismo autor, considera que las sinapomorfías recientemente encontradas en las estructuras respiratorias, sugieren un origen monofilético para las formas con exognato del tercer maxilípodo reducido que se distribuyen en América, Africa y la India. Para el arreglo de los géneros que integran las tribus de la subfamilia **Pseudothelphusinae**, menciona que de acuerdo a la presencia de cerdas con poro apical descubiertas por Smalley y Adkinson (1984), y a otros criterios basados en la morfología del primer gonópodo del macho, es recomendable mantener el arreglo de los géneros propuesto por Pretzmann (1972) para las tribus

Potamocarcinini e **Hypolobocerini**, con lo cual el género ***Spirothelphusa***, con la especie ***S. verticalis*** Rathbun 1898, pasaría a formar parte de la tribu **Pseudothelphusini**.

Metodología

En lo que se refiere a la clasificación de la tribu **Pseudothelphusini**, se tomó como punto de partida la organización taxonómica presentada por Rodríguez (1982), en la cual se incluyen los géneros, ***Epithelphusa***, ***Pseudothelphusa***, y ***Tehuana***, así como 20 especies. Esta clasificación se ha actualizado con trabajos publicados entre 1982 y el 2004, en donde se describen dos géneros ***Disparithelphusa*** Smalley y Adkinson (1982) y ***Smalleyus*** Alvarez (1985), y 13 especies nuevos para la tribu. También se incluyen tres especies (***Pseudothelphusa digueti*** Rathbun, 1898, ***P. dugesi*** Rathbun, 1893, y ***P. nelsoni*** Rathbun, 1898) que anteriormente eran consideradas parte de la sinonimia de otras formas de pseudotelfúsidos y que, como resultado de la presente tesis, se llegó a la conclusión de que en realidad se trata de formas taxonómicamente válidas, que deben ser reconsideradas como parte del género. En suma, el análisis cladístico que se llevó a cabo en este capítulo abarcó un total de 41 especies, 34 formalmente incluidas en la tribu **Pseudothelphusini**, tres más en las que se propone su revalidación taxonómica (***Pseudothelphusa digueti***, ***P. dugesi*** y ***P. nelsoni***) y cuatro más que integran el grupo externo (Tabla 2).

Para la selección de las especies que constituyeron al grupo externo, se tomaron las propuestas de Rodríguez (1982 y 1986) sobre el posible origen de los cangrejos de la familia **Pseudothelphusidae** en las formas ancestrales de la subfamilia **Epilobocerinae**. En la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR) se cuenta con ejemplares de ***Epilobocera cubensis*** Stimpson, 1860, procedentes de la Provincia de Camaguey, Cuba. Además, para comprobar la monofilia de los géneros que integran la tribu **Pseudothelphusini**, se incluyeron representantes de

Tabla 2. Lista de taxa incluidos en el análisis cladístico.

- Familia **Pseudothelphusidae** Ortmann, 1893
Subfamilia **Epilobocerinae** Smalley, 1964
 Género *Epilobocera* Stimpson, 1860
 Especie *E. cubensis* Stimpson, 1860
Subfamilia **Pseudothelphusinae** Ortmann, 1893
Tribu **Hypolobocerini** Pretzmann, 1971
 Género *Spirothelphusa* Pretzmann, 1965
 Especie *S. verticalis* (Rathbun, 1893)
Tribu **Potamocarcinini** Ortmann, 1897
 Género *Potamocarcinus* H. Milne-Edwards, 1853
 Especie *P. magnus* (Rathbun, 1895)
 P. nicaraguensis Rathbun, 1893
Tribu **Pseudothelphusini** Ortmann, 1893
 Género *Disparithelphusa* Smalley y Adkison, 1987
 Especie *D. pecki* Smalley y Adkison, 1987
 Género *Epithelphusa* Rodríguez y Smalley, 1969
 Especie *E. chiapensis* (Rodríguez y Smalley, 1969)
 E. mixtepeensis Rodríguez y Smalley, 1969
 Género *Pseudothelphusa* De Saussure, 1857
 Especie *P. americana* De Saussure, 1857
 P. belliana Rathbun, 1898
 P. digueti Rathbun, 1898
 P. dilatata Rathbun, 1898
 P. doenitzi Bott, 1968
 P. dugesi Rathbun, 1893
 P. galloi Alvarez y Villalobos, 1990
 P. granatensis Rodríguez y Smalley, 1969
 P. guerreroensis Rathbun, 1933
 P. hoffmannae Alvarez y Villalobos, 1996
 P. jouyi Rathbun, 1893
 P. leiophrys Rodríguez y Smalley, 1969
 P. lophophallus Rodríguez y Smalley, 1969
 P. mexicana Alvarez, 1987
 P. morelosis Pretzmann, 1968
 P. nayaritae Alvarez y Villalobos, 1994
 P. nelsoni Rathbun, 1905
 P. parbelliana Alvarez, 1989
 P. peyotensis Rodríguez y Smalley, 1969
 P. puntarenas Hobbs III, 1991
 P. rechingeri Pretzmann, 1965
 P. seiferti Hobbs Jr., 1980
 P. sonorae Miles, 1967
 P. sulcifrons Rathbun, 1898
 P. terrestris Rathbun, 1893
 Género *Smalleyus* Alvarez, 1989
 Especie *S. tricristatus* Alvarez, 1989
 Género *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1969
 Especie *T. complanata* (Rathbun, 1905)
 T. diabolls Pretzmann, 1978
 T. lamellifrons (Rathbun, 1898)
 T. lamothei Alvarez y Villalobos, 1994
 T. poglayenorum Pretzmann, 1978
 T. veracruzana Rodríguez y Smalley, 1969

otras tribus cercanamente relacionadas (Rodríguez, 1986) como **Potamocarcinini** (*Potamocarcinus nicaraguensis* Rathbun, 1893 y *P. magnus* Rathbun, 1895) e **Hypobocerini** (*Spirothelphusa verticalis* (Rathbun, 1893)).

La revisión morfológica de los ejemplares ha sido la base para la selección de los caracteres homólogos con los cuales se integró la matriz para desarrollar el análisis filogenético de acuerdo a la metodología cladista (Hennig, 1966; Wiley, 1991; Morrone, 2001). *A priori* se asumió el hecho de que los caracteres seleccionados son homólogos para todas las especies (Kitching *et al.*, 1998).

Para el reconocimiento de las características usadas en este análisis, únicamente se tomaron en cuenta los cangrejos machos adultos, en los cuales los procesos apicales del gonópodo están completamente desarrollados y como ya se ha mencionado son de importancia diagnóstica en la determinación taxonómica de géneros y especies. Por otra parte, se decidió que la representación morfológica de cada especie se efectuara con base en ejemplares pertenecientes a la serie tipo (principalmente el Holotipo), para ello se llevó a cabo una visita a la Colección de crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos (USNM), que permitió complementar la revisión de los ejemplares tipo que no se encontraban depositados en la CNCR. En ausencia de estos organismos se procedió a buscar en el acervo de la CNCR, Topotipos, es decir ejemplares capturados en la localidad Tipo o en lugares cercanos a esta (Tabla 3). En algunos casos fue necesario efectuar recolectas nuevas en las localidades tipo, para lo cual se realizaron viajes a los estados de Puebla, Morelos, Guerrero y Querétaro. Todo esto con el propósito de asegurar la identificación de las formas y evitar variaciones morfológicas, como las que han ocurrido a lo largo de la historia taxonómica de la tribu, que han provocado serios problemas en la representación y la correcta determinación de las especies.

El estudio morfológico de los ejemplares se presentará en el capítulo III sobre la Taxonomía de la tribu **Pseudothelphusini**.

La matriz de caracteres se desarrolló con ayuda del programa McClade 4.0© (Maddison y Maddison, 2000). En ella se incluyeron 41 especies y 77 caracteres (31 somáticos y 46 reproductivos), de los cuales 28 son binarios y 49

Tabla 3.- Especies de los géneros *Pseudothelphusa*, *Tehuana*, *Disparithelphusa*, *Epithelphusa* y *Smalleyus*, presentes en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, UNAM.

ESPECIES PRESENTES EN LA CNCR/IBUNAM	No. de lotes	No. de ejemplares	Estados representados en la CNCR (localidades)	Localidad Tipo	Ubicación de los Tipos
<i>Pseudothelphusa americana</i>	12	11♂, 4♀	Hgo(1), Qro(1), Pue(2), Tlax(2), Oax(2), Gro(1)	Haití, desconocida para México.	MUSEO DE GINEBRA, SUIZA
<i>Pseudothelphusa ayutlaensis</i>	1	3♂, 2♀	Gro(1)	Ayutla de los Libres, Gro.	CNCR/IBUNAM
<i>Pseudothelphusa belliana</i>	11	33♂, 33♀	Mich(3), Mex(1), Gro(1)	Xautipan, cerca de Chilpancingo, Gro.	MUSEO BRITANICO USNM
<i>Pseudothelphusa dilatata</i>	1	6♂, 7♀	Jal(1)	Colima	USNM
<i>Pseudothelphusa morelosis</i>	38	78♂, 57♀	Mor(21), Mex(1), Gro(1)	Balneario Las Estacas, Mor.	CNCR/IBUNAM
<i>Pseudothelphusa sulcifrons</i>				Yalalag (Villa Hidalgo) Oax.	USNM
<i>Pseudothelphusa doenitzi</i>	2	8♂, 5♀	Oax(2)	Jalpan, México.	SENCKENBERG MUSEUM, FRANKFURT, ALEMANIA
<i>Pseudothelphusa galloi</i>	3	5♂, 2♀	Gro(1)	Río Pinela, Gro.	CNCR/IBUNAM
<i>Pseudothelphusa granatensis</i>	4	4♂, 6♀	Mex(1), Gro(1)	Las Granadas, Acuitlapan, Gro.	CNCR/IBUNAM
<i>Pseudothelphusa guerreroensis</i>	2	2♂, 1♀	Gro(1), Oax(1)	Malinaltepec, Sur de Tlapa, Gro.	MUSEO DE ZOOLOGIA DE BERLÍN.
<i>Pseudothelphusa hoffmannae</i>	1	1♂	Gro(1)	3 km W de Tixtla, Gro.	CNCR/IBUNAM
<i>Pseudothelphusa jouyi</i>	23	31♂, 31♀	Jal(1), Mich(7), Gto(1), Qro(1)	Lago de Chapala, Jal.	USNM
<i>Pseudothelphusa leiophrys</i>	8	12♂, 7♀	Nay(5)	Río El Naranjo, Queseria, Col.	USNM
<i>Pseudothelphusa lophophallus</i>	1			San Antonio, Dgo.	USNM
<i>Pseudothelphusa mexicana</i>	10	16♂, 7♀	Gro(1), Mex(2)	Cueva La Jolla, Taxco, Gro.	CNCR/IBUNAM
<i>Pseudothelphusa nayaritae</i>	1	1♂, 1♀	Nay(1)	Arroyo El Guayabito, Mecatán, Nay.	CNCR/IBUNAM
<i>Pseudothelphusa parabelliana</i>	13	9♂, 17♀	Ver(2)	Cerro El Vigía, Los Tuxtlas, Ver.	CNCR/IBUNAM
<i>Pseudothelphusa peyotensis</i>	5	8♂, 6♀	Nay(5), Col(1)	Sierra Alica, 30 millas al S de San Juan Peyotan, Nay.	CNCR/IBUNAM
<i>Pseudothelphusa rechingeri</i>				Tres millas al W de Elota, camino a La Cruz, Sin.	USNM
<i>Pseudothelphusa seiferti</i>	11	43♂, 26♀	Nay(4), Col(2)	Río Tuxpan, Jal.	USNM
<i>Pseudothelphusa sonorensis</i>				Mina abandonada entre Minas Nuevas y La Aduana, Son.	USNM
<i>Pseudothelphusa terrestris</i>	5	6♂, 4♀	Nay(4)	Atamajac, 3 millas al W de Guadalajara	USNM

Tabla 3, cont.- Especies de los géneros *Tehuana*, *Disparithelphusa*, *Epithelphusa* y *Smalleyus*, presentes en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, UNAM.

ESPECIES PRESENTES EN LA CNCR/IBUNAM	No. de lotes	No. de ejemplares	Estados representados (localidades)	Localidad Tipo	Ubicación de los Tipos
<i>Tehuana complanata</i>	4	8♂, 3♀	Ver(3)	Alta-Veracruz	MUSEO NACIONAL DE HISTORIA NATURAL DE PARÍS
<i>Tehuana chontalpaensis</i>	4	5♂, 3♀	Oax(2).	Arroyo Pueblo Viejo, Ejido C. A. Madrazo, Mpio. de Huimanguillo, Tab.	CNCR
<i>Tehuana diabolis</i>	11	20♂, 11♀	Ver (6)	Laguna de Catemaco, Ver.	MUSEO DE HISTORIA NATURAL DE VIENA
<i>Tehuana jacatepecensis</i>	2	2♂, 3♀	Oax(2)	Río Jacatepec en Santa Ma. Jacatepec, Municipio de Santa Ma. Jacatepec, Oax.	CNCR
<i>Tehuana lamellifrons</i>	9	33♂, 15♀	Ver(5), Oax(1)	Istmo de Tehuantepec, Oax.	USNM
<i>Tehuana lamothei</i>	4	9♂, 2♀	Chis(2)	Arroyo la Piedra, 1 km de Ixtacomitán, Chis.	CNCR
<i>Tehuana poglayenorum</i>	38	122♂, 98♀	Ver(21).	Río Basura, Los Tuxtles, Mpio. de San Andres, Ver.	MUSEO DE HISTORIA NATURAL DE VIENA
<i>Tehuana veracruzana</i>	11	42♂, 36♀	Ver(8)	Río en Zapoapan de Cabañas, Ver.	CNCR
<i>Epithelphusa chiapensis</i>	1	2♂, 1♀	Chis(1)	Finca Victoria, Motozintla, Chis.	CNCR
<i>Epithelphusa mixtepecensis</i>	1	1♂	Oax(1)	36 km al N de San Gabriel, Mixtepec, Oax.	CNCR
<i>Disparithelphusa pecki</i>	4	6♂, 9♀	Oax(4)	10 km al S de Valle Nacional, Oax.	USNM
<i>Smalleyus tricristatus</i>	1	1♂, 2♀	Ver(1)	Camino Izquierdo, Sierra de Santa Marta, Los Tuxtles, Ver.	CNCR

multiestado (estos últimos incluyen 183 estados de carácter) (Apéndice 1; Tabla 4). La mayoría de los caracteres elegidos fueron cualitativo, los datos cuantitativos se transformaron en discretos de acuerdo a Thiele, 1993. Para la codificación de los caracteres se emplearon los símbolos más comunes en los estudios cladísticos ("0" y "1" para la ausencia o presencia de los caracteres). La polarización preliminar se efectuó con base en la presencia o ausencia de los

caracteres en las especies del grupo externo. Como se explicará más adelante, en varios caracteres el estado 0 es el que está presente en el grupo externo y por lo tanto representa el estado plesiomórfico.

El análisis cladístico se realizó con el programa PAUP versión 4.0.0.b10 ("Phylogenetic Analysis Using Parsimony", Swofford, 2002). Los caracteres fueron tratados en series de transformación desordenadas y con el mismo peso. La búsqueda de los árboles más cortos, se realizó utilizando el método aproximado heurístico a través del colapsamiento e intercambio de ramas (Branch Swapping), para la secuencia de adición ("stepwise addition options"), se usó la opción al azar con 100 réplicas y un número al azar como semilla. Para el intercambio de ramas (Branch Swapping), se empleó el algoritmo de ramificación denominado de corte y reconexión de ramas (TBR). A los árboles obtenidos se les aplicó un análisis de consenso por los métodos de consenso estricto y consenso por la regla de mayorías (más del 50%). Finalmente, para conocer el soporte de las ramas se practicó un análisis de Bootstrap con mil 1,000 réplicas.

Caracteres examinados:

De los 32 atributos somáticos, 13 corresponden a la ornamentación de la superficie dorsal del caparazón (forma, disposición y presencia de cerdas, surcos y lóbulos); tres a la forma y ornamentación del margen anterolateral; uno a la forma del margen posterior; dos a la forma de las orbitas; uno a la posición del artejo basal de la antena; cinco a la forma del margen epistomal; cuatro a la forma y proporciones del tercer maxilípodo y sus artejos, y tres a la forma de los dedos de la quela mayor así como de los dientes de los bordes cortantes. Los restantes 45 se refieren a caracteres del primer pleópodo del macho o gonópodos, (cinco se relacionan con la complexión y forma general de este apéndice; dos a la dirección y forma de la cavidad del ápice; dos a la presencia y la forma de la cresta central de la cavidad del ápice; uno a la posición de apertura del canal espermático; uno a la forma en que se presenta la sutura lateral; uno al tipo de ornamentación apical (presencia de espínulas o espinas), además de los procesos apicales típicos de la tribu; uno a la presencia de torsión en el tercio distal del primer gonópodo; dos a la

presencia y alcance de la placa marginal; 16 a la forma, ornamentación y alcance de cada uno de los lóbulos así como de la cresta distal, que constituyen la proyección caudo-marginal; dos a la presencia y forma del lóbulo mesodistal; ocho al tamaño, dirección, ornamentación y forma de los márgenes que delimitan el proceso mesial; uno a la presencia o ausencia de ornamentación en el tercio distal de la superficie lateral; tres a la presencia, forma y ubicación del proceso lateral, y uno a la presencia de espinas o dientes subdistales en posición caudo-lateral.

A continuación se presenta una breve descripción de cada uno de los caracteres, así como de los estados de carácter usados en el análisis filogenético. En el capítulo III se ofrece una descripción más detallada de la morfología de los rasgos somáticos y reproductivos, más importantes de los miembros de la tribu **Pseudothelphusini**. En el Apéndice 2 se enlistan los 77 atributos y se incluyen ilustraciones de ellos para facilitar su reconocimiento.

Caparazón

La forma del caparazón (cefalotórax) es muy homogénea a través de la tribu Pseudothelphusini. Es transversalmente oval (más ancho que largo), el dorso es plano o suavemente convexo, con las regiones branquiales globosas y expandidas lateralmente. El estado plesiomórfico está dado por ***Epilobocera cubensis*** Stimpson, 1860, cuyo caparazón presenta una superficie dorsal convexa, sin ornamentaciones (cerdas) y con las regiones débilmente marcadas.

1.- Caparazón con la superficie dorsal, (0) lisa, (1) ornamentada con cerdas cortas de color negro en la porción postbranquial, (2) en casi toda la superficie dorsal del caparazón.

La superficie dorsal no presenta ornamentaciones evidentes, salvo puntuaciones, algunos gránulos irregularmente dispersos, los surcos frontal medio y cervicales, los lóbulos postfrontales, así como la presencia en algunas especies de cerdas cortas, fuertes y de una coloración oscura, que se pueden distribuir en toda la superficie o particularmente en la porción postbranquial.

2.- Superficie dorsal del caparazón, (0) convexa, (1) plana. Por lo general la superficie dorsal del caparazón es plana o ligeramente convexa, con las regiones

que marcan la ubicación de órganos internos moderadamente marcadas, en algunos casos la gástrica y las branquiales, se aprecian un poco más hinchadas que el resto. En *E. cubensis* el caparazón es convexo y las regiones corporales no se distinguen.

3.- Porción frontal, (0) moderadamente dirigida hacia abajo, (1) bruscamente curvada hacia abajo en un ángulo de 90°, (2) horizontalmente extendida.

La porción anterior del caparazón se puede presentar casi horizontalmente extendida y suavemente curvada hacia el margen anterior, o terminada en un doblez frontal superior y bruscamente curvada hacia abajo, para formar un ángulo de 90° y una frente vertical que se continua hasta el borde anterior, en este caso borde frontal inferior. La condición plesiomórfica de este carácter es la forma horizontalmente extendida y suavemente curvado hacia el margen anterior como se presenta en *E. cubensis*.

4.- Porción frontal, concavidad media del borde frontal anterior (inferior), (0) ausente, (1) presente.

Se refiere a la forma del margen anterior del caparazón delimitado lateralmente por las órbitas. En presencia de una porción frontal bruscamente dirigida hacia abajo (vertical), este borde queda por debajo del doblez frontal superior. En vista ventral, este margen por lo general es ondulado, en la porción media presenta una concavidad al unirse con el septo interantenuar, hacia los extremos las dos mitades son suavemente convexas, pues delimitan las cavidades antenuares. En *E. cubensis* el borde frontal anterior es casi recto, la concavidad media no existe y las cavidades antenuares son estrechas y alargadas, por lo que la ondulación de este borde es muy ligera o imperceptible.

5.- Porción frontal, borde frontal superior, (0) ausente, (1) suavemente marcado, (2) moderadamente marcado, (3) bien marcado.

El borde frontal superior marca el doblez de la porción frontal, cuando esta se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical; puede estar representado sólo por la curvatura de la porción frontal, o la curvatura puede estar ligeramente resaltada y en ocasiones ornamentada con gránulos incipientes, o la curvatura puede estar remarcada por un borde definido, resaltado y ornamentado

con gránulos redondeados. La ausencia del borde frontal superior en *E. cubensis* es la condición ancestral.

6.- Porción frontal, ornamentaciones granulares del borde frontal superior, (0) ausentes, (1) presentes.

El borde frontal superior puede presentar o no, ornamentaciones a manera de gránulos bajos y redondeados, arreglados en una hilera transversal que abarca toda la extensión del borde. La ausencia del borde frontal superior en *E. cubensis* es la condición ancestral.

7.- Porción frontal, borde frontal superior, (0) ausente, (1) recto, (2) inclinado hacia la porción media [oblicuo].

El borde frontal superior, en vista frontal, puede ser horizontal o estar inclinado hacia la muesca que forma el surco medio. La ausencia del borde frontal superior en *E. cubensis* es la condición ancestral.

8.- Porción frontal, surco frontal medio, (0) ausente, (1) amplio y somero, (2) moderadamente marcado, (3) angosto y profundo.

El surco frontal medio divide la porción anterior del caparazón y separa los lóbulos frontales. Cuando se presenta el borde frontal superior este surco se inicia en la muesca media, se continúa posteriormente para separar los lóbulos postfrontales y se desvanece inmediatamente después. En las especies donde se presenta el borde frontal superior este surco, por lo general, es angosto y profundo. Las formas con la porción frontal suavemente curvada hacia el margen anterior del caparazón el surco frontal puede estar ausente o ser amplio y somero, en esta condición raramente se presenta un surco medio bien marcado. La ausencia de este surco como sucede en *E. cubensis* es considerado el estado pleosiomórfico.

9.- Porción frontal, lóbulos frontales, (0) ausentes, (1) suavemente insinuados, (2) altos y evidentes.

Los lóbulos frontales constituyen una de las pocas ornamentaciones del caparazón que sobresalen de la superficie dorsal, pueden estar ausentes, suavemente indicados o presentarse como dos elevaciones bien marcadas. En especial cuando se presenta el margen frontal superior estos lóbulos son altos y

evidentes. La condición ancestral está dada por su ausencia, como sucede con *E. cubensis*.

10.- Porción frontal, área entre el margen frontal superior y los lóbulos frontales, (0) ligeramente convexa, (1) horizontal, (2) deprimida.

Esta pequeña porción del caparazón, que se encuentra entre el margen frontal anterior y los lóbulos frontales o entre el margen frontal superior y los lóbulos frontales, varía en su convexidad o en su concavidad a través de las diferentes especies de la tribu Pseudothelphusini, puede ser convexa, horizontal o ligeramente deprimida (cóncava). La presencia de una porción frontal convexa, como sucede con *E. cubensis*, es considerada la condición plesiomórfica.

11.- Dorso del caparazón con el surco cervical, (0) amplio y somero, (1) profundo y bien marcado.

La delimitación de las regiones gástrica y hepática, con la branquial esta marcada por una depresión que se extiende a manera de surco desde el centro del caparazón hasta el margen anterolateral. El surco cervical, como se le ha denominado, puede ser profundo y bien marcado como sucede en las especies del género *Tehuana* y en varias del *Pseudothelphusa*, particularmente en aquellas con la región branquial hinchada, o por el contrario puede ser amplio y somero como en *E. cubensis*, que representa la condición plesiomórfica.

12.- Dorso del caparazón con el surco cervical, (0) extendiéndose hasta el margen anterolateral del caparazón, (1) terminando antes del margen anterolateral.

Se refiere al alcance del surco cervical, el cual se puede extender hasta el margen anterolateral del caparazón, en donde incluso puede finalizar en una muesca evidente, o desvanecerse un poco antes de alcanzar este margen. La condición ancestral está dada por la extensión de este surco hasta el margen anterolateral, como sucede en *E. cubensis*.

13.- Dorso del caparazón, forma del surco cervical, (0) recto, (1) curvo.

Los surcos cervicales en su trayectoria hacia el margen anterolateral pueden ser rectos o curvos. En *E. cubensis* este surco se extiende en forma recta.

Margen anterolateral.

El margen lateral del caparazón, marca la unión entre la superficie dorsal del cefalotórax y la pared lateral de las cámaras branquiales (branquiosteguito). La porción anterior de este margen que se extiende desde el ángulo externo de la órbita hasta la mitad de la región branquial.

14.- Margen anterolateral del caparazón, (0) grueso y redondeado, (1) agudamente redondeado, (2) esbelto y resaltado en vista frontal.

En vista frontal, esta unión puede ser aguda, o formar un borde afilado que sobresale lateralmente, o curvarse en forma redondeada, formando un borde grueso que se inicia en el diente orbital externo y se continua posteriormente hasta el margen posterior del caparazón. En *E. cubensis* el margen anterolateral se presenta como un borde grueso y redondeado.

15.- Margen anterolateral del caparazón, (0) liso, (1) granulado, (2) denticulado, (3) dentado.

La ornamentación del margen anterolateral del caparazón a través de la tribu **Pseudothelphusini**, está dada por la presencia de gránulos redondeados o por pequeños denticulos agudos que se disponen a manera de aserración. En otras tribus como la **Potamocarcinini**, se llegan a presentar dientes con la forma de espinas agudas. En *E. cubensis* este margen es liso, lo que puede tomarse como la condición ancestral.

16.- Margen anterolateral del caparazón, muesca en el ángulo orbital externo, (0) ausente, (1) presente.

El inicio del margen anterolateral del caparazón por lo común está marcado por una muesca en la base del ángulo orbital externo. Se presenta como una escotadura redondeada, somera o aguda, aunque en algunas especies como *E. cubensis* esta muesca no se presenta y el margen anterolateral se extiende en forma continua desde el ápice del ángulo orbital externo hasta la porción media de la región branquial, lo que puede tomarse como la condición ancestral.

17.- Margen posterior del caparazón, (0) cóncavo, (1) recto.

Este margen marca el final posterior del cefalotórax, no tiene ninguna ornamentación y puede ser recto o presentar una concavidad media, que le da una forma evidentemente arqueada. El margen posterior de *E. cubensis* es recto.

Orbitas

Cavidades en la porción anterior del caparazón donde se resguardan los ojos (córnea y pedúnculo ocular).

18.- Angulo suborbital interno continuándose hacia el interior de la cavidad orbital como, (0) como una quilla alta que cierra totalmente la cavidad orbital, (1) como una quilla alta que no cierra la cavidad orbital, (2) un borde somero y poco perceptible.

Aparentemente este borde permite la recuperación del agua que se puede acumular dentro de la órbita y facilita su escurrimiento hacia la porción pterigostomiana que se encuentra densamente pubescente y mantiene una comunicación constante con los orificios ubicados en la base de los quelípedos, que son la vía de entrada a las cámaras branquiales. Se trata de todo un sistema de recuperación del agua que se acumula en otras partes del cuerpo, de absorción de la humedad ambiental y de reoxigenación del agua que se deposita en las cavidades branquiales. La presencia de un borde suborbital alto, que cierra totalmente la cavidad orbital y se mantiene en contacto con el margen anterior de la frente, como sucede en *E. cubensis*, constituye el estado ancestral de este carácter.

19.- Angulo suborbital interno, (0) unido al margen frontal, (1) separado por un espacio del margen frontal.

La extensión de este ángulo hasta quedar en contacto con el margen frontal como se presenta en *E. cubensis* el estado plesiomórfico de este rasgo.

Antenas

Segundo par de apéndices sensorios, también se encuentran alojadas en las órbitas.

20.- Artejo basal de la antena, (0) unido al margen frontal, (1) separado por un espacio del margen frontal.

Al constituirse la órbita como una cavidad cerrada las estructuras relacionadas a ella también sufren modificaciones, en este caso el artejo basal puede quedar en contacto con el margen frontal, como sucede en *E. cubensis*, representando la condición ancestral.

Epistoma

Se localiza en la porción anterior del caparazón, marca la unión entre el cefalotórax y la placa que rodea la cavidad bucal. La presencia de crestas, bordes, aberturas de los canales eferentes, cerdas, granulaciones, dientes, etc., forman parte de las modificaciones morfológicas que desarrollaron estos cangrejos para hacer más eficiente su respiración en un ambiente terrestre o semiterrestre.

21.- Forma de la abertura del canal eferente, (0) subcircular, (1) cuadrangular.

La abertura de estos canales se localiza en los ángulos anterolaterales de la cavidad bucal; su forma varía de subcircular a subcuadrada, y está dada por el grado de curvatura de su borde anterior, el cual forma parte del margen epistomal. Mesial y lateralmente se encuentra delimitada por el diente lateral del margen epistomal, y por la prominencia del ángulo anterolateral o lóbulo jugal de la cavidad bucal, que aparentemente se limita a formar el borde lateral de la apertura. El piso de los canales eferentes está formado por el endópodo del primer maxilípodo y el borde inferior de la abertura por el margen anterior del mero de los terceros maxilípedos, el cual en este nivel puede formar una muesca redondeada. La condición ancestral está dada por la apertura en forma subcircular, como sucede en *E. cubensis*.

22.- Canales eferentes, (0) con una espina interna, (1) sin espina.

La presencia de una espina interna en los canales eferentes constituye un rasgo ancestral desarrollado por las especies del género *Epilobocera*, para incrementar la retención del agua dentro de las cámaras branquiales y evitar su pérdida por transpiración (Rodríguez, 1982). La ausencia de esta estructura en los

miembros de la tribu **Pseudothelphusini** se ha considerado como un rasgo apomórfico.

23.- Ornamentación del diente medio del margen epistomal, (0) con un tubérculo redondeado en c/u de los bordes laterales, (1) con los bordes laterales lisos.

La existencia de ornamentaciones en la porción epistomal está relacionada con la estrategia de optimización de la absorción del agua y humedad del ambiente, así como con el recirculamiento y reoxigenación del agua acumulada en las cámaras branquiales, que ya se ha explicado en caracteres anteriores. El estado ancestral de este rasgo está dado por la presencia de gránulos redondeados en *E. cubensis*.

24.- Diente medio del margen epistomal separado de los laterales, (0) por una muesca triangular, (1) por un arco amplio y redondeado.

El margen epistomal se encuentra formado por dos arcos centrales fuertes, donde se acomodan los palpos de los terceros maxilípedos cuando éstos se encuentran plegados hacia el cuerpo, dichos arcos se unen en la porción central formando el diente epistomal, el cual es triangular, agudo y tiene la porción apical dirigida hacia el margen posterior de la cavidad bucal. La presencia de una muesca triangular separando el diente medio de los laterales, como ocurre en *E. cubensis*, es considerado el estado plesiomórfico del carácter.

25.- Arco que separa el diente epistomal de los laterales, (0) con gránulos, (1) liso.

Ver explicación del carácter 23. En *E. cubensis* se presentan gránulos redondeados.

Terceros maxilípedos

Tercer par de pereiópodos, modificados como apéndices bucales y conocidos como maxilípedos, su función está relacionada con la manipulación del alimento antes de que este pase a la boca. Son aplanados y cubren totalmente la cavidad bucal.

26.- Forma del mero del tercer maxilípedo, (0) ligeramente más ancho que largo, (1) evidentemente más ancho que largo.

La modificación en las proporciones de los artejos que constituyen el tercer maxilípodo está asociada con la respuesta adaptativa de los apéndices bucales para hacer más eficiente la circulación del agua que penetra a las cámaras branquiales. La apariencia de este artejo se mantiene más o menos constante a través de la tribu. Sin embargo, en algunas especies el mero se ensancha evidentemente, constituyendo una autapomorfia. En *E. cubensis*, se mantiene ligeramente más ancho que largo.

27.- Margen anterior del mero, (0) curvado, (1) formando un semirectángulo con el margen lateral.

Al modificarse la forma de los artejos del tercer maxilípodo, el mero se ensancha evidentemente y en este caso adquiere una apariencia semirectangular en el que los márgenes anterior (casi recto) y lateral, se unen formando un ángulo recto burdo. En *E. cubensis* el margen anterior del mero de los terceros maxilípedos es redondeado.

28.- Muesca en el margen anterior del mero, (0) ausente, (1) suavemente marcada, (2) bien marcada.

El margen anterior del mero de los terceros maxilípedos delimita la abertura del canal eferente en su porción inferior. La presencia de la muesca redondeada amplía esta abertura, facilitando la salida del agua que se encuentran en las cámaras branquiales. En *E. cubensis*, no se presenta dicha muesca y la curvatura del margen anterior del mero se mantiene constante.

29.- Exognato, (0) más largo que el isquio, (1) casi tan largo como el isquio, (2) un poco más de la mitad, (3) la mitad o menos de la longitud del isquio.

La longitud del exognato del tercer maxilípodo también está relacionado con las adaptaciones que desarrollaron estos cangrejos en los apéndices bucales, para sobrevivir en condiciones semiterrestres en donde es frecuente la escasez del agua. La condición ancestral de este carácter esta dada por la presencia de un exognato largo, que sobrepasa la longitud del margen lateral del isquio de los terceros maxilípedos y que presenta un flagelo articulado en el extremo distal. En las especies de *Epilobocera*, la presencia de un exognato largo es un carácter

diagnóstico del género, aunque este también se presenta en las especies del género *Strengeriana* de Sudamérica.

Quela Mayor

30.- Lóbulo redondeado en la base de los dedos de la palma mayor, (0) ausente, (1) presente.

Al parecer la presencia de este lóbulo es una autapomorfía para dos especies del género *Pseudothelphusa*. Aunque su presencia también se ha registrado en algunas especies de géneros como *Eudaniela*, *Hypolobocera* y *Raddaus* de las tribus *Kingsleyini* e *Hypolobocerini*. Se desconoce su función. La ausencia de este lóbulo como sucede en las formas de *Epilobocera*, es tomado como el carácter plesiomórfico.

31.- Espacio entre los bordes cortantes de los dedos de la quela mayor, (0) amplio, (1) reducido, (2) ausente.

La separación de los dedos de la quela mayor es amplia, cuando este hueco es mayor a la altura de la porción media del dactilo, reducido cuando es menor a la altura de la porción media del dactilo y ausente cuando los bordes cortantes se encuentran totalmente pegados. La condición ancestral está dada por la quela mayor de *Epilobocera cubensis*, en la cual ambos dedos están completamente arqueados (ver figura del carácter en el Anexo 2), el hueco que dejan entre ellos es mayor al doble de la altura del dedo móvil, en su porción media.

32.- Forma de los dientes de los bordes cortantes, (0) triangulares, (1) redondeados.

Los quelípedos en los cangrejos verdaderos, constituyen apéndices de gran importancia para estos organismos, ya que con ellos realizan actividades vitales para su sobrevivencia, relacionadas con la alimentación, con la defensa y el ataque, con la reproducción, etc. En particular las quelas, les permiten manipular una enorme variedad de objetos, entre los que se encuentran los fragmentos alimenticios, que obtienen de animales muertos, de organismos que los mismos cangrejos capturan, de la materia orgánica que se sedimenta en el sustrato o de la

que se encuentra adherida a rocas o cualquier otro sustrato duro. La forma de los dientes en los bordes cortantes, está relacionada con la conducta alimenticia de estos crustáceos; los dientes triangulares les sirven para cortar y desgarrar, mientras que los redondeados les permiten moler y pulverizar las partículas alimenticias.

Primer par de gonópodos del macho.

Los caracteres derivados del primer par de apéndices sexuales del macho, tienen gran importancia en la búsqueda de las relaciones filogenéticas entre los diferentes taxa que integran la familia **Pseudothelphusidae**, como ya se ha mencionado, la taxonomía de este grupo descansa principalmente en la morfología del primer gonópodo del macho, donde se encuentran la mayor cantidad de rasgos diferenciales (Rodríguez y Campos, 1998). La importancia de estos caracteres radica en que presumiblemente están sujetos a una débil presión de selección por parte del ambiente, ya que este par de apéndices permanecen ocultos y protegidos dentro de la cavidad esterno-abdominal, la cual se encuentra cubierta por las placas que constituyen el abdomen, excepto durante la reproducción o durante el proceso de muda, cuando el tegumento es aún blando (Sternberg, *et al.*, 1999).

33.- Complejión de los primer par de gonópodos, (0) esbelto, (1) robusto.

La complejión de los primeros gonópodos se refiere al grado de robustez que presenta este apéndice tomando como base de comparación, los pleópodos de la especie ***Epilobocera cubensis***, los cuales en relación con los de los miembros de la tribu **Pseudothelphusini** son más esbeltos (excepto en el género ***Tehuana***).

34.- Forma de los gonópodos, (0) cilíndricos, (1) moderadamente comprimidos en toda su longitud, (2) fuertemente comprimidos en toda su longitud, (3) deprimidos proximalmente y comprimidos en la mitad distal, (4) cilíndricos proximalmente y comprimidos en la mitad distal, (5) forma **Spirothelphusa**.

A pesar de la amplia variedad morfológica que se encuentra en el primer gonópodo del macho a través de la familia **Pseudothelphusidae**, es posible

reconocer patrones básicos dentro de los cuales se agrupan géneros y especies. Algunos de estos patrones tienen gran complejidad en las estructuras apicales, como sucede en *Spirothelphusa verticalis*, cuyo gonópodo presenta torsión en su eje principal y varios elementos terminales fusionados o simples, algunos como la proyección caudo-marginal ornamentada con pequeñas espínulas. El apéndice reproductor de *Epilobocera cubensis* representa la condición plesiomórfica, es un poco más simple, su eje principal es recto y cilíndrico, y apicalmente presenta los elementos apicales simples y armados con espinas.

35.- Gonópodos, constricción media de la superficie lateral, (0) ausente, (1) presente.

La presencia de constricción media es un rasgo común entre los miembros de la tribu **Pseudothelphusini**, aunque también se puede encontrar en algunas especies de otras tribus cercanas como **Hypolobocerini**. La ausencia de este carácter como sucede en los géneros *Epilobocera* y *Potamocarcinus*, se considera el estado ancestral.

Su función en la reproducción es desconocida, pero bien podría funcionar como el límite de penetración del apéndice masculino en el gonoporo de la hembra.

36.- Posición de la constricción media de la superficie latero-caudal de los gonópodos, (0) ausente, (1) en el tercio distal del gonópodo, (2) aproximadamente en la mitad del gonópodo.

Dentro de la tribu **Pseudothelphusini**, la ubicación de la constricción latero-caudal en relación a la longitud del eje principal del gonópodo, es un rasgo que ayuda a diferenciar los géneros *Tehuana* y *Pseudothelphusa*. Al igual que en carácter anterior la ausencia de la constricción latero-caudal, se considera el estado ancestral.

37.- En vista caudal, dirección de la cavidad del ápice de los gonópodos, (0) lateral, (1) distal, (2) caudodistal.

La cavidad del ápice, se localiza en el extremo distal del gonópodo. Por lo menos en la tribu **Pseudothelphusini**, se encuentra delimitada por las crestas distales de las superficies caudal, caudo-marginal, lateral y del proceso mesial, su

porción central se encuentra excavada y en ella se presentan el campo de cerdas con poro apical y la abertura del canal espermático. La dirección de esta cavidad está relacionada con la posición de los gonoporos y con la estructura interna del receptáculo seminal de la hembra. La condición plesiomórfica de este carácter es la cavidad del ápice dirigida lateralmente como se presenta en *Epilobocera cubensis*.

38.- Forma de la cavidad del ápice, (0) triangular, (1) subcircular, (2) de U, (3) estrecha y alargada, (4) de ojal.

La cavidad del ápice presenta una gran variedad formas a través de los pseudotelfúsidos, aunque esta tiende a permanecer constante a nivel de género y a presentar una pequeña variación a nivel de tribu, como sucede en la tribu **Pseudothelphusini** en donde la mayoría de los miembros presentan una cavidad en forma de "U". En **Epilobocera cubensis** esta cavidad es triangular .

39.- Cresta central de la cavidad del ápice, (0) ausente, (1) presente.

Como se mencionó en el carácter 37, la cavidad del ápice en casi todas las especies de la tribu **Pseudothelphusini**, se encuentra delimitada lateral y mesialmente por las crestas distales de la proyección caudo-marginal y de la superficie lateral, internamente se presenta un cresta central formada por uno de los bordes del proceso mesial, que se interna en la cavidad apical y delimita el campo de cerdas con poro apical (ver figura del carácter en el Anexo 2). Las tres crestas distales constituyen un carácter único para los pseudotelfusinos. La ausencia de este rasgo como sucede en *E. cubensis*, es considerada la condición ancestral.

40.- Forma de la cresta central de la cavidad del ápice, (0) ausente, (1) recta, (2) redondeada, formando un semicírculo.

La forma de la cresta central a través de la tribu **Pseudothelphusini**, se mantiene recta en casi todos los miembros y solo varía a una forma semicircular en *Disparithelphusa pecki*, convirtiéndose en una autapomorfía para esta especie. La ausencia de este rasgo como sucede en *E. cubensis*, es considerada la condición ancestral.

41.- Posición de la abertura del canal espermático, (0) central, (1) caudal, (2) meso-caudal, (3) cefálica.

A través de las 44 especies estudiadas, la abertura del canal espermático dentro de la cavidad del ápice, cambió de posición. En la mayoría de los pseudotelfusinos esta abertura se mantiene en posición caudal. En *E. cubensis*, el canal espermático abre al centro de la cavidad apical.

42.- Sutura lateral, (0) fusionada con la placa caudal, (1) libre en toda su longitud.

En las especies del género *Potamocarcinus*, las suturas lateral y marginal delimitan ambos lados de la placa marginal, en toda su extensión a lo largo del gonópodo. En el resto de las especies estudiadas una de estas suturas, la lateral, se pierde al fusionarse las placas caudal y marginal para formar la proyección caudo-marginal, constituyendo la condición plesiomórfica.

43.- Ornamentación de la porción apical de los gonópodos, además de los procesos apicales, (0) con espinas, (1) con espínulas, (2) sin espinas, (3) con espínulas y espinas.

La ornamentación de la porción apical del primer gonópodo con espinas y espínulas sólo se presentó en algunas formas como *Epilobocera cubensis* y *Smalleyus tricristatus*, es posible que esta armadura se haya desarrollado para asegurar la fijación del gonópodo al receptáculo seminal de hembra y con ello asegurar la transferencia del espermátforo, curiosamente en ambas especies los procesos apicales están poco desarrollados en comparación con la mayoría de los pseudotelfusinos, en los cuales además no se presenta este tipo de ornamentación.

44.- Tercio distal de la sutura marginal del gonópodo, (0) con una torsión hacia el eje medio del cuerpo, (1) recto. Esta torsión se aprecia en la dirección de la sutura marginal en la porción apical del gonópodo; la sutura inicia en una posición meso-caudal, al extenderse hacia el ápice del gonópodo, su dirección va cambiando hacia la superficie cefálica y en el tercio distal se curva evidentemente para ubicarse y terminar en una posición meso-cefálica, cubierta totalmente por el o los lóbulos de la proyección caudo-marginal. En *E. cubensis*, se aprecia esta trayectoria de la sutura marginal, lo cual se toma como el rasgo ancestral; sin

embargo, en las especies del género *Potamocarcinus* la sutura marginal mantiene una trayectoria recta en toda su longitud. En *Epithelphusa mixtepenis* y en *E. chiapensis*, aunque la sutura marginal en su tercio distal queda cubierta por el lóbulo de la proyección caudo-marginal, no cambia su trayectoria hacia una posición más cefálica.

45.- Placa marginal, (0) fusionada con la placa caudal, (1) presente como una placa independiente, (2) forma *Pseudothelphusa puntarenas*.

Relacionado con el carácter 42, la placa marginal independiente constituye una autapomorfía para las especies del género *Potamocarcinus*, ya que la placa marginal se mantiene libre. La condición ancestral está dada por la fusión de las placas caudal y marginal. En *Pseudothelphusa puntarenas*, la disposición de estas placas no se pudo observar con claridad.

46.- Alcance de la placa marginal, (0) llegando al ápice del gonópodo, (1) sobrepasando el ápice del gonópodo, (2) llegando antes del ápice de los gonópodos, (3) forma *Pseudothelphusa puntarenas*.

La placa marginal independiente tiende a sobrepasar el ápice del primer gonópodo; en las especies del género *Potamocarcinus* incluso llega a inclinarse sobre la cavidad del ápice. En los pseudotelfusinos al fusionarse con la placa caudal, llega antes del ápice y en el género *Epilobocera*, termina justo en el ápice.

47.- Porción distal de la proyección caudo-marginal, (0) unilobulada, (1) bilobulada forma *Pseudothelphusini*, (2) bilobulada forma *Pseudothelphusa puntarenas*, (3) trilobulada forma *Disparithelphusa*, (4) trilobulada forma *P. nayaritae*, (5) ausente.

La porción distal de la fusión entre las placas caudal y marginal, forma una lámina en posición mesial, que se proyecta con diferentes formas en sentido cefálico. El borde cefálico de dicha lámina puede terminar en uno, dos o tres lóbulos, o puede estar armado con espinas agudas como sucede con *Smalleyus tricristatus*. El estado plesiomórfico de este carácter está dado por una proyección caudo-marginal unilobulada, como sucede en *Epilobocera cubensis*.

48.- Placa caudo-marginal unilobulada, dirigida cefálicamente, (0) redondeada ***Epilobocera***, (1) ovada, con el margen inferior redondeado, (2) esbelta, con el margen inferior recto, (3) subrectangular, con el margen inferior ondulado, (4) en forma de hacha, (5) subrectangular, con el margen inferior recto y el cefálico espinado, (6) ausente, (7) no aplica.

La proyección caudo-marginal unilobulada también puede presentar varias formas, la forma redondeada como la que se presenta en ***E. cubensis***, se considera como el estado plesiomórfico.

49.- Lóbulo distal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) separado del lóbulo proximal por muesca en forma de V o U, (2) separado del lóbulo proximal por incisión tan larga como el lóbulo distal, (3) sobresaliendo del ángulo disto-cefálico del lóbulo proximal.

La proyección caudo-marginal bilobulada, puede presentar los lóbulos separados por una muesca, por una incisión larga o corta, o el lóbulo distal puede simplemente sobresalir del ángulo disto-cefálico del lóbulo proximal. La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como sucede en ***E. cubensis***, se toma como la condición ancestral.

50.- Lóbulo distal parcialmente fusionado de la placa caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) reducido a una serie de dientes ubicados en la porción cefálica de la cresta distal, (2) terminado en un diente triangular, (3) terminado en un lóbulo redondeado, (4) terminado en dos dientes triangulares, (5) forma ***Pseudothelphusa puntarenas***.

El lóbulo distal de la proyección caudo-marginal bilobulada presenta varias formas, incluyendo su presencia como un lóbulo redondeado de buen tamaño hasta una hilera de dientes pequeños que sobresalen del ángulo disto-cefálico del lóbulo proximal. En ***Pseudothelphusa puntarenas*** el lóbulo distal forma parte de la cresta distal de la proyección caudo-marginal y está dirigido disto-caudalmente, es una de las características que lo distinguen de los pseudotelfusinos. La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como sucede en ***E. cubensis***, se toma como la condición ancestral.

51.- Longitud de la incisión que separa al lóbulo distal del lóbulo proximal, de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) abarca solo el principio del lóbulo proximal, (2) abarca más de la mitad de la anchura del lóbulo proximal.

Cuando los lóbulos distal y proximal se encuentran separados por una incisión, ésta puede abarcar sólo el principio de la anchura del lóbulo proximal o puede ser más larga y extenderse más allá de la mitad de la anchura del lóbulo proximal. La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

52.- Lóbulo distal parcialmente fusionado de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) con la punta dirigida cefálicamente, (2) con la punta dirigida meso-proximalmente, (3) con la punta curvada en dirección proximal, (4) con dirección caudo-distal (forma *Pseudothelphusa puntarenas*).

El extremo cefálico del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal bilobulada puede presentar diferentes posiciones, la más común es cuando este extremo se encuentra dirigido cefálicamente, en otras ocasiones es largo y su extremo está curvado proximalmente. En *Pseudothelphusa puntarenas*, se considera que el lóbulo distal, constituye la cresta distal de la proyección caudo-marginal, la cual a su vez forma uno de los bordes que definen la cavidad del ápice. La cavidad del ápice en esta especie se encuentra dirigida caudo-distalmente.

La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

53.- En vista mesial ángulo de inclinación del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, con respecto al eje principal, (0) ausente, (1) paralelo al eje longitudinal del gonópodo, (2) oblicuo al eje longitudinal del gonópodo, (3) formando un ángulo de 90° con respecto al eje longitudinal del gonópodo, (4) forma *Pseudothelphusa puntarenas*.

El lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada puede presentar diferentes inclinaciones con respecto al eje principal del gonópodo, generalmente se encuentra dirigido proximalmente (paralelo al eje principal), oblicuo o formando un ángulo de 90°. En *Pseudothelphusa puntarenas*, el lóbulo

proximal sobresale del ángulo superior de la proyección caudo-marginal, es triangular y su ápice está dirigido cefalo-distalmente, de tal forma que si se traza un ángulo con respecto al eje principal del gonópodo, el valor de su abertura es mayor a los 90°. La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

54.- En vista caudal dirección del margen cefálico del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) dirigido cefálicamente, (2) dirigido mesialmente, (3) dirigido distalmente (forma *Pseudothelphusa puntarenas*).

La orientación del lóbulo proximal por lo general se mantiene en dirección cefálica. En *Pseudothelphusa granatensis* y *P. mexicana*, este lóbulo se ubica en posición transversal con respecto al eje principal del gonópodo, de tal forma que su margen cefálico queda dirigido mesialmente. En *Pseudothelphusa puntarenas*, la orientación que tiene el lóbulo proximal, provoca que el margen cefálico adquiera una dirección distal. La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

55.- Ornamentación del margen cefálico del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) con el margen cefálico liso, (2) con el margen cefálico aserrado.

El margen cefálico del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, puede presentar denticiones a manera de aserración. La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

56.- Proporciones del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) más largo que ancho, (2) tan largo como ancho, (3) más ancho que largo.

Las proporciones del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, pueden cambiar a través de las especies de pseudotelfusinos. En el género *Pseudothelphusa* es común encontrar dicho lóbulo con apariencia reniforme o en forma de hacha, por lo que las proporciones son más largo que

ancho. En el género *Tehuana* el lóbulo proximal con frecuencia tiene forma subcircular u oval, por lo su proporciones cambian a tan largo como ancho o más ancho que largo. La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

57.- Ornamentación de la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) con la superficie interna lisa, (2) con un borde moderado, (3) con una carena fuerte.

En la mayoría de los pseudotelfusinos la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, presenta un borde de moderadamente a bien marcado, incluso puede llegar a formar una carena fuerte como sucede en varias especies de *Tehuana*. Este borde le da mayor rigidez a la placa que constituye al lóbulo proximal. La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

58.- Forma de la ornamentación de la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) recta, (2) circular.

Con excepción de algunas especies, la forma del borde o carena de la superficie interna, está relacionada con las proporciones del lóbulo proximal. Cuando este lóbulo es subcircular u oval, dicha ornamentación es también circular. Cuando es más largo que ancho, el borde es recto. La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

59.- Forma de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, (0) ampliamente curvada en toda su longitud, (1) recta, (2) curvada solamente en la porción caudal y el resto de su longitud recto, (3) ausente.

La curvatura de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, puede variar desde recta hasta ampliamente curvada en toda su extensión, como sucede en *E. cubensis*, la cual representa como la condición ancestral.

60.- Ornamentación de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, (0) con espinas, (1) con cerdas y espínulas, (2) con espínulas, (3) lisa, (4) ausente.

En la mayoría de las especies de la tribu *Pseudothelphusini*, la cresta distal de la proyección caudo-marginal se presenta lisa, sin ornamentaciones. La

existencia de ornamentación en el sentido de cerdas, espinas o espínulas, está relacionado con la fijación del gonópodo en la cavidad espermática de hembra y asegurar la transferencia del espermatóforo. La presencia de espinas en la cresta distal de la proyección caudo-marginal como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

61.- Alcance de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, (0) al mismo nivel que la cresta distal de la superficie lateral, (1) más baja que la cresta distal de la superficie lateral, (2) más alta que la cresta distal de la superficie lateral, (3) ausente.

Las crestas distales que delimitan la cavidad del ápice, particularmente la de la superficie lateral y la de la proyección caudo-marginal, pueden alcanzar diferentes niveles de altura, por lo común estas crestas tienen el mismo nivel. Sin embargo, el estado de la cresta de la proyección caudo-marginal más alta que la lateral que también se presentó con frecuencia en los cangrejos estudiados. En *E. cubensis* ambas crestas tienen la misma altura, lo cual representa la condición ancestral.

62.- Lóbulo mesodistal, (0) ausente, (1) presente.

Es una prominencia cónica o redondeada, que sobresale fuertemente de la porción distal de la superficie mesial. Constituye un rasgo diagnóstico para el género *Tehuana*. La ausencia de esta ornamentación como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

63.- Forma del lóbulo mesodistal de los gonópodos, (0) ausente, (1) cónico, (2) aplanado caudo-cefálicamente.

La forma del lóbulo mesodistal cambia en las diferentes especies del género *Tehuana*. Las dos apariencias que se observaron, fueron la de un lóbulo cónico bien formado, fuerte y con el ápice redondeado, así como la de una prominencia redondeada en vista caudal y comprimida caudo-cefálicamente en vista mesial. La ausencia de esta ornamentación como sucede en *E. cubensis*, se toma como la condición ancestral.

64.- Proceso mesial, (0) reducido, (1) bien desarrollado.

El tamaño del proceso mesial no se mostró constante a través de la tribu, en los géneros *Tehuana* y *Pseudothelphusa*, algunas especies presentaron una reducción considerable en la talla de este elemento terminal. En especial en el género *Tehuana*, el grupo de formas integrado por *T. lamellifrons*, *T. complanata* y *T. jacatepecensis*, tienen un proceso mesial pequeño y desarmado, que contrasta evidentemente con el de las especies *T. veracruzana*, *T. lamothei*, *T. chontalpaensis*, que presentan el proceso bien desarrollado y armado con una espina fuerte y aguda en el margen lateral. En *Epilobocera cubensis* el proceso mesial esta reducido a un borde distal pequeño, armado con una hilera de espinas.

65.- Dirección del proceso mesial, (0) cefálicamente, (1) latero-mesialmente.

En *Disparithelphusa pecki* así como en la mayor parte de las especies de los géneros *Pseudothelphusa* y *Tehuana*, esta placa se encuentra en una posición latero-mesial (transversal) con relación al eje principal del gonópodo y cierra la cavidad del ápice. En las especies del grupo externo, incluyendo *E. cubensis*, así como en varias del grupo interno, este proceso presenta una dirección cefálica y puede cerrar o no la cavidad del ápice.

66.- Ornamentación del borde lateral (cefálico) del proceso mesial, (0) terminado en más de tres espinas o lóbulos, (1) terminado en una espina, (2) redondeado y liso, (3) terminado en tres espinas o lóbulos, (4) terminado en dos espinas.

La presencia de espinas y lóbulos en el borde lateral del proceso mesial, en diferentes números y combinaciones, se presenta como un rasgo frecuente e importante en la distinción de especies o en la conformación de grupos de éstas. La ausencia de estas ornamentaciones es rara, esta condición se presenta en varias especies del grupo interno, como el estado apomórfico.

67.- Expansión interna del proceso mesial que cierra la cavidad del ápice, (0) ausente, (1) presente.

El proceso mesial cierra la cavidad del ápice en su abertura cefálica, para ello presenta una expansión, pequeña o bien desarrollada, en su borde mesial (interno). En algunos casos este borde es completamente recto y cierra la cavidad del ápice al quedar en contacto con la superficie interna de la proyección caudo-

marginal. El estado ancestral corresponde a la ausencia de esta expansión como ocurre en *E. cubensis*.

68.- Forma del borde mesial (interno) del proceso mesial, dirigido latero-mesialmente, (0) ausente, (1) recto, (2) terminado en un lóbulo pequeño, que cierra la cavidad del ápice y no sobrepasa el ápice del gonópodo, (3) terminado en una saliente muy desarrollada, que cierra la cavidad del ápice y sobrepasa evidentemente el ápice del gonópodo.

La expansión del proceso mesial que cierra la cavidad del ápice puede presentar diferentes tamaños a través de las especies que integran la tribu **Pseudothelphusini**, desde su ausencia porque el borde interno del proceso mesial es recto hasta presentarse como una gran lámina subcircular que cierra la cavidad del ápice y sobrepasa evidentemente la punta del gonópodo, como sucede en *Pseudothelphusa galloi*. La ausencia de esta expansión en el sentido de *E. cubensis*, en donde se presenta una placa accesorio, que se encarga de cerrar cefálicamente la cavidad del ápice, se considera el estado ancestral del carácter.

69.- Ornamentación de la superficie caudal del proceso mesial, (0) lisa, (1) con un lóbulo redondeado, (2) con un tubérculo subagudo, (3) con un borde espinoso.

La superficie caudal del proceso mesial puede o no presentar una prominencia redondeada, subaguda o un borde espinoso como sucede en *Smalleyus tricristatus*. En algunas ocasiones este lóbulo llega a sobresalir en vista lateral, como sucede en los ejemplares de *Pseudothelphusa belliana* de la localidad de Agua de Obispo, en Guerrero. El estado plesiomórfico en *E. cubensis* corresponde a la ausencia de ornamentación en la superficie caudal del proceso mesial.

70.- Forma del borde superior del proceso mesial, (0) recto, (1) convexo, (2) cóncavo.

El borde superior del proceso mesial se extiende en diferentes formas en las especies estudiadas, la mayoría de ellas lo presentaron convexo, unas pocas recto y sólo *Smalleyus tricristatus* lo presentó cóncavo. En *Epilobocera cubensis* el borde superior es recto, representando el estado ancestral.

71.- Forma del borde inferior del proceso mesial, (0) cóncavo, (1) convexo, (2) recto.

De la misma forma que el carácter anterior, el borde inferior del proceso mesial se presentó con diferentes formas. En este caso el borde recto fue el más común entre las especies del grupo interno. En *E. cubensis* dicho margen fue cóncavo.

72.- Ornamentación del tercio medio de la superficie lateral del gonópodo, (0) ausente, (1) con una cresta dentada, (2) con un gran proceso laminar subcircular.

La existencia de este tipo de ornamentación en el tercio medio del eje principal del gonópodo, constituye un carácter importante en la diferenciación de tribus. En *Spirothelphusa verticalis*, especie del grupo externo perteneciente a la tribu **Hypolobocerini**, se presenta una gran lámina subcircular. En la tribu **Pseudothelphusini**, este rasgo solo se presenta de manera más o menos reducida, en la especie *Epithelphusa chiapensis*, en la cual además se registraron otras características del primer gonópodo un tanto diferentes al patrón morfológico de los pseudotelfusinos para este apéndice. La ausencia de este atributo en *E. cubensis*, se toma como el estado ancestral.

73.- Proceso lateral, (0) ausente, (1) presente.

De acuerdo al patrón morfológico del primer gonópodo del macho que se presenta en la tribu **Pseudothelphusini**, el proceso lateral solo se presenta en las especies del género *Epithelphusa* (*E. chiapensis* y *E. mixtepensis*), en las cuales además existen otras características exclusivas, que los separan de los pseudotelfusinos. Por lo que respecta al grupo externo, este rasgo también se muestra en *Spirothelphusa verticalis* así como en *E. cubensis*, por lo que su presencia se considera el estado plesiomórfico.

74.- Proceso lateral, (0) ausente, (1) independiente, (2) fusionado al proceso mesial.

El proceso lateral se puede presentar fusionado al proceso mesial o totalmente independiente. La fusión con el proceso mesial representa una autapomorfía para *Epithelphusa chiapensis*. En el resto de las especies que tienen proceso lateral, se registra como un atributo totalmente independiente de

los otros elementos terminales que constituyen la ornamentación apical del gonópodo, lo cual se considera el estado ancestral del carácter.

75.- Proceso lateral, (0) formado por una joroba redondeada y armada con espinas agudas, (1) formado por una placa esbelta que termina en dos dientes triangulares, (2) formado por una espina parecida a un espolón, (3) formado por dos espinas a manera de cuernos, (4) fusionado al proceso mesial, formando una placa con tres lóbulos triangulares, (5) ausente.

La forma del proceso lateral fue diferente en los taxa que presentaron este carácter. Cada una constituye un estado diferente y una autapomorfía, que fácilmente ayudaría en la separación de géneros y especies. En particular el estado que se refiere a la fusión entre los procesos mesial y lateral, formando una placa con tres lóbulos triangulares, significa para *Epithelphusa chiapensis* un rasgo único que la diferencia totalmente de los otros taxa involucrados. El proceso lateral formado por una joroba redondeada y armada con espinas agudas, presente en *Epilobocera cubensis*, constituye la condición ancestral.

76.- Proceso lateral, (0) abajo del ápice del gonópodo, (1) al nivel del ápice del gonópodo, (2) sobrepasando evidentemente el ápice del gonópodo, (3) ausente.

La ubicación del proceso lateral fue distinta en las especies donde se presentó esta ornamentación. En el caso de *Epithelphusa chiapensis*, al fusionarse con el proceso mesial se extiende distalmente sobrepasando evidentemente el ápice del gonópodo. En *Epilobocera cubensis*, sobresale como una joroba espinosa justo debajo de la punta del gonópodo, representando el estado plesiomórfico del carácter.

77.- Espinas o dientes subdistales en posición caudo-lateral, (0) ausentes, (1) presentes.

La presencia de estas espinas constituye una autapomorfía de *Epithelphusa mixtepecensis*. La ausencia de esta ornamentación constituye el estado ancestral.

Resultados

El análisis filogenético desarrollado para los 77 caracteres, dio como resultado la obtención de diez árboles con una longitud de 445 pasos y con los siguientes valores en los índices de consistencia (IC) 0.37, de retención (IR) 0.60 y de homoplasia (IH) 0.64.

El cladograma del consenso estricto (Fig. 5), tuvo 434 pasos, así como los valores para los índices fueron IC = 0.38, IR = 0.62 y IH = 0.62. En un panorama general, por la topología que presenta se infiere que la tribu **Pseudothelphusini** como grupo taxonómico incluye a las especies de los géneros **Disparithelphusa**, **Tehuana** y la mayor parte de las especies de **Pseudothelphusa**. Las especies **Pseudothelphusa sulcifrons** y **P. galloi**, así como el género **Smalleyus** con su especie **S. tricristatus**, se encuentran estrechamente relacionados con la tribu y su posición dentro o fuera de este taxón, solo podrá definirse después de analizar los caracteres que apoyan dicho arreglo. Por su parte, la especie **Pseudothelphusa puntarenas**, aunque se encuentra relacionada con la tribu **Pseudothelphusini**, queda separada en definitiva del género **Pseudothelphusa**. En cuanto a la posición de las especies del género **Epithelphusa**, es claro que ambas no deben ser consideradas como parte de la tribu **Pseudothelphusini**, ya que por su ubicación en el árbol, se encuentran más cercanas a las formas consideradas como el grupo externo.

En lo que se refiere al grupo interno, se puede decir que el cladograma tiene buena resolución en cuanto al establecimiento de las relaciones entre las especies, sólo se presentan tres politomías: una en la disposición de las especies del género **Tehuana**, relacionada con la inestabilidad de **T. chontalpaensis**, y las otras dos en el género **Pseudothelphusa**, asociadas con la posible afinidad entre las especies **P. dilatata** y **P. seiferti**, así como con la posición de **Disparithelphusa pecki**, la cual a pesar de encontrarse mezclada con las especies del género **Pseudothelphusa**, se presenta como una forma altamente derivada y cuya posición debe ser revisada con base en los caracteres involucrados en este arreglo. A partir de **Pseudothelphusa digueti** y hasta la

especie más derivada *P. rechingeri*, la resolución del árbol es total y se mantiene constante, a través de los diez árboles obtenidos en la búsqueda heurística.

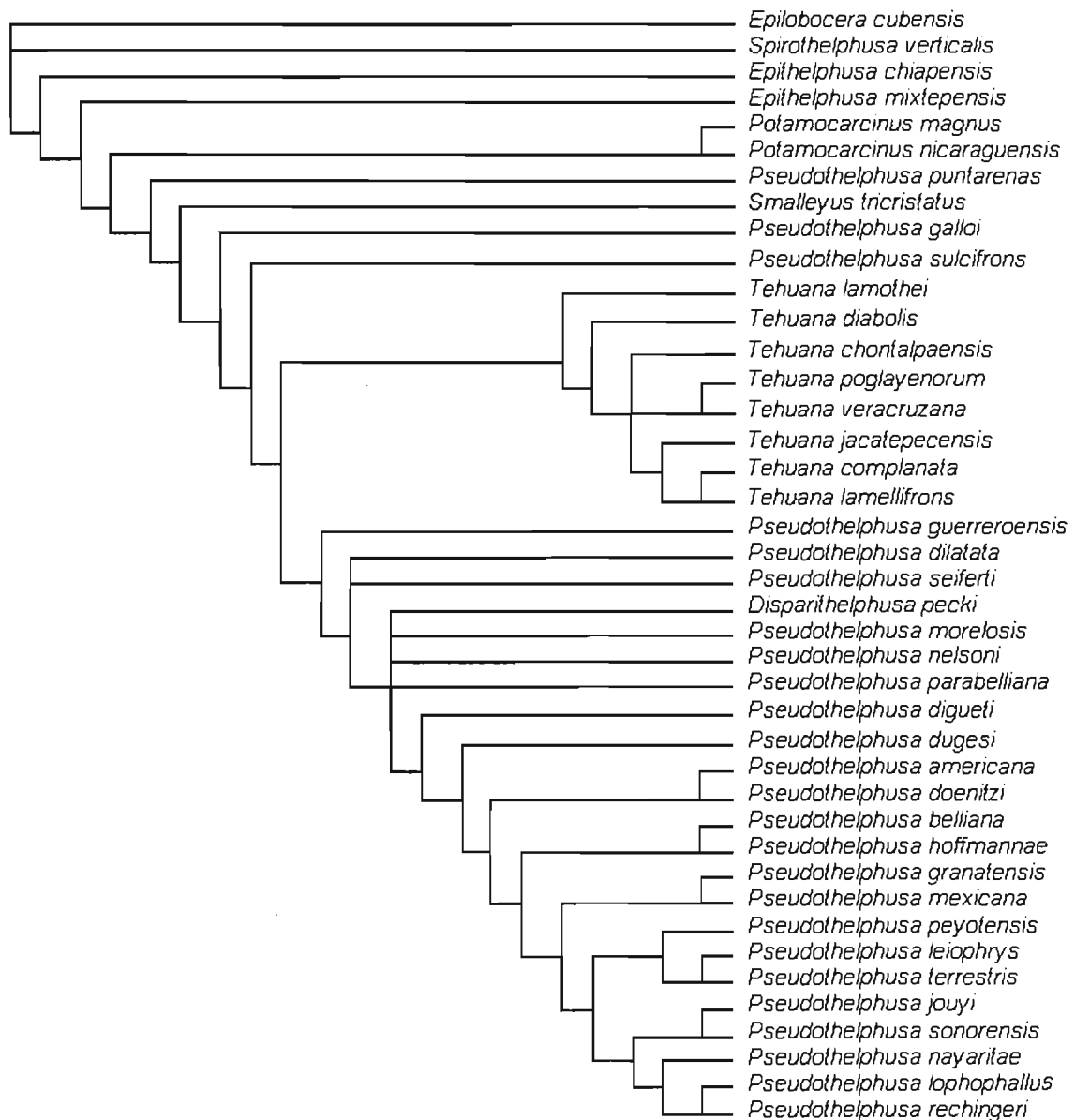


Figura 5. Árbol de consenso estricto.

Para el mapeo de los caracteres, se seleccionó al azar uno de los árboles obtenidos (Fig. 6). La identificación de los caracteres que apoyan cada una de las ramas y el desempeño que tuvieron a través de la topología resultante en el cladograma, se describe a continuación.

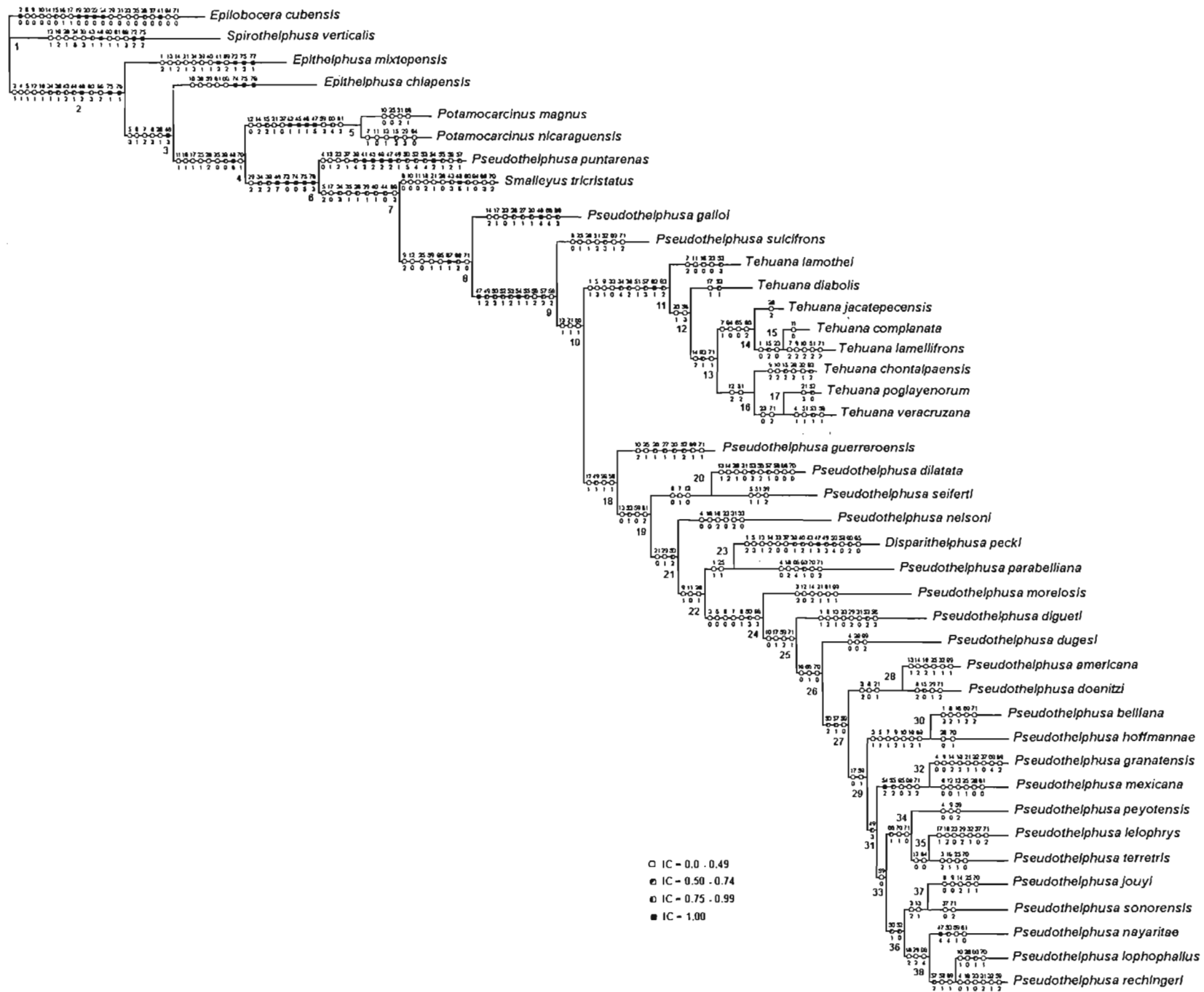


Figura 6. Arbol con el mapeo de caracteres.

Se aprecia un clado terminal que parte del nodo diez y que se encuentra formado por la mayor parte del grupo interno, el cual incluye todas las especies de los géneros *Disparithelphusa* y *Tehuana*, así como la mayoría de las formas del género *Pseudothelphusa*. Este clado, que presenta como especie hermana a *Pseudothelphusa sulcifrons*, se encuentra realmente apoyado por los caracteres del nodo 9, en donde se ubican dos sinapomorfías duras, 47-1 y 54-1, que se refieren respectivamente a la proyección caudo-marginal con la porción distal bilobulada y a la dirección del margen cefálico del lóbulo proximal de dicha proyección, así como los caracteres homoplásicos 49-2, 50-3, 52-1, 53-2, 55-1 y 57-2, los cuales poseen valores del IC > 0.5, y que se refieren a la separación, forma, dirección y ornamentación de los lóbulos distal así como proximal de la proyección caudo-marginal. La separación de *P. sulcifrons* con el nodo 10, se debe a la presencia de los caracteres homoplásicos 13-1, 21-1 y 66-1, que conciernen a la forma del surco cervical y de las aberturas de los canales eferentes, así como a la ornamentación con una espina del borde lateral del proceso mesial del primer par de gonópodos, todos ellos con un valor del IC < 0.5.

Fuera de este clado, las especies se van incorporando escalonadamente, excepto en el género *Potamocarcinus*, hasta llegar al extremo donde se encuentra *Epilobocera cubensis*, la forma filogenéticamente más lejana de la subfamilia Pseudothelphusinae. En los nodos 8 y 7 se situaron especies cercanamente relacionadas con el grupo del nodo 10, *Pseudothelphusa galloi* y *Smalleyus tricristatus*. El nodo 8 a *P. galloi*, se encuentra apoyado por una sinapomorfía dura 67-1 (presencia de la expansión interna del proceso mesial que cierra la cavidad del ápice) y los caracteres homoplásicos 9-2, 12-0, 25-0, 59-1, 65-1, 68-2 y 71-0, entre los cuales resalta el penúltimo por tener un IC > 5.0. Los caracteres que definen a *P. galloi* tienen al 48-4 como una autapomorfía que se refiere a la proyección caudo-marginal unilobulada y con forma de hacha; además se presentan las homoplasias 14-2, 17-1, 23-0 y 66-4 con valores del IC < 0.5, así como 26-1, 27-1, 30-1 y 68-3 con valores del IC = ó > 0.5. Entre los últimos destacan el 26-1, el 27-1 y el 30-1, los dos primeros se refieren a la anchura del mero del tercer maxilípodo así como a la forma recta de su margen anterior y el

tercero a la presencia de un lóbulo redondeado en la base de los dedos de la quela mayor, rasgos que únicamente comparte con la especie *P. guerreroensis*. Por su parte el carácter 68-3, aunque homoplásico también constituye una autapomorfía para *P. galloi* y se refiere a la expansión del ángulo interno del proceso mesial del primer gonópodo en una saliente muy desarrollada y en forma circular que cierra la cavidad el ápice y sobrepasa evidentemente al ápice del gonópodo.

El nodo 7 a *S. tricristatus*, esta definido por los rasgos 5-2, 17-0, 35-1 y 66-3, con un IC < 0.5, así como por el 34-3, 36-1, 39-1, 40-1 y el 44-0, con un IC = ó > 0.5. Entre estos atributos, destacan los que se refieren a la forma del gonópodo (34-3), así como a la presencia de la constricción media en la superficie lateral (35-1), de la cresta central en la cavidad del ápice (39-1) y de una torsión hacia el eje medio del cuerpo, en el tercio distal del gonópodo (44-0), pues constituyen algunos de los caracteres diagnósticos que sustentarán la nueva propuesta de conformación de la tribu **Pseudothelphusini**. En lo que respecta a la definición de la especie *S. tricristatus*, se encuentra apoyada por la presencia de la sinapomorfía 48-5, dirigida a la forma subrectangular del lóbulo apical de la proyección caudo-marginal, que en este caso es unilobulada. Caracteres como el 43-3 y el 60-1, con valores del IC entre 0.75 y 0.80, relacionados con la presencia de espinas y espínulas tanto en el ápice del primer gonópodo en general, como en la cresta distal de la proyección caudo-marginal, también constituyen atributos de relevancia en el reconocimiento taxonómico del género y la especie.

El nodo 6 a *Pseudothelphusa puntarenas*, se encuentra apoyado por las sinapomorfías 48-7, 73-0, 74-0, 75-5 y 76-3, así como por las homoplasias 29-2, 34-2 y 38-2. *P. puntarenas* se encuentra definida por 17 caracteres, entre los cuales se encuentran las sinapomorfías 41-3, 45-2, 46-2, 47-2 y 54-3 que resaltan la posición cefálica de la abertura del canal espermático en la cavidad apical del primer gonópodo en posición cefálica, la fusión de las superficies caudal y marginal (resultando en una proyección caudo-marginal característica de este taxón y diferente a la de los *Pseudothelphusa*), el alcance de la placa marginal con respecto al ápice del primer gonópodo, así como la forma de los lóbulos de la

proyección caudo-marginal y la dirección del margen cefálico del lóbulo proximal de dicha proyección. Por su posición dentro del cladograma, esta forma se relaciona con los géneros y especies de la tribu **Pseudothelphusini**, con los cuales comparte la ausencia de un proceso lateral en la porción apical del primer gonópodo, rasgo mencionado en los caracteres 73-0, 74-0, 75-5 y 76-3, así como por la presencia de la proyección caudo-marginal bilobulada (48-7). Sin embargo, es evidente que *P. puntarenas* se separa al nivel de tribu, en especial de los pseudotelfusinos.

El clado que tiene como elementos terminales a las especies del género **Potamocarcinus**, se encuentra sustentado por los atributos de los nodos 4 y 5. Los caracteres que definen a este género y lo separan de la tribu **Pseudothelphusini**, están apoyados en las sinapomorfias del nodo 4 (48-6), así como las ubicadas en el nodo 5 a las especies *P. magnus* y *P. nicaraguensis* (42-1, 45-1, 46-1 y 47-5). Estos rasgos se refieren a la presencia de las placas caudal y lateral del primer gonópodo independientes; a la presencia de la división entre ellas (sutura lateral), libre en toda su longitud; al alcance de la placa caudal, sobrepasando el ápice del gonópodo y a la ausencia la proyección caudo-marginal bilobulada, que son rasgos propios de la tribu **Potamocarcinini**. Las homoplasias representadas por los atributos 36-0 (nodo 4), así como 15-2 y 60-0 (nodo 5), con un IC igual o mayor a 0.50 y hasta 0.80, complementan la ubicación de este género fuera de los pseudotelfusinos y están dirigidas a la presencia de espinas en el margen anterolateral del caparazón y a la ausencia tanto de la constricción lateral en el eje principal del primer gonópodo, como de ornamentación en la forma de espínulas y espinas, en la cresta distal de la proyección caudo-marginal, ya que esta proyección no existe en los potamocarcininos. Por su parte, las dos especies de este género (*P. magnus* y *P. nicaraguensis*), que forman parte del grupo externo, quedan definidas por 10 caracteres homoplásicos.

Las especies terminales *Epithelphusa chiapensis* y de *E. mixtepensis*, hasta antes de este trabajo constituían parte de la tribu **Pseudothelphusini**. El análisis cladístico que ahora se presenta las ubica fuera de este taxón. El nodo 3 a *E. chiapensis*, se encuentra sustentado por seis caracteres, de los cuales cinco

son homoplásicos (5-3, 6-1, 7-2, 8-3 y 28-1) y uno es sinapomórfico (48-2). Este último se refiere a la forma del lóbulo apical de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo, con la cual se separa fácilmente de su congénere. Los rasgos que definen a la especie también la separan definitivamente de *E. mixtepensis*, en especial las autapomorfías 74-2, 75-4 y 76-2, que están dirigidas a la forma, composición y alcance del proceso lateral del gonópodo.

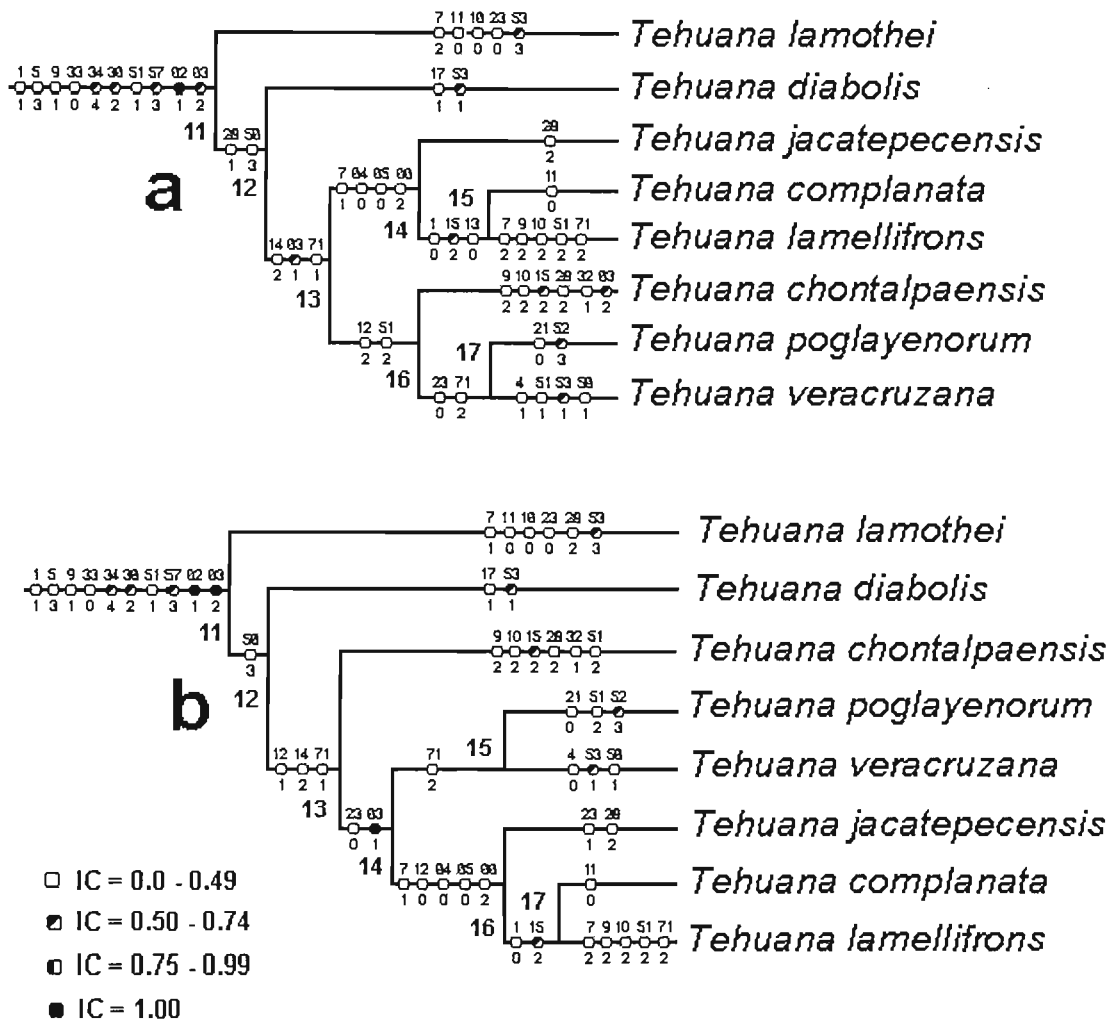
Por su parte, el nodo 2 a *Epithelphusa mixtepensis* está apoyado por 14 atributos, resaltan las sinapomorfías 48-2, 75-1 y 76-1, relacionadas con la forma del lóbulo apical de la proyección caudo-marginal, así como con la composición y alcance del proceso lateral del primer gonópodo. El resto de los caracteres son homoplasias, varias de ellas con valores del IC entre 0.50 y 0.80, relativos a la forma del primer gonópodo y de su cavidad apical (34-1 y 38-1), a la ausencia de ornamentación tanto en el ápice como en la cresta distal de la proyección caudo-marginal (43-2 y 60-3) y a la presencia de torsión en su tercio distal (44-1).

El nodo 1 presenta una politomía entre dos especies del grupo externo *Epilobocera cubensis* y *Spirothelphusa verticalis*. La primera de ellas, constituye la forma filogenéticamente más alejada de la tribu *Pseudothelphusini*, su posición en este sentido está avalada por 21 caracteres, entre los que se encuentran 6 autapomorfías 2-0, 19-0, 20-0, 22-0, 24-0 y 41-0. Las primeras cinco están relacionadas con rasgos somáticos como la curvatura de la superficie dorsal del cefalotórax, la presencia de una espina en las aberturas de los canales branquiales aferentes, la forma de la muesca que separa al diente epistomal de los dientes laterales, la fusión del ángulo orbital interno así como del artejo basal de la antena con el margen frontal y la posición de la abertura del canal espermático en el ápice del primer gonópodo del macho. Los 15 atributos restantes son homoplásicos, entre ellos el 15-0 y el 36-0 tienen un valor de IC = 0.50, por lo que pueden ser considerados complementarios en las diferencias entre esta especie y los pseudotelfusinos. Curiosamente el carácter 29-0 que se refiere a la longitud del exognato del tercer maxilípodo y que es un rasgo de acuerdo a la literatura importante para el grupo de los *Epilobocerinae*, queda relegado a un valor bajo en el IC = 0.37.

En el caso de *Spirothelphusa verticalis*, su rama se apoya en 12 caracteres; tres de ellos son autapomorfías (48-1, 72-2 y 75-2) relacionadas con estructuras del primer gonópodo y que la distinguen totalmente de los pseudotelfusinos. El primero acerca de la forma del lóbulo apical de la proyección caudo-marginal, el segundo sobre la presencia de un gran proceso laminar en el tercio distal de la superficie lateral y el último relacionado con la presencia de un proceso lateral con forma de espolón. Otros atributos relevantes para la separación de esta especie, se encuentran en las homoplasias 34-5, 38-3, 43-1 y 60-1, cuyos valores del IC se encuentran entre 0.50 y 0.80. En particular el carácter 34-5, que se refiere a la forma tan especial del primer gonópodo del macho de esta especie.

Regresando al gran clado del nodo diez, donde se encuentra la mayoría de las formas que integran el grupo interno, se aprecia que las especies pertenecientes al género *Tehuana*, se encuentran apoyadas por diez caracteres del nodo 11, entre los cuales destaca el 62-1 como una sinapomorfía que se refiere a la presencia de la prominencia mesodistal en el primer gonópodo del macho y representa uno de los caracteres diagnósticos del género. Otros rasgos importantes que apoyan este agrupamiento, se encuentran entre las homoplasias 34-4, 36-2, 57-3 y 63-2, con valores del IC entre 0.50 y 0.70, y que están relacionadas con la forma general del primer gonópodo del macho, con la ubicación de la constricción lateral de acuerdo a la longitud de este apéndice, con la presencia de una carena fuerte en la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal y con la forma de la prominencia mesodistal. El arreglo interno del género *Tehuana*, presentó dos alternativas en los diez árboles que resultaron de la búsqueda heurística, la primera de estas se presenta en la figura 7 y se analiza a continuación. El nodo 11 a *Tehuana lamothei*, se sustenta en los caracteres homoplásicos 7-2, 11-0, 16-0, 23-0 y 53-3, el último de los cuales, en el estado tres es una autapomorfía que define a esta especie, tiene un valor del IC = 0.50 y se refiere al grado de inclinación que tiene el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, con respecto al eje principal del primer gonópodo del

macho, en este caso dicho lóbulo se presenta en un ángulo cercano a los 90°, es casi perpendicular.



Arbol de consenso por mayoría

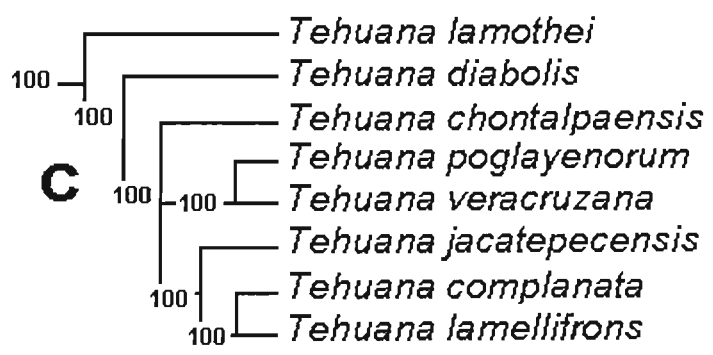


Figura 7. Alternativas de arreglo en las especies del género *Tehuana*: a) Primera alternativa de arreglo. b) Segunda alternativa de arreglo. c) Topología del género de acuerdo al consenso por mayoría.

El nodo 12 está definido por los atributos 28-1 y 56-3, ambos homoplásicos y dirigidos hacia la presencia de una muesca suave en la base del ángulo orbital externo, así como a la forma suboval (más ancha que larga) del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo. El último carácter, se mantiene más o menos constante en este subgrupo de siete especies, excepto en *T. veracruzana* donde el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal es más largo que ancho. La especie *Tehuana diabolis*, está definida por los caracteres 17-1 y 53-1 (el último, IC = 0.50), relacionados con la forma recta del margen posterior del caparazón y con el grado de inclinación que tiene el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, con respecto al eje principal del primer gonópodo del macho, en este caso dicho lóbulo se presenta paralelo al eje longitudinal. De ambos estados de carácter el primero representa, dentro del género, una autapomorfía para *T. diabolis* y el segundo sólo lo comparte con *T. veracruzana*, de la cual difiere en otras características, como la longitud del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal del apéndice sexual.

El nodo 13 se sustenta en los rasgos homoplásicos 14-2, 63-1 y 71-1 que se refieren a la presencia de un margen anterolateral del caparazón esbelto y resaltado, a la forma cónica del lóbulo mesodistal y a la convexidad del borde inferior del proceso mesial, ambos en el primer gonópodo del macho. De ellos destaca el segundo por su valor de IC = 0.50, la forma cónica del lóbulo mesodistal se observa en casi todas las especies de este clado, con excepción de *T. chontalpaensis*, que lo tiene comprimido caudo-cefálicamente.

El nodo 14 está sustentado por los caracteres 7-1, 64-0, 65-0 y 66-2, particularmente los tres últimos son importantes para el subgrupo formado por las especies *T. jacatepecensis*, *T. complanata* y *T. lamellifrons*, que se caracterizan dentro del género, por presentar el proceso mesial del primer gonópodo del macho, de tamaño reducido, dirigido cefálicamente y sin espinas o dientes en el borde externo. El nodo 14 a *T. jacatepecensis* está definido por el atributo 28-2, relacionado con la presencia de una muesca evidente y bien marcada en el margen anterior del mero de los terceros maxilípedos. Las otras

dos especies del subgrupo, *T. complanata* y *T. lamellifrons*, son afines por los caracteres que sustentan el nodo 15, y que están dirigidos a la ausencia de cerdas en la superficie dorsal del caparazón (1-0), a la presencia de denticulos en el margen anterolateral del mismo (15-2) y a la ornamentación con gránulos redondeados de los bordes laterales del diente epistomal medio (23-0). El nodo 15 a *T. complanata* se define por el carácter 11-0, que se refiere a la presencia de un surco cervical, amplio y somero. El nodo 15 a *T. lamellifrons* se apoya en los atributos 7-0, 9-2, 10-2, 51-2 y 71-2, los tres primeros describen la porción frontal, resaltando la presencia de un borde frontal superior recto, de lóbulos postfrontales altos y evidentes, así como la depresión de la pequeña área frontal que se encuentra entre ellos. Los dos últimos abordan los procesos apicales del primer gonópodo del macho, en especial la longitud de la incisión que separa los lóbulos de la proyección caudo-marginal, la cual abarca más de la anchura del lóbulo proximal, y la forma cóncava del borde inferior del proceso mesial.

El nodo 16 reúne a otro grupo de tres especies del género *Tehuana*, apoyándose en los rasgos 12-0 y 51-2, concernientes a la finalización del surco cervical antes de alcanzar el margen anterolateral y a la longitud de la incisión que separa los lóbulos de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho, la cual abarca más de la anchura del lóbulo proximal. El nodo 16 a *T. chontalpaensis* esta definido por los rasgos 9-2, 10-2, 15-2, 28-2, 32-1 y 63-2, entre los cuales destacan el 15-2 y el 63-2, por tener valores en el IC > 0.50 y que están dirigidos hacia la presencia de un margen anterolateral del caparazón denticulado así como hacia la forma redondeada y comprimida caudo-cefálicamente de la prominencia mesodistal, el último constituye un carácter diagnóstico para esta especie. El nodo 17 tiene como especies terminales a *Tehuana poglayenorum* y *Tehuana veracruzana*, y se encuentra apoyado por los atributos homoplásicos 23-0 y 71-2, relacionados con la ornamentación del diente epistomal con gránulos redondeados y con la forma cóncava del margen inferior del proceso mesial. *T. poglayenorum* se encuentra definida por los rasgos homoplásicos 21-0 y 52-3, de los cuales el segundo representa una característica importante para la especie y se refiere a la curvatura en dirección

proximal de la porción final del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, su valor de IC es mayor a 0.50. Por su parte, *Tehuana veracruzana* se sustenta en los caracteres también homoplásicos, 4-1, 51-1, 53-1 y 56-1, de los cuales el primero y el último son autapomorfías para la especie dentro del género *Tehuana*. Están dirigidos a la forma recta del borde frontal inferior y a las proporciones del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, que en este caso es el único dentro del género, evidentemente más largo que ancho. El rasgo 53-1, referente al ángulo de inclinación del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal con respecto al eje principal del gonópodo, destaca por su valor de IC = 0.50 y porque dentro del género *T. veracruzana* sólo lo comparte con *T. diabolis*.

La segunda alternativa de arreglo para el género *Tehuana*, se presentó en el árbol tres así como en el de consenso por mayoría (Figs. 7 y 13). En ella el nodo 11, que sustenta el clado del género se encuentra apoyado por los mismos caracteres que la primera alternativa, excepto por el carácter 63-2 que ahora se presenta como una sinapomorfía, que se refiere a la forma de la prominencia mesodistal, la cual es redondeada y comprimida caudo-cefálicamente, en las especies *T. lamothei*, *T. diabolis* y *T. chontalpaensis*. El nodo 11 a la especie *T. lamothei*, también se encuentra apoyado por casi los mismos atributos que en la primera alternativa, la única diferencia la constituye la adición del rasgo 28-2, relacionado con la presencia de la muesca bien marcada, en la base de diente orbital externo.

El nodo 12 a *T. diabolis*, se encuentra sustentado en el carácter 56-3, dirigido a la forma oval, más larga que ancha, del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal. La definición de *T. diabolis*, se apoya en los mismos atributos que en la primera alternativa, incluso en el valor del IC mayor a 0.50 en el carácter 53-1, que se refiere a la posición del lóbulo proximal, paralela con respecto al eje principal del gonópodo, condición que solo comparte con *T. veracruzana*.

Las diferencias más evidentes entre los dos arreglos del género, se dan en la posición que guardan las otras seis especies del género y se describe a continuación:

En este clado, la posición de la especie *Tehuana chontalpaensis* cambia, para relacionarse como especie hermana del grupo integrado por *T. poglayenorum* y *T. veracruzana*. El nodo 13 a *T. chontalpaensis* está apoyado en los atributos 12-1, 14-2 y 71-1, que están dirigidos a la finalización del surco cervical antes del margen anterolateral, a la forma esbelta y resaltada de dicho margen así como hacia la forma cóncava del margen inferior del proceso mesial del primer gonópodo del macho. La definición de la especie se basa en la mayoría de las características de la primera topología para el género (9-2, 10-2, 15-2, 28-2, 32-1 y 51-2), excepto por la ausencia del carácter 63-2, el cual ahora se localiza como una de las sinapomorfías del nodo 11.

El nodo 14 contiene al clado integrado por las especies *Tehuana poglayenorum*, *T. veracruzana*, *T. jacatepecensis*, *T. complanata* y *T. lamellifrons*. Se encuentra sustentado en los rasgos 23-0 y 63-1, que se refieren a la ausencia de granulación en los bordes del diente epistomal y a la presencia de una prominencia meso-distal con forma cónica, este último aparece como una sinapomorfía para el grupo.

El nodo 15 a las especies *T. poglayenorum* y *T. veracruzana*, se sustenta en el rasgo 71-2 relacionado con la forma recta del margen inferior del proceso mesial. La especie *T. poglayenorum*, esta definida por los atributos 21-0, 51-2 y 52-3, este último tiene un valor del IC > 0.50 y se refiere a la dirección del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, que en este caso tiene la punta curvada hacia la base del primer gonópodo, es decir en dirección proximal. Por su parte, *T. veracruzana* se encuentra apoyada por los caracteres 4-0, 53-1 y 56-1, de los cuales el segundo tiene un valor del IC > 0.50 y está dirigido a la posición paralela del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, con respecto al eje principal del primer gonópodo. Dentro del género *Tehuana*, los rasgos 4-0 y 56-1 resaltan como autapomorfías para *T. veracruzana*, a pesar de su valor en el IC < 0.50, el primero se refiere a la ausencia de concavidad media en el borde frontal inferior y el segundo a la forma alargada y esbelta del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho, teniendo una proporción evidentemente más larga que ancha.

El nodo 16 sostiene al subclado representado por las especies *T. jacatepecensis*, *T. complanata* y *T. lamellifrons*, se encuentra definido por los caracteres homoplásicos 7-1, 12-0, 64-0, 65-0 y 66-2, de los cuales los tres últimos sólo los comparten estas especies. Dichos rasgos están dirigidos al proceso mesial; su tamaño reducido (64-0); su posición en dirección cefálica (65-0) y la ausencia de ornamentación en su borde cefálico (66-2). El nodo 16 a *T. jacatepecensis*, está apoyado en los atributos 23-1 y 28-2, que se refieren a la ausencia de granulación en los bordes que definen al diente epistomal y a la presencia de una muesca bien marcada en el margen anterior del mero de los terceros maxilípedos.

El nodo 17 a las especies *T. complanata* y *T. lamellifrons*, se sustenta en los caracteres 1-0 y 15-2. El primero sólo lo comparten estas dos especies dentro del género y hace mención a la ausencia de cerdas en la superficie dorsal del caparazón; el segundo tiene un valor del IC > 0.50 y está dirigido a la presencia de denticulación en el margen anterolateral del caparazón. *T. complanata* está definida por el rasgo 11-0, relacionado con la presencia de un surco cervical amplio y somero. *T. lamellifrons* constituye una forma más derivada y se distingue de su especie hermana por cinco caracteres homoplásicos, 7-2, 9-2, 10-2, 51-2 y 71-2, en especial los dos últimos separan claramente ambas taxa y están dirigidos a la longitud de la incisión que separa los lóbulos de la proyección caudo-marginal y a la forma recta del borde inferior del proceso mesial.

Por lo que respecta al gran género *Pseudothelphusa*, a través de los diez árboles que resultaron del análisis cladístico, se presentaron cinco alternativas de arreglo para sus especies. La primera de ellas, se presenta en la figura 6, y se analiza a continuación.

El clado que agrupa a sus especies se encuentra apoyado por los caracteres del nodo 18 (12-1, 49-1, 56-1 y 58-1). Todos son homoplásicos, destacando el 49-1 con un valor del IC > 0.50 y que se refiere a la separación de los lóbulos de la proyección caudo-marginal por una muesca pequeña en forma de V ó de U, la cual dentro del género es la forma más frecuente por la que se separan ambos lóbulos (12 de las 24 especies de *Pseudothelphusa*, el 50%); el

estado 49-3, en el que el lóbulo distal sobresale del ángulo superior del proximal, corresponde a la otra manera en que se presentan dichas prominencias (10 de las 24 especies de *Pseudothelphusa*, el 41%). En las dos especies restantes, en *P. sulcifrons* dichos lóbulos se separan por una incisión, y en *P. galloi* se presenta una proyección caudo-marginal unilobulada. El resto de los atributos están dirigidos a la finalización del surco cervical antes de alcanzar el margen anterolateral del caparazón (12-1), a la proporción más larga que ancha del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal (56-1) y a la forma de la carena que ornamenta la superficie interna de este lóbulo (58-1), a pesar de su bajo valor del $IC < 0.50$, son importantes en el reconocimiento de un número significativo de especies del género, en particular los dos últimos que se presentan en el primer gonópodo del macho podrían tomarse como rasgos diagnósticos.

La definición de *Pseudothelphusa guerreroensis* se apoya en los rasgos homoplásicos 10-2, 25-1, 26-1, 27-1, 30-1, 52-2, 69-1 y 71-1. Entre ellos el 26-1, 27-1, 30-1 y el 52-2, sobresalen por alcanzar un valor del $IC > 0.50$. Los tres son caracteres que, dentro del género, *P. guerreroensis* sólo comparte con *P. galloi*. Los primeros dos rasgos están relacionados con la forma del mero de los terceros maxilípedos y el tercero se refiere a la presencia de un lóbulo redondeado en la base de los dedos de la quela mayor. El cuarto atributo, 52-2, no obstante estar referido como una homoplasia, constituye una autapomorfia para la especie *P. guerreroensis*, pues es la única especie en el género que tiene el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho, dirigido meso-proximalmente.

El nodo 19 está apoyado por los rasgos homoplásicos 13-0, 53-1, 59-0 y 61-2, de los cuales únicamente el 53-1 alcanza un valor del $IC > 0.50$ y se refiere a la posición paralela que tiene el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, con relación al eje principal del primer gonópodo, el cual se observa en 19 de las 24 especies del género. De los otros caracteres el 13-0, 59-0 y el 61-2, que están relacionados con la forma recta del surco cervical, así como con la forma redondeada y el alcance de la cresta distal de la proyección caudo-marginal del

primer gonópodo se presentan en la mayoría (17) de las especies que se incluyen en este subclado.

El nodo 20 a las especies *P. dilatata* y *P. seiferti*, se sustenta en los atributos homoplásicos 6-0, 7-1 y 12-0, dirigidos a la ausencia de gránulos redondeados en el borde frontal superior y a la posición horizontal de este, así como a la finalización del surco cervical en el margen anterolateral del caparazón. La especie *P. dilatata* se encuentra apoyada en diez caracteres homoplásicos (13-1, 14-2, 28-1, 31-0, 53-2, 56-2, 57-1, 58-0, 66-0 y 70-0), constituyendo una de las formas más derivadas del género. De ellos resaltan el 53-2 y el 57-1 por tener un valor del IC > 0.50, y se refieren a la posición oblicua del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo y a la ausencia de carena en la superficie interna de dicho lóbulo. De los otros ocho rasgos, el 56-2, 66-0 y el 70-0, son importantes en la definición de este taxón a pesar del valor del IC < 0.50, el primero está relacionado con la forma subcircular del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, expresada en la proporción tan ancho como largo. Dentro el género *Pseudothelphusa*, este atributo solo se presenta en dos especies más, *P. digueti* y *P. sulcifrons*. El segundo, con la ornamentación con más de tres espinas en el borde lateral del proceso mesial, y el tercero, con la forma recta del borde superior de este proceso.

En cuanto a la otra especie terminal, *Pseudothelphusa seiferti*, se encuentra apoyada por los caracteres homoplásicos 5-1, 51-1 y 59-2, que están dirigidos a la presencia de un borde frontal superior suavemente marcado, a la separación de los lóbulos de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo por una incisión corta y a la forma de la cresta distal de dicha proyección, la cual es curvada en la porción caudal y recta hacia mitad cefálica. De estos tres rasgos el segundo (51-1) corresponde, dentro del género, a una autapomorfía para la especie.

El nodo 21 a *Pseudothelphusa nelsoni* se sustenta en los atributos 21-0, 29-1 y 50-2, que corresponden a la forma subcircular de la abertura de los canales eferentes, a la longitud del exognato de los terceros maxilípedos, casi tan largo como el isquio del endognato, y a la forma del lóbulo distal de la proyección

caudo-marginal, como un diente triangular pequeño. La longitud del exognato de los terceros maxilípedos y la forma del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo, constituyen rasgos importantes en la formación de grupos de especies, que coinciden en la presencia o la ausencia de alguno de sus estados. La definición de *P. nelsoni*, está apoyada por los caracteres homoplásicos, 4-0, 16-0, 18-2, 23-0, 31-2 y 33-0, todos con valores del IC < 0.50. De los cuales el último constituye, dentro del género, una autapomorfía para la especie, que se refiere a la forma esbelta de los primeros pleópodos del macho. El par de apéndices reproductores de *P. nelsoni*, es diferente en cuanto a su complejidad en comparación con el resto de especies del género; son esbeltos y cilíndricos a diferencia de robustos, deprimidos en la mitad proximal y comprimidos en la distal, como sucede en la mayoría de los pseudotelfusas.

El nodo 22 se apoya en los atributos 9-1, 11-0 y 28-1, relacionados con la presencia de lóbulos postfrontales bajos y suavemente insinuados, con el surco cervical somero y con la muesca del margen anterior de los terceros maxilípedos débilmente marcada. Dichos estados de carácter se presentaron en forma regular a través de las especies del género *Pseudothelphusa*, excepto en las mencionadas en párrafos anteriores, *P. guerreroensis*, *P. dilatata*, *P. seiferti* y *P. nelsoni*.

El nodo 23 al género *Disparithelphusa* (*D. pecki*) y a la especie *Pseudothelphusa parabelliana*, está apoyado en los rasgos 1-1 y 25-1, dirigidos a la presencia de cerdas en la porción postbranquial del caparazón y a la ornamentación con gránulos redondeados en los arcos que separan el diente epistomal de los laterales. La definición de *Disparithelphusa pecki* está sustentada en 15 caracteres casi todos homoplásicos, con excepción del 47-3 que constituye una autapomorfía para la especie y se refiere a la presencia de tres lóbulos en la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho. Del resto de los atributos sobresalen por su valor del IC > 0.50, el 38-1, 40-2, 43-1, 49-3, 50-4 y el 60-2, varios de ellos son de importancia en la separación de este taxón a nivel de género y todos se encuentran relacionados con la forma, disposición de los elementos terminales y ornamentación apical con espinas y espínulas, del

primer gonópodo del macho. El 38-1, que resalta la forma subcircular de la cavidad del ápice; el 40-2, sobre la cresta central de la cavidad del ápice que es redondeada y forma un semicírculo; el 43-1 sobre la ornamentación del ápice con espínulas; el 50-4 sobre el lóbulo distal terminado en dos dientes triangulares y el 60-2, sobre la ornamentación de la cresta distal de la proyección caudo-marginal con espínulas.

La especie *Pseudothelphusa parbelliana* está definida por los caracteres homoplásicos 4-0, 18-2, 66-4, 68-1, 70-0 y 71-2, entre los cuales resalta el tercero por su valor del IC > 0.50, y que se refiere al número de espinas que se presentan en el borde lateral del proceso mesial del primer gonópodo, en el caso de *P. parbelliana*, este borde se encuentra armado con dos espinas, rasgo que comparte con otras cuatro especies del género (*P. granatensis*, *P. lophophallus*, *P. nayaritae* y *P. rechingeri*) que se distribuyen en la cuenca del Balsas y en porción occidental de México. De los otros atributos, el 4-0 y el 68-1, son de importancia para el reconocimiento de *P. parbelliana*; el primero de ellos está dirigido a la ausencia de concavidad media en el margen frontal anterior y también se presenta en otras cinco especies de *Pseudothelphusa*, y el segundo a la forma del borde interno del proceso mesial del primer gonópodo, el cual se mantiene recto y no presenta una saliente que cierra la cavidad del ápice, este último lo comparte con otras cuatro especies del género.

El nodo 24 a *Pseudothelphusa morelosis* se encuentra apoyado por siete caracteres homoplásicos, 3-0, 5-0, 6-0, 7-0, 8-1, 50-3 y 66-3, de los cuales el penúltimo tiene un valor del IC > 0.50 y está relacionado con la forma del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo, que en este caso termina en un diente redondeado. Este rasgo también se presentan en otras cinco especies del género, dos de ellas *P. digueti* y *P. dugesi*, se ubican cercanamente a *P. morelosis* en cuatro de los cinco arreglos que se encontraron para el género *Pseudothelphusa*, incluyendo el cladograma de consenso por mayoría (Figs. 8, 9, 10, 11 y 13). Del resto de los atributos, los que están dirigidos a la forma de la porción frontal del caparazón (3-0, 5-0, 6-0 y 7-0), en particular a la presencia de una porción frontal moderadamente dirigida hacia abajo y sin borde frontal

superior, permiten agrupar a varias especies del género. La especie *P. morelosis* está definida por los atributos homoplásicos 3-2, 12-0, 14-2, 21-1, 61-1 y 69-1, todos con valores del IC < 0.50. El penúltimo de ellos (61-1) corresponde, dentro del género, a una autapomorfía para la especie y se refiere al alcance de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, en comparación con la cresta distal de la superficie lateral del primer gonópodo; para *P. morelosis*, la cresta distal de la proyección caudo-marginal es más baja que la cresta distal de la superficie lateral. Lo contrario sucede en el resto de las especies de *Pseudothelphusa*. De los otros caracteres, el primero, tercero, cuarto y quinto, pueden ser importantes en la distinción de *P. morelosis* dentro del género, pues aunque llega a compartir cada uno de estos atributos con cinco o seis especies del género, ninguna de estas se encuentra cerca de su posición dentro del cladograma.

El nodo 25 a *P. digueti*, se sustenta en los caracteres homoplásicos 10-0, 17-1, 59-2 y 71-1, que corresponden a la forma convexa del área entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales, a la forma cóncava del margen posterior del caparazón, a la forma de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, curvada en la mitad caudal y recta en la mitad cefálica, y a la forma cóncava del margen inferior del proceso mesial. La especie *P. digueti*, se define por ocho atributos homoplásicos, 1-1, 8-2, 13-1, 23-0, 29-2, 31-0, 53-2 y 56-2, de los cuales destaca el penúltimo por su valor del IC > 0.50, y que se refiere a la posición oblicua del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, con respecto al eje principal del primer gonópodo, este rasgo lo comparte con otras tres especies del género *P. dilatata*, *P. guerreroensis* y *P. sulcifrons*, ninguna de ellas en una posición cercana a *P. digueti*, dentro del cladograma. De los otros caracteres, el 1-1, 8-2 y el 56-2, son de importancia en el reconocimiento de *P. digueti*, el primero está dirigido a la ornamentación de la porción postbranquial de la superficie dorsal del caparazón con cerdas cortas y solo lo comparte con *P. peyotensis*; el segundo a la presencia de un surco frontal medio moderadamente marcado que también se registra en *P. belliana*, y el último, a las proporciones tan largo como ancho, por forma subcircular del lóbulo proximal de la proyección

caudo-marginal, del primer gonópodo del macho, que se presenta en forma similar en las especies *P. dilatata* y *P. sulcifrons*.

El nodo 26 a *P. dugesi*, se encuentra definido por los rasgos homoplásicos 16-0, 66-1 y 70-0, con valores del IC < 0.50. Los tres son importantes en la formación de grupos dentro del género *Pseudothelphusa*, ya que son comunes en el 50% de las especies, el primero está dirigido a la ausencia de muesca en el ángulo orbital externo; los dos últimos se relacionan con el proceso mesial del primer gonópodo del macho, a la presencia de una espina en su margen lateral y a la forma recta de su borde inferior. La definición de *P. dugesi*, se basa en los caracteres homoplásicos 4-0, 28-0 y 69-2, todos con valores del IC < 0.50; el primero se refiere a la ausencia de concavidad media en el margen frontal anterior, atributo que comparte con otras cinco especies; el segundo a la ausencia de muesca en el margen anterior del tercer maxilípodo, que también se observa en *P. hoffmannae*, *P. lophophallus* y *P. mexicana*, y el tercero a la presencia de un tubérculo cónico en la superficie caudal del proceso mesial del apéndice sexual del macho, que comparte con *P. belliana* y *P. granatensis*.

El nodo 27 está sostenido por los rasgos homoplásicos 50-2, 57-1 y 59-0, los dos primeros con un valor del IC > 0.50 y están dirigidos a la forma triangular del lóbulo distal así como a la superficie interna lisa del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho. El tercero se refiere a la forma ampliamente curvada de la cresta distal de la misma proyección caudo-marginal.

El nodo 28 a las formas *P. americana* y *P. doenitzi* se sustenta en los caracteres homoplásicos 3-2, 8-0 y 21-1, con valores del IC < 0.50. Los tres son rasgos comunes en un buen porcentaje de pseudotelfusas. El 3-2 así como el 8-0, dirigidos a la forma extendida de la porción frontal y a la presencia de un surco frontal medio amplio y somero, ya se habían resaltado como importantes en la formación de grupos de especies. El 21-1 que corresponde a la forma cuadrangular de la abertura de los canales eferentes, también se presenta en otras cuatro especies. La definición de *P. americana*, se apoya en los atributos homoplásicos 13-1, 14-2, 18-2, 25-1, 32-1 y 69-1, casi todos ellos los comparte

con otras cinco a siete especies del género, excepto el tercero que aparece en otras 10 formas del género. En lo que respecta a *P. doenitzi*, está definido por los rasgos 8-2, 15-0, 29-1 y 71-2, de los cuales resalta el segundo por su valor del IC > 0.50 , dentro del género este carácter representa una autapomorfía para la especie y se refiere a la presencia de un margen anterolateral liso, sin gránulos ni denticulos. El atributo 8-2, que se relaciona con la existencia de un surco frontal medio, angosto y moderadamente marcado, es importante en el reconocimiento de *P. doenitzi*, porque a pesar de tener una frente extendida, tiene este surco bien delineado, aspecto que no se observa en ninguna otra de las especies con este tipo de frente.

El nodo 29 está apoyado en los caracteres 17-0 y 59-1, ambos con valores del IC < 0.50 , y de importancia en la formación de grupos. El primero se refiere a la forma cóncava del margen posterior del caparazón y se presenta en 18 de las 24 especies del género. El segundo, relacionado con la forma recta de la cresta distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho, sólo lo comparten ocho formas de *Pseudothelphusa*, de las cuales cuatro forman parte del clado que define este nodo.

El nodo 30 a las especies *P. belliana* y *P. hoffmannae*, se sustenta en siete rasgos homoplásicos, con valores del IC < 0.50 . Seis de ellos, están dirigidos a características somáticas; 3-1, 5-1 y 7-1, se relacionan con la presencia de una frente bruscamente dirigida hacia abajo, con el borde frontal superior suavemente marcado y dispuesto en forma horizontal, los tres rasgos son poco comunes a través del género, el segundo sólo se registró en *P. belliana*, *P. hoffmannae* y en *P. seiferti*. El 9-2 y el 10-1, se refieren a la porción frontal del caparazón, el primero a la existencia de lóbulos postfrontales bien marcados, y el segundo a la forma horizontal del área entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales, los dos fueron más o menos comunes en las especies del género. El último atributo somático (18-2), corresponde a la continuación del ángulo suborbital interno hacia el interior de la cavidad orbital en la forma de un borde somero, este se observó en diez de las 24 especies del género. El séptimo carácter (69-1) lo comparten siete especies del género y está relacionado con el apéndice

reproductor del macho, respecto a la presencia de un lóbulo redondeado en la superficie caudal del proceso mesial.

La definición de *P. belliana*, se fundamenta en cinco caracteres homoplásicos, con valores del IC < 0.50, de ellos resaltan el 1-2, el 8-2, como rasgos importantes en el reconocimiento de la especie, que se refieren a la existencia de cerdas cortas en casi toda la superficie dorsal del caparazón, y a la presencia de un surco medio de la porción frontal angosto y moderadamente marcado. Los otros rasgos (16-1, 69-2 y 71-2), también se registraron en varias especies del género.

En cuanto a *P. hoffmannae*, se define por los rasgos homoplásicos 28-0 y 70-1, con valores del IC < 0.50. El primero está dirigido a la ausencia de muesca en el margen anterior del mero de los terceros maxilípedos, que comparte con otras cuatro especies. El segundo se relaciona con la forma convexa del borde inferior del proceso mesial del primer gonópodo del macho, presente en el 50% de las especies del género.

El nodo 31 sustenta el subclado más importante del género, integrado por diez especies. Se apoya en un solo carácter homoplásico el 49-3, con un valor del IC > 0.50, que se refiere a la presencia del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal que sobresale del ángulo disto-cefálico del lóbulo proximal, como un diente triangular o como una hilera de denticulos. Este subclado se divide a su vez en dos grupos, el primero formado por las especies *P. granatensis* y *P. mexicana*, se encuentra apoyado por los cinco atributos del nodo 32, entre los cuales destaca el 54-2 por tratarse de una sinapomorfía para ambas formas dentro del género, que se relaciona con la posición transversal (con respecto al eje principal del gonópodo) del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, de tal forma que el margen cefálico de dicho lóbulo queda dirigido mesialmente. Los rasgos 55-2 y 65-0, también resaltan en el reconocimiento de estas dos especies; el primero, con un valor de IC < 0.50, está dirigido a la presencia una hilera de denticulos, a manera de aserración, en el mismo margen cefálico del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, y el segundo se refiere a la ubicación del proceso mesial en dirección cefálica, las dos características son únicas dentro

del género para dichas formas. Los otros atributos (65-0, 66-3 y 71-2), se presentaron en varios pseudotelfusas. La definición de *P. granatensis* se sustenta en nueve caracteres homoplásicos (4-0, 9-0, 14-2, 18-2, 21-1, 32-1, 37-0, 66-4 y 69-2), con valores del IC < 0.50, de los cuales resaltan los atributos 37-0 y 69-2, relacionados con la dirección lateral de la cavidad del ápice y con la presencia de un lóbulo cónico en la superficie caudal del proceso mesial del primer gonópodo del macho, como rasgos que permiten diferenciar a la especie, aunque cada uno también se registró en otras dos formas del género. Por su parte, *P. mexicana*, se encuentra definida por los caracteres homoplásicos 8-0, 12-0, 13-1, 25-1, 28-0 y 61-0, todos con valores del IC < 0.50 y presentes en varias especies a través del género.

El segundo grupo del subclado, se encuentra constituido por las otras ocho especies y se sustenta en el carácter 59-0 del nodo 33, que se refiere a la forma ampliamente redondeada de la cresta distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho. Este grupo vuelve a dividirse en dos agregados, el primero integrado por las especies *P. peyotensis*, *P. leiophrys* y *P. terrestris*, está basado en los rasgos del nodo 34, 68-1, 70-1 y 71-0, de los cuales el primer carácter que corresponde a la forma recta del margen interno del proceso mesial del primer gonópodo del macho, se encuentra presente en las tres formas. La definición de la especie *P. peyotensis* se sustenta en los atributos homoplásicos 4-0, 9-0 y 59-2, con valores del IC < 0.50. El primero se relaciona con la ausencia de concavidad media del borde frontal anterior y lo comparte con otras cinco especies del género; el segundo está dirigido a la ausencia de lóbulos postfrontales y también se presentó en otras dos especies, y el tercero corresponde a la forma de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, que en este caso y en otras cinco especies del género, es curvada en la mitad caudal y recta en la mitad cefálica. Las otras dos especies, *P. leiophrys* y *P. terrestris*, forman un clado sostenido por los caracteres homoplásicos 12-0 y 64-0 del nodo 35, ambos con valores del IC < 0.50, y que se refieren a la finalización del surco cervical en el margen anterolateral de caparazón, así como a la presencia de un proceso mesial de tamaño reducido en el primer gonópodo del macho. La especie

P. leiophrys se define por siete atributos homoplásicos, 17-1, 18-2, 23-0, 29-2, 32-1, 37-0 y 71-2, todos con valores del IC < 0.50. Entre ellos, cuatro son importantes en el reconocimiento de la especie (17-1, 23-0, 32-1 y 37-0); el primero está dirigido a la forma recta del margen posterior del caparazón; el segundo a la ornamentación del diente epistomal con gránulos redondeados; el tercero a la presencia de dientes redondeados en los bordes cortantes de la quela mayor, y el cuarto a la cavidad del ápice del primer gonópodo del macho dirigida lateralmente. En cuanto a *P. terrestris*, se apoya en cuatro caracteres homoplásicos, 3-2, 16-1, 25-1 y 70-0, todos con valores del IC < 0.50. Por ser importantes en el reconocimiento de esta especie, resaltan el primero, relacionado con la forma horizontalmente extendida de la porción frontal y que comparte con otras tres especies, y el tercero que hace referencia a la ausencia de ornamentación en el diente epistomal, que también se presenta en otras cuatro formas.

El segundo agregado está constituido por cinco especies y se sustenta en los atributos del nodo 36, 50-1 y 52-0, ambos homoplásicos pero con valores del IC > 0.50 y dirigidos a la forma del lóbulo distal a manera de una hilera de pequeños dentículos, que es un rasgo común en cuatro de las especies de este clado, con excepción de *P. nayaritae*. Este segundo agregado, se subdivide en dos clados, el sustentado por el nodo 37 y que tiene como especies terminales a *P. jouyi* así como a *P. sonorensis*, y el clado del nodo 38, que concluye en las formas *P. nayaritae*, *P. lophophallus* y *P. rechingeri*.

El nodo 37 se apoya en los caracteres homoplásicos 3-2 y 13-1, con valores del IC < 0.50 y que se relacionan con la forma horizontalmente extendida de la porción frontal así como con la presencia de un surco cervical curvo, ambos presentes en las especies terminales. La definición de *P. jouyi* está dada por los rasgos homoplásicos 8-0, 9-0, 14-2, 25-1 y 70-1, todos con valores del IC < 0.50. De ellos, el primero, el segundo y el cuarto, son importantes en la distinción de esta especie y están dirigidos a la ausencia de surco frontal medio, de lóbulos postfrontales y de ornamentación en el diente epistomal. Por cuanto a *P. sonorensis*, se sustenta en los atributos homoplásicos 37-2 y 71-2, ambos con

valores del IC < 0.50, y relacionados con la dirección lateral de la cavidad apical y con la forma recta del borde inferior del proceso mesial del primer gonópodo del macho.

El nodo 38 a *P. nayaritae*, está fundamentado por los caracteres homoplásicos 18-2, 29-2 y 66-4, que se refieren a la continuación del ángulo orbital interno hacia el interior de la cavidad orbital como un borde bajo, a la longitud del exognato del tercer maxilípodo, que es un poco más largo que la mitad del isquio del endognato, y a la ornamentación con dos espinas en el borde lateral del proceso lateral del primer gonópodo del macho. La definición de *P. nayaritae* se apoya en los caracteres 47-4, 50-4, 59-1 y 70-1, de los cuales el primero constituye una autapomorfía para la especie, dirigida a la forma de la porción distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho, que en el caso de esta especie esta constituida por tres lóbulos; dos distales que sobresalen del ángulo disto-cefálico del lóbulo proximal y tienen la forma de dos dientes triangulares pequeños y el lóbulo proximal que es reniforme y más largo que ancho. El segundo atributo, con un valor del IC > 0.50, también es importante en el reconocimiento de *P. nayaritae* y corresponde a la forma de triangular de los dientes que constituyen el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho.

El nodo 37 sustenta al último clado del árbol, cuyas especies terminales son *P. lophophallus* y *P. rechingeri*. Se sustenta en los rasgos 57-2, 58-1 y 69-1, que se registraron en varias especies del género y se relacionan con la presencia y la forma del borde en la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho, así como con la ornamentación de la superficie caudal del proceso mesial con un lóbulo redondeado. La definición de *P. lophophallus*, se basa en los caracteres 10-1, 28-0, 68-1 y 70-1, de los cuales el tercero alcanza un valor del IC > 0.50 y se refiere a la forma recta del borde interno del proceso mesial del primer gonópodo del macho, rasgo que comparte con otras cuatro especies del género. De los otros rasgos sobresale el 28-0, que se relaciona con la ausencia de muesca en el margen anterior del mero de los terceros maxilípedos y que también se observó en otros tres

pseudotelfusas. Por lo que respecta a *P. rechingeri*, está definida por los atributos homoplásicos 4-0, 16-1, 23-0, 31-2, 32-1 y 59-2, todos con valores del IC < 0.50. Entre ellos resaltan el 4-0, 23-0, 31-2 y el 32-1, pues facilitan el reconocimiento de esta especie, aunque se encuentren en uno a cuatro congéneres. En particular los últimos caracteres (31-2 y 32-1), dirigidos a la ausencia de espacio entre los bordes cortantes de la quela mayor y a la forma redondeada de los dientes que se presentan en dichos bordes, sólo se registraron en *P. rechingeri* y en una o dos especies más.

Las otras cuatro alternativas de arreglo de las especies del género *Pseudothelphusa* (Figs. 8, 9, 10 y 11), sólo muestran cambios en la posición de las especies *P. dilatata*, *P. seiferti*, *P. morelosis*, *P. nelsoni*, *P. parabelliana* y en el género monotípico *Disparithelphusa* con la especie *D. pecki*. El resto de las especies permanece en la misma posición y definidas por los mismos caracteres. Los nodos 19 al 25, se encuentran apoyados por diferentes combinaciones de atributos y también se apreciaron cambios en los rasgos que definen a sus especies terminales. A continuación se expone una breve comparación entre el cladograma que representó el primer arreglo y que se analizó en párrafos anteriores, con cada una de las otras cuatro alternativas que se obtuvieron en el análisis heurístico de la matriz de datos:

En el cladograma que representa el segundo arreglo de las especies del género *Pseudothelphusa* (Fig. 8), se aprecia que el nodo 18 a *P. guerreroensis*, pierde el carácter 12-1, relacionado con la finalización del surco cervical antes de alcanzar el margen anterolateral. La definición de *P. guerreroensis*, gana los rasgos 7-2, 12-1 y 28-2, dirigidos a la inclinación del borde frontal superior hacia la porción media de la frente, el 12-1 recién mencionado, y el último a la presencia de una muesca bien marcada en el margen anterior del mero; de ellos el primero y el tercero los comparte con otras tres especies, el segundo es más común dentro del género.

Los pseudotelfusas *P. dilatata*, *P. seiferti* y *P. morelosis*, se ubican como especies terminales de las ramas sostenidas por los nodos 19, 20 y 21. Las dos

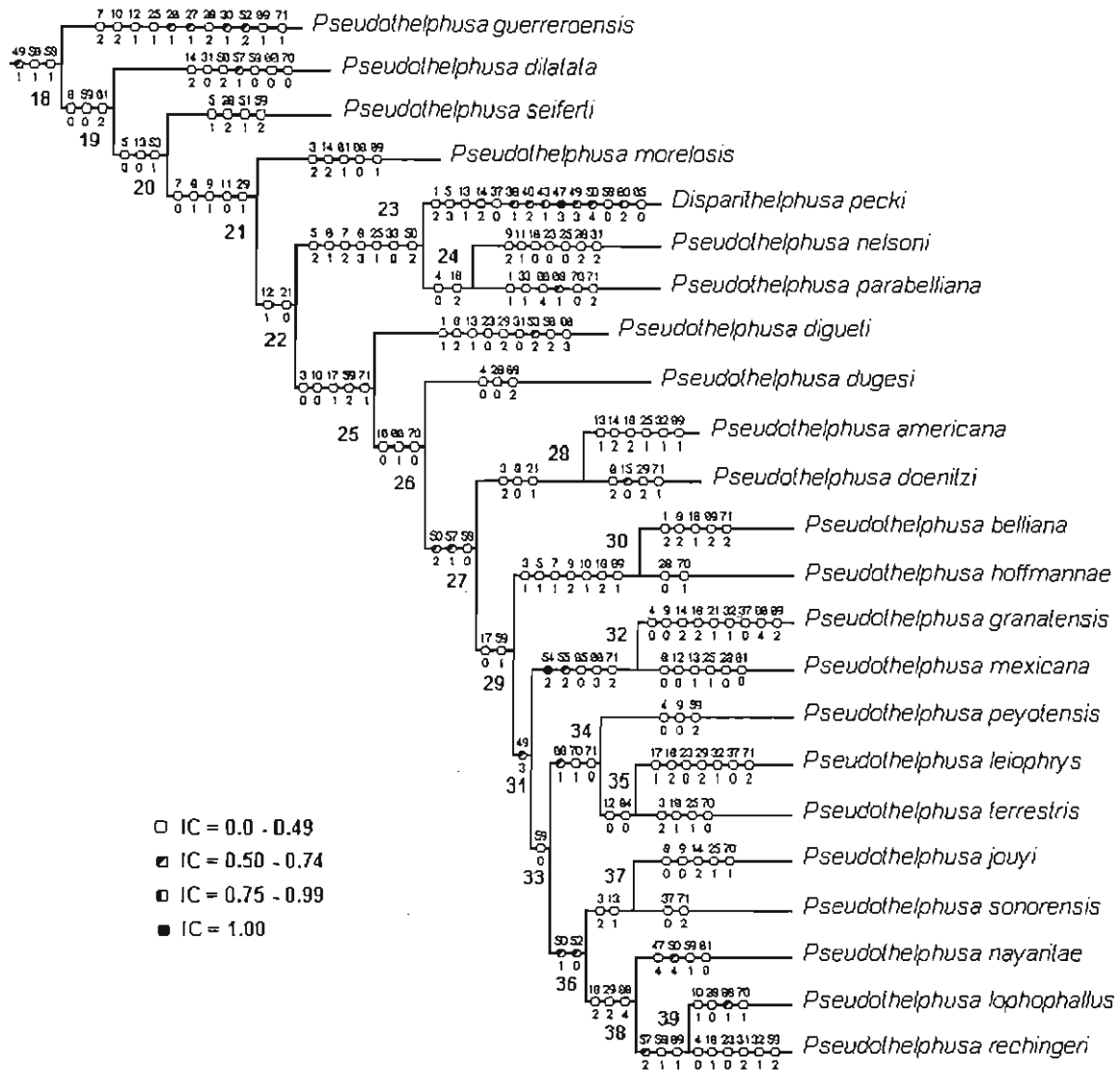


Figura 8. Segunda alternativa de arreglo para las especies del género *Pseudothelphusa*.

primeras no se relacionan como especies provenientes del mismo ancestro y *P. morelosis*, cambia a una posición más basal dentro del gran clado del género. El nodo 19 pierde dos caracteres y ahora se encuentra sustentado por los rasgos homoplásicos 6-0, 59-0 y 61-2, de los cuales el primero aparece como nuevo en esta posición y se refiere a la ausencia de ornamentaciones granulares en el borde frontal superior. La definición de *P. dilatata* se apoya sólo en siete atributos a diferencia de los diez que se registraron en el primer arreglo (Fig. 6), pierde los rasgos 13-1, 28-1 y 53-2. El nodo 20 cambia totalmente para quedar apoyado por

los caracteres 5-0, 13-0 y 53-1, los tres presentes en varias especies del género y dirigidos a la ausencia del borde frontal superior, a la forma recta del surco cervical y a la posición del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, en forma paralela al eje principal del primer gonópodo del macho, este último rasgo con valor del IC > 0.50. La especie terminal *P. seiferti* está definida por los mismos atributos de la primer alternativa, con la adición del carácter 5-1, que se refiere a la presencia del borde frontal superior suavemente marcado y que comparte con *P. belliana* y *P. hoffmannae*.

El nodo 21 define la nueva posición de la especie *P. morelosis* y por ello se encuentra sustentado en caracteres diferentes a los de la primer alternativa, los cinco (7-0, 8-1, 9-1, 11-0 y 29-1) son homoplásicos, tienen un valor de IC < 0.50, se encuentran presentes en varias formas del género y están dirigidos a la ausencia de borde frontal superior, a la presencia de un surco frontal medio amplio y somero, a la presencia de lóbulos frontales suavemente insinuados, a la presencia de surcos cervicales amplios y someros, y a la longitud del exognato del tercer maxilípodo, que es casi tan largo como el isquio del endognato. La definición de *P. morelosis*, pierde dos atributos el 12-0 y el 21-1.

El nodo 22 cambia a los rasgos 12-1 y 21-0, que corresponden a la finalización del surco cervical antes del margen anterolateral del caparazón y a la forma subcircular de las aberturas de los canales eferentes.

El nodo 23 sostiene al subclado integrado por *Disparithelphusa pecki*, *Pseudothelphusa nelsoni* y *P. parabelliana*, está apoyado en los caracteres homoplásicos 5-2, 6-1, 7-2, 8-3, 25-1, 33-0 y 50-2, de los cuales los cuatro primeros se registraron en las tres especies y se relacionan con la presencia de un borde frontal superior moderadamente marcado, con la ornamentación con gránulos redondeados y con la forma recta de dicho borde, así como con la forma angosta y profunda del surco frontal medio. La definición de *D. pecki* se sustentó en casi los mismos caracteres que en la primer alternativa, únicamente se aprecia la ausencia del rasgo 33-0, que corresponde a la complejidad esbelta del primer gonópodo del macho, el cual pasó a formar parte de los atributos del nodo 23.

Dicho carácter lo comparte con *P. nelsoni*, donde se considera de importancia diagnóstica.

El nodo 24 a las especies *P. nelsoni* y *P. parabelliana*, está fundamentado por los rasgos 4-0 y 18-2, ambos presentes en dichas formas así como en varias del género y corresponden a la ausencia de concavidad media en el margen frontal anterior así como a la continuación del ángulo orbital interno hacia el interior de la cavidad orbital a manera de un borde bajo. En la definición de *P. nelsoni*, se adicionan los atributos 9-2, 11-1, 25-0 y 28-2, que son compartidos por varias especies del género, y se refieren a la presencia de lóbulos postfrontales altos y evidentes, de surcos cervicales profundos y bien marcados, de gránulos redondeados en el arco que separa el diente epistomal de los laterales, y de una muesca bien marcada en el margen anterior del mero del tercer maxilípedo. Pero también, se pierden el 4-0, 18-2 y el 33-0, que finalmente se reacomodan en los nodos 23 y 24. En *P. parabelliana* se suman los rasgos 1-1 y 33-1, dirigidos a la ornamentación con cerdas cortas la porción postbranquial del caparazón y a la complejidad robusta de los gonópodos del macho. Se pierden el 4-0 y el 18-2, que se ubican en el nodo 24.

Finalmente, en el nodo 25 a *P. digueti*, se incorpora el carácter 3-0 que se refiere a la porción frontal moderadamente dirigida hacia abajo.

En el cladograma que representa el tercer arreglo de las especies del género *Pseudothelphusa* (Fig. 9), no hay cambios en el nodo 18 y en la definición de *P. guerreroensis*, se suma el atributo 28-2, relacionado con la presencia de una muesca bien marcada en el margen anterior del mero de los terceros maxilípedos. El nodo 19 pierde el rasgo 13-0. El nodo 20 a las especies *P. dilatata* y *P. seiferti*, permanece igual; en la definición a la primera especie se pierde el carácter 13-1. En la segunda, se incorporan los atributos 13-0 y 28-2, que se refieren a la presencia de un surco cervical recto y de una muesca bien marcada en el margen anterior del mero de los terceros maxilípedos.

En el nodo 21 se suman los atributos 9-1 y 11-0, dirigidos a los lóbulos postfrontales débilmente marcados y al surco cervical amplio y somero. Pero se pierden el 50-2 y el 28-1.

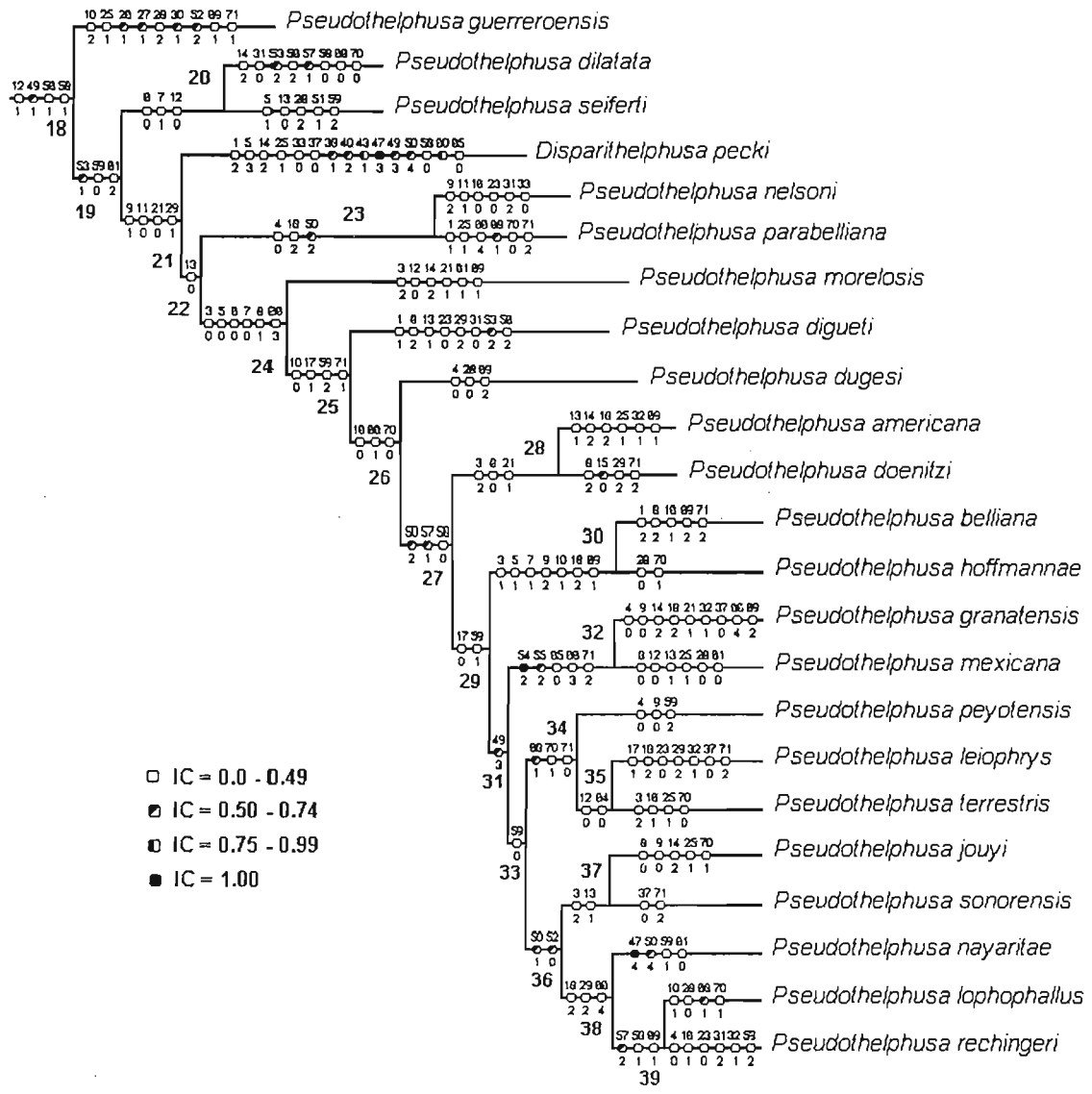


Figura 9. Tercer alternativa de arreglo para las especies del género *Pseudothelphusa*.

El nodo 22 a *Disparithelphusa pecki*, solo está apoyado por el carácter 13-0 y en la definición de la especie se incorpora el rasgo 25-1 que menciona la de presencia de gránulos redondeados en el arco que separa el diente epistomal de los laterales.

El nodo 23 a las especies *P. nelsoni* y *P. parabelliana*, se sustenta en los rasgos homoplásicos 4-0, 18-2 y 50-2, de los cuales resalta el último por su valor del IC > 0.50, dirigido a la forma triangular del lóbulo distal de la proyección caudo-

marginal. La definición de *P. nelsoni* así como de *P. parabelliana*, es muy parecida a la de la primer alternativa, en ambas sólo cambian los atributos 4-0 y 18-2, que ahora se ubican en el nodo 23. En la primer especie dichos caracteres son substituidos por los caracteres 9-2 y 11-1, relacionados con los lóbulos postfrontales altos y evidentes, y con el surco cervical angosto y profundo. En la segunda forma fueron reemplazados por los rasgos 1-1 y 25-1, que corresponden a la presencia de cerdas en la porción postbranquial de la superficie dorsal del caparazón, así como a la ornamentación del arco que separa al diente epistomal de los dientes laterales con gránulos redondeados.

El nodo 24 a *P. morelosis*, pierde el atributo 50-3 y la definición de la especie se apoya en los mismos caracteres de la primera alternativa. El nodo 25 a *P. digueti* no sufre ningún cambio.

En el cladograma que representa el cuarto arreglo de las especies del género *Pseudothelphusa* (Fig. 10), el nodo 18 no presenta el atributo 12-1 y en la definición de *P. guerreroensis*, se incorporan los rasgos 7-2, 12-1 y 28-2, que se refieren a la forma del borde frontal superior, inclinado hacia el centro, a la extensión del surco cervical hasta el margen anterolateral del caparazón y a la muesca bien marcada en el margen anterior del mero de los terceros maxilípedos.

El nodo 19 a *P. dilatata* pierde los caracteres 13-0 y 53-1, en su lugar se presenta el rasgo 6-0, relacionado con la ausencia de gránulos en el borde frontal superior. La definición de *P. dilatata*, pierde los atributos 13-1, 28-1 y 53-2.

El nodo 20 a *P. seiferti*, se sustenta en los rasgos 13-0 y 53-1, de los cuales resalta el segundo por su valor del IC > 0.50, y se refiere a la posición del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, en forma paralela al eje principal del primer gonópodo del macho. La definición de *P. seiferti* está apoyada por los mismos caracteres que la primer alternativa.

El nodo 21 está apoyado por seis atributos 7-1, 9-1, 11-0, 12-1, 21-0 y 29-1, de ellos los dos últimos también se presentaron en la primera alternativa. Todos son importantes en la formación de grupos dentro del género.

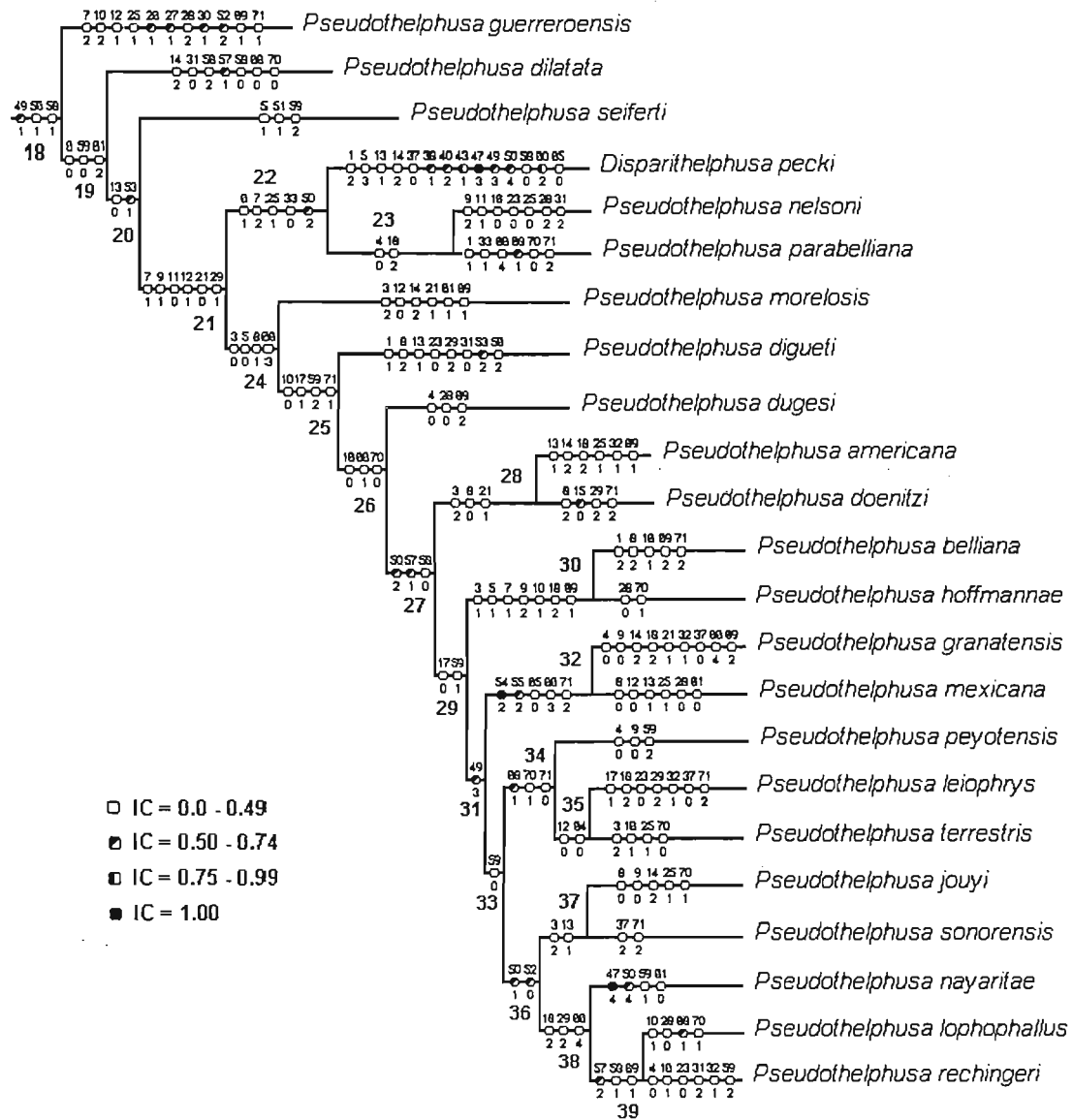


Figura 10. Cuarta alternativa de arreglo para las especies del género *Pseudothelphusa*.

El nodo 22 sustenta el subclado integrado por *Disparithelphusa pecki*, *Pseudothelphusa nelsoni* y *P. parabelliana*, está apoyado en los caracteres homoplásicos 6-1, 7-2, 25-1, 33-0 y 50-2, de los cuales los dos primeros se registraron en las tres especies y se relacionan con la ornamentación con gránulos redondeados del borde frontal superior así como con la forma recta de dicho borde. La definición de *D. pecki* se sustentó en casi los mismos caracteres que en la primer alternativa, únicamente se aprecia la ausencia del rasgo 33-0, que

corresponde a la complejión esbelta del primer gonópodo del macho, el cual pasó a formar parte de los atributos del nodo 22. Dicho carácter lo comparte con *P. nelsoni*, donde se considera de importancia diagnóstica.

El nodo 23 a las especies *P. nelsoni* y *P. parabelliana*, presenta la misma topología que el nodo 24 en el cladograma de la segunda alternativa de arreglo para el género *Pseudothelphusa*.

El nodo 24 a *P. morelosis* pierde los rasgos 6-0, 7-0 y 50-3, mientras que la definición de la especie se sustenta en los mismos caracteres.

El nodo 25 a *P. digueti*, no sufre ningún cambio.

En el cladograma que representa el quinto arreglo de las especies del género *Pseudothelphusa* (Fig. 11), el nodo 18 no presenta el atributo 12-1 y en la definición de *P. guerreroensis*, se incorporan los rasgos 7-2 y 12-1, que se refieren a la forma del borde frontal superior, inclinado hacia el centro y a la extensión del surco cervical hasta el margen anterolateral del caparazón.

El nodo 19 a *P. dilatata* pierde los caracteres 13-0 y 53-1, en su lugar se presenta el rasgo 6-0, relacionado con la ausencia de gránulos en el borde frontal superior. La definición de *P. dilatata*, pierde los atributos 13-1 y 53-2.

El nodo 20 a *P. seiferti*, presenta los mismos rasgos que en el cladograma de la cuarta alternativa.

En el nodo 21 a *P. nelsoni*, se incorporan los caracteres 6-1 y 7-2, dirigidos a la presencia de gránulos y a la forma recta del borde frontal superior. La definición de *P. nelsoni*, se apoya en los mismos atributos que en la primera alternativa de arreglo de las especies del género.

Discusión

Situación de la clasificación actual de la tribu *Pseudothelphusini*.

Los resultados obtenidos en el análisis filogenético, demuestran que la tribu *Pseudothelphusini* como fue definida por Rodríguez (1982, 1992), es parafilética. Por la evidencia cladística se concluye que las especies de los géneros

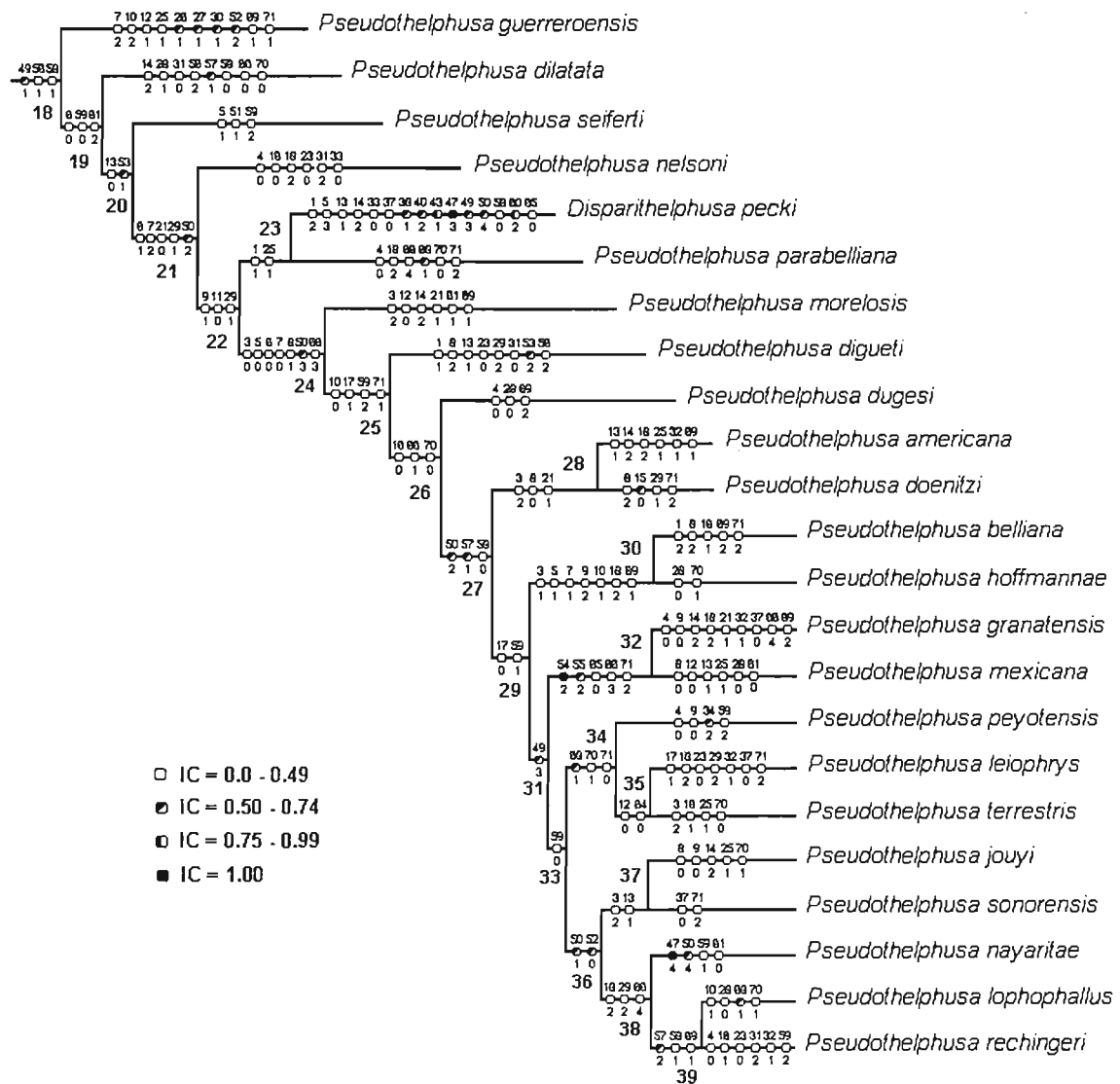


Figura 11. Quinta alternativa de arreglo para las especies del género *Pseudothelphusa*.

Spirothelphusa y *Epithelphusa*, no tienen ninguna relación cercana con los taxa que integran a los pseudotelfusinos, con esto se desechan las especulaciones de Pretzmann (1972) y Rodríguez (1982, 1992) acerca de la existencia de relaciones de parentesco cercanas entre estos taxa.

La exclusión del género *Spirothelphusa* se registra en los diferentes cladogramas, incluyendo el árbol de consenso estricto (Fig. 5), donde la especie

S. verticalis, queda ubicada en las ramas de la porción basal, en politomía con *Epilobocera cubensis*, la forma relacionada con los ancestros de la subfamilia *Pseudothelphusinae*. Entre los caracteres que apoyan la ubicación de *S. verticalis* destacan los relacionados con la forma del primer gonópodo del macho de esta especie (34-5), así como aquellos dirigidos a los elementos terminales de dicho apéndice sexual, como serían la forma estrecha y alargada de la cavidad del ápice (38-3), la apariencia ovada del lóbulo apical de la proyección caudo-marginal (48-1), la presencia de un gran proceso laminar de aspecto subcircular en el tercio distal de la superficie lateral (72-2) y la existencia de un proceso lateral con forma de espolón (75-2).

Por su parte las especies del género *Epithelphusa*, también se situaron en una posición basal. Las características morfológicas del primer gonópodo del macho son completamente diferentes al patrón que sigue la mayoría de los pseudotelfusinos, esto se evidenció en rasgos como el aspecto general de este apéndice reproductor (34-1, 2), la ausencia de torsión en su tercio distal (44-1), la forma de la cavidad del ápice (38-1, 3) y la presencia de proceso lateral (73-1). Tanto *E. mixtepensis* como *E. chiapensis*, presentan una morfología compleja del apéndice sexual, a la cual difícilmente se les puede asignar alguna relación con las tribus existentes en la subfamilia. Incluso el cladograma muestra que ambas especies no forman un clado monofilético, lo cual sugiere que ambas especies presentan diferencias a nivel genérico, aspecto que será tratado en un artículo posterior. Entre los rasgos del primer gonópodo que distinguen a *E. chiapensis* destacan las sinapomorfías 74-2, 75-4 y 76-2, que están dirigidas a la forma, composición y alcance del proceso lateral del gonópodo. Con la fusión de los procesos mesial y lateral, se forma un elemento terminal trilobulado que sobresale evidentemente del ápice del primer pleópodo y que distingue a esta especie dentro de los pseudotelfúsidos mexicanos.

En lo que respecta a *E. mixtepensis*, constituye una especie con una morfología particular en el primer gonópodo del macho, en la cual resaltan los caracteres sinapomórficos relacionados con la forma esbelta del lóbulo apical de la proyección caudo-marginal (48-2), con la presencia de un proceso lateral con la

aparición de dos cuernos en posición vertical (75-3) y con la posición de este proceso al nivel del ápice del apéndice reproductor (76-1). Además se presentan las autapomorfías 41-2, 72-1 y 77-1, que hacen referencia a la posición mesocaudal de la abertura del canal espermático, a la ornamentación del tercio distal de la superficie lateral con una cresta dentada y a la existencia de dos espinas o dientes subdistales en posición caudo-lateral. Esta morfología del primer gonópodo se asemeja en cierto grado a la del género *Spirothelphusa*, así como a la del género centroamericano *Elsalvadoria*, las relaciones entre los tres géneros (restringiéndose en *Epithelphusa* únicamente a *E. mixtepeensis*) ya habían sido señaladas por Rodríguez (1986), quien además menciona a otros géneros como *Ptychophallus*, *Camptophallus* y *Lobithelphusa*, que presentan un patrón morfológico similar en el apéndice sexual del macho. Entre los rasgos que comparten las especies de dichos géneros resalta la presencia de un gran lóbulo en la superficie lateral del primer gonópodo, que en el caso de *E. mixtepeensis*, se encuentra reducido a una cresta dentada en el tercio distal.

La posición de *Pseudothelphusa puntarenas* fuera del grupo interno, era algo que ya había sido considerado por Álvarez y Villalobos (1994b), por la procedencia de este cangrejo, que fue descrito para la provincia de Puntarenas en Costa Rica. Sin embargo, hasta que no se revisó la morfología del primer gonópodo del macho holotipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos (USNM 250555), se pudo tener la certeza de esto. La posición observada en el cladograma de consenso estricto resalta a *P. puntarenas* como un taxón muy derivado, es decir que se encuentra apoyado por 17 caracteres, entre los que se encuentran cinco autapomorfías y 12 caracteres homoplásicos que se distinguen por sus valores medios a altos, en el índice de consistencia. Esto corrobora la inexistencia de relaciones cercanas entre esta especie y los miembros de la tribu *Pseudothelphusini*. Caracteres del primer gonópodo de *P. puntarenas* (lám. XL), en particular la complexión esbelta y comprimida del primer gonópodo (34-2), la cavidad del ápice en forma de ojal (38-4), la posición cefálica de la abertura del canal espermático (45-1), así como la forma de la proyección caudo-marginal (46-2) y de los lóbulos que la constituyen

(47-2, 50-5, 52-4, 53-4 y 54-3), lo excluyen del patrón morfológico que siguen los pseudotelfusinos en el primer gonópodo del macho. Dichas características pueden ser consideradas como diagnósticas para el nivel de tribu y se asemejan a cierta forma de la tribu **Hypolobocerini**, perteneciente al género **Achlidon**, el cual fue descrito por Smalley (1964; 1970) para albergar a la especie **A. agrestis**. Se distingue de otros géneros centroamericanos por presentar un gonópodo simple con el ápice ensanchado, curvado mesialmente en vista caudal y comprimido en sentido latero-mesial; el único proceso apical es un diente mesial subapical; en vista distal la abertura del canal espermático está en posición cefálica. Con esta observación, se sugiere que el nombre de **Pseudothelphusa puntarenas** sea sinonimizado a **Achlidon agrestis**, y se confirma el endemismo de los pseudotelfusinos al territorio de México.

En lo que respecta al género **Smalleyus** y su especie **S. tricristatus**, de acuerdo al árbol de consenso estricto (Fig. 5), queda ubicado fuera de los pseudotelfusinos. Sin embargo, la morfología del primer gonópodo del macho sigue el patrón general de la tribu, con el cual coincide en la mayoría de los caracteres diagnósticos (34-3, 38-2, 39-1, 40-1, 42-1, 44-0, 45-0, 47-0, 73-0, 74-0, 75-5, 76-3 y 77-0). Se distingue por la ornamentación del ápice de este apéndice con espinas y espínulas (carácter 43-3), por la presencia de una proyección caudo-marginal unilobulada (carácter 47-0), por la forma subrectangular de dicha proyección, con el margen inferior recto y el cefálico espinado (carácter 48-5), así como por la ornamentación de su cresta distal con cerdas y espínulas (carácter 60-1) y por la presencia de una cresta parecida a un hombro, en el tercio distal de la superficie lateral (72-3). Estos últimos representan rasgos autapomórficos que se ubican en la rama terminal y definen tanto al género como a la especie **S. tricristatus**. Al igual que el autor del género (Alvarez, 1989), en este trabajo se considera que **Smalleyus** constituye otro de los taxa monotípicos que se han originado y dispersado en el istmo de Tehuantepec, aunque la morfología del apéndice sexual es completamente diferente a la de los géneros **Spirothelphusa**, **Epithelphusa** (considerando únicamente a **E. mixtepecensis**), **Lobithelphusa** así como **Odontothelphusa**. La afinidad que muestra hacia los **Pseudothelphusini**,

podría indicar una relación de tipo ancestral entre ambos taxa; se considera que el análisis filogenético realizado es parcial y para encontrar las relaciones filogenéticas entre todos estos géneros habría que ampliar la matriz de datos para incluirlos a ellos así como a otros taxa centroamericanos y sudamericanos que integran la subfamilia **Pseudothelphusinae**. Por lo pronto y con base en la presencia de los caracteres diagnósticos de la tribu **Pseudothelphusini** en el género **Smalleyus**, este taxón se incluye como parte de los pseudotelfusinos, con la reserva de que su posición dentro de la tribu tiene que revisarse a través de un análisis filogenético más amplio.

En cuanto al resto del grupo interno, en el cladograma de consenso estricto se aprecia que en el clado más incluyente, se reúnen todas las especies de los géneros **Tehuana** y **Disparithelphusa**, así como la mayoría de las que pertenecen al **Pseudothelphusa**. En este último, las formas **P. sulcifrons** y **P. galloi**, quedan separadas indicando una posible segregación de los pseudotelfusas que analizaremos más adelante.

Las especies que constituyen este grupo, desde **Smalleyus tricristatus** hasta **Pseudothelphusa rechingeri** (Figs. 5 y 6), se encuentran apoyadas por atributos que en su conjunto delimitan el patrón morfológico de un taxón que está constituido por varios taxa supraespecíficos y 34 especies, que en el sentido estricto son los taxa que deben integrar la tribu **Pseudothelphusini**.

En el cladograma obtenido por medio de la prueba de "bootstrap" (Fig. 12), se aprecia con mayor claridad este grupo, formado por dos cladogramas: el clado más incluyente delimitado por las especies terminales **Disparithelphusa pecki** y **Tehuana veracruzana**, se presentó en el 58% de las replicas obtenidas, y el clado hermano de este integrado por una politomía entre **Pseudothelphusa galloi** y **Smalleyus tricristatus**. Ambos cladogramas formando esa topología se registraron en el 61% de las replicas. Esto indica la existencia de un grupo de especies que mantuvo su integridad a través de los diferentes análisis realizados.

De acuerdo con la topología obtenida para este grupo, en los cladogramas resultantes del análisis filogenético, se propone que la definición de la tribu **Pseudothelphusini**, ahora quede sustentada por las siguientes características del

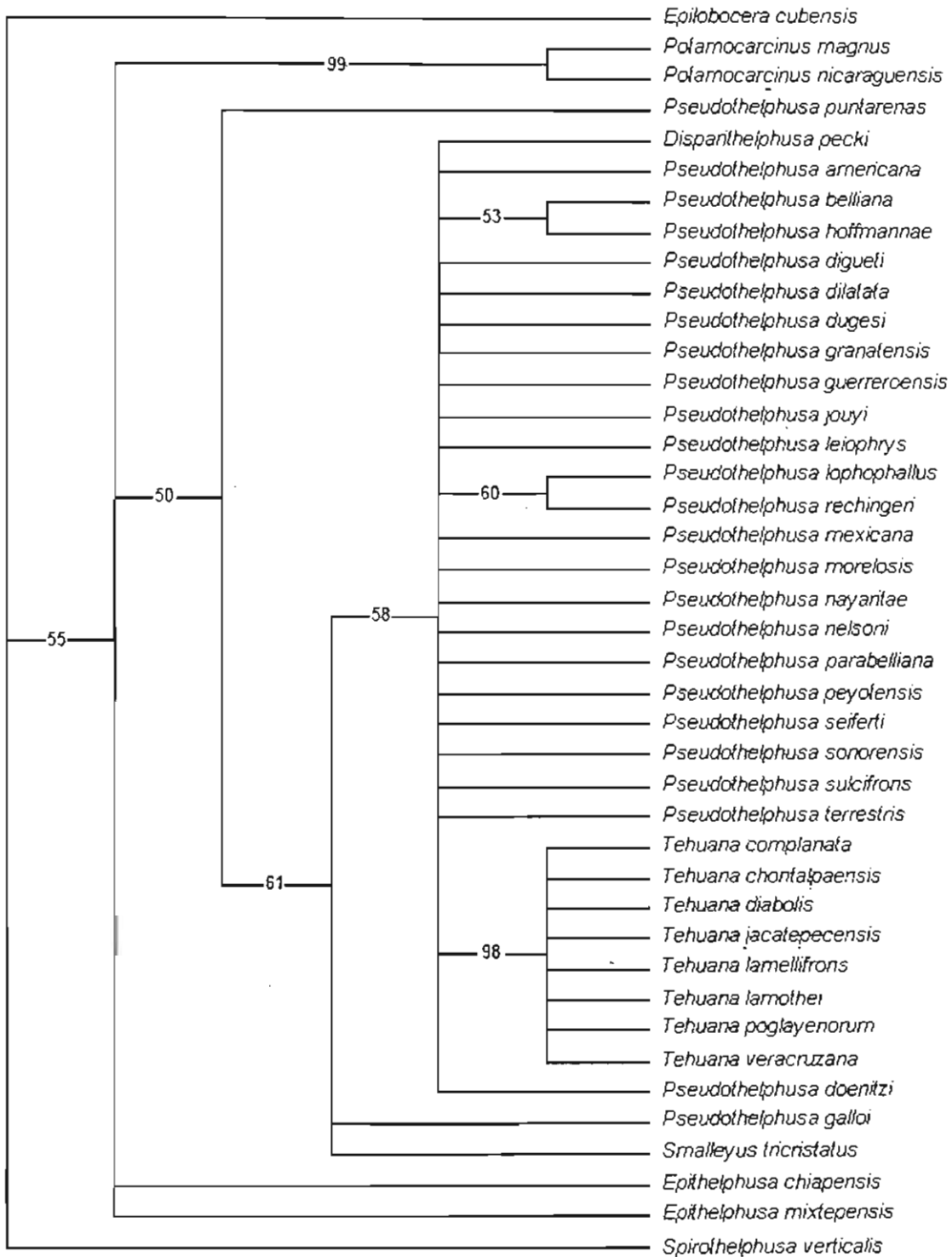


Figura 12. Arbol resultante del análisis de "bootstrap".

primer gonópodo del macho (la diagnosis de la tribu se presenta en el capítulo de Taxonomía):

- 1.- Primer par de gonópodos del macho deprimidos o cilíndricos proximalmente y comprimidos hacia la mitad distal (carácter 34-3, 4).
- 2.- Cavidad del ápice en forma de U o subcircular (carácter 38-1, 2).
- 3.- Presencia de una cresta central en la cavidad del ápice (carácter 39-1).
- 4.- Forma recta o redondeada de la cresta central (carácter 40-1, 2).
- 5.- Sutura lateral fusionada a la superficie caudal (carácter 42-1).
- 6.- Tercio distal del primer gonópodo del macho con una torsión hacia el eje medio del cuerpo (carácter 44-0).
- 7.- Superficie caudal y placa marginal fusionadas, formando distalmente una proyección caudo-marginal que por lo general se expande cefálicamente en una lámina lobulada (carácter 45-0).
- 8.- Proyección caudo-marginal uni, bi o trilobulada (carácter 47-0, 1, 3, 4).
- 9.- Expansión interna del proceso mesial que cierra la cavidad del ápice presente (carácter 67-1).
- 10.- Proceso lateral ausente (caracteres 73-0, 74-0, 75-5 y 76-3).
- 11.- Espinas o dientes subdistales en posición caudo-lateral ausentes (carácter 77-0).

Organización interna de los Pseudothelphusini.

Hacia el interior de la tribu la diferenciación de los taxa supraespecíficos es poco clara. Particularmente en el género *Pseudothelphusa*, resulta curioso que a pesar de ser el más importante de la tribu por cuanto al número de especies que alberga, no cuente con una serie de sinapomorfías robustas que lo refuercen como grupo, de que se presenta como un taxón parafilético y además, que en él se encuentra incluido el género *Disparithelphusa*. No obstante esta situación, la mayoría de las especies de pseudotelfusas mantuvieron una cohesión fuerte a través de los diez cladogramas obtenidos en el análisis filogenético, indicando la existencia de un grupo cuyas formas tienen relaciones filogenéticas cercanas. Únicamente tres especies se separaron de este taxón, *P. sulcifrons*, *P. galloi* y

P. puntarenas; la primera mantiene su ubicación en los cladogramas, por la afinidad que tiene tanto con el género *Pseudothelphusa* como con *Tehuana*. Es posible que por la presencia de características que atañen a ambos géneros, el programa PAUP haya situado a *P. sulcifrons* como una especie relacionada con el ancestro directo de estos grupos. No obstante de que la morfología del apéndice reproductivo de *P. sulcifrons*, sigue el patrón típico de los pseudotelfusas, grupo en donde se resalta la ausencia del lóbulo mesodistal (carácter 62-0), presenta rasgos que lo acercan al género *Tehuana*, como son la separación de los lóbulos de la proyección caudo-marginal por medio de una incisión larga (carácter 49-2), la forma subcircular u oval del lóbulo proximal de la misma proyección (carácter 56-2), así como la presencia de un borde moderado y subcircular en la superficie interna de dicho lóbulo proximal (carácter 57-2). Esta combinación de rasgos no se registra en ninguna otra de las formas del clado *Tehuana-Pseudothelphusa* y separan a *P. sulcifrons* en una rama independiente, sugiriendo su ubicación en un taxón diferente a nivel de género.

La segunda especie fuera del clado *Pseudothelphusa* es *P. galloi*, cuya morfología del primer gonópodo del macho resalta dentro del género, por la presencia de varios rasgos únicos, como son la proyección caudo-marginal unilobulada (carácter 47-0), la apariencia de este lóbulo apical en forma de hacha (carácter 48-4) y la forma de la expansión interna del proceso mesial, como una gran lámina redondeada, que sobrepasa evidentemente el ápice del gonópodo (carácter 68-3). Además de otros rasgos somáticos que sólo comparte con *P. guerreroensis*, como la forma subrectangular del mero de los terceros maxilípedos (caracteres 26-1 y 27-1), así como la presencia de un lóbulo redondeado en la base de los dedos de la quela mayor (carácter 30-1). Estos atributos sustentan la idea de separar esta especie en un género nuevo, lo cual está avalado en el cladograma de consenso estricto (Fig. 5).

La tercer forma excluida del género *Pseudothelphusa* es *P. puntarenas*, cuya posición ya ha sido presentada al principio de la discusión.

El resto de las especies del género *Pseudothelphusa*, integran un clado apoyado por los rasgos del nodo 18, que incluye algunos atributos diagnósticos de

este género, como el 49-1, el 56-1 y el 58-1, que se refieren a la separación de los lóbulos de la proyección caudo-marginal por una muesca en forma de V o de U, a la proporción del lóbulo proximal de esta proyección (más largo que ancho) y la presencia en su superficie interna de un borde moderado y recto. Por otro lado, atributos diagnósticos para la unificación de los pseudotelfusas, como son la ausencia de ornamentación por espinas o espínulas en su porción apical y en la cresta distal de la proyección caudo-marginal (43-2 y 60-3), así como la ausencia de la prominencia mesodistal (62-0), aparecen en los nodos basales, como sucede en los primeros dos, o pueden no aparecer en el árbol como ocurre con el último, el cual es uno de los rasgos que marca la separación entre los géneros *Tehuana* y *Pseudothelphusa*. Estos atributos serán tomados en consideración para la construcción de la clave taxonómica que facilitará el reconocimiento de los géneros que integran la tribu. La organización interna de este género se discutirá más adelante.

En cuanto al género *Tehuana*, se mantiene como grupo monofilético, hermano del género *Pseudothelphusa*, del cual se distingue por la presencia de cuatro caracteres diagnósticos relacionados con la morfología y ornamentación del primer gonópodo del macho. Estos son, la forma general de este apéndice sexual, esbelto y cilíndrico en la mitad proximal y comprimido en la distal (34-4), la ubicación de la constricción lateral aproximadamente en la mitad de la longitud del eje principal (36-2), la presencia de una carena fuerte en la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal (57-3) y la existencia de un prominencia mesodistal (62-1). En el arreglo de sus especies se presenta una politomía relacionada con la posición inestable de *T. chontalpaensis*, la cual puede asociarse como especie hermana del clado formado por las especies *T. poglayenorum* y *T. veracruzana*, o aparecer como especie basal del subgrupo formado por *T. poglayenorum*, *T. veracruzana*, *T. jacatepecensis*, *T. complanata* y *T. lamellifrons* (Fig. 7). La topología para el género *Tehuana* que se presenta en la figura 7b, es ligeramente más corta (51 por 52 caracteres), en donde el carácter 63-2 adquiere el peso de una sinapomorfía dura, relacionada con la forma redondeada y comprimida caudo-cefálicamente de la prominencia

mesodistal, y se presenta en forma compartida para las especies *T. lamothei*, *T. diabolis* y *T. chontalpaensis*, quienes además presentan afinidad en otros rasgos, como el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal más ancho que largo (56-3), así como el proceso mesial bien desarrollado (64-1) y armado con una espina media esbelta y aguda en su margen lateral (66-1). La posición de *T. chontalpaensis*, como especie hermana del subgrupo formado por las especies *T. poglayenorum*, *T. veracruzana*, *T. jacatepecensis*, *T. complanata* y *T. lamellifrons*, obedece a la coincidencia de dichas especies en los caracteres dirigidos a la finalización del surco cervical antes del margen anterolateral (12-1), a la presencia de un margen anterolateral del caparazón, esbelto y resaltado (14-2) y a la forma convexa del margen inferior del proceso mesial del primer gonópodo (71-1). Reforzando la agrupación de estas especies, se encuentra la sinapomorfía 63-1, relacionada con la forma cónica de la prominencia mesodistal. Las tres últimas formas constituyen otra agregación apoyada en los atributos 64-0, 65-0 y 66-2, dirigidos al tamaño reducido del proceso mesial, a su posición en dirección cefálica y a la ausencia de espinas en su borde lateral. La modificación en tamaño, forma y ausencia de ornamentación, constituyen condiciones derivadas del proceso mesial, posiblemente relacionadas con la separación de estas tres especies y su aislamiento en una franja estrecha de territorio que se extiende entre la Sierra Madre de Oaxaca y la planicie costera, que se limita hacia el norte por el Pico de Orizaba en el estado de Veracruz y hacia el sur alcanza al SE de Oaxaca.

Las formas *T. chontalpaensis*, *T. diabolis*, *T. lamothei*, *T. poglayenorum* y *T. veracruzana*, aunque no integran un subgrupo bien definido, coinciden en la presencia de un proceso mesial bien desarrollado en el primer gonópodo del macho (64-1), dirigido latero-mesialmente (65-1) y armado en su borde lateral con una espina media pequeña o bien desarrollada (66-1). La distribución de estas especies abarca dos zonas disyuntas, hacia el norte en la región de los Tuxtlas y hacia el sur en dos puntos separados en la frontera de los estados de Veracruz y Tabasco, así como de Tabasco y Chiapas, en el extremo NW de la vertiente de la

Sierra Norte de Chiapas, donde se encuentran las cabeceras de las cuencas de los ríos Tonalá y Mezcalapa.

Por su parte, el género *Disparithelphusa* queda incluido en el género *Pseudothelphusa*. *D. pecki* se presenta como una especie muy derivada que se relaciona con *P. morelosis*, *P. nelsoni* y *P. parabelliana*, formando distintos arreglos (Figs. 6, 8, 9, 10 y 11) o integrando una politomía con dichas formas (Fig. 5). No obstante que este taxón se encuentra sustentado por caracteres que al nivel de género tienen el peso suficiente para separarse completamente de los pseudotelfusas, el programa PAUP no lo reconoce así. Rasgos del apéndice sexual del macho (Lám. XXI), como la cavidad del ápice en forma subcircular (38-1), la cresta central de la cavidad del ápice que es redondeada y forma un semicírculo (40-2), la ornamentación del ápice con espínulas (43-1), el lóbulo distal terminado en dos dientes triangulares (50-4) y la ornamentación de la cresta distal de la proyección caudo-marginal con espínulas (60-2), distinguen claramente al género *Disparithelphusa* de cualquier otro género de la tribu *Pseudothelphusini*. A pesar de ello y apegándonos lo más posible a los resultados obtenidos en el análisis filogenético, se propone la desaparición provisional del género *Disparithelphusa*, dejando en claro que es necesario efectuar otros análisis que ayuden a confirmar las relaciones filogenéticas de este taxón dentro de la tribu.

Propuesta de clasificación para la tribu *Pseudothelphusini*.

Por la disposición que presentaron los géneros y las especies en los cladogramas obtenidos, el esquema de organización taxonómica que se propone para los niveles supraespecíficos dentro de la tribu *Pseudothelphusini*, tiene como base de sustentación la clasificación sugerida por Rodríguez (1982), en la cual la tribu se encuentra organizada en los géneros *Epithelphusa*, *Disparithelphusa*, *Pseudothelphusa*, *Smalleyus* y *Tehuana*. Los cambios que se realizarán en nuestra propuesta (Tabla 5), serán:

- 1) La creación de dos géneros nuevos, cada uno recibirá a las especies **Gen. nov.1 galloi** (antes *Pseudothelphusa galloi*) y **Gen. nov.2 sulcifrons** (antes *Pseudothelphusa sulcifrons*).

- 2) La exclusión del género *Epithelphusa* de la tribu *Pseudothelphusini*.
- 3) La desaparición del género *Disparithelphusa*. Su especie *D. pecki*, ahora queda inmersa en el género *Pseudothelphusa*.

Propuesta de arreglo interno para el género *Pseudothelphusa*.

A través de los diez árboles obtenidos se observó tanto la inestabilidad de varias especies, como la agregación de formas para integrar subgrupos que mantuvieron su cohesión a lo largo del análisis, la definición de cada uno de ellos se evaluará de acuerdo a la importancia de los caracteres que comparten. En el cladograma de consenso estricto (Fig. 5), se puede apreciar que la especie basal *P. guerreroensis*, queda separada del resto, lo cual resalta la morfología tan característica de esta forma, en lo que se refiere a los rasgos somáticos como son la presencia de un borde frontal superior bien marcado, la anchura del mero de los terceros maxilípedos y la existencia de un lóbulo redondeado y evidente en la superficie externa de la palma del quelípedo mayor. Otros atributos importantes del primer gonópodo del macho son: la dirección del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, su separación del lóbulo proximal a través de una muesca en forma de V, estrecha y elongada, y la forma subcircular del proceso mesial, armado en la mitad de su margen lateral con una espina esbelta y aguda (Lám. XXII). Resulta interesante que los caracteres somáticos mencionados relacionan a *P. guerreroensis* con *Gen. nov.2 galloi*, sin embargo, en la morfología del primer gonópodo del macho presentan diferencias notorias. Como son: la ausencia del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal y el tamaño así como la forma del proceso mesial. Ambos rasgos son propios de la segunda especie. Por otro lado, las dos formas coinciden en la distribución geográfica que despliegan en la porción centro-sur de la Sierra Madre del Sur. *P. guerreroensis* se ha extendido por la vertiente interna de la Sierra Madre del Sur, de la zona correspondiente al Valle de Chilpancingo en el estado de Guerrero, hacia el sur hasta la región de Miahuatlán en Oaxaca. Mientras que *Gen. nov.2 galloi*, ha ocupado la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre del Sur, y aprovechando los ríos que drenan hacia la planicie

Tabla 5. Propuesta de clasificación interna de la tribu **Pseudothelphusini**

- Familia **Pseudothelphusidae** Ortmann, 1893
 Subfamilia **Pseudothelphusinae** Ortmann, 1893
 Tribu **Pseudothelphusini** Ortmann, 1893
 Género **Smalleyus** Alvarez, 1989
 Especie **S. tricristatus** Alvarez, 1989
 Género nuevo **¿?**
 Especie **¿?. galloi** (Alvarez y Villalobos, 1990)
 Género nuevo **¿?**
 Especie **¿?. sulcifrons** (Rathbun, 1898)
 Género **Tehuana** Rodríguez y Smalley, 1969
 Especie **T. complanata** (Rathbun, 1905)
T. diabolis Pretzmann, 1978
T. chontalpaensis Villalobos y Alvarez, 2003
T. jacatepecensis Villalobos y Alvarez, 2003
T. lamellifrons (Rathbun, 1898)
T. lamothei Alvarez y Villalobos, 1994
T. poglayenorum Pretzmann, 1978
T. veracruzana Rodríguez y Smalley, 1969
 Género **Pseudothelphusa** de Saussure, 1857
 Especie **P. americana** de Saussure, 1857
P. americana fma. Mixquiahuala
P. americana fma. Tehuacan
P. belliana Rathbun, 1898
P. belliana fma. Agua Blanca
P. belliana fma. Agua de Obispo
P. belliana fma. Ixtapan de la Panocha
P. digueti Rathbun, 1898
P. dilatata Rathbun, 1898
P. doenitzi Bott, 1968
P. dugesi Rathbun, 1898
P. granatensis Rodríguez y Smalley, 1969
P. guerreroensis Rathbun, 1933
P. jouyi Rathbun, 1893
P. hoffmannae Alvarez y Villalobos, 1996
P. leiophrys Rodríguez y Smalley, 1969
P. lophophallus Rodríguez y Smalley, 1969
P. mexicana Alvarez, 1987
P. morelosis Pretzmann, 1968
P. nayaritae Alvarez y Villalobos, 1994
P. nelsoni Rathbun, 1905
P. parabelliana Alvarez, 1989
P. pecki (Smalley y Adkison, 1987)
P. peyotensis Rodríguez y Smalley, 1969
P. rechingeri Pretzmann, 1965
P. seiferti Hobbs Jr., 1980
P. sonorensis Miles, 1967
P. terrestris Rathbun, 1893

costera de Guerrero, como el Papagayo, extiende hacia el sur su distribución desde Acapulco hasta Oaxaca.

Las ocho especies del siguiente subgrupo, integrado por *P. dilatata*, *P. seiferti*, *P. nelsoni*, *P. parabelliana*, *P. morelosis*, *P. digueti* y *P. dugesi*, así como *P. pecki*, presentaron inestabilidad en su posición y esto se reflejó en el árbol de consenso estricto como una serie de politomías (Fig. 5). Las cinco alternativas de arreglo que se presentaron en los diez árboles que resultaron del análisis cladístico, muestran la escasa definición que presentan estas especies con respecto a su ancestro más reciente. Es posible que estas especies representen la diversificación de líneas que ocurrió en varios puntos de la vertiente norte de la cuenca del Balsas, desde su porción media (*P. morelosis* y *P. dugesi*) hasta el extremo oriental (*P. nelsoni*), así como al noroeste de esta cuenca en un área en la porción alta de la Sierra Madre del Sur, donde principian las subcuencas de los ríos Marabasco, Armería, Coahuayana y Ayuquila, la mayoría de los cuales vierten hacia el litoral del Pacífico (*P. dilatata*, *P. seiferti* y *P. digueti*). Llama la atención la incorporación en este grupo de especies de *P. parabelliana*, que se distribuye geográficamente en sentido totalmente opuesto de las formas antes mencionadas, pues ocupa un punto aislado en la vertiente oriental de México en la región de Los Tuxtlas, cuenca del Papaloapan, en el estado de Veracruz. De estas áreas geográficas solo tenemos una representación parcial, tanto de localidades donde se encuentran dichas especies, la mayoría sólo conocidas para la localidad tipo, como de ejemplares, ya que en varios casos únicamente se cuenta con uno o dos organismos de la serie tipo. Las relaciones entre las especies no son claras y a pesar de que en varios de los árboles obtenidos algunas de ellas se asociaron para formar un par terminal, como sucedió con *P. dilatata* y *P. seiferti* así como con *P. nelsoni* y *P. parabelliana* (Figs. 6, 8, 9 y 10), el árbol de consenso por mayoría (Fig. 13) muestra que estas asociaciones fueron poco representativas y que más bien predominó un arreglo de clados anidados entre las seis especies y solo *P. nelsoni* y *P. parabelliana*, se mantuvieron como un par terminal. Es posible que la falta de un conocimiento más completo de los cangrejos de agua dulce que se distribuyen en las regiones

citadas, sea una de las principales causas por las que no se tenga una definición más precisa de las relaciones filogenéticas entre estas especies. Tan sólo en el transcurso de la presente tesis se reconocieron tres especies nuevas provenientes de la cuenca del Balsas, que serán descritas posteriormente.

La afinidad entre *P. nelsoni* y *P. parabelliana*, es algo que resalta, pues ambas especies se encuentran ampliamente separadas geográfica y morfológicamente. En el primer aspecto *P. nelsoni* se conoce para la localidad de El Limo en Guerrero, y *P. parabelliana* para la región de Los Tuxtlas en Veracruz, de hecho esta localidad representa el punto más oriental de la distribución del género. De la misma forma, la morfología del primer gonópodo del macho presenta diferencias marcadas; en *P. nelsoni*, el apéndice sexual es esbelto, el proceso mesial tiene forma de T, sólo presenta una espina en el margen lateral y su ángulo interno se proyecta en un lóbulo esbelto y alargado, que cierra la cavidad del ápice (Lám. XXIII). Mientras que en *P. parabelliana*, este apéndice es robusto, el proceso mesial es subtriangular, presenta dos espinas en el margen lateral y su ángulo interno no se proyecta en un lóbulo para cerrar la cavidad del ápice (Lám. XXIV).

A continuación se presentaron tres pares de especies que mantuvieron su relación en los diez árboles que resultaron del análisis filogenético. El primero de estos pares está constituido por *P. americana* y *P. doenitzi*, dos formas con similitud en la morfología de los primeros gonópodos del macho, pero separadas geográficamente. La revisión de varios lotes de ejemplares provenientes de localidades distintas e identificados como *P. americana*, reveló la existencia de un complejo de especies (ver observaciones de la especie en el capítulo de Taxonomía), que se ubican en los estados de Querétaro, Hidalgo, Tlaxcala, Puebla y Guerrero. Es posible que estas dos especies representen una parte de un clado más diverso, cuyas miembros se encuentran estrechamente relacionados y que se han distribuido en el extremo sur-sureste de la meseta central; las formas provenientes de los estados de Querétaro, Hidalgo, Tlaxcala y Puebla, fueron capturadas en localidades que se mantienen por arriba de los 2,000 msnm y tienen mayor afinidad con *P. americana*.

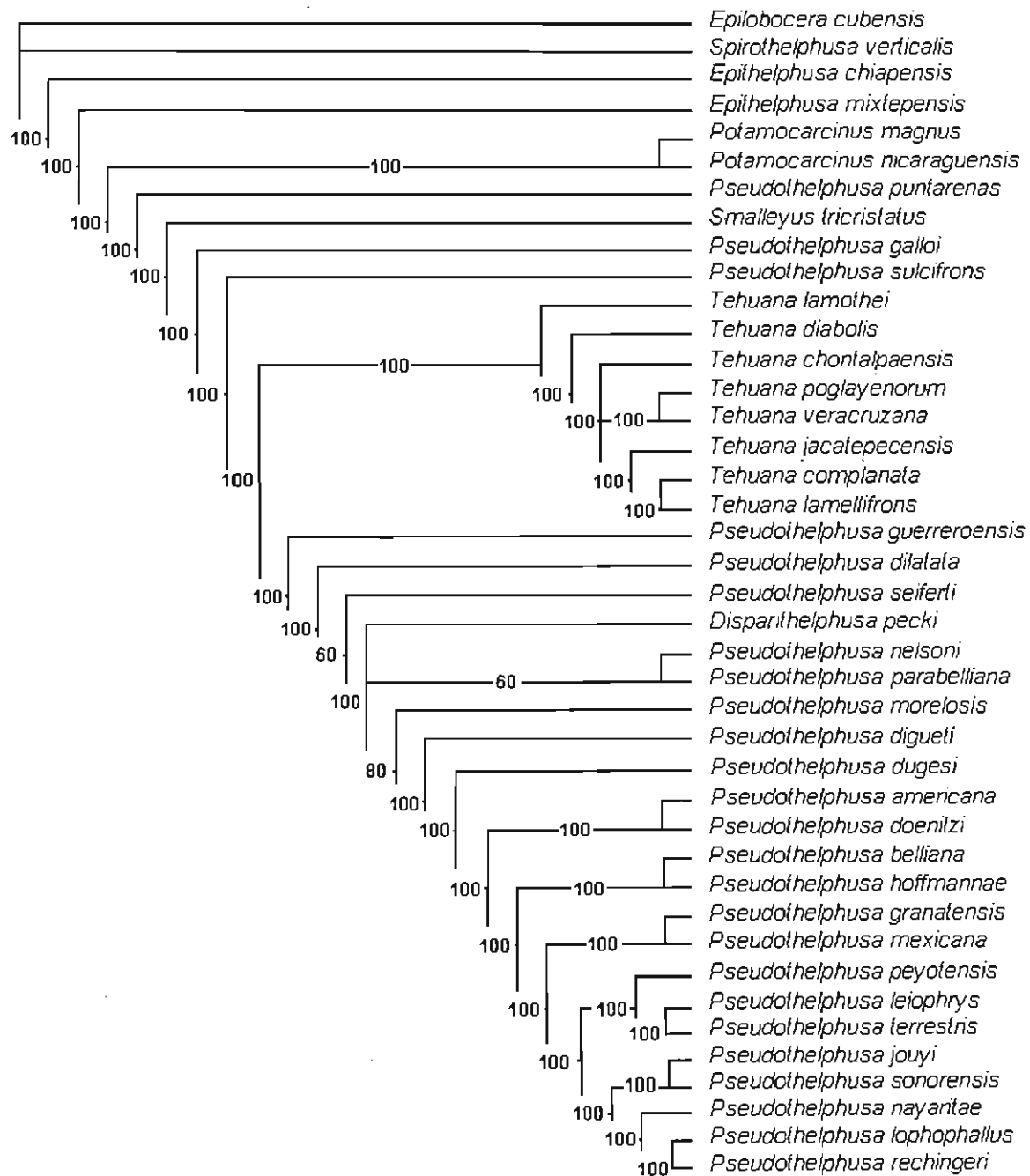


Figura 13. Arbol de consenso por mayoría.

El segundo par está formado por *P. belliana* y *P. hoffmannae*, dos especies de gran parecido morfológico entre sí y que a la vez se encuentran relacionadas con el grupo de *P. americana* por la similitud del apéndice sexual del macho. Estas se separan del complejo *P. americana* por la presencia, entre otros

rasgos, de un borde frontal superior constituido por el doblez de la porción anterior de la superficie dorsal del caparazón para formar una frente vertical. Al parecer *P. belliana* y *P. hoffmannae*, representan parte de un grupo de especies no descritas, que han diversificado en la porción centro-oriental del estado de Guerrero. Recolectas efectuadas en los alrededores del valle de Chilpancingo, permitieron encontrar formas que siguen el patrón morfológico de la presencia de un borde frontal superior, como otras que no lo presentan, y en el primer gonópodo del macho, se observan diferencias importantes entre ellas. Un ejemplo de esto sucedió con los ejemplares recolectados en Agua de Obispo y en Rincón de la Vía (ver capítulo de Taxonomía), que representan una de las especies que serán descritas posteriormente.

El último par integrado por *P. granatensis* y *P. mexicana*, destaca por la presencia de una serie de rasgos únicos en el primer gonópodo del macho, que distinguen a estas especies del resto de los integrantes del género. Los caracteres son: la posición transversal (con respecto al eje principal del gonópodo) del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, de tal forma que el margen cefálico del lóbulo queda dirigido mesialmente (54-2); la presencia de una hilera de dentículos, a manera de aserración, en el margen cefálico del mismo lóbulo proximal (55-2), y la ubicación del proceso mesial en dirección cefálica (65-0). La segregación de estas formas en los cladogramas obtenidos y la distribución geográfica que presentan en la zona de colindancia entre los estados de México y Guerrero, sugieren la existencia de otra área de especiación en el estado de Guerrero, la cual ha sido explorada incipientemente. La segunda especie es una de las pocas dentro del género *Pseudothelphusa* que destacan por la amplitud de su distribución geográfica, ya que se extiende desde la localidad tipo en la cueva de la Joya a 5km al NE de la ciudad de Taxco, Gro. hacia el noroeste hasta Valle de Bravo y hacia el norte hasta Malinalco, ambas en el estado de México.

El clado más derivado del género *Pseudothelphusa*, esta formado por dos subgrupos, que se distribuyen en el occidente del país. El primero de ellos lo constituyen *P. peyotensis*, *P. leiophrys* y *P. terrestris*, las tres formas se distinguen por el tamaño reducido del proceso mesial (64-0) y por la ausencia en

este proceso, del lóbulo interno del que cierra la cavidad del ápice, es decir su margen interno es recto y se encuentra pegado a la superficie interna del lóbulo proximal (68-1). La distribución de estas tres especies se extiende a lo largo de una línea que, de acuerdo con el árbol de consenso estricto (Fig. 5), parte de la localidad de la especie basal de este subclado, *P. peyotensis*, en San Juan Peyotán, Nayarit (22° 32' N, 104° 23' W), continúa en dirección sureste hacia la localidad de *P. terrestris* en Atemajac, Jalisco (20° 08' N, 103° 43' W) y finalmente termina en la localidad de *P. leiophrys*, en el río el Naranjo, cuenca del río Coahuayana, cerca de Quesería en el estado de Colima (19° 24' N, 103° 34' W). Este patrón quizá muestre la distribución de la especie ancestral, la cual posteriormente por procesos de vicarianza dio origen a las tres especies con una morfología en el primer gonópodo del macho estrechamente relacionada.

El segundo subgrupo de este clado lo integran cinco especies, *P. jouyi*, *P. sonorensis*, *P. nayaritae*, *P. lophophallus* y *P. rechingeri*, las cuales se caracterizan por presentar el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, reducido y transformado en una serie de denticulos que sobresalen del ángulo superior del lóbulo proximal. Las dos primeras se separan por la forma horizontalmente extendida de la porción frontal (3-2), por la presencia de un surco cervical curvo (13-1), así como por la presencia de sólo una espina en el margen lateral del proceso mesial (66-1). Aunque ambas especies guardan una relación cercana por la morfología similar en el primer gonópodo, geográficamente mantienen una separación considerable. *P. jouyi* se distingue por su distribución amplia, ya que se presenta a lo largo de la cuenca del río Lerma; se ha encontrado hacia el oriente desde el río Batán, Villa Corregidora, Mpio. de Corregidora, Querétaro hasta el lago de Chapala, en una franja geográfica transversal que abarca latitudinalmente entre los 19° 50' y los 20° 30', y longitudinalmente entre los 100° 26' y los 103° 42'. Por su parte, *P. sonorensis* representa la especie con la distribución más norteña de toda la subfamilia, su presencia en la localidad de la Aduana, Mpio. de Alamos, Sonora, alcanza el paralelo de los 27° N, y es posible que constituya el registro más septentrional de una forma de origen neotropical. Es

interesante que a pesar de esta distribución disyunta ambas formas tienen una afinidad filogenética estrecha.

Las otras tres especies *P. nayaritae*, *P. lophophallus* y *P. rechingeri*, también tienen el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, reducido a una hilera de dentículos, pero las tres se distinguen del par anterior (*P. jouyi* y *P. sonorensis*), por la ornamentación del borde lateral del proceso mesial del primer gonópodo del macho con dos espinas. *P. nayaritae* se presenta como especie basal del par *P. lophophallus*-*P. rechingeri*, y tiene una distribución más sureña, en tributarios de la parte baja del río Santiago; la morfología del primer gonópodo del macho es muy particular, el proceso mesial está bien desarrollado y es subrectangular. Las dos espinas del margen lateral tienen un tamaño similar, y el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal está representado por dos pequeños dientes triangulares, más que por una hilera de dentículos agudos, como sucede en las especies del clado hermano. Por su parte, *P. lophophallus* y *P. rechingeri*, presentan una hilera de dentículos substituyendo al lóbulo distal de la proyección caudo-marginal y son similares en cuanto a la morfología del primer gonópodo del macho. La diferencia entre ambas especies radica en la forma y tamaño de las espinas del margen lateral del proceso mesial.

Las tres especies se distribuyen en la vertiente del Pacífico de la Sierra Madre Occidental, desde la porción media a la altura de la Cruz de Elota, Sin. hasta el extremo sur en la Sierra de Tepic. Ocupan ríos y arroyos que nacen en las porciones altas de la sierra y desembocan directamente o casi directamente al litoral del Pacífico.

Conclusiones

El análisis cladístico desarrollado muestra la importancia de los rasgos morfológicos del primer gonópodo del macho, como una herramienta primordial en el reconocimiento y establecimiento de las relaciones filogenéticas entre las especies que constituyen la tribu **Pseudothelphusini**. Con los resultados

obtenidos, se pudo delimitar el patrón morfológico básico de este apéndice reproductor que define a los pseudotelfusinos, confirmando que esta tribu como había sido propuesta por Rodríguez (1982, 1992), representa un taxón parafilético.

Se comprobó la existencia de un grupo monofilético constituido por cinco géneros y 34 especies, que comparten las características diagnósticas que definen a la tribu **Pseudothelphusini**, las cuales son diferentes al resto de las tribus que integran la subfamilia **Pseudothelphusinae**. Los cambios internos que se proponen en la organización taxonómica de la tribu, se sintetizan en los siguientes puntos:

- 1) Las especies que integran la tribu **Pseudothelphusini**, quedan organizadas en los siguientes géneros: **Smalleyus**, **Gen. nov.1 galloi**, **Gen. nov.2 sulcifrons**, **Tehuana** y **Pseudothelphusa**.
- 2) El género **Epithelphusa** con sus dos especies **E. chiapensis** y **E. mixtepeensis**, queda completamente separado de los pseudotelfusinos y se relaciona más con las formas del grupo externo. Ambas especies deben ser ubicadas en géneros distintos.
- 3) La especie **Pseudothelphusa puntarenas** Hobbs, 1991, queda excluida de la tribu y del género **Pseudothelphusa**. Se sugiere sinonimizar **Pseudothelphusa puntarenas** con **Achlidon agrestis**. Lo anterior confirma el endemismo de los pseudotelfusinos al territorio de México.
- 4) La desaparición del género **Disparithelphusa**. Su especie **D. pecki**, ahora queda inmersa en el género **Pseudothelphusa**.
- 5) Las especies **Pseudothelphusa galloi** y **P. sulcifrons** quedan fuera del género **Pseudothelphusa**. Se propone que cada una de ellas debe ser ubicada en un género nuevo.
- 6) Las especies del género **Pseudothelphusa**, conformaron varios subgrupos que se mantuvieron consistentemente a través de los diez árboles del análisis filogenético. Los integrantes de estos agregados mantienen relaciones tanto filogenéticas como en su distribución geográfica, por lo que se sugiere iniciar pruebas con otras metodologías complementarias para confirmar su existencia y con ello proponer una reorganización del género.
- 7) La resolución en algunos clados del grupo interno no fue muy clara, particularmente dentro del género **Pseudothelphusa**, donde todavía existen interrogantes sobre las relaciones de parentesco entre diferentes grupos de especies, que con la información actual difícilmente pueden ser contestadas.

En este sentido, es evidente la necesidad de explorar otras alternativas metodológicas para resolver y comprobar las relaciones genealógicas entre los géneros y las especies de los pseudotelfusinos. Se sugiere complementar la información filogenética obtenida en la presente tesis, con la realización de un estudio de genética molecular, la cual se ha convertido en una herramienta poderosa para dilucidar las relaciones de parentesco y complementar la reconstrucción de filogenias en los distintos taxa, en especial en grupos donde la morfología no alcanza a tener una resolución adecuada.

CAPITULO II

CONSIDERACIONES BIOGEOGRÁFICAS DE LA TRIBU PSEUDOTHELPHISINI

Resumen

Los integrantes de la tribu **Pseudothelphusini**, son endémicos de México. Su distribución geográfica en el territorio nacional está delimitada por los paralelos 16° y 27° de latitud norte. Sobre la vertiente del Pacífico se extienden desde el río Tehuantepec, Mpio. de Santo Domingo Tehuantepec (16° 19' N), Oaxaca, hasta La Aduana, Mpio. de Alamos (27° 03'), en la cuenca del río Mayo, Sonora. En la porción central del país siguen una franja transversal entre los 19° y los 21° de latitud norte, que incluye la cuenca del río Lerma, desde el lago de Chapala hasta la porción norte del estado de México, así como el sur de los estados de Querétaro y Tlaxcala, y el centro-norte de Puebla. En la vertiente del golfo de México en la región de los Tuxtlas, Veracruz así como en la parte alta de las cuencas de los ríos Tonalá-Coatzacoalcos y Grijalva, incluyendo pequeñas áreas de los estados de Tabasco y Chiapas. En general, su presencia en el país describe un patrón Neotropical singular, ya que una proporción significativa de las especies del género **Pseudothelphusa** (alrededor del 80%), se han citado para las porciones altas del Eje Neovolcánico y las cordilleras que bordean la depresión del Balsas, en altitudes que van desde los 800 hasta los 2,300 msnm, en donde ocupan ambientes montanos con climas templado o templado-cálido. El análisis de la distribución geográfica, dejó en claro la existencia de por lo menos seis patrones de distribución, cada uno integrado por especies cercanamente relacionadas tanto filogenéticamente como por la región geográfica que ocupan. Se concluye que los principales eventos geológicos, tectónicos y volcánicos, que influyeron en la distribución y diversificación de la tribu fueron el levantamiento de la porción sur de la sierra Madre Occidental, las fallas tectónicas relacionadas con la separación de la península de Baja California, la formación del Eje Neovolcánico y los movimientos de tributarios y lagos que han integrado las cuencas hidrológicas del Lerma-Santiago y del Balsas, a lo largo de su evolución geológica.

Introducción

En México los decápodos dulceacuícolas están representados por varias familias del suborden **Pleocyemata** (infraórdenes **Caridea**, **Astacidea** y **Brachyura**), se tienen ejemplos de ellos en las familias **Alpheidae**, **Atyidae**, **Palaemonidae**, **Glyptograpsidae**, **Cambaridae**, **Pseudothelphusidae** y **Trichodactylidae**, particularmente en las tres últimas sus especies son totalmente independientes del medio marino y desarrollan todo su ciclo biológico en los cuerpos de agua continentales, en los cuales se han distribuido ampliamente, al

punto de que se pueden encontrar varios cientos de kilómetros hacia el interior del continente (Villalobos *et al.*, 1993).

Para sobrevivir en un ambiente tan diferente al marino, los decápodos, al igual que el resto de los otros órdenes de crustáceos dulceacuícolas, tuvieron que desarrollar una serie de conductas y hábitos que les permitieron superar, en un primer momento, los cambios bruscos de temperatura y de exposición a la desecación, que existen en el medio semiterrestre. Posteriormente desarrollaron modificaciones fisiológicas, embriológicas y morfológicas que los llevaron a sobrevivir y colonizar con gran éxito estos cuerpos de agua, aun en condiciones extremas de baja salinidad y oxígeno.

Estas adaptaciones y los factores ambientales adversos, afectaron fuertemente la habilidad de dispersión del grupo, en comparación con los decápodos marinos, quienes gracias a la existencia de un medio más estable y a la presencia de un ciclo larvario completo, durante el cual sus primeras fases larvarias forman parte del meroplancton y son arrastradas pasivamente por las corrientes marinas, pueden alcanzar amplias distribuciones a lo largo y ancho de los océanos (Scheltema, 1988). Sin embargo, a pesar de estas limitaciones, los decápodos dulceacuícolas, se distinguen por su alta diversificación y por su presencia en la mayoría de los cuerpos de agua dulce (epi e hipógeos) del planeta. Esto último ha llamado la atención de los especialistas, quienes para tratar de explicar las causas que permitieron la expansión de estos crustáceos a través de los continentes, han desarrollado diferentes hipótesis, que toman como base los posibles orígenes de los grupos. Desde el punto de vista polifilético, se propone la existencia de invasiones sucesivas e independientes a las aguas continentales, y desde el monofilético, se enfatiza en una invasión al continente en un punto determinado y la radiación de este a diferentes cuencas fluviales. Posterior a este proceso, se inició la propagación de las formas ancestrales a través de procesos de dispersión y su diversificación por medio de procesos de vicarianza, durante los cuales las poblaciones ancestrales fueron divididas y quedaron separadas por barreras geográficas, siguiendo cada una un camino evolutivo particular.

Los cangrejos de agua dulce se distribuyen pantropicalmente, abarcando América y algunas islas del Caribe, África y el subSahara, India y el sudeste de Asia, China, las Filipinas, Indonesia, Nueva Guinea y Australia (Sternberg y Cumberlidge, 2001). La presencia mundial de estos braquiuros, podría ser explicada en términos de los movimientos de las placas tectónicas y la migración de los fragmentos continentales. Sin embargo, la formulación de tal hipótesis biogeográfica se complica seriamente, debido a la inexistencia de pruebas que demuestren las posibles relaciones filogenéticas, así como la edad y origen de las diferentes familias que integran este grupo. A pesar de estas complicaciones Ng y Rodríguez (1995), consideran que los cangrejos dulceacuícolas y posiblemente todos los Brachyura, son más antiguos de lo que normalmente se cree.

En América los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae son considerados estrictamente neotropicales y de acuerdo a Rodríguez (1982, 1986), el patrón de distribución que presentan las diferentes tribus y géneros que la integran, sigue un esquema de radiación que partió de centros de dispersión ubicados en Colombia y Venezuela, de donde las formas ancestrales se dispersaron hacia los cuatro puntos cardinales, para extenderse al norte hacia Centroamérica y México, hacia el este y sureste para alcanzar Guyana, Surinam y la Guyana Francesa, hacia el oeste y suroeste para distribuirse en ambas vertientes de los Andes a través de Ecuador, Perú y el norte de Chile, y finalmente, hacia el sur para llegar a la cuenca del Amazonas en el norte de Brasil.

La distribución que presentan las especies de la tribu **Pseudothelphusini**, en las regiones subtropical y tropical de México, se ha tratado de explicar a través de dos hipótesis; la primera de ellas fue presentada por los carcinólogos alemanes Richard Bott (1969 y 1972) y Gerhard Pretzmann (1973), ambos especialistas coinciden en el origen polifilético de los cangrejos de agua dulce, los cuales derivaron de ancestros marinos, ampliamente distribuidos en la franja tropical, que aparecieron por primera vez en el Mesozoico y entre el Cretácico tardío y el Terciario sufrieron una gran diversificación, la cual puede estar relacionada con la radiación evolutiva que tuvieron otros grupos de Braquiuros. De acuerdo con estos especialistas, la invasión al medio dulceacuícola se inició en el Terciario y estuvo

relacionada con las transgresiones marinas que ocurrieron en esa época. Este proceso se presentó en forma independiente y sucesiva en diferentes áreas geográficas. En América ocurrieron múltiples eventos de penetración a las aguas continentales, de tal forma que los primeros colonizadores fueron empujados hacia las cabeceras de los ríos cada vez que se iniciaba una invasión nueva. En México el grupo basal penetró hacia el continente por el litoral del Pacífico y de ahí se expandió hacia el sur y este, hasta alcanzar la distribución que se observa actualmente.

La segunda hipótesis fue planteada por Rodríguez (1986), en ella sostiene la idea de que una línea filética de los **Hypolobocerini**, ancestros supuestos de los pseudotelfusinos, se dispersó en tiempos del Mioceno, desde el norte de Sudamérica a través Centroamérica y llegó al istmo de Tehuantepec en México. Ahí se formó un área de alta densidad de taxa supraespecíficos, debido a la confluencia de tres tribus y 9 géneros de pseudotelfúsidos. A partir de esta región los pseudotelfusinos migraron hacia el noroeste y noreste del país, y sufrieron procesos de especiación que dieron como resultado la diversificación actual del grupo.

Ambas propuestas presentan puntos de controversia. La primera de ellas se inclina por un origen polifilético y por invasiones al ambiente dulceacuícola independientes y sucesivas, que se presentaron en diferentes puntos de la porción tropical de América. La segunda es incongruente especialmente con la limitada capacidad de dispersión que tienen los cangrejos de agua dulce y con la historia geológica de México. En este último punto y como describiremos más adelante (ver la síntesis sobre la Paleogeografía de México, p. 116-124), es importante considerar que en tiempos del Mioceno (23-5 Ma), en los que se sugiere dio principio la migración del grupo, prácticamente toda la orografía de nuestro país (excepto en Chiapas) estaba formada, por lo que pensar en un proceso de dispersión que inició en Sudamérica y se extendió hasta el norte del territorio mexicano, es poco sostenible.

Ante la existencia de tales interrogantes se decidió presentar una serie de consideraciones biográficas sobre la presencia de la tribu **Pseudothelphusini** en

México y la influencia que tuvo la historia geológica de México en la dispersión y diversificación del grupo.

Como puntos de partida se deben considerar:

- 1) La distribución de la tribu **Pseudothelphusini** en el territorio nacional (Fig. 1), ya que su presencia se extiende en la vertiente oriental desde el noreste de Chiapas hasta la porción central de Veracruz y en la occidental desde Oaxaca hasta la porción sur de Sonora. Entre ambas vertientes también se han registrado representantes de esta tribu, teniendo como límite geográfico el Eje Neovolcánico, que es considerado como la barrera geográfica septentrional para la mayoría de los organismos de origen neotropical. Hacia el sur se extienden hasta el centro del istmo de Tehuantepec en Oaxaca. Esta distribución se ha alcanzado no obstante la baja capacidad de dispersión que tienen los cangrejos de agua dulce.
- 2) A pesar de que se reconoce la amplia distribución de la tribu en México, la información sobre su presencia en el territorio nacional, se debe al registro de cerca de 250 localidades diferentes en los catálogos de los dos acervos estudiados la CNCR y el USNM. Se considera que este número de sitios de registro es bajo en comparación con la cantidad de cuerpos de agua dulce, epi e hipoc Continentales, que existen en nuestro país y que potencialmente son adecuados para la existencia de estos cangrejos.
- 3) La existencia en México, de áreas que resaltan por la concentración de especies de cangrejos de agua dulce como sucede en la cuenca del río Balsas a lo largo de la cual se distribuyen 15 de las 23 especies del género **Pseudothelphusa**. En el estado de Guerrero se han registrado dos géneros y siete especies.
- 4) La evolución geológica que ha sufrido el territorio nacional y la influencia que ésta ha tenido en la distribución actual de los miembros que integran la tribu.

Objetivos particulares

- Integrar una base de datos con todas las localidades conocidas en donde se hayan recolectado cangrejos de la tribu **Pseudothelphusini**, con el propósito de determinar intervalos de distribución y áreas de alta diversidad.
- Verificar si existe correspondencia entre la topología obtenida en el análisis filogenético y la distribución geográfica de las especies.
- Identificar la posible presencia de patrones de distribución en las especies y verificar si éstos se ajustan a los trazos generalizados que se han descrito para México (Halffter, 1987; Morrone y Márquez, 2003).
- Establecer los principales eventos geológicos que influyeron en la diversificación así como en la distribución actual de las especies.

Antecedentes

Los estudios sobre la distribución de los pseudotelfúsidos mexicanos son escasos, se remontan a principios del siglo pasado cuando Ortmann (1902) discute la presencia de los decápodos dulceacuícolas en América de acuerdo a la evolución geológica del continente. Para el caso de los **Pseudothelphusinae**, este autor reconoce que la distribución actual de los cangrejos de agua dulce en Centro y Sudamérica así como en las Antillas, se debe a la existencia de conexiones antiguas entre estas islas y la porción continental. Sugiere que se presentaron dos migraciones del continente a las islas, una muy antigua por la cual llegaron los representantes del género **Epilobocera** a Cuba, Puerto Rico y Santa Cruz, y una más reciente en cual llegaron a la isla de Cuba las especies **Pseudothelphusa americana** y **P. terrestris**. Ahora se sabe que el registro de estas dos formas en la isla de Cuba, se debió a un error de etiquetaje que cometió De Saussure al depositar los ejemplares en el Museo de Ginebra (Bott, 1968).

Rodríguez y Smalley (1969) sugieren que las especies de la tribu **Pseudothelphusini** se originaron de una línea evolutiva compleja, que derivó de

Epithelphusa mixtepensis en el centro de Oaxaca y de ahí se ramificó en dos direcciones del territorio de México hacia el noreste con las especies *Pseudothelphusa (Tehuana) cordobensis* (= *Tehuana complanata*) y *P. (T.) veracruzana* (= *Tehuana veracruzana*), y hacia el centro y noroeste hasta el estado de Nayarit con las formas *Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) guerreroensis* (= *Pseudothelphusa guerreroensis*), *P. (P.) dugesi* (= *P. dugesi*), *P. (P.) dilatata* (= *P. dilatata*), *P. (P.) granatensis* (= *P. granatensis*), *P. (P.) peyotensis* (= *P. peyotensis*) y *P. (P.) jouyi* (= *P. jouyi*).

Bott (1969, 1972) y Pretzmann (1973), consideran que los cangrejos de agua dulce tuvieron un origen en ancestros marinos ampliamente distribuidos en el ambiente marino tropical y su invasión a las aguas continentales se inició a principios del Cenozoico y se presentó independientemente en diferentes puntos del continente americano; la penetración de las especies de los pseudotelfusinos tuvo lugar en la costa del Pacífico de México.

Croizat (1976) sugiere que antes de que se separaran África y las dos porciones americanas, existían mares interiores, entre dichas masas continentales. Estos fueron cuerpos de agua dulce o ligeramente salobres, y permitieron que las formas ancestrales ampliaran su distribución geográfica en varias direcciones. Los cangrejos al igual que otros organismos dulceacuícolas, se vieron favorecidos por estos ambientes y se extendieron a través de la proto-América. Los cambios geológicos que se sucedieron posteriormente provocaron la fragmentación y la diversificación de las poblaciones ancestrales.

Rodríguez (1982), propone que a partir de un centro de diversificación ubicado en algún punto de Venezuela y Colombia, los cangrejos ancestros de los **Pseudothelphusini** migraron hacia el norte en tiempos del Mioceno, atravesaron Centroamérica y de ahí diversificaron en varios géneros y se extendieron hacia el noreste y posteriormente hacia noroeste y de México. El mismo Rodríguez (1986), al analizar la morfología del primer gonópodo del macho, determina la existencia de siete patrones estructurales que indican una continuidad intergrupala a través de las tribus y géneros que constituyen la subfamilia **Pseudothelphusinae**. En este análisis destaca la presencia de una multiplicidad de líneas filéticas en el Istmo de

Tehuantepec, de las cuales se derivó la línea que dio origen a los representantes de la tribu **Pseudothelphusini**. Por otro lado, con base en el desarrollo del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo, reconoce la presencia de morfoclinas con una tendencia a la reducción de dicho lóbulo en las especies del género **Pseudothelphusa**, que se distribuyen de la vertiente oriental hacia la occidental. Villalobos (1982) retoma la hipótesis propuesta por Rodríguez (1982), para explicar la presencia de los cangrejos de agua dulce mexicanos e incluye entre los principales factores que influyeron en su distribución a la exclusión competitiva y a la limitación altitudinal.

Alvarez y Villalobos (1994a), al efectuar un análisis cladístico preliminar en 18 géneros de la subfamilia **Pseudothelphusinae**, sugieren que estos cangrejos ya se encontraban presentes en la porción central de la proto-América a finales del Jurásico (208-144 Ma), por lo que al separarse las dos grandes masas continentales americanas que se encontraban unidas a la altura de la porción central de México y el norte de Colombia y Venezuela, la población ancestral de estos cangrejos quedó fragmentada en tres subpoblaciones, una de ellas dio origen a la tribu **Pseudothelphusini**, quedó aislada y tuvo el tiempo suficiente para dispersarse a través del territorio mexicano y sufrir procesos de especiación que, principalmente, estuvieron relacionados con la formación de la orografía del país.

En las últimas décadas los estudios sobre la distribución geográfica de diferentes organismos tanto acuáticos como terrestres se han incrementado notoriamente. Como resultado de ello se han propuesto la existencia de trazos generalizados y de áreas de endemismo, que indican la conformación de patrones biogeográficos que han seguido plantas y animales, en su tránsito a través del accidentado territorio de nuestro país. Trabajos como los de Halffter (1987, 2003), han resaltado la importancia de la gran zona de transición en el centro-sur de México, donde confluyen las regiones Neártica y Neotropical, teniendo como barrera geográfica entre ellas, al Eje Neovolcánico Transversal. Esta Zona de Transición Mexicana comprende una extensa y compleja área desde el punto de vista geológico y tectónico así como de diversidad biológica. De acuerdo a Halffter

(1987, 2003) y a sus investigaciones en insectos, en ella se traslapan tres patrones biogeográficos: el Paleo-Americano, que comprende taxa que presentan niveles moderados de diversificación en Mesoamérica y tienen una relación cercana con grupos sudamericanos y/o africanos; el Mesoamericano de montaña, integrado por taxa que se originaron y diversificaron en México y Centroamérica, y finalmente, el Neártico, compuesto por taxa generalmente asociados con los hábitats de montaña ubicados al norte del istmo de Tehuantepec y que tienen sus parientes más cercanos en Estados Unidos y Canadá. Otros estudios han identificado trazos generalizados de distribución para México y Sudamérica: el de la zona costera del Pacífico señalado por Miller y Smith (1986); el Mesoamericano de Morrone y Márquez (2003) y el Sudamericano de Contreras-Medina y Eloisa-León (2001). Otros más, han reconocido áreas de endemismo y han establecido las relaciones biogeográficas entre ellas (Llorente-Bousquets, 1996; Marshall y Liebherr, 2000).

Por último, en grupos del ambiente dulceacuícola como los en peces, se ha acumulado una cantidad importante de información sobre la distribución de diferentes géneros y familias en las cuencas fluviales de México y los eventos geológicos que han propiciado su diversificación (Barbour, 1973; Miller, 1982; Miller y Smith, 1986; Moncayo *et al.*, 2001; Mateos *et al.*, 2002; Doadrio *et al.*, 2003; Domínguez, 2004).

Todo este cúmulo de estudios provee una base de conocimiento que debe ser tomada en cuenta al revisar la presencia de los cangrejos de la tribu **Pseudothelphusini** a través del territorio mexicano, y al tratar de explicar cuáles fueron los factores que influyeron en la distribución actual del grupo.

Paleogeografía de México.

La idea de desarrollar una hipótesis biogeográfica de la tribu **Pseudothelphusini**, tiene que llevarse a cabo guardando una estrecha relación con la evolución geológica que sufrió el territorio mexicano, debido a la influencia que tuvieron los procesos orogénicos en la distribución y diversificación de estos cangrejos en los cuerpos de agua continental. La información proveniente de los

especialistas que han abordado la distribución de estos decápodos, sobre cuando se pudo haber iniciado dicha invasión, menciona un rango considerable de tiempo, debido por un lado, a la ausencia de un registro fósil que sirva como punto de partida para establecer, con cierta precisión, la antigüedad de los primeros cangrejos dulceacuícolas, y por otro, a las dificultades que se ha tenido para encontrar un parentesco entre los cangrejos marinos y los dulceacuícolas (Sternberg *et al.*, 1999). De esta forma existen autores que mencionan que los cangrejos dulceacuícolas ya existían en la Pangea y que su dispersión en este supercontinente pudo haber ocurrido durante mediados y finales del Mesozoico (Alvarez y Villalobos, 1994b; Ng y Rodríguez, 1995); mientras que otros, sugieren tiempos más recientes para este proceso, como sería a finales de la era Cenozoica, durante el Neogeno (Pretzmann, 1973; Rodríguez, 1982, 1986).

En este apartado se tratará de integrar una sinopsis de los principales eventos geológicos que pudieron haber tenido una influencia decisiva en los patrones de dispersión y diversificación que siguieron los ancestros de los miembros actuales de la tribu **Pseudothelphusini**.

ERA MESOZOICA (245-65 Ma)

Después de la "estabilidad" que tuvo el supercontinente de la Pangea durante finales de la Era Paleozoica y principios de la Mesozoica (Período Triásico), al iniciar el Período Jurásico se dio principio a la disgregación de este supercontinente, en los dos grandes subcontinentes Laurasia y Gondwana. El territorio de nuestro país formaba parte de la porción suroeste de la Laurasia y solo estaba conformado por la mitad norte de lo que es ahora su extensión.

En el Período Triásico (245-208 Ma), cuando el territorio nacional sólo tenía emergida una franja central que se extendía desde la frontera con EUA y se adelgazaba hacia el sur hasta la porción occidental de Oaxaca y Chiapas, se presentaron hundimientos a lo largo de la costa del Pacífico que formaron lagunas, esteros y pantanos. Es posible que haya habido una conexión entre el proto-Atlántico y el Pacífico a la altura de Cabo Corrientes, Jal., ya que en esta zona se encontraron indicios de una geodepresión que se continuó hacia el norte

inundando la zona occidental de Sonora (Tamayo, 1949). Investigaciones recientes confirman la presencia de esta depresión en la zona de fractura Romanche, que dio lugar al origen de la cuenca del golfo de México y permitió una comunicación entre proto-Atlántico y el Pacífico (López-Ramos, 2001).

La orogenia en la porción occidental del país, particularmente en lo que ahora constituye la Península de Baja California, fue el resultado de los movimientos y colisiones entre las placas tectónicas de Farallón y la Norteamericana (Sistema de fallas de San Andrés). Estos movimientos que se iniciaron a finales del Triásico (225-208 Ma) y se continuaron durante el Cretácico (144-65 Ma) hasta el Mioceno (23-5 Ma) en la Era Cenozoica, promovieron la emersión de grandes bloques de la Península de Baja California, hasta completar su forma actual y su separación final de los estados de Sonora, Sinaloa y Nayarit. La intensa actividad tectónica y volcánica que se presentó entre esos períodos dio origen a las sierras que la recorren longitudinalmente, de las que sobresalen por su extensión y altura la Rumorosa, la sierras del Altar y de San Pedro Mártir en Baja California y la Giganta en Baja California Sur, así como a la mayoría de las islas que ahora forman el archipiélago del Mar de Cortés, en donde se encuentran las islas de mayor superficie de nuestros litorales (de Cserna, 1989; Bourillón *et al.*, 1991; Ferrusquía, 1993).

En el resto del territorio a finales del Triásico, hubo un poco de más estabilidad, se formaron los basamentos orográficos que posteriormente dieron origen a las sierras Madre Occidental, Oriental y del Sur. También se formaron depresiones que abarcaron los estados de Oaxaca y Guerrero, que fueron constituidas en aguas continentales someras, ya que al parecer hubo una invasión marina que inundó áreas limitadas del poniente y oriente del país.

En el Jurásico (209-144 Ma) el área continental se redujo, conectándose el golfo de México con el Pacífico por un corredor angosto que coincide con la desembocadura actual del Río Santiago. El área emergida ocupó la porción noroccidental del territorio actual, incluyó el norte de Chihuahua y Sonora, al N-NW la futura península de Baja California así como la planicie costera de Sonora y Sinaloa. Hacia el suroeste, la planicie costera de los estados de Michoacán,

Guerrero, Oaxaca y Chiapas; tampoco estuvo sumergida. En el este del país se extendía una estrecha península sobre Tamaulipas y Coahuila, esta área es posible que se haya formado colateralmente a la orogenia Ouachita.

La invasión marina que abarcó el occidente y oriente del país, fue más prolongada y profunda que la que se presentó durante el Triásico, y se le ha relacionado con la apertura occidental del mar de Tethys, durante la disgregación de la Pangea. En la porción oriental del país los movimientos de extensión de las placas de Norteamérica y Sudamérica dieron origen al golfo de México. En un principio esta cuenca era prácticamente cerrada, limitada al norte por la costa del golfo de Estados Unidos, al oeste por el arco mexicano (Tamaulipas y Coahuila) y al sur por los terrenos Maya así como Mixteco-Zapoteco, terminaba en una boca estrecha delimitada por la costa de Estados Unidos y el bloque Yucatán. La separación de las placas, fue compleja y estuvo acompañada de la formación de gravámenes, asociados con vulcanismo basáltico, a lo largo de la costa de México y Estados Unidos. Al final del Período Jurásico el desplazamiento horizontal de los bloques tectónicos, alcanzó una distancia de 450 km hacia el sureste, debido a la deriva entre Yucatán y la costa del golfo. Asociada a esta separación se presentó una rotación y desplazamiento del bloque Yucatán, estructura que dará origen a la placa del proto-Caribe a finales del Cretácico (Ortega-Gutiérrez, *et al.* 2000; López-Román, 2001).

Durante el Cretácico (145-66 Ma) todos los procesos tectónicos que se iniciaron el Jurásico se hacen más evidentes, dejando una profunda huella en la topografía actual del territorio nacional. En el cretácico temprano la invasión marina se acentúa e inunda otras zonas del país, la franja noroccidental que permaneció emergida durante el Jurásico, reduce su tamaño. La comunicación entre el golfo de México y el Pacífico se ensancha, producto de la separación de los dos continentes Laurasia y Gondwana. Hacia el sur sólo una estrecha porción de la planicie costera de los estados de Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas, se mantiene al descubierto.

En la mayor parte del Cretácico medio se conservó la situación general de la invasión marina, hacia el final del periodo las áreas sumergidas ascendieron de

manera estratificada hasta alcanzar el nivel que tenían en los tiempos del Jurásico. Se conserva la comunicación entre el Atlántico y el Pacífico a través del canal del Balsas. También se infiere un levantamiento en la sierra Madre Occidental, como resultado de procesos volcánicos y tectónicos provocados por un movimiento de subducción de la placa del Pacífico, bajo la placa Norteamericana. El litoral del occidente se retira y la isla de la Baja California se convierte en una península.

En el Cretácico tardío se evidencia un levantamiento generalizado del territorio mexicano en dirección oeste-este. Asociado a este movimiento se presentaron pliegues y fallas que formaron montañas y valles regionales. Se inicia el levantamiento de la Meseta Central y se acentúan los fenómenos orogénicos a lo largo de la falla Clarión, que posteriormente dará origen al Eje Neovolcánico.

ERA CENOZOICA (65-1 Ma)

El Cenozoico se caracterizó por la intensa actividad orogénica que se presentó en toda la tierra. En América a través de la orogenia Larámide se levantó el espinazo que articula y une las dos porciones continentales, las Montañas Rocallosas y la sierra Madre Occidental en Norteamérica y los Andes en Sudamérica. Por otro lado, la retracción de los mares continentales hacia el mar abierto del Atlántico iniciada al final del Cretácico, se continúa a través del Cenozoico.

Esta Era fue de gran importancia, ya que prácticamente durante ella se formaron o se acabaron de formar los principales accidentes orográficos del país. Se puede dividir en tres fases; la primera (Paleoceno-Eoceno 65-36 Ma) fue esencialmente marina y se distinguió por los fenómenos de sedimentación marina que se registraron a lo largo del litoral del golfo de México. La segunda (Oligoceno-Mioceno, 35 a 5 Ma) fue ígnea, ya que se presentó una intensa actividad volcánica, durante la cual además, se elevó la plataforma continental hasta emerger de las aguas marinas. Procesos tectónicos y de vulcanismo, formaron gran parte de la orografía actual, entre ellos destacaron la separación de la Península de Baja California, la formación del Eje Neovolcánico, el desarrollo

del Altiplano Mexicano o Meseta Central, la finalización orogénica de las sierras Madre la Occidental, la Oriental y la del Sur, la emersión de la Península de Yucatán y el levantamiento de Centroamérica. La tercera fase (Plioceno, 5-1 Ma) fue lacustre, las cuencas originadas durante los procesos tectónicos fueron cerradas por invasiones de rocas ígneas, que formaron barreras naturales y cerraron los cursos de agua con su consecuente acumulación. De esta forma se originaron lagos como el de Chapala, en Jalisco, y los de Zirahuén, Pátzcuaro y Cuitzeo en Michoacán (Tamayo, 1949; Miller y Smith, 1986; Moncayo *et al.*, 2001).

La dinámica de la Península de Baja California se inicia durante el periodo Jurásico, continua en los siguientes periodos y hasta finales del Terciario se presentaron varios levantamientos y hundimientos, y finalmente en el Mioceno cuando la mayor parte de la península se encontraba sumergida, ocurrieron una serie de movimientos tectónicos que culminaron con su total emersión y separación del continente, formando así al golfo de California con la apariencia actual, la cual se calcula que tiene una edad de 4.5 millones de años (Bourillón *et al.*, 1991).

El eje Neovolcánico constituye uno de los principales accidentes geográficos que se formaron durante el Cenozoico, constituye la cordillera montañosa en sentido este-oeste más importante del continente americano (Halffter, 1987). Su importancia no solo radica en la historia geológica del país, sino que desde su conformación se convirtió en el límite biogeográfico entre las dos provincias bióticas más importantes, que se establecieron en la superficie continental de México, la Neártica y la Neotropical (Cantú, *et al.*, 1991). De su origen y desarrollo posterior se puede resumir lo siguiente:

Inició su formación durante el Oligoceno y del Mioceno tardío a principios del Plioceno, se presentaron fenómenos que le dieron su conformación actual. El movimiento de subducción de las placas tectónicas de Rivera y de Cocos, repercutieron directamente en la actividad de la fractura de Clarión con la erupción de gran cantidad de material magmático y la formación de numerosos volcanes que le dieron su intrincada topografía (Cantú *et al.*, 1991; Miller y Smith, 1986).

Como toda fractura de afallamiento que separa dos unidades litosféricas, la de Clarión además de constituir el límite sur de la antigua placa Norteamericana, también está relacionada con la formación de uno o varios arcos volcánicos, nada más que éste se originó a través del territorio mexicano. Durante el Plio-Cuaternario, por la generación de cuerpos de roca basáltica asociados con sedimentarias, se formaron mesetas, sierras, picos y volcanes prominentes a través del eje, estos últimos se desarrollaron hacia la mitad oriental de la formación orográfica, entre los que destacan el Nevado de Toluca, el Iztaccíhuatl, el Popocatepetl, la Malinche y el Pico de Orizaba (Citlaltépetl). De la misma forma las fallas extensivas en la corteza se asociaron con la formación de estructuras volcánicas nuevas, algunas de las cuales se convirtieron en lagos (Tamayo, 1949).

El Altiplano Mexicano es otro de los accidentes geomorfológicos que caracterizan la topografía de nuestro país, su origen se remonta a finales del Cenozoico, cuando, como ya mencionamos, se produjo una actividad volcánica intensa, una serie de reajustes tectónicos y un constante proceso de sedimentación. Probablemente hacia el Mioceno medio esta meseta alcanzó su máxima elevación, la lava de los volcanes cubrió grandes porciones del territorio mexicano, con ello se elevó el relieve y dio mayor altura a las montañas. Las fuertes lluvias y los vientos erosionaron los sistemas montañosos y rellenaron extensas áreas del país, procesos que sumados al levantamiento de la corteza terrestre dieron origen a la gran meseta central de México. Geográficamente es considerada como una extensión de las grandes llanuras del oeste de Estados Unidos, por lo que sus límites al norte, están más allá del Río Bravo y, al sur, llegan hasta el Eje Neovolcánico (Cantú *et al.*, 1991).

El desarrollo geomorfológico final de la sierra Madre del Sur que se llevó a cabo entre el Terciario tardío y el Cuaternario, fue consecuencia de procesos tectónicos y magmáticos, provocados por un movimiento de subducción a lo largo de la Trinchera Media Americana (De Cserna, 1989). Los fenómenos orogénicos posteriores que completaron el levantamiento de esta sierra y las lavas provenientes del Eje Neovolcánico, formaron un dique que obturó temporalmente

la salida del río Balsas creandó una cuenca cerrada transitoria en donde se formó un superlago que hipotéticamente abarcó gran parte del centro de México.

La sierra Madre Oriental terminó su formación durante el Cenozoico, con la acumulación de sedimentos en los pliegues de las pequeñas cordilleras que se formaron durante el Cretácico. Después de que las cadenas montañosas terminaron su levantamiento, se formaron cuencas fluvio-lacustres en los valles intermontanos.

De la misma forma la sierra Madre Occidental finalizó su levantamiento durante el Cenozoico. La porción sur de su extensión se registró procesos de vulcanismo que arrojaron lavas y productos piroclásticos, que se acumularon en los márgenes orientales de la sierra, rellenando valles y cuencas, y dándole una inclinación más suave a esta vertiente. Es probable que el levantamiento que sufrió la sierra Madre Occidental entre el Oligoceno y Mioceno, fue provocado por los movimientos tectónicos que se presentaron durante la apertura del golfo de California.

Por último, los levantamientos graduales de la península de Yucatán, el sur de Chiapas y parte de Tabasco, que se habían iniciado al final del Cretácico, continuaron hasta la mitad o finales del Mioceno. La secuencia sedimentaria indica que los mares epicontinentales someros de esta región se redujeron gradualmente durante principios del Terciario, transformándose en una zona de levantamientos asociada a la actividad tectónica que se presentó en lo que constituye hoy Centroamérica. Durante el Cuaternario el mar retrocedió aún más dejando al descubierto parte de Tabasco y la Península de Yucatán; a fines del Pleistoceno los terrenos aluviales se transformaron en zona continental y llegaron a adquirir la extensión que presentan en la actualidad.

El corto periodo Cuaternario se caracterizó por una intensa actividad volcánica, por la presencia de la última glaciación en las latitudes altas del planeta y por una fase de pluridiluvismo, producto del deshielo de las grandes capas glaciares que cubrieron una extensa porción de los continentes. La glaciación afectó principalmente los territorios de Canadá y Estados Unidos, cubriéndolos

con una capa de hielo de aproximadamente tres kilómetros de espesor (Tamayo, 1949).

En México el estado glacial quedó circunscrito en una curva de nivel irregular por arriba de los 3,300 msnm, por lo tanto las depresiones por debajo de esta altitud fueron colmadas por grandes avalanchas de lodos, durante la fase del pluridiluvismo. Estos fenómenos dejaron una marca evidente en el altiplano meridional, donde los acarreos de origen pluvial causaron azolves de cuencas y grandes acumulaciones de material fragmentario y piroclástico. Actualmente reminiscencias de glaciares permanecen en algunas montañas del centro de México como el Pico de Orizaba, Iztaccíhuatl, Popocatepetl y Nevado de Toluca (Tamayo, 1949).

Metodología

El análisis biogeográfico desarrollado, se basó en la distribución geográfica de las especies y en los resultados obtenidos en el estudio filogenético, para ello se siguieron los pasos que se describen a continuación:

- 1) Se ubicaron en un mapa las localidades en donde se han registrado cada una de las especies de la tribu **Pseudothelphusini**.
- 2) Debido a que la mayoría de las especies se encuentran restringidas a una o dos localidades y que individualmente no mostraron ningún intervalo geográfico, se decidió buscar la posible existencia de una congruencia geográfica entre las formas relacionadas filogenéticamente y se trazó en un mapa su distribución.
- 3) Se estableció una relación entre la historia geológica del país y la distribución de las especies filogenéticamente relacionadas, marcando el trazo "individual" del ancestro.

Resultados

El mapeo de las localidades registradas en los acervos de la CNCR y del USNM, para cada especie, aportó muy poco en el reconocimiento de trazos individuales, debido a que la mayoría de ellas se conocen para un número muy limitado de sitios (Fig. 14). Por esto, apoyándonos en la filogenia de la tribu (Fig. 15), se decidió identificar las especies hermanas y se procedió a ubicar en un mapa las localidades donde han sido recolectadas. Estos puntos se unieron como un trazo "individualizado", el cual se puede tomar como el área de distribución del ancestro de dichas especies (Fig. 16).

Se identificaron por lo menos seis patrones de distribución (Figs. 17 - 21). Cada patrón está formado por dos a cinco especies y varias localidades de recolecta. Para el género *Pseudothelphusa* el grupo con mayor número de especies y localidades, está constituido por las formas afines a *P. jouyi*, el cual además de esta forma, incluye a *P. sonorensis*, *P. rechingeri*, *P. lophophallus* y *P. nayaritae*. El mapeo de los sitios donde se han capturado estos cangrejos (Fig. 17), muestra un patrón geográfico que se extiende por toda la cuenca Lerma-Santiago y se continúa por la vertiente noroccidental de México hasta la cuenca del río Mayo, en el Mpio. de Alamos, Sonora. Destaca la distribución de *P. jouyi*, como la más amplia de toda la tribu; de acuerdo a los registros obtenidos se extiende por toda la cuenca del Lerma, desde el río Batán (1,820 msnm), Villa Corregidora, Municipio de Corregidora (20° 32' N, 100° 26' W), Qro. hasta el lago de Chapala (1,530 msnm), Municipio de Chapala (20° 18' N, 103° 42' W), Jal.

El siguiente patrón comprende al grupo de formas relacionadas con *Pseudothelphusa americana*, de acuerdo al análisis filogenético *P. doenitzi* es la especie hermana, pero además las formas descritas en este trabajo bajo los nombres *P. americana* fma. Mixquiahuala y *P. americana* fma. Tehuacan, aunque no fueron consideradas en dicho análisis, constituyen parientes muy cercanos tanto morfológicamente como geográficamente. La distribución de estas especies y formas, despliega un patrón que se caracteriza por ocupar localidades que bordean la porción oriental de la depresión del Balsas y se extienden del extremo

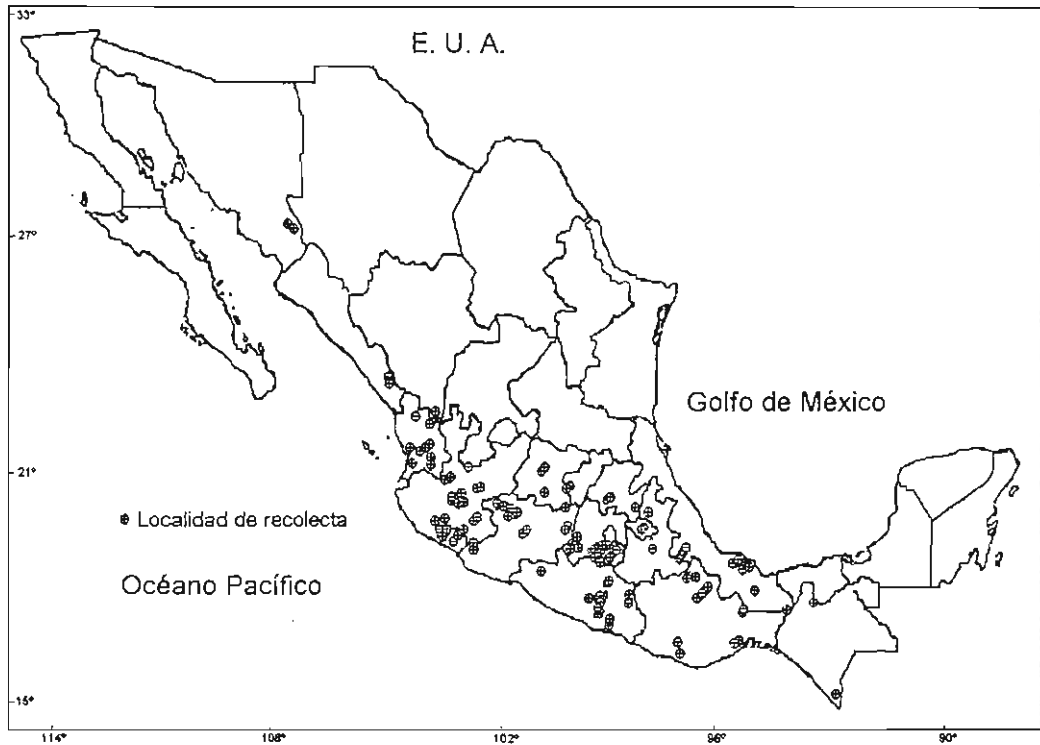


Figura 14. Localidades registradas en la CNCR con ejemplares de la tribu **Pseudothelphusini**.

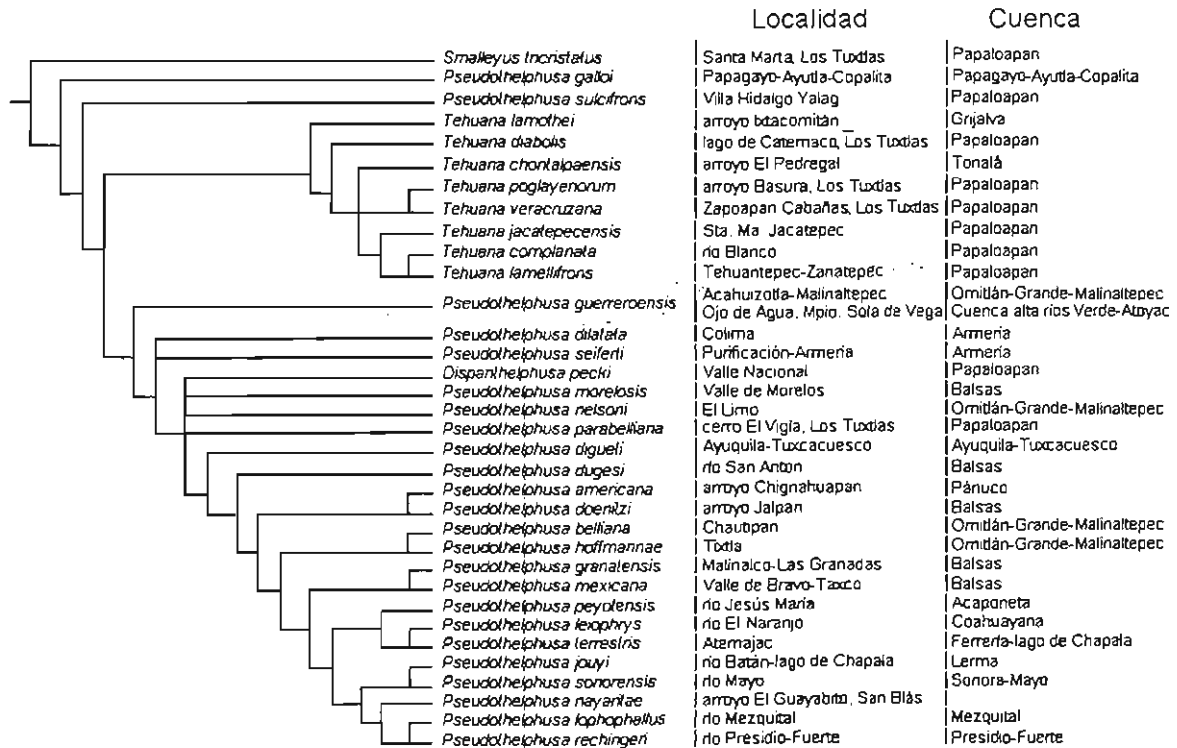


Figura 15. Correspondencia entre el clado de la tribu **Pseudothelphusini**, obtenido en árbol de consenso estricto, localidad de recolecta de las especies y cuenca hidrológica a la que pertenecen.

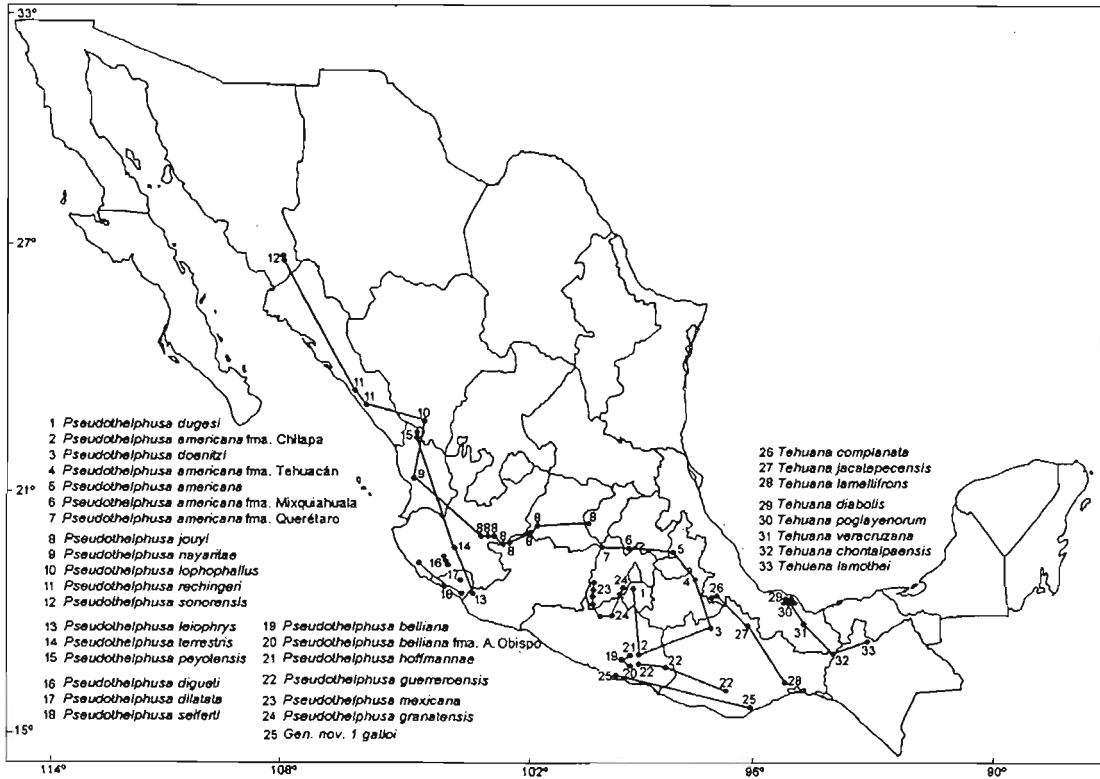


Figura 16. Trazos formados por grupos especies con relaciones filogenéticas estrechas.

sureste de esta cuenca, de la localidad de *P. doenitzi* en Guelatao, Oax., a San Marcos Necoxpa en Tehuacan, Pue., a Chignahuapan, Pue. y de ahí a Mixquiahuala, Hgo. Estos últimos dos puntos colindan con la cabecera de la cuenca del río Pánuco y representan los puntos más lejanos al noreste que alcanza la tribu **Pseudothelphusini**, hasta ahora (Fig. 18).

El patrón desplegado por *Pseudothelphusa peyotensis* y las especies afines a ella *P. terrestris* y *P. leiophrys*, atraviesa la porción occidental de la cuenca del sistema fluvial Lerma-Santiago. Se extiende en sentido norte-sur y los puntos más distantes están representadas por las localidades de San Juan Peyotán, Municipio del Nayar, Nay., y de Quesería, Municipio de Cuauhtémoc, Col. (Fig. 19).

Por su parte, *P. belliana*, *P. hoffmannae*, *P. belliana* fma. Agua de Obispo y *P. guerreroensis*, se han registrado en localidades que se ubican, Mpio. de Chilpancingo de los Bravo, Gro., en la vertiente interna de la sierra Madre del Sur (Fig. 20). Su presencia en varios arroyos dispersos que drenan hacia el Valle de

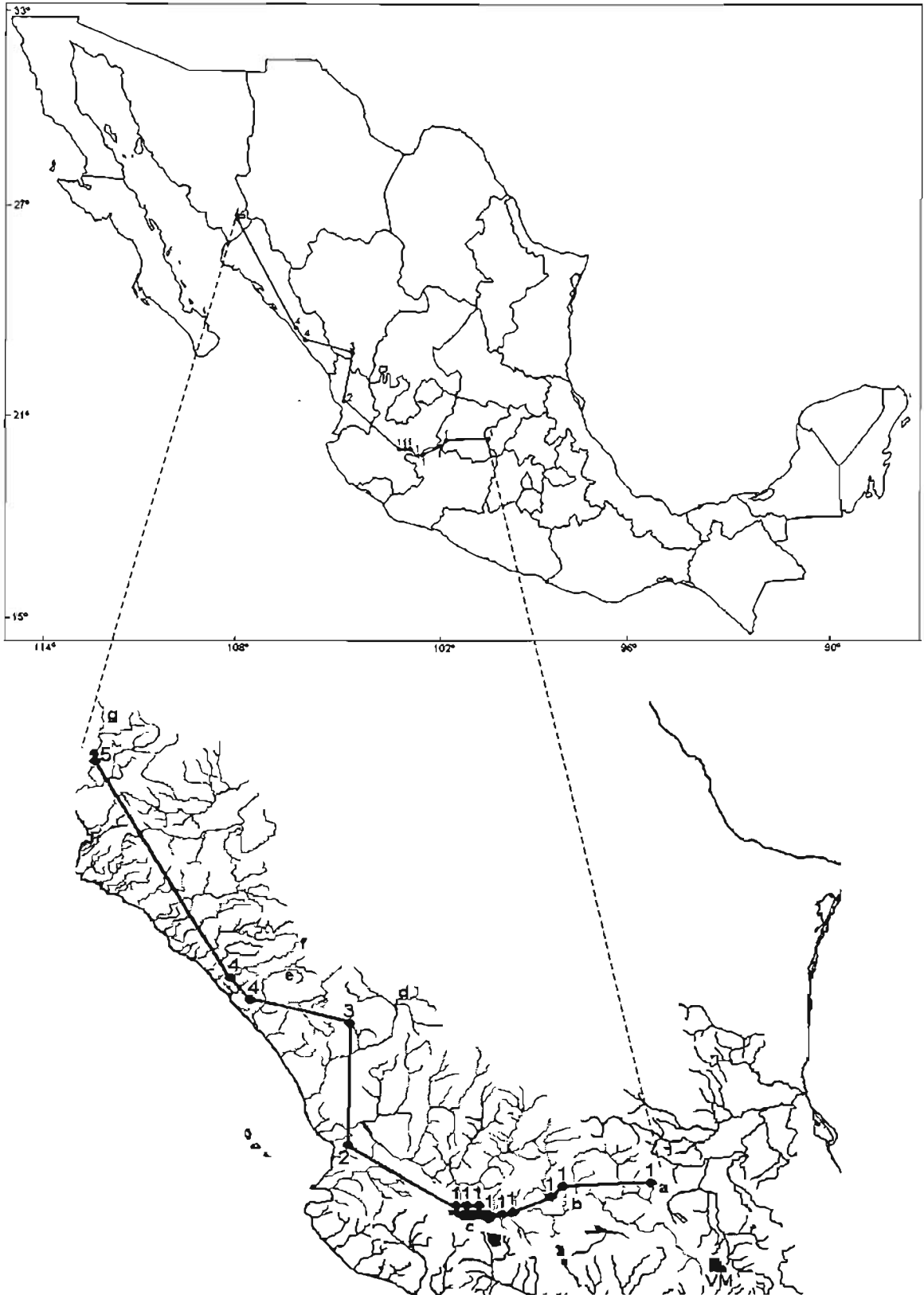


Figura 17. Trazo formado por *Pseudothelphusa juyi* y especies afines. 1) *P. juyi*, 2) *P. nayaritae*, 3) *P. lophophallus*, 4) *P. rechingeri*, 5) *P. sonorensis*; a) río Batán, b) río Duero, c) lago de Chapala, d) río Mezquital, e) río Presidio, f) río Piaxtla, g) río Mayo; VM – Valle de México.

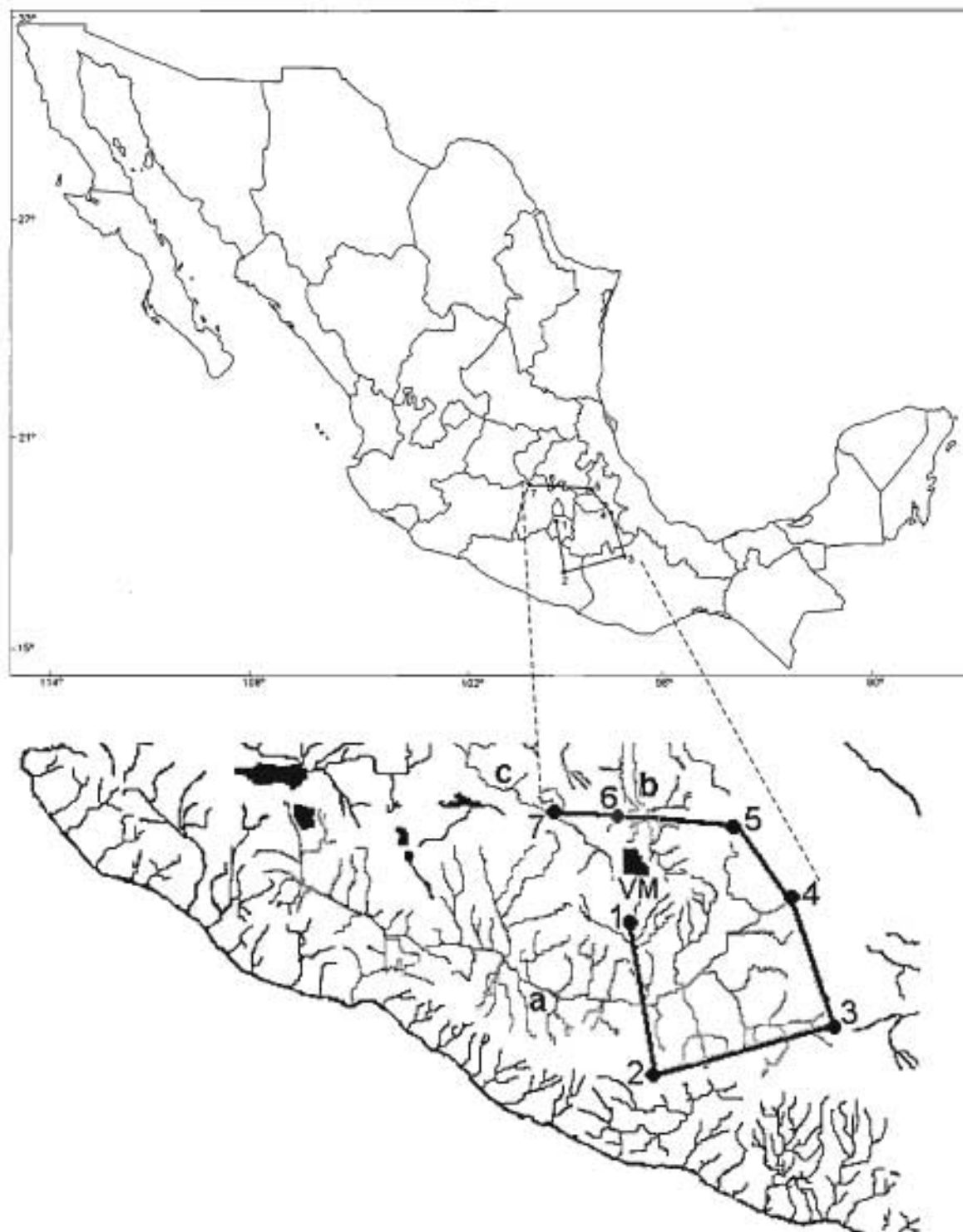


Figura 18. Trazo formado por *Pseudothelphusa americana* y especies afines. 1) *P. dugesi*, 2) *P. americana* fma. Chilapa, 3) *P. doenitzi*, 4) *P. americana* fma. Tehuacan, 5) *P. americana*, 6) *P. americana* fma. Mixquiahuala, *P. americana* fma. Querétaro; a) cuenca Balsas, b) cuenca Pánuco, c) cuenca Lerma; VM – Valle de México.

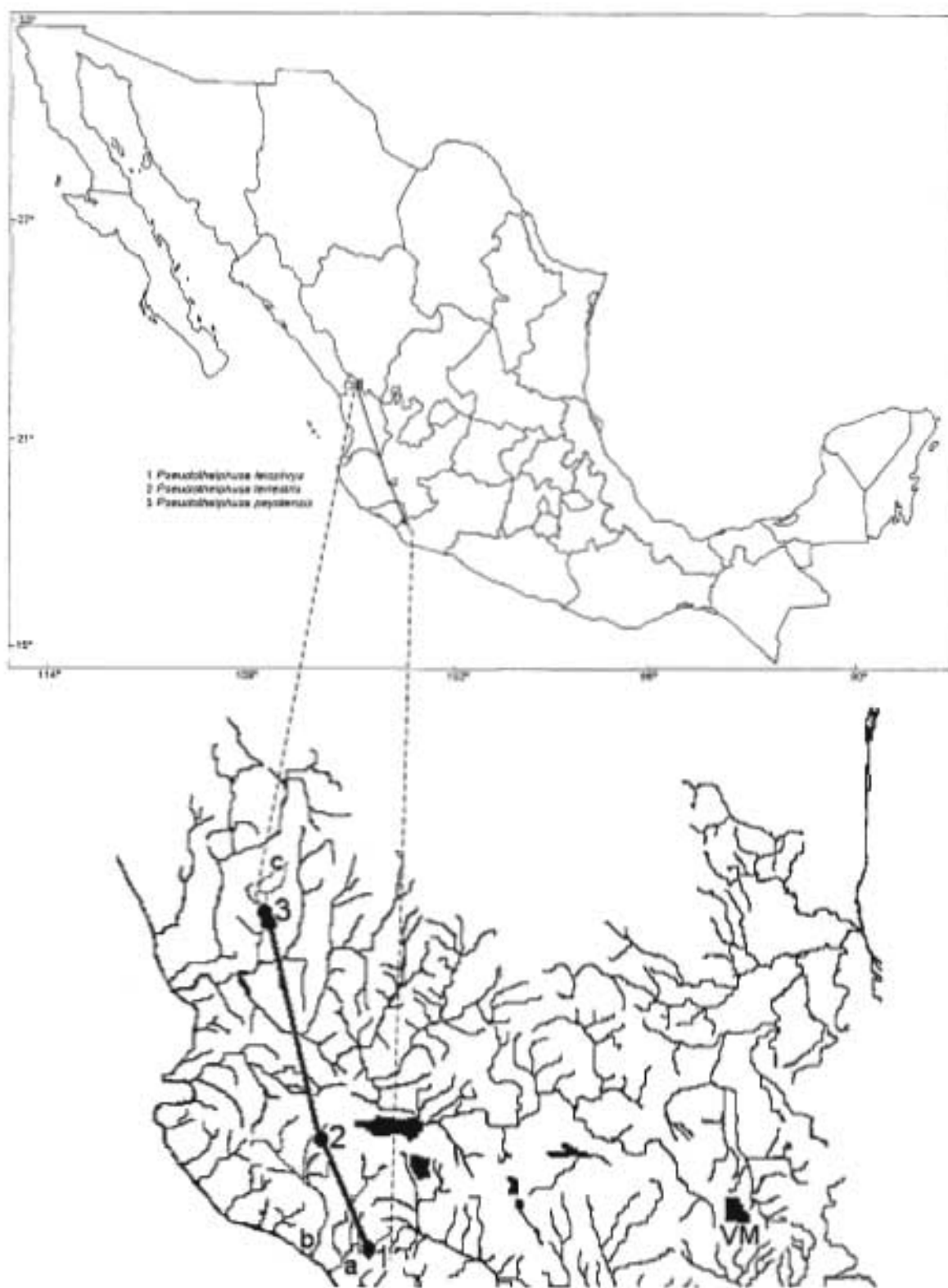


Figura 19. Trazo formado por *Pseudothelphusa peyotensis* y especies afines. 1) *P. leiophrys*, 2) *P. terrestris*, 3) *P. peyotensis*; a) río Coahuayana, b) río Armeria, c) río Jesús María; VM – Valle de México.

Chilpancingo, el cual forma parte de la cuenca alta de los ríos Papagayo y Omitlán-Grande-Malinaltepec, les ha permitido permanecer un tanto aislados de la cuenca del Balsas. Las tres primeras especies, tienen relaciones filogenéticas cercanas y al parecer una distribución mas restringida en la zona. Por el contrario, *P. guerreroensis* filogenéticamente permaneció un tanto aislada y como especie basal del género *Pseudothelphusa*, pero geográficamente se ha ubicado en varios sitios del municipio de Chilpancingo de los Bravo, que son indicativo de su presencia común en la región. Incluso cuenta con un registro en el municipio de Sola de Vega, Oax., el cual forma parte de la cuenca alta de los ríos Verde-Atoyac, y que extiende su distribución, cerca de 200 km. al sureste de la localidad Tipo en Tlapa de Comonfort, Gro.

El siguiente patrón se formó con la distribución de *Pseudothelphusa granatensis* y *P. mexicana*, las localidades donde se han registrado se extienden en el límite entre los estados de México y Morelos, a una altitud entre los 1,500 y los 1,800 msnm (Fig. 20).

Las especies *Pseudothelphusa morelosis*, *P. seiferti*, *P. digueti*, *P. dilatata* y *P. parabelliana*, presentan distribuciones particulares, lo que también coincide con los resultados obtenidos en el análisis cladístico, ya que estas formas tuvieron resolución baja en sus relaciones filogenéticas, las cuales quedaron reflejadas como politomías en el árbol de consenso estricto (Fig. 15). En el caso de *P. morelosis*, se conocen más de 20 localidades diferentes donde se encuentra presente, sin embargo todas ellas por lo menos hasta ahora se restringen al estado de Morelos, particularmente al Valle de Morelos (Fig. 20). La forma *P. seiferti* se distribuye en los estados de Colima y Jalisco, en la parte alta de la vertiente del Pacífico de las sierras de Perote, El Mamey y Manantlán, que forman parte del extremo norte de la sierra Madre del Sur. Contrario a *P. seiferti*, la distribución de *P. digueti* se encuentra limitada a la vertiente interna de la sierra de Manantlán, cuyos arroyos al parecer son tributarios finales del lago de Chapala (Fig. 20). También en el occidente de México, *P. dilatata* representa una forma cuya ubicación geográfica es incierta, ya que la localidad Tipo registrada desde su descripción está referida en forma amplia al estado de Colima (Fig. 20). La última

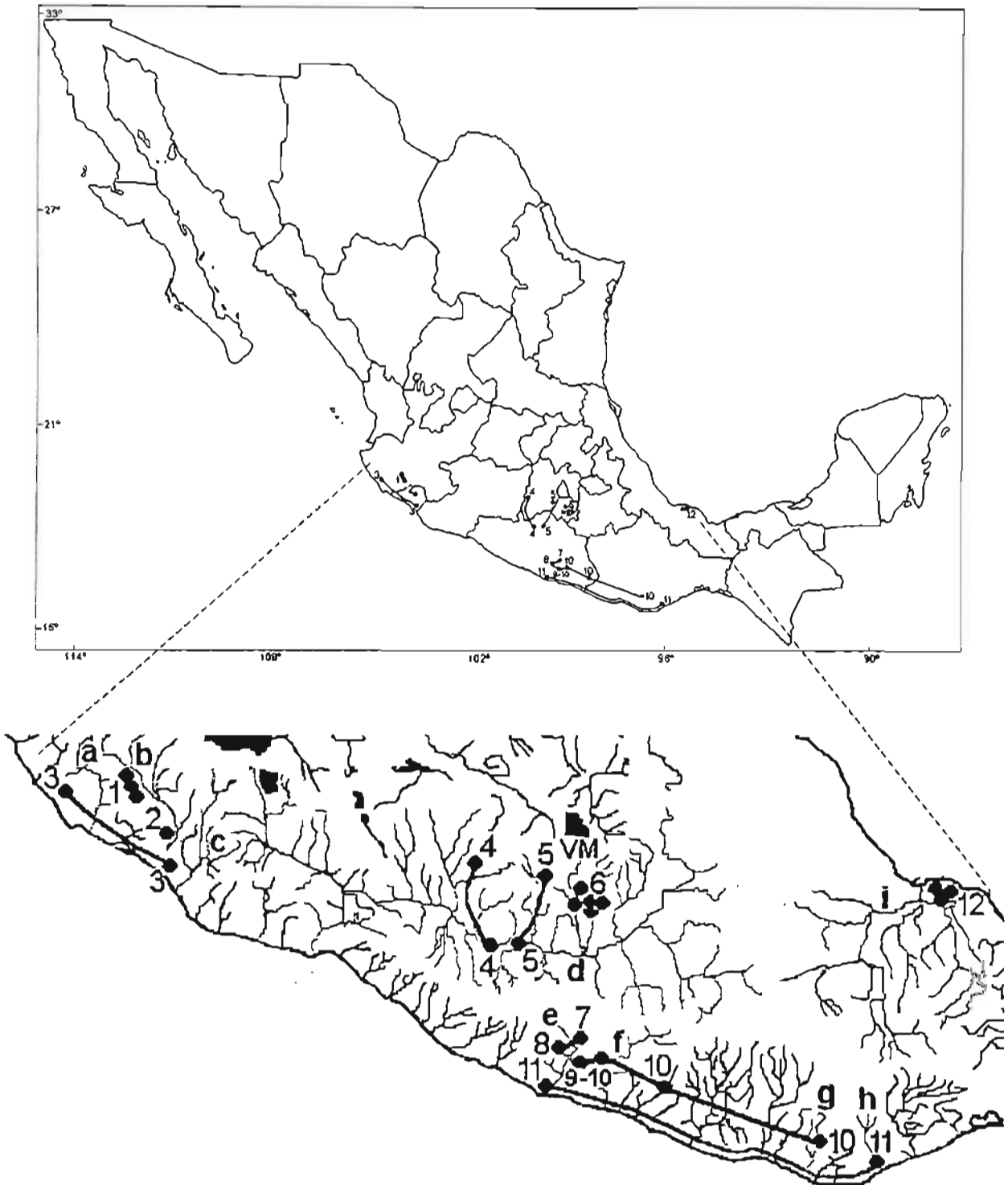


Figura 20. Trazos formados por varias especies de *Pseudothelphusa* con afinidades filogenéticas y geográficas. 1) *P. digueti*, 2) *P. dilatata*, 3) *P. seiferti*; 4) *P. mexicana* y 5) *P. granatensis*; 6) *P. morelosis*; 7) *P. hoffmannae*, 8) *P. belliana* y 9) *P. belliana* fma. Agua de Obispo; 10) *P. guerrorensis*; 11) *Gen. nov. 1 galloi*; 12) *P. parabelliana*. a) río Purificación, b) río Ayuquila, c) Armería, d) río Balsas, e) río Papagayo, f) ríos Omítlán-Grande-Malinaltepec, g) río Verde, h) río Copalita, i) Papaloapan; VM – Valle de México.

especie de este bloque, *P. parabelliana*, se localiza en la región de Los Tuxtlas, Veracruz y representa el límite oriental en la distribución del género *Pseudothelphusa* (Fig. 21). Formas como *P. pecki* y *P. nelsoni*, se conocen solo para una localidad y no mostraron relaciones filogenéticas claras con el resto de las especies del género.

El *Gen. nov. 1* con su especie *Gen. nov.1 galloj*, presenta un patrón que se extiende por la vertiente del Pacífico de la sierra Madre del Sur, desde el Mpio. de Acapulco en Gro. (ríos Papagayo y Ayutla) hasta el Mpio. de Sta. María Huatulco en Oax. (tributario del río Copalita). Las localidades donde fue registrada esta forma se ubican en altitudes entre los 20 a los 250 msnm (Fig. 20).

El *Gen. nov. 2* con su especie *Gen. nov.2 sulcifrons* y el género *Smalleyus* con su especie *S. tricristatus*, sólo se conocen para las localidades Tipo, ubicadas en el municipio de Mpio. de Villa Hidalgo, Oax. y en la sierra de Santa Marta, municipio de San Andrés Tuxtla, Ver.

El género *Tehuana*, con sus ocho especies, se extiende en la vertiente oriental del país, abarcando el centro-sur de Veracruz y dos localidades en los estados de Tabasco y Chiapas. Los sitios que se han registrado para las formas de este género se ubican en altitudes entre los 20 y los 900 msnm, por lo general más bajas que las que ocupan los miembros del género *Pseudothelphusa* (Tabla 6). Se reconocieron dos patrones de distribución, el primero lo integran los registros de las especies *Tehuana complanata*, *T. jacatepecensis* y *T. lamellifrons*, las cuales se presentan en sitios que están relacionados geográficamente con la vertiente norte de la cuenca del Papaloapan. Sin embargo, la última especie *T. lamellifrons* extiende este patrón hasta casi la vertiente del Pacífico en el istmo de Tehuantepec. El segundo patrón está compuesto, a su vez, por dos grupos de localidades que se distribuyen en la región de Los Tuxtlas y en las partes altas de los ríos Tonalá, Coatzacoalcos y Grijalva. En la región de Los Tuxtlas, se encuentran las especies *Tehuana diabolis*, *T. poglayenorum* y *T. veracruzana*, los sitios donde se han registrado se ubican en los municipios de Santiago Tuxtla, San Andrés Tuxtla y Catemaco, mostrando una relación con la vertiente sur de la cuenca del Papaloapan. El otro grupo de localidades pertenece a

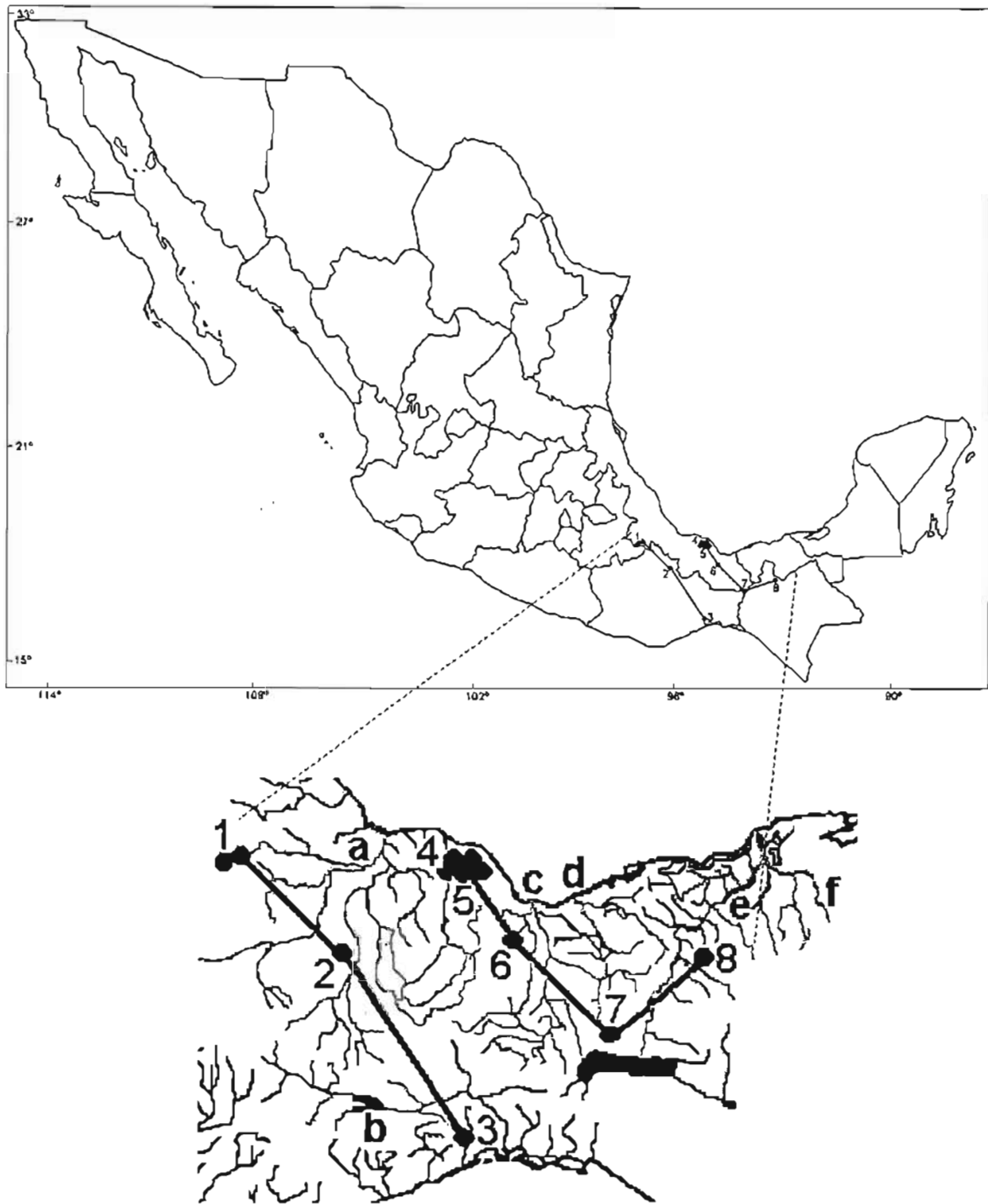


Figura 21. Trazos formados por las especies de *Tehuana*. 1) *T. complanata*, 2) *T. jacatepecensis* y 3) *T. lamellifrons*; 4) *T. diabolis*, 5) *T. poglayenorum*, 6) *T. veracruzana*, 7) *T. chontalpaensis* y 8) *T. lamothei*. a) cuenca Papaloapan, b) cuenca Tehuantepec, c) cuenca Coatzacoalcos, d) cuenca Tonalá, e) cuenca Grijalva, f) cuenca Usumacinta.

las especies *T. chotalpaensis* y *T. lamothei*, la primera fue encontrada en la cabecera del río Tonalá a altitudes de 900 msnm, la mayor para el género. La segunda forma habita en pequeños tributarios de la cuenca del Grijalva, y por el momento, representa el registro más hacia el sureste de la tribu **Pseudothelphusini** (Fig. 21).

Discusión

Al analizar la presencia de los cangrejos dulceacuícolas de la tribu **Pseudothelphusini** en el territorio de México, ha quedado claro que el patrón que despliega cada grupo de especies, tiene puntos en común, que se deben considerar antes de concluir cuales han sido los factores que han influido, para que un conjunto particular de especies que comparten una historia filogenética, muestren también una relación de tipo geográfico.

Entre estos puntos destaca la representación que se tiene en los acervos de la CNCR y del USNM de las especies estudiadas. Resultó interesante como al ubicar en un mapa la localidad o las localidades en donde se ha registrado una especie de cangrejo pseudotelfusinino, la información que se obtiene revela muy poco sobre la posible existencia de un trazo individualizado, ya que una buena proporción de las especies sólo se conoce para una o dos localidades, o cuando se conoce para un número mayor de sitios, se restringen a un área geográfica pequeña (excepto en *Pseudothelphusa jouyi* y *P. guerreroensis*) (Fig. 22). Esto nos crea dos preguntas: realmente la distribución de los cangrejos de la tribu es tan restringida? o las localidades que se conocen para una especie son muy escasas?. Los resultados obtenidos en el análisis cladístico, sobre las relaciones de parentesco entre las diferentes especies de la tribu **Pseudothelphusini**, aunque no resuelven directamente ambas preguntas, si aportan información que indirectamente ayuda a solucionar el problema, pues al integrarse grupos con afinidades filogenéticas cercanas, se completa el patrón de distribución geográfica

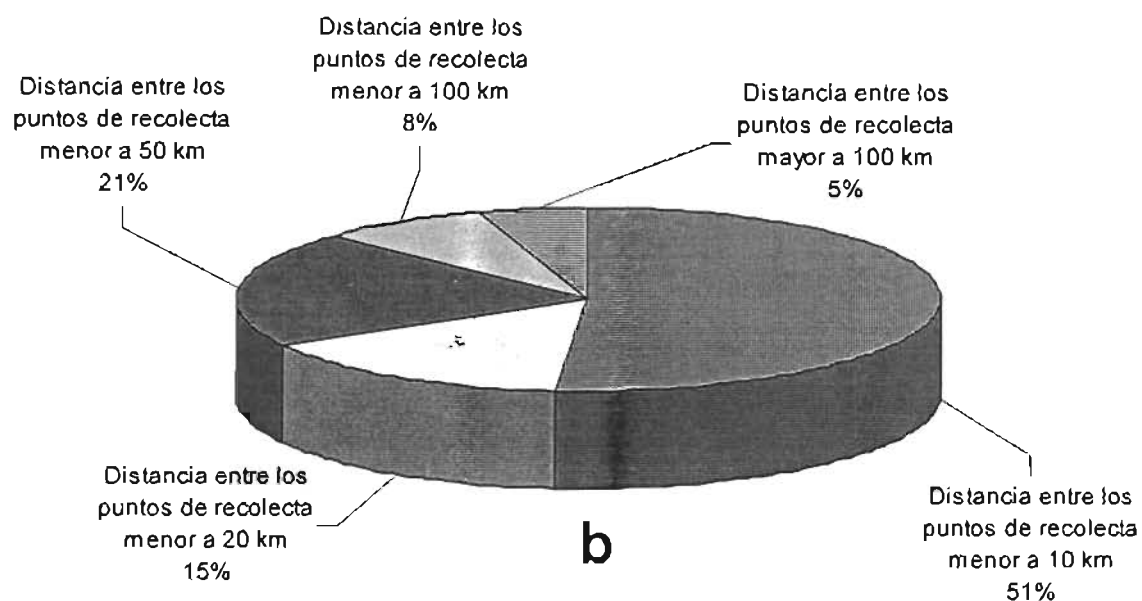
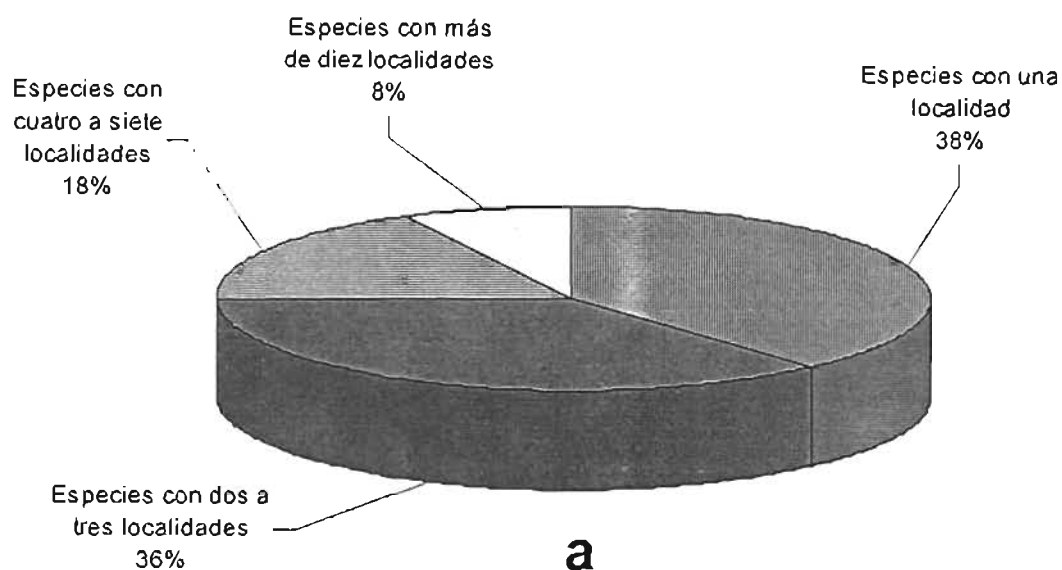


Figura 22. Representación de las especies depositadas en la CNCR, por: a) proporción de localidades por especie, y b) proporción de la amplitud de la distribución geográfica de cada especie, por la distancia máxima entre los puntos de recolecta.

de la forma ancestral que les dio origen y con ello se forma un trazo "individualizado".

Otro punto en común que se encontró al ubicar las localidades en un mapa, fue que la mayor parte de las especies del género *Pseudothelphusa*, se distribuye en un intervalo de altitud cercano o mayor a los 1,000 msnm y algunas alcanzan más de los 2,000 msnm (Tabla 6). Por lo que siguiendo los patrones biogeográficos establecidos por Halffter (1987, 2003) y los componentes bióticos principales propuestos por Morrone y Márquez (2003), dichas especies se pueden ubicar en el patrón Mesoamericano, integrado por taxa que se originaron, diversificaron y dispersaron por las partes bajas de las costas del golfo de México, el este de México, Belice y norte de Guatemala, así como del Pacífico México y de Centroamérica, y en el componente Mexicano de Montaña, compuesto por especies que se distribuyen en ambientes montanos por arriba de los 1,000 msnm, en las provincias de la sierra Madre Occidental, la sierra Madre Oriental, el Eje Neovolcánico, la depresión del Balsas y la sierra Madre del Sur.

La distribución altitudinal que actualmente presentan las especies, así como la divergencia de los linajes que constituyen la tribu, permite suponer que los ancestros de los pseudotelfusinos, ya se encontraban en México desde tiempos remotos, quizá desde el Mesozoico. Su distribución y diversificación en México fue resultado de dos procesos de evolución paralelos, complejos e íntimamente relacionados: la diversificación de las especies y la formación de los principales accidentes orográficos que caracterizan al territorio mexicano. Esto no es algo nuevo y se ha planteado desde hace muchos años, para todos los grupos biológicos, incluyendo los crustáceos, como lo hemos especificado en los antecedentes de este capítulo.

Partiendo de la idea de Alvarez y Villalobos (1994a), de que la familia *Pseudothelphusidae* ya se encontraba presente en la porción central de la proto-América a finales del Jurásico, es posible pensar que al separarse las dos grandes masas continentales americanas que se mantenían unidas a la altura de la porción central de México y el norte de Colombia y Venezuela, la población ancestral de estos cangrejos quedó dividida en tres subpoblaciones, las cuales dieron origen

Tabla 6. Altitud sobre el nivel de mar de las localidades registradas para cada especie.

Especie	Localidad	Altitud
<i>Smalleyus tricristatus</i>	Camino Izquierdo, Sierra de Santa Marta, Mpio. de Soteapan (18° 26' N, 94° 57' W), Ver.	800 msnm
<i>Gen. nov.1 galloi</i>	Arroyo La Parota, tributario del Río Pinela Mpio. de Ayutla de los Libres (16° 46' N, 99° 13' W), Gro.	250 msnm
	Parque El Veladero (17° 9' N, 99° 31' W), Acapulco, Mpio. de Acapulco, Gro.	20 msnm
	camino a la Pedrera, Sta. María Huatulco, Mpio. de Sta. María Huatulco, Oax.	
<i>Gen. nov.2 suicifrons</i>	Yalolog (= Villa Hidalgo Yalag), Mpio. de Villa Hidalgo (17° 11' 05" N, 96° 10' 40" W), Oax.	1,240 msnm
<i>Tehuana complanata</i>	Ojo de Agua, Paraje Nuevo, Córdoba, Mpio. de Córdoba (18° 52' N, 96° 51' W), Ver.	900 m snm
	Río de la Cueva de Lourdes, Córdoba, Mpio. de Amatlán de Los Reyes, Ver.	700 m snm
	Río en la subestación eléctrica Amatlán II, Mpio. de Amatlán de los Reyes (18° 50' N, 96° 55' W), Ver.	700 m snm
	Manantial en el Río Ayoyoc, 8 km NW de Potrero Viejo, Mpio. de Amatlán de Los Reyes, Ver.	600 m snm
	Cueva de Ojo de Agua Grande, 5 km N de Potrero Viejo, Mpio. de Amatlán de Los Reyes, Ver.	600 m snm
<i>Tehuana chontalpaensis</i>	Arroyo Pueblo Viejo, Ejido Carlos A. Madrazo (17° 23.75' N, 93° 39.75' W), Mpio. de Huimanguillo, Tab.	900 msnm
	Pequeño escurrimiento tributario del río Pedregal-Tonalá, 3 km E del poblado de Carlos A. Madrazo (17° 23.87' N, 95° 40.86' W), Mpio. de Huimanguillo, Tab.	900 msnm
<i>Tehuana diabolis</i>	Laguna de Catemaco (18° 25' N, 95° 06' W), Mpio. de Catemaco, Ver.	340 msnm
	Lago de Catemaco, Playa Hermosa, Mpio. de Catemaco (18° 26' 95° 05' W), Ver.	335 msnm
	Salto de Eyipantla, Mpio. de San Andrés Tuxtla (18° 23' N, 95° 11' W), Ver.	200 msnm
	La Agayota, orilla E del Lago de Catemaco, Mpio. de Catemaco (18° 25' N, 95° 01' W), Ver.	330 msnm
<i>Tehuana jacatepecensis</i>	Río Jacatepec en Santa María Jacatepec (17° 51.36' N, 96° 12.30' W), Mpio. de Santa María Jacatepec, Oax.	30 msnm
	Arroyo El Zapote, km 165 carretera Tuxtepec-Palomares (17° 9' N, 95° 6' W), Mpio. de San Juan Bautista Tuxtepec, Oax.	20 msnm
<i>Tehuana lamellifrons</i>	Río Tehuantepec, Tehuantepec, Mpio. de Santo Domingo Tehuantepec (16° 19' N, 95° 14' W), Oax.	90 msnm
	Río Zanatepec, Mpio. de Santo Domingo Zanatepec (16° 37' N, 94° 16' W), Oax.	80 msnm
	Arroyo Naranja, Cerro del Naranja, cerca de pueblo de Nizanda en la Sierra Mixe (16° 41.247 N, 95° 02.253 W), Mpio. de Cd. Ixtepec, istmo de Tehuantepec, Oax.	160 msnm
<i>Tehuana lamothei</i>	Arroyo La Piedra, 1 km de Ixtacomitán, Mpio. de Ixtacomitán (17° 24' N, 93° 06' W), Chis.,	300 msnm
	Tapilula, Mpio. de Tapilula (17° 15' N, 93° 01' W), Tab.	780 msnm
<i>Tehuana poglayenorum</i>	Río Basura (18° 32' N, 95° 03' W), entre Sontecomapan y el río La Palma en Los Tuxtlas, Mpio. de San Andrés Tuxtla, Ver.	100 msnm
	Laguna Escondida, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Mpio. de San Andrés Tuxtla, Ver.	200 msnm
	Arroyo de las Cabañas, Playa Escondida, Mpio. de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 3' W), Ver.	100 msnm
	Arroyo Cuetzalapan, Mpio. de San Andrés Tuxtla (18° 24' N, 95° 0' W), Ver.	360 msnm
	Río La Palma, Mpio. de San Andrés Tuxtla (18° 33' N, 95° 3' W), Ver.	50 msnm
	Río cerca de Balzapote, Mpio. de San Andrés Tuxtla (18° 36' N, 95° 4' W), Ver.	40 msnm
	Laguna Zacatal, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Mpio. de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 6' W), Ver.	200 msnm
	Río en Dos Amates, Mpio. de Catemaco (18° 29' N, 95° 3' W), Ver.	350 msnm
<i>Tehuana veracruzana</i>	Arroyo de Zapoapan de Cabañas, Mpio. de Catemaco (18° 20' N, 95° 5' W), Ver.	500 msnm

Tabla 6. Altitud sobre el nivel de mar de las localidades registradas para cada especie, cont.

Especie	Localidad	Altitud
<i>Pseudothelphusa americana</i>	Chignahuapan, Mpio. de Chignahuapan (19° 50' N, 98° 01' W), Pue.	2,300 msnm
	Río Ajajalpa en las Cascadas de Quezalapa, aprox. 4 km al S de Zacatlán, Mpio. de Zacatlán, Pue.	2020 msnm
<i>Pseudothelphusa americana</i> fma. Mixquiahuala	Mixquiahuala, (20° 13' N, 99° 12' W), Mpio. de Mixquiahuala de Juárez, Hgo.	2,100 msnm
<i>Pseudothelphusa americana</i> fma. Tehuacán	San Marcos Necoxtla (18° 23' N, 97° 21' W), Mpio. de Tehuacan, Pue.	1,420 msnm
<i>Pseudothelphusa belliana</i>	Chautipan, aprox. 47 km. al E de Chilpancingo (17° 30.23' N, 99° 44.56' W), Mpio. de Chilpancingo de Los Bravo, Guerrero	1,780 msnm
<i>Pseudothelphusa belliana</i> fma. Agua Blanca	Agua Blanca Agua Blanca (19° 30.06' N, 100° 22.37' W), Municipio de Zitácuaro, Mich.	1,960 msnm
	El Serpentin en San José Purúa, Mpio. de Jungapeo (19° 29' N, 100° 29' W), Mich.	1,460 msnm
<i>Pseudothelphusa belliana</i> fma. Agua del Obispo	Arroyo Pila Vieja, Mazatlán, Mpio. de Chilpancingo de Los Bravo (17° 26' N, 99° 27' W), Gro.	1,300 msnm
	Agua del Obispo (17° 19' N, 99° 28' W), Tierra Colorada, Mpio. de Chilpancingo de los Bravo, Gro.	940 msnm
	Arroyo tributario de la presa Fernando Galicias Islas (17° 18' 16" N, 99° 29' 19" W), en el poblado de Rincón de la Vía, Mpio. de Chilpancingo de los Bravo, Gro.	740 msnm
<i>Pseudothelphusa belliana</i> fma. Ixtapan de la Panocha	Ixtapan de la Panocha, Mpio. de Tejupilco (18° 54' N, 100° 09' W), Edo. Méx.	1,900 msnm
<i>Pseudothelphusa digueti</i>	Los Cerritos de Tzenzontle, Sierra de Manantlán, Mpio. de Tuxcacuesco (19° 40' N, 104° 6' W), Jal.	800 msnm
	Río Ayuquila, intersección de carreteras a Ventanas y Tzenzontle, Mpio. de Autlán de Navarro, Jal.	1,580 msnm
	Arroyo Manantlán, El Grullo, Mpio. de Autlán de Navarro (19° 46' 15" N, 104° 22' 10" W), Jal.	900 msnm
<i>Pseudothelphusa dilatata</i>	Colima (19° 14' N, 103° 43' W)	500 msnm
<i>Pseudothelphusa doenitzi</i>	Arroyo en el km 162 de la carretera Tuxtepec-Guelatao, Mpio. de Guelatao (17° 19' 05" N, 96° 29' 35" W), Oax.	1,780 msnm
	Río Grande, Mpio. de Guelatao (17° 19' 05" N, 96° 29' 35" W), Oax.	1,780 msnm
	Santa María Yavesia, Mpio. de Santa María Yavesia (17° 14' N, 96° 25' W), Oax.	2,000 msnm
	Jalpan, Oax.	1,490 msnm
<i>Pseudothelphusa dugesi</i>	Cd. de Cuernavaca, Mpio. de Cuernavaca (18° 55' N, 99° 15' W), Mor.	1,510 msnm
<i>Pseudothelphusa granatensis</i>	Las Granadas), Acuitlapán, Mpio. de Taxco de Alarcón (17° 58' N, 99° 12' W), Gro.	1,560 msnm
	Malinalco, Mpio. de Malinalco (18° 56.54' N, 99° 29' 41" W), Edo. Méx.	1,740 msnm
<i>Pseudothelphusa guerreroensis</i>	Malinaltepec, Mpio. de Malinaltepec (17° 14' 39" N, 98° 40' 15" W), Gro.	1,500 msnm
	Copanatoyac, Mpio. de Copanatoyac (17° 27' N, 98° 42' W), Gro.;	1,380 msnm
	Arroyo tributario de la presa Fernando Galicias Islas (17° 18' 16" N, 99° 29' 19" W), en el poblado de Rincón de la Vía, aproximadamente a 40 km. S de la ciudad de Chilpancingo, Mpio. de Chilpancingo de los Bravo, Gro.	740 msnm
	Acahuizotla (17° 21' N, 99° 28' W); Mpio. de Chilpancingo de los Bravo, Gro.	820 msnm
	Arroyo en la desviación a Acahuizotla (17° 20' N, 99° 28' W); Mpio. de Chilpancingo de los Bravo, Gro.	910 msnm
	Ojo de Agua, km 130 carretera Oaxaca-Puerto Escondido, Mpio. de Villa Sola de Vega (16° 30' 53" N, 96° 58' 40" W), Oax.	1,400 msnm
<i>Pseudothelphusa hoffmannae</i>	3 km W de Tixtla, Mpio. de Tixtla de Guerrero (17° 34' N, 99° 23' W), Gro.	1,400 msnm
<i>Pseudothelphusa jouyi</i>	Lago de Chapala, Mpio. de Chapala (20° 18' N, 103° 42' W), Jal.	1,530 msnm
	Río Batán), Villa Corregidora, Mpio. de Corregidora (20° 32' N, 100° 26' W), Qro.	1,820 msnm
	El Platanal, Río Duero, Mpio. de Villamar (20° 4' N, 102° 34' W), Mich.	1,600 msnm
	Ojo de agua en Tarandacua, Mpio. de Huetamo (20° 00' N, 100° 31' W), Mich.	1,930 msnm

Tabla 6. Altitud sobre el nivel de mar de las localidades registradas para cada especie, cont..

Espece	Localidad	Altitud
<i>Pseudothelphusa jouyi</i>	Rancho Nueva España, km 470 carretera México-Guadalajara, Jacona, Mpio. de Jacona (19° 57' N, 102° 18' W), Mich.	1,580 msnm
	Opeño, Río Duero, Mpio. de Coeneo (19° 56' N, 102° 18' W), Mich.	1,600 msnm
	Adjuntas, Río Duero, Mpio. de Tangancicuaro (19° 54' N, 102° 12' W), Mich.	1,700 msnm
	Lago de Camécuaro, Camécuaro, Mpio. de Tangancicuaro (19° 53' N, 102° 13' W), Mich.	1,700 msnm
	Carapan, Río Duero, Mpio. de Chilchota (19° 50' N, 102° 2' W), Mich.	1,900 msnm
	Guanajuato, Mpio. de Guanajuato (21° 0' N, 101° 15' W), Gto.	2,000 msnm
	Valle de Santiago, Mpio. de Valle de Santiago (20° 23' N, 101° 10' W), Gto.	1,720 msnm
<i>Pseudothelphusa leiophrys</i>	Río El Naranjo, cerca de Quesería, Mpio. de Cuauhtémoc (19° 24' N, 103° 34' W), Col.	1,290 msnm
<i>Pseudothelphusa lophophallus</i>	San Antonio, Mpio. de Mezquitil (22° 33' N, 104° 30' W), Dgo.	600 m snm
	Rancho del Ing. Luis Peña R. (), cerca de la Concordia, Mpio. de Concordia (23° 17' N, 106° 03' W), Sin.	120 msnm
<i>Pseudothelphusa mexicana</i>	Cueva La Joya, 5 km NE de Taxco, Mpio. de Taxco de Alarcón (18° 35' N, 99° 34' W), Gro.	1,800 msnm
	Valle de Bravo, Mpio. de Valle de Bravo (19° 11' N, 100° 9' W), estado de México	1,820 msnm
	Nanchititla, Mpio. de Tejupilco (18° 51' N, 100° 27' W), Edo. Méx.	1,840 msnm
<i>Pseudothelphusa morelosis</i>	Balneario "Las Estacas" (18° 43' 43" N, 99° 06' 49" W), Mpio. de Tlaltizapán, Mor.	1,000 msnm
	Oaxtepec, Mpio. de Yautepec (18° 54' N, 98° 58' W), Mor.	1,400 msnm
	Río Yautepec, Yautepec, Mpio. de Yautepec (18° 53' N, 99° 3' W), Mor.	1,300 msnm
	Barranca de Apapazco, 3.5 km de Palpam, Tlajotla, Mpio. de Miacatlán (18° 52' N, 99° 23' W), Mor.	1,800 msnm
	Río Tetlama, km 5 carretera Xochicalco-Cuantepec, Mpio. de Temixco (18° 50' N, 99° 17' W), Mor.	1,200 msnm
	Río Tembembe, desviación hacia Tetlama, Mpio. de Temixco (18° 49' N, 99° 16' W), Mor.	1,200 msnm
	Piscifactoría "El Rodeo", Mpio. de Miacatlán (18° 46' N, 99° 19' W), Mor.	1,100 msnm
	Río Chalma, Cocoyotla, Mpio. de Coatlán del Río (18° 45' N, 99° 26' W), Mor.	1,250 msnm
	Río Tetlama, carretera Temixco-Alpuyeca, 1 km antes de Palo Bolero, Mpio. de Temixco (18° 45' N, 99° 14' W), Mor.	1,290 msnm
	1 km al S de Tecalita, Mpio. de Emiliano Zapata (18° 45' N, 99° 10' W), Mor.	1,200 msnm
	Río de Pueblo Nuevo, Mpio. de Tlaltizapán (18° 42' N, 99° 9' W), Mor.	1,000 msnm
	Canal de riego en Tlaquitenango, Mpio. de Tlaquitenango (18° 38' N, 99° 9' W), Mor.	1,000 msnm
	Río en Puente de Ixtla, Mpio. de Puente de Ixtla (18° 37' N, 99° 19' W), Mor.	900 msnm
	Lago de Tequesquitengo, Mpio. de Jojutla (18° 36' N, 99° 15' W), Mor.	900 msnm
	Río Amacuzac, al W del pueblo de Amacuzac, Mpio. de Amacuzac (18° 35' N, 99° 22' W), Mor.	900 msnm
	Arroyo Pachomas, Machintla, Tehuixtla, Mpio. de Jojutla (18° 33' N, 99° 16' W), Mor.	900 msnm
	Río La Muñeca, 1 km W de Tonicico, Mpio. de Tonicico (18° 48' N, 99° 40' W), Edo. Mex.	1,640 msnm
Cueva Aguacachil, Mpio. de Taxco de Alarcón (18° 35' N, 99° 34' W), Gro.	1500 msnm	
<i>Pseudothelphusa nayaritae</i>	Arroyo El Guayabito, Mecatán, Mpio. de San Blas (21° 30' N, 105° 10' W), Nay.	300 msnm
<i>Pseudothelphusa nelsoni</i>	El Limo, (probable ubicación: El Limo Xoco, Mpio. de Zapotitlán de Tablas; 17° 11' N, 98° 52' W), Gro.	1,830 msnm

Tabla 6. Altitud sobre el nivel de mar de las localidades registradas para cada especie, cont.

Especie	Localidad	Altitud
<i>Pseudothelphusa parabelliana</i>	Cerro El Vigía, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Mpio. de San Andrés Tuxtla (18° 36' N, 95° 4' W), Ver.	160 msnm
<i>Pseudothelphusa pecki</i>	10 km S de Valle Nacional, Mpio. de San Juan Bautista Valle Nacional (17° 42' N, 96° 19' W), Oaxaca.	600 msnm
	Metates, km. 65 de la carretera Tuxtepec-Oaxaca, Oax.	850 msnm
	km. 52 de la carretera Tuxtepec-Oaxaca, Oax.	800 msnm
<i>Pseudothelphusa peyotensis</i>	Sierra Alica, 48 km S de San Juan Peyotán, Mpio. de El Nayar (22° 25' N, 104° 23' W), Nay.	700 msnm
	Cerro Cangrejo, 10 km NW de Mesa del Nayar, Mpio. de El Nayar (22° 26' N, 105° 1' W), Nay.	700 msnm
	Manantial El Durazno, 2 km NNW de los Sabinos, Mpio. de El Nayar (21° 5' N, 104° 38' W), Nay.	1,100 msnm
<i>Pseudothelphusa rechingeri</i>	Mpio. de Elota (23° 58' 08" N, 106° 42' 39" W), Sin.	60 msnm
<i>Pseudothelphusa seiferti</i>	38 km S de Mazamitla, Río Tuxpan, Mpio. de Tamazula de Gordiano (19° 40' N, 103° 15' W), Jal.	1,120 msnm
	Río Ayotitlán, Sierra de Manantlán, Mpio. de Tecolotlán (20° 13' N, 103° 56' W), Jal.	1,300 msnm
	Arroyo Tecolote, 4 km NNE de Ciudad Castillo, Mpio. de Casimiro Castillo (19° 37' N, 104° 24' W), Jal.	360 msnm
	Arroyo Ayotitlán, Sierra de Manantlán, 5 km E de Ayotitlán, Mpio. de El Limón (19° 25' N, 104° 9' W), Jal.	800 msnm
	Las Juntas, Ejido de Ayotitlán, Sierra de Manantlán, Mpio. de El Limón (19° 25' N, 104° 8' W), Jal.	800 msnm
	Río Cuзалapa, Sierra de Manantlán, Mpio. de Cuautitlán (19° 23' N, 104° 17' W), Jal.	580 msnm
	La Barragana, Comala, Mpio. de Comala (19° 19' N, 103° 45' W), Col.	620 msnm
	Madrid, Mpio. de Tecomán (19° 5' N, 103° 52' W) Col.	180 msnm
<i>Pseudothelphusa sonorensis</i>	Al S de Minas Nuevas y La Aduana, Mpio. de Alamos (27° 3' N, 109° 0' W), Son.	495 msnm
	Guircaba, Mpio. de Alamos (26° 54' N, 108° 41' W), Son.	400 msnm
	La Aduana, Mpio. de Alamos (27° 55' N, 108° 55' W), Son.	500 msnm
<i>Pseudothelphusa terrestris</i>	Atemajac, 3 millas al W de Guadalajara, Mpio. de Atemajac de Brizuela (20° 8' N, 103° 43' W), Jal.	2.300 msnm

por separado a los grupos actuales de cangrejos de agua dulce que se distribuyen en México, Centro y Sudamérica. De esta forma el tronco ancestral de la tribu **Pseudothelphusini** quedó aislado y tuvo el tiempo suficiente para dispersarse a través del territorio mexicano que, en la Era Mesozoica, sólo estaba conformado por la mitad norte de lo que es ahora su extensión, en la forma de una estrecha franja central emergida que abarcaba desde la frontera con EUA y se adelgazaba hacia el sur hasta la porción occidental de Oaxaca y Chiapas. Durante el Período Cretácico se formaron los basamentos orográficos que dieron origen a las sierras Madre Occidental y del Sur, y con ello es posible que se haya iniciado la fragmentación de la distribución de las formas ancestrales. Posteriormente, en el Cenozoico (65-1 Ma), cuando prácticamente se formó toda la orografía del

territorio mexicano, se presentaron los fenómenos geológicos que mayor influencia tuvieron en la diversificación y distribución de los pseudotelfusinos.

El análisis de la presencia de los cangrejos dulceacuícolas de la tribu **Pseudothelphusini** en el territorio de México, deja en claro la presencia de seis patrones de distribución geográfica, formados por las localidades registradas para dos a cinco especies. Una de las condiciones que se siguió para reconocerlos fue que las formas que los integraron tuvieran relaciones filogenéticas cercanas. También se identificaron trazos individualizados de especies reconocidas para varias localidades.

Por otro lado, se observó que los patrones reconocidos tienen una relación evidente con la distribución de otros animales acuáticos como los peces de los géneros **Chirostoma** (**Atherinidae**) y **Poecilopsis** (**Poecilidae**), así como los pertenecientes a la familia **Goodeidae** (Barbour, 1973; Moncayo *et al.*, 2001; Mateos *et al.*, 2002; Domínguez, 2004). Estas especies son habitantes comunes de arroyos y ríos de la vertiente del Pacífico, que se localizan desde altitudes bajas y climas tropicales hasta arroyos y lagos de montaña a altitudes mayores y climas templados. Es muy posible que ambos grupos estuvieron expuestos a los mismos eventos geológicos, por lo que su distribución actual tiene coincidencias estrechas.

Tanto en peces como en crustáceos el Eje Neovolcánico Transversal tuvo una gran relevancia en la separación de las poblaciones ancestrales. Aún en la actualidad esta cordillera volcánica divide grupos de especies que se han establecido en las cuencas del Lerma y del Balsas (Miller y Smith, 1986; Villalobos, 1982). Hacia la vertiente occidental los peces del género **Poecilopsis** y los cangrejos pseudotelfusinos, se encuentran divididos en dos grupos. Al norte del Eje Neovolcánico el género **Pseudothelphusa** presenta cinco especies **P. jouyi**, **P. lophophallus**, **P. nayaritae**, **P. rechingeri** y **P. sonorensis**, que morfológicamente se relacionan por la reducción del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal y filogenéticamente formaron un clado bien definido apoyado por el carácter antes mencionado, el cual se expresó como una sinapomorfía dura, en

el análisis cladístico. El patrón geográfico que despliegan estos cangrejos abarca la cuenca media y baja del río Lerma, con la distribución de *P. jouyi*. Posteriormente se continua por la vertiente del Pacífico de la sierra Madre Occidental, a través de puntos disyuntos en los estados de Nayarit, cuenca baja del río Santiago (*P. nayaritae*), Sinaloa, cuencas de los ríos Presidio, Fuerte y Piaxtla (*P. lophophallus* y *P. rechingeri*) y Sonora, cuenca del río Mayo (*P. sonorensis*). Es interesante notar, que las localidades de las últimas cuatro especies se encuentran entre los 20 y los 600 msnm, mientras que en *P. jouyi*, los sitios donde se ha registrado superan los 1,500 y llegan hasta los 2,000 msnm, con lo que se puede pensar que el incremento gradual de altitud que sufrió el Eje Neovolcánico durante su desarrollo, también afectó a esta especie de cangrejo, la cual posiblemente ya se encontraba en la cuenca del Lerma, cuando del Eje inició su formación, entre el Oligoceno y el Mioceno. También llama la atención como *P. jouyi* no presentó diferentes procesos de especiación, a pesar de que su amplia distribución fue repetidamente fragmentada durante el levantamiento de este accidente orográfico.

El patrón observado en las especies afines a *Pseudothelphusa americana* (*P. americana* fma. Mixquiahuala, *P. americana* fma. Tehuacan y *P. doenitzi*), se restringe al extremo oriental del Eje Neovolcánico y abarca del noroeste del estado de Oaxaca en la localidad de *P. doenitzi*, ubicada en el municipio de Guelatao, extremo oriental de la cuenca del Balsas. Se continua hacia el norte al municipio de San Marcos Necoxtla cerca de Tehuacán en el estado de Puebla, de ahí a los sitios registrados para *P. americana* en Tlaxcala, y Puebla, cuenca del río Chignahuapan, y finalmente al estado de Hidalgo a la localidad de Mixquiahuala en el municipio de Mixquiahuala de Juárez, cuenca del río Tula. Se tiene otro registro en la CNCR de *P. americana* para un sitio no bien ubicado entre los estados de México y Querétaro. La distribución de este grupo de especies, tiene la particularidad de encontrarse en un rango de altitud entre los 1,800 y los 2,450 msnm. Este patrón geográfico guarda relación con la evolución geológica de las cuencas del Lerma y del Balsas, las cuales en diferentes periodos de su formación compartieron el agua contenida en el antiguo lago del Valle de México, a través de

tributarios que a finales del Plioceno drenaban hacia el sistema ancestral del Balsas cerca de Cuernavaca (Barbour, 1973). Este punto es importante porque coincide con la presencia de *P. dugesi*, especie hermana del par *P. americana*-*P. doenitzi*, en el río San Antón el cual atraviesa la ciudad de Cuernavaca, y tiene su origen en la sierra de Huitzilac, límite sur de las lagunas de Zempoala. *P. dugesi* se incluyó en el patrón geográfico de las especies afines a *P. americana*, por las similitudes morfológicas que guarda con este grupo. Es posible que este desagüe haya alcanzado más hacia el sur, pues en la CNCR se cuenta con otra forma similar a *P. americana*, procedente del río Ajolotero en el Mpio. de Chilapa, Guerrero, en la vertiente sur de la cuenca del Balsas.

Durante el Pleistoceno este drenaje se cerró por actividad volcánica y una salida nueva se formó por conducto del río Tula que forma parte de la cuenca del Pánuco. También se ha sugerido (Barbour, 1973) que durante el Pleistoceno pudo haber una conexión lacustre o fluvial con los Llanos de Apan en Hidalgo y con los Llanos de Puebla, por una abertura en el extremo noreste del Valle de México. Lo cual tiene congruencia con la presencia de *P. americana* en los estados de Puebla y Tlaxcala, así como con *P. americana* fma. Mixquiahuala, en el estado de Hidalgo. Todas incluidas en la parte alta de la cuenca del Pánuco. En los peces de la familia Goodeidae dos especies hermanas del género *Goodea*, *G. gracilis* y *G. Atripinis*, así como *Xenotoca variata* y *Girardinichthys multiradiatus*, presentan un patrón de distribución que sugiere la conexión entre la porción alta de las cuencas Lerma y Pánuco hace aproximadamente 1 millón de años (Domínguez, 2004).

Con esto se puede pensar que en algún momento de la historia geológica de las cuencas Lerma y Balsas, el ancestro de estas formas afines a *P. americana* tenía una distribución amplia a través de los diferentes arroyos que drenaban el lago del Valle de México, o que nacían de las cordilleras que rodeaban esta cuenca lacustre y conforme la topografía de la zona cambió esta distribución quedó fragmentada en las especies que conocemos actualmente de este grupo. Esta hipótesis se relaciona con la distribución de otros organismos como los acociles crustáceos cambáridos del género *Cambarellus* (*C. lermensis*,

C. zempoalensis y el complejo de especies de **C. montezumae**) y los peces aterínidos, godeidos y poecilidos. Entre estos grupos se encuentran especies que se distinguen por la amplia distribución que presentan y por la variación morfológica que se observa a través de sus poblaciones, lo cual es un reflejo de las conexiones temporales que han tenido las cuencas mencionadas (Villalobos, 1955, 1982; Barbour, 1973; Domínguez, 2004). Resalta el hecho de que los acociles y los peces mencionados, son considerados parte de la fauna de origen Neártico que se distribuye en el centro de México, y que estos organismos al igual que los cangrejos de agua dulce afines a **P. americana**, con un origen Neotropical, fueron afectados por los mismos eventos geológicos. La presencia de ambos tipos de fauna en esta región concuerda con la idea del trazo Mesoamericano de montaña propuesto por Halffter (2003).

El siguiente patrón incluye a **Pseudothelphusa peyotensis** y las especies afines a ella, **P. terrestris** y **P. leiophrys**. Las tres formas despliegan una distribución muy peculiar, ya que forman un trazo que atraviesa de sur a norte el extremo occidental de la cuenca del Lerma y del Eje Neovolcánico. Mateos *et al.* (2003), encuentran una distribución similar en peces del subgénero **Poecilopsis**, estos autores explican la presencia de dos especies de este taxón (**Poecilopsis (P.) latidens** y **P. (P.) presidionis**) a lo largo de la costa del Pacífico, es decir al sur y al norte del Eje Neovolcánico. Para ello buscan posibles rutas de dispersión que hayan podido usar los ancestros de estas formas para atravesar el Eje Neovolcánico, el cual constituye el principal accidente orográfico que dividió las poblaciones ancestrales del subgénero en dos grupos de especies, localizadas al sur y al norte de esta barrera. La explicación más adecuada que encuentran para esta distribución la desarrollan alrededor del graben de Colima y del graben Tepic-Zacoalco, que se extiende en la forma de la mitad de un círculo a través de los estados de Colima, el extremo occidental del de Jalisco y una buena parte del occidente de Nayarit (Fig. 26).

En tiempos del Plioceno esta falla geológica formó una fosa, donde se generaron una serie de lagos (Sayula, Zacoalco, Atotonilco y San Marcos) que posiblemente estuvieron conectados con el río Armería o con el río Coahuayana.

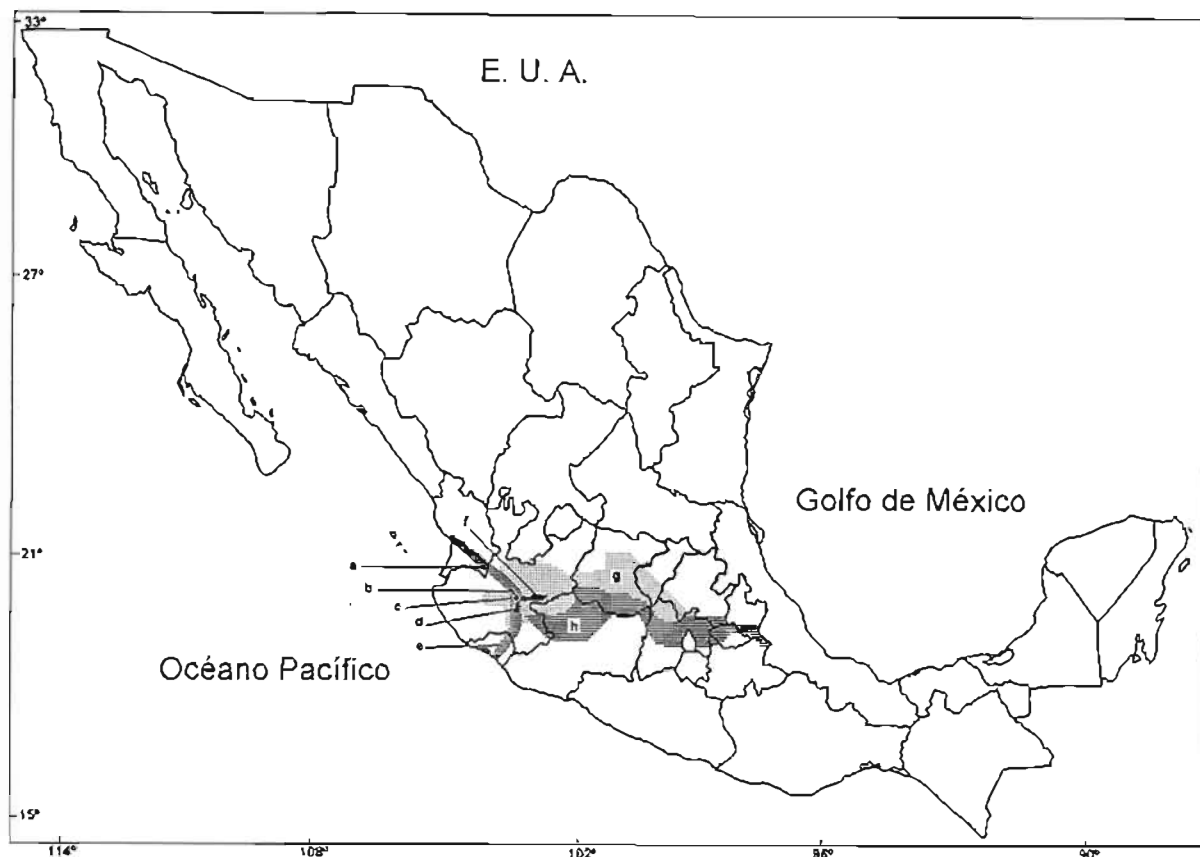


Figura 23. Algunas formaciones geológicas que tuvieron influencia en la diversificación y distribución de la tribu Pseudothelphusini: a) graben de Tepic-Zacoalco, b) lago de Atotonilco, c) lago de San Marcos, d) lago de Sayula, e) graben de Colima, f) lago de Chapala, g) cuenca del río Lerma, h) Eje Neovolcánico (modificado de Mateos *et al.*, 2003).

Esta cuenca estuvo abierta por algún tiempo hasta que la actividad volcánica a finales del Plioceno la fragmentó y cerró por completo (Mateos *et al.*, 2003). Es muy interesante como esta idea concuerda completamente con la distribución de las tres especies de *Pseudothelphusa*, lo que podría estar indicando que el ancestro de ellas usó los cuerpos de agua que existieron en el graben para dispersarse a través de los estados mencionados, incluso la similitud morfológica que se presenta entre ellas, probablemente indique una separación reciente de sus poblaciones.

En la misma porción del occidente de México, ocupada por los estados de Colima, Jalisco y Nayarit, se presentan dos trazos individuales representados por la distribución geográfica de las especies *Pseudothelphusa digueti* y *P. seiferti*, un poco más al oeste y sur de las formas mencionadas en el párrafo anterior. La

primera de este par, *P. digueti*, se ubica en la vertiente interna de la sierra de Manantlán, ocupando arroyos y ríos entre los 800 y 1,500 msnm, que muy posiblemente en su curso final vierten hacia la cuenca del lago de Chapala. Por su parte, *P. seiferti*, ocupa una porción más amplia de territorio, que incluye la vertiente externa que drena hacia la planicie costera del Pacífico de las sierras de Cacoma, Manantlán, Perote, El Mamey y se extiende hacia el sur hasta la vertiente sur del volcán Nevado de Colima, siguiendo el curso del río Tuxpan. Una tercera especie registrada en esta región es *P. dilatata*, de la cual se menciona como localidad Tipo el estado de Colima y en el presente estudio se anexa un sitio localizado al sureste de Colima, en el río Ario de Rosales, tributario de la cuenca del Balsas, Mpio. de Nuevo Urecho, Michoacán. Aunque estos ejemplares presentan cierta variación en la morfología del primer gonópodo del macho con respecto al Holotipo revisado en el USNM.

Para otro grupo de organismos como los peces, por la diversificación que sufrieron goodeidos y poecilidos, el área mencionada constituye una zona biogeográfica singular, donde se encuentran especies endémicas de las cuencas Ameca, Armería y Coahuayana, un tanto ajenas a las formas que se distribuyen en el Eje Neovolcánico y las que ocupan la vertiente de la costa del Pacífico, al norte y sur de esta cordillera (Mateos *et al.*, 2003; Domínguez, 2004; Huidobro *et al.*, sometido). Geológicamente es el punto de confluencia entre la porción final de la sierra Madre Occidental, el extremo occidental del Eje Neovolcánico y el principio de la sierra Madre del Sur, por lo que la complejidad orográfica que ahí se presenta es considerable. De acuerdo a Marshall (2000) esta región tiene una formación antigua asociada al norte con la sierra Madre Occidental. Sin embargo, la intensa actividad tectónica y volcánica que se presentó entre el Oligoceno y Mioceno, relacionada con la formación del golfo de California, y en tiempos más recientes (Pleistoceno), favorecieron los procesos de especiación, a través de la fragmentación de la distribución de las formas ancestrales dulceacuícolas.

Para los cangrejos de agua dulce las cinco especies registradas en esta región, es poco lo que se puede decir, excepto por *Pseudothelphusa peyotensis*, *P. terrestris* y *P. leiophrys*, quienes muestran una historia

geológica, filogenética y geográfica, íntimamente relacionadas. En las otras tres especies *Pseudothelphusa digueti*, *P. dilatata* y *P. seiferti*, es necesario efectuar estudios más intensos para conocer su distribución y la posible presencia formas nuevas.

Los siguientes patrones de distribución se presentan en la cuenca del Balsas. La información que se tiene de las especies que habitan en esta gran depresión es escasa y está restringida a una cuantas regiones que se sitúan tanto en la vertiente norte que colinda con los estados de Morelos, México y Michoacán, como en la del sur que abarca todo el estado de Guerrero. A pesar de ello, con los escasos registros que se cuenta, es posible pensar que la riqueza de los cangrejos de agua dulce es similar a la que se presenta en la cuenca del Lerma y que esta región puede ser destacada como un área importante de endemismos para el género *Pseudothelphusa*.

Biogeográficamente la depresión del Balsas constituye una barrera antigua y eficiente para la fauna de montaña, su baja altitud (entre 300 y 500 msnm), altas temperaturas y su clima seco, separan los sistemas montañosos del Eje Neovolcánico y de la sierra Madre del Sur, así como a la biota que se distribuye en ellos (Halffter, 1987). Los datos que se tienen de los cangrejos de agua en esta zona, proceden en su mayoría de altitudes mayores a los 1,000 msnm, y se localizan en las cordilleras que rodean esta cuenca, mostrando una mayor afinidad por los arroyos y ríos que se presentan en el ambiente montano.

En la vertiente norte de la cuenca se presenta el patrón formado por las especies *Pseudothelphusa granatensis* y *P. mexicana*, dos formas hermanas con una distribución restringida un área donde confluyen los estados de México, Guerrero y Morelos. Topográficamente esta zona se caracteriza por la existencia de cañones profundos que forman parte de la sierra de Taxco y por los cuales fluyen ríos de caudal importante como el Cutzamala y el Ixtapan (Tamayo, 1949).

Individualmente especies como *P. morelosis* y *P. belliana* fma. Agua Blanca, se han registrado en varias localidades pero se mantienen restringidas a un área geográfica muy particular. La primera especie, es un habitante común en ríos y arroyos del valle de Morelos, y muy posiblemente se extienda en su

distribución hasta el estado de Guerrero. El análisis morfológico efectuado en los ejemplares provenientes de las más de 20 localidades, presentaron pequeñas variaciones en la morfología de los elementos apicales del primer gonópodo, indicando el probable aislamiento que están sufriendo las poblaciones de *P. morelosis* a través del sistema de cuencas hidrológicas del estado de Morelos, el cual se caracteriza por la presencia de manantiales y una red fluvial de pequeños arroyos, varios de ellos de temporal, así como ríos de cauce moderado, excepto quizá por el río Amacuzac que drena hacia el estado de Guerrero para convertirse en un tributario importante del sistema Mezcala-Balsas.

Por su parte, *P. belliana* fma. Agua Blanca tiene una distribución que se extiende en la porción alta del río Zitácuaro (1,460-1,960 msnm), el cual drena de la meseta Purepecha en Michoacán hacia la cuenca del Balsas. Para esta especie sólo se conocen dos localidades cercanas entre sí, Agua Blanca y San José Purúa.

En la vertiente sur se tiene el patrón formado por los registros de las especies relacionadas a *Pseudothelphusa belliana* (*P. hoffmannae* y *P. belliana* fma. Agua de Obispo), cuya distribución, por el momento se restringe al valle de Chilpancingo, en la vertiente interna de la sierra Madre del Sur, en altitudes que van de los 1,300 a los 1,700 msnm. Las tres especies habitan en pequeños arroyos de montaña, que posiblemente no drenan directamente a la cuenca mayor del Balsas y que están más relacionados con la porción alta de las cuencas del río Papagayo y del sistema Omitlán-Grande-Malinaltepec, con lo cual se favorece el aislamiento geográfico de las formas. El escaso conocimiento que se tiene de los cangrejos de agua dulce en la zona, nos impide tener un idea más clara sobre su presencia en la región. Sin embargo, el registro en esta pequeña área, de por lo menos siete especies (las tres mencionadas más *P. guerreroensis*, y otras tres formas aún no descritas, *P. sp. aff. a P. morelosis*, *P. sp. aff. a P. americana* y *P. sp. aff. a P. guerreroensis*, destacan al valle de Chilpancingo como una zona de especiación para el género *Pseudothelphusa*, en donde se reúnen varios morfos del primer gonópodo.

La distribución *Pseudothelphusa guerreroensis* resalta entre todo este grupo por su amplitud, ya que se presenta a través de una gran zona de más de 200 km en la vertiente interna de la sierra Madre del Sur, en el sistema Omitlán-Grande-Malinaltepec. Se tienen varios registros de la presencia de esta especie en el valle de Chilpancingo, donde se encontró en forma regular en diferentes arroyos de la región, compartiendo este ambiente con otras especies del género (*P. hoffmannae*, *P. belliana* fma. Agua de Obispo y dos formas más de *Pseudothelphusa sp.* similares a *P. morelosis* y a *P. americana*, que por el momento no han sido determinadas), fenómeno muy singular y sólo observado en muy contadas ocasiones durante nuestra experiencia en el campo. Adicional a estos datos se tiene una localidad más situada en el Municipio de Villa Sola de Vega en el estado de Oaxaca, la cual se encuentra inmersa en la porción de las cuencas Atoyac y Verde, con lo cual se extiende su intervalo de distribución varias decenas de kilómetros hacia el ESE. Llama la atención la posible existencia de una conexión ancestral entre los dos sistemas mencionados, Omitlán-Grande-Malinaltepec y Atoyac-Verde, que permitió la distribución amplia de *P. guerreroensis*. En la actualidad este territorio se encuentra fuertemente accidentado por la presencia de pequeñas cordilleras que en su conjunto forman la sierra Madre de Oaxaca y que delimitan a la cuenca del Balsas en el extremo oriental.

En lo que respecta a las especies del género *Tehuana*, se aprecia una restricción en su distribución a la región delimitada por el istmo de Tehuantepec, teniendo preferencia por arroyos y ríos localizados en altitudes menores a los 1,000 msnm, tributarios de cuencas como la del río Papaloapan y el sistema fluvial Tonalá-Coatzacoalcos-Grijalva. Es curioso que este género se distribuya en las tierras bajas del istmo, el cual biogeográficamente es considerado un importante sitio de bifurcación para la biota Neotropical (Huidobro *et al.*, sometido), en particular del trazo Mesoamericano propuesto por Morrone y Márquez (2003). Es posible que esta distribución explique más las relaciones filogenéticas entre *Tehuana* y *Pseudothelphusa* como géneros hermanos y la separación geográfica

de ambos taxa, *Tehuana* ocupando la planicie costera del golfo de México y *Pseudothelphusa* extendiéndose a lo largo de la vertiente del Pacífico.

Geológicamente el istmo es una zona muy compleja (Ferrusquía, 1993), en donde se han desarrollado eventos tectónicos como cambios en el nivel de mar y de elevación continental quedando pequeñas cuencas aisladas como parte de una gran planicie antigua (De Cserna, 1989). En esta amplia zona continental se presentó una importante oscilación del nivel del mar durante el Mioceno, lo que permitió una comunicación intermitente entre las cuencas hidrológicas y favoreció la distribución de la biota Neotropical en ambas vertientes de México (Huidobro *et al.*, sometido).

Dentro del género *Tehuana* las especies también mostraron coincidencia entre relaciones filogenéticas cercanas y distribución geográfica similar. Especies como *T. complanata*, *T. jacatepecensis* y *T. lamellifrons*, que formaron un clado en el árbol de consenso estricto, geográficamente se mantienen aisladas del resto del género en una franja estrecha de territorio que se extiende entre la sierra Madre de Oaxaca y la planicie costera del golfo de México, que se limita hacia el norte por el Pico de Orizaba en el estado de Veracruz y hacia el sur alcanza al SE de Oaxaca. Esta distribución de alguna forma está relacionada con la evolución geológica de la cuenca del río Papaloapan, aunque por lo aislado y escaso número de las localidades registradas para dichas formas, no se puede establecer un patrón geográfico más definido.

El otro grupo de especies del género *Tehuana*, integrado por *T. lamothei*, *T. diabolis*, *T. chontalpaensis*, *T. poglayenorum* y *T. veracruzana*, presentaron una distribución geográfica que abarca dos zonas disyuntas, hacia el norte en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, en la vertiente sur de la cuenca del río Papaloapan, y hacia el sur en dos puntos separados en la frontera de los estados de Veracruz y Tabasco (cuenca del río Tonalá), así como de Tabasco y Chiapas (cuenca del río Grijalva), en el extremo NW de la vertiente de la sierra Norte de Chiapas, donde se encuentran las cabeceras de las cuencas de los ríos Tonalá y Mezcalapa- Grijalva. Patrones de distribución como este también se presentan en los cangrejos de agua dulce pertenecientes a la tribu **Potamocarcinini**, en donde

especies del género *Odontothelphusa*, también muestran una distribución disyunta, con localidades en Los Tuxtlas, Tabasco y Chiapas (Alvarez y Villalobos, 1997b). De la misma forma, en otros cangrejos dulceacuícolas de la familia *Trichodactylidae* en particular la especie *Avotrichodactylus constrictus*, presenta la misma distribución (Alvarez y Villalobos, 1997b).

Las formas restringidas a la región de Los Tuxtlas, en particular *T. poglayenorum*, han aprovechado las características fisiográficas de la sierra formada por los volcanes San Martín, Santa Marta, etc., para presentar una fuerte diversificación que en la actualidad se encuentra poco estudiada, es muy posible de que las diferentes formas que se han citado en al menos 17 localidades, en realidad constituyan un complejo de especies, que tiene que ser revisado con más detalle. Las otras dos especies, *T. diabolis* y *T. veracruzana*, por el momento se conocen para un área restringida. La primera de ellas se ha ubicado en varias localidades casi todas relacionadas a la cuenca del lago de Catemaco y en el río grande de Catemaco (o Río Tuxtla), que forma el salto de Eyipantla y drena hacia el SW constituyen un tributario importante de la cuenca del Papaloapan.

La segunda, *T. veracruzana*, geográficamente marca el límite sur de este grupo de tehuanas que se distribuyen a lo largo y ancho de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, y sólo es conocida para la localidad Tipo.

Finalmente, se encuentran las dos formas que tienen que ser asignadas a géneros nuevos. Destaca el hecho de que estas formas en el análisis filogenético se presentaron como hermanas de los géneros *Tehuana* y *Pseudothelphusa*, y geográficamente se localizan en el istmo de Tehuantepec, una región que como ya hemos mencionado, tiene una importancia singular en la separación de la biota Neotropical, patrón que también se ha reconocido en los cangrejos de agua dulce estudiados. La primera de ellas, *Gen. nov.1 galloi*, se distribuye a lo largo de la vertiente al Pacífico de la sierra Madre del Sur en los estados de Guerrero y Oaxaca, en la parte baja de las cuencas de los ríos Papagayo, Ayutla y Copalita. *Gen. nov.1 galloi* muestra relación con el componente Mesoamericano (Morrone y Márquez, 2003), en particular con el trazo que se extiende en forma paralela a la costa del Pacífico de México. La segunda, *Gen. nov.2 sulcifrons*, ocupa una zona

más cercana a la distribución del género *Tehuana*, sólo se conoce para a localidad Tipo en Villa Hidalgo Yalag, Mpio. de Villa Hidalgo, Oaxaca. Aunque no se tienen datos del río donde fue recolectada, el sitio se ubica en la cabecera de la cuenca del río Coatzacoalcos.

Conclusiones

1) La información que se tiene en la actualidad sobre la presencia de la tribu **Pseudothelphusini** tiene grandes huecos que es necesario rellenar con muestreos intensivos en diferentes regiones del país, con el fin de completar los patrones de distribución que presentan los diferentes grupos de especies. A pesar de esta falta de información y por su presencia en una gran extensión del territorio mexicano, es posible suponer que los cangrejos de agua dulce ya se encontraban en nuestro país, desde antes de que se separaran los dos grandes bloques americanos y que la revolución orográfica que sufrió México a partir del Terciario, pero principalmente durante el Oligoceno y el Mioceno tardío (36 a 15 millones de años), constituyó el principal factor que provocó la fragmentación de las poblaciones ancestrales y dio origen a los procesos de especiación que resultaron la diversificación actual del grupo.

2) La mayoría de las especies incluidas en la tribu **Pseudothelphusini** tienen preferencia por ambientes montañosos por arriba de los 1,000 msnm. Por su limitada capacidad de dispersión es posible pensar que han permanecido en estos ambientes desde su formación geológica. Esta distribución concuerda con las características orográficas de la Zona de Transición Mexicana, en la que el 70% de su territorio se encuentra en altitudes similares, y de acuerdo al esquema que describe se relaciona más con el patrón Mexicano de Montaña de Morrone y Márquez (2003), compuesto por especies que se distribuyen en ambientes montañosos por arriba de los 1,000 msnm, en las provincias de la sierra Madre

Occidental, la sierra Madre Oriental, el Eje Neovolcánico, la depresión del Balsas y la sierra Madre del Sur.

3) Se concluye que los principales eventos geológicos, tectónicos y volcánicos, que influyeron en la distribución y diversificación de la tribu **Pseudothelphusini** fueron el levantamiento de la porción sur de la sierra Madre Occidental, las fallas tectónicas relacionadas con la separación de la península de Baja California, la formación del Eje Neovolcánico y los movimientos de tributarios y lagos que han integrado las cuencas hidrológicas del Lerma-Santiago y del Balsas, a lo largo de su evolución geológica.

4) Se detectaron regiones geográficas que sobresalen por el número de especies que se reúnen en ellas. El extremo occidental del Eje Neovolcánico donde coinciden el final de la sierra Madre Occidental, el inicio del Eje Neovolcánico y el inicio de la sierra Madre del Sur, el valle de Chilpancingo en Guerrero y la región de Los Tuxtlas en Veracruz.

5) Al igual que en el trazo Mesoamericano de Morrone y Márquez (2003), el istmo de Tehuantepec se destaca, como el punto de bifurcación de la tribu **Pseudothelphusini**, en particular para los géneros **Pseudothelphusa** y **Tehuana**. Esto coincide con la presencia en el istmo, de una alta diversidad de géneros para la subfamilia, ya que de acuerdo con Alvarez *et al.* (1996) se han registrado 15 géneros, y con los datos que se aportan en la presente tesis, este número se puede elevar a 18 (considerando que las formas **Gen. nov.1 galloi**, **Gen. nov.2 sulcifrons** así como **Epithelphusa chiapensis**, deben ser ubicadas en su propio género). Esta congregación de géneros es la mayor que se ha citado para el continente, pues Campos *et al.* (2002) mencionan para el área de Centroamérica, de Guatemala a Panamá, la presencia de 10 géneros, para Colombia 11, para Venezuela ocho y para Ecuador tres, mientras que Magalhaes (2003) cita cinco para la cuenca del Amazonas. Lo cual pone un duda la hipótesis de Rodríguez (1986), quien considera a Colombia y Venezuela como centros de dispersión de la

familia **Pseudothelphusidae**, por la gran diversificación al nivel de géneros que se presenta en dichos países. En esta zona del sur de México, además se encuentran representadas tres de las cinco tribus que componen la familia, situación que no se presenta en ninguna otra región del continente.

CAPITULO III

TAXONOMIA DE LA TRIBU PSEUDOTHELPHUSINI

Resumen

En el trabajo taxonómico se efectuó una revisión morfológica exhaustiva, para comparar los caracteres somáticos y reproductivos que definen a los géneros y especies de la tribu. Con base en dicho análisis y en los resultados obtenidos en el análisis filogenético, se propone una nueva nomenclatura para la morfología del primer gonópodo del macho así como una nueva clasificación para los miembros de la tribu **Pseudothelphusini**, los cuales se incluyen en cinco géneros y 31 especies formalmente descritas, tres más son revalidadas taxonómicamente (*Pseudothelphusa digueti*, *P. dugesi* y *P. nelsoni*), y otras cinco que se presentan en esta tesis como nuevas y se describirán formalmente en un artículo próximo. Por último, *Pseudothelphusa ayutlaensis* queda sinonimizada a *Gen. nov.1 galloi*.

Introducción

La organización taxonómica de los cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae se ha ido complicando a través de los años, debido por un lado a la gran cantidad de formas que se han descubierto en las últimas décadas y por otro, al número reducido de caracteres somáticos que ayuden al reconocimiento de los diferentes taxa que integran este diverso grupo de crustáceos decápodos. Como hemos repetido a lo largo del trabajo, la morfología del primer gonópodo del macho es la estructura principal de apoyo y herramienta para su clasificación. En este apéndice sexual se han logrado expresar los múltiples procesos de especiación y diversificación que han sufrido los pseudotelfúsidos a través de su historia evolutiva en el continente americano, la cual ha estado íntimamente ligada con la evolución geológica que ha este sufrido desde épocas tempranas de su formación.

La nomenclatura compleja de los cangrejos de agua dulce, es el resultado de la infinidad de variantes que se presentan en la forma y ornamentación de los elementos apicales del primer gonópodo del macho y en la combinación de estas estructuras con las características del caparazón, de las quelas y de los apéndices

ambulatorios.

La tribu **Pseudothelphusini** muestra una morfología en el apéndice reproductor del macho, que la separa del resto de las tribus que integran la subfamilia **Pseudothelphusinae**. Entre los atributos más importantes están la fusión de las superficies caudal y marginal, y su proyección en el tercio distal como una lámina uni, bi o trilobulada; la torsión del tercio distal hacia la línea media del cuerpo, perceptible con mayor claridad en la porción final de la sutura marginal, la cual principia en la superficie mesial del apéndice y termina en la porción cefálica; la forma de la cavidad ápice en una U, cuya abertura queda en posición cefálica, siempre cerrada por el proceso mesial, el cual por lo general se sitúa transversalmente al eje principal del gonópodo; la posición caudal de la abertura del canal espermático y la ausencia de ornamentación en la superficie lateral, en la forma de placas apicales u otras estructuras.

Los resultados del análisis filogenético permitieron concluir que la tribu está integrada por cinco géneros y 34 especies, más cinco que aquí se presentan como nuevas y que serán descritas formalmente en un artículo posterior.

Objetivos particulares

- Revisar los ejemplares de la tribu **Pseudothelphusini** que se encuentran depositados en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología y en la Colección de Crustáceos del Instituto Smithsonian (USNM).
- Realizar un estudio morfológico detallado de la anatomía de los cangrejos pseudotelfúsidos, especialmente de los genitales de los machos (gonópodos), para revisar la pertinencia de la nomenclatura actual y poder reconocer caracteres homólogos.
- Elaboración de descripciones para cada especie, enfatizando en las formas escasamente conocidas y en aquellas descritas desde principios de siglo hasta la década de los sesenta, antes de que se desarrollara la nomenclatura que actualmente se usa en la organización taxonómica de la tribu.

- Elaboración de claves de identificación para el reconocimiento de los géneros y especies de la tribu **Pseudothelphusini**.
- Integración de toda la información en un capítulo sobre taxonomía de la tribu, donde las especies recibirán un tratamiento monográfico.

Antecedentes

La historia taxonómica de los cangrejos de agua dulce de México data de mediados del siglo XIX, cuando Henri De Saussure visitó y efectuó recolectas de diversas formas de crustáceos decápodos dulceacuícolas en diferentes localidades del territorio mexicano así como en varias islas de las Antillas (Saint Thomas, Haití, Jamaica y Cuba) (De Roguin y Weber, 1993). Este fue uno de los primeros registros de la presencia de cangrejos dulceacuícolas en América, ya que anteriormente Latreille (1825), Randall (1840), H. Milne Edwards y Lucas (1844) y H. Milne Edwards (1853), habían descrito algunas especies y las ubicaron en la tribu de los **Thelphusiens** (= **Thelphusidae** H. Milne-Edwards, 1837), donde se encontraban todas las especies europeas, asiáticas y africanas conocidas hasta ese entonces. Al percibir el incremento de especies americanas, De Saussure (1857), propuso la creación de un género nuevo intermedio entre **Thelphusa** Latreille, 1819 y **Potamia** Latreille, 1831, para recibir las. De esta forma se erigió al género **Pseudothelphusa** De Saussure, 1857, cuya especie Tipo es **Pseudothelphusa americana** De Saussure, 1857.

Posteriormente, a finales de ese siglo, Ortmann (1893) revisa la situación del género y de las especies recientemente descritas, y propone la creación de la Tribu **Pseudothelphusini** y la subfamilia **Pseudothelphusinae**, para separar taxonómicamente aún más a los telphúsidos americanos de los del viejo continente. Por esos mismos años y hasta principios del siglo XX, la Dra. M. J. Rathbun, revisa los ejemplares depositados en museos de historia natural de Europa (Museo Británico y el de Historia Natural de Paris) y de Estados Unidos (Instituto Smithsonian), y contribuye al conocimiento de los pseudotelfúsidos mexicanos

con la descripción de más quince especies nuevas, con las cuales se empezó a vislumbrar la diversificación que sufrió este género en nuestro país.

En la última mitad del siglo XX, iniciaron sus estudios sobre la familia diferentes investigadores que, a través de revisiones de los taxa ya establecidos y de descripciones de géneros así como de especies nuevas, sentaron las bases de la clasificación actual. Gran parte de esta labor tuvo como plataforma el trabajo realizado por dos carcinólogos alemanes Bott (1970) y Pretzmann (1972, 1975). Este último además contribuyó con la descripción de varias especies nuevas para nuestro país (Pretzmann 1965, 1968, 1980). En la década de los sesentas Rodríguez y Smalley (1969), publicaron la primera y única revisión de los cangrejos de agua dulce de México, en la cual describieron un género, un subgénero y siete especies nuevos. Más tarde Rodríguez (1982) publicó su monografía sobre la familia **Pseudothelphusidae** de América, en donde retoma la organización taxonómica del grupo, erigiendo y revalidando antiguos niveles jerárquicos, como las tribus, para tratar de ofrecer una clasificación práctica de la familia, que además refleje las principales líneas filogenéticas que dieron origen a la diversidad actual de estos cangrejos. Villalobos (1982) integra una lista de los decápodos de Mesoamérica en donde incluye 55 especies de cangrejos de agua dulce que se distribuyen en México, Centroamérica y las grandes Antillas. En los últimos doce años el conocimiento de los pseudotelfúsidos mexicanos se ha actualizado a través de la descripción de géneros (Alvarez, 1989; Alvarez y Villalobos, 1991) y especies nuevas (Alvarez, 1987; Alvarez y Villalobos, 1990, 1994b, 1996, 1997, 2003), con la elaboración de listas de especies (Villalobos *et al.*, 1993), estudios regionales (Alvarez *et al.*, 1996; Alvarez y Villalobos, 1997; Alvarez *et al.*, 1999) y con la propuesta de hipótesis sobre el origen y distribución de estos decápodos (Alvarez y Villalobos, 1994a).

Metodología

La revisión morfológica de los géneros y especies que pertenecen a la tribu **Pseudothelphusini** (Tabla 7), se llevó a cabo poniendo especial énfasis en

aquellas estructuras con valor taxonómico para el grupo. Para evitar las determinaciones erróneas se usaron, hasta donde fue posible, los ejemplares Tipo de cada especie (Holotipos o Paratipos), que se encuentran depositados en la CNCR y en la colección de crustáceos del USNM. En ausencia de éstos, se buscaron cangrejos recolectados en lugares cercanos a la localidad Tipo y se efectuaron viajes de recolecta a dichos sitios con el objeto de obtener Topotipos.

En la CNCR se encuentran ejemplares de la mayoría de las formas de la tribu **Pseudothelphusini**, existen un poco más 800 cangrejos provenientes de 218 localidades, con lo cual se abarcó el área de su distribución hasta ahora conocida en México. Mientras que en el USNM se revisaron 18 especies, representadas por un poco más de 100 ejemplares, recolectados en 28 localidades.

La nomenclatura que se usó como base para la designación de los diferentes caracteres del primer gonópodo, es la propuesta por Smalley (1964a). En esta tesis se proponen varias modificaciones, con el fin de poder establecer las homologías entre los diferentes géneros que constituyen la tribu **Pseudothelphusini**, así como con los géneros de otras tribus hermanas. Estas difieren en buena medida con la idea nomenclatural sugerida por Rodríguez (1982; 1986), en la cual propone que el lóbulo en forma de hacha (proceso mesial), característico de los géneros **Pseudothelphusa**, **Tehuana** y **Disparithelphusa**, es homólogo al que se presenta en **Epithelphusa** (**E. mixtepeensis**) y en los géneros de otras tribus como **Elsalvadoria** (**Hypolobocerini**), aunque se originen y se localicen en diferentes superficies del primer gonópodo. Los cambios sugeridos en la presente tesis, se explicarán con mayor amplitud en el apartado de caracteres morfológicos usados.

La información morfológica obtenida se organizó a manera de una monografía, que incluye, diagnosis para la familia, subfamilia, tribu y los géneros, claves para las tribus presentes en México, para los géneros así como para las especies de la tribu **Pseudothelphusini**, y un tratamiento taxonómico completo para cada especie, que incluye: sinonimia, descripción morfológica, relación de todas las localidades en donde ha sido recolectada la especie (localidad, altitud, municipio, estado, coordenadas geográficas), relación de lotes incluyendo la

colección en donde están depositados y observaciones sobre las variaciones morfológicas encontradas en los organismos revisados, o sobre las relaciones que se pueden presentar entre las especies, o sobre la disposición de los ejemplares de la serie Tipo.

Para la integración de las descripciones de las especies se usaron ejemplares adultos, con el objeto de evitar las variaciones morfológicas que se presentan durante el desarrollo de los organismos. En particular se examinó la ornamentación del gonópodo del macho, que es donde se refleja con mayor intensidad los procesos de especiación y donde se encuentran los caracteres taxonómicos más importantes para la delimitación de géneros y especies. También se llevó a cabo una revisión de estructuras somáticas, para tratar de encontrar otros rasgos que ayuden a la separación y el reconocimiento de las especies. La morfometría básica que se practicó a los ejemplares (longitud y anchura del caparazón, longitud del isquio del endópodo y del exópodo del tercer maxilípodo, así como longitud y anchura de la abertura del canal eferente), está dada en milímetros (mm).

Las descripciones se han redactado con un estilo telegráfico. La secuencia de las características morfológicas inicia con la apariencia general del caparazón, su parte frontal, regiones posteriores a la frente y márgenes anterolaterales así como posterior. Continúa con la porción ventral, regiones frontal, epistomal, pterigostomiana y los maxilípedos externos. Posteriormente se describen los pereiópodos del primer par (quelípedos) y los cuatro pares restantes de ser ésto necesario. Se finaliza con la descripción del primer pleópodo del macho o primer gonópodo.

Para todas las especies, las características diagnósticas del primer gonópodo del macho se han ilustrado con fotografías de microscopio electrónico de barrido, de cámara digital o mediante dibujos a lápiz. Dichas imágenes fueron mejoradas con el programa Corel Draw (2002) y son presentadas en la forma de láminas.

Caracteres morfológicos usados.-

La morfología externa de los Pseudothelphusidae ofrece pocos caracteres que permitan separar las especies. Debido a que los rasgos somáticos tienen poca variación de una especie a otra, la mayoría de los autores han considerado la ornamentación apical del primer gonópodo del macho adulto, como la herramienta más importante para separar a las distintas especies, lo cual ha centralizado la taxonomía del grupo en los machos. Esto, sin embargo, puede convertirse en un problema insalvable cuando en un lote de ejemplares se presentan únicamente hembras o hembras combinadas con machos juveniles, hecho que sucede con relativa frecuencia.

Los miembros de la tribu **Pseudothelphusini** se distinguen por presentar la siguiente morfología:

Caparazón

El caparazón por lo general es transversalmente oval, siempre más ancho que largo, con las regiones branquiales fuertemente producidas y arqueadas. La posición de la porción más ancha del cefalotórax, en relación al eje longitudinal del cuerpo, se mantiene más o menos constante a través de los géneros y especies que componen la tribu y por lo común se localiza en la mitad de la región branquial (Fig. 24a). La longitud del caparazón (LC) se registró del borde frontal al borde posterior; la anchura del caparazón (AC) es la distancia máxima entre los dos márgenes laterales.

La superficie dorsal es uniforme, punteada y carece de una ornamentación marcada, salvo los lóbulos postfrontales y las prominencias branquiales que algunas veces son más o menos evidentes. Los orificios postgástricos están bien o ligeramente marcados. El surco medio que separa los lóbulos postfrontales, generalmente está presente y su profundidad varía en las distintas especies. Los surcos que delimitan las regiones corporales son someros o suavemente insinuados, excepto el surco cervical que puede ser débil o bien marcado, se extiende en forma recta o un poco arqueado, y puede alcanzar o no el margen anterolateral.

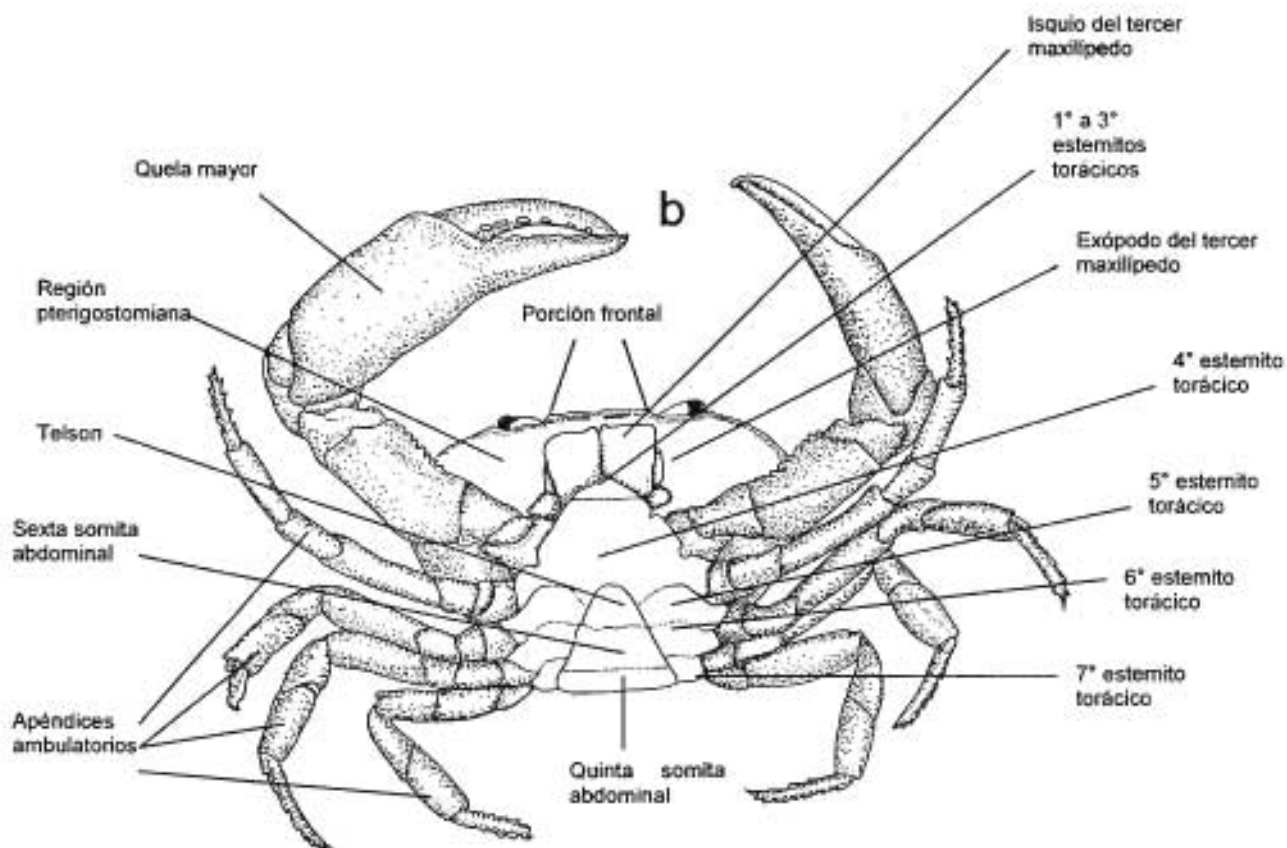
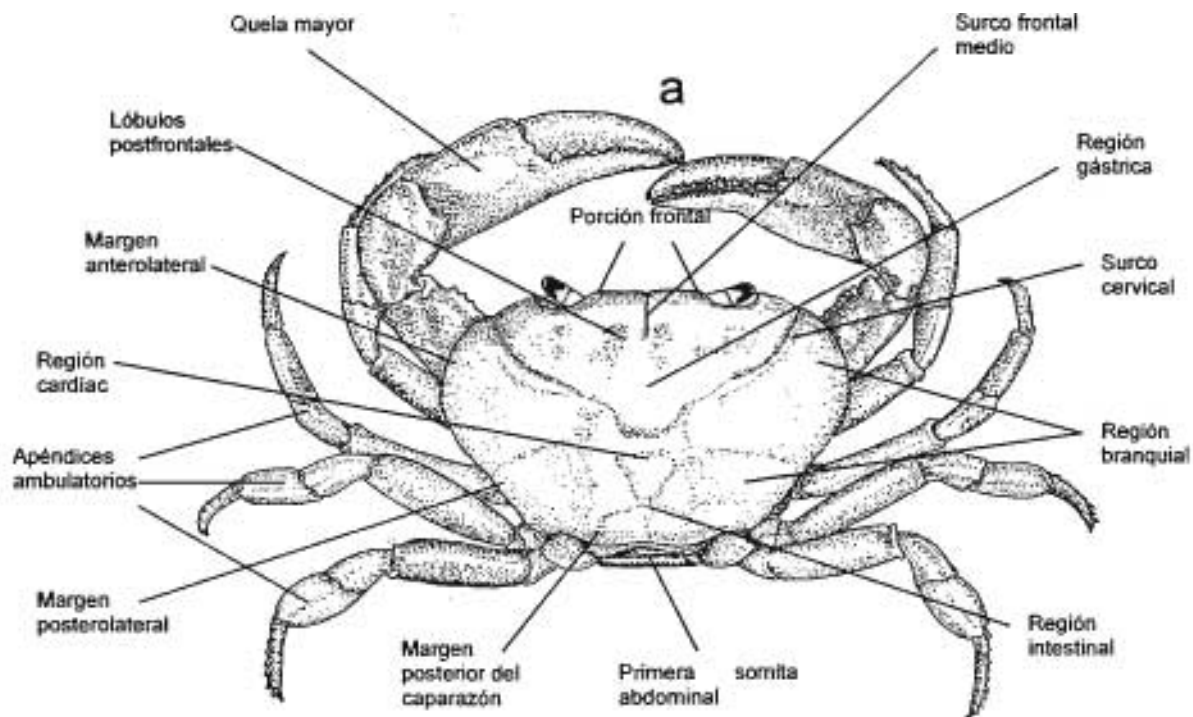


Figura 24. Rasgos somáticos de un cangrejo de agua dulce macho: a) Vista dorsal, b) Vista ventral.

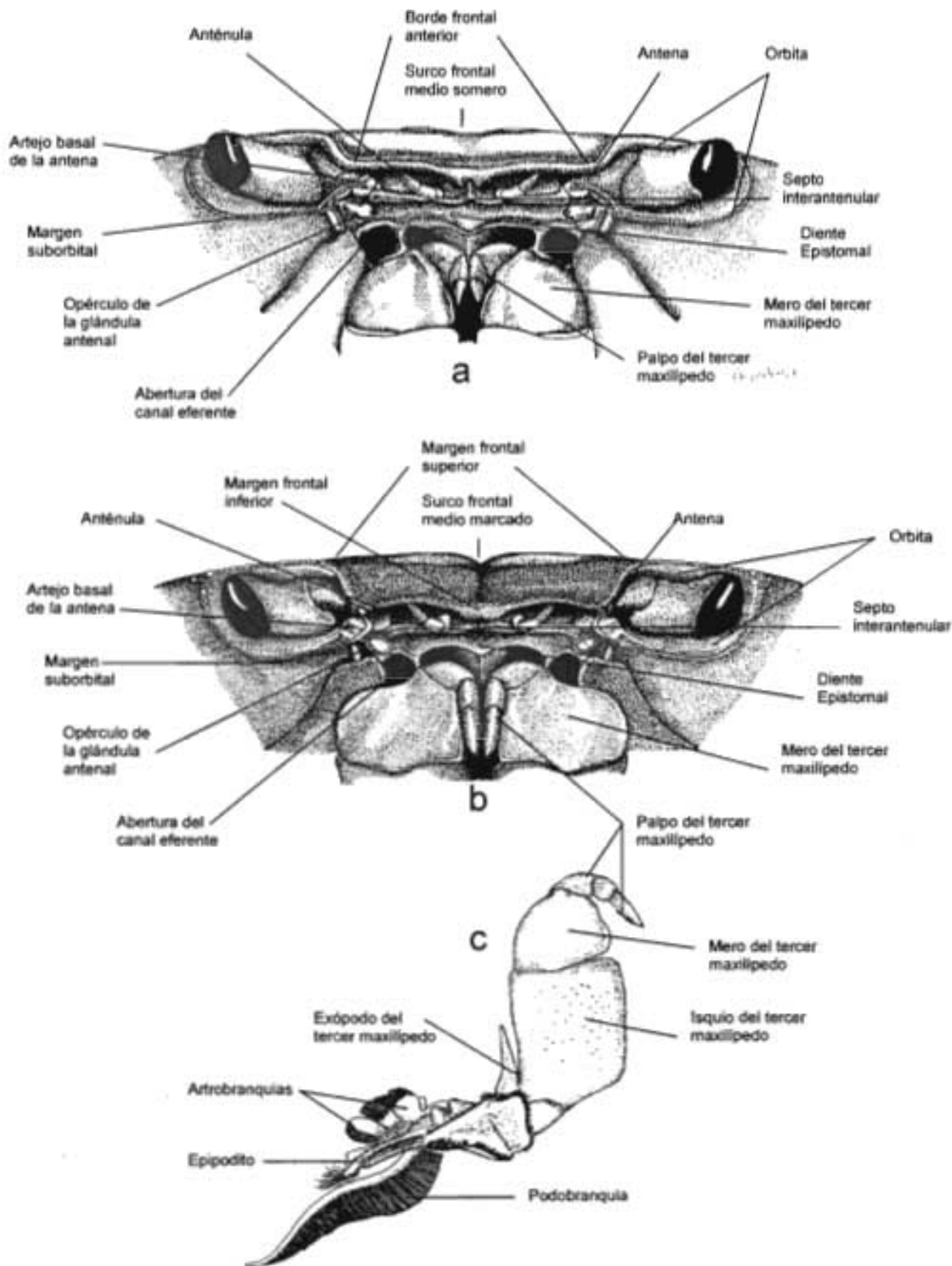


Figura 25. Vista frontal del caparazón de un pseudoteifúsido: a) Porción frontal sin borde superior. b) Porción frontal con borde superior. c) Tercer maxilpedo.

Porción frontal

La porción frontal puede extenderse casi horizontalmente (suavemente convexa) hasta alcanzar en el borde anterior del caparazón o puede curvarse evidentemente hacia abajo hasta terminar en el borde anterior o puede finalizar bruscamente en un borde frontal superior en donde la frente se curva hacia abajo, en un ángulo de 90° y se continúa casi verticalmente hasta alcanzar el borde frontal inferior (anterior) (Fig. 25b). El borde frontal superior simplemente marca el doblez de la porción frontal hacia abajo y puede estar o no resaltado (remarcado) por un borde, así mismo puede estar ornamentado con granulaciones o tubérculos pequeños y redondeados. El borde frontal inferior presenta diferentes grados de ondulamiento dependiendo de la especie, en la porción media presenta una concavidad al unirse con el septo interantenuar y los extremos son convexos pues delimitan las cavidades antenuares; dependiendo del grado de curvatura de la porción frontal, puede ser parcial o totalmente visible dorsalmente; en vista frontal el borde inferior es grueso, sinuoso y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas.

Cuando la porción frontal es suavemente convexa hasta terminar en el borde anterior del caparazón, ésta se extiende para sobrepasar ligeramente las fosas antenuares formando una especie de techo que protege las anténulas. En vista frontal se pueden apreciar estos apéndices sensorios y el septo interantenuar (algunas formas de *Pseudothelphusa*).

En el caso de la porción frontal dirigida bruscamente hacia abajo, en ocasiones llega a cubrir parcial o totalmente las fosas antenuares en vista frontal (varias especies de *Pseudothelphusa* y todos las formas de *Tehuana*).

Margen anterolateral

Este margen marca la unión entre la superficie dorsal del cefalotórax y la pared lateral de las cámaras branquiales (branquiosteguito) (Fig. 24a). Por lo general se encuentra ornamentado con pequeños dientes o gránulos, aunque en algunas especies es totalmente liso. Se inicia en una muesca suave y ancha, localizada en la base del ángulo orbital externo.

Margen posterolateral

Se inicia más o menos a la mitad de la región branquial, que es donde terminan los gránulos del margen anterolateral (Fig. 24a). Es recto y fuertemente convergente, para terminar al nivel del quinto pereiópodo.

Margen posterior

Marca el final posterior del caparazón, no tiene ninguna ornamentación y puede ser recto o presentar una concavidad media, que le da una forma arqueada (Fig. 24a).

Cavidad orbital

Las órbitas están formadas por dos cavidades grandes y transversas, que alojan a los ojos (córnea y pedúnculo ocular); tienen forma oval, están bien formadas, es decir completamente cerradas (excepto por un hiato pequeño entre el margen frontal y el ángulo orbital interno, donde se encuentra alojado el artejo basal de la antena), y se encuentran delimitadas por el borde orbital (Fig. 25a,b). El ángulo orbital interno puede estar marcado por un borde somero o por una quilla alta que sobresale del piso de la órbita y se extiende hacia el interior de dicha cavidad. La presencia de este borde, puede estar relacionado con los mecanismos alternativos que han desarrollado estos cangrejos para captar con mayor eficiencia la humedad del ambiente o para dirigir el agua que se acumula en la cavidad orbital hacia la porción pterigostomiana densamente pubescente y de ahí hacia las cámaras branquiales. El ángulo externo, por lo general es bajo y puede presentar en su base una muesca poco profunda que marca el principio del margen anterolateral.

Anténulas

Estos apéndices sensoriales se encuentran alojados en las fosas transversales y alargadas, que se ubican justo debajo de la porción frontal. Se encuentran formadas por un artejo basal inmerso en la cavidad antenular y dos artejos libres (móviles), cilíndricos y de longitud similar. Los flagelos antenulares

no se presentan como ramas multisegmentadas, sino que tienen un solo segmento, la rama externa es de forma ovalada y deprimida, con una franja de espínulas en el borde interno. La rama interna, cuando está presente, es pequeña y se puede encontrar articulada al segundo artejo del pedúnculo o fusionada a éste, formando una proyección esbelta del ángulo distal interno (Fig. 25a,b).

Antenas

Son pequeñas y se localizan en el espacio que se forma entre el margen frontal y el ángulo orbital interno. Las antenas están formadas por un artejo basal, dos artejos libres y un flagelo muy corto. El artejo basal tiene forma de una placa cuadrangular y forma parte de el borde inferior de las fosas antenulares, que se extiende hasta el ángulo inferior de la órbita y puede estar en contacto con el margen frontal anterior (Fig. 25a,b).

Opérculo de la glándula antenal

Es una placa que cierra la abertura de glándula antenal y se ubica justo abajo del ángulo orbital interno y del artejo basal de la antena. Por lo común su forma es oval y puede variar ligeramente a través de las distintas especies. Con frecuencia presenta en su tercio externo, una constricción en los bordes que la delimitan y un mechón de cerdas en su superficie (Fig. 25a,b).

Cavidad bucal.

La cavidad bucal es cuadrada, limitada anteriormente por el margen epistomal, lateralmente por la región pterigostomiana del branquiosteguito y posteriormente por el primer esternito torácico (Fig. 25a,b). El margen epistomal se encuentra formado por dos arcos centrales fuertes donde se acomodan los palpos de los terceros maxilípedos cuando éstos se encuentran plegados hacia el cuerpo, dichos arcos pueden estar ornamentados con gránulos redondeados y se unen en la porción central formando el diente epistomal, el cual es triangular, agudo y tiene la porción apical dirigida hacia abajo. El techo de la cavidad bucal o endostoma, presenta tres bordes fuertes que se extienden hacia su interior, uno

mesial que es la continuación del diente epistomal y dos laterales, que delimitan a los canales branquiales eferentes en su trayecto hacia las cámaras branquiales.

Los canales eferentes son parte de las estructuras respiratorias que han desarrollado los cangrejos pseudotelfúsidos en respuesta a las limitantes que les ha impuesto el ambiente dulceacuícola, para la obtención y el reciclamiento del oxígeno, necesario para la respiración. La obtención de este gas tanto en el medio acuático como en el atmosférico, se ha traducido en una adaptación exitosa a un estilo de vida semiterrestre, que les ha permitido sobrevivir a las condiciones de desecación que frecuentemente se presentan en los cuerpos de agua epicontinental. La abertura de los canales eferentes se localiza en los ángulos anterolaterales de la cavidad bucal; su forma varía de subcircular a subcuadrada, y está dada por el grado de curvatura de su borde anterior, el cual forma parte del margen epistomal; mesial y lateralmente se encuentra delimitada por el diente lateral del margen epistomal y por la prominencia del ángulo anterolateral o lóbulo jugal de la cavidad bucal, que aparentemente se limita a formar el borde lateral de la abertura. El piso de los canales eferentes está formado por el endópodo del primer maxilípodo y el borde inferior de la abertura por el margen anterior del mero de los terceros maxilípedos, el cual en este nivel puede formar una muesca redondeada.

La migración de la abertura de los canales, hacia los ángulos anterolaterales de la cavidad bucal, permite que las branquias mantengan una comunicación libre y constante con el aire del ambiente externo, aún cuando los terceros maxilípedos se encuentren cerrando la cavidad bucal. Esto tiene un sentido evolutivo muy significativo, pues les dio la oportunidad a los cangrejos de agua dulce, de efectuar la respiración en el ambiente terrestre, siempre y cuando exista la humedad suficiente en sus cámaras branquiales, para extraer el oxígeno de la atmósfera (Rodríguez, 1986).

Apéndices bucales

Están integrados por tres pares de apéndices cefálicos y tres pares de apéndices torácicos, y se encuentran modificados para llevar a cabo una función

relacionada con la alimentación. Esto es la de conducir, manipular y masticar las partículas alimenticias, para poder efectuar su deglución. En los decápodos y en particular en los cangrejos de agua dulces los apéndices encargados de esta labor son:

- Apéndices cefálicos

Mandíbulas.- Es un par de apéndices fuertemente calcificado, que están constituidos por una estructura basal o protópodo, en cuya porción distal se encuentran fusionados los procesos molar e incisivo, que se encargan de cortar y masticar las partículas alimenticias. El resto de los artejos (carpo, propodio y dactilo) integran lo que se ha denominado como el palpo mandibular y tiene una función sensorial. En los pseudotelfusirineos el palpo está formado por dos artejos, de los cuales el terminal está bilobulado, presenta un lóbulo anterior que es una estructura oval, moderadamente deprimida y ornamentada con cerdas largas en su superficie, y un lóbulo posterior más esbelto y largo, con un fleco denso de cerdas en su margen anterior.

Maxilulas.- Son apéndices pequeños y aplanados, que se sobreponen a las mandíbulas. Están formadas por dos enditos y un palpo; endito anterior, burdamente triangular y mucho más largo que el posterior (más de tres veces), armado con cerdas y espinas córneas y agudas, en su borde gnatal. Endito posterior esbelto y adelgazándose hacia el extremo gnatal, el cual termina en forma subaguda y se encuentra ornamentado con cerdas y espinas córneas y agudas. Palpo esbelto en su mitad posterior y ensanchándose en la anterior, hasta adquirir una forma campanulada.

Maxilas.- Muy parecidas a las maxilulas, pero con el exopodito muy desarrollado formando lo que se conoce como el escafognatito, que es una gran lámina, longitudinalmente oval y ornamentada en sus bordes anterior y posterior con un fleco de cerdas plumosas; su función está relacionada con la respiración, ya que se encarga de mantener un flujo de agua constante dentro de las cámaras branquiales. Los enditos están bien desarrollados, son laminares y están armados con cerdas y espinas córneas y agudas en su borde gnatal. Endito anterior

dividido en dos lóbulos por una incisión que se extiende hasta la mitad de su anchura. Endito posterior esbelto y con el extremo gnatal redondeado.

- Apéndices torácicos

Primeros maxilípedos.- Con el endópodo esbelto en los dos tercios proximales y formando una lámina ensanchada en el tercio anterior, la cual forma el piso de los canales branquiales eferentes, justo antes de su abertura en la región epistomal; borde anterior redondeado y ornamentado con un fleco de cerdas plumosas, con una muesca ligera y ampliamente redondeada antes de alcanzar del ángulo mesial, que separa dicho borde en dos porciones, aunque no totalmente diferenciadas como sucede en los miembros de la familia **Trichodactylidae** que presentan un lóbulo portunoideo, que constituye una estructura accesoria para la delimitación de los canales branquiales eferentes (Rodríguez, 1992). Enditos laminares, moderadamente esbeltos y armados con cerdas y espinas córneas y agudas en su borde gnatal. Exopodito esbelto y terminado en un flagelo segmentado, ornamentado distalmente con cerdas largas y plumosas; segmento basal casi tan largo como la suma de los restantes. Epipodito duro, esbelto y largo, más de tres veces la longitud del endópodo, formando una especie de hoja esbelta ornamentada con cerdas largas, que ayuda a la limpieza de las branquias.

Segundos maxilípedos.- Con el endópodo esbelto y formado por cinco artejos además del basipodito; isquio y mero cilíndricos; carpo, propodio y dactilo, moderadamente comprimidos; borde anterior del propodio con algunas cerdas y el del dactilo con espinas córneas y agudas. Exópodo esbelto y terminado en un flagelo segmentado similar al del primer maxilípedo. Epipodito parecido al del apéndice anterior, pero un poco más corto y armado en su base con una podobranquia.

Terceros maxilípedos.- Endópodo con el isquio y el mero, formando dos placas anchas que cierran totalmente la cavidad bucal y se encuentran armadas en su borde gnatal con algunas cerdas y tubérculos córneos, cónicos, subagudos o redondeados. Isquio de trapezoidal a subrectangular un poco más largo que

ancho. Mero un poco más ancho que largo, con el margen anterolateral ampliamente redondeado y con una muesca somera a bien marcada antes de la articulación con el palpo, que forma el borde inferior de la abertura de los canales eferentes. Carpo, propodio y dactilo, formando el palpo de este maxilípodo, el cual se articula al ángulo antero interno del mero y se curva para quedar en la porción media de la cavidad bucal; primeros dos artejos cilíndricos, el último deprimido y con sus bordes ornamentados con flecos de cerdas. Epipodito similar al del maxilípodo anterior, pero un poco más corto y armado con una podobranquia bien desarrollada y dos artrobranquias reducidas. Exópodo esbelto y adelgazándose distalmente, hasta terminar en un ápice generalmente subagudo; flagelo distal ausente (Fig. 25c). La longitud del exópodo con respecto a la del borde lateral del isquio, puede ser un rasgo auxiliar en la distinción de las especies, la relación de longitud exognagto/isquio en las especies del género *Pseudothelphusa* por lo común se mantiene entre 0.56 y 0.83, en el género *Tehuana* entre 0.54 y 0.80, en *Smalleyus* 0.71, en *Gen. nov.1 galloi* entre 0.5 y 0.76, y en *Gen. nov.2 sulcifrons* 0.71. La medida del exópodo se efectuó del ápice a la articulación con el basipodito. De la misma forma, la del isquio del endópodo se tomó, a lo largo del margen lateral desde el ángulo que se forma con el margen anterior hasta la articulación con el basipodito.

La forma y las dimensiones de los artejos que constituyen el endópodo de los terceros maxilípedos se mantienen relativamente constantes a través de la tribu, excepto en dos especies de la tribu *Pseudothelphusa guerreroensis* y *Gen. nov.1 galloi*, en las cuales el meropodito es más ancho que largo, adquiriendo una forma subrectangular. En el resto de las especies el margen anterior del mero presenta diferentes grados de curvatura y la muesca que forma el borde inferior de los canales eferentes varía en su profundidad.

Pereiópodos

Los apéndices del tórax están bien formados, tienen la forma típica de los cangrejos verdaderos y todos se mantienen en un mismo plano de inserción en el pereión (Fig. 24a). El primer par (quelípedos) es el más fuerte y robusto,

generalmente son asimétricos entre sí, es decir uno de ellos es más grande y robusto que el otro, y sus dos últimos artejos están modificados para formar una quela o pinza, que les permite asir diferentes objetos con extraordinaria fuerza. Su función es la defensa o el ataque, así como la manipulación de su alimento. Durante la reproducción los machos usan los quelípedos para mantener a la hembra en posición adecuada para la cópula.

El resto de los pereiópodos tienen una función locomotora, son largos (por lo general disminuyen de longitud en forma gradual del primero al último), moderadamente comprimidos y como en todos los cangrejos están constituidos por siete artejos, de los cuales el último, o dactilopodito, está armado con hileras longitudinales de espinas y termina en una punta aguda.

Esternitos torácicos

La placa esternal de los pseudotelfusíneos es similar a la de los braquiuros heterotrematas y toracotrematas (en el sentido de Guinot, 1979), es amplia, con las cuatro primeras somitas fusionadas y las otras cuatro unidas entre sí pero mostrando su individualidad por surcos esternales que representan las divisiones externas entre los ocho esternitos. Los surcos esternales pueden ser completos o incompletos, en los primeros se encuentran los de las somitas 2/3, 4/5, 5/6, 6/7, 7/8 y en los segundos los de las somitas 1/2, 2/3, 3/4 (Fig. 24b).

En el macho se presenta una cavidad esternal media donde se resguardan los dos pares de pleópodos; dicha cámara es triangular, profunda, llega hasta la porción media de la somita esternal 3-4 y se mantiene completamente cerrada por el abdomen, gracias a la existencia de un par de cóndilos esternales, que actúan como "botones de presión", para mantener el abdomen pegado a la superficie esternal. Dichos cóndilos se localizan en las paredes laterales de la cavidad esternal, en la mitad posterior del quinto esternito, cerca del surco esternal 5/6.

En la hembra la cavidad esternal es amplia y redondeada, pues junto con el abdomen forma una cámara incubadora donde los huevecillos pueden permanecer protegidos durante el desarrollo del embrión hasta la eclosión de las de las larvas, incluso estas pueden completar los primeros estadios en la cavidad

esternal y desarrollarse sin peligro, gracias a la protección que les ofrece la hembra, en una conducta algo parecida al cuidado parental en los vertebrados.

Abdomen

El abdomen no presenta somitas fusionadas en ambos sexos y junto con el telson se extiende hasta el cuarto esternito torácico. En el macho es de forma triangular, la primera somita cubre la totalidad del espacio entre el quinto par de pereiópodos, a partir de esta, las restantes somitas van decreciendo gradualmente en anchura para terminar en el ápice del triangulo constituido por el telson (Fig. 24b).

En la hembra el abdomen es de forma subcircular y forma la cubierta que cierra la cavidad esternal. Lateralmente se encuentra orlado con un fleco de cerdas y distalmente termina en el telson que es de forma triangular.

Pleópodos

Los apéndices del abdomen son similares a los del resto de los braquiuros, en las hembras se presentan cinco pares, son birrámeos, esbeltos y aplanados, con los bordes ornamentados con un fleco denso de cerdas, a los cuales se adhieren los huevecillos, cuando la hembra esta ovígera. En este estado los huevecillos se mantienen unidos en racimos, los cuales a su vez por medio de microfilamentos están pegados a los pleópodos y al fleco de cerdas que los rodea.

En el macho sólo se presentan los dos primeros pares y ambos están modificados para la reproducción por lo que son conocidos como gonópodos, es decir se han convertido en apéndices adaptados para la reproducción y cuya función principal es la transferencia del espermátóforo a los conductos genitales de la hembra (Figs. 26-28).

- Primer par de gonópodos del macho

De manera general el primer pleópodo del macho adulto, tiene la forma común del gonópodo de los cangrejos braquiuros verdaderos que fecundan hembras con orificios genitales esternales (Guinot, 1979). Consiste en un

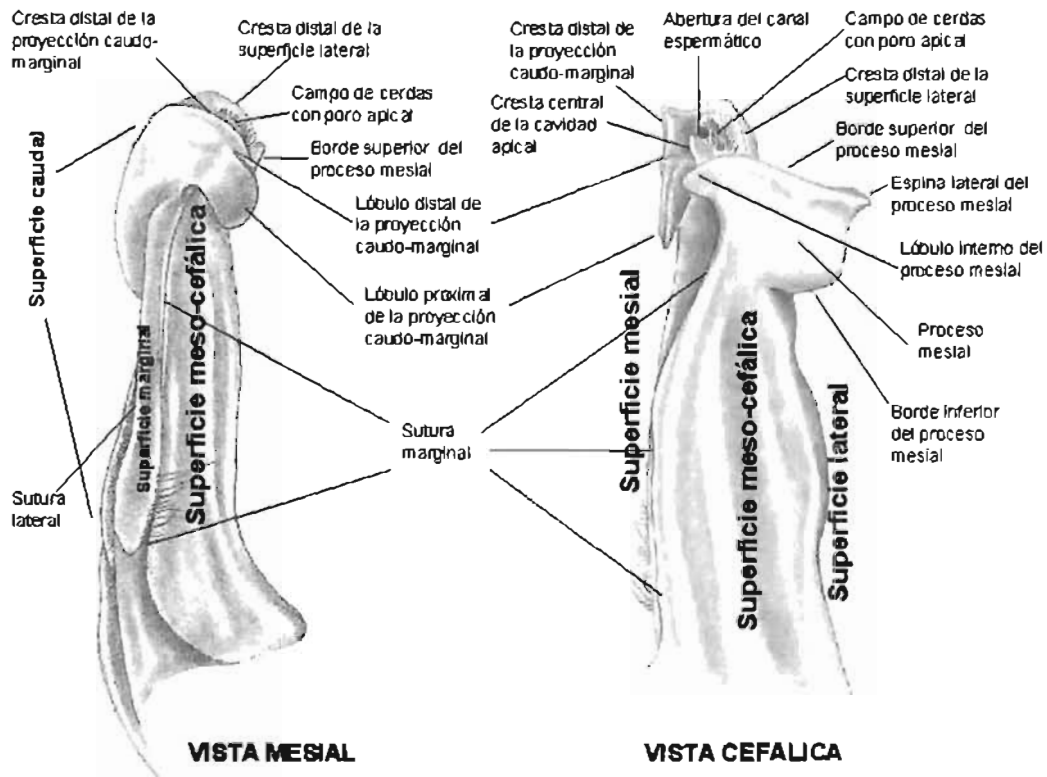


Figura 26. Primer gonópodo de un macho adulto en vistas mesial y cefálica.

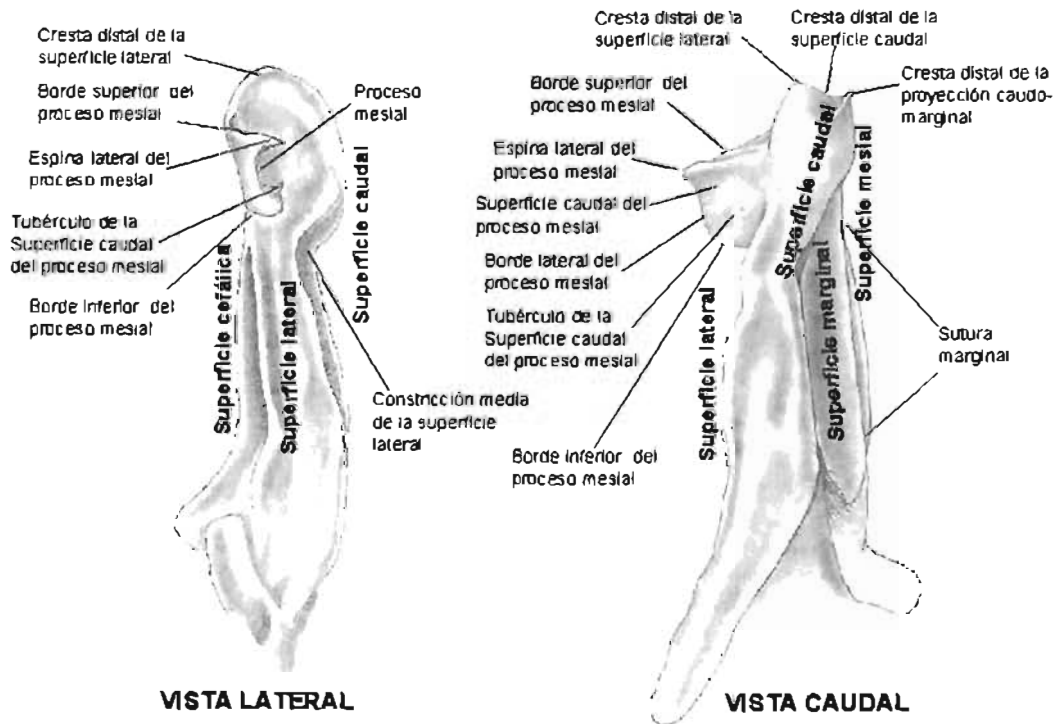
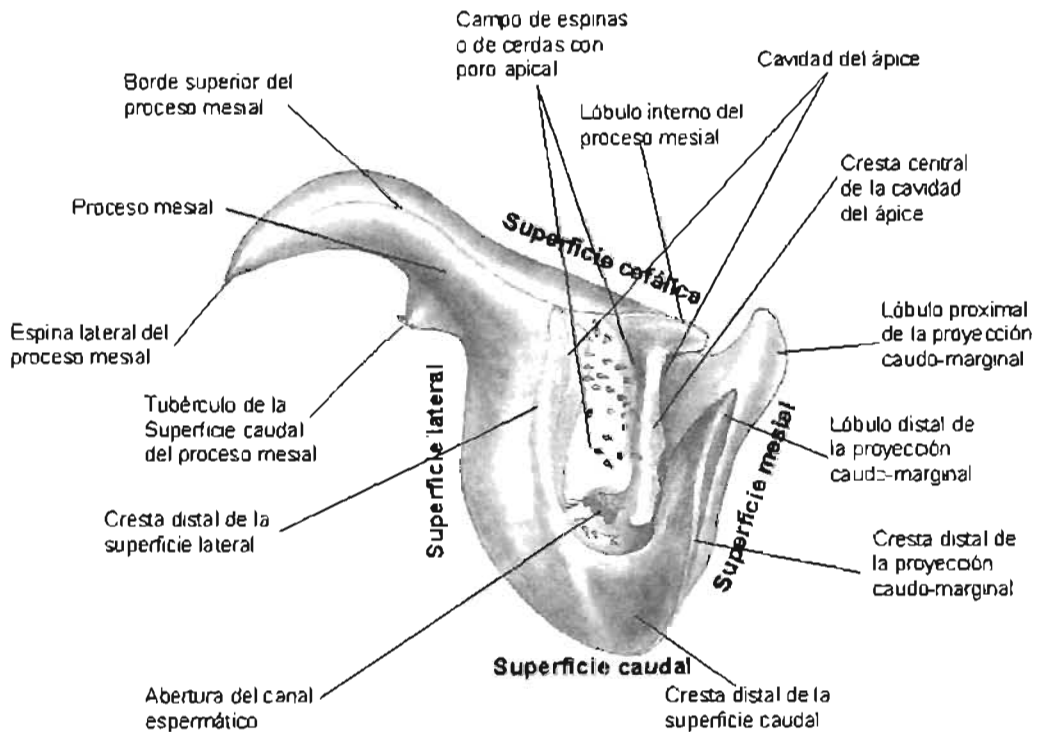


Figura 27. Primer gonópodo de un macho adulto en vistas lateral y caudal.



VISTA DISTAL

Figura 28. Primer gonópodo de un macho adulto en vista distal.

apéndice unirrámeo que se origina a partir del primer esternito abdominal y que está formado por tres artejos, dos basales (el coxopodito y el basipodito) y el artejo distal o endópodo, que está integrado por la fusión del resto de los artejos que constituyen la rama interna en otros apéndices (isquio, mero, carpo, propodio y dactilo). El endópodo es de forma cilíndrica (tubular) o moderadamente comprimido en sentido meso-lateral, su porción externa está fuertemente quitinizada y la central es hueca para formar un canal espermático. Presenta además dos orificios proximales, que permiten la inserción del penis y del segundo pleópodo al canal espermático. La porción apical se encuentra ornamentada con elementos laminares que pueden ser triangulares y terminar en una o varias puntas agudas, o tener la forma de amplias placas redondeadas. En las especies *Smalleyus tricristatus* y *Pseudothelphusa pecki*, además de estos elementos se presentan espinas y espínulas agudas (Láms. I y XXXIV).

Adicional a esta estructura cilíndrica se presenta una placa marginal (Rodríguez, 1982, 1986), que es de consistencia membranosa y se extiende desde la base hasta la punta del artejo distal del apéndice, incluso en otras tribus como **Potamocarcinini** forma parte de la cresta distal que define la cavidad del ápice. En los pseudotelfusinos esta placa no alcanza la porción apical del gonópodo, sino que se fusiona en el tercio distal con la superficie latero-caudal fuertemente quitinizada. A través de la subfamilia **Pseudothelphusinae**, la placa marginal se encuentra delimitada por dos suturas que se extienden a todo lo largo del gonópodo y marcan la división entre la placa y la porción fuertemente quitinizada. La sutura lateral que en los pseudotelfusinos, está fusionada al margen de la superficie latero-caudal y la sutura marginal que en todos los miembros de la familia es libre en a través de su longitud, es decir nunca se fusiona y siempre se encuentra sobrepuesta al margen de la superficie meso-cefálica del cilindro fuertemente quitinizado. En la porción proximal, el borde caudal de la sutura marginal se presenta una hilera de cerdas fuertes y largas (Fig. 26).

El desarrollo de la placa marginal es posterior a la formación de la estructura cilíndrica quitinizada, en organismos juveniles se observó que los bordes que definen la estructura tubular, nunca entran en contacto uno con otro (excepto en la porción apical), sino que esta se cierra por completo, hasta que paulatinamente se forma la placa marginal. La flexibilidad de la placa marginal es de importancia en la inserción del segundo pleópodo hacia la porción interna de la estructura cilíndrica, ya que constituye una zona de menor resistencia; es muy posible que las cerdas proximales del borde caudal de la sutura marginal ayuden a dirigir y a ubicar al segundo pleópodo entre la estructura cilíndrica quitinizada y la placa marginal. Dado que esta última no está quitinizada, puede moverse con facilidad y permitir la intromisión del segundo pleópodo al canal espermático.

Debido a la importancia que tiene el primer par de pleópodos del macho en la taxonomía de la familia autores como Smalley (1964a), Pretzmann (1972) y Rodríguez (1982; 1986), han propuesto términos para nombrar a las

características más constantes que se presentan en los procesos apicales de los primeros gonópodos de los cangrejos de río americanos.

Nombrar las diferentes superficies del gonópodo no representa un problema particular, sin embargo se debe de tener especial cuidado en el reconocimiento de homologías entre las estructuras apicales, particularmente cuando se comparan géneros y tribus diferentes, ya que puede haber confusiones por la ubicación o el grado de desarrollo y fusión que pueden llegar a tener estos elementos terminales. De acuerdo a los autores antes mencionados, la porción del primer pleópodo dirigida hacia el abdomen se ha reconocido como superficie caudal. Similarmente las otras superficies son nombradas como cefálica, lateral y mesial, dependiendo de la posición que tengan en referencia con el cuerpo del cangrejo. La nomenclatura para las diferentes superficies del primer gonópodo de los pseudotelfusoideos, difiere de lo que se ha propuesto para los cangrejos de agua dulce de la superfamilia **Potamoidea** (Cumberlidge, 1999; Brandis *et al.*, 1999).

En cuanto a la ornamentación apical del gonópodo, es importante acotar la definición de los términos proceso y proyección, ya que éstos se usarán repetidamente a través de las descripciones de todas las especies. Para ello se siguió el criterio de Hobbs (1940), quien define proceso como un término usado para indicar cualquier expansión terminal sin importar su naturaleza. Por lo que respecta a proyección, también es considerada una expansión terminal pero que se forma por la fusión de dos procesos terminales.

Por lo común, para la observación del primer gonópodo se lleva a cabo una amputación de este apéndice, cortando desde la base fija formada por el esternito de la primera somita abdominal. Generalmente se selecciona el gonópodo izquierdo, para esta operación; sin embargo, si alguno de los elementos terminales se encuentra dañado, es conveniente cambiar al gonópodo derecho. Antes de proceder al desprendimiento del apéndice, es recomendable hacer una inspección visual para revisar la disposición y orientación de los procesos y que éstos se encuentren en perfecto estado. Cuando se remueve el gonópodo del cangrejo, debe ser orientado hasta encontrar la sutura marginal, la cual siempre se encuentra en posición mesial, cuando menos en los dos tercios proximales del

gonópodo. En la tribu **Pseudothelphusini**, esta sutura puede situarse en posición meso-cefálica distalmente, por la torsión que sufre el gonópodo en su tercio final hacia el eje medio del cuerpo (Fig. 26).

La revisión morfológica del primer gonópodo y la comparación de las características diagnósticas entre los diferentes géneros que integran la tribu **Pseudothelphusini**, efectuadas durante este trabajo de investigación, reveló la existencia de inconsistencias entre los dos principales propuestas nomenclaturales (Smalley, 1964a; Rodríguez, 1982), en lo que respecta a la designación de los distintos elementos apicales del primer gonópodo. La unificación de criterios es de gran importancia para tratar de establecer la existencia de estructuras homólogas, que constituyen la base para discernir las relaciones de parentesco entre los diferentes taxa.

Particularmente en lo que respecta a la posición del proceso mesial, se usó como referencia la sutura marginal la que, de acuerdo a Smalley (1964a), marca el límite entre las dos superficies que constituyen el primer gonópodo (externa y interna). Este autor menciona que la sutura marginal forma un lado del canal espermático y se extiende longitudinalmente en el gonópodo desde la porción basal hasta la abertura del canal espermático en la porción distal (Fig. 26). En su trayecto al ápice, la sutura marginal sufre una torsión que provoca que el canal espermático emerja en las posiciones caudal o caudo-mesial de la cavidad del ápice del primer gonópodo (Fig. 28). A cada lado de la porción distal de la sutura marginal se origina un amplio proceso, uno en posición mesial, con un lóbulo distal pequeño y un gran lóbulo basal (= proyección caudo-marginal con sus dos lóbulos distal y proximal) (Fig. 26). El otro se encuentra en posición cefálica y tiene un lóbulo en cada lado de su base (= proceso mesial con el margen lateral terminado en una o varias espinas y con el lóbulo interno que cierra cefálicamente, la cavidad del ápice) (Fig. 26). Rodríguez (1982; 1986), no toma en cuenta la posición de estos elementos apicales en relación con la sutura marginal y nombra al proceso mesial independientemente de si se encuentra en la superficie caudo-marginal como ocurre en los géneros *Pseudothelphusa* y *Tehuana*, o si se localiza en la superficie cefálica como se presenta en los géneros *Epithelphusa* y

Elsalvadoria, es decir a uno o a otro lado de la sutura marginal. A nuestro juicio ambos procesos no pueden ser considerados como homólogos, ya que no cumplen con el principio de posición para establecer una relación filogenética de este tipo, es decir con base en el criterio de homología (Wiley, 1991; Kitching *et al.*, 2000). De acuerdo con esta observación, se propone que el proceso localizado en la superficie caudo-marginal de acuerdo a Smalley (1964a), se denomine como proyección caudo-marginal, la cual puede ser unilobulada, bilobulada o trilobulada. Este nombre se asigna debido a que en la tribu **Pseudothelphusini**, esta proyección se forma por la fusión de las placas caudal y marginal, y no obstante que su posición en la porción final del primer gonópodo es mesial, su origen es distinto.

El otro proceso se ubica en la superficie cefálica y debe ser denominado proceso mesial (Fig. 26). En los géneros de la tribu **Pseudothelphusini**, por lo general esta placa se encuentra en una posición transversal con relación al eje principal del gonópodo y cierra la cavidad del ápice. Con frecuencia el proceso mesial tiene la forma de una placa triangular, cuyo ápice está dirigido lateralmente, adquiriendo la forma de una espina esbelta y aguda; aunque también se puede presentar en forma subrectangular con el margen lateral armado con dos o más espinas. En el caso especial de **Gen. nov.1 galloi**, este proceso está formado por una gran placa, que en el margen lateral lleva dos espinas y en el mesial se presenta una gran expansión circular que cierra la cavidad del ápice y sobrepasa considerablemente las crestas distales del gonópodo (Lám. II).

En el género **Tehuana** el proceso mesial puede estar reducido a una estructura cilíndrica (**T. lamellifrons**) o bien desarrollado (**T. veracruzana**) (Lams. VIII y XI). En el segundo caso, por lo común su margen lateral se encuentra armado con una espina o diente agudo.

- Segundo par de gonópodos del macho

El segundo pleópodo es apéndice muy esbelto, por lo general más largo que el primer pleópodo y con forma de estilete. Presenta una ornamentación a manera de espínulas córneas en el tercio distal y se considera que funciona como

un émbolo que se introduce al canal espermático del primer gonópodo y se encarga de empujar el espermátforo a través de este canal hasta alcanzar el ápice donde se encuentra la abertura seminal y de ahí a los gonoporos de la hembra.

Resultados

De acuerdo con el análisis filogenético que se llevó a cabo durante el presente estudio (ver capítulo I), el arreglo sistemático para la tribu **Pseudothelphusini**, incluye el reconocimiento de cinco géneros y 31 especies actualmente válidas. Además se propone:

- 1) La creación de dos géneros nuevos para las especies **Gen. nov.1 galloi** y **Gen. nov.2 sulcifrons**.
- 2) La revalidación de las especies **Pseudothelphusa digueti**, **P. dugesi** y **P. nelsoni**, anteriormente consideradas sinonimia de **P. dilatata**, **P. americana** y **P. belliana**, respectivamente.
- 3) La sinonimización de la especie **Pseudothelphusa ayutlaensis** a **Gen. nov.1 galloi**.
- 4) La descripción de cinco formas nuevas del género **Pseudothelphusa**, que fueron descubiertas durante la revisión de los ejemplares depositados en la CNCR.

El tratamiento taxonómico que se le dio a cada uno de los taxa que ahora integran la tribu **Pseudothelphuini**, se expone a continuación.

Familia **Pseudothelphusidae** Ortmann, 1893

Bosciacaea H. Milne Edwards, 1853: 207 (*fide* Rathbun, 1898: 508; Bott, 1969: 52).

Thelphusiens De Saussure, 1858: 435.

Bosciadae Stimpson, 1858: 100. Smith, 1870: 146.

Pseudothelphusinae Ortmann, 1893: 487 (*fide* Rathbun, 1898: 508; Bott, 1969: 52).

Pseudothelphusidae Rathbun, 1893: 649. Nobili, 1897: 4 (*fide* Bott, 1969: 52).

Potamocarcininae Ortmann, 1897: 306 (*fide* Rathbun, 1898: 508; Bott, 1969: 52).

Pseudothelphusinae Rathbun, 1898: 507.

Pseudothelphusinae Rathbun, 1904: 271.

Pseudothelphusidae Bott, 1955: 320 (*vide* Bott, 1969: 52). Bott, 1969: 52. Pretzmann, 1972: 7; 1975: 295. Abele y Felgenhauer, 1982: 325. Bowman y Abele, 1982: 24. Rodríguez, 1982: 23. Alvarez y Villalobos, 1997: 415. Martin y Davies, 2001: 75.

Diagnosis.- Cangrejos estrictamente dulceacuícolas, que presentan un caparazón más ancho que largo, transversalmente oval. Frente del caparazón delimitada por un borde inferior, pudiendo haber un borde superior bien definido. Lóbulos postfrontales, también llamados epigástricos, discernibles y a menudo separados por un surco medio. Margen anterolateral del caparazón con frecuencia armado con gránulos, denticulos, espinas o tubérculos. Surco cervical por lo general evidente. Regiones del caparazón suavemente marcadas; gástrica flanqueada postero-lateralmente por hendiduras o cicatrices discernibles; branquiales ampliamente desarrolladas.

Anténulas alojadas en fosas transversales, ubicadas debajo de la frente. Flagelo antenular corto, constituido por un segmento distal de forma ovoidal y ornamentado por una franja de espínulas que se extiende a lo largo del margen interno, así como por un segmento externo, algunas veces presente, que se ha reducido a una proyección pequeña y esbelta, articulada en la base del segmento distal.

Tercer maxilípodo con el endópodo aplanado y cerrando completamente la cavidad bucal, isquio trapezoidal, mero tan ancho como el isquio y con el margen anterior redondeado o recto, palpo articulándose en el ángulo antero-interno del mero y constituido por tres artejos, de los cuales el distal es más largo, esbelto y se encuentra ornamentado con un fleco de cerdas que se extiende por el margen mesial y llega hasta la punta. Exópodo esbelto, por lo general en la mayoría de los géneros de la familia, no termina distalmente en un flagelo segmentado y es más corto que el borde externo del isquio del endópodo, aunque en algunos géneros como *Epilobocera* y *Strengeriana*, puede terminar en un flagelo segmentado y ser tan largo o más largo que el isquio del endópodo.

Cámara branquial recubierta de un epitelio perforado y altamente vascularizado, también llamado "pseudopulmón", que permite hasta cierto punto la respiración aérea (aunque esta estructura también ha sido reconocida en diferentes potamoideos africanos como globobonautineos y deckeniidos (géneros *Madagopotamon* y *Seychellumm*) y en algunos paratelfúsidos australianos (Sternberg y Cumberlidge, 2001)). Aberturas de los canales branquiales eferentes expuestas, formadas por un reborde del epistoma y por el margen anterior del mero del tercer maxilípodo.

Los orificios genitales masculinos se localizan en la coxa del quinto par de patas, de donde emerge el pene, el cual es un tubo de tejido flexible que introduce su porción final en uno de los orificios proximales del primer par de pleópodos o primeros gonópodos.

Primeros gonópodos del macho están constituidos por dos artejos basales (la coxa y el basis) y un segmento terminal o endópodo, unidos por dos articulaciones móviles. El segmento terminal se encuentra constituido por la fusión de los artejos medios y terminales del endópodo (isquio, mero, carpo, propodio y

dactilo), es robusto, quitinizado y de aspecto cilíndrico o semicilíndrico, apicalmente se encuentra ornamentado con espinas o con proyecciones y procesos laminares, cuya forma, tamaño y disposición varía a través de las diferentes subfamilias, tribus y géneros que integran la familia, y son de importancia diagnóstica para el reconocimiento taxonómico de las especies. Los pseudotelfúsidos carecen de la división del endópodo en dos segmentos, subterminal y terminal, característica distintiva de los potamoideos paleotropicales.

Los orificios genitales femeninos se localizan en la porción central de la sexta placa esternal adyacente al tercer par de patas.

Género tipo.- *Pseudothelphusa* De Saussure, 1857.

Distribución.- De Sonora, México, hacia el sur, a través de América Central y el norte de Sudamérica, hasta Lima, Perú en la vertiente occidental; Manaos, en el centro-norte de Brasil y la Belem en la vertiente nororiental de Brasil. Antillas Mayores, excepto Jamaica, y Antillas menores.

Subfamilia **Pseudothelphusinae** Ortmann, 1893

Bosciacaea H. Milne-Edwards, 1853: 207 (*fide* Rathbun, 1898: 508).

Bosciadae Smith, 1870: 146.

Pseudothelphusinae Ortmann, 1893: 487 (*fide* Rathbun, 1898: 508).

Pseudothelphusidae Rathbun, 1893: 649.

Potamocarcininae Ortmann, 1897: 487 (*fide* Rathbun, 1898: 508).

Pseudothelphusinae Rathbun, 1898: 508. Pretzmann, 1972: 5, 7. Rodríguez, 1982: 29.

Diagnosis.- Pseudotelfúsidos con gonópodos cuya porción apical esta ornamentada por una serie de procesos y proyecciones que forman un conjunto distinto de la abertura del canal espermático. Canales branquiales eferentes sin una espina interna. Excepto en las especies del género *Strengeriana*, el exópodo del tercer maxilípedo no termina en un flagelo segmentado y es más corto que el margen lateral del isquio del endópodo. Margen epistomal con el diente medio separado de los laterales por un arco amplio y redondeado. Angulo suborbital interno separado del margen frontal por un hiato estrecho donde se acomoda el pedúnculo antenal.

Género tipo.- *Pseudothelphusa* De Saussure, 1857.

Distribución.- Desde el estado de Sonora en el noroeste de México, hacia el sur, a través de América Central y el norte de Sudamérica, hasta Perú y Brasil. Antillas mayores: Cuba, Haití, República Dominicana, Puerto Rico. Antillas menores: Saint Vicent, Guadalupe y Martinica.

Clave para la determinación de las tribus de la subfamilia
Pseudothelphusinae Ortmann, 1897, presentes en México
(modificada de Rodríguez, 1982)

1. Borde externo del mero del tercer maxilípodo angular o redondeado. Primer gonópodo con dos papilas próximas al orificio de abertura del canal espermático en la cavidad del ápice; margen lateral del gonópodo ensanchado para formar uno o dos lóbulos o una cresta prominente sobre la mitad distal **Hypolobocerini**

- Borde externo del mero del tercer maxilípodo generalmente redondeado. Primer gonópodo sin papilas próximas al orificio de abertura del canal espermático en la cavidad del ápice; margen lateral del gonópodo sin lóbulos o cresta prominente sobre la mitad distal 2

2. Primer gonópodo recto sin torsión; placa marginal libre en toda su longitud, puede rebasar o no el ápice del gonópodo; porción distal de la superficie cefálica con un diente fuerte y triangular **Potamocarcinini**

- Primer gonópodo con torsión hacia el eje medio del cuerpo; placa marginal fusionada con la placa caudal, formando en el tercio distal una proyección caudo-marginal (uni, bi o trilobulada) que se extiende cefálicamente, pero distalmente no rebasa el ápice del gonópodo; porción distal de la superficie cefálica, terminada en un proceso laminar orientado meso-lateralmente o cefálicamente, que cierra la cavidad del ápice **Pseudothelphusini**

Tribu **Pseudothelphusini** Ortmann, 1897

Pseudothelphusini Ortmann, 1897: 487. Pretzmann, 1972: 8, 97-99; 1975: 300. Rodríguez, 1982: 126.

Diagnosis.- Primer gonópodo del macho, por lo general, con la porción apical no ornamentada con pequeñas espinas y espínulas agudas (excepto en las especies ***Smalleyus tricristatus*** y ***Pseudothelphusa peckii***). Tercio distal con cierto grado de torsión en dirección hacia el eje medio del cuerpo, evidente a lo largo de la sutura marginal. Cavidad del ápice en forma de U o subcircular. Superficies caudal y marginal fusionadas, formando en la porción distal del gonópodo una proyección caudo-marginal, que se expande en dirección cefálica para formar una placa uni, bi o trilobulada; lóbulo proximal, por lo común, tiene forma de hacha; lóbulo distal varía en su tamaño y grado de fusión al lóbulo proximal, puede estar ausente, reducido a una o varias espinas, o bien desarrollado como un diente triangular o redondeado y estar separado del lóbulo proximal por una muesca corta en forma de V o de U, o por una incisión larga. El proceso mesial puede estar reducido a una estructura cilíndrica o aparecer con diferentes formas desde una placa triangular o subrectangular hasta un gran proceso laminar de forma irregular, pero siempre en la porción cefálica de la cavidad del ápice. Lóbulo mesodistal presente o ausente.

Género tipo.- ***Pseudothelphusa*** De Saussure, 1857.

Distribución.- La tribu Pseudothelphusini se distribuye únicamente en México, por

la vertiente del Pacífico desde Sonora hasta Chiapas, a través del centro de México y desde la parte central de Veracruz hacia el sur a los estados de Oaxaca, Tabasco y Chiapas.

Observaciones.- El patrón de morfología del primer gonópodo que define a la Tribu **Pseudothelphusini**, abarca sin mayores problemas a los subgéneros y las especies de los géneros **Smalleyus**, **Tehuana** y **Pseudothelphusa**, así como a los géneros nuevo que se erigirán para albergar a las especies **Gen. nov.1 galloi** y **Gen. nov.2 sulcifrons**.

La exclusión de las especies del género **Epithelphusa**, encuentra justificación en los resultados obtenidos en el análisis filogenético, en el cual se demuestra que la morfología de los gonópodos de **E. chiapensis** y de **E. mixtepeensis** diverge claramente de la de los pseudotelfusinos típicos. Entre las características que marcan una diferencia notoria, se pueden mencionar la ausencia de torsión en el tercio apical del gonópodo y la presencia de proyección lateral, entre otras más que se presentan en cada una de dichas especies.

Clave para los géneros de **Pseudothelphusini** Ortmann, 1897 (modificada de Rodríguez, 1982)

1. Apice del gonópodo ornamentado con espinas. Proyección caudo-marginal unilobulada y terminada cefálicamente en una serie de espinas o dientes agudos **Smalleyus** (p. 185)

- Apice del gonópodo sin espinas o cuando más ornamentado con espínulas en la cresta distal de las superficies caudo-marginal y lateral. Proyección caudo-marginal terminada cefálicamente en uno, dos o tres lóbulos, de los cuales el distal puede estar ausente o ser un diente agudo, triangular o redondeado. Proceso mesial orientado cefálica o meso-lateralmente, con el margen cefálico o lateral (dependiendo de la orientación del proceso) liso o armado con una o varias espinas agudas 2

2. Proyección caudo-marginal unilobulada, sólo con un lóbulo en forma de hacha. Proceso mesial con la forma de una lámina irregular, que lateralmente termina en dos dientes y mesialmente presenta una gran expansión circular que cierra la cavidad del ápice y sobrepasa considerablemente las crestas distales del gonópodo **Gen. nov. 1** (p. 188)

- Proyección caudo-marginal bi o trilobulada, lóbulo distal pequeño de forma triangular, o con el extremo cefálico redondeado, o transformado en una hilera de denticulos. Proceso mesial con la forma de una lámina triangular o subrectangular, que lateralmente termina en una espina larga y aguda, o en dos o más dientes o espinas, y mesialmente presenta una pequeña expansión subtriangular que cierra la cavidad del ápice y no sobrepasa las crestas distales del gonópodo 3

3. Prominencia mesodistal presente, cónica o comprimida caudo-cefálicamente. Superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal con una carena alta y bien marcada. Constricción de la superficie lateral ubicada en la mitad del gonópodo **Tehuana** (p. 195)

- Prominencia mesodistal ausente. Superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal lisa o con un borde bajo y poco marcado. Constricción de la superficie lateral ubicada en el tercio distal del gonópodo 4

4. Proyección caudo-marginal bilobulada, lóbulo distal bien desarrollado con el extremo cefálico redondeado; separado del lóbulo proximal por una incisión larga. Proyección caudo-marginal con el

lóbulo proximal suboval (más ancho que largo) y con la superficie interna armada con un borde circular moderado. Proceso mesial con la forma de una lámina subrectangular, que lateralmente presenta dos o más dientes o espinas agudos, y mesialmente termina una pequeña expansión estrecha y redondeada, que cierra la cavidad del ápice del gonópodo *Gen. nov. 2* (p. 192)

- Proyección caudo-marginal bi o trilobulada, lóbulo distal pequeño de forma triangular, con el extremo cefálico agudo (raramente redondeado), o transformado en una hilera de denticulos; puede estar separado del lóbulo proximal por una muesca en forma de V o U, o simplemente sobresale del ángulo superior del lóbulo proximal. Proyección caudo-marginal con el lóbulo proximal alargado o suboval (más ancho que largo), y con la superficie interna lisa o armada con un borde recto de suave a moderado. Proceso mesial con la forma de una lámina triangular o subrectangular, que lateralmente termina en una espina larga y aguda, o en dos o más dientes o espinas, y mesialmente por lo general presenta una pequeña expansión subtriangular que cierra la cavidad del ápice del gonópodo *Pseudothelphusa* (p. 219)

Género *Smalleyus* Alvarez, 1989

Smalleyus Alvarez, 1989: 46. Rodríguez, 1992: 184. Villalobos *et al.*, 1993: 284. Alvarez y Villalobos, 1995: 93; 1997: 416.

Diagnosis.- Primer par de gonópodos del macho robustos, típicos de la tribu **Pseudothelphusini**, deprimidos o cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. Porción apical ornamentada con espinas y espínulas agudas. Prominencia mesodistal ausente. En vista caudal, cavidad del ápice dirigida distalmente, las crestas que la delimitan se encuentran al mismo nivel, son gruesas, redondeadas y están ornamentadas con cerdas y espínulas agudas. Superficie lateral del proceso mesial con un lóbulo espinoso. Tercio distal del eje principal del gonópodo con un hombro lateral evidente, cuya porción final se ubica subapicalmente. Constricción de la superficie latero-caudal situada aproximadamente en la mitad de la longitud el gonópodo. En vista mesial, tercio distal con cierto grado de torsión en dirección hacia el eje medio del cuerpo, evidente particularmente a lo largo de la sutura marginal. Proyección caudo-marginal unilobulada, de forma subrectangular, ornamentada con espínulas y terminada cefálicamente en una serie de cuatro espinas o dientes agudos, de los cuales el que se forma en ángulo inferior es el más fuerte. En vista cefálica, proyección caudo-marginal triangular, con los bordes que la definen espinados. Proceso mesial en forma de una placa dirigida latero-cefálicamente y con tres proyecciones espinosas en el margen cefálico; superficie lateral, con un lóbulo espinoso parcialmente visible; el borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. En vista distal, cavidad del ápice en forma de U, amplia y somera, armada en su porción central con hileras de cerdas con poro apical; abertura del canal espermático en posición caudal. Cresta central ornamentada con espínulas agudas y se encuentra al mismo nivel que las crestas de la superficie lateral y de la proyección caudo-marginal. En vista lateral, la placa que constituye el proceso mesial tiene forma rectangular, con el borde cefálico terminado en tres puntas de las cuales la superior es redondeada, la central tiene la punta bífida, es la más proyectada y tiene un tubérculo espinoso cerca de la base, y la inferior tiene la forma de una

espinas aguda.

Caparazón con el margen frontal superior presente, formado por el doblamiento de la superficie del caparazón; en vista frontal, inclinado hacia la región media. Terceros maxilípedos con el mero por lo general un poco más ancho que largo y con el margen anterior redondeado.

Especie tipo.- ***Smalleyus tricristatus*** Alvarez, 1989.

Distribución.- Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz.

Observaciones.- El género ***Smalleyus*** fue erigido para albergar una especie que exhibe una morfología del gonópodo muy particular, en la cual destacan principalmente las espinas que ornamentan el ápice así como la proyección caudo-marginal unilobulada, de forma subrectangular, ornamentada con espínulas y terminada cefálicamente en una serie de cuatro espinas o dientes agudos. Esta forma no es completamente como la de ***Gen. nov.1 galloi***, ***Gen. nov.2 sulcifrons***, ***Tehuana*** o ***Pseudothelphusa***, sin embargo el patrón básico que exhibe el apéndice sexual coincide en la mayoría de los caracteres diagnósticos que definen a la tribu ***Pseudothelphusini***:

- 1.- Primeros gonópodos del macho deprimidos o cilíndricos proximalmente y comprimidos hacia la mitad distal.
- 2.- Cavidad del ápice en forma de U o subcircular.
- 3.- Presencia de una cresta central en la cavidad del ápice.
- 4.- Forma recta o redondeada de la cresta central.
- 5.- Sutura lateral fusionada a la superficie caudal.
- 6.- Tercio distal del primer gonópodo del macho con una torsión hacia el eje medio del cuerpo.
- 7.- Superficie caudal y placa marginal fusionadas, formando distalmente una proyección caudo-marginal que por lo general se expande cefálicamente en una lámina lobulada.
- 8.- Proyección caudo-marginal uni, bi o trilobulada.
- 9.- Expansión interna del proceso mesial que cierra la cavidad del ápice presente.
- 10.- Proceso lateral ausente.
- 11.- Espinas o dientes subdistales en posición caudo-lateral ausentes.

El género ***Smalleyus*** junto con ***Epithelphusa*** (considerando únicamente a ***E. mixtepecensis***), ***Spirothelphusa***, ***Lobithelphusa*** y ***Villalobosus***, forman un cinturón de géneros monotípicos que se distribuyen en el istmo de Tehuantepec y presentan una apariencia aberrante en el primer gonópodo del macho. Actualmente las relaciones filogenéticas que existen entre ellos, son oscuras y aunque estos géneros pertenecen a tres o cuatro tribus diferentes, los procesos geológicos por los que se originaron pueden ser similares.

***Smalleyus tricristatus* Alvarez, 1989**
(Lám. I)

Smalleyus tricristatus Alvarez, 1989: 46, fig. 1. Rodríguez, 1992: 184. Villalobos *et al.*, 1993: 284. Alvarez y Villalobos, 1995: 93; 1997: 416.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 15.2 mm, AC 23.4 mm; CNCR 7029).- Caparazón con la superficie dorsal ligeramente convexa, lisa, sin cerdas, cubierta con puntuaciones finas. Región gástrica hinchada, continuándose en la porción frontal curvándose suavemente hasta alcanzar el borde frontal superior, el cual está marcado por la curvatura aguda del caparazón (casi de 90°), se encuentra inclinado hacia el surco medio y está ornamentado con gránulos bajos y redondeados. Frente dirigida verticalmente hacia abajo, lisa y bilobulada por el surco medio; borde frontal inferior poco proyectado, formado por tubérculos no bien definidos, ligeramente sinuoso en vista frontal, arqueado y parcialmente perceptible en vista dorsal; en vista ventral ligeramente proyectado y ondulado, con una suave concavidad media y ligeramente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales evidentes y con depresión anterior. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales cóncava. Surco medio bien marcado angosto y moderadamente profundo, desvaneciéndose los lóbulos postfrontales y anteriormente terminando en una muesca en forma de V que divide el borde frontal superior. Surcos cervicales cortos, bien marcados, amplios, rectos y terminado antes de alcanzar el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica y branquial hinchadas; cardiaca e intestinal formando una depresión. Margen anterolateral agudo y poco proyectado en vista lateral, aserrado con gránulos pequeños y subagudos (19-21), que se extienden del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial; área entre la órbita y el surco cervical con 6 gránulos (machos y hembras). Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo débilmente desarrollado y granuloso, con una muesca basal redondeada y bien marcada; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde bajo. Artejo basal de la antena separado del margen frontal por un hiato estrecho. En vista frontal, anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles; fosas suavemente ensanchadas en la porción media; septo interantennular cubierto por la superficie inferior del borde frontal. Placa opercular de la glándula antenal ovoidal, con una pequeña constricción cerca de la porción media y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porción alrededor de la cavidad bucal ornamentadas con un tapete denso de cerdas; diente epistomal triangular, con el ápice dirigido hacia abajo y al mismo nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos, cuando se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Aberturas de los canales branquiales eferentes en posición oblicua y subrectangulares, más anchas que largas, relación anchura/longitud 1.5. Terceros maxilípedos con el isquio trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero un poco más estrecho que el isquio, margen anterior redondeado y con una muesca somera y redondeada antes del palpo; relación de longitud exópodo/isquio 0.71.

Región pterigostomiana cubierta de cerdas alrededor del tercer maxilípedo. Proporción longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo 0.71.

Quelípedos asimétricos. Quelípedo mayor con el mero armado en su margen interno, con una hilera de tubérculos redondeados; carpo con una espina interna, esbelta y subaguda; quela con la superficie interna lisa y moderadamente globosa; dedos dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes y armados con dientes triangulares; dactilo algo esbelto, ampliamente curvado y dorsalmente ornamentado con algunas hileras longitudinales de gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho (ver diagnóstico del género).

Distribución.- Especie conocida sólo de la localidad tipo en región de Los Tuxtlas al sur del estado de Veracruz.

Localidad Tipo.- Camino Izquierdo (800 msnm), Sierra de Santa Marta, Municipio de Soteapan (18° 26' N, 94° 57' W), Ver., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipo depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 7029 Holotipo, CNCR 7034 Paratipo).

Material examinado.- 1♂ LC 15.2 mm, AC 23.4 mm; Camino Izquierdo (800 msnm), Sierra de Santa Marta, Municipio de Soteapan (18° 26' N, 94° 57' W), Ver.; julio de 1985; recol. M. Palma; CNCR 7029. 2♀ LC 14.2 y 17.7 mm, AC 22.4 y 27.0 mm; misma localidad, fecha de recolecta y recolector; CNCR 7034.

Observaciones.- La morfología del gonópodo de *Smalleyus tricristatus* presenta una serie de ornamentaciones que, por el momento, la convierten en una especie única. Su distribución geográfica en la sierra de Santa Marta en la región de Los Tuxtlas, Ver., la aísla parcialmente de otras formas de la tribu *Pseudothelphusini* de los género *Tehuana* y *Pseudothelphusa*, que también se distribuyen en dicha región. Como sucede con otras especies de la tribu, el conocimiento que se tiene de *S. tricristatus*, es realmente escaso, sólo se tienen tres ejemplares de la misma localidad y con ello las inferencias que se pueden hacer sobre su presencia en la zona, su biología o sobre la existencia de otras formas relacionadas, son nulas.

Género nuevo 1

Diagnóstico.- Primer par de gonópodos del macho robustos, deprimidos en la mitad proximal y comprimidos en la distal, con porción apical sin ornamentación a manera de espinas o espínulas agudas y sin una prominencia fuerte en la porción distal de la superficie mesial (prominencia mesodistal). Tercio distal con cierto grado de torsión en dirección hacia el eje medio del cuerpo, evidente a lo largo de la sutura marginal. En vista caudal, con el tercio distal mesialmente inclinado; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad estrecha y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal lisa. En vista mesial

porción apical del gonópodo con la cresta distal de la proyección caudo-marginal recta, un poco más baja que la lateral y con una pequeña cresta redondeada en el extremo caudal. Proyección caudo-marginal unilobulada, lóbulo distal ausente. Lóbulo proximal en forma de hacha, robusto, más largo que ancho y dirigido proximalmente; su margen cefálico está ampliamente redondeado hasta alcanzar el margen proximal donde se curva abruptamente; el margen caudal es recto. En vista cefálica, lóbulo proximal paralelo al eje principal del gonópodo, hinchado en la porción media y con un borde medio, suave. Proceso mesial muy desarrollado, extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma aproximadamente triangular, adelgazándose hacia el margen lateral; borde superior con una cresta ampliamente redondeada, que se extiende hacia el ángulo interno para formar una gran expansión laminar circular, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice, queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal y sobrepasa las crestas distales, de la superficie lateral y de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar una cresta central recta, que delimita el campo de espinas; margen lateral terminado en dos o tres espinas triangulares, subagudas y dirigidas lateralmente. El borde inferior es ampliamente cóncavo hasta terminar en la espina lateral inferior. Cavidad apical dirigida distalmente en vistas lateral y mesial; en vista distal esta cavidad tiene forma de U, con la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas estrecho y armado con cerdas con poro terminal, las cuales se encuentran organizadas en una franja caudo-cefálica, algunas de ellas se extienden distalmente más allá que la cresta lateral.

Caparazón con el margen frontal superior presente, bien marcado y ornamentado con tubérculos bajos y redondeados. Terceros maxilípedos con el mero evidentemente más ancho que largo, rectangular y con el margen anterior subangulado con el lateral y con una muesca bien marcada antes del palpo.

Distribución.- Este género nuevo, se distribuye en el suroeste del territorio mexicano en la vertiente del Pacífico del estado de Guerrero desde el Mpio. de Ayutla de los Libres hasta el Puerto de Acapulco.

Observaciones.- Los resultados obtenidos en el análisis filogenético de la tribu **Pseudothelphusini**, mostraron que *Pseudothelphusa galloi*, presenta un conjunto de rasgos muy particulares, tanto somáticos como en la morfología del primer gonópodo del macho, que la separan completamente de los géneros que integran la tribu, en especial del *Pseudothelphusa*. En el apéndice reproductor del macho, resalta la desaparición del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal así como la presencia de un proceso mesial muy desarrollado, con el ángulo interno formando una gran expansión laminar ampliamente circular, que cierra totalmente la cavidad del ápice y sobrepasa distalmente las crestas apicales de las superficies caudal, lateral y caudo-marginal. Los rasgos somáticos incluyen, la forma subrectangular del mero de los terceros maxilípedos, así como la presencia de un lóbulo redondeado en la base de los dedos de la quela mayor. Estos últimos sólo los comparte con *P. guerroensis*, ambas especies se diferencian claramente por la morfología del primer gonópodo.

Gen. nov. 1 galloi (Alvarez y Villalobos, 1990)
(Lám. II)

Pseudothelphusa galloi Alvarez y Villalobos, 1990: 103, fig. 1.

Pseudothelphusa ayutlaensis Alvarez y Villalobos, 1991: 298.

Pseudothelphusa galloi Rodríguez, 1992: 184. Villalobos *et al.*, 1993: 283. Alvarez y Villalobos, 1995: 90.

Caracteres de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 40.1 mm, AC 65.1 mm; CNCR EM 3479).- Caparazón con la superficie dorsal plana, lisa, cubierta con puntuaciones finas y con gránulos redondeados en las áreas que rodean las órbitas y el área adyacente al margen anterolateral de la región branquial. Borde frontal superior del caparazón presente, con una inclinación hacia la muesca media, la cual es profunda, y ornamentado con tubérculos bajos y redondeados. Frente verticalmente dirigida hacia abajo, lisa y bilobulada por el surco medio; borde frontal inferior continuo, grueso, ligeramente sinuoso en vista frontal y totalmente perceptible en vista dorsal; en vista ventral ligeramente proyectado y ondulado, con una concavidad media y ligeramente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales evidentes y con depresión anterior. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales ligeramente cóncava. Surco medio bien marcado angosto y profundo, llegando posteriormente un poco más allá de los lóbulos postfrontales y anteriormente terminando en una muesca en forma de V que divide el borde frontal superior. Área detrás de las órbitas suavemente cóncava. Surcos cervicales bien marcados, amplios, curvados en toda su longitud y alcanzando el margen anterolateral. Regiones bien indicadas, gástrica y branquial hinchadas; urogástrica deprimida; cardiaca e intestinal planas. Margen anterolateral prominente en vista lateral, aserrado con gránulos subagudos (22-27), que se extienden del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial; margen entre la órbita y el surco cervical, un poco más abajo y con 6-8 gránulos. Margen posterior recto.

Órbitas con el ángulo externo débilmente desarrollado y granuloso, con una muesca basal redondeada; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Artejo basal de la antena separado del margen frontal por un hiatus estrecho. En vista frontal, anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles; fosas suavemente ensanchadas en la porción media; septo interantennular casi cubierto por el borde frontal inferior. Placa opercular de la glándula antenal ovoidal, con una pequeña constricción cerca de la porción media y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porción alrededor de la cavidad bucal ornamentadas con un tapete denso de cerdas; porción pterigostomiana con gránulos redondeados; diente epistomal triangular, con el ápice dirigido hacia abajo y al mismo nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos, cuando se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Aberturas de los canales branquiales eferentes subcirculares, ligeramente más anchas que largas, relación anchura/longitud 1.2 (rango 1-2.28; n= 25). Terceros maxilípedos con el isquio trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero un poco más estrecho que el isquio, pero más rectangular que en cualquier otra especie del género, su ancho es claramente mayor que el largo, margen anterior

subangulado con el lateral y con una muesca bien marcada antes del palpo; relación de longitud exópodo/isquio 0.62 (rango 0.5-0.76; n= 25).

Quelípedos asimétricos. Quelípedo mayor con el mero armado en su margen interno, con una hilera de tubérculos redondeados; carpo con una espina interna, fuerte y triangular; quela con la superficie interna lisa y moderadamente globosa; superficie externa lisa, excepto por un lóbulo redondeado que sobresale de la base del dedo fijo. Dedos dejando un hueco pequeño entre los bordes cortantes y armados con dientes triangulares; dactilo algo esbelto, ampliamente curvado y dorsalmente ornamentado con algunas hileras longitudinales de gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho (ver diagnóstico del género).

Distribución.- **Gen. nov.1 galloi** se distribuye en la planicie costera del estado de Guerrero, del arroyo La Parota, tributario del Río Pinela (250 msnm), Municipio de Ayutla de los Libres (16° 46' N, 99° 13' W) hasta el Parque El Veladero, en el Puerto de Acapulco, Mpio. de Acapulco (17° 9' N, 99° 31' W). En la localidad del Municipio de Ayutla de los Libres, se interna un poco más sobre la vertiente de la Sierra Madre del Sur, hasta altitudes cercanas a los 250 msnm. Recientemente se recibió en la CNCR un ejemplar de la Bahía de Huatulco en Oaxaca, lo que extiende su distribución geográfica varios cientos de kilómetros hacia el sur.

Localidad Tipo.- Arroyo La Parota, tributario del Río Pinela (250 msnm), Municipio de Ayutla de los Libres (16° 46' N, 99° 13' W) (CNCR 3478, 3479 Holotipo, Paratipo).

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Alotipo depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR EM-3479).

Material examinado.- 1♂ LC 40.1 mm, AC 65.1 mm; 1♀ LC 41.0 mm, AC 67.5 mm; Arroyo La Parota, tributario del Río Pinela (250 msnm), Municipio de Ayutla de los Libres (16° 46' N, 99° 13' W), Gro.; 15 Marzo 1985; recol. J. P. Gallo; CNCR 3479 Holotipo y Alotipo. 1♂ LC 35.8 mm, AC 57.0 mm; 2♀ LC 18.2 y 23.6 mm, AC 28.0 y 37.3 mm; misma localidad, fecha de recolecta y recolector que el Holotipo; CNCR 3478 Paratipos. 10♂ LC 14.4-44.7 mm, AC 22.0-74.4 mm; 8♀ LC 15.6-32.7 mm, AC 24.0-52.5 mm; Parque El Veladero (30 msnm), Acapulco, Mpio. de Acapulco (17° 09' N, 99° 31' W), Gro.; Diciembre del 2001; recol. A. P. López; sin número de catálogo. 1♂ LC 35.2 mm, AC 55.3 mm; camino a la Pedrera, Sta. María Huatulco, Mpio. de Sta. María Huatulco (15° 00' 03" N, 96° 19' 20" W), Oax.; 11 Junio del 2000; recol. L. M. Mejía; CNCR 19227.

Observaciones.- La revisión de una muestra de ejemplares más abundante y de varias localidades, dio la oportunidad de observar las variaciones morfológicas del primer gonópodo en machos de diferentes tallas (de 14.4 a 44.7 mm de LC). Como resultado de este análisis se encontró que la especie **P. ayutlaensis** Alvarez y Villalobos (1991), en realidad corresponde a un macho juvenil de **Gen. nov.1 galloi**, por lo cual se propone la sinonimización correspondiente.

El ejemplar proveniente de Sta. María Huatulco, Oax., presenta diferencias en la morfología del primer gonópodo con respecto a los precedentes del estado de Guerrero. En el organismo de Sta. Ma. Huatulco la forma del lóbulo de la proyección caudo-marginal, es un poco más esbelta y alargada en dirección cefálica, así como el número de dientes en el margen lateral del proceso mesial, también fue distinto, ya que presentó tres dientes, mientras que los de Guerrero sólo tuvieron dos.

Género nuevo 2

Diagnosis.- Primer gonópodo robusto, deprimido proximalmente y comprimido en la porción apical. En vista distal, cavidad apical del gonópodo en forma de U y dirigida distalmente; crestas lateral y mesial que la delimitan, lisas y alcanzando el mismo nivel. Campo de espinas con menos de 100 cerdas con poro terminal dispuestas en una franja cefalo-caudal. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada, lóbulo distal alargado con la punta esbelta, redondeada y dirigida proximalmente, se encuentra sobrepuesto a la porción distal del lóbulo proximal y se separa de este por una fisura o incisión larga. Lóbulo proximal ovalado, más ancho que largo y en una posición ligeramente oblicua con respecto al eje principal; superficie interna hinchada y formando un borde circular, bien marcado. Prominencia mesodistal ausente. En vista cefálica, proceso mesial extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo, como una lámina amplia y subrectangular; margen lateral armado con tres espinas agudas, dirigidas latero-caudalmente, de las cuales la proximal es la más larga y esbelta, la media es un poco más triangular y de tamaño intermedio, la distal es la más pequeña y tiene forma triangular; margen interno formando una amplia expansión laminar achatada o roma, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna de los dos lóbulos de la proyección caudo-marginal.

Borde frontal superior del caparazón moderadamente marcado por pequeños tubérculos. Dientes de la quela mayor similares a los de *Tehuana*, de tamaño más o menos uniforme; los cuatro dientes proximales grandes y subiguales.

Distribución.- Restringido a una localidad en el istmo de Tehuantepec, Oaxaca.

Observaciones.- La propuesta de erigir el *Gen. nov.2* encuentra justificación en los resultados obtenidos en el análisis filogenético. La cercanía entre este nuevo taxón con los géneros *Tehuana* y *Pseudothelphusa*, es muy estrecha, principalmente con el segundo. Caracteres en el primer gonópodo del macho como la separación de los lóbulos de la proyección caudo-marginal por una incisión larga; la forma del lóbulo distal de esta proyección, muy desarrollado, esbelto y con el borde cefálico redondeado, así como la presencia de un borde fuerte y de forma circular en la superficie interna del lóbulo proximal, acercan a *Gen. nov.2* con *Tehuana*. Sin embargo, la ausencia de la prominencia mesodistal, lo relacionan más con *Pseudothelphusa*. Es posible que por la presencia de

características que atañen a ambos géneros, **Gen. nov.2** constituya un taxón con afinidad al ancestro directo de estos grupos.

Gen. nov.2 *sulcifrons* (Rathbun, 1898)
(Lám. III)

Pseudothelphusa sulcifrons Rathbun, 1898: 522, 535, 537, fig. 13. Young, 1900: 216 (*vide* Rodríguez, 1982: 141). Rathbun, 1905: 294. Coifmann, 1939: 109.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) sulcifrons Pretzmann, 1965: 4. Rodríguez y Smalley, 1969: 84, fig. 15.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dilatata sulcifrons Pretzmann, 1968: 7; 1971: 22.

Pseudothelphusa (Manningiana) dilatata sulcifrons Pretzmann, 1972: 106, figs. 627-629, 668-669.

Pseudothelphusa dilatata sulcifrons Rodríguez, 1982: 141, fig. 93. Villalobos, 1982: 221. Villalobos *et al.*, 1993: 283.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 23.4 mm., AC 39.2 mm; USNM 30327).- Superficie dorsal del caparazón plana y con puntuaciones finas. Región gástrica hinchada, se continúa hacia la porción frontal curvándose suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. Borde frontal superior marcado únicamente por el agudo doblez de la porción frontal. Frente casi vertical, lisa y bilobulada por una muesca media; borde frontal inferior parcialmente visible dorsalmente, en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media evidente y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales moderadamente a bien marcados. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco frontal medio profundo y angosto, anteriormente termina en una muesca poco profunda y en forma de V, que divide a la mitad el borde frontal superior. Surcos cervicales ligeramente curvados en la mitad proximal, bien marcados, debido a que la región branquial está hinchada, y se extienden hasta alcanzar el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica y branquial hinchadas; cardíaca e intestinal deprimidas. Margen anterolateral iniciando de la muesca en la base de diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, no resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 22 a 23 gránulos bajos y redondeados en toda su longitud, lo que le da una apariencia aserrada. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6-7 gránulos redondeados. Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granulado, con una muesca somera en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con

cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con granulaciones incipientes; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes suboval la relación anchura/longitud es de 1.37 (n= 1). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior suavemente marcada y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.71 (n= 1).

Quelípedos desiguales. Quela mayor derecha, margen inferior de la palma convexo, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados y dejando un hueco moderado entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho como en la diagnosis del subgénero.

Distribución.- Especie conocida solo para la localidad tipo en Oaxaca.

Localidad Tipo.- Yalolog (= Villa Hidalgo Yalag), Mpio. de Villa Hidalgo, Oax., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 19482).

Material examinado.- 1 Holotipo LC 23.4 mm, AC 39.2 mm; Yalolog (= Villa Hidalgo Yalag), Mpio. de Villa Hidalgo (1,240 msnm) (17° 11' 05" N, 96° 10' 40" W), Oax.; 4 de Julio de 1894; recol. Nelson y Goldman (recibido de parte del Departamento de Agricultura de México); USNM 19482.

Observaciones.- La etiqueta del holotipo (USNM 19482) establece que el ejemplar fue recolectado por Nelson y Goldman el 4 de julio de 1894, a 500 pies de altitud en un manantial de montaña.

Por la morfología del primer gonópodo del macho. **Gen. nov.2 *sulcifrons***, presenta afinidad con las especies del género ***Pseudothelphusa***, que se caracterizan por presentar el proceso mesial, bien desarrollado y de forma subrectangular, armado con tres espinas en el margen lateral, como sucede con ***P. dilatata*** y ***P. morelosis***. Las diferencias entre ambos géneros, ya han sido presentadas en las observaciones del **Gen. nov.2**. Pero además, como especie ***Gen. nov.2 sulcifrons*** se distingue de ***P. dilatata*** y ***P. morelosis*** por presentar el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, bien desarrollado y con el borde cefálico redondeado, por la forma recta de la cresta distal de dicha proyección. De ***P. morelosis*** se separa además por la presencia del borde frontal superior y de ***P. dilatata*** por la disposición y el tamaño de las espinas del margen lateral del proceso mesial, ya que a diferencia de esta especie en ***Gen. nov.2 sulcifrons***, la espina proximal es la más larga, robusta y aguda; las espinas media y distal son

más pequeñas, la primera es más triangular y de tamaño intermedio, la segunda es pequeña, triangular y subaguda.

Género *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1969

Pseudothelphusa(*Tehuana*) Rodríguez y Smalley, 1969: 76. Pretzmann, 1971: 22; 1972: 107; 1975: 300.

Tehuana Rodríguez, 1982: 129. Villalobos y Alvarez, 2003: 228.

Diagnosis.- Primer par de gonópodos del macho más esbeltos que en el género *Pseudothelphusa*, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal, con la porción apical sin ornamentación a manera de espinas o espínulas agudas, pero con una prominencia fuerte en la porción distal de la superficie mesial (prominencia meso-distal), que puede ser cónica y con la punta subaguda o comprimida caudo-cefálicamente y con la punta redondeada. Tercio distal con cierto grado de torsión en dirección hacia el eje medio del cuerpo, evidente a lo largo de la sutura marginal. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada; lóbulo distal siempre como un diente redondeado de buen tamaño, separado del lóbulo proximal por una incisión tan larga como el propio lóbulo distal o por una muesca estrecha. Lóbulo proximal con frecuencia subcircular, tan largo como ancho o más ancho que largo, excepto en *Tehuana veracruzana* en donde tiene forma de hacha o de riñón, más largo que ancho, con la porción proximal ampliamente redondeada y generalmente dirigida hacia la base del gonópodo. Superficie interna del lóbulo proximal con una carena longitudinal o circular bien marcada. En vista cefálica, proceso mesial reducido a una estructura cilíndrica (digitiforme) o en forma de cuchara, o bien desarrollada formando una expansión laminar, por lo general en una posición transversal al eje principal del gonópodo, con el margen superior redondeado y el lateral armado en la porción media con un diente que puede ser pequeño y cónico, o con una espina fuerte, esbelta y aguda. En vista lateral, constricción de la superficie lateral, aproximadamente en la mitad del gonópodo. En vista distal, cavidad del ápice en forma de U, con la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas, estrecho, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal, dispuestas irregularmente en una franja caudo-cefálica.

Caparazón con el margen frontal superior presente, de moderadamente a bien marcado por una hilera de tubérculos bajos y redondeados. Terceros maxilípedos con el mero por lo general un poco más ancho que largo y con el margen anterior redondeado.

Especie tipo.- *Tehuana lamellifons* Rathbun, 1893.

Distribución.- Las especies que integran al género *Tehuana*, se han distribuyen en el sureste del territorio mexicano abarcando parte del istmo de Tehuantepec:

- 1.- Por la vertiente del golfo de México en la región de Los Tuxtlas, Ver.
- 2.- La franja delimitada por la costa sur de Veracruz y la sierra Madre de Oaxaca.

3.- Hacia el sur siguiendo las estribaciones de la sierra Madre de Oaxaca y la Sierra Atravesada hasta la cabecera de la cuenca del río Tonalá y un poco más hacia el este a Ixtacomitán, Chiapas.

4.- Hacia el sur a través del istmo de Tehuantepec hasta el río Tehuantepec y Matías Romero, Oaxaca.

Observaciones.- Por la morfología del primer gonópodo del macho, el género *Tehuana* presenta una estrecha relación con *Pseudothelphusa*, del cual se distingue por la presencia de cuatro caracteres diagnósticos relacionados con la morfología y ornamentación del primer gonópodo del macho. Estos son, la forma general de este apéndice sexual, esbelto y cilíndrico en la mitad proximal y comprimido en la distal; la ubicación de la constricción lateral aproximadamente en la mitad de la longitud del eje principal; la presencia de una carena fuerte en la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal y la existencia de un prominencia mesodistal. Dentro del género *Tehuana* las especies presentan dos patrones básicos en la morfología del primer gonópodo y en los cuales el grado de desarrollo del proceso mesial es el carácter que marca la diferencia.

Clave para las especies del Género *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1969 (modificado de Villalobos y Alvarez, 2003)

- 1. Primer gonópodo con el proceso mesial bien desarrollado 2
 - Primer gonópodo con el proceso mesial reducido 6
- 2. Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal sobrepasando el margen cefálico del lóbulo proximal y con la porción final curvada proximalmente *T. poglayenorum* (p. 213)
 - Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal con la porción final dirigida cefálicamente y terminando antes del margen cefálico del lóbulo proximal 3
- 3. Primer gonópodo con la proyección caudo-marginal con el lóbulo proximal subcircular y orientado cefálicamente, formando un ángulo de casi 90° con el eje longitudinal del gonópodo *T. lamothei* (p. 211)
 - Primer gonópodo con el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, reniforme, con forma de hacha o subcircular y orientado hacia la base del gonópodo 4
- 4. Primer gonópodo con el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, tan largo como dos veces su anchura y con forma de hacha; en vista mesial la parte final de este lóbulo se sobrepone al eje principal del gonópodo *T. veracruzana* (p. 217)
 - Primer gonópodo con el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, reniforme o ampliamente redondeado y aproximadamente tan largo o un poco más largo que ancho; en vista mesial la parte final del lóbulo no se sobrepone al cuerpo principal del gonópodo 5

5. Primer gonópodo con el borde lateral del proceso mesial con un lóbulo medio, pequeño y cónico. En vista mesial, lóbulos distal y proximal de la proyección caudo-marginal no sobrelapados, separados por una muesca estrecha *T. diabolis* (p. 203)
- Primer gonópodo con el borde lateral del proceso mesial con una espina media, fuerte y aguda. En vista mesial, lóbulos distal y proximal del proceso caudo-marginal parcialmente sobrelapados, separados por una incisión tan larga como el propio lóbulo distal *T. chontalpaensis* (p. 200)
6. Primer gonópodo en vista lateral, con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal extendiéndose cefálicamente más allá que el proceso mesial. En vista lateral proceso mesial digitiforme. En vista mesial, el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, reniforme
..... *T. lamellifrons* (p. 208)
- Primer gonópodo en vista lateral, con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal más corto o casi tiene el mismo alcance que el proceso mesial. En vista lateral proceso mesial con forma de cuchara, con la superficie apical excavada. En vista mesial, el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal en forma de medio círculo o reniforme 7
7. Caparazón con la superficie dorsal ornamentada con cerdas cortas de color negro. Primer gonópodo en vista cefálica, con la abertura de la cavidad apical amplia. En vista lateral, proceso mesial sobrepasando el margen cefálico del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal. En vista apical cerdas con poro apical distribuidas en toda la superficie del campo de espinas. En vista mesial lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal reniforme con los márgenes cefálico, inferior y caudal redondeados *T. jacatepecensis* (p. 206)
- Caparazón con la superficie dorsal desnuda. Primer gonópodo en vista cefálica, con la abertura de la cavidad apical estrecha. En vista lateral, proceso mesial más corto que el margen cefálico del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal. En vista apical cerdas con poro apical formando un mechón en el centro del campo de espinas. En vista mesial lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal de medio círculo con los márgenes cefálico y caudal rectos, el inferior ampliamente redondeado *T. complanata* (p. 197)

Tehuana complanata (Rathbun, 1905)
(Lám. IV)

Pseudothelphusa complanata Rathbun, 1905: 303, fig. 3. Coifmann, 1939: 107. Pretzmann, 1965: 10.
Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) lamellifrons gruneri Pretzmann, 1968: 7.
Pseudothelphusa (Tehuana) cordobensis Rodríguez y Smalley, 1969: 77, fig. 8.
Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana lamellifrons Bott, 1970: 334, figs. 11-13.
Potamocarcinus (Raddaus) bocourti complanatus Pretzmann, 1971: 20; 1972: 78, fig. 18.
Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) lamellifrons gruneri Pretzmann, 1971: 22.
Pseudothelphusa (Tehuana) complanata Türkay, 1978: 145.
Tehuana complanata Rodríguez, 1982: 131, fig. 85. Villalobos, 1982: 221. Villalobos *et al.*, 1993: 284. Villalobos y Alvarez, 2003: 228.

Caracteres de reconocimiento (♂ LC 38.2 mm., AC 59.0 mm; CNCR 311).- Caparazón con la superficie dorsal plana, lisa, finamente punteada y con granulaciones un poco mas evidentes y esparcidas en las áreas adyacentes a los márgenes frontal y laterales. Porción frontal con el borde frontal superior presente, resaltado, horizontal y ornamentado con una hilera de tubérculos redondeados. Frente lisa, bilobulada por la muesca media y dirigida hacia abajo verticalmente,

hasta alcanzar el borde frontal inferior, el cual no es visible dorsalmente, en vista ventral un poco resaltado y ondulado, presentando una concavidad media suave y una convexidad ligera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales suavemente definidos. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales, ligeramente deprimida. Surco frontal medio bien definido, profundo y estrecho, anteriormente termina en una muesca en forma de V que divide el borde frontal superior; posteriormente se continua para separar los lóbulos frontales y se desvanece poco después. Surcos cervicales amplios, moderadamente profundos, curvos y no alcanzando el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica hinchada y ligeramente convexa hacia la porción anterior; branquial inflada; cardíaca plana, casi al mismo nivel que la gástrica; intestinal deprimida. Margen anterolateral esbelto y resaltado en vista lateral, aserrado con denticulos agudos (26-28), del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial; área entre el surco cervical y la muesca en la base del diente orbital externo, con 6 gránulos bajos. Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo bajo, con uno o dos gránulos planos y con una muesca basal moderada; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado del margen frontal inferior por un hiato estrecho. En vista frontal, anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles; ventralmente dichas fosas se encuentran un poco ensanchadas en la porción media y el margen inferior es ligeramente sinuoso; septo interantennular completamente cubierto por la frente. Placa opercular de la glándula antenal, ovoidal, con una ligera constricción cerca de la mitad y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con parche denso de cerdas; diente epistomal triangular y con gránulos redondeados, ápice dirigido proximalmente y situado un poco atrás del septo interantennular y al nivel de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cerrando la cavidad bucal. Aberturas de los canales eferentes subrectangular la relación anchura/longitud es de 1.20 (rango 1.0-1.36; n= 7). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior suave. Exognato una poco más largo que la mitad del isquio del endognato, la relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.80 (rango 0.65-0.80; n= 7).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quelípedo mayor derecho, con el mero ornamentado con una hilera de tubérculos redondeados en el margen interno; carpo con una espina fuerte y triangular en el margen interno. Quela mayor con el margen inferior de la palma convexo; palma con la superficie interna lisa y globosa; dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados y dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. En vista caudal, con el tercio distal recto; cavidad del ápice dirigida distalmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera, pero bien marcada. Proyección caudo-marginal

con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Prominencia mesodistal de tamaño moderado, cónica y con la punta redondeada. Proceso mesial no visible. En vista mesial, tercio distal del gonópodo ligeramente dirigido cefálicamente; con cerdas cortas esparcidas en los dos tercios distales de la superficie meso-cefálica. Prominencia mesodistal cónica y un poco comprimida caudo-cefálicamente. Proyección caudo-marginal bilobulada y dirigida cefálicamente, formando un ángulo aproximado de 90° con respecto al eje longitudinal del apéndice; cresta distal casi recta; lóbulo distal como un diente redondeado de buen tamaño, casi alcanzando el borde cefálico del lóbulo proximal y separado de este por una incisión tan larga como el propio lóbulo distal. Lóbulo proximal con en forma de hacha, más ancho que largo (el doble del largo) y con el margen cefálico redondeado en toda su longitud. En vista cefálica, tercio distal del gonópodo casi recto. Proyección caudo-marginal con el lóbulo distal ligeramente curvado en dirección mesial; lóbulo proximal paralelo en relación al cuerpo principal del gonópodo, pero en una posición más cercana al eje medio; superficie interna no visible. Prominencia meso-distal ancha y cónica. Proceso mesial reducido a una placa inclinada disto-mesialmente, con la porción superior excavada y la inferior plana; esta última se extiende sobre el borde superior del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal. Superficie lateral con una cicatriz circular abajo del proceso mesial. En vista lateral, lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal con una carena circular bien marcada en la superficie interna. Cicatriz abajo del proceso mesial ovoidal. Constricción de la superficie lateral, aproximadamente en la mitad del gonópodo. En vista distal, cavidad del ápice en forma de U, con la abertura del canal espermático en posición caudal y más estrecha hacia en la mitad cefálica; campo de espinas con las cerdas con poro terminal, dispuestas en un mechón ubicado en la mitad de la cavidad del ápice. Proceso mesial bilobulado, con el ángulo externo proyectado en una saliente de punta redondeada y el interno de forma triangular, que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. Prominencia mesodistal cónica, con el ápice agudamente redondeado.

Distribución.- Vertiente SE de la meseta central, municipios de Córdoba y Amatlán de Reyes, Ver.

Localidad Tipo.- Alta-Veracruz, México?.

Disposición de los Tipos.- Holotipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de París (4050-S).

Material examinado.- 1♂ LC 38.2 mm, AC 59.0 mm; Ojo de Agua (900 msnm), Paraje Nuevo, Córdoba, Municipio de Córdoba (18° 52' N, 96° 51' W), Ver.; 2/V/1953; recol. A. Villalobos; CNCR 311. 1♂ LC 30.0 mm, AC 45.4 mm; Río de la Cueva de Lourdes (700 msnm), Córdoba, Municipio de Amatlán de Los Reyes (18° 47' N, 96° 54' W), Ver.; 13/VI/96; recol. J. Herrera y E. Ramírez; CNCR 11958. 3♂ LC 18.0-27.5 mm, AC 27.0-42.4 mm; 3♀ LC 15.7-23.0 mm, AC 23.0-35.2 mm; Río

en la subestación eléctrica Amatlán II (700 msnm), Municipio de Amatlán de los Reyes (18° 50' N, 96° 55' W), Ver.; 6/VI/1992; recol. J. Herrera y E. Ramírez; CNCR 11957.

Otras localidades registradas en la colección del USNM:

VERACRUZ

Manantial en el Río Ayoyoc (600 msnm), 8 km NW de Potrero Viejo, Municipio de Amatlán de Los Reyes (18° 53' N, 97° 52' W) (USNM 189305). Cueva de Ojo de Agua Grande (600 msnm), 5 km N de Potrero Viejo, Municipio de Amatlán de Los Reyes (18° 52' N, 96° 50' W) (USNM 184334).

Observaciones.- *Tehuana complanata* representa el registro más norteño del género. Aunque la ubicación de la localidad Tipo es bastante ambigua (Alta-Veracruz, México?), los muestreos que se han realizado en la región de Córdoba en el estado de Veracruz han dejado ver que esta especie es moderadamente común en esta porción del territorio veracruzano, donde se inicia la vertiente del extremo sureste de la meseta central mexicana.

La morfología del primer gonópodo del macho de *T. complanata*, es similar a la de *T. jacatepecensis*, indicando una relación cercana entre ambas especies.

Tehuana chontalpaensis Villalobos y Alvarez, 2003 (Lám. V)

Tehuana chontalpaensis Villalobos y Alvarez, 2003: 224-226.

Caracteres de reconocimiento (HOLOTIPO ♂, LC 35.1 mm, AC 57.3 mm; CNCR 18952).- Superficie dorsal del caparazón plana y cubierta con puntuaciones finas; porciones anterior y lateral ornamentadas con gránulos esparcidos. Región gástrica hinchada, se continúa hacia la porción frontal curvándose suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista frontal, borde superior inclinado hacia la línea media, ligeramente proyectado, marcado por tubérculos romos de tamaño irregular y dividido por una muesca media en forma de V; bilobulado en vista dorsal. Borde frontal inferior visible dorsalmente, más proyectado que el borde superior y formado por gránulos planos y fusionados entre sí; en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media evidente y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales bajos pero evidentes, limitados anteriormente por una depresión. Surco medio angosto y somero, extendiéndose posteriormente un poco más allá de los lóbulos postfrontales. Surcos cervicales someros, arqueados posteriormente y rectos en la porción anterior, desvaneciéndose antes de alcanzar el margen anterolateral, aunque formando una muesca ligera sobre este último. Regiones gástrica y branquial elevadas; cardíaca e intestinal deprimidas. Margen anterolateral iniciando en la muesca de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, resaltado en vista lateral

y ornamentado a partir del surco cervical con 18 a 24 gránulos subagudos, que incrementan su tamaño posteriormente, lo que le da una apariencia aserrada. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6 gránulos. Porción posterolateral con cerdas cortas. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granulado, con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ligeramente ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar cubierto parcialmente por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal lisa; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subrectangular, la relación anchura/longitud es de 1.76 (rango 1.0-1.6; n= 5). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca bien marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.76 (rango 0.62-0.78; n= 8).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes redondeados desgastados y dejando un hueco entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa y el margen inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal ligeramente más alta que la cresta de la superficie lateral. Prominencia mesodistal robusta y con el ápice redondeado. Proceso mesial con una cicatriz pequeña y circular en la porción proximal de la superficie caudal; espina del margen lateral laminar y aguda. En vista mesial, tercio distal del gonópodo inclinado cefálicamente. Prominencia meso-distal comprimida caudo-cefálicamente. Proyección caudo-marginal bilobulada y dirigida cefalo-proximalmente, formando un ángulo aproximado de 45° con respecto al eje longitudinal del apéndice; cresta distal recta en los 2/3 cefálicos y curvada en el tercio caudal; lóbulo distal en forma de un diente con el borde cefálico redondeado, que se extiende sobre la porción superior y casi alcanza la mitad del lóbulo proximal, del cual se encuentra separado por una incisión larga. Lóbulo proximal subcircular, tan ancho como largo, redondeado en el extremo proximal y dirigido cefalo-proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal ligeramente curvado en dirección mesial. Lóbulo proximal paralelo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con un borde fuerte en superficie interna de forma circular. Prominencia meso-distal fuerte y

redondeada. Proceso mesial bien desarrollado, laminar y extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo; borde superior semicircular; borde lateral con un diente cónico y agudo; ángulo interno proyectado en una saliente de punta redondeada, que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida cefálicamente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas estrecho, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas casi alcanzan la cresta lateral. Prominencia mesodistal ampliamente triangular, con el ápice agudamente redondeado.

Distribución.- Solo conocida para la localidad Tipo y sus alrededores.

Localidad Tipo.- Arroyo Pueblo Viejo (900 msnm), Ejido Carlos A. Madrazo (17° 23' 75" N, 93° 39' 75" W), Municipio de Huimanguillo, Tab.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipos depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Holotipo CNCR 18952 y Paratipos CNCR 17093 y 17171).

Material examinado.- Holotipo 1 ♂ LC 35.1 mm, AC 57.3 mm; Arroyo Pueblo Viejo (900 msnm), Ejido Carlos A. Madrazo (17° 23' 75" N, 93° 39' 75" W), Municipio de Huimanguillo, Tab.; 8 de Mayo de 1997; col. J. L. Villalobos; CNCR 18952. Paratipos 2 ♂ LC 17.3-24.3 mm, AC 27.7-37.8 mm; misma localidad que el holotipo; 12 de Junio de 1997; cols. J. L. Villalobos y R. Robles; CNCR 17093. Paratipo 1 ♂, LC 11.0 mm, AC 17.0 mm; 1 ♀, LC 14.8 mm, AC 23.0 mm; misma localidad que el holotipo; 12 de Junio de 1997; cols. J. L. Villalobos y R. Robles; CNCR 17171. 1 ♂, LC 22.0 mm, AC 34.0 mm; 2 ♀, LC 10.0-15.0 mm, AC 14.2-23.2 mm; 22 de enero de 1998; Pequeño escurrimiento tributario del río Pedregal-Tonalá, 3 km E del poblado de Carlos A. Madrazo (17° 23' 87" N, 95° 40' 86" W), Municipio de Huimanguillo, Tab.; cols. J.L. Villalobos y R. Robles; CNCR 17290.

Observaciones.- *Tehuana chontalpaensis* es morfológicamente similar a *T. lamothei* del norte de Chiapas. El primer gonópodo de ambas especies posee un proceso mesial bien desarrollado armado con una espina lateral fuerte y aguda. *T. chontalpaensis* se distingue de *T. lamothei* por que su primer gonópodo tiene el tercio apical inclinado en sentido cefálico; por presentar el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal elongado, sobrepuesto a la porción superior del lóbulo proximal y extendiéndose la mitad de la longitud de este último. Por la presencia de una prominencia meso-caudal robusta y evidente. El proceso mesial presenta el ángulo interno proyectado en una saliente de punta redondeada, que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal.

Tehuana diabolis Pretzmann, 1980
(Lám. VI)

Pseudothelphusa (Tehuana) lamellifrons diabolis Pretzmann, 1980: 660. Rodríguez, 1982: 210.
Tehuana diabolis Villalobos et al., 1993: 284. Alvarez y Villalobos, 1997: 416. Villalobos y Alvarez, 2003: 228.

Caracteres de reconocimiento (TOPOTIPO ♂, LC 21.8 mm, AC 35.0 mm; CNCR 12956).- Superficie dorsal del caparazón plana y cubierta con puntuaciones finas; porciones anterior y lateral ornamentadas con algunos gránulos esparcidos; área postbranquial con cerdas cortas. Región gástrica poco hinchada, se continúa hacia la porción frontal en forma casi horizontal hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista dorsal, borde frontal superior bilobulado, con ambas mitades un poco oblicuas (en sentido antero-posterior) y convergiendo hacia la muesca media. En vista frontal, borde superior inclinado hacia la línea media, proyectado, marcado por tubérculos redondeados de tamaño irregular y dividido por una muesca media en forma de V. Borde frontal inferior visible dorsalmente, más proyectado que el borde superior y formado por gránulos planos y fusionados entre sí; en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media ligera y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales evidentes, limitados anteriormente por una depresión. Surco medio angosto y profundo entre las dos mitades del borde frontal superior; más somero y ancho posteriormente, terminando un poco más allá de los lóbulos postfrontales. Porción entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales suavemente cóncava. Surcos cervicales someros, arqueados y desvaneciéndose antes de alcanzar el margen anterolateral, aunque formando una muesca evidente sobre este último. Regiones gástrica, branquial y cardíaca un poco elevadas; intestinal plana. Margen anterolateral iniciando en la muesca de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 23 a 28 gránulos redondeados, que incrementan su tamaño posteriormente, lo que le da una apariencia aserrada. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6 gránulos. Porción posterolateral con cerdas cortas. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ligeramente ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar cubierto parcialmente por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal con gránulos bajos; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subcuadrada o alargada

verticalmente, en varios ejemplares fue más larga que ancha, la relación anchura/longitud es de 0.90 (rango 0.66-1.2; n= 9). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca moderadamente marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.67 (rango 0.48-0.78; n= 9).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes redondeados desgastados y dejando un hueco entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa y el margen inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y bien marcada. Proyección caudo-marginal con la cresta distal ligeramente más alta que la cresta de la superficie lateral. Prominencia meso-distal cónica, esbelta y con el ápice redondeado. Proceso mesial la superficie caudal lisa; diente del margen lateral pequeño triangular y con ápice redondeado; borde superior redondeado; borde inferior ligeramente cóncavo. En vista mesial, tercio distal del gonópodo suavemente inclinado cefálicamente. Prominencia mesodistal un poco comprimida caudo-cefálicamente. Proyección caudo-marginal bilobulada y suavemente dirigida cefalo-proximalmente, formando un ángulo aproximado de 75° con respecto al eje longitudinal del apéndice; cresta distal recta en los 2/3 cefálicos y curvada en el tercio caudal; lóbulo distal en forma de un diente con el borde cefálico redondeado, que se extiende sobre el margen superior y alcanza más allá de la mitad del lóbulo proximal, del cual se encuentra separado por una muesca estrecha en forma de una V cerrada. Lóbulo proximal dirigido cefalo-proximalmente, en forma de hacha y un poco más largo que ancho; margen superior ampliamente redondeado y el inferior más agudo, ya que el lóbulo se hace más estrecho hacia el extremo proximal. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal ligeramente curvado en dirección mesial. Lóbulo proximal paralelo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con un borde fuerte y recto o ligeramente curvo en la superficie interna. Prominencia mesodistal fuerte, esbelta y con el ápice redondeado. Proceso mesial moderadamente desarrollado, laminar y extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo; borde superior semicircular; borde lateral con un diente pequeño, cónico y subagudo; ángulo interno proyectado en una saliente de punta redondeada, que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. En vista lateral, tercio distal del gonópodo suavemente inclinado en dirección cefálica; cresta distal de la superficie lateral suavemente curvada y más baja que la cresta distal de la proyección caudo-marginal. Proceso mesial laminar, con el diente lateral triangular y dirigido latero-caudalmente. En vista distal cavidad tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas estrecho, armado con

una franja de cerdas con poro terminal, pegada a la cresta lateral y dispuesta en dirección caudo-cefálica; las cerdas no alcanzan la cresta lateral. Prominencia mesodistal cónica, con el ápice agudamente redondeado.

Distribución.- Solo conocida para la localidad Tipo y sus alrededores.

Localidad Tipo.- Laguna de Catemaco (340 msnm), Municipio de Catemaco (18° 25' N, 95° 06' W), Ver., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipos depositados en el Museo de Historia Natural de Viena (Holotipo NHMW 4068 y Paratipos NHMW 4069).

Material examinado.- 4♂ LC 15.0-21.8 mm, AC 22.5-35.0 mm; 6♀ LC 12.7-26.6 mm, AC 19.0-42.5 mm; Lago de Catemaco (340 msnm), entre las Margaritas y Tebanca, Municipio de Catemaco (18° 25' N, 95° 06' W), Ver., México.; 4 de Agosto de 1994; recol. M. E. Camacho; CNCR 12956.

Otras localidades registradas en la CNCR:

VERACRUZ

Lago de Catemaco (335 msnm), Playa Hermosa, Municipio de Catemaco (18° 26' 95° 05' W) (CNCR 333). Lago de Catemaco (335 msnm), El Zapotal, Municipio de Catemaco (18° 25' N, 95° 06' W), Ver.; CNCR 334. Lago de Catemaco (330 msnm), entre Las Margaritas y Tebanca, Municipio de Catemaco (18° 24' N, 95° 06' W) (CNCR 12956, 12958, 12965). 1 km S de Coyame (330 msnm), Municipio de Catemaco (18° 26' N, 95° 07' W), Ver.; CNCR 12952, 12966. Salto de Eyipantla (200 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 23' N, 95° 11' W), Ver.; CNCR 3887, 4425, 12890, 12893, 12899, 12968. 2 km de El Salto de Eyipantla hacia Sihuapan (250 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 25' N, 95° 10' W) (CNCR 12969). La Agayota (330 msnm), orilla E del Lago de Catemaco, Municipio de Catemaco (18° 25' N, 95° 01' W), Ver.; CNCR 12907, 12954, 13120.

Observaciones.- Por el tamaño y la apariencia del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho, *Tehuana diabolis* es una forma intermedia entre *T. veracruzana* y *T. poglayenorum*. No es tan desarrollado como en *T. veracruzana*, en donde el lóbulo proximal está dirigido cefalo-caudalmente, de tal forma que la mitad proximal se sobrepone al cuerpo principal del gonópodo; tiene forma de hacha alargada y su longitud es más de dos veces la anchura. Ni tan reducido como en *T. poglayenorum*, el cual tiene una forma cuadrangular y por lo general es más ancho que largo. Con esta última especie también se distingue por el tamaño del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, el cual es corto y dirigido cefálicamente en *T. diabolis*, y en *T. poglayenorum* es más desarrollado y con el extremo cefálico frecuentemente curvado y dirigido proximalmente.

Tehuana jacatepecensis Villalobos y Alvarez, 2003
(Lám. VII)

Tehuana jacatepecensis Villalobos y Alvarez, 2003: 226-228.

Caracteres de reconocimiento.- (HOLOTIPO ♂ LC 30.5 mm., AC 48.0 mm; CNCR 11920).- Superficie dorsal del caparazón plana, finamente punteada y con gránulos pequeños cerca de la frente y de los márgenes anterolaterales. Región gástrica hinchada, se continúa hacia la porción frontal curvándose suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista frontal, borde superior horizontal, formado por el agudo doblez de la frente, ornamentado con gránulos bajos y redondeados, recto, no proyectado y dividido por una muesca media en forma de V; bilobulado en vista dorsal. Borde frontal inferior visible dorsalmente, más proyectado que el borde superior; en vista frontal, ondulado y formado por gránulos planos y fusionados entre si; en vista ventral, resaltado y ondulado, presentando una concavidad media evidente y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales bajos pero evidentes, limitados anteriormente por una depresión ligera. Surco medio angosto y moderadamente profundo, extendiéndose posteriormente más allá de los lóbulos postfrontales. Surcos cervicales profundos, arqueados y terminando en el margen anterolateral, en donde forman una muesca bien marcada. Región gástrica suavemente hinchada; la branquial elevada, marcando evidentemente el surco cervical; cardiaca e intestinal deprimidas. Margen anterolateral iniciando en la muesca incipiente de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, ligeramente resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 22 a 24 gránulos redondeados y del mismo tamaño. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical liso y un poco más abajo que el resto del margen anterolateral. Porción posterolateral con cerdas cortas. Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con una muesca somera en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta y afilada. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ligeramente ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular cubierto parcialmente por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con algunas granulaciones redondeadas; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo, al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subcuadrangular (la relación anchura/longitud es de 0.94 (rango 0.7-1.0; n= 5). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca bien marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del

exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípodo es de 0.65 (rango 0.46 – 0.94; n= 5).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares y dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa y el margen inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. En vista caudal, con la mitad proximal recta y la distal con una suave inclinación mesial; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal al mismo nivel que la cresta de la superficie lateral. Prominencia mesodistal cónica, esbelta y con el ápice subagudo. Proceso mesial no visible. En vista mesial, tercio distal del gonópodo recto. Prominencia meso-distal cónica. Proyección caudo-marginal bilobulada y dirigida cefálicamente, formando un ángulo aproximado de 90° con respecto al eje longitudinal del apéndice; cresta distal suavemente curvada; lóbulo distal en forma de un diente con el borde cefálico redondeado, que se extiende sobre la porción superior y casi alcanza más allá de la mitad del lóbulo proximal, del cual se encuentra separado por una incisión moderada. Lóbulo proximal reniforme, más ancho que largo, inclinado, con el extremo proximal redondeado y dirigido caudo-proximalmente; margen cefálico liso y redondeado. En vista cefálica, tercio distal del gonópodo inclinado mesialmente. Proyección caudo-marginal con el lóbulo distal ligeramente curvado en dirección mesial; lóbulo proximal paralelo en relación al cuerpo principal del gonópodo, superficie interna con un borde fuerte y de forma circular. Prominencia meso-distal esbelta y cónica. Proceso mesial reducido y en forma de cuchara, con la porción superior cóncava y la inferior convexa, esta última se extiende sobre el borde superior del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; borde lateral redondeado y liso. Superficie lateral con una cicatriz circular abajo del proceso mesial. En vista lateral, proceso mesial con forma de cuchara; porción cefalo-distal de la superficie lateral con una cicatriz circular, abajo del proceso mesial. En vista distal, prominencia meso-distal bien desarrollada, cónica, con el ápice redondeado; cavidad del ápice en forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas estrecho, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas casi alcanzan la cresta lateral. Proceso mesial bilobulado, con el ángulo externo proyectado en una saliente de punta redondeada y el interno de forma triangular, que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas.

Distribución.- Solo conocida para la localidad Tipo.

Localidad Tipo.- Río Jacatepec en Santa María Jacatepec (30 msnm), Municipio de Santa María Jacatepec (17° 51.36' N, 96° 12.30' W), Oax.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipo depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 11920).

Material examinado.- 1♂ LC 26.0 mm, AC 39.5 mm; 2♀ LC 12.0 y 17.0 mm, AC 17.0-18.6 mm; Arroyo El Zapote (20 msnm), km 165 carretera Tuxtepec-Palomares (17° 9' N, 95° 06' W), Municipio de San Juan Bautista Tuxtepec, Oax.; 27 de Septiembre de 1987; recol. R. Lamothe; CNCR 8817. 1♂ LC 26.0 mm, AC 39.5 mm; 1♀ LC 30.0 mm, AC 45.6 mm Río Jacatepec en Santa María Jacatepec (17° 51' 36" N, 96° 12' 30" W), Municipio de Santa María Jacatepec, Oax.; 23 de Mayo de 1992; recols. L. Huidobro, C. Rosas, D. Becerril y R. Palma; CNCR 11920.

Observaciones.- La morfología del primer gonópodo del macho de *T. jacatepecensis* es similar a la de *T. complanata* (Rathbun, 1905) y *T. lamellifrons* (Rathbun, 1893), en la reducción del proceso mesial así como en la presencia de una cicatriz, subcircular y somera, en la porción subapical de la superficie lateral. *T. jacatepecensis* se distingue de *T. complanata* por la forma del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo, el cual en la primera especie es reniforme y más redondeado, su anchura es ligeramente mayor a la longitud; en la segunda este lóbulo tiene forma de hacha con los extremos angulosos, su anchura el doble de la longitud. De *T. lamellifrons* se diferencia por la forma del proceso mesial del primer gonópodo, el cual es una proyección cilíndrica en la primera especie y en la segunda tiene forma de cuchara, con la superficie distal excavada.

***Tehuana lamellifrons* (Rathbun, 1893)**
(Lám. VIII)

Pseudothelphusa lamellifrons Rathbun, 1893: 654, figs. 2-5; 1898: 534, 537. Young, 1900: 221. Rathbun, 1905: 304. Coiffman, 1939: 108.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) lamellifrons Pretzmann, 1965: 4.

Pseudothelphusa (Tehuana) lamellifrons Rodríguez y Smalley, 1969: 78, fig. 10.

Pseudothelphusa (Tehuana) lamellifrons lamellifrons Pretzmann, 1971: 22

Pseudothelphusa (Tehuana) lamellifrons Pretzmann, 1972: 107, figs. 612-614, 662-664.

Tehuana lamellifrons Rodríguez, 1982: 129, fig. 84. Villalobos, 1982: 220. Villalobos *et al.*, 1993: 284. Alvarez y Villalobos, 1997: 416. Villalobos y Alvarez, 2003: 228.

Caracteres de reconocimiento (1♂, LC 79.3 mm, AC 50.5 mm; CNCR 16875).- Superficie dorsal del caparazón lisa, plana y cubierta con puntuaciones finas. Región gástrica poco hinchada, se continúa hacia la porción frontal en forma casi horizontal hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista dorsal, borde frontal superior bilobulado, con ambas mitades rectas. En vista frontal, borde superior ligeramente inclinado hacia la línea media, poco proyectado, moderadamente marcado por tubérculos redondeados de tamaño irregular y

dividido por una muesca media somera en forma de V. Borde frontal inferior perceptible en vista dorsal, más proyectado que el borde superior y formado por gránulos planos y fusionados entre si; en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media evidente y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales moderados, sin depresión anterior. Surco medio angosto y poco profundo entre las dos mitades del borde frontal superior; más somero y ancho posteriormente, terminando un poco más allá de los lóbulos postfrontales. Porción entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales plana. Surcos cervicales amplios, arqueados en la mitad proximal y rectos en la distal, profundos, alcanzando el margen anterolateral y formando una muesca este último. Regiones gástrica y cardiaca un poco elevadas; branquial la más hinchada, intestinal plana. Margen anterolateral iniciando en la muesca de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la región posbranquial, resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 27 gránulos bajos y planos, que se hacen más evidentes posteriormente. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6 gránulos poco perceptibles y en una plano más bajo que el resto del margen anterolateral. Margen posterior recto.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granulado, pero con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular casi cubierto por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal con gránulos bajos; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subrectangular o alargada oblicuamente, más larga que ancha, la relación anchura/longitud es de 0.68 (n= 1). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca moderadamente marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.70 (n= 1).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes redondeados desgastados y dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa y el margen inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal ligeramente más alta que la cresta de la superficie lateral. Prominencia mesodistal corta, cónica (con la base ancha) y con el ápice redondeado. Proceso mesial no visible. En vista mesial, tercio distal

del gonópodo inclinado cefálicamente. Prominencia mesodistal comprimida caudo-cefálicamente. Proyección caudo-marginal bilobulada y dirigida cefalo-proximalmente, formando un ángulo aproximado de 45° con respecto al eje longitudinal del apéndice; cresta distal recta en toda su longitud; lóbulo distal en forma de una placa esbelta, que se sobrepone a la porción superior del lóbulo proximal, recta, casi alcanzando el borde cefálico del lóbulo proximal y con el extremo cefálico terminado en forma subaguda. Lóbulo proximal pequeño, dirigido cefalo-proximalmente, reniforme y mas ancho que largo. Proceso mesial con la porción distal parcialmente visible, por encima del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal recto. Lóbulo proximal inclinado hacia el eje medio del cuerpo principal del gonópodo, con un borde fuerte y circular en la superficie interna. Prominencia mesodistal cónica, corta y con el ápice redondeado. Proceso mesial reducido y dividido en dos proyecciones, la interna con la forma de una placa semitriangular, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal; la lateral o externa digitiforme, cilíndrica y dirigida disto-lateralmente, sin espinas o dientes en su borde lateral. En vista lateral, tercio distal del gonópodo inclinado en dirección cefálica; cresta distal de la superficie lateral suavemente curvada y casi al mismo nivel que la cresta distal de la proyección caudo-marginal. Proceso mesial digitiforme. Lóbulos de la proyección caudo-marginal completamente visibles; lóbulo proximal redondeado, con un borde alto y semicircular en la superficie interna. En vista distal cavidad tiene forma de U y con la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, armado con cerdas con poro terminal, las cuales no forman una franja sino que se encuentran dispuestas en toda el área entre la crestas central y lateral; algunas cerdas sobrepasan la cresta lateral. Proceso mesial con las dos proyecciones visibles, la interna triangular y la lateral corta y cilíndrica. Pared interna de las superficies caudal y lateral con espínulas agudas. Prominencia mesodistal cónica, corta y con el ápice agudamente redondeado.

Distribución.- Vertiente del Pacífico istmo de Tehuantepec, en las cuencas de los ríos Tehuantepec y Zanatepec, al SW del estado de Oaxaca.

Localidad Tipo.- Río Tehuantepec (90 msnm), Tehuantepec, Municipio de Santo Domingo Tehuantepec (16° 19' N, 95° 14' W), Oax., México.

Disposición de los Tipos.- Sintipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 3289).

Material examinado.- 1♂ LC 79.3 mm, AC 50.5 mm; Río Zanatepec (80 msnm), Municipio de Santo Domingo Zanatepec (16° 37' N, 94° 16' W); sin fecha de recolecta; recol. V. H. Reinoso; CNCR 11920. 1♂ LC 79.3 mm, AC 50.5 mm; Arroyo Naranjo (160 msnm), Cerro del Naranjo, cerca del pueblo de Nizanda en la Sierra Mixe, Municipio de Cd. Ixtepec (16° 41' 24" N, 95° 22' 53" W), istmo de Tehuantepec, Oax.; Septiembre de 1997; recols. D. Barreto y V. H. Reinoso;

CNCR 16875. 1♂ LC 31.2 mm; AC 48.2 mm; Arroyo Naranjo, Cerro del Naranjo, cerca de pueblo de Nizanda en la Sierra Mixe (16° 41' 24" N, 95° 22' 53" W), Municipio de Cd. Ixtepec, istmo de Tehuantepec, Oax.; 15 de Septiembre de 1997; recol. V. H. Reinoso; CNCR 16875.

Otras localidades registradas en el USNM:

OAXACA

Río Tehuantepec (90 msnm), Tehuantepec, Municipio de Santo Domingo Tehuantepec (16° 19' N, 95° 14' W) (USNM 3289 Sintipo). Santo Domingo (100 msnm), Municipio de San Pedro Teutila (18° 02' N, 96° 32' W) (USNM 19352).

Observaciones.- Ver en *T. jacatepecensis*.

***Tehuana lamothei* Alvarez y Villalobos, 1994b (Lám. IX)**

Tehuana lamothei Alvarez y Villalobos, 1994b: 732, figs. 2-4b; 1995: 93. Villalobos y Alvarez, 2003: 228.

Caracteres de reconocimiento (HOLOTIPO ♂, LC 18.2 mm, AC 27.5 mm; CNCR 5604).-Superficie dorsal del caparazón ligeramente convexa, desnuda, cubierta con puntuaciones diminutas. Región gástrica hinchada, se continúa hacia la porción frontal curvándose suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. Borde frontal superior en vista frontal, inclinado hacia la línea media, prominente, formado por pequeños tubérculos redondeados, dividido por una muesca media en forma de V y desapareciendo lateralmente detrás de la órbita; en vista dorsal bilobulado. En vista frontal, borde frontal inferior continuo, sinuoso, más delgado que el borde superior. Lóbulos postfrontales altos y evidentes, limitados anteriormente por depresiones someras; porción frontal entre el borde superior y los lóbulos postfrontales, deprimida. Surco medio angosto entre los lóbulos postfrontales; en vista dorsal, profundo y ensanchándose anteriormente para formar en la frente una escotadura en forma de "V". Surcos cervicales profundos, fuertemente curvados, terminando antes del margen anterolateral. Región cardíaca discernible; branquial elevada. Margen anterolateral esbelto y resaltado en vista lateral, con 21-23 pequeños denticulos entre el surco cervical y la región epibranchial. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6 gránulos. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular cubierto parcialmente por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una

ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal granulada; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes cuadrangular, la relación anchura/longitud es de 0.80 (rango 0.75-0.83, n= 4). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca bien marcada en la base de la articulación con el palpo. Proporción longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo 0.77 (rango 0.74-0.81, n= 4).

Quela mayor derecha, palma con la superficie interna globosa, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares, sin dejar un hueco entre los bordes cortantes y curvados hacia adentro distalmente. Propodio del quinto par de patas ambulatorias con una costilla con espinas en el margen ventral.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal al mismo nivel que la cresta de la superficie lateral. Prominencia meso-distal reducida y achatada. Proceso mesial con la superficie caudal lisa; espina del margen lateral triangular, aguda y suavemente dirigida hacia abajo. En vista mesial, tercio distal del gonópodo recto; cavidad del ápice dirigida distalmente. Prominencia meso-distal comprimida caudo-cefálicamente. Proyección caudo-marginal bilobulada y dirigida cefálicamente, formando un ángulo aproximado de 90° con respecto al eje longitudinal del apéndice; cresta distal suavemente curvada en toda su longitud; lóbulo distal en forma de un diente con el borde cefálico redondeado, que se extiende sobre la porción superior y alcanza el primer tercio del lóbulo proximal, del cual se encuentra separado por una incisión corta. Lóbulo proximal subcircular, un poco más largo que ancho, redondeado en el extremo proximal y dirigido cefálicamente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal dirigido cefálicamente. Lóbulo proximal ligeramente oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con un borde fuerte en superficie interna de forma circular. Prominencia meso-distal apenas perceptible. Proceso mesial bien desarrollado, laminar y extendiéndose en posición cefalo-caudal al eje principal del gonópodo; borde superior semicircular y más alto que las crestas distales lateral y de la proyección caudo-marginal; borde lateral con un diente triangular y agudo; ángulo interno proyectado en una saliente ancha y triangular, que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas y queda en un nivel más bajo que las crestas de la superficie lateral y de la proyección caudo-marginal. En vista lateral, tercio distal del gonópodo recto; cavidad del ápice dirigida distalmente. En vista distal, prominencia mesodistal incipiente; cavidad del ápice en forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas estrecho,

pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas casi alcanzan la cresta lateral.

Distribución.- Restringida a una pequeña sección del noroeste de Chiapas.

Localidad Tipo.- Arroyo La Piedra (300 msnm), 1 km de Ixtacomitán, Municipio de Ixtacomitán (17° 24' N, 93° 06' W), Chis., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Pararipos depositados en la Colección de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 5604 Holotipo, CNCR 8812 Paratipo).

Material examinado.- 1♂ LC 18.2 mm, AC 27.5 mm; Arroyo La Piedra (300 msnm), 1 km de Ixtacomitán, Municipio de Ixtacomitán (17° 24' N, 93° 06' W), Chis.; recol. J. L. Villalobos, J. C. Nates, A. Cantú, D. Valle; CNCR 5604. 2♂ LC 21.0 y 24.0 mm, AC 32.0 y 37.2 mm; 1♀ LC 32.2 mm, AC 49.3 mm; Tapilula (780 msnm), Municipio de Tapilula (17° 15' N, 93° 01' W); 20 de Abril de 1981; recol. R. Lamothe; CNCR 8812.

Observaciones.- Ver en *T. chontalpaensis*.

Tehuana poglayenorum Pretzmann, 1980
(Lám. X)

Pseudothelphusa (Tehuana) lamellifrons poglayenorum Pretzmann, 1980: 660. Rodríguez, 1982: 210.

Tehuana poglayenorum Villalobos *et al.*, 1993: 284; Alvarez y Villalobos, 1997: 416. Villalobos y Alvarez, 2003: 228.

Caracteres de reconocimiento (TOPOTIPO ♂, LC 26.0 mm; AC 41.2 mm; CNCR 17422).- Superficie dorsal del caparazón plana y cubierta con puntuaciones finas; porciones central (excepto la región gástrica) y posterolateral ornamentadas con cerdas cortas y de color negro, dispuestas en un gran parche moderadamente denso. Región gástrica poco hinchada, se continúa hacia la porción frontal en forma casi horizontal hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista dorsal, borde frontal superior bilobulado, con ambas mitades rectas. En vista frontal, borde superior ligeramente inclinado hacia la línea media, poco proyectado, moderadamente marcado por tubérculos redondeados de tamaño irregular y dividido por una muesca media somera en forma de V. Borde frontal inferior parcialmente perceptible en vista dorsal, un poco más proyectado que el borde superior y formado por gránulos planos y fusionados entre sí; en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media ligera y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales moderados, sin depresión anterior. Surco medio angosto y poco profundo entre las dos mitades del borde frontal superior; más somero y ancho posteriormente, terminando un

poco más allá de los lóbulos postfrontales. Porción entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales plana. Surcos cervicales amplios, arqueados, profundos, desvaneciéndose casi en el margen anterolateral y sin formar una muesca este último. Regiones gástrica, branquial y cardiaca un poco elevadas; intestinal plana. Margen anterolateral iniciando en la muesca de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, poco resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 12 a 17 gránulos bajos y planos, que se desvanecen posteriormente. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6 gránulos poco perceptibles. Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granulado, pero con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular casi cubierto por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal con gránulos bajos; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subcuadrada o alargada oblicuamente, un poco más larga que ancha, la relación anchura/longitud es de 0.77 (rango 0.6-1.0; n= 4). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca moderadamente marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.67 (rango 0.64-0.78; n= 4).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes redondeados desgastados y dejando un hueco entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa y el margen inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad moderadamente amplia y bien marcada. Proyección caudo-marginal con la cresta distal ligeramente más alta que la cresta de la superficie lateral. Prominencia mesodistal corta, cónica, robusta y con el ápice redondeado. Proceso mesial con una cicatriz circular en la porción proximal de la superficie caudal; diente del margen lateral pequeño triangular y con ápice agudo; borde superior redondeado, continuándose lateralmente hasta el diente lateral, el cual queda insertado en la base de la cresta y su ápice queda al nivel del borde; borde inferior ligeramente convexo. En vista mesial, tercio distal del gonópodo suavemente inclinado cefálicamente. Prominencia mesodistal comprimida caudo-cefálicamente. Proyección caudo-marginal bilobulada y dirigida cefalo-proximalmente, formando un ángulo

aproximado de 45° con respecto al eje longitudinal del apéndice; cresta distal recta en los 2/3 cefálicos y curvada en el tercio caudal; lóbulo distal en forma de una placa esbelta, que se sobrepone a la porción superior del lóbulo proximal, puede ser recta o curvada proximalmente y tan larga o un poco más larga que el lóbulo proximal, con el borde cefálico redondeado o subagudo. Lóbulo proximal pequeño, dirigido cefalo-proximalmente, redondeado o subcuadrangular y tan ancho como largo o un poco más ancho que largo; el margen inferior puede ser recto. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal ligeramente curvado en dirección mesial. Lóbulo proximal inclinado hacia el eje medio del cuerpo principal del gonópodo, con un borde fuerte y circular en la superficie interna. Prominencia mesodistal robusta, corta y con el ápice redondeado. Proceso mesial moderadamente desarrollado, laminar y extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo; borde superior semicircular; borde lateral con un diente pequeño, cónico y subagudo; ángulo interno proyectado en una saliente pequeña, de punta redondeada, que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. En vista lateral, tercio distal del gonópodo suavemente inclinado en dirección cefálica; cresta distal de la superficie lateral suavemente curvada y casi al mismo nivel que la cresta distal de la proyección caudo-marginal. Proceso mesial laminar, con el diente lateral triangular y dirigido lateralmente; porción basal con una cicatriz circular. En vista distal cavidad tiene forma de U, haciéndose más estrecha cefálicamente y con la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas estrecho, armado con cerdas con poro terminal, las cuales no forman una franja sino que se encuentran dispuestas en toda el área entre la crestas central y lateral; algunas cerdas sobrepasan la cresta lateral. Prominencia mesodistal cónica, corta y con el ápice agudamente redondeado.

Distribución.- *T. poglayenorum* es una especie muy abundante en los ríos y lagos de la parte central de la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz.

Localidad Tipo.- Río Basura (18° 32' N, 95° 03' W), entre Sontecomapan y el río La Palma en Los Tuxtlas, Mpio. de San Andrés Tuxtla, Ver., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipos depositados en el Museo de Historia Natural de Viena (Holotipo NHMW 4066 y Paratipos NHMW 4067).

Material examinado.- 4♂ LC 11.4-26.0 mm, AC 17.0-41.2 mm; Río Basura (18° 32' N, 95° 03' W), entre Sontecomapan y el río La Palma en Los Tuxtlas, Mpio. de San Andrés Tuxtla, Ver., México; 19 de Julio de 1998; recols. R. Robles y C. Graham; CNCR 17422.

Otras localidades registradas en la CNCR:

VERACRUZ

Río Tapalapa (300 msnm), Santiago Tuxtla, Municipio de Santiago Tuxtla (18° 32' N, 95° 18' W) (CNCR 336, 338, 386; USNM 102217). Nacimiento de Otopan (300 msnm), San Andrés Tuxtla, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 26' N, 95° 12' W) (CNCR 337). La Ladrillera (300 msnm), San Andrés Tuxtla, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 27' N, 95° 13' W) (CNCR 2138). Laguna Escondida (200 msnm), Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 05' W) (CNCR 4473, 4709, 4710, 4746, 5303, 10220, 12908, 12909, 12964, 13138). Arroyo de las Cabañas (100 msnm), Playa Escondida, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 03' W) (CNCR 5782, 5788, 5790, 8821). Camino a la Laguna Escondida, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 04' W) (CNCR 10222, 12967). Arroyo del Ejido Lázaro Cárdenas (50 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 34' N, 95° 06' W) (CNCR 12302). Arroyo Cuetzalapan (360 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 24' N, 95° 00' W) (CNCR 12555). Río Bastonal, Tres Caminos, Sierra de Santa Marta, (800 msnm), Municipio de Sotepan (18° 23' N, 94° 56' W) (CNCR 12556). Arroyo Claro (920 msnm), Sierra de Santa Marta, Municipio de Sotepan (18° 24' N, 95° 0' W) (CNCR 12892). Río La Palma (50 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 33' N, 95° 03' W) (CNCR 12896, 12902). Río cerca de Balzapote (40 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 36' N, 95° 04' W) (CNCR 12906). Río Máquinas (60 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 37' N, 95° 05' W) (CNCR 12961, 12963). Laguna Zacatal (200 msnm), Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 06' W) (CNCR 13188, 13192). Río Basura (30 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 32' N, 95° 3' W) (CNCR 13140, 13185, 13187). Río en Dos Amates (350 msnm), Municipio de Catemaco (18° 29' N, 95° 03' W) (CNCR 13163, 13168). Especie cercana a *P. poglayenorum* Río Simapa (300 msnm), Santiago Tuxtla, Municipio de Santiago Tuxtla (18° 27' N, 95° 21' W) (CNCR 13346).

Observaciones.- La especie *Tehuana poglayenorum* presenta una amplia distribución en la región de Los Tuxtlas. A través de las diferentes localidades en donde ha sido registrada, se pueden observar variaciones en la forma y el tamaño de los diferentes elementos apicales del primer gonópodo del macho. Es posible que estas variaciones representen en realidad la existencia de un complejo de formas que geográficamente han quedado separadas y aisladas, por la compleja topografía que se presenta en esta zona. Por el momento, no se efectuó un análisis detallado de las diferencias morfológicas para comprobar la presencia de especies nuevas, pero es muy posible de varios de estos organismos si soportarían este estatus taxonómico.

Los organismos colectados en el Río Simapa presentan la superficie del caparazón ornamentada con cerdas cortas y de color oscuro. El primer gonópodo del macho, tiene diferencias con el resto de los organismos revisados en la forma y tamaño del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, el cual es de forma ovoidal y más ancho que largo. La prominencia mesodistal es esbelta, larga y termina en una punta subaguda.

Tehuana veracruzana Rodríguez y Smalley, 1969
(Lám. XI)

Pseudothelphusa (Tehuana) veracruzana Rodríguez y Smalley, 1969: 77, fig. 9. Smalley, 1970: 100, fig. 11.

Tehuana veracruzana Rodríguez, 1982: 131, fig. 86. Villalobos, 1982: 221. Villalobos *et al.*, 1993: 284. Alvarez y Villalobos, 1995: 93. Alvarez y Villalobos, 1997: 416. Villalobos y Alvarez, 2003: 228.

Caracteres de reconocimiento (HOLOTIPO ♂, LC 28.2 mm, AC 47.5 mm; CNCR 315).- Superficie dorsal del caparazón plana y cubierta con puntuaciones finas; porciones anterior y lateral ornamentadas con algunos gránulos esparcidos; área postbranquial con cerdas cortas. Región gástrica poco hinchada, se continúa hacia la porción frontal en forma casi horizontal hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista dorsal, borde frontal superior recto y bilobulado por la muesca media. En vista frontal, borde superior ligeramente inclinado hacia la porción media, proyectado, marcado por tubérculos redondeados de tamaño irregular y dividido por una muesca media en forma de V. Borde frontal inferior visible dorsalmente, un poco más proyectado que el borde superior y formado por gránulos planos y fusionados entre sí; en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media ligera y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales evidentes, limitados anteriormente por una depresión. Surco medio angosto y poco profundo entre las dos mitades del borde frontal superior; más somero posteriormente, terminando un poco más allá de los lóbulos postfrontales. Porción entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales suavemente cóncava. Surcos cervicales profundos, arqueados y desvaneciéndose casi en el margen anterolateral, sin formar una muesca sobre este último. Regiones gástrica y branquial hinchadas, cardiaca e intestinal planas. Margen anterolateral iniciando en la muesca de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 20 a 22 gránulos bajos y planos, que se distinguen más posteriormente, lo que le da una apariencia aserrada. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 5 gránulos. Porción posterolateral con cerdas cortas. Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares apenas visibles, con los bordes que las definen, ligeramente ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar cubierto por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal con gránulos bajos; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subcuadrada o alargada

verticalmente, en varios ejemplares fue más larga que ancha, la relación anchura/longitud es de 1.18 (rango 1.0-1.3; n= 3). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca moderadamente marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.67 (rango 0.61-0.76; n= 3).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares y dejando un hueco moderado entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa y el margen inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. En vista caudal, con el tercio distal recto; cavidad del ápice dirigida distalmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Prominencia mesodistal bien desarrollada, cónica, esbelta y con el ápice agudamente redondeado. Proceso mesial laminar, poco expandido y con la superficie caudal lisa; porción distal terminada en forma de una placa redondeada, que sobrepasa un poco la cresta distal de la superficie lateral; margen lateral con la porción distal redondeada, la espina lateral es triangular pequeña, aguda y está dirigida lateralmente. En vista mesial, tercio distal del gonópodo inclinado cefalo-distalmente. Prominencia mesodistal cónica. Proyección caudo-marginal bilobulada y dirigida cefálicamente, formando un ángulo aproximado de 90° con respecto al eje longitudinal del apéndice; cresta distal recta en casi toda su longitud, suavemente curvada en la porción caudal; lóbulo distal en forma de un diente con el borde cefálico redondeado, que se extiende sobre la porción superior y alcanza un poco más allá del primer tercio del lóbulo proximal, del cual se encuentra separado por una incisión corta. Lóbulo proximal dirigido cefalo-caudalmente, de tal forma que la mitad proximal se sobrepone al cuerpo principal del gonópodo; tiene forma de hacha alargada, su longitud es más de dos veces la anchura; margen cefálico liso y ampliamente redondeado hasta alcanzar el borde caudal, el cual es recto. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal dirigido cefálicamente. Lóbulo proximal paralelo con relación al cuerpo principal del gonópodo, con un borde fuerte en superficie interna de forma circular. Prominencia mesodistal cónica y esbelta, sobresaliendo evidentemente de la superficie mesial. Proceso mesial bien desarrollado, laminar y extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo; borde superior semicircular y un poco más alto que las crestas distales lateral y de la proyección caudo-marginal; borde lateral con una saliente distal agudamente redondeada y con la espina lateral pequeña con la forma de un diente triangular y subagudo; ángulo interno proyectado en una saliente esbelta y triangular, que cierra la cavidad del ápice y se sobrepone al borde de la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas y queda en un nivel más bajo que las crestas de la superficie lateral y de la

proyección caudo-marginal. En vista lateral, tercio distal del gonópodo inclinado cefalo-distalmente. En vista distal, prominencia mesodistal evidente y cónica; cavidad del ápice en forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas estrecho, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas casi alcanzan la cresta lateral.

Distribución.- La distribución de esta especie comprende localidades en la zona sur de la región de Los Tuxtlas en el sur de Veracruz.

Localidad Tipo.- Arroyo en Zapoapan de Cabañas, Municipio de Catemaco (18° 20' 00" N, 95° 05' 48" W), Ver., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipo depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 315).

Material examinado.- Arroyo de Zapoapan de Cabañas (520 msnm) (18° 20' 00" N, 95° 05' 48" W), Municipio de Catemaco; 15 de Abril de 1957; recols. A. Villalobos y H. H. Hobbs; CNCR 315. 1♂ LC 28.2 mm, AC 47.5 mm; 1♀ LC 23.8 mm, AC 37.2 mm; misma localidad, fecha de recolecta y recolectores; CNCR 335.

Observaciones.- *Tehuana veracruzana* se distingue de *T. diabolis* y de *T. poglayenorum*, por el tamaño y la forma del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal. Como ya se mencionó en las observaciones de *T. diabolis*, este lóbulo en *T. veracruzana* se caracteriza por estar dirigido cefalo-caudalmente, de tal forma que la mitad proximal se sobrepone al cuerpo principal del gonópodo, por su forma de hacha alargada y por su longitud, que es más de dos veces la anchura.

Geográficamente marca el limite sur de este grupo de tehuanas que filogenéticamente se encuentran muy relacionadas y que se distribuyen a lo largo y ancho de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Género *Pseudothelphusa* De Saussure, 1857

Potamia Latreille, 1831: 338 (*fide* Smith, 1870: 146). Dana, 1852: 292. De Saussure, 1858: 435.

Boscia H. Milne-Edwards, 1837: 14 (*fide* Smith, 1870: 146).

Pseudo-Thelphusa De Saussure, 1857: 305 (*fide* Rathbun, 1905: 272).

Pseudothelphusa Smith, 1870: 146. Rathbun, 1893: 649; 1898: 509; 1905: 272. Smalley, 1964a: 28. Bott, 1968: 39. Chace y Hobbs, 1969: 148. Rodríguez y Smalley, 1969: 76. Pretzmann, 1972: 99; 1975: 300. Rodríguez, 1982: 133. Villalobos *et al.*, 1993: 283.

Diagnosis.- Primer par de gonópodos del macho robustos, típicos de la tribu *Pseudothelphusini*, deprimidos o cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. Porción apical sin una prominencia cónica y fuerte en la porción distal de la superficie mesial (prominencia mesodistal) y sin ornamentaciones a manera de espinas fuertes, aunque se pueden presentar espínulas agudas en las crestas

de la superficie lateral de la proyección caudo-marginal. Tercio distal con cierto grado de torsión en dirección hacia el eje medio del cuerpo, evidente particularmente a lo largo de la sutura marginal. En vista mesial, proyección caudo-marginal bi o trilobulada; lóbulo distal con diferentes tamaños, puede estar reducido a una hilera de dientecillos o constituido por uno o dos dientes triangulares o por un diente redondeado, pequeños o de buen tamaño; el grado de fusión al lóbulo proximal también varía de una muesca pequeña en forma de V o de U. Lóbulo proximal con frecuencia en forma de hacha o de riñón, más largo que ancho, aunque en algunas especies es subcircular, tan largo como ancho; porción proximal ampliamente redondeada y generalmente dirigida hacia la base del gonópodo. Superficie interna del lóbulo proximal puede presentar o no un borde longitudinal o subcircular, suave a moderadamente marcado. En vista cefálica, proceso mesial en forma de una placa, triangular o rectangular y por lo general en una posición transversal al eje principal del gonópodo, su margen lateral puede estar terminado en una o en varias espinas esbeltas y agudas, también se pueden presentar varios denticulos accesorios en el ángulo inferior. Borde superior recto o con una cresta pequeña que se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar esbelta o redondeada, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y se continua hasta quedar en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. En vista caudal, el proceso mesial puede estar armado, en la porción proximal de la superficie caudal, con un lóbulo espinoso, cónico o bajo y redondeado. En vista lateral, constricción de la superficie lateral, aproximadamente en la mitad o en el tercio distal del gonópodo. En vista distal, cavidad del ápice en forma de U o subcircular, con la abertura del canal espermático en posición caudal o mesocaudal; campo de espinas, estrecho, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal, dispuestas irregularmente en una franja caudo-cefálica. Excepto *P. pecki*, en donde el campo de espinas es amplio, ocupa casi toda la cavidad del ápice y cuenta con más de 250 cerdas con poro terminal.

Caparazón con el margen frontal superior ausente o presente, y de ligera a moderadamente marcado por una hilera de tubérculos bajos y redondeados. Terceros maxilípedos con el mero por lo general un poco mas ancho que largo y con el margen anterior redondeado, excepto en *Pseudothelphusa guerreroensis* donde el mero es evidentemente mas ancho que largo y el margen anterior se une externo casi en forma subangulada.

Especie tipo.- *Pseudothelphusa americana* De Saussure, 1857.

Distribución.- Las 23 especies que integran al género *Pseudothelphusa*, se han distribuido ampliamente a través del territorio mexicano abarcando cinco grandes regiones:

- 1.- Por la vertiente del Pacífico desde Sonora hasta Oaxaca.
- 2.- La región norte incluye al estado de Durango.

- 3.- A través del centro del territorio Mexicano en los estados de Michoacán, Jalisco, Guanajuato, Querétaro, México, Morelos, Guerrero, Hidalgo, Tlaxcala y Puebla.
- 4.- Por la vertiente del Golfo de México en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.
- 5.- Oeste y centro de Oaxaca.

Clave para las especies del Género *Pseudothelphusa* De Saussure, 1857 (modificado de Rodríguez, 1982)

1. Cavidad del ápice del gonópodo aproximadamente circular, armada con más de 250 cerdas con poro terminal y, en vista caudal, inclinada lateralmente en un ángulo cercano a los 45° (con respecto al eje principal del gonópodo). Proyección caudo-marginal trilobulada *Pseudothelphusa pecki* (p. 294)
- Cavidad del ápice del gonópodo en forma de U, armada con menos de 100 cerdas con poro terminal y, en vista caudal, con una orientación distal o ligeramente lateral. Proyección caudo-marginal bilobulada o con el lóbulo distal reducido a una hilera de denticulos que sobresalen del ángulo superior del lóbulo proximal 2
2. Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal bien desarrollado y con la forma de un diente triangular o redondeado, separado del lóbulo proximal por una muesca en forma de U o de V, o simplemente sobresaliendo del ángulo superior del lóbulo proximal 3
- Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal reducido a dos dientes pequeños y triangulares o una hilera de denticulos que sobresalen del ángulo superior del lóbulo proximal 24
3. Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal terminado en un diente triangular 4
- Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal terminado en un diente redondeado 18
4. Primer gonópodo con el proceso mesial de forma triangular y con el margen lateral terminado en una espina, esbelta y aguda 5
- Primer gonópodo con el proceso mesial más o menos de forma triangular y con el margen lateral terminado en dos espinas 15
5. Porción frontal extendida y suavemente curvada hacia abajo hasta alcanzar el margen anterior ..
..... 6
- Porción frontal curvada bruscamente hacia abajo (frente vertical) pero sin formar un borde frontal superior o dirigida hacia abajo en un ángulo de 90° (con respecto al dorso del caparazón) y formando un borde superior 11
6. Surco frontal medio, incipiente entre los lóbulos frontales, amplio y somero hacia el margen anterior *Pseudothelphusa americana* (p. 225)
- Surco frontal medio angosto y profundo, marcado principalmente entre los lóbulos post- frontales
..... 7

7. Primer gonópodo con la cresta distal de la proyección caudo-marginal curvada en toda su longitud; área subapical, adyacente a la cresta, alta y suavemente excavada resaltando más el borde distal. Lóbulo distal de la misma proyección, separado del proximal por una muesca en forma de V; lóbulo proximal en forma de hacha o reniforme 8
- Primer gonópodo con la cresta distal de la proyección caudo-marginal recta en toda su longitud en toda su longitud o curvada evidentemente en la mitad caudal y recta en la mitad cefálica; área subapical, adyacente a la cresta, baja y no excavada. Lóbulo distal de la misma proyección, separada del lóbulo proximal por un muesca en forma de V o sobresaliendo de su ángulo superior, como un diente triangular; lóbulo proximal de forma triangular 9
8. Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, triangular y separado del proximal por una muesca amplia, en forma de V; lóbulo proximal en forma de hacha, más largo que ancho y dirigido proximalmente *Pseudothelphusa doenitzi* (p. 257)
- Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal formado por un diente robusto y redondeado, que termina en una pequeña punta subaguda, separado del lóbulo proximal por una muesca en forma de V, estrecha y poco profunda; lóbulo proximal reniforme, ligeramente más largo que ancho y dirigido cefalo-proximalmente
..... *Pseudothelphusa americana* fma. Tehuacan, Pue. (p. 233)
9. Primer gonópodo con la porción apical dirigida latero-distalmente. Proceso mesial de tamaño pequeño, no visible o apenas visible caudalmente 10
- Primer gonópodo con la porción apical dirigida distalmente. Proceso mesial bien desarrollado, totalmente perceptible en vista caudal *Pseudothelphusa americana* fma. Mixquiahuala, Hgo. (p. 230)
10. Primer gonópodo con la cresta distal de la proyección caudo-marginal recta en toda su longitud. Lóbulo distal de la misma proyección, separada del lóbulo proximal por un muesca en forma de V y con el ápice terminando un poco antes o al nivel del margen cefálico del lóbulo proximal
..... *Pseudothelphusa terrestris* (p. 306)
- Primer gonópodo con la cresta distal de la proyección caudo-marginal fuertemente convexa en su mitad caudal y recta en la mitad cefálica. Lóbulo distal de la misma proyección, sobresaliendo del ángulo superior del lóbulo proximal como un diente triangular, cuyo ápice sobrepasa el margen cefálico del lóbulo proximal *Pseudothelphusa leiophrys* (p. 274)
11. Porción frontal curvada bruscamente hacia abajo (frente vertical) pero sin formar un borde frontal superior. Primer gonópodo con la superficie caudal del proceso mesial armada con un tubérculo redondeado o cónico. Lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal triangular, su longitud es mayor que su anchura 12
- Porción frontal dirigida hacia abajo en un ángulo de 90° (con respecto al dorso del caparazón) y formando un borde superior. Primer gonópodo con la superficie caudal del proceso mesial lisa o armada con un tubérculo cónico o espinoso. Lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal alargado o subcircular, su longitud es ligeramente menor o igual que su anchura 13
12. Primer gonópodo con la superficie caudal del proceso mesial armada con un tubérculo incipiente y redondeado. Cresta distal de la proyección caudo-marginal fuertemente convexa en su porción caudal. Proceso mesial pequeño, parcialmente perceptible en vista caudal
..... *Pseudothelphusa peyotensis* (p. 296)
- Primer gonópodo con la superficie caudal del proceso mesial armada con un tubérculo redondeado o cónico. Cresta distal de la proyección caudo-marginal suavemente curvada en toda su longitud. Proceso mesial bien desarrollado, perceptible en vista caudal 14

13. Primer gonópodo robusto, deprimido proximalmente y comprimido en la porción apical. Proceso mesial con la superficie caudal armada con un tubérculo cónico o espinoso. Lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal subcircular, su longitud es igual o ligeramente menor que su anchura *Pseudothelphusa belliana* fma. Agua de Obispo, Gro. (p. 244)
- Primer gonópodo esbelto, más o menos cilíndrico en toda su longitud. Proceso mesial con la superficie caudal lisa. Lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal alargado, su longitud es evidentemente más que su anchura *Pseudothelphusa nelsoni* (p. 288)
14. Primer gonópodo con la superficie caudal del proceso mesial armada con un tubérculo cónico. Superficie dorsal del caparazón ornamentada en la porción postbranquial cerdas cortas y negras ...
..... *Pseudothelphusa belliana* (p. 236)
- Primer gonópodo con la superficie caudal del proceso mesial armada con un tubérculo redondeado. Superficie dorsal del caparazón desnuda *Pseudothelphusa hoffmannae* (p. 269)
15. Primer gonópodo con el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal girado mesialmente y con el margen cefálico aserrado. Proceso mesial dirigido cefálicamente 16
- Primer gonópodo con el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal dirigido cefálicamente y con el margen cefálico liso. Proceso mesial en posición transversal, dirigido latero-mesialmente ..17
16. Primer gonópodo con la cresta distal de la proyección caudo-marginal más alta de la cresta distal de la superficie lateral *Pseudothelphusa granatensis* (p. 263)
- Primer gonópodo con las crestas distales de la proyección caudo-marginal y de la superficie lateral alcanzando el mismo nivel *Pseudothelphusa mexicana* (p. 279)
17. Primer gonópodo con la cresta distal de la proyección caudo-marginal fuertemente curvada en toda su longitud; lóbulo distal triangular. Espinas del margen lateral del proceso mesial cortas, triangulares y separadas por una muesca corta, en forma de V
..... *Pseudothelphusa belliana* fma. Agua Blanca, Mich. (p. 240)
- Primer gonópodo con la cresta distal de la proyección caudo-marginal recta en toda su longitud; lóbulo distal esbelto y agudo. Espinas del margen lateral del proceso mesial largas, esbeltas, separadas por un espacio amplio y en forma de U *Pseudothelphusa parabelliana* (p. 290)
18. Primer gonópodo con el proceso mesial de forma triangular o subcircular y con el margen lateral terminado en una espina 19
- Primer gonópodo con el proceso mesial subrectangular y con el margen lateral armado con más de dos espinas o dientes, o con una espina casi en la mitad y con el ángulo inferior aserrado con denticulos agudos 21
19. Primer gonópodo con el proceso mesial de forma subcircular y con la espina del margen lateral ubicada casi en la mitad de dicho margen. Tercer maxilípodo con el mero subrectangular, más ancho que largo y con el margen anterior recto uniéndose al margen lateral en forma más o menos angulada *Pseudothelphusa guerreroensis* (p. 265)
- Primer gonópodo con el proceso cefálico de forma triangular y con la espina del margen lateral originándose en el ángulo distal de dicho margen. Tercer maxilípodo con el mero ligeramente más ancho que largo y con el margen anterior redondeado 20

20. Porción frontal extendida y suavemente curvada hacia abajo hasta alcanzar el margen anterior. Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, separado del proximal por una muesca amplia y en forma de V. Proceso mesial con el borde superior recto y continuándose hacia la espina lateral; borde inferior con la mitad proximal convexa y la distal formando una concavidad amplia y somera, que termina en la espina lateral *Pseudothelphusa dugesi* (p. 260)

- Porción frontal curvada bruscamente curvada hacia abajo (frente vertical) pero sin formar un borde frontal superior. Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, separado del proximal por una muesca estrecha en forma de una V cerrada. Proceso mesial con el borde superior formando una cresta subcircular y el inferior casi recto o formando una concavidad amplia y ligera *Pseudothelphusa seiferti* (p. 301)

21. Primer gonópodo con el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal alargado, su longitud es cerca del doble de su anchura 22

- Primer gonópodo con el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal subcircular, su longitud es ligeramente menor o igual que su anchura 23

22. Primer gonópodo con el margen lateral del proceso mesial armado con más de dos espinas o dientes *Pseudothelphusa morelosis* (p. 282)

- Primer gonópodo con el margen lateral del proceso mesial con una espina casi en la mitad y con el ángulo inferior aserrado con dentículos agudos
..... *Pseudothelphusa belliana* fma. Ixtapan de la Panocha, Edo. Méx. (p. 248)

23. Porción frontal del caparazón suavemente dirigida hacia abajo hasta alcanzar el margen anterior. Primer gonópodo con la cresta distal de la proyección caudo-marginal convexa en su mitad caudal y recta en la cefálica *Pseudothelphusa digueti* (p. 251)

- Porción frontal del caparazón bruscamente dirigida hacia abajo, formando un ángulo de 90° con respecto al dorso del caparazón y continuándose casi verticalmente hasta alcanzar el margen frontal inferior. Primer gonópodo con la cresta distal de la proyección caudo-marginal suavemente curvada en toda su longitud *Pseudothelphusa dilatata* (p. 254)

24. Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal reducido a dos dientes pequeños y triangulares *Pseudothelphusa nayaritae* (p. 285)

- Primer gonópodo con el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal reducido a una hilera de dentículos 25

25. Primer gonópodo con el proceso mesial de forma triangular o subcircular y con el margen lateral terminado en una espina 26

- Primer gonópodo con el proceso o mesial más o menos de forma triangular y con el margen lateral terminado en dos espinas 27

26. Primer gonópodo con el proceso mesial de forma subcircular o subrectangular; espina lateral ubicada casi en la mitad del margen; ángulo inferior del margen lateral con un grupo de dentículos agudos *Pseudothelphusa jouyi* (p. 271)

- Primer gonópodo con el proceso mesial de forma triangular; espina lateral ubicada al nivel del borde superior; borde inferior recto y liso *Pseudothelphusa sonorensis* (p. 304)

27. Primer gonópodo con la cavidad del ápice dirigida latero-distalmente. Bordes superior e interno del proceso mesial formando un ángulo agudo, de tal forma que la espina distal queda más abajo que la cresta distal de la superficie lateral. Proyección caudo-marginal con la hilera de denticulos del lóbulo distal, sobresaliendo evidentemente del ángulo superior del lóbulo proximal; cresta distal de la misma proyección curvada en toda su longitud *Pseudothelphusa lophophallus* (p. 276)

- Primer gonópodo con la cavidad del ápice dirigida distalmente. Bordes superior e interno del proceso mesial formando un ángulo recto, de tal forma que la espina distal queda al nivel o ligeramente más alta que la cresta distal de la superficie lateral. Proyección caudo-marginal con la hilera de denticulos del lóbulo distal, apenas sobresaliendo del ángulo superior del lóbulo proximal; cresta distal de la misma proyección casi recta en toda su longitud
..... *Pseudothelphusa rechingeri* (p. 298)

***Pseudothelphusa americana* De Saussure, 1857** (Lám. XII)

Pseudo-Thelphusa americana De Saussure, 1857: 305 (con ejemplares de Haití?).

Potamia americana De Saussure, 1858: 436, pl. 2 fig. 12 (con ejemplares de Haití?).

Pseudo-Thelphusa americana Smith, 1870: 146. Pocock, 1889: 10 (con ejemplares de las Indias Occidentales).

Pseudothelphusa dugesi Rathbun, 1893: 651, pl. 74, figs. 4-5 (con ejemplares de *Pseudothelphusa dugesi*, provenientes de Cuernavaca, Mor.).

Potamocarcinus americana Ortmann, 1897: 317 (*fide* Pretzmann, 1972: 101).

Potamocarcinus dugesi Ortmann, 1897, p. 318.

Pseudothelphusa americana Rathbun, 1898: 533, 537 (con ejemplares de *Pseudothelphusa dugesi*, provenientes de Cuernavaca, Mor.). Young, 1900: 206-207 (con ejemplares de las Indias Occidentales). Rathbun, 1905: 282 (con ejemplares de Chignahuapan, Pue.; Guanajuato (es una hembra); de *Pseudothelphusa dugesi*, provenientes de Cuernavaca, Mor.; Amula, Gro.; Acahuizotla, Gro.; Oaxaca). Coifmann, 1939: 106 (con ejemplares de la Guyana Inglesa).

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana americana Pretzmann, 1965: 4. Bott, 1968: 40, fig. 1 (con ejemplares de Chilapa, Gro.).

Pseudothelphusa americana Chace y Hobbs, 1969: 149, fig. 42, 43e (con ejemplares de *Pseudothelphusa dugesi*, provenientes de Cuernavaca, Mor.).

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dugesi dugesi Rodríguez y Smalley, 1969: 80, fig. 12, pl. 8 (con ejemplares de Chignahuapan, Pue.).

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana americana Bott, 1970: 334, pl. 2, figs. 7-10. Pretzmann, 1971: 22; 1972: 101, figs. 596-598, 643-646 (posiblemente con ejemplares de Chilapa, Gro.).

Pseudothelphusa americana Rodríguez, 1982: 137, fig. 89 (con ejemplares de Chignahuapan, Pue.). Villalobos, 1982: 221. Villalobos *et al.*, 1993: 283.

Características de reconocimiento (TOPOTIPO ♂ LC 25.6 mm., AC 37.6 mm; CNCR 355).- Caparazón con la superficie dorsal ligeramente convexa, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior curvándose suave y regularmente hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es totalmente visible dorsalmente; en vista frontal es continuo, grueso, ligeramente bilobulado, y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista ventral presenta concavidad media y es moderadamente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales incipientes o apenas insinuados. Porción entre el borde frontal anterior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa y con pequeñas suturas transversales, que unen entre si a las puntuaciones de la superficie dorsal. Surco medio amplio e imperceptible (en los organismos del

USNM el surco medio es un poco más evidente). Surcos cervicales someros, anchos, rectos, y desvaneciéndose antes de alcanzar el margen anterolateral. Región cardíaca del caparazón débilmente marcada. Región branquial casi al mismo nivel que el resto de la superficie dorsal del caparazón. Margen anterolateral continuo desde la órbita hasta la porción media de la región branquial, resaltado en vista lateral y débilmente aserrado, los primeros denticulos son imperceptibles y el resto se hacen más evidentes posteriormente. Margen posterior del caparazón recto.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granulado y sin una muesca en su base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde poco marcado. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. Anténulas y fosas antenulares visibles frontalmente, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación del borde frontal; septo interantenuar afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente a la porción inferior del borde frontal. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; diente epistomal triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes amplia y rectangular, más ancha que larga, la relación anchura/longitud es de 1.4 (rango, 1.3 a 1.7; n= 7). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con la muesca anterior bien marcada y el margen externo redondeado. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo igual a 0.74 (rango 0.71-0.78; n= 7).

Quelípedos asimétricos, quela mayor derecha, dedos dejando un hueco tan amplio como la altura del dedo móvil en la porción media, el cual cierra hasta la punta de los dedos; dientes del borde cortante, pequeños y desgastados. Dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal ligeramente inclinado en sentido mesial; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal armada con un lóbulo proximal redondeado. En vista mesial, tercio distal del gonópodo inclinado en dirección cefálica. Proyección caudo-marginal bilobulada, con la cresta distal redondeada caudalmente y recta hacia el extremo cefálico; lóbulo distal dirigido cefálicamente, formado por un diente pequeño, triangular y separado del lóbulo proximal por una muesca poco profunda y en forma de U; ápice sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, alargado (ligeramente más de dos veces la anchura) y dirigido proximalmente, con el margen cefálico, liso, recto y curvándose suavemente en el último tercio hasta alcanzar el margen caudal, el cual es recto. En vista cefálica, superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, ligeramente hinchada y con un borde medio somero. Proceso mesial dispuesto en sentido transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina esbelta y aguda; borde superior

recto, con una cresta pequeña que se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar esbelta y redondeada, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y se continua hasta quedar en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central recta que delimita el campo de espinas; el borde inferior es convexo en su porción inicial, se continua en forma recta y termina en la espina lateral formando una concavidad somera. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, dirigida cefálicamente; en vista distal esta cavidad tiene forma de U, con la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas, estrecho, pegado a la cresta lateral y armado con 20 a 24 cerdas con poro terminal, dispuestas irregularmente en una franja caudo-cefálica.

Distribución.- Aparentemente esta especie se distribuye a través de una franja que atraviesa los estados de Querétaro (sureste), Hidalgo (sur), Tlaxcala (centro) y Puebla (centro-noroeste). Es una de las pocas formas dentro del género que tienen una distribución muy amplia. El hecho de que *P. americana* se haya citado para un gran número de localidades dentro del altiplano central de México, presentando en cada localidad pequeñas variaciones en la morfología del gonópodo, principalmente en la forma del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, tiene que ser revisado con mayor detalle y en un número de ejemplares más significativo, para poder apreciar la posible constancia de dichas variaciones y con ello la existencia de un complejo de especies que tiene que ser resuelto en un futuro cercano.

Localidad tipo.- Haití (De Saussure, 1857). La ubicación de la localidad Tipo de *P. americana*, en la isla de Haití ha provocado una gran controversia desde que se comprobó que las especies del género *Pseudothelphusa*, son endémicas de México.

Disposición de los Tipos.- De acuerdo con el Dr. Peter J. Schwendinger del Departamento de Artrópodos y Entomología del Museo de Historia Natural de Ginebra, Suiza, la serie Tipo de *Pseudothelphusa americana* que se encuentra depositada en dicho museo, cuenta con:

1. Un vial con la hembra sintipo fuertemente fragmentada; la etiqueta es reciente y tiene escrito con máquina: *Pseudothelphusa americana* De Saussure, hembra, Cuba.
2. Un vial para el macho sintipo fuertemente fragmentado (un gonópodo en un microvial). Es posible que el Dr. Bott haya preservado de esta forma dichos ejemplares al transferirlos al alcohol.
3. Una hembra sintipo pequeña y menos dañada, con una etiqueta más antigua y escrita a mano que dice: *Pseudothelphusa americana?*, Cuba, hembra, H. De Saussure.

Topotipo depositado en la Colección de Crustáceos Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 18634).

Topotipo depositado en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 355).

Material examinado.- 2♂ LC 25.6–37.6 mm, AC 19.3–25.6 mm; 1♀ LC 25.0 mm, AC 16.6 mm; Chignahuapan (2,300 msnm), Municipio de Chignahuapan (19° 50' N, 98° 01' W), Pue.; Mayo de 1944; recol. A. Villalobos; CNCR 355. 2♂ LC 26.4–27.0 mm, AC 40.9–41.3 mm; 2♀ LC 22.7 mm, AC 33.8–34.8 mm; Chiguahuapan (= Chignahuapan), Puebla, México; sin fecha de colecta; recol. Mex. Comm. W. C. Ex.; USNM 18634 (Acc. 27857). 7♂ LC 12.4–20.6 mm, AC 17.8–30.5 mm; 3♀ LC 16.6–26.0 mm, AC 24.1–40.6 mm; Rio Ajajalpa en las Cascadas de Quezalapa (2020 msnm), aprox. 4 km al S de Zacatlán, Mpio. de Zacatlán, Pue.; 15/X/2000; recols. J. L. Villalobos y J. Segura; CNCR sin número de catálogo.

Otras localidades registradas en la CNCR:

TLAXCALA

Manantial en Apizaco, Municipio de Apizaco (2,440 msnm) (19° 26' 38" N, 98° 08' 57" W) (CNCR 10460). La Asunción, Municipio de Xaltocan (2,440 msnm) (19° 25' 24" N, 98° 12' 34" W) (CNCR sin número de catálogo).

Observaciones.- La situación taxonómica de *Pseudothelphusa americana* ha sido muy confusa, desde su descripción en 1857. Siguiendo la sinonimia de esta especie se puede hacer una reconstrucción histórica de la distintas formas en que los autores han tratado de esclarecer su estatus taxonómico.

Rathbun (1898), compara los dibujos y la descripción de esta especie presentados por De Saussure (1857), con su cangrejo recién descrito *Pseudothelphusa dugesi* Rathbun, 1893, y concluye que no existen diferencias entre estas dos formas. Con ello se incluyó a la Cd. de Cuernavaca, Morelos, como una segunda localidad en la distribución geográfica de *P. americana*.

Bott (1968), considera que debido a que De Saussure (1857) describió simultáneamente tipos de las Antillas y de México, es claro, que pudo haber cometido una confusión sobre la ubicación de los lugares de recolecta. Al examinar el primer gonopodo, el Dr. Bott confirma que los animales no provienen de Cuba, sus resultados prueban que es una sobrestimación considerar que dichos cangrejos se encuentren fuera de México y concluye que las descripciones del Tipo ciertamente están basadas en cangrejos mexicanos. En 1969 presenta una foto del gonópodo de *Pseudothelphusa americana* muy parecido al de los ejemplares de *Pseudothelphusa* de Chignahuapan, depositados en las colecciones del USNM y la CNCR, sin embargo no menciona la localidad de donde provienen los ejemplares usados para dicha figura. Dos años después, en otro artículo (Bott, 1970), menciona que la hembra depositada en el museo de Ginebra, es el espécimen Tipo designado por H. De Saussure, pero la localidad Tipo anotada es la Isla de Cuba.

Chace y Hobbs (1969) describen e ilustran el gonópodo de *P. americana* con los sintipos de *P. dugesi*, y consideran que la identidad de los ejemplares cubanos debe ser verificada con las especies mexicanas, a la luz de la importancia de los caracteres del pleópodo del macho. Mencionan que las

ilustraciones que presentan deben ser aceptadas provisionalmente para el material de las Indias Occidentales hasta que se efectúe una verificación de esto.

Rodríguez y Smalley (1969) reconocen a *Pseudothelphusa dugesi* Rathbun, 1893, como una especie válida y mencionan que es un error el considerar a *P. dugesi* como sinónimo de *P. americana*, tomando como base la descripción e ilustraciones presentadas por De Saussure (1857), ya que no es posible de acuerdo a esas evidencias, saber si se trata de una especie del género *Pseudothelphusa*. La revisión que efectúan sobre ejemplares provenientes de República Dominicana y de localidades cercanas a Haití, son todos *Epilobocera haytensis* Rathbun, 1893, y concluyen que la distribución en las Antillas y México no parece natural para una especie de *Pseudothelphusa*, y que el nombre de *Pseudothelphusa americana* debe referirse a material de la isla Española y posiblemente es coespecífico con *E. haytensis*.

Pretzmann (1972) incluye en su monografía a *Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana americana* De Saussure, 1857. Describe y ilustra esta especie con ejemplares de Chilopa (= Chilapa), Gro., depositados en el Museo de Berlín (Nr. 23152). Menciona que los Tipos se perdieron y que de acuerdo a Bott (1968) la localidad Tipo Haití es un error. La distribución geográfica que cita para esta especie, abarca los siguientes estados: Guanajuato, Morelos, Puebla, Guerrero (Chilapa) y Oaxaca (Oaxaca de Juárez, Sola de Vega y San Juan Quiotepec).

Rodríguez (1982), comenta que H. De Saussure mismo recolectó el espécimen tipo durante su viaje a los Estados Unidos, México y las Antillas, anotando que dicho ejemplar proviene de Haití y concluye que el problema de las localidades se debe a un error de etiquetaje, pero complica aún más cosas, pues en su libro selecciona un ejemplar de Chignahuapan, Puebla, para representar a esta especie, lo cual coincide con la mención de Rathbun (1905) de la presencia de ejemplares de dicha localidad en la colección de crustáceos del USNM.

Smalley (inédito), reconoce más o menos el problema descrito por Rodríguez (1982), y acerca del trabajo de Bott (1968) menciona que las figuras que este autor muestra como *P. americana* y que considera como provenientes de la serie tipo original De Saussure (con localidad tipo en Cuba), corresponden a *P. dugesi* Rathbun, 1893, una especie que Rathbun incluye como sinonimia de *P. americana*.

De acuerdo al material examinado y a la información recopilada, en la presente tesis se considera que los principales problemas que han provocado la inestabilidad taxonómica de *P. americana*, son los siguientes:

- 1.- La pérdida de la serie Tipo.
- 2.- Lo superficial de la descripción original.
- 3.- El desconocimiento de la morfología del primer gonópodo del macho.
- 4.- La ubicación de la localidad Tipo en la isla de Haití (lo cual no es normal para el género *Pseudothelphusa*).
- 5.- La transmisión sistemática de información errónea y poco sustentada, sobre los rasgos que definen a esta especie, a través de las numerosas publicaciones que tratan a los pseudotelfúsidos americanos.

6.- La supuesta amplia distribución geográfica de esta especie en el territorio mexicano, ya que a través de los años le han sido asignado ejemplares provenientes de un gran número de localidades del centro de nuestro país.

Ante la posible existencia de un complejo de formas identificadas como *Pseudothelphusa americana* De Saussure, 1857, se procedió a efectuar un reconocimiento morfológico de los ejemplares de las diferentes localidades conocidas para esta especie, ya sea por referencia bibliográfica o por los registros presentes en los acervos de la CNCR y del USNM. Se logró reunir material de la mayoría de las localidades citadas por los distintos autores y a partir de esos ejemplares se efectuó una comparación de la ornamentación del primer gonópodo del macho y de otras características somáticas, que dio como resultado el reconocimiento de una serie de morfos particulares para cada localidad.

Por otra parte, se procedió a establecer contacto con el curador del Museo de Historia Natural de Ginebra en Suiza, con el fin de obtener información sobre la serie Tipo (ver Disposición de los Tipos).

Los dibujos presentados por Bott (1968), son en realidad de los ejemplares recolectados en Chilapa, Gro., ya que organismos de dicha localidad se encuentran citados en el material examinado (1♂ y 1♀ de Xudotempa bei Chilapa, Guerrero, depositados en el Museo de Munich), y tienen gran parecido al gonópodo de organismos que se recolectaron en esa localidad durante la presente tesis. Un año después, el mismo autor (Bott, 1969) vuelve a presentar una fotografía del primer gonópodo de *P. americana*, que es muy parecida a las imágenes que durante esta tesis se obtuvieron de los machos de la localidad de Chignahuapan, Puebla, que se encuentran depositados en las colecciones de crustáceos del Instituto de Biología (CNCR) y del Museo de Historia Natural de Estados Unidos (USNM). Aunque Bott no lo menciona, pensamos que estas fotografías corresponden al ejemplar que se encuentra depositado en la colección de crustáceos del Museo de Historia Natural de Ginebra, Suiza, que este autor consideró como provenientes de la serie tipo original De Saussure y cuya localidad tipo fue erróneamente situada en Cuba. Esta similitud en los gonópodos nos lleva a pensar de que en realidad la localidad Tipo correcta de *P. americana* es Chignahuapan en el estado de Puebla, México.

Pseudothelphusa americana fma. Mixquiahuala
(Lám. XIII)

Características de reconocimiento (1♂ LC 19.7 mm, AC 29.7 mm; CNCR 12925 y 2♂ LC 16.0-22.0 mm, AC 23.8-34.4 mm; CNCR sin número de catálogo).- Caparazón con la superficie dorsal plana en la porción central, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, pero curvándose bruscamente hacia abajo para formar una frente casi vertical; borde frontal inferior parcialmente visible dorsalmente, resaltado y sinuoso en vista frontal; en vista ventral presenta una concavidad media ligera y es suavemente convexo o casi recto al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales presentes como dos pequeñas elevaciones. Porción frontal entre el doblez de la frente y los lóbulos

postfrontales moderadamente convexa. Surco medio amplio y somero, pero suavemente marcado en la porción central. Surcos cervicales cortos, anchos, profundos, rectos y terminando antes de alcanzar el margen anterolateral. Regiones mesogástrica y branquial hinchadas, la cardíaca así como la intestinal planas. Margen anterolateral robusto, liso o débilmente armado con gránulos redondeados, la mayoría imperceptibles; porción entre la órbita y el surco cervical lisa y ligeramente más baja que el resto del margen por un muesca pequeña. Margen posterior recto.

Orbitas con el ángulo externo liso, sin una depresión en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde moderadamente alto y esbelto. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. Anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles frontalmente, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar afilado y en vista frontal apenas visible. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y un poco atrás del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal (en los organismos de menor talla este diente se ubica francamente atrás del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos). Abertura de los canales eferentes subcuadrangulares, la relación anchura/longitud es de 0.95 (rango, 0.8 a 1.1; n= 3). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior bien marcada y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.79 (0.72-0.85, n= 3).

Quelípedos asimétricos, quela mayor derecha, dedos dejando un hueco tan amplio como la altura del dedo móvil en la porción media, el cual cierra hasta la punta de los dedos; dientes del borde cortante, pequeños y triangulares. Dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto, ligeramente lateral; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y bien marcada. Proyección caudo-marginal con la cresta distal más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal ligeramente abultada en la mitad proximal. En vista mesial, tercio distal del gonópodo suavemente inclinado en dirección cefálica. Proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal curvada en la mitad caudal y recta en la cefálica; lóbulo distal dirigido cefálicamente y con la forma de un diente triangular y agudo, está separado del lóbulo proximal por una muesca amplia, poco profunda y en forma de V; ápice sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, alargado (ligeramente más de dos veces la anchura) y dirigido proximalmente, con el margen cefálico, liso, recto y curvándose suavemente en el último tercio hasta alcanzar el margen caudal, el cual es recto. En vista cefálica, superficie interna del lóbulo proximal hinchada y formando un borde medio moderadamente marcado. Proceso mesial dispuesto en sentido transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una

espinas esbelta y aguda; borde superior recto, con una cresta pequeña que se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar esbelta y redondeada, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y se continua hasta quedar en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central recta que delimita el campo de espinas; el borde inferior es convexo en su porción inicial, se continua en forma recta y termina en la espina lateral formando una concavidad somera. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida cefálicamente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Sólo conocida en la localidad de Mixquiahuala (2,100 msnm), Municipio de Mixquiahuala de Juárez (20° 13' N, 99° 12' W), Hidalgo.

Disposición de los ejemplares.- Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Material examinado.- 1♂ LC 19.7 mm, AC 29.7 mm; Zanja en Mixquiahuala (2,100 msnm), Municipio de Mixquiahuala de Juárez (20° 13' N, 99° 12' W), Hgo.; 10/VII/1994; recol. Baltazar Barrera; CNCR 12925. 2♂ LC 16.0-22.0 mm, AC 23.8-34.4 mm, misma localidad que el anterior; 15 de enero de 2001; recol. E. Ramírez Lomelí; CNCR sin número de catálogo.

Observaciones.- Las diferencias entre esta forma y *P. americana*, incluyen los siguientes rasgos:

Pseudothelphusa americana fma. Mixquiahuala:

1.- Caparazón con la superficie dorsal porción frontal sin borde superior, pero curvándose bruscamente hacia abajo para formar una frente casi vertical; borde frontal inferior parcialmente visible dorsalmente, resaltado y sinuoso en vista frontal; en vista ventral presenta una concavidad media ligera y es suavemente convexo o casi recto al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales presentes como dos pequeñas elevaciones.

2.- Diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y un poco atrás del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal (en los organismos de menor talla este diente se ubica francamente atrás del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos).

3.- Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto, ligeramente lateral; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y bien marcada. Proyección caudo-marginal con la cresta distal

más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal ligeramente abultada en la mitad proximal. En vista mesial, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal con la forma de un diente triangular y agudo, que está separado del lóbulo proximal por una muesca amplia, poco profunda y en forma de V.

Pseudothelphusa americana

1.- Caparazón con la porción frontal sin borde superior, curvándose suave y regularmente hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es totalmente visible dorsalmente; en vista frontal es continuo, grueso y ligeramente bilobulado y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista dorsal con la porción media cóncava; en vista ventral presenta concavidad media y es moderadamente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales incipientes o apenas insinuados.

2.- Diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal.

3.- Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal ligeramente inclinado en sentido mesial; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal armada con un lóbulo proximal redondeado. En vista mesial, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal formado por un diente pequeño, triangular y separado del lóbulo proximal por una muesca poco profunda y en forma de U.

***Pseudothelphusa americana* fma. Tehuacán (Lám. XIV)**

Características de reconocimiento (♂ LC 21.6 mm, AC 33.1 mm; CNCR 22682).- Caparazón con la superficie dorsal convexa en la porción central, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, curvándose suave y regularmente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es totalmente visible dorsalmente; en vista frontal es continuo, grueso, ligeramente bilobulado y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista dorsal con la porción media cóncava; en vista ventral presenta una concavidad media marcada y es convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales evidentes. Porción frontal entre el borde frontal anterior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco frontal medio bien marcado, angosto y moderadamente profundo entre los lóbulos postfrontales, desvaneciéndose hacia el margen frontal. Surcos cervicales bien marcados, rectos y cortos, ya que sólo abarcan el largo de la región hepática, terminando en el margen anterolateral en la forma de pequeñas hendiduras marcadas sobre el

margen; delimitado posteriormente por un borde elevado, que se extiende en forma paralela al surco. Regiones bien marcadas; branquial, mesogástrica y cardíaca hinchadas, las dos últimas separadas de la branquial por depresiones bien marcadas; intestinal deprimida. Margen anterolateral robusto y débilmente armado con gránulos redondeados, la mayoría imperceptibles; porción entre la órbita y el surco cervical ligeramente más baja y separada del resto del margen por un muesca pequeña. Margen posterior recto.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con una depresión somera justo antes de la órbita; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto y robusto. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. Anténulas y fosas antenulares visibles frontalmente, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal, cubiertas con cerdas cortas; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes cuadrangular, la relación anchura/longitud es de 1.0 (n= 1). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior bien marcada y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.60 (n= 1).

Quelípedos asimétricos, margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados. Carpo con una espina interna bien formada y subaguda. Quela mayor con los dedos distalmente curvados hacia la porción interna y dejando un hueco estrecho (menor que la altura del dedo móvil en la porción media) entre los bordes cortantes, el cual cierra hasta la punta de los dedos; dientes de los bordes cortantes pequeños y con forma triangular. Dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado. Superficie de los dedos con puntuaciones oscuras, irregularmente dispuestas.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proceso mesial con la superficie caudal ligeramente abultada proximalmente. Proyección caudo-marginal con la cresta distal más alta que la cresta de la superficie lateral. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal suavemente curvada en toda su longitud; área subapical, adyacente a la cresta, alta y suavemente excavada resaltando más el borde distal. Lóbulo distal dirigido cefálicamente, formado por un diente robusto y redondeado, que termina en una pequeña punta subaguda, está separado del lóbulo proximal por una muesca estrecha, poco profunda y en forma de V; ápice no sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, ligeramente más largo que ancho (1.1 veces el ancho) y dirigido cefalo-proximalmente, con el margen cefálico liso y curvado en toda su longitud hasta alcanzar el margen caudal, el cual es recto. En vista cefálica, superficie interna del

lóbulo proximal hinchada y formando un borde medio bien marcado. Proceso mesial dispuesto en sentido transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina corta, robusta y subaguda. Su borde superior presenta una cresta subcircular que se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar redondeada, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice, pero no alcanza a quedar en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es casi recto hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida laterocaudalmente. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida cefálicamente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con 24 cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Sólo conocida en la localidad de San Marcos Necoxtla (18° 23' N, 97° 21' W), Municipio de Tehuacán, Pue.

Disposición de los ejemplares.- Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Material examinado.- 1♂ LC 21.6 mm, AC 33.1 mm; San Marcos Necoxtla (1,420 msnm), Municipio de Tehuacán (18° 23' N, 97° 21' W), Pue.; 6 de Mayo de 1995; recols. L. Hermoso y M. Hermoso; CNCR 22682.

Observaciones.- Las diferencias entre esta forma y *P. (P.) americana*, incluyen los siguientes rasgos:

***Pseudothelphusa americana* fma. Tehuacán**

1.- Superficie dorsal del caparazón irregular, con las regiones evidentes e hinchadas. Lóbulos postfrontales evidentes. Surco frontal medio bien marcado, angosto y moderadamente profundo entre los lóbulos postfrontales, desvaneciéndose hacia el margen frontal. Surco cervical bien marcado, recto y corto ya que sólo abarca el largo de la región hepática, terminando en el margen anterolateral en la forma de pequeñas hendiduras marcadas sobre el margen anterolateral. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípodo es de 0.60 (n= 1).

2.- Primer par de gonópodos del macho, en vista caudal, con el proceso mesial ligeramente abultado proximalmente. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal suavemente curvada en toda su longitud; lóbulo distal dirigido cefálicamente, formado por un diente robusto y redondeado, que termina en una pequeña punta subaguda, está separado del lóbulo proximal por una muesca estrecha, poco profunda y en forma de V; ápice no sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, corto, ligeramente más largo

que ancho (1.1 veces el ancho) y dirigido cefalo-proximalmente, con el margen cefálico liso y curvado en toda su longitud hasta alcanzar el margen caudal, el cual es recto. En vista cefálica, proceso mesial dispuesto en sentido transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina corta, robusta y subaguda; el borde inferior es casi recto hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida latero-caudalmente.

Pseudothelphusa americana

1.- Superficie dorsal del caparazón uniforme, con las regiones casi al mismo nivel y suavemente indicadas. Lóbulos postfrontales incipientes o apenas insinuados. Surco medio amplio e imperceptible (en los organismos del USNM el surco medio es un poco más evidente). Surcos cervicales someros, anchos, rectos, y desvaneciéndose antes de alcanzar el margen anterolateral. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípodo igual a 0.74 (rango 0.71-0.78; n= 7).

2.- Primer par de gonópodos del macho, en vista caudal, con el proceso mesial armado con un lóbulo redondeado. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada, con la cresta distal redondeada caudalmente y recta hacia el extremo cefálico; lóbulo distal dirigido cefálicamente, formado por un diente pequeño, triangular y separado del lóbulo proximal por una muesca poco profunda y en forma de U; ápice sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, alargado, ligeramente más de dos veces la anchura y dirigido proximalmente, con el margen cefálico, liso, recto y curvándose suavemente en el último tercio hasta alcanzar el margen caudal, el cual es recto. En vista cefálica, proceso mesial dispuesto en sentido transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina esbelta y aguda; el borde inferior es convexo en su porción inicial, se continua en forma recta y termina en la espina lateral formando una concavidad somera.

***Pseudothelphusa belliana* Rathbun, 1898 (Lám. XV)**

Pseudothelphusa belliana Rathbun, 1898: 515, figs. 3-4. Young, 1900: 214 (*fide* Rodríguez, 1982: 135). Rathbun, 1905: 286.

Pseudothelphusa nelsoni Rathbun, 1905: 293.

Pseudothelphusa belliana Coifmann, 1939: 106 (*fide* Rodríguez, 1982: 135).

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) belliana Pretzmann, 1965: 4.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dugesi belliana Rodríguez y Smalley, 1969: 81, fig. 13, pl. 9.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana belliana Pretzmann, 1971: 22; 1972: 102, figs. 638, 639, 659-661.

Pseudothelphusa belliana Rodríguez, 1982: 135, fig. 88. Villalobos, 1982: 220. Alvarez, 1989: XXX. Villalobos *et al*, 1993: 283.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ L.C. 12.7 mm., A.C. 21.2 mm; USNM 20038).- El ejemplar es un macho pequeño y tiene roto el caparazón.

Superficie dorsal del caparazón plana, con puntuaciones finas y con gránulos pequeños cerca de la frente y de los márgenes anterolaterales; porciones central, lateral y posterior ornamentadas con cerdas negras, cortas y gruesas. Región gástrica un poco hinchada, se continúa hacia la porción frontal en donde se curva bruscamente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal inferior y formar una frente casi vertical. Borde frontal superior marcado únicamente por el doblez de la porción frontal. Frente lisa y débilmente bilobulada por una muesca media amplia y somera; borde frontal inferior parcialmente visible dorsalmente, en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media evidente y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales moderadamente a bien marcados, definidos anteriormente por una depresión (en algunos ejemplares marcada como una fisura transversal y estrecha). Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco frontal medio amplio y somero, más evidente entre los lóbulos postfrontales, anteriormente desvanecido y termina en una muesca suave que divide a la mitad el borde frontal. Surcos cervicales ligeramente curvados en la mitad proximal y bien marcados, debido a que la región branquial está hinchada, terminan un poco antes de alcanzar el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica y branquial hinchadas; urogástrica como una depresión suave y con las cicatrices postgástricas bien marcadas; cardíaca e intestinal planas y con algunas depresiones. Margen anterolateral iniciando de la muesca en la base de diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, no resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical, con 17 a 20 gránulos subagudos que se distribuyen en toda su longitud, lo que le da una apariencia aserrada. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6-7 gránulos. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con una muesca somera en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde somero. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con granulaciones incipientes; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes suboval, la relación anchura/longitud es de 1.25 (rango 1.1-1.4; n= 6). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior bien marcada y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.77 (rango 0.71-0.85; n= 6).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Margen

inferior de la palma del quelípodo mayor convexo. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados y sin dejar un hueco entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; cavidad del ápice dirigida distalmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Cresta distal de la proyección caudo-marginal al mismo nivel o un poco más alta que la de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal armada proximalmente con un lóbulo cónico (también visible cefálica y lateralmente). En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal de la casi recta en toda su longitud; lóbulo distal en forma de un diente pequeño y triangular, que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale claramente del margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, en forma triangular ensanchándose distalmente, un poco más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, con la punta dirigida cefálicamente y en una posición más cercana al eje medio del gonópodo. Lóbulo proximal ligeramente oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con la superficie interna hinchada en la mitad distal, pero sin formar un borde medio; el borde cefálico se encuentra ondulado, la porción distal (en la base del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal) toma una posición casi transversal para formar una especie de escalón o de hombro, el resto del lóbulo se curva proximalmente, para quedar casi en dirección de la base del gonópodo. Proceso mesial extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina larga, esbelta y aguda. Su borde superior presenta una cresta subcircular y se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar redondeada y achatada, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es casi recto en la mitad proximal y hacia la mitad distal forma una concavidad amplia y evidente hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida lateralmente. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida distalmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con algunas cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Localidad Tipo.- Chautipan, aprox. 47 km. al E de Chilpancingo (1,780 msnm) (17° 30.23' N, 99° 44.56' W), Municipio de Chilpancingo de Los Bravo, Guerrero.

Distribución.- Especie conocida sólo de la localidad tipo.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Alotipo depositados en el Museo Británico (No. 771). Paratipos 1♂, 1♀, depositados en la Colección de Crustáceos del

Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 20038).

Material examinado.- 1♂ Paratipo LC 12.7 mm, AC 21.2 mm; 1♀ LC 18.1 mm, AC 29.9 mm; Xantipa (de acuerdo con Smalley (inédito) la localidad es Xautipan o Xalitla, en el estado de Guerrero, no lejos de la ciudad de Chilpancingo (17° 33' N, 99° 30' W)). México; sin fecha de recolecta; recol. H. H. Smith; USNM 20038. 4♂ LC 14.0–19.1 mm, AC 22.7–30.5 mm; 2♀ LC 15.4 y 16.2 mm, AC 25.0 y 27.0 mm; arroyo de montaña en el poblado de Chautipan (17° 30.23' N, 99° 44.56' W) (1,780 msnm), aprox. 47 km. E de la ciudad de Chilpancingo, Mpio. de Chilpancingo de Los Bravo, Guerrero; 26 Julio 2001; recols. J. L. Villalobos, A. Celis, G. García, O. Valdez; CNCR EM-19228.

Observaciones.- *Pseudothelphusa belliana* fue erróneamente identificada por Rodríguez y Smalley (1969). Estos autores examinaron ejemplares capturados en San José Purúa, Michoacán, para ilustrar el gonópodo del macho de lo que ellos pensaron que era *P. belliana*, y además mencionaron otras localidades en los estados de México, Michoacán y Guerrero, donde supuestamente también ocurría esta especie. La revisión de organismos de dichas localidades, mostró la existencia de diferencias claras en la morfología del gonópodo entre estas poblaciones. Ejemplares de *P. belliana* recientemente obtenidos de la localidad Tipo Chautipan (= Xantipa o Xautipan), Chilpancingo, Guerrero, y la revisión de la serie Tipo depositada en la Colección de Crustáceos del USNM, confirmaron la constancia en la morfología del caparazón, región epistomal, terceros maxilípedos y primer gonópodo.

Los ejemplares provenientes de San José Purúa y Agua Blanca, Michoacán; Ixtapan de la Panocha, México y Agua de Obispo, Guerrero, serán descritos como especies nuevas, en un artículo posterior.

Por otro lado, por la morfología del gonópodo del macho *P. belliana* se relaciona estrechamente con *P. hoffmannae* Alvarez y Villalobos, 1999. Las diferencias entre ambas especies, están dadas por los siguientes caracteres:

***Pseudothelphusa belliana*:**

- 1.- Porciones central, lateral y posterior de la superficie dorsal del caparazón ornamentadas con cerdas cortas, duras y negras.
- 2.- Lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal casi paralelo o ligeramente oblicuo, con respecto al eje principal del gonópodo.
- 3.- Proceso mesial con el ángulo interno que cierra la cavidad del ápice, como una expansión amplia y subcircular, con el margen superior redondeado.
- 4.- Superficie caudal del proceso mesial con un lóbulo cónico y alto.

***Pseudothelphusa hoffmannae*:**

- 1.- Superficie dorsal del caparazón desnuda.
- 2.- Lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal evidentemente oblicuo con respecto al eje principal del gonópodo.

- 3.- Proceso mesial con el ángulo interno que cierra la cavidad del ápice, triangular y con el margen superior recto.
- 4.- Superficie caudal del proceso mesial con un lóbulo redondeado, burdo y fuerte.

Pseudothelphusa belliana fma. Agua Blanca, Michoacán
(Lám. XVI)

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dugesi belliana Rodríguez y Smalley, 1969: 81 (*en parte*).
Pseudothelphusa belliana Rodríguez, 1982: 135 (*en parte*). García y Bastida, 1999: 921.

Características de reconocimiento (1♂ LC 21.6 mm, AC 33.1 mm; CNCR EM 344).- Caparazón con la superficie dorsal plana en la porción central, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, pero curvándose bruscamente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es visible dorsalmente (más notoriamente en las hembras y machos juveniles). Frente lisa y bilobulada por la muesca media; borde frontal anterior continuo, moderadamente grueso y ligeramente sinuoso en vistas dorsal y frontal, extendiéndose lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista ventral con una concavidad media somera y ligeramente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales bien formados. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco frontal medio amplio y somero, llegando posteriormente más allá de los lóbulos postfrontales y anteriormente extendiéndose hasta alcanzar el borde frontal anterior. Surcos cervicales anchos y profundos, ligeramente curvados posteriormente y alcanzando el margen anterolateral. Regiones moderadamente marcadas, gástrica ligeramente hinchada, branquial la más hinchada, cardiaca e intestinal planas, urogástrica formando una depresión. Margen anterolateral no prominente en vista lateral, en los machos ligeramente aserrado por gránulos subagudos (22-23 machos), en las hembras más evidentes (15-17 hembras); los gránulos se extienden del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial; margen entre el ángulo orbital externo y el surco cervical, ligeramente más bajo y con 6-7 gránulos redondeados. Margen posterior recto en los machos y moderadamente cóncavo en las hembras.

Órbitas con el ángulo externo bajo y suavemente granuloso, formando una depresión somera justo antes de la órbita; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto o una quilla moderada. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hiato estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares no visibles en los machos grandes, pero parcialmente visibles en los machos pequeños así como en las hembras; fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular cubierto por el margen frontal anterior en los machos de talla mayor, en los machos pequeños así como en las hembras visible y afilado. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; porción pterigostomiana con gránulos redondeados; diente epistomal triangular, dirigido hacia abajo y al

nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subcuadrangular, la relación anchura/longitud es de 1.15 (rango 1.0 to 1.6; n= 40). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior ligeramente marcada y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.66 (rango 0.57-0.77; n= 40).

Quelípedos asimétricos. Quelípedo mayor derecho, con el margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados; carpo con una espina interna bien formada y subaguda; quela con los dedos dejando un hueco moderado entre los bordes cortantes, dientes triangulares; dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado, con hileras longitudinales de puntuaciones oscuras, dispuestas irregularmente.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal lisa. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal curvada en toda su longitud; lóbulo distal reducido a un diente triangular y agudo, separado del lóbulo proximal por una muesca estrecha en forma de V; ápice no sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, más largo que ancho (de una y media a dos veces el ancho), y dirigido proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulos de la proyección caudo-marginal en el mismo nivel; lóbulo distal con la superficie interna hinchada y en contacto con la expansión interna del proceso mesial; lóbulo proximal paralelo al eje principal del gonópodo y con la superficie interna del suavemente hinchada y con un borde medio moderadamente marcado. Proceso mesial extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en dos espinas, la distal puede ser pequeña y aguda, o representada como una proyección angulada del borde superior; la proximal moderadamente larga, robusta y terminada en un ápice agudo. El borde superior se extiende en forma recta hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar subtriangular, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna de los lóbulos de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central recta que delimita el campo de espinas. El borde inferior es ampliamente convexo en la mitad proximal y hacia la mitad distal forma una concavidad amplia y ligera hasta terminar en la espina lateral proximal, la cual se encuentra dirigida lateralmente. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, suavemente dirigida distocefálicamente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio y está armado con 17-20 cerdas con poro terminal dispuestas en un mechón central, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral. Porción interna de la cresta caudo-marginal con una hilera de espínulas en forma de gancho.

Distribución.- Conocida en las localidades del estado de Michoacán: Agua Blanca (1,960 msnm), Municipio de Zitácuaro (19° 30.06' N, 100° 22.37' W) y la de El Serpentin en San José Purúa (1,460 msnm), Municipio de Jungapeo (19° 29' N, 100° 29' W). García y Bastida (1999) citan a esta forma para las localidades de Río Frío (19° 3' 22" N, 101° 25' W), Río San José (19° 3' 30" N, 101° 26' 01" W) y Río Guayabo (19° 4' 15" N, 101° 26' 53" W), en el Mpio. de Turicato; en Huiramba, Mpio. de Huiramba (19° 32' 13" N, 101° 26' W); a 1 km de Tres Palos (18° 59' N, 101° 41' W) y a 1 km de Carámicas (19° 2' 40" N, 101° 38' 30" W), Mpio. de Ario, Mpio. de Ario. Aunque estos autores también la mencionan para Chucutitán (18° 2' N, 102° 30' W), en el Mpio. de Lázaro Cardenas, por el dibujo que presentan del primer pleópodo del macho para estos ejemplares, es muy posible que se trate de otra especie parecida a *Pseudothelphusa seiferti*.

Disposición de los ejemplares.- Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Material examinado.- 3♂ LC 11.0-22.0 mm, AC 16.7-36.6 mm; 5♀ LC 15.0-26.8 mm, AC 24.2-35.8 mm; El Serpentin en San José Purúa (1,460 msnm) (19° 29' N, 100° 29' W), Municipio de Jungapeo, Mich.; 1 de Enero de 1957; recol. Alvaro Padilla; CNCR 344. 7♂ LC 13.2-15.0 mm, AC 21.0-24.2 mm; 11♀ LC 12.4-18.3 mm, AC 19.3-29.2 mm; Agua Blanca Agua Blanca (1,960 msnm) (19° 30.06' N, 100° 22.37' W), Municipio de Zitácuaro, Mich.; 5 de Julio de 1986; recol. Oscar Meade; CNCR 5871. 2♂ LC 20.0 y 24.6 mm, AC 32.4 y 20.0 mm; 2♀ LC 18.0 y 19.8 mm, AC 29.0 y 33.7 mm; Agua Blanca Agua Blanca (1,960 msnm) (19° 30.06' N, 100° 22.37' W), Municipio de Zitácuaro, Mich.; 5 de Julio de 1986; recols. R. Lamothe y L. J. Rangel; CNCR 8362. 2♂ LC 20.0 y 24.0 mm, AC 32.4 y 41.0 mm; 2♀ LC 18.0 y 19.8 mm, AC 29.0 y 33.7 mm; Agua Blanca Agua Blanca (1,960 msnm) (19° 30.06' N, 100° 22.37' W), Municipio de Zitácuaro, Mich. Sin fecha de recolecta, ni nombre del recolector; CNCR 8816. 2♂ LC 17.5 y 18.6 mm, AC 28.3 y 32.0 mm; 2♀ LC 12.7 y 17.7 mm, AC 20.5 y 30.3 mm; Agua Blanca Agua Blanca (1,960 msnm) (19° 30.06' N, 100° 22.37' W), Municipio de Zitácuaro, Mich.; 5 de Julio de 1986; recols. R. Lamothe y L. J. Rangel; CNCR 8819.

Observaciones.- La presencia de un proceso cefálico con dos espinas en el margen lateral del primer gonópodo del macho, distingue claramente a esta forma de *P. belliana* Rathbun, 1893. Por esta característica *P. belliana* fma. Agua Blanca, puede relacionarse con las especies: *P. nayaritae* Alvarez y Villalobos, 1994, *P. rechingeri* Pretzmann, 1965, *P. lophophallus* Rathbun, 1898 y *P. parabelliana* Alvarez, 1989. Se distingue de *P. nayaritae*, *P. rechingeri* y *P. lophophallus*, por que estos pseudotelfúsidos tienen el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho, reducido a una serie de denticulos y *P. belliana* fma. Agua Blanca, tiene un lóbulo distal bien formado, triangular y separado del lóbulo proximal por una muesca estrecha en forma de V. De *P. parabelliana* se separa también por la forma y el tamaño del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal; *P. parabelliana*, tiene dicho lóbulo pequeño, esbelto y agudo, aparentando una espina pequeña, además la cresta distal de la proyección caudo-marginal es casi recta y en *P. belliana* fma. Agua Blanca, es

ampliamente redondeada.

Las diferencias entre *P. belliana* y la forma que procede de la localidad de Agua Blanca, Mich., están dadas por los siguientes caracteres:

***Pseudothelphusa belliana*:**

1.- Superficie dorsal del caparazón con las porciones porciones central, lateral y posterior ornamentadas con cerdas negras, cortas y gruesas. Porción frontal con el borde frontal superior, formado por la curvatura del caparazón hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal inferior y formar una frente casi vertical. Borde frontal superior marcado únicamente por el doblez de la porción frontal. Frente lisa y débilmente bilobulada por una muesca media amplia y somera. Surco frontal medio amplio y somero, más evidente entre los lóbulos prostfrontales, anteriormente desvanecido y termina en una muesca suave que divide a la mitad el borde frontal superior.

2.- Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, proceso mesial con la superficie caudal armada proximalmente con un lóbulo cónico (también visible cefálica y lateralmente). En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal de la casi recta en toda su longitud; lóbulo distal en forma de un diente pequeño y triangular, que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale claramente del margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, en forma triangular ensanchándose distalmente, un poco más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, con la punta dirigida cefálicamente y en una posición más cercana al eje medio del gonópodo. Lóbulo proximal ligeramente oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo. Proceso mesial extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina larga, esbelta y aguda.

***Pseudothelphusa belliana* fma. Agua Blanca:**

1.- Caparazón con la superficie dorsal plana en la porción central, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, pero curvándose bruscamente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal inferior el cual es visible dorsalmente (más notoriamente en las hembras y machos juveniles). Frente lisa y bilobulada por la muesca media. Surco frontal medio amplio y somero, llegando posteriormente más allá de los lóbulos postfrontales y anteriormente extendiéndose hasta alcanzar el borde frontal anterior.

2.- Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, proceso mesial con la superficie caudal lisa. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal curvada en toda su longitud; lóbulo distal reducido a un diente triangular y agudo, separado del lóbulo proximal por una muesca estrecha en forma de V; ápice no sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, más largo que ancho (de una y media a dos

veces el ancho), y dirigido proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulos de la proyección caudo-marginal en el mismo nivel; lóbulo distal con la superficie interna hinchada y en contacto con la expansión interna del proceso mesial; lóbulo proximal paralelo al eje principal del gonópodo. Proceso mesial extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en dos espinas, la distal puede ser pequeña y aguda, o representada como una proyección angulada del borde superior; la proximal moderadamente larga, robusta y terminada en un ápice agudo.

Pseudothelphusa belliana fma. Agua de Obispo
(Lám. XVII)

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dugesi belliana Rodríguez y Smalley, 1969: 81 (*en parte*).
Pseudothelphusa belliana Rodríguez, 1982: 135 (*en parte*).

Características de reconocimiento (1♂ LC 17.1 mm, AC 27.7 mm; CNCR 341).- Caparazón con la superficie dorsal plana, lisa, sin cerdas, cubierta con puntuaciones finas y con gránulos redondeados en las áreas que rodean las órbitas y el área adyacente al margen anterolateral de la región branquial (hembra con los mismos gránulos en la porción frontal así como en las regiones gástrica y branquial). Región gástrica hinchada, continuándose en la porción frontal suavemente curvada hasta alcanzar el borde frontal superior, el cual está marcado por la curvatura aguda del caparazón (casi de 90°), se encuentra inclinado hacia el surco medio y está ornamentado con gránulos bajos y redondeados. Frente dirigida verticalmente hacia abajo, lisa y bilobulada por el surco medio; borde frontal inferior continuo, grueso, ligeramente sinuoso en vista frontal y parcialmente perceptible en vista dorsal; en vista ventral ligeramente proyectado y ondulado, con una evidente concavidad media y ligeramente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales evidentes y sin depresión anterior. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales plana o ligeramente cóncava. Surco medio bien marcado angosto y profundo (mejor definido y mas profundo en las hembras), llegando posteriormente un poco más allá de los lóbulos postfrontales y anteriormente terminando en una muesca en forma de V que divide el borde frontal superior. Área detrás de las órbitas cóncava. Surcos cervicales bien marcados, amplios, curvados en toda su longitud y terminado antes de alcanzar el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica y branquial hinchadas; cardiaca e intestinal formando una depresión. Margen anterolateral prominente en vista lateral, aserrado con gránulos subagudos (24-25 machos; 27-29 hembras), que se extienden del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial; área entre la órbita y el surco cervical con 8-10 gránulos (machos y hembras). Margen posterior cóncavo.

Órbitas con el ángulo externo débilmente desarrollado y granuloso, con una muesca basal redondeada; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto. Artejo basal de la antena separado del margen frontal por un hiato estrecho. En vista frontal, anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles; fosas suavemente ensanchadas en la porción media; septo interantenuar

casi cubierto por la superficie inferior del borde frontal. Placa opercular de la glándula antenal ovoidal, con una pequeña constricción cerca de la porción media y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porción alrededor de la cavidad bucal ornamentadas con un tapete denso de cerdas; porción pterigostomiana con gránulos redondeados; diente epistomal triangular, con el ápice dirigido hacia abajo y al mismo nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos, cuando se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Aberturas de los canales branquiales eferentes subovales, ligeramente más anchas que largas, relación anchura/longitud 1.26 (rango 1.1-1.42; n= 8). Terceros maxilípedos con el isquio trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero un poco más estrecho que el isquio, margen anterior redondeado y con una muesca somera y redondeada antes del palpo; relación de longitud exópodo/isquio 0.75 (rango 0.57-0.85; n= 8).

Quelípedos asimétricos. Quelípedo mayor con el mero armado en su margen interno, con una hilera de tubérculos redondeados; carpo con una espina interna, fuerte y triangular; quela con la superficie interna lisa y moderadamente globosa; dedos dejando un hueco pequeño entre los bordes cortantes y armados con dientes triangulares; dactilo algo esbelto, ampliamente curvado y dorsalmente ornamentado con algunas hileras longitudinales de gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal mesialmente inclinado; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad estrecha y evidente (profunda), delimitada mesialmente por la cresta distal de la proyección caudo-marginal, la cual es un poco más alta que la cresta distal de la superficie lateral y se continua como un borde esbelto sobre la porción distal de la superficie caudal. Proceso mesial con la superficie caudal armada con una espina proximal de base ancha y ápice esbelto (también visible lateralmente). En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal recta o suavemente curvada en toda su longitud; lóbulo distal reducido a un diente triangular, pequeño y agudo, separado del lóbulo proximal por una muesca estrecha en forma de V; ápice no sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de suboval, ligeramente más ancho que largo, ensanchándose distalmente y dirigido proximalmente; margen cefálico redondeado y liso. En vista cefálica, lóbulos de la proyección caudo-marginal en el mismo nivel; lóbulo proximal paralelo al eje principal del gonópodo, superficie interna suavemente hinchada y sin borde medio. Proceso mesial extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y con la forma de una lámina subtriangular, terminada lateralmente en una espina moderadamente larga, robusta y de ápice subagudo. El borde superior presenta una cresta subcircular pequeña, que se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar triangular, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar una cresta central recta, que delimita el campo de espinas; el borde inferior es ampliamente convexo mitad proximal y hacia la mitad distal forma una concavidad somera hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida latero-caudalmente. Cavidad apical dirigida disto-cefálicamente en vistas lateral y mesial; en vista distal esta cavidad tiene forma de U, con la abertura del canal

espermático en posición caudal; campo de espinas amplio y armado con algunas cerdas con poro terminal, las cuales se encuentran organizadas en una franja caudo-cefálica, algunas de ellas se extienden distalmente más allá que la cresta lateral.

Distribución.- Sólo conocida en las localidades de Mazatlán (17° 26' N, 99° 27' W), Agua del Obispo (17° 19' N, 99° 28' W) y Rincón de la Vía (17° 18.16' N, 99° 29.19' W), todas en el Municipio de Chilpancingo de los Bravo, Guerrero.

Disposición de los ejemplares.- Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Material examinado.- 2♂ LC 22.0 y 24.0 mm, AC 35.8 y 39.0 mm; 1♀ LC 26.0 mm, AC 33.3 mm; Arroyo Pila Vieja (1,300 msnm), Mazatlán, Municipio de Chilpancingo de Los Bravo (17° 26' N, 99° 27' W); Septiembre de 1962; recol. A. Chávez; CNCR 339. 1♂ LC 17.1 mm, AC 27.7 mm; 1♀ LC 20.5 mm, AC 34.0 mm; Agua del Obispo (940 msnm) (17° 19' N, 99° 28' W), Tierra Colorada, Municipio de Chilpancingo de los Bravo, Guerrero; fecha y datos del recolector no disponibles; CNCR 341. 1♂ LC 14.2 mm, AC 22.3 mm; 2♀ LC 12.2 y 12.7 mm, AC 19.2 y 20.6 mm; Agua del Obispo, Tierra Colorada, Municipio de Chilpancingo de los Bravo, Guerrero; Julio de 1937; recol. P. Roveglia; CNCR 2229. 4♂ LC 13.0-18.0 mm, AC 22.0-30.0 mm; 1♀ LC 13.6 mm, AC 22.4 mm; arroyo tributario de la presa Fernando Galicias Islas (740 msnm) (17° 18' 16" N, 99° 29' 19" W), en el poblado de Rincón de la Vía, aproximadamente a 40 km. S de la ciudad de Chilpancingo, Municipio de Chilpancingo de los Bravo, Guerrero; 25 de Abril del 2001; recols. J. L. Villalobos, A. Celis, G. García, O. Valdez; CNCR sin número de catálogo. 1♀ LC 19.0 mm, AC 31.7 mm; Arroyo Pila Vieja (1,300 msnm), Mazatlán, Municipio de Chilpancingo de Los Bravo (17° 26' N, 99° 27' W); 24 de Abril de 2001; recols. J. L. Villalobos, A. Celis, G. García, O. Valdez; CNCR sin número de catálogo. 5♂ LC 8.8-18.5 mm, AC 13.4-30.0 mm; 1♀ LC 12.0 mm, AC 18.0 mm; Arroyo Pila Vieja (1,300 msnm), Mazatlán, Municipio de Chilpancingo de Los Bravo (17° 26' N, 99° 27' W); 25 de Abril de 2001; recols. J. L. Villalobos, A. Celis, G. García, O. Valdez; CNCR sin número de catálogo.

Observaciones.- Por la forma del caparazón *Pseudothelphusa belliana* fma. Agua de Obispo es similar a *P. guerreroensis* Rathbun (1933), descrito para Malinaltepec, Guerrero; ambas especies tienen el caparazón plano, con la superficie dorsal punteada y ornamentada gránulos redondeados en las porciones frontal y branquial; la frente es vertical, con el borde frontal superior bien marcado y ornamentado con gránulos bajos y redondeados. *P. belliana* fma. Agua de Obispo se distingue de *P. guerreroensis* por la forma del mero de los terceros maxilípedos, el cual tiene el margen anterior redondeado y es ligeramente mas ancho que largo; en el primer gonópodo por el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, el cual es pequeño, triangular y se encuentra separado del lóbulo proximal por una muesca en forma de V. En *P. guerreroensis* en mero de los terceros maxilípedos, tiene el margen anterior formando más o menos un ángulo recto con el margen lateral y es evidentemente mas ancho que largo. En el primer

gonópodo el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, está bien desarrollado termina cefálicamente en una punta redondeada y se encuentra separado del lóbulo proximal por una incisión larga.

Curiosamente en la visita que se realizó al estado de Guerrero en Abril del 2001, se recolectaron ambas especies en el arroyo tributario de la presa Fernando Galicias Islas (490 msnm) (17° 18.16' N, 99° 29.19' W), en el poblado de Rincón de la Vía, aproximadamente a 40 km. S de la ciudad de Chilpancingo. La presencia de dos especies en el mismo arroyo es algo muy singular, por lo menos en todas las muestras revisadas durante la presente tesis y en los muestreos realizados durante más de 15 años, no se ha observado algo parecido. Es posible, que la escasez de agua en esta región, sea una explicación a este comportamiento, ya que las formas buscan refugio y se congregan en los cuerpos de agua permanentes, que en tiempo de secas pueden tener con las condiciones mínimas necesarias para la sobrevivencia de los cangrejos de agua dulce.

Con el descubrimiento de *P. belliana* fma. Agua de Obispo, la fauna de cangrejos pseudotelfúsidos del estado de Guerrero aumenta a ocho especies que se distribuyen en los alrededores de Taxco (*P. granatensis* y *P. mexicana*), en la cuenca del río Pinela, Municipio de Ayutla de los Libres y de ahí hacia la costa con un registro en Acapulco (*Gen. nov.1 galloñ*), al este y sur de la ciudad de Chilpancingo (*P. belliana* y *P. hoffmannae*), en Copanatoyac, Mpio. de Tlapa de Comonfort (*P. guerreroensis*) y al noroeste del estado, en la localidad de El Limo??, Mpio. de Zapotitlán Tablas?? (*P. nelsoni*). Esto resalta la diversificación que sufrió el género en dicha región, muy posiblemente provocada por la accidentada topografía y por la compleja historia geológica, que presenta el territorio guerreroense.

Las diferencias entre *P. belliana* y la forma que procede de la localidad de Agua de Obispo, Gro., están dadas por los siguientes caracteres:

***Pseudothelphusa belliana*:**

1.- Superficie dorsal del caparazón con las porciones porciones central, lateral y posterior ornamentadas con cerdas negras, cortas y gruesas. Porción frontal con el borde frontal superior, formado por la curvatura del caparazón hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal inferior y formar una frente casi vertical. Borde frontal superior marcado únicamente por el doblez de la porción frontal. Frente lisa y débilmente bilobulada por una muesca media amplia y somera. Surco frontal medio amplio y somero, más evidente entre los lóbulos postfrontales, anteriormente desvanecido y termina en una muesca suave que divide a la mitad el borde frontal superior.

2.- Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, proceso mesial con la superficie caudal armada proximalmente con un lóbulo cónico (también visible cefálica y lateralmente). En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal de la casi recta en toda su longitud; lóbulo distal en forma de un diente pequeño y triangular, que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale claramente del margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, en forma triangular ensanchándose distalmente, un

poco más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, con la punta dirigida cefálicamente y en una posición más cercana al eje medio del gonópodo.

Pseudothelphusa belliana fma. Agua de Obispo:

1.- Superficie dorsal del sin cerdas. Porción frontal con el borde frontal superior, marcado por la curvatura aguda del caparazón (casi de 90°), se encuentra inclinado hacia el surco medio y está ornamentado con gránulos bajos y redondeados. Frente dirigida verticalmente hacia abajo, lisa y bilobulada por el surco medio. Surco medio bien marcado angosto y profundo (mejor definido y más profundo en las hembras), llegando posteriormente un poco más allá de los lóbulos postfrontales y anteriormente terminando en una muesca en forma de V que divide el borde frontal superior.

2.- Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, proceso mesial con la superficie caudal armada con una espina proximal de base ancha y ápice esbelto (también visible lateralmente). En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal recta o suavemente curvada en toda su longitud; lóbulo distal reducido a un diente triangular, pequeño y agudo, separado del lóbulo proximal por una muesca estrecha en forma de V; ápice no sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de suboval, ligeramente más ancho que largo, ensanchándose distalmente y dirigido proximalmente; margen cefálico redondeado y liso. En vista cefálica, lóbulos de la proyección caudo-marginal en el mismo nivel.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) belliana fma. Ixtapan de la Panocha
(Lám. XVIII no hay fotos)

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dugesi belliana Rodríguez y Smalley, 1969: 81 (*en parte*).

Características de reconocimiento (1♂ LC 25.0 mm, AC 40.1 mm; CNCR 343).- Caparazón con la superficie dorsal plana en la porción central, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, curvándose hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal inferior el cual es parcialmente visible dorsalmente. Frente lisa y bilobulada por la muesca media; borde frontal anterior continuo, grueso y ligeramente sinuoso en vistas dorsal y frontal, extendiéndose lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista ventral con una concavidad media evidente y ligeramente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales bien formados, rugosos y con una ligera depresión en la porción anterior. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco frontal medio amplio y somero, llegando posteriormente más allá de los lóbulos postfrontales y anteriormente extendiéndose hasta casi alcanzar el borde frontal anterior. Surcos cervicales anchos y profundos, ligeramente curvados posteriormente y alcanzando el margen anterolateral. Regiones moderadamente marcadas, cardíaca e intestinal planas;

urogástrica formando una depresión central, con una depresión subcircular a cada lado; gástrica y branquial las más hinchadas. Margen anterolateral prominente en vista lateral, aserrado por gránulos subagudos (18-21 macho), que se extienden del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial; margen entre el ángulo orbital externo y el surco cervical, ligeramente más bajo y liso o con gránulos poco perceptibles. Margen posterior recto.

Orbitas con el ángulo externo bajo y suavemente granuloso, formando una depresión somera justo antes de la órbita; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto o una quilla moderada. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hiato estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares apenas visibles; fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular cubierto por el margen frontal anterior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; porción pterigostomiana con gránulos redondeados; diente epistomal triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subrectangular, la relación anchura/longitud es de 1.36 (n= 1). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior ligeramente marcada y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.63 (n= 1).

Quelípedos asimétricos. Quelípedo mayor derecho, con el margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados; carpo con una espina interna bien formada y subaguda; quela con los dedos dejando un hueco moderado entre los bordes cortantes, dientes triangulares; dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado, con hileras longitudinales de puntuaciones oscuras, irregularmente dispuestas.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal lisa. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal de la curvada en toda su longitud; lóbulo distal reducido a un diente triangular y agudo, separado del lóbulo proximal por una muesca cerrada en forma de V; ápice no sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, un más largo que ancho (de una y media a dos veces el ancho) y dirigido proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulos de la proyección caudo-marginal en el mismo nivel; lóbulo distal laminar; lóbulo proximal paralelo al eje principal del gonópodo y con la superficie interna del suavemente hinchada y formando un borde medio moderadamente marcado. Proceso mesial extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma subrectangular; margen lateral con una espina media grande y aguda, dirigida caudalmente; ángulo superior recto y bien formado; ángulo inferior redondeado y ornamentado con una hilera de seis denticulos agudos. El borde superior se

extiende en forma recta hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar esbelta y redondeada, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas y que está profundamente ondulada hacia el interior del gonópodo, en la mitad cefálica y en la mitad caudal vuelve a subir hasta quedar ligeramente por debajo del nivel de las crestas lateral y caudo-marginal. El borde inferior es ligeramente convexo y se encuentra armado con una hilera de cinco denticulos agudos. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, suavemente dirigida disto-cefálicamente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio y está armado con 10-20 cerdas con poro terminal dispuestas en un mechón central, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral. Porción interna de la cresta caudo-marginal con espinas pequeñas en forma de gancho.

Distribución.- Solo conocida para la localidad de Ixtapan de la Panocha (18° 54' N, 100° 09' W), Mpio. de Tejupilco, Estado de México.

Disposición de los ejemplares.- Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Material examinado.- 1♂ LC 25.0 mm, AC 40.1 mm; Ixtapan de la Panocha (1,900 msnm), Municipio de Tejupilco (18° 54' N, 100° 09' W), Edo. de México; 25 de Abril de 1965; recol. anónimo; CNCR 343.

Observaciones.- *P. belliana* fma. Ixtapan de la Panocha, se relaciona con las especies del subgénero *Pseudothelphusa* que tienen el proceso mesial en forma subrectangular, *P. dilatata* Rathbun, 1898, *P. morelosis* Pretzmann, 1968 y *P. sulcifrons* Rathbun, 1898, de las cuales se diferencia por presentar en este proceso, una sola espina lateral, robusta y aguda, así como por la presencia de una hilera de espínulas agudas en el ángulo inferior.

Las diferencias entre *P. belliana* y la forma que procede de la localidad de Ixtapan de la Panocha, Edo. de México, están dadas por los siguientes caracteres:

***Pseudothelphusa belliana*:**

1.- Superficie dorsal del caparazón con las porciones porciones central, lateral y posterior ornamentadas con cerdas negras, cortas y gruesas. Porción frontal con el borde frontal superior, formado por la curvatura del caparazón hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal inferior y formar una frente casi vertical. Borde frontal superior marcado únicamente por el doblez de la porción frontal. Frente lisa y débilmente bilobulada por una muesca media amplia y somera. Surco frontal medio amplio y somero, más evidente entre los lóbulos postfrontales, anteriormente desvanecido y termina en una muesca suave que divide a la mitad el borde frontal superior.

2.- Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, proceso mesial con la superficie caudal armada proximalmente con un lóbulo cónico (también visible cefálica y lateralmente). En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal de la casi recta en toda su longitud; lóbulo distal en forma de un diente pequeño y triangular, que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale claramente del margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, en forma triangular ensanchándose distalmente, un poco más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, con la punta dirigida cefálicamente y en una posición más cercana al eje medio del gonópodo. Lóbulo proximal ligeramente oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo. Proceso mesial extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina larga, esbelta y aguda; el borde inferior, es liso y casi recto en la mitad proximal y hacia la mitad distal forma una concavidad amplia y evidente hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida lateralmente.

Pseudothelphusa belliana fma. Ixtapan de la Panocha:

1.- Caparazón con la superficie dorsal plana en la porción central, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, pero curvándose hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es visible dorsalmente (más notoriamente en las hembras y machos juveniles). Frente lisa y bilobulada por la muesca media. Surco frontal medio amplio y somero, llegando posteriormente más allá de los lóbulos postfrontales y anteriormente extendiéndose hasta casi alcanzar el borde frontal anterior.

2.- Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, proceso mesial con la superficie caudal lisa. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal curvada en toda su longitud; lóbulo distal reducido a un diente triangular y agudo, separado del lóbulo proximal por una muesca estrecha en forma de V; ápice no sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, más largo que ancho (de una y media a dos veces el ancho) y dirigido proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulos de la proyección caudo-marginal en el mismo nivel; lóbulo distal con la superficie interna laminar; lóbulo proximal paralelo al eje principal del gonópodo. Proceso mesial extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma subrectangular; margen lateral con una espina media grande y aguda, dirigida caudalmente; ángulo superior recto y bien formado; ángulo inferior redondeado y ornamentado con una hilera de seis denticulos agudos.

Pseudothelphusa digueti Rathbun, 1905
(Lám. XIX)

Pseudothelphusa digueti Rathbun, 1905: 284.

Pseudothelphusa dilatata digueti Bott, 1968: 41, fig. 3.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dilatata Rodríguez y Smalley, 1969: 83 (en parte).
Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dilatata digueti Pretzmann, 1971: 22.
Pseudothelphusa (Manningiana) dilatata digueti Pretzmann, 1971: 22.
Pseudothelphusa (Manningiana) dilatata digueti Pretzmann, 1972: 106, figs. 618-620, 655-658.
Pseudothelphusa dilatata dilatata Rodríguez, 1982: 139.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 28.9 mm, AC 44.7 mm; USNM 30033).- Caparazón con la superficie dorsal ligeramente convexa, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, se continua de la región gástrica y se curva ligera y continuamente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior, el cual es visible dorsalmente. Frente lisa y bilobulada por una muesca media somera; en vista frontal, borde anterior continuo, grueso y un poco sinuoso, se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista dorsal bilobulado y con la porción media deprimida; en vista ventral no presenta concavidad media y a la altura de las fosas antenulares es suavemente convexo. Lóbulos postfrontales de moderadamente a bien indicados. Porción frontal entre el borde frontal anterior y los lóbulos postfrontales, suavemente convexa. Surco frontal medio apenas insinuado. Surcos cervicales someros, amplios, ligeramente curvados y terminando antes de alcanzar el margen anterolateral. Regiones del caparazón poco marcadas, gástrica plana; branquial suavemente hinchada; cardíaca débilmente marcada. Margen anterolateral continuo y aserrado, ornamentado con gránulos bajos y redondeados (18-20 machos; 21-22 hembras); margen entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con gránulos poco discernibles. Margen posterior recto.

Órbitas con el ángulo externo liso, con una depresión basal somera; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto y robusto. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hiato estrecho. Anténulas y fosas antenulares visibles frontalmente; segundo artejo antenular presentando sin expansión laminar esbelta, en el ángulo distal del margen interno; fosas antenulares ligeramente ensanchadas en la porción media, por una ondulación de la borde frontal anterior; septo interantennular afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente en la porción inferior del borde frontal. Opérculo de la glándula antenal ovoidal con el tercio externo más agudo y ornamentado con un mechón de cerdas. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; porción pterigostomiana con gránulos redondeados; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel de los palpos de los terceros maxilípedos, cuando estos cubre la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subcuadrangular (la relación anchura/longitud es de 1.1 (rango 1.0-1.3; n= 17). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y sin muesca anterior; exópodo un ligeramente más largo que la mitad del isquio del endópodo, la relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.57 (rango 0.50-0.69; n= 17).

Quelípedos asimétricos. Quelípedo mayor, margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados; carpo con una espina interna moderada y redondeada; quela con los dedos distalmente curvados hacia la porción interna y dejando un hueco moderado (menor que la altura del dedo móvil en la porción media) entre los bordes cortantes, el cual cierra hasta la punta de los

dedos; dientes de los bordes cortantes pequeños y con forma triangular.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal con el tercio distal ligeramente inclinado mesialmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal más alta que la cresta distal de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal lisa. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada, con la cresta distal de la evidentemente curvada en la mitad caudal y recta en la mitad cefálica (ejemplares de la CNCR con la cresta distal recta); lóbulo distal dirigido cefálicamente, formado por un diente redondeado, que no se extiende más allá del margen cefálico del lóbulo proximal y está separado de este por una muesca en forma de V. Lóbulo proximal en forma de una lámina redondeada (casi circular), un poco más ancho que largo y suavemente dirigido cefalo-proximalmente (en los machos de la CNCR el lóbulo proximal es suboval, ligeramente más largo que ancho); margen cefálico liso y redondeado. En vista cefálica, proyección caudo-marginal con la superficie interna del lóbulo distal, laminar no hinchada; lóbulo proximal con la superficie interna hinchada, formando un borde medio circular y bien marcado. Proceso mesial dispuesto en sentido transversal al eje principal del gonópodo y de forma subrectangular, terminado lateralmente en tres espinas, la distal robusta y de ápice subagudo; la medial es la más larga, esbelta y aguda; la proximal es una proyección pequeña que sobresale del ángulo que se forma entre los márgenes lateral e inferior. Su borde superior está suavemente curvado y se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar subaguda y de forma triangular, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice, la cual se extiende mesialmente hasta quedar en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior, se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central recta que delimita el campo de espinas; el borde inferior es corto y ondulado. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, dirigida disto-cefálicamente. En vista distal, esta cavidad en forma de U y con la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, que no sobrepasan la cresta lateral.

Distribución.- La presencia de *Pseudothelphusa digueti* en las localidades de los Cerritos de Tzenzontle y en los ríos Ayuquila y Manantlán, ambas en el Mpio. de Autlán de Navarro, extienden la distribución de esta especie al suroeste del lago de Chapala. La ambigüedad de la localidad Tipo no ayuda a definir con exactitud el área y los límites de distribución geográfica de *P. digueti*, sin embargo las localidades que ahora se tienen, indican que la vertiente oriental de la porción norte de la sierra Madre del Sur, es una barrera efectiva para la presencia de esta especie hacia el occidente hasta llegar a la planicie costera del Pacífico. Es posible que *P. digueti* también esté presente en otros tributarios del suroeste del lago de Chapala.

Localidad Tipo.- Tributarios del lago de Chapala, Jalisco México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estado Unidos, Instituto Smithsonian (USNM)

30033).

Material examinado.- 2♂ LC 28.9 y 27.93 mm, AC 44.7 y 41.7 mm; 1♀ LC 29.9 mm, AC 47.1 mm; tributarios del Lago de Chapala, Jal.; año de recolecta 1900; recol. L. Diguët; USNM-30033. 6♂ LC 16.5–34.7 mm, AC 24.0–51.7 mm; 6♀ LC 11.6–23.8 mm, AC 16.3–35.8 mm; Los Cerritos de Tzenzontle (800 msnm), Sierra de Manantlán, Municipio de Tuxcacuesco (19° 40' N, 104° 6' W), Jal.; 2 de Abril de 1987; recols. J. L. Villalobos, A. Cantú, E. Lira, P. Schmidtdorf, R. E. Cardoza y S. Navarro; CNCR 7734. 3♂ LC 30.3–34.5 mm, AC 47.0–52.4 mm; Río Ayuquila, intersección de carreteras a Ventanas y Tzenzontle (1,580 msnm), Mpio. de Autlán de Navarro (19° 46' 15" N, 104° 22' 10" W), Jal.; 6 de Julio del 2000; recol. N. Mercado; CNCR 18696. 1♂ LC 32.8 mm, AC 51.5 mm; Arroyo Manantlán, El Grullo (900 msnm), Mpio. de Autlán de Navarro (19° 46' 15" N, 104° 22' 10" W), Jal.; 15 de Julio del 2000; recol. N. Mercado; CNCR sin número de catálogo.

Observaciones.- Rodríguez y Smalley (1969) consideraron a *Pseudothelphusa digueti* como una sinonimia de *Pseudothelphusa dilatata*. Pretzmann (1972) reconoce cada una de estas especies como formas distintas del subgénero *Pseudothelphusa (Manningiana)*, pero este hecho fue ignorado en las siguientes publicaciones sobre los pseudotelfúsidos de México. Rodríguez (1982) mantiene la idea de sinonimizar *P. digueti* a *P. dilatata*, y usa las figuras del primer gonópodo de los sintipos de *P. digueti* para ilustrar la especie *P. dilatata*.

No obstante, que el estatus taxonómico de *P. digueti* permaneció como sinonimia durante más de 30 años, la revisión de la serie Tipo de esta especie, depositada en el USNM, nos permitió reconocer diferencias morfológicas importantes en comparación con *P. dilatata*. Los rasgos que sobresalieron en este sentido fueron la forma de la porción frontal del caparazón y la ornamentación del borde lateral del proceso mesial del primer gonópodo del macho. Por otro lado, la presencia de ejemplares de ambas especies en el acervo de la CNCR, provenientes de localidades del estado de Jalisco, distintas a la localidad Tipo, confirmaron las observaciones realizadas en la serie Tipo, acerca de la separación de ambas especies. *Pseudothelphusa digueti* puede distinguirse de *P. dilatata*, por la ausencia del borde frontal superior y por la presencia de un surco frontal medio amplio y somero. Con respecto al primer gonópodo del macho *P. digueti* se diferencia de *P. dilatata*, por la presencia de un proceso mesial subrectangular y de tamaño moderado, su borde lateral el cual se encuentra armado con dos espinas y tiene el ángulo inferior ligeramente proyectado.

Pseudothelphusa dilatata Rathbun, 1898
(Lám. XX)

Pseudothelphusa dilatata Rathbun, 1898: 521, fig. 12. Young, 1900: 216 (*vide* Rodríguez, 1982: 139). Rathbun 1905: 293. Coifmann, 1939: 107 (*vide* Rodríguez, 1982: 139).

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dilatata Pretzmann, 1965: 4.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dilatata dilatata Pretzmann, 1968: 7.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dilatata Rodríguez y Smalley, 1969: 83 (*pro parte*).

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dilatata dilatata Pretzmann 1971: 22.

Pseudothelphusa (Manningiana) dilatata dilatata Pretzmann, 1972: 105, figs. 615-617, 651-654.

Pseudothelphusa dilatata dilatata Rodríguez, 1982: 139, fig. 91. Villalobos, 1982: 220. Villalobos et al, 1993: 283.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 34.5 mm, AC 56.1 mm; USNM 18632).- Caparazón con la superficie dorsal plana en la porción central, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal con borde superior, formado por el doblamiento agudo del caparazón (hembras de la CNCR con el borde superior bien marcado y ornamentado con algunos gránulos planos), horizontal, resaltado y dividido por el surco medio; frente semivertical, curvándose bruscamente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal inferior, el cual es fuerte, proyectado y visible dorsalmente; en vista frontal, es continuo, grueso y ligeramente sinuoso, extendiéndose lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista ventral presenta concavidad media y es ligeramente convexo a la altura de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales bien formados, delimitados anteriormente por una suave depresión. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales plana. Surco medio profundo y estrecho, llegando posteriormente más allá de los lóbulos postfrontales y anteriormente dividiendo el borde frontal superior, extendiéndose hasta alcanzar el borde frontal inferior. Surcos cervicales anchos y profundos, ligeramente curvados en la mitad proximal y extendiéndose hasta alcanzar el margen anterolateral. Regiones moderadamente marcadas, gástrica plana y ligeramente convexa hacia la porción anterior; branquial evidentemente hinchada; cardíaca e intestinal deprimidas. Margen anterolateral resaltado y aserrado con gránulos agudos (♂ con 19-21; ♀ con 21 en ambos márgenes; ♀ 21-22). El espacio entre la muesca del surco cervical y el ángulo orbital externo, presenta 6 gránulos redondeados. Margen posterior cóncavo.

Órbitas con el ángulo externo bajo, con uno o dos gránulos y con una muesca somera justo antes de la órbita; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hiato estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles parcialmente, estas últimas suavemente ensanchadas en la porción media y con una concavidad central amplia y somera el margen inferior; margen interno del segundo artejo basal sin proyección distal; septo interantenuar agudo, alto, agudo y encajando justo en el centro de la muesca media del margen frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subcuadrangular (la relación anchura/longitud es de 1.08 (rango 1.0-1.17; n= 3). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca suavemente marcada y redondeada. Exópodo un poco más largo que la mitad del isquio del endópodo, la proporción longitud del exópodo/longitud

del isquio del tercer maxilípedo 0.66 (n= 1, sólo el macho tiene los exópodos completos).

Quelípedos asimétricos, margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados. Carpo con el borde interno aserrado y con una espina bien formada y subaguda. Quela mayor derecha, dedos dejando un hueco entre los bordes cortantes, dientes desgastados y triangulares en el holotipo. Dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado. Superficie de los dedos con puntuaciones oscuras, irregularmente dispuestas.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie lisa y sobresaliendo evidentemente en dirección lateral. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal de la curvada en toda su longitud; área subapical, adyacente a la cresta, alta y suavemente excavada resaltando más el borde distal. Lóbulo distal bien formado y con el ápice redondeado, separado del lóbulo proximal por una muesca redondeada y en forma de U. Lóbulo proximal redondeado, ligeramente más largo que ancho (1.18 veces el ancho), y dirigido disto-proximalmente; margen cefálico liso y redondeado. En vista cefálica, superficie interna del lóbulo distal producida hasta casi quedar en contacto con la cresta central de la cavidad del ápice; superficie interna del lóbulo proximal hinchada y formando un borde medio moderadamente marcado. Proceso mesial extendiéndose en dirección transversal al eje principal del gonópodo y de forma subrectangular, terminado lateralmente en tres espinas y una serie de espínulas subagudas en el ángulo inferior, dirigidas latero-caudalmente; la espina distal es pequeña, robusta y de ápice subagudo; la medial es un poco más larga, esbelta y aguda; la proximal es pequeña y en el ápice presenta varias proyecciones agudas, el margen se continua en forma aserrada por una hilera de espínulas agudas hasta alcanzar el ángulo inferior. El borde superior es recto y se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar redondeada, que cierra cefalicamente la cavidad del ápice y alcanza a quedar en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal. El borde inferior es corto y ligeramente convexo. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida distalmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Especie citada originalmente para una localidad desconocida del estado de Colima.

Localidad Tipo.- Colima, México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estado Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 18632).

Material examinado.- 1♂ LC 34.5 mm, AC 56.1 mm; 2♀ LC 35.7 y 37.6 mm, AC 56.8 y 61.03 mm; Colima (19° 14' N, 103° 43' W); sin fecha de colecta; col. Comisión Mexicana, World's Columbian Exposition; USNM-18632.

Otras localidades registradas en la CNCR:

MICHOACAN

En arroyitos tributarios del Río Pastoría, Nuevo Urecho a 30 min. de Nueva Italia (740 msnm), Mpio. de Nuevo Urecho (19° 09' 54" N, 101° 52' 04" W), Mich.; Mayo del 2001; col. Gabriel Barrios Quiroz; (CNCR sin número).

En arroyitos tributarios del Río Pastoría, Nuevo Urecho a 30 min. de Nueva Italia (740 msnm), Mpio. de Nuevo Urecho (19° 09' 54" N, 101° 52' 04" W), Mich.; Octubre del 2001; col. Gabriel Barrios Quiroz; (CNCR sin número de catálogo).

Observaciones.- Al revisar la serie Tipo de *Pseudothelphusa digueti*, fue posible percatarnos de un error de identificación en el libro de Rodríguez (1982), ya que los dibujos del primer gonópodo asignados a *P. dilatata*, en realidad pertenecen a la primera especie (ver observaciones en la especie anterior).

Por la forma subrectangular del proceso cefálico *P. dilatata* se relaciona con *P. morelosis*, *P. belliana* fma. Ixtapan de la Panocha. De *P. morelosis* y de *P. belliana* fma. Ixtapan de la Panocha, se separa por la presencia del borde frontal superior y por la forma del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho, la cual es subcircular, tan ancha como larga.

Pseudothelphusa doenitzi Bott, 1968 (Lám. XXI)

Pseudothelphusa americana Rathbun, 1905: 282 (en parte).

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana doenitzi Bott, 1968: 41, figs. 4a, b.

Pseudothelphusa doenitzi Rodríguez, 1982: 138, figs. 90a-c. Villalobos, 1982: 220. Villalobos et al., 1993: 283.

Características de reconocimiento (1♂ LC 24.4 mm, AC 38.2 mm; CNCR 17043).- Caparazón con la superficie dorsal ligeramente convexa, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior en el macho, pero se extiende y se curva bruscamente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es parcialmente visible dorsalmente (en la hembra se curva mas notoriamente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior y formar una frente casi vertical); en vista frontal el borde anterior es continuo, grueso y más sinuoso en el macho que en la hembra y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista dorsal bilobulado y con la porción media deprimida. Lóbulos postfrontales poco insinuados. Porción frontal entre el borde frontal anterior y los lóbulos postfrontales convexa. Surco frontal medio bien marcado, angosto y moderadamente profundo entre los lóbulos postfrontales, desvaneciéndose hacia el margen frontal; en organismos un poco más pequeños

(LC 10.0-18.6 mm, AC 14.0-29.1 mm) bien marcado en toda su longitud, incluso alcanza el margen frontal inferior. Surcos cervicales bien marcados, rectos y amplios, terminando antes de alcanzar el margen anterolateral; delimitados posteriormente por un borde elevado, que se extiende en forma paralela al surco. Regiones débilmente marcadas, excepto por la branquial que está hinchada. Margen anterolateral continuo y sin ornamentaciones (liso). Margen posterior recto.

Orbitas con el ángulo externo liso, con una depresión somera justo antes de la órbita; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto y robusto. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. Anténulas y fosas antenulares visibles frontalmente; segundo artejo antenular presentando una expansión laminar esbelta, en el ángulo distal del margen interno; fosas antenulares ligeramente ensanchadas en la porción media, por una ondulación de la borde frontal; septo interantenular afilado y en vista frontal esta insertado en la porción inferior del borde frontal. Opérculo de la glándula antenal ovoidal con el tercio externo más agudo y ornamentado con un mechón de cerdas; los dos tercios internos marcados por una giba redondeada. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; diente epistomal de forma triangular y al nivel de los palpos de los terceros maxilípedos cuando se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes rectangular, la relación anchura/longitud es de 1.45 (rango 1.3-1.8; n= 7). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y sin muesca anterior. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.77 (rango 0.72-0.85; n= 7).

Quelípedos asimétricos, margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados. Carpo con una espina interna moderada y redondeada. Quela mayor con los dedos distalmente curvados hacia la porción interna y dejando un hueco estrecho (menor que la altura del dedo móvil en la porción media) entre los bordes cortantes, el cual cierra hasta la punta de los dedos; dientes de los bordes cortantes pequeños y con forma triangular. Dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado. Superficie de los dedos con puntuaciones oscuras, irregularmente dispuestas.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con cresta distal más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal lisa. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal evidentemente curvada en toda su longitud; área subapical, adyacente a la cresta, alta y suavemente excavada resaltando más el borde distal. Lóbulo distal dirigido cefálicamente, formado por un diente triangular, separado del lóbulo proximal del lóbulo proximal por una muesca poco profunda y en forma de V; ápice no sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, más largo que ancho y dirigido proximalmente, con el margen cefálico liso y suavemente curvado en toda su longitud hasta alcanzar el margen caudal, el cual es recto. En vista cefálica, superficie interna del lóbulo proximal hinchada, pero sin formar un borde medio. Proceso mesial dispuesto en sentido transversal al eje principal del

gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina larga, esbelta y aguda. Su borde superior presenta una cresta baja que se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar subaguda y de forma triangular, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y se extiende mesialmente hasta quedar en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior, se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es casi recto en la mitad proximal y hacia la mitad distal forma una concavidad amplia y evidente hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida latero-caudalmente. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, dirigida distalmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con 34 cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, que no sobrepasan la cresta lateral.

Distribución.- Sólo conocida para la localidad Tipo.

Localidad Tipo.- Jalpan, México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo depositado en el Museo Senckenberg, Frankfurt, Alemania (SMF 2797).

Material examinado.- 2♂ LC 18.6-20.0 mm, AC 29.1-29.2 mm; 2♀ LC 18.2-23.2 mm, AC 28.2-37.4 mm; Arroyo en el km 162 de la carretera Tuxtepec-Guelatao (1,780 msnm), Municipio de Guelatao (17° 19' 05" N, 96° 29' 35" W), Oax.; 23 de Mayo de 1992; cols. L. Huidobro, C. Rosas, D. Becerril y R. Palma; CNCR 11921. 1♂ LC 25.6 mm, AC 38.2 mm; 2♀ LC 10.0-15.2 mm, AC 14.0-22.2 mm; Río Grande (1,780 msnm), Municipio de Guelatao (17° 19' 05" N, 96° 29' 35" W), Oax.; 30 de Abril de 1996; col. anónimo; CNCR 17043. 5♂ LC 8.1-13.0 mm, AC 11.2-18.5 mm; 1♀ LC 9.2 mm, AC 12.6 mm; Santa María Yavesia (2,000 msnm), Municipio de Santa María Yavesia (17° 14' N, 96° 25' W), Oax.; 29 de Mayo de 2001; col. A. Ibarra; CNCR sin número de catálogo.

Observaciones.- De nuevo la imprecisión en la ubicación de la localidad Tipo, lo superficial de la descripción original y la poca exactitud de los dibujos del primer pleópodo del macho presentados por Bott (1968) en el artículo de descripción de la especie, volvieron a causar problemas en la identificación de esta forma. En la primera revisión de los ejemplares, se identificaron como parte del complejo de formas de *P. americana*. Sin embargo, revisiones posteriores nos permitieron encontrar el parecido con la descripción y los dibujos de *P. doenitzi*, presentados por Rodríguez (1982).

Aunque los ejemplares provienen de otros lugares diferentes a la localidad Tipo (Jalpan, México), por la similitud morfológica que presentaron los cangrejos estudiados, es posible pensar que el Jalpan que menciona Bott (1968), se encuentra en el estado de Oaxaca. De acuerdo con la información del INEGI (2002), existen tres localidades con el nombre de Jalpan en México, situadas en los estados de Querétaro, Puebla y Oaxaca, respectivamente. Durante la presente

tesis se visitó la localidad de Jalpan ubicada en el estado de Querétaro y no se encontraron, ni se conocen los cangrejos de agua dulce, como habitantes de sus ríos o arroyos. El Jalpan de Puebla, se ubica en el norte de dicho estado, fuera de los límites de distribución geográfica para el subgénero en la vertiente del oriental del país. En el estado de Oaxaca, la localidad de San Raymundo Jalpan se sitúa al sur de la ciudad de Oaxaca y aunque no se tiene evidencia directa, se puede suponer la existencia de pseudotelfúsidos en la zona, por el registro en la literatura y en el acervo de la CNCR de cangrejos en áreas cercanas a esta ciudad. De cualquier forma es necesario comprobar la presencia *P. doenitzi*, en ambas localidades, de Oaxaca y Puebla.

***Pseudothelphusa dugesi* Rathbun, 1893**
(Lám. XXII)

Pseudothelphusa dugesi Rathbun, 1893: 651, pl. 74, figs. 4-5.

Potamocarcinus americana Ortmann, 1897: 317 (*vide* Pretzmann, 1972: 101).

Pseudothelphusa americana Rathbun, 1898: 533, 537; 1905: 282.

Pseudothelphusa americana Chace y Hobbs, 1969: 149, fig. 42, 43e.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dugesi dugesi Rodríguez y Smalley, 1969: 80, fig. 12, pl. 8.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana americana Pretzmann, 1972: 101.

Pseudothelphusa americana Rodríguez, 1982: 137, fig. 89.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 21.0 mm, AC 32.6 mm; USNM 17722).- Caparazón con la superficie dorsal ligeramente convexa, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, se extiende y se curva suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior; en vista frontal este borde es continuo, grueso, recto, se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas y está definido por un surco submarginal que es más notorio en la zona de las órbitas; en vista dorsal está suavemente bilobulado; en vista ventral no presenta concavidad media y es ligeramente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales poco insinuados, pero con las depresiones anteriores a estos bien marcadas. Surco medio amplio y somero en toda su longitud y casi alcanzando el margen frontal. Surcos cervicales moderadamente marcados, rectos y amplios, terminando un poco antes de alcanzar el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica y branquial hinchadas; cardíaca e intestinal débilmente marcadas. Margen anterolateral con una ligera depresión al nivel del surco cervical, no resaltado en vista lateral y aserrado con granulaciones bajas del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial. Margen posterior recto.

Órbitas con el ángulo externo poco desarrollado, con gránulos bajos y sin muesca basal; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla moderada. Artejo basal de la antena, separado del margen frontal anterior por un hiato estrecho. Fosas antenulares ligeramente ensanchadas en la porción media; septo interantennular poco visible en vista frontal, cubierto casi totalmente por la extensión ventral del borde frontal anterior. Opérculo de la glándula antenal ovoidal con el tercio externo más agudo. Epistoma y porciones

que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; gránulos de la porción pterigostomiana incipientes; diente epistomal de forma triangular y al nivel de los palpos de los terceros maxilípedos. Abertura de los canales eferentes pequeña y subcuadrangular, la relación anchura/longitud es de 0.95 (rango 0.85 to 1.0; n= 7). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, tan largo como ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y sin muesca anterior. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.81 (rango 0.79-0.83; n= 7).

Quelípedos asimétricos, margen interno del mero ornamentado con tubérculos cónicos; carpo con una espina interna moderada y aguda; quela mayor con los dedos distalmente curvados hacia la porción interna y dejando un hueco pequeño entre los bordes cortantes, dientes bajos y de forma triangular. Superficie de los dedos con hileras longitudinales de puntuaciones.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robustos. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal casi al mismo nivel que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal lisa. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal fuertemente curvada en la mitad caudal y recta en la cefálica; lóbulo distal terminando como un diente ampliamente triangular y redondeado, separado del ángulo superior del lóbulo proximal por una muesca amplia y en forma de V (en los ejemplares de la CNCR el lóbulo distal es un diente redondeado); ápice sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal reniforme o en forma de hacha, más largo que ancho (entre una y media a dos veces la anchura) y dirigido proximalmente; margen cefálico casi recto en toda su longitud, curvándose hacia el final proximal. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, laminar, dirigido cefálicamente y ubicado al mismo nivel que el lóbulo proximal, el cual se extiende en forma paralela al eje principal del gonópodo y tiene la superficie interna hinchada y con un borde medio moderadamente definido. Proceso mesial extendiéndose en dirección transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, su margen lateral termina en una espina un poco robusta y aguda. Borde superior recto y se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar de forma triangular que cierra cefálicamente la cavidad apical y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde se continua a la cavidad apical para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. Borde inferior con la mitad proximal gruesa y convexa, la distal forma una concavidad amplia y somera, para terminar en la espina lateral, la cual está dirigida latero-caudalmente. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial dirigida cefálicamente; en vista distal, esta cavidad tiene forma de U con la abertura del canal espermático en posición caudal. Campo de espinas cerca de la cresta lateral del gonópodo y armado con cerdas con poro terminal, las cuales están dispuestas en dos o tres hileras caudo-cefálicas, algunas de ellas se extiende distalmente más allá que la cresta lateral.

Distribución.- Solo conocida para la localidad Tipo.

Localidad Tipo.- Cd. de Cuernavaca (1,510 msnm) (18° 55' N, 99° 15' W), Morelos,

México.

Por el crecimiento urbano de la Cd. de Cuernavaca y la consecuente contaminación de los ambientes dulceacuícolas, *P. dugesi* estaba considerada como extinta. Pero la reciente donación a la CNCR de tres especímenes provenientes de la Barranca de El Salto de Tlaltenango, da esperanzas que todavía se puedan encontrar pequeñas poblaciones de este pseudotelfúsido en buenas condiciones a pesar de la presión urbana.

Disposición de los Tipos.- Holotipo, Alotipo y Paratipos se encuentran depositados en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estado Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 17722).

Material examinado.- 7♂ LC 17.5-21.4 mm, AC 27.4-33.2 mm; 1♀ LC 21.4 mm, AC 33.2 mm; Cd. de Cuernavaca (1,510 msnm), Municipio de Cuernavaca (18° 55' N, 99° 15' W), Mor.; Agosto de 1892; col. P. L. Jouy; USNM 17722. 1♂ LC 14.0 mm, AC 21.0 mm; 1♀ LC 20.0 mm, AC 31.4 mm; Barranca de El Salto de Tlaltenango, Municipio de Cuernavaca (18° 55' N, 99° 15' W), Mor.; 20 de Noviembre de 1999; col. José Alfredo Rodríguez; CNCR sin número de catálogo.

Observaciones.- Los ejemplares depositados en la CNCR, mostraron diferencias morfológicas en las características de la superficie dorsal del caparazón: la porción frontal está un poco más dirigida hacia abajo y la frente es casi vertical; el surco medio está bien definido, es somero y estrecho; los lóbulos postfrontales están moderadamente marcados y tienen una depresión anterior somera; los surcos cervicales están bien marcados y termina en una muesca ligera en el margen anterolateral. La morfología del primer gonópodo es similar en los machos de ambas colecciones (CNCR y USNM).

Comentarios sobre la historia de esta especie se presentan en las observaciones de *Pseudothelphusa americana*. La similitud morfológica entre *P. dugesi* y *P. americana*, es muy fuerte; sin embargo, se encontró que las diferencias entre ellas, se sustentan en los siguientes rasgos:

***Pseudothelphusa dugesi*:**

- 1.- En vista ventral, el borde frontal anterior no presenta concavidad media.
- 2.- La abertura de los canales eferentes es pequeña y subcuadrangular, la relación anchura/longitud es de 0.95 (rango 0.85 to 1.0; n= 7).
- 3.- Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, tan largo como ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y sin muesca anterior. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.81 (rango 0.79-0.83; n= 7).
- 4.- Primer par de gonópodos del macho la superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y casi imperceptible. Lóbulo distal de la proyección caudo-marginal terminando como un diente ampliamente triangular y subagudo o redondeado, separado del ángulo superior del lóbulo proximal por una muesca amplia y en forma de V; ápice sobrepasando el margen cefálico del lóbulo proximal. Proceso mesial con la superficie caudal lisa; espina del margen lateral

poco robusta, corta, aguda y dirigida lateralmente.

Pseudothelphusa americana:

- 1.- En vista ventral, el borde frontal anterior presenta concavidad media y es moderadamente convexo al nivel de las fosas antenulares.
- 2.- La abertura de los canales eferentes amplia y subrectangular, ligeramente mas ancha que larga, la relación anchura/longitud es de 1.4 (rango, 1.3 a 1.7; n= 7).
- 3.- Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con la muesca anterior bien marcada y el margen externo redondeado. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo igual a 0.74 (rango 0.71-0.78; n= 7).
- 4.- Primer par de gonópodos del macho con la superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, formado por un diente pequeño, triangular y separado del lóbulo proximal por una muesca poco profunda y en forma de U; ápice sobrepasando ligeramente el margen cefálico del lóbulo proximal. Proceso mesial con un lóbulo redondeado en la superficie caudal; espina del margen lateral poco esbelta, corta, aguda y dirigida lateralmente.

***Pseudothelphusa granatensis* Rodríguez y Smalley, 1969**
(Lám. XXIII)

Pseudothelphusa granatensis Rodríguez y Smalley, 1969: 85, fig. 16.

Pseudothelphusa granatensis Rodríguez, 1982: 144. Villalobos, 1982: 220. Villalobos *et al.*, 1993: 283; Alvarez y Villalobos, 1995: 90.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 22.0 mm, AC 36.7 mm; CNCR 314).- Caparazón con la superficie dorsal plana en la porción central, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, pero curvándose en forma gradual hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es poco perceptible dorsalmente. Frente lisa y suavemente bilobulada; borde frontal anterior, no prominente, esbelta, liso, sinuoso, ligeramente bilobulado en vista dorsal y se extiende lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista ventral con una concavidad media evidente y ligeramente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales suavemente insinuados y con una ligera depresión en la porción anterior. Porción frontal entre el borde frontal anterior y los lóbulos postfrontales convexa. Surco medio amplio y somero (en el Holotipo ligeramente marcado entre los lóbulos postfrontales; en organismos de Malinalco un poco más evidente). Surcos cervicales anchos y bien marcados, ligeramente curvados y desvaneciéndose justo antes de alcanzar el margen anterolateral. Regiones moderadamente marcadas, cardíaca e intestinal planas; urogástrica deprimida, con una depresión subcircular a cada lado; gástrica y branquial las más hinchadas. Margen anterolateral prominente en vista lateral, aserrado por gránulos subagudos (21-25), que se extienden del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial; margen entre el ángulo orbital externo y

el surco cervical, ligeramente más bajo y liso o con gránulos redondeados y poco perceptibles. Margen posterior recto.

Orbitas con el ángulo externo bajo, suavemente granulado y con una muesca redondeada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto o una quilla moderada. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hiato estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares apenas visibles (en el Holotipo tapadas por la frente); fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenular agudo y parcialmente cubierto por el margen frontal anterior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; porción pterigostomiana con gránulos redondeados; diente epistomal triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantenular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes rectangular, la relación anchura/longitud es de 1.43 (rango 1.09-1.6, n= 10). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior bien marcada y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.79 (rango 0.72-0.86, n= 10).

Quelípedos asimétricos. Quelípedo mayor derecho, con el margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados; carpo con una espina interna bien formada y subaguda; quela con los dedos dejando un hueco moderado entre los bordes cortantes, dientes triangulares; dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado, con hileras longitudinales de puntuaciones oscuras, irregularmente dispuestas.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal más alta que la cresta de la superficie lateral; lóbulo proximal en posición transversal al eje principal del gonópodo. Proceso mesial no visible. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal de la ligeramente curvada (casi recta) en toda su longitud; lóbulo distal en la forma de un diente triangular, agudo y dirigido cefálicamente, separado del lóbulo proximal por una muesca abierta en forma de V; ápice sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de gota alargada, esbelto en su tercio distal y ensanchándose suavemente, en forma circular, en los dos tercios proximales, más largo que ancho (más dos veces el ancho), y dirigido proximalmente; margen cefálico dirigido mesialmente y aserrado con pequeños denticulos. En vista cefálica, lóbulos de la proyección caudo-marginal en diferente nivel; lóbulo distal laminar y en una posición más cercana al eje medio del gonópodo; lóbulo proximal transversal al eje principal del gonópodo y con la superficie interna lisa. Proceso mesial dirigido cefálicamente y de forma subtriangular; margen lateral (cefálico) terminado en dos proyecciones agudas, la distal en forma de un diente laminar y triangular, terminado en un ápice subagudo, y la proximal con forma de una espina esbelta y aguda, ligeramente más larga de el diente distal. El borde superior se extiende en forma recta hacia el ángulo

interno para formar una expansión laminar corta, ancha y redondeada, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. El borde inferior es liso y ligeramente sinuoso. En vista lateral, proceso mesial con la superficie caudal ornamentada con un tubérculo cónico y pequeño. En vista distal, esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio y está armado con 10-20 cerdas con poro terminal dispuestas en un mechón central, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral. Porción interna de la cresta caudo-marginal con espinas pequeñas en forma de gancho.

Distribución.- Especie conocida sólo en la localidad tipo en el norte del estado de Guerrero. Con un registro en Malinalco, al sur del estado de México.

Localidad Tipo.- Las Granadas (1,560 msnm), Acuitlapán, Municipio de Taxco de Alarcón (17° 58' N, 99° 12' W), Gro.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Topotipos depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 314 Holotipo, CNCR 356 Topotipos).

Material examinado.- 1♂ LC 22.0 mm, AC 36.7 mm; Las Granadas (1,560 msnm), Acuitlapán, Municipio de Taxco de Alarcón (17° 58' N, 99° 12' W); 14 de Agosto de 1962; recol. D. López Olivera; CNCR 314. 1♂ LC 21.0 mm, AC 34.7 mm; misma localidad que el Holotipo; 15 de Mayo de 1962; recol. F. Manrique Colchado; CNCR 356. 1♂ LC 19.5 mm, AC 30.6 mm; 1♀ LC 23.0 mm, AC 36.6 mm; Malinalco (1,740 msnm), Mpio. de Malinalco (18° 56.54' N, 99° 29' 41" W), estado de México; 1 de Mayo 1985; recol. F. Alvarez; CNCR 12560. 3♂ LC 17.6-20.5 mm, AC 25.5-31.4 mm; 2♂ LC 18.4 y 25.7 mm, AC 29.0 y 42.8 mm; Malinalco (1,740 msnm), Mpio. de Malinalco (18° 56.54' N, 99° 29' 41" W), estado de México; Abril 1986; recol. F. Alvarez; CNCR 12882.

***Pseudothelphusa guerreroensis* Rathbun, 1933**
(Lám. XXIV)

Pseudothelphusa guerreroensis Rathbun, 1933: 360. Pretzmann, 1965: 10.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) guerreroensis Rodríguez y Smalley, 1969: 79, fig. 11.

Pseudothelphusa guerreroensis Smalley, 1970: 105.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) guerreroensis Pretzmann, 1971: 22; 1972: 104, figs. 640-642.

Pseudothelphusa guerreroensis Rodríguez, 1982: 135, fig. 87. Villalobos, 1982: 220. Villalobos, et al., 1993: 281.

Tehuana guerreroensis Alvarez y Villalobos, 1994b: 730, fig. 1.

Pseudothelphusa guerreroensis Villalobos y Alvarez, 2003: 228.

Caracteres de reconocimiento (1♂ L.C. 24.8 mm., A.C. 38.0 mm; CNCR 358).-

Superficie dorsal del caparazón plana, ornamentada con granulaciones y puntuaciones finas. Región gástrica hinchada, se continúa hacia la porción frontal curvándose suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. Borde frontal superior marcado por tubérculos romos de tamaño irregular. Frente casi vertical, lisa y dividida por el surco medio, ligeramente bilobulada en vista dorsal; borde frontal inferior parcialmente visible dorsalmente, en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media evidente y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales elevados, limitados anteriormente por una depresión. Surco medio angosto y profundo, anteriormente termina en una muesca profunda y en forma de V, que divide a la mitad el borde frontal superior. Surcos cervicales arqueados, profundos, anchos, sin alcanzar el margen anterolateral. Regiones gástrica y branquial elevadas; cardíaca e intestinal deprimidas; branquial dividida por depresiones someras. Margen anterolateral iniciando de la muesca en la base de diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 22 a 24 gránulos subagudos en toda su longitud, lo que le da una apariencia aserrada. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6-8 gránulos. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granulado, con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con granulaciones redondeadas; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subovoidal, un poco más ancha que larga, la relación anchura/longitud es de 1.04 (rango 0.8-1.5; n= 22). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más ancho que largo; mero subrectangular, más ancho que largo, con el margen anterior recto uniéndose al margen lateral en forma más o menos angulada y con una muesca anterior bien marcada y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.71 (rango 0.66-0.80; n= 23).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados y dejando un hueco reducido entre los bordes cortantes. Palma con la superficie lisa, el margen inferior convexo y con un tubérculo redondeado prominente en la base del dedo fijo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista

caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal al mismo nivel que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal armada proximalmente con un lóbulo bajo y redondeado. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal suavemente curvada en toda su longitud; lóbulo distal en forma de un diente esbelto, con el borde cefálico redondeado y sin sobrepasar el margen cefálico del lóbulo proximal, del cual se encuentra separado por una incisión larga. Lóbulo proximal alargado, en forma suboval o subtriangular ensanchándose un poco distalmente, redondeado en el extremo proximal, un poco más largo que ancho y dirigido cefalo-proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulos de la proyección caudo-marginal casi en el mismo nivel; lóbulo distal con la punta curvada cefalo-mesialmente. Lóbulo proximal ligeramente oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con la superficie interna hinchada en la mitad distal, pero sin formar un borde medio. Proceso mesial extendiéndose en posición caudo-cefálica. En vista latero-cefálica, proceso mesial de forma subcircular, terminado lateralmente en una espina media, larga, esbelta y aguda. El borde superior es subcircular y se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar amplia y redondeada, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es casi recto, presenta una ligera convexidad media y en la porción distal forma una concavidad amplia hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida caudalmente. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida cefálicamente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas casi alcanzan la cresta lateral.

Distribución.- El área de distribución de *P. guerreroensis* comprende zonas del centro y sureste de Guerrero. Con un registro al sur del estado de Oaxaca, en la localidad de Ojo de Agua, Mpio. de Villa Sola de Vega.

Localidad Tipo.- Malinaltepec (1,500 msnm), Municipio de Malinaltepec (17° 14' 39" N, 98° 40' 15" W), Gro. (USNM 66850 Sintipo).

Disposición de los Tipos.- El Holotipo de esta especie es una hembra depositada en el Museo de Zoología de Berlín. Sintipo ♀ depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 66850).

Material examinado.- 1♂ LC 24.8 mm, AC 38.0 mm; 1♀ LC 35.0 mm, AC 55.0 mm; Copanatoyac (1,380 msnm), Municipio de Copanatoyac (17° 27' N, 98° 42' W), Gro.; 26 de Octubre de 1963; recol. Mateo Rosas H.; CNCR 358. 1♂ LC 44.0 mm, AC 69.0 mm; Ojo de Agua, km 130 carretera Oaxaca-Puerto Escondido, Municipio de Villa Sola de Vega (1,400 msnm) (16° 30' 53" N, 96° 58' 40" W), Oax.; 12 de

Julio de 1973; recol. H. Pérez R.; CNCR 1780. 3♂ LC 15.0-18.5 mm, AC 21.3-27.6 mm; y 2♀ LC 20.0 y 26.6 mm, AC 31.2 y 42.3 mm; Arroyo tributario de la presa Fernando Galicias Islas (740 msnm) (17° 18.16' N, 99° 29.19' W), en el poblado de Rincón de la Vía, aproximadamente a 40 km. S de la ciudad de Chilpancingo, Municipio de Chilpancingo de los Bravo, Gro.; 26 Julio 2001; recolectado por J. L. Villalobos, A. Celis, G. García, O. Valdés; sin número de catálogo. 9♂ LC 12.5 – 34.0 mm, AC 18.0 – 56.0 mm; y 3♀ LC 11.5 – 14.5 mm, AC 16.6 – 21.4 mm; Acahuizotla (820 msnm) (17° 21' N, 99° 28' W); Municipio de Chilpancingo de los Bravo, Gro.; 26 Julio 2001; recolectado por J. L. Villalobos, A. Celis, G. García, O. Valdés; CNCR sin número de catálogo. 4♂ LC 17.0 – 24.4 mm, AC 26.0 – 37.7 mm; y 1♀ LC 21.0 mm, AC 31.5 mm; Arroyo en la desviación a Acahuizotla (910 msnm) (17° 20' N, 99° 28' W); Municipio de Chilpancingo de los Bravo, Gro.; 26 Julio 2001; recolectado por J. L. Villalobos, A. Celis, G. García, O. Valdés; CNCR sin número de catálogo.

Observaciones.- A pesar de que el macho descrito por Rodríguez y Smalley (1969) y redescrito en Alvarez y Villalobos (1994), no es un ejemplar tipo, su descripción se ha convertido en la única referencia para identificar la especie. Alvarez y Villalobos (1994) situaron a *Pseudothelphusa guerreroensis* dentro del género *Tehuana*, por la presencia en la porción anterior del caparazón de un borde frontal superior bien definido y por la forma de un proceso marginal del primer gonópodo del macho (= lóbulo distal de la proyección caudo-marginal), como un lóbulo parcialmente fusionado al proceso mesial (= lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal). Al describir dos especies nuevas para el género *Tehuana*, Villalobos y Alvarez (2003) efectúan una revisión de las características diagnósticas que lo definen taxonómicamente y confirman que dichos rasgos se presentan también en varias especies del género *Pseudothelphusa*, por lo cual establecen dos atributos nuevos que distinguen claramente a los dos taxa, ambos localizados en el primer gonópodo del macho; la presencia de un lóbulo cónico en posición mesodistal y la presencia de un borde fuerte en la superficie interna del proceso mesial (= lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal). La ausencia de estos dos atributos en los ejemplares de *P. guerreroensis* revisados en la presente tesis, fue evidencia suficiente para volver a incluir a esta especie en el género *Pseudothelphusa*.

P. guerreroensis presenta rasgos particulares en la forma y proporciones de los terceros. Estos apéndices bucales son los más anchos entre las especies del género *Pseudothelphusa*, el mero es evidentemente más ancho que largo y los márgenes anterior y lateral casi forman un ángulo recto; la muesca anterior es amplia y somera. El isquio es más ancho que largo en su porción anterior y se va adelgazando hacia su margen posterior. De la misma forma el exognato es de los más cortos, su longitud sobrepasa ligeramente la mitad del largo del borde externo del isquio del endognato.

***Pseudothelphusa hoffmannae* Alvarez y Villalobos, 1996**
(Lám. XXV)

Pseudothelphusa hoffmannae Alvarez y Villalobos, 1996: 300, figs. 1-2.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ L.C. 13.0 mm, A.C. 21.0 mm; CNCR 1738).- El ejemplar es un macho pequeño. Superficie dorsal del caparazón ligeramente convexa, lisa, con pequeñas papilas distribuidas regularmente y sin cerdas; regiones suavemente marcadas. Región gástrica ligeramente hinchada, se continúa hacia la porción frontal en donde se curva bruscamente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal inferior y formar una frente casi vertical. Borde frontal superior marcado únicamente por el doblez de la porción frontal. Frente lisa y débilmente bilobulada por una muesca media suave; borde frontal inferior parcialmente visible dorsalmente, en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media evidente y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales suavemente marcados, definidos anteriormente por una depresión somera. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales convexa. Surco frontal medio suavemente indicado, amplio y un poco más evidente entre los lóbulos postfrontales, anteriormente desvanecido y termina en una concavidad ligera que divide a la mitad el borde frontal. Surcos cervicales ligeramente curvados en la mitad proximal y someramente marcados, debido a que la región branquial está moderadamente hinchada, terminan un poco antes de alcanzar el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica y branquial moderadamente hinchadas; urogástrica deprimida y con las cicatrices postgástricas bien marcadas; cardiaca e intestinal planas. Margen anterolateral iniciando de la muesca en la base de diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, no resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 21 a 23 gránulos subagudos, que se distribuyen en toda su longitud, lo que le da una apariencia aserrada. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6-7 gránulos. Margen posterior recto.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con una muesca somera en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde somero. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con granulaciones incipientes; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subcircular (la relación anchura/longitud es de 1.28 (n= 1). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio,

con el margen externo redondeado y sin muesca anterior. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípodo es de 0.83 (n= 1).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Margen inferior de la palma del quelípodo mayor convexo. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados y sin dejar un hueco entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Cresta distal de la proyección caudo-marginal al mismo nivel o un poco más alta que la de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal armada proximalmente con un lóbulo bajo y redondeado (también visible cefálica y lateralmente). En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal de la casi recta en toda su longitud; lóbulo distal en forma de un diente pequeño y triangular, que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale claramente del margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, en forma triangular ensanchándose distalmente, un poco más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, con la punta dirigida cefálicamente y en una posición más cercana al eje medio del gonópodo. Lóbulo proximal oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con la superficie interna hinchada en la mitad distal, pero sin formar un borde medio; el borde cefálico se encuentra ondulado, la porción distal (en la base del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal) toma una posición casi transversal para formar una especie de escalón o de hombro, el resto del lóbulo se curva proximalmente, para quedar casi en dirección de la base del gonópodo. Proceso mesial extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina larga, esbelta y aguda. Su borde superior presenta una cresta subcircular y se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar achatada o roma, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es casi recto en la mitad proximal y hacia la mitad distal forma una concavidad amplia y evidente hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida lateralmente. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida distalmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con algunas cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Especie conocida sólo de la localidad tipo.

Localidad Tipo.- 3 km W de Tixtla (1,400 msnm), Municipio de Tixtla de Guerrero (17° 34' N, 99° 23' W), Gro.

Disposición de los Tipos.- Holotipo depositado en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 1738).

Material examinado.- 1♂ LC 13.0 mm, A.C. 21.0 mm; 3 km W de Tixtla (1,400 msnm), Municipio de Tixtla de Guerrero (17° 34' N, 99° 23' W), Guerrero; 18 Marzo 1973; recolec. W. López-Forment; CNCR 1738.

Observaciones.- Ver en *P. belliana*.

***Pseudothelphusa jouyi* Rathbun, 1893**
(Lám. XXVI)

Pseudothelphusa jouyi Rathbun, 1893: 649, figs. 1-3.

Potamocarcinus jouyi, Ortmann, 1897: 318.

Pseudothelphusa jouyi Rathbun, 1898: 534, 537. Young, 1900: 212. Rathbun, 1905: 282. Coifmann, 1939: 108.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) joyi Pretzmann, 1965: 4.

Pseudothelphusa jouyi Smalley, 1970: 102.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) jouyi Rodríguez y Smalley, 1969: 86, fig. 18.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana jouyi Bott, 1968: 42, fig. 5 (*pro parte*) (*fide* Rodríguez, 1982: 142); 1970a: 334. Pretzmann, 1972: 101, figs. 599-601, 647-650; 1971a: 22.

Pseudothelphusa jouyi Rodríguez, 1982: 142, fig. 94. Villalobos, 1982: 220. Villalobos *et al.*, 1993: 283.

Caracteres de reconocimiento.- (TOPOTIPO ♂ L.C. 25.5 mm., A.C. 39.6 mm; CNCR 357) Caparazón con la superficie dorsal ligeramente convexa, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, se extiende y se curva gradualmente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual casi no está resaltado de la superficie frontal, es liso y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista dorsal sinuoso y con una concavidad media amplia y bien marcada; en vista frontal ondulado convexo en las fosas antenulares y cóncavo en la porción media; en vista ventral convexo en las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales ausentes, marcado por manchas más claras que la coloración de la superficie dorsal. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco medio muy somero o ausente. Surcos cervicales muy someros, cortos y arqueados, sin alcanzar el margen anterolateral. Regiones poco marcadas, gástrica y branquial hinchadas; cardíaca e intestinal, planas y débilmente marcadas. Margen anterolateral liso y moderadamente resaltado; en organismos más pequeños (♂ L.C. 19.8 mm., A.C. 30.5 mm), armado con gránulos pequeños. Margen posterior cóncavo.

Órbitas con el ángulo externo liso y continuo con el margen anterolateral; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto y moderadamente robusto. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco pequeño. Anténulas y fosas antenulares visibles frontalmente; fosas

antenules ensanchadas en la porción media, por la ondulación de la borde frontal; septo interantenulear afilado y en vista frontal está insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal ovoidal con el tercio externo más agudo y ornamentado con un mechón de cerdas. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal desnudas o con pocas cerdas esparcidas; diente epistomal de forma triangular y al nivel de los palpos de los terceros maxilípedos. Abertura de los canales eferentes subrectangular, la relación anchura/longitud es de 1.22 (rango 0.75-1.6; n= 27). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con la muesca anterior bien marcada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.79 (rango 0.66-0.76; n= 27).

Quelípedos asimétricos, margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados. Carpo con una espina interna moderada y redondeada. Quela mayor con los dedos distalmente curvados hacia la porción interna y dejando un hueco estrecho a moderado entre los bordes cortantes, el cual cierra hasta la punta de los dedos; dientes de los bordes con forma triangular y decreciendo en tamaño, los proximales más grandes y a partir de la mitad hacia la punta de los dedos, pequeños. Dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado. Superficie de los dedos con puntuaciones oscuras, irregularmente dispuestas.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal suavemente sinuoso; cavidad del ápice dirigida distalmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial situado un poco más abajo de la cresta distal de la superficie lateral, casi totalmente visible, con la superficie caudal lisa y con una hilera de denticulos en el ángulo inferior del margen lateral; espina lateral pequeña, esbelta, triangular y aguda. En vista mesial, proyección caudo-marginal apenas bilobulada y con la cresta distal producida y curvada en toda su longitud; lóbulo distal reducido a una cresta bien formada, armada con denticulos subagudos, que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale del margen cefálico. Lóbulo proximal en forma de hacha, alargado (más de dos veces la anchura) y dirigido proximalmente, con el margen cefálico, liso, recto y curvándose suavemente en el ultimo tercio hasta alcanzar el margen caudal, el cual es recto. En vista cefálica, cresta denticulada de la proyección caudo-marginal, dirigida cefálicamente. Lóbulo proximal laminar, ligeramente oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con la superficie interna casi plana, pero con la porción media ligeramente hinchada, con un borde medio inconspicuo; el borde cefálico se encuentra curvado en toda su longitud. Proceso mesial dispuesto en sentido transversal al eje principal del gonópodo y de forma subrectangular; borde superior ligeramente curvado en toda su longitud, continuándose hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar de forma cuadrangular, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y se extiende mesialmente hasta quedar en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior, se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. Margen lateral con una espina

media larga, esbelta y aguda, dirigida caudalmente. Angulo inferior con una hilera de dientecillos. Borde inferior casi recto de la espina lateral al primer dientecillo y posteriormente suavemente convexo. En vista lateral, cavidad del ápice dirigida distalmente; espina lateral del proceso mesial esbelta, triangular y con el ápice agudo. Cresta distal de la superficie lateral recta. Porción interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, con un borde medio poco marcado. En vista distal, cavidad del ápice en forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, que no sobrepasan la cresta lateral.

Distribución.- En el centro de México, abarcando las áreas limítrofes entre los estados de Querétaro, Guanajuato, Michoacán y Jalisco.

Localidad Tipo.- Lago de Chapala (1530 msnm), Municipio de Chapala (20° 18' N, 103° 42' W), Jal., México. Río San Juan (1520 msnm), Salto de Juanacatlán, Municipio de Juanacatlán (20° 30' N, 103° 10' W) (USNM 17720 Sintipo).

Disposición de los Tipos.- Cotipo depositado en el Museo de Historia Natural de París (5360).

Paratipo y Sintipo depositados en la Colección de Crustáceos Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 17718 Paratipo, USNM 17719 Sintipo).

Material examinado.- 4♂ LC 19.8-28.7 mm, A.C. 30.5-44.8 mm, 1♀ LC 21.0 mm, A.C. 33.5 mm; Lago de Chapala (1,530 msnm), Municipio de Chapala (20° 18' N, 103° 42' W), Jal.; sin fecha de recolecta; recolec. F. Contreras; CNCR 357. 2♂ LC 14.3 y 21.0 mm, A.C. 21.0 y 31.5 mm, 12♀ LC 18.7-21.6 mm, A.C. 28.4-32.2 mm; misma localidad que el anterior; 25 de Abril de 1982; recolec. H. Drummond; CNCR 3583. 1♂ LC 24.0 mm, A.C. 36.0 mm, 1♀ LC 24.0 mm, A.C. 38.5 mm; misma localidad que el anterior; Enero de 1988; recolec. anónimo; CNCR 8789. 2♂ LC 27.0 y 28.8 mm, A.C. 40.0 y 43.7 mm; 1♀ LC 27.3 mm, A.C. 41.5 mm; Río Batán (1,820 msnm), Mpio. de Villa Corregidora (20° 32' N, 100° 26' W), Querétaro; sin fecha de recolecta; recolec. anónimo; CNCR 12919.

Otras localidades registradas en la CNCR:

MICHOACAN

El Platanal (1,600 msnm), Río Duero, Municipio de Villamar (20° 04' N, 102° 34' W) (CNCR 13505, 13507, 13513). Ojo de agua en Tarandacuao (1,930 msnm), Municipio de Huetamo (20 ° 00' N, 100° 31' W) (CNCR 5794). Rancho Nueva España (1,580 msnm), km 470 carretera México-Guadalajara, Jacona, Municipio de Jacona (19° 57' N, 102° 18' W) (CNCR 360). Opeño (1,600 msnm), Río Duero, Municipio de Coeneo (19° 56' N, 102° 18' W) (CNCR 13509, 13511). Adjuntas (1,700 msnm), Río Duero, Municipio de Tangancicuaro (19° 54' N, 102 ° 12' W) (CNCR 13502, 13503, 13504, 13506, 13508, 13510, 13512, 13514). Lago de Camécuaro (1,700 msnm), Camécuaro, Municipio de Tangancicuaro (19° 53' N,

102° 13' W) (CNCR 361, 1242, 13629; USNM 332597). Carapan (1,900 msnm), Río Duero, Municipio de Chilchota (19° 50' N, 102° 2' W) (CNCR 13560).

GUANAJUATO

Guanajuato (2,000 msnm), Municipio de Guanajuato (21° 0' N, 101° 15' W) (USNM 4122 Sintipo). Valle de Santiago (1,720 msnm), Municipio de Valle de Santiago (20° 23' N, 101° 10' W) (USNM 17721 Sintipo).

Observaciones.- El primer gonópodo del macho de *P. jouyi*, presenta un morfología singular, que sólo tiene parecido con *P. sonorensis*. El apéndice reproductor de ambas especies se caracteriza porque además de que presenta el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal reducido a una cresta bien formada, armada con denticulos subagudos, que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale del margen cefálico, tiene el proceso mesial armado en su margen lateral con una espina. *P. jouyi* se distingue, porque en vista mesial la porción distal del gonópodo es más esbelta y la cresta distal de la proyección caudo-marginal esta más producida; el lóbulo proximal de la misma proyección es más alargado y la curvatura del extremo proximal es más redondeada. La espina lateral del proceso mesial es más corta y triangular.

Pseudothelphusa leiophrys Rodríguez y Smalley, 1969 (Lám. XXVII)

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) granatensis leiophrys Rodríguez y Smalley, 1969: 86, fig. 17.

Pseudothelphusa leiophrys Rodríguez, 1982: 146, fig. 99. Villalobos, 1982: 221. Villalobos *et al.*, 1993: 284.

Características de reconocimiento (Holotipo ♂ L.C. 18.4 mm., A.C. 30.0 mm; USNM 123516).- Superficie dorsal del caparazón plana, con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, se extiende y se curva suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es visible dorsalmente; en vista frontal el borde anterior es continuo, grueso, sinuoso y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista dorsal bilobulado y con la porción media deprimida. Lóbulos postfrontales poco insinuados. Porción frontal entre el borde frontal anterior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco frontal medio angosto y moderadamente marcado. Surcos cervicales bien marcados, rectos y amplios, alcanzando el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica y branquial hinchadas; cardíaca débilmente marcada. Margen anterolateral agudo y ornamentado con gránulos (14-16) apenas perceptibles, bajos y redondeados. Entre el surco cervical y el ángulo orbital externo, el margen presenta los gránulos (6) más evidentes. Margen posterior recto.

Órbitas con el ángulo externo suavemente granulado y sin muesca en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde somero. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho.

En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con granulaciones incipientes; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subcircular. Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior suave y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.67 (n= 1).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Margen inferior de la palma del quelípedo mayor convexo. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados y dejando un hueco moderado entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal sinuoso, primero dirigido mesialmente y en la porción final curvado lateralmente; cavidad del ápice dirigida más lateralmente que distalmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial no visible. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada, con la cresta distal fuertemente curvada en la mitad caudal y recta hacia la mitad cefálica; lóbulo distal en forma de un diente pequeño y triangular, que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale claramente del margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, en forma triangular ensanchándose distalmente, más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico liso. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, con la punta dirigida cefálicamente y en una posición más cercana al eje medio del gonópodo. Lóbulo proximal ligeramente oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo, debido a la fuerte inclinación de la porción final del gonópodo; superficie interna suavemente hinchada en la mitad distal, pero sin formar un borde medio; el borde cefálico se encuentra ampliamente curvado en toda su longitud. Proceso mesial con tamaño reducido, extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina corta, esbelta y subaguda. El borde superior presenta una cresta pequeña y subcircular, que se extiende hacia el ángulo interno para formar una ligera expansión laminar casi recta, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es casi recto, se extiende hasta terminar en la espina lateral, la cual se

encuentra dirigida lateralmente. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida lateralmente. En vista disto-lateral esta cavidad tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con aproximadamente 50 cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Conocida sólo para la localidad Tipo.

Localidad Tipo.- Río El Naranjo (1,290 msnm), cerca de Quesería, Municipio de Cuauhtémoc (19° 24' N, 103° 34' W), Col.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipo depositados en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 123516 Holotipo, USNM 123517 Paratipo).

Material examinado.- 1 ♂ LC 18.4 mm, AC 30.0 mm; Río El Naranjo (1,290 msnm), cerca de Quesería, Municipio de Cuauhtémoc (19° 24' N, 103° 34' W), Col.; 18 de Abril de 1968; recol. J. Born y L. Thompson; USNM 123516.

Observaciones.- *Pseudothelphusa leiophrys* junto con *P. peyotensis* y *P. terrestris*, constituyen un grupo de especies con una morfología similar tanto en las características somáticas como en las del primer gonópodo del macho. Quizá en un futuro sería recomendable efectuar un análisis detallado de las caracteres que separan estas especies, revisando lotes de ejemplares más numerosos y de diferentes localidades para observar las posibles variaciones debidas a la talla y a la distribución geográfica. *P. leiophrys* se distingue de las otras dos especies por la forma del tercio distal del gonópodo (el cual en vista caudal, es marcadamente sinuoso a tal grado que la cavidad apical queda dirigida lateralmente), por la curvatura de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, que en la mitad caudal es fuertemente curvada y recta hacia la mitad cefálica, y por el tamaño reducido del proceso mesial, el cual no es perceptible en vista caudal. En *P. peyotensis* y en *P. terrestris*, el tercio distal del primer gonópodo no es tan sinuosamente curvado y la cavidad del ápice está dirigida disto-lateral o distalmente; la cresta distal del la proyección caudo-marginal es recta o suavemente curvada en toda su longitud y el proceso mesial es perceptible parcialmente en vista caudal.

***Pseudothelphusa lophophallus* Rodríguez y Smalley, 1969**
(Lám. XXVIII)

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) lophophallus Rodríguez y Smalley, 1969: 80, fig. 22.
Pseudothelphusa lophophallus Rodríguez, 1982: 144, fig. 96. Villalobos, 1982: 221. Villalobos et al., 1993: 284.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 13.6 mm, AC 22.4 mm;

USNM 75508).- Caparazón con la superficie dorsal plana, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior en el macho se extiende y se curva ligeramente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es visible dorsalmente; en vista frontal el borde anterior es continuo, grueso, casi recto y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista dorsal bilobulado y con la porción media deprimida. Lóbulos postfrontales ligeramente insinuados. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco frontal medio amplio y somero. Surcos cervicales amplios, someros y un poco curvos, terminando antes de alcanzar el margen anterolateral. Región branquial hinchada. Región cardiaca del caparazón débilmente marcada. Margen anterolateral agudamente redondeado, continuo y ornamentado con gránulos pequeños y redondeados. Margen posterior cóncavo.

Órbitas con el ángulo externo suavemente granulado, sin muesca en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital como una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con granulaciones incipientes; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subcircular. Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior suavemente marcada y redondeada. Exópodo casi tan largo como el isquio del tercer maxilípedo.

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Margen inferior de la palma del quelípedo mayor convexo. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados y dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal suavemente sinuoso; cavidad del ápice dirigida disto-lateralmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial situado más abajo de la cresta distal de la superficie lateral y parcialmente visible, por lo menos la espina proximal del margen lateral. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con el borde distal curvado en toda su longitud; lóbulo distal reducido a una cresta bien formada (su tamaño varió en los machos revisados), armada con dentículos subagudos (en el gonópodo derecho más evidente que en el izquierdo), que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale del margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, en

forma triangular ensanchándose distalmente, tan largo como ancho (si la anchura se toma al nivel de la cresta denticulada) y dirigido proximalmente; margen cefálico suavemente curvado en toda su longitud. En vista cefálica, cresta denticulada de la proyección caudo-marginal, dirigida cefálicamente. Lóbulo proximal ligeramente oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con la superficie interna ligeramente hinchada en la porción media, pero sin formar un borde medio; el borde cefálico se encuentra suavemente curvado en toda su longitud. Proceso mesial de tamaño moderado, extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y con la apariencia de un triángulo corto y ancho, terminado lateralmente en dos espinas robustas, la distal corta, triangular y subaguda; la proximal un poco más larga y aguda. Borde superior es recto, pero se encuentra en una posición inclinada con respecto al eje principal del gonópodo y forma un ángulo agudo con el margen interno, por lo cual la espina distal queda más abajo que la cresta distal de la superficie lateral. El borde interno también es recto, cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es casi recto y termina en la espina lateral proximal, la cual se encuentra dirigida lateralmente. En vista lateral, proceso mesial con la superficie caudal lisa. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, dirigida disto-lateralmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Especie conocida sólo en la localidad tipo en el extremo sur del estado Durango, así como en el municipio de Concordia en el estado de Sinaloa.

Localidad Tipo.- San Antonio (600 msnm), Municipio de Mezquital (22° 33' N, 104° 30' W), Dgo., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 75508).

Material examinado.- 1♂ LC 13.6 mm, AC 22.4 mm; San Antonio (600 msnm), Municipio de Mezquital (22° 33' N, 104° 30' W), Dgo.; Febrero de 1984; recol. A. R. Mead; USNM 75508.

Observaciones.- *Pseudothelphusa lophophallus* es sin duda una forma rara, siendo el único registro de cangrejos pseudotelfúsidos dentro de Durango, procedente de una localidad a 1,600 msnm, que no ha vuelto a ser muestreada en busca de cangrejos dulceacuícolas desde 1937 (Rodríguez y Smalley, 1969). Existe una gran similitud entre *P. lophophallus* y *P. rechingeri*, por lo que es necesario efectuar estudios más detallados y con más ejemplares, entre ambas especies, para determinar si se trata de dos formas diferentes.

***Pseudothelphusa mexicana* Alvarez, 1987**
(Lám. XXIX)

Pseudothelphusa mexicana Alvarez, 1987: 1, fig. 1. Rodríguez, 1992: 184. Villalobos *et al.*, 1993: 284. Alvarez y Villalobos, 1995: 91.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 23.1 mm, AC 37.5 mm; CNCR 3604).- Caparazón con la superficie dorsal plana en la porción central, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, pero curvándose en forma gradual hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es poco perceptible dorsalmente (en los organismos de Nanchititla la curvatura de la porción frontal es un poco más marcada y el borde frontal anterior es más perceptible dorsalmente). Frente lisa y suavemente bilobulada; borde frontal anterior, no prominente, esbelto, liso, sinuoso, ligeramente bilobulado en vista dorsal y se extiende lateralmente para formar el margen superior de las órbitas (en los organismos de Nanchititla el borde frontal anterior es más prominente); en vista ventral con una concavidad media suave y ligeramente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales poco insinuados y con una depresión ligera en la porción anterior (en los organismos de Nanchititla los lóbulos postfrontales son más evidentes y no presentan depresión anterior). Porción frontal entre el borde frontal anterior y los lóbulos postfrontales convexa. Surco medio amplio y somero (en el Holotipo ligeramente marcado entre los lóbulos postfrontales; en organismos de Nanchititla un poco más marcado). Surcos cervicales anchos y bien marcados, ligeramente curvados y alcanzando el margen anterolateral, en donde se forma una muesca somera (en organismos de Nanchititla y Valle de Bravo se desvanecen un poco antes del margen anterolateral). Regiones moderadamente marcadas, cardíaca e intestinal planas; urogástrica deprimida, con una depresión subcircular a cada lado; gástrica y branquial las más hinchadas. Margen anterolateral agudamente redondeado en vista lateral, aserrado por gránulos bajos, redondeados y poco perceptibles (14-17), que se extienden del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial; margen entre el ángulo orbital externo y el surco cervical, más bajo y liso o con gránulos redondeados y poco perceptibles. Margen posterior suavemente cóncavo.

Órbitas con el ángulo externo bajo, liso y con una depresión apenas insinuada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto o una quilla moderada. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hiato estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles; fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular casi cubierto por el margen frontal anterior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana sin gránulos redondeados (organismos de Nanchititla con algunos gránulos redondeados y con un borde granuloso que se extiende paralelo al margen de la cavidad bucal y al borde jugal de la abertura de los canales eferentes); diente epistomal triangular, dirigido hacia abajo y con los arcos que lo

separan de los dientes laterales lisos (en organismos de Nanchititla se presentan algunos gránulos redondeados). Apertura de los canales eferentes subcircular, la relación anchura/longitud es de 1.43 (rango 1.09-1.6, n= 10). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y sin una muesca anterior. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.79 (rango 0.72-0.86, n= 10).

Quelípedos asimétricos. Quelípedo mayor derecho, con el margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados; carpo con una espina interna bien formada y subaguda; quela con los dedos dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes, dientes triangulares; dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado, con hileras longitudinales de puntuaciones oscuras, irregularmente dispuestas.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; cavidad distal ligeramente lateral; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal casi al mismo nivel que la cresta de la superficie lateral; lóbulo proximal en posición transversal al eje principal del gonópodo. Proceso mesial no visible. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal de la ligeramente recta en toda su longitud; lóbulo distal en la forma de un diente triangular, agudo y dirigido cefálicamente, separado del lóbulo proximal por una muesca en forma de V; ápice sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal subtriangular, subagudo en su final proximal, más largo que ancho (más dos veces el ancho), y dirigido proximalmente; margen cefálico dirigido mesialmente y aserrado con dentículos pequeños. En vista cefálica, lóbulos de la proyección caudo-marginal en diferente nivel; lóbulo distal laminar y en una posición más cercana al eje medio del gonópodo; lóbulo proximal transversal al eje principal del gonópodo y con la superficie interna lisa. Proceso mesial dirigido cefálicamente y de forma subrectangular; margen lateral (cefálico) terminado en tres proyecciones de tamaño similar, la distal en forma de un diente laminar y subtriangular, terminado en un ápice redondeado, la media y la proximal con forma de espinas esbeltas y agudas (en los ejemplares de Nanchititla y Valle de Bravo, la espina proximal es pequeña). El borde superior se extiende en forma recta hacia el ángulo interno para formar una expansión incipiente, redondeada y dirigida cefálicamente, por lo cual no cierra la cavidad del ápice, pero se continua hacia el interior de la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; en la superficie interna del proceso mesial se forma una depresión alargada, en donde encaja la superficie interna distal del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal y con ello se cierra cefálicamente la cavidad del ápice. El borde inferior es liso y ligeramente sinuoso. En vista lateral, proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral; proceso mesial con la superficie caudal lisa. En vista distal, esta cavidad tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio y está armado con 20-26 cerdas con poro terminal, dispuestas en un mechón central, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral. Porción interna de la cresta caudo-marginal y de la superficie caudal con espinas pequeñas en forma de gancho.

Distribución.- Norte del estado de Guerrero y suroeste del estado de México.

Localidad Tipo.- Cueva La Joya (1,800 msnm), 5 km NE de Taxco, Municipio de Taxco de Alarcón (18° 35' N, 99° 34' W), Gro. A pesar de que la localidad tipo esta especie es una cueva, los especímenes de la serie tipo no presentan ninguna adaptación obvia al medio cavernícola, sugiriendo que su presencia dentro de la cueva es accidental. Los registros de esta especie en los pequeños arroyos que desembocan al lago de Valle de Bravo y de arroyos en Nanchititla, ambas localidades en el estado de México, refuerzan la idea de que es una especie epigea, ocasional en el medio cavernícola.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Alotipo depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 3604 Holotipo, CNCR 3605 Alotipo). Paratipos depositados en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estado Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 228267, 230084 Paratipos).

Material examinado.- 1♂ LC 23.1 mm, AC 37.5 mm; Cueva La Joya (1800 msnm), 5 km NE de Taxco, Municipio de Taxco de Alarcón (18° 35' N, 99° 34' W), Gro.; Febrero de 1984; recol. F. Alvarez; CNCR 3604. 1♀ LC 23.1 mm, AC 37.5 mm; misma localidad, fecha y recolector que el Holotipo. 1♀ LC 23.1 mm, AC 37.5 mm; Valle de Bravo (1,820 msnm), Municipio de Valle de Bravo (19° 11' N, 100° 9' W), estado de México; recol. Dr. Landford; Agosto de 1973; CNCR 1160. 1♂ LC 20.3 mm, AC 33.0 mm; Nanchititla (1,840 msnm), Municipio de Tejupilco (18° 51' N, 100° 27' W); recol. B. Jaimes; 30 de Noviembre de 1992; CNCR 12562. 2♂ LC 17.4 y 21.5 mm, 22.4 y 36.2 mm; 3♀ LC 17.7-21.6 mm, AC 28.0-36.2 mm; Valle de Bravo (1,820 msnm), Municipio de Valle de Bravo (19° 11' N, 100° 9' W), estado de México; recol. Dr. Landford; Agosto de 1973; CNCR 12883.

Observaciones.- La morfología del gonópodo de *P. mexicana* es similar a la de *P. granatensis*, que también se distribuye en el estado de Guerrero. Los caracteres que separan a las dos especies son:

***P. granatensis*:**

1.- Primer gonópodo del macho con la cavidad del ápice dirigida distolateralmente y con la cresta distal de la proyección caudo-marginal más alta que la cresta de la superficie lateral; lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bien desarrollado con una punta proximal redondeada. Proceso mesial subtriangular, con dos espinas en el margen lateral y con una placa en la porción interna que cierra la cavidad del ápice.

***P. mexicana*:**

1.- Primer gonópodo del macho presenta la cavidad del ápice ligeramente dirigida lateralmente y la cresta distal de la proyección caudo-marginal es un poco más

alta que la cresta de la superficie lateral; lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bien desarrollado, de forma más o menos triangular y con el extremo proximal subagudo. Proceso mesial subrectangular, con tres espinas en el margen lateral y con la placa de la porción interna no cerrando la cavidad del ápice, sino más bien dirigida cefálicamente. La cavidad del ápice se cierra al encajar la superficie interna distal del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal en una depresión alargada que se forma en la superficie interna del proceso mesial.

***Pseudothelphusa morelosis* Pretzmann, 1968**
(Lám. XXX)

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dilatata morelosis Pretzmann, 1968: 7.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dilatata Rodríguez y Smalley, 1969: 83, fig. 14 (*pro parte*) (*fide* Rodríguez, 1982: 139).

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dilatata morelosis Pretzmann, 1971: 22.

Pseudothelphusa (Manningiana) dilatata morelosis Pretzmann, 1972: 105, figs. 624-626, 678-681.

Pseudothelphusa dilatata morelosis Rodríguez, 1982: 140, fig. 92. Villalobos, 1982: 221. Villalobos *et al.*, 1993: 284.

Características de reconocimiento (TOPOTIPO ♂ LC 39.0 mm, AC 45.3 mm; CNCR 354).- Caparazón con la superficie dorsal plana, lisa y cubierta con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior en el macho se extiende y se curva ligeramente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es visible dorsalmente; en vista frontal el borde anterior es continuo, grueso, casi recto y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista dorsal bilobulado y con la porción media deprimida. Lóbulos postfrontales ligeramente insinuados. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales horizontal. Surco frontal medio amplio y somero. Surcos cervicales amplios, someros, rectos y alcanzando el margen anterolateral. Región branquial hinchada. Región cardíaca del caparazón débilmente marcada. Margen anterolateral esbelto, resaltado y ornamentado con gránulos. Margen posterior cóncavo.

Órbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con muesca en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital como una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con granulaciones incipientes; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subrectangular. Terceros maxilípedos con el

isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior suavemente marcada y redondeada. Exópodo casi tan largo como el isquio del tercer maxilípodo. Apertura de los canales eferentes subcircular, la relación anchura/longitud es de 1.22 (rango 1.0-1.6, n= 22). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y sin una muesca anterior. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípodo es de 0.65 (rango 0.62-0.80, n= 22).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Margen inferior de la palma del quelípodo mayor convexo. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados y dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto pero suavemente inclinado mesialmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad estrecha y bien marcada; cavidad del ápice dirigida distalmente. Superficie lateral con la cresta distal más alta que la cresta de la proyección caudo-marginal. Proceso mesial con la superficie caudal lisa y sobresaliendo evidentemente en dirección lateral. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal suavemente curvada en toda su longitud. Lóbulo distal bien formado y con el ápice redondeado, separado del lóbulo proximal por una muesca redondeada y en forma de U. Lóbulo proximal redondeado, ligeramente más largo que ancho (1.18 veces el ancho), y dirigido disto-proximalmente; margen cefálico liso y redondeado. En vista cefálica, lóbulo distal laminar, no producido en la superficie interna; superficie interna del lóbulo proximal hinchada, para formar un borde medio marcado y de forma circular. Proceso mesial extendiéndose en dirección transversal al eje principal del gonópodo y de forma subrectangular, terminado lateralmente en tres espinas dirigidas latero-caudalmente y una serie de espínulas subagudas en el ángulo inferior; la espina distal es pequeña, robusta y de ápice subagudo; la medial es un poco más larga, esbelta y aguda; la proximal es pequeña y en el ápice presenta varias proyecciones agudas, el margen se continua en forma aserrada por una hilera de espínulas agudas hasta alcanzar el ángulo inferior. El borde superior es subcircular y se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar estrecha y con el borde interno redondeado, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y alcanza a quedar en contacto con el borde circular de la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal. El borde inferior es corto y ligeramente convexo. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida cefálicamente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Esta especie está ampliamente distribuida en el Estado de Morelos, alcanzando al oeste el Estado de Guerrero, cerca de Taxco y al sureste del Estado de México. Se distribuye desde los 900 hasta los 1800 m de altitud, tanto en ambientes epigeos como en cuevas.

Localidad Tipo.- Balneario "Las Estacas" (1,000 msnm) (18° 43' 43" N, 99° 06' 49" W), Municipio de Tlaltizapán, Mor., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Alotipo depositados en el Rijksmuseum de Leiden, Alemania (Nr. 7568).

Material examinado.- 1♂ LC 39.0 mm, AC 45.3 mm; balneario "Las Estacas" (1,000 msnm) (18° 43' 43" N, 99° 06' 49" W), Municipio de Tlaltizapán, Mor.; 1/VI/1964; recol. F. Manrique; CNCR-354. 1♀ LC 26.8 mm, AC 42.0 mm; misma localidad; -/VI/1955; recol. anónimo; CNCR 728. 1♂ LC 25.3 mm, AC 41.0 mm; misma localidad; 14/IV/1983; recol. J.C. Nates; CNCR 2986. 1♀ LC 29.5 mm, AC 47.4 mm; misma localidad; fecha de colecta; recol. F. Villalobos; CNCR 3044. 2♀ LC 13.8 y 14.7 mm, AC 20.4 y 22.0 mm; misma localidad; 1/III/1984; recol. anónimo; CNCR 3582. 6♂ LC 28.0-35.0 mm, AC 44.0-57.2 mm, 2♀ LC 22.2 y 29.0 mm, AC 34.0 y 46.0 mm; misma localidad; 24/IV/1984; recol. D. Baños; CNCR 3584. 1♂ LC 26.6 mm, AC 40.0 mm; misma localidad; 10/X/1985; recol. D. Baños; CNCR 5145. 2♂ LC 22.3 y 22.5 mm, AC 34.0 y 34.3 mm; 5♀ LC 16.0-30.6 mm, AC 24.7 y 47.5 mm; misma localidad; 6/IV/1985; recol. F. Alvarez; CNCR 12881.

Otras localidades registradas en la CNCR:

MORELOS

Oaxtepec (1,400 msnm), Municipio de Yautepec (18° 54' N, 98° 58' W) (CNCR 1197). Río Yautepec (1,300 msnm), Yautepec, Municipio de Yautepec (18° 53' N, 99° 3' W) (CNCR 3741, 13430). Barranca de Apapazco (1,800 msnm), 3.5 km de Palpam, Tlajotla, Municipio de Miacatlán (18° 52' N, 99° 23' W) (CNCR 5313, 5864). Río Tetlama (1,200 msnm), km 5 carretera Xochicalco-Cuatepec, Municipio de Temixco (18° 50' N, 99° 17' W) (CNCR 5175). Río Tembembe (1,200 msnm), desviación hacia Tetlama, Municipio de Temixco (18° 49' N, 99° 16' W) (CNCR 5174). Piscifactoría "El Rodeo" (1,100 msnm), Municipio de Miacatlán (18° 46' N, 99° 19' W) (CNCR 5176, 12885, 12888). Río Chalma (1,250 msnm), Cocoyotla, Municipio de Coatlán del Río (18° 45' N, 99° 26' W) (CNCR 5147, 5177). Río Tetlama, carretera Temixco-Alpuyeca, 1 km antes de Palo Bolero, Municipio de Temixco (18° 45' N, 99° 14' W) (CNCR 3734). 1 km al S de Tecalita (1,200 msnm), Municipio de Emiliano Zapata (18° 45' N, 99° 10' W) (CNCR 352). Río de Pueblo Nuevo (1,000 msnm), Municipio de Tlaltizapán (18° 42' N, 99° 9' W) (CNCR 5150). Canal de riego en Tlaquiltenango (1,000 msnm), Municipio de Tlaquiltenango (18° 38' N, 99° 9' W) (CNCR 5146). Río en Puente de Ixtla (900 msnm), Municipio de Puente de Ixtla (18° 37' N, 99° 19' W) (CNCR 12887). Lago de Tequesquitengo (900 msnm), Municipio de Jojutla (18° 36' N, 99° 15' W) (CNCR 351). Río Amacuzac (900 msnm), al W del pueblo de Amacuzac, Municipio de Amacuzac (18° 35' N, 99° 22' W) (CNCR 3740, 5179, 8833, 11917). Arroyo

Pachomas (900 msnm), Machintla, Tehuixtla, Municipio de Jojutla (18° 33' N, 99° 16' W) (CNCR 10456). Río Amacuzac (900 msnm), Tehuixtla, Municipio de Jojutla (18° 33' N, 99° 15' W) (CNCR 11624).

MÉXICO

Río La Muñeca (1,640 msnm), 1 km W de Tonatico, Municipio de Tonatico (18° 48' N, 99° 40' W) (CNCR 353). Zacualpilla (1,500 msnm) (18° 45' 26" N, 99° 44' 24" W), Mpio. de Zacualpan (sin número de catálogo).

GUERRERO

Cueva Aguacachil (1,500 msnm), Municipio de Taxco de Alarcón (18° 35' N, 99° 34' W) (CNCR 12886, 12898).

Observaciones.- *P. morelosis* es común en arroyos, apantles y manantiales del valle de Morelos, esta zona tiene la característica geográfica de presentar un gran número de manantiales en los que brota el agua de los mantos freáticos, formando una red de pequeños arroyos que se extiende ampliamente por todo el centro del estado, el cual se caracteriza por presentar numerosas cañadas y un clima seco, con una vegetación de selva baja. Parece ser que anteriormente el clima y la vegetación del valle de Morelos era más tropical y esto de alguna forma favoreció la dispersión de este cangrejo de agua dulce en una extensa área. En la CNCR se tienen ejemplares de *P. morelosis* que proceden de más de 20 localidades diferentes, todas ellas se sitúan en este gran valle. El patrón morfológico del primer par de gonópodos que presentan los cangrejos se mantiene casi constante a través de la distribución de la especie, a pesar de que en la actualidad estas localidades en apariencia, no presentan ninguna comunicación fluvial. Rasgos de este apéndice sexual como la forma de los lóbulos de la proyección caudo marginal, realmente presentan una escasa variabilidad. En el caso del proceso mesial su apariencia de una lámina subrectangular se mantiene sin modificaciones, excepto en la forma, el tamaño, la disposición y el número de espinas que ornamentan su borde lateral. En un primer juicio dichas variaciones carecen del peso suficiente para definir especies nuevas. Sin embargo, estas pequeñas diferencias podrían estar indicando un aislamiento progresivo de las poblaciones, las cuales continúan con sus procesos de especiación a través del tiempo. Este fenómeno abre la posibilidad de estudios de genética molecular, para tratar de establecer si dichas poblaciones han interrumpido su flujo genético y en ese caso, definir si ya constituyen especies diferentes.

Pseudothelphusa nayaritae Alvarez y Villalobos, 1994b
(Lám. XXXI)

Pseudothelphusa nayaritae Alvarez y Villalobos, 1994b: 735, figs. 3-4d; 1995: 91.

Caracteres de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 23.1 mm, AC 40.3 mm; CNCR 3604).- Superficie dorsal del caparazón convexa, lisa, sin cerdas y finamente punteada. Región gástrica un poco hinchada, se curva en la porción frontal para

formar una frente semivertical hasta alcanzar el borde frontal anterior. Borde superior marcado sólo por el doblez del caparazón, es horizontal y no se encuentra dividido por una muesca media. Borde frontal anterior, el cual es poco proyectado, con una depresión media somera y visible dorsalmente; en vista frontal, es continuo, esbelto y ligeramente sinuoso, extendiéndose lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista ventral presenta concavidad media y es ligeramente convexo a la altura de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales moderadamente marcados. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales convexa. Surco medio imperceptible, ligeramente marcado entre los lóbulos postfrontales. Surcos cervicales profundos, rectos anteriormente, curvados hacia la región gástrica posteriormente, sin alcanzar el margen anterolateral. Regiones moderadamente marcadas, gástrica hinchada en la porción central, branquial un poco más inflada que el resto, cardíaca e intestinal planas; depresiones cardíacas bien marcadas. Margen anterolateral agudamente redondeado, un poco proyectado y liso. El espacio entre la muesca del surco cervical y el ángulo orbital externo, también liso. Margen posterior del caparazón convexo.

Órbitas con el ángulo externo bajo y sin muesca basal; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hiato estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles parcialmente, estas últimas suavemente ensanchadas en la porción media y con una concavidad central amplia y somera el margen inferior; margen interno del segundo artejo basal sin proyección distal; septo interantennular apenas visible, agudo y encajando justo en el centro de la muesca media del margen frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subrectangular, la relación anchura/longitud es de 1.8 ($n= 1$). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca apenas insinuada y redondeada. Exópodo un ligeramente más largo que la mitad del isquio del endópodo, la proporción longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo 0.58 ($n= 1$).

Quelípedos asimétricos, margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados. Carpo con el borde interno aserrado y con una espina bien formada y subaguda. Quela mayor derecha, dedos dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes, dientes triangulares. Dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado. Superficie de los dedos con puntuaciones oscuras, irregularmente dispuestas.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; cavidad del ápice dirigida distalmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad incipiente. Proyección caudo-marginal con la cresta distal al mismo nivel que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial visible y con el borde superior del situado al nivel de la cresta

distal de la superficie lateral. En vista mesial, proyección caudo-marginal trilobulada y con el borde distal recto en toda su longitud; lóbulos distales sobresaliendo del ángulo superior del lóbulo proximal, como dos proyecciones pequeñas y triangulares. Lóbulo proximal alargado, en forma triangular ensanchándose distalmente, más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico recto en toda su longitud. En vista cefálica, lóbulos distales de la proyección caudo-marginal, dirigidos cefálicamente. Lóbulo proximal laminar y paralelo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con la superficie interna ligeramente hinchada en la porción media, pero sin formar un borde medio; el borde cefálico se encuentra suavemente curvado en toda su longitud. Proceso mesial bien desarrollado, extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y con apariencia subrectangular, pero con los bordes superior e inferior redondeados; borde lateral con dos espinas robustas, triangulares, agudas y separadas por una muesca amplia en forma de U; espina distal más corta. Borde superior describiendo un semicírculo, al nivel o ligeramente más alto que la cresta distal de la superficie lateral; el borde interno forma una expansión laminar también redondeada, cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el borde superior se interna en la cavidad del ápice, pero no es visible distalmente; el borde inferior fuertemente convexo y termina en la espina lateral proximal, la cual se encuentra dirigida lateralmente. En vista lateral, proceso mesial con la superficie caudal lisa. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, dirigida distalmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U, presenta la apertura del canal espermático en posición caudal y no se aprecia la cresta central que delimita el campo de espinas; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerca de 50 cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, pero que se ensancha en la porción media hasta que varias de cerdas alcanzan la cresta mesial.

Distribución.- Especie conocida sólo de la localidad tipo.

Localidad Tipo.- Arroyo El Guayabito (300 msnm), Mecatán, Municipio de San Blas (21° 30' N, 105° 10' W), Nay.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Alotipo depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 8820).

Material examinado.- 1♂ LC 23.1 mm, AC 40.3 mm; Arroyo El Guayabito (300 msnm), Mecatán, Municipio de San Blas (21° 30' N, 105° 10' W), Nay.; fecha de colecta; recol. R. Lamothe; CNCR 8820.

Observaciones.- *Pseudothelphusa nayaritae* comparte con *P. jouyi*, *P. lophophallus*, *P. rechingeri* y *P. sonorensis*, todas distribuidas en la vertiente noroccidental de México, la reducción completa del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo. Los vestigios del lóbulo distal son distinguibles en las cuatro últimas especies, en la forma de una hilera de

pequeños dientes agudo que sobresalen del ángulo superior del lóbulo proximal.

En *P. nayaritae* el lóbulo distal se presenta en la forma de dos dientes pequeños y triangulares, que igualmente sobresalen del ángulo superior del lóbulo proximal. El proceso mesial constituye otra diferencia entre esta especie y las otras cuatro, pues está más desarrollado y adquiere una forma subrectangular con los bordes superior e inferior redondeados, además su borde lateral se encuentra armado con dos espinas robustas y agudas, muy diferentes a las que se presentan en *P. lophophallus* y *P. rechingeri*.

Pseudothelphusa nelsoni Rathbun, 1905
(Lám. XXXII)

Pseudothelphusa nelsoni Rathbun, 1905: 293.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) nelsoni Pretzmann, 1965: 4.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dugesi belliana Rodríguez y Smalley, 1969: 81.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) nelsoni Pretzmann, 1971: 22; 1972: 103.

Pseudothelphusa belliana Rodríguez, 1982: 135.

Caracteres de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 23.5 mm, AC 38.1 mm; USNM 32011).- Caparazón con la superficie dorsal plana, lisa y finamente punteada. Porción frontal con el borde frontal superior presente, definido por la aguda curvatura del caparazón, inclinado hacia la muesca media y ornamentado con una hilera de tubérculos redondeados. Frente lisa, bilobulada por el surco medio y dirigida hacia abajo verticalmente, hasta alcanzar el borde frontal inferior, el cual está compuesto por pequeños tubérculos, formando un reborde casi recto en vistas frontal y dorsal, solo ligeramente convexo al nivel de las fosas antenulares, ventralmente es casi recto y ligeramente convexo al nivel de las de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales moderadamente definidos. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales, plana. Surco frontal medio bien definido, profundo y estrecho, anteriormente termina en una muesca en forma de V que divide el borde frontal superior; posteriormente se continua para separar los lóbulos frontales y se desvanece poco después. Surcos cervicales amplios, moderadamente profundos, rectos y sin alcanzar el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica hinchada y ligeramente convexa hacia la porción anterior; branquial inflada (mas evidentemente en las hembras); cardiaca e intestinal deprimidas. Margen anterolateral ligeramente proyectado en vista lateral, aserrado con gránulos agudos (18-23), del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial; área entre la órbita y el surco cervical con 5-6 gránulos redondeados. Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo bajo, con uno o dos gránulos redondeados y sin muesca basal; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una carena moderada. Antenas con el artejo basal separado del margen frontal inferior por un hiato estrecho. En vista frontal, anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles; ventralmente dichas fosas se encuentran un poco ensanchadas en la porción media y el margen inferior es ligeramente sinuoso; septo interantennular agudo y parcialmente visible. Placa opercular de la glándula

antenal, ovoidal, con una ligera constricción cerca de la mitad y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con parche denso de cerdas; diente epistomal triangular y con gránulos redondeados, ápice dirigido proximalmente y situado un poco atrás del septo interantennular y al nivel de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cerrando la cavidad bucal. Aberturas de los canales eferentes subrectangular la relación anchura/longitud es de 1.6 (rango 1.1-1.4; n= 6). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y sin una muesca anterior. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.79 (rango 0.71-0.90; n= 5).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quelípedo mayor derecho, con el mero ornamentado con una hilera de tubérculos redondeados en el margen interno; carpo con una espina fuerte y triangular en el margen interno. Quela mayor con el margen inferior de la palma convexo; palma con la superficie interna lisa y globosa; dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados y dejando un hueco moderado entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos y más o menos cilíndricos en toda su longitud. En vista caudal, con el tercio distal recto y un poco inclinado mesialmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera; borde interno que delimita esta superficie visible. Proyección caudo-marginal con la cresta distal a la misma altura que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial visible y con la superficie caudal lisa. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal curvada en toda su longitud; área subapical, adyacente a la cresta, alta y suavemente excavada resaltando más el borde distal; lóbulo distal dirigido cefálicamente, formado por un diente pequeño, triangular y separado del lóbulo proximal por una muesca poco profunda y en forma de V; ápice no sobrepasando el margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, reniforme o en forma de hacha, dirigido proximalmente y sobreponiéndose al gonópodo con el final proximal; margen cefálico curvado en toda su longitud; margen caudal recto. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, con la punta dirigida cefálicamente, al mismo nivel que el lóbulo proximal y separado de la expansión interna del proceso mesial. Lóbulo proximal paralelo; superficie interna suavemente hinchada, pero sin formar un borde medio. Proceso mesial como una placa con forma de T y extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo; margen lateral, terminado una espina fuerte, esbelta y aguda, dirigida latero-caudalmente. El borde superior casi recto, se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar esbelta y de bordes paralelos, que termina en forma redondea y cierra cefálicamente la cavidad del ápice, para quedar en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. El borde inferior es ampliamente cóncavo, se extiende hasta terminar en la espina lateral. Cavidad del ápice en vistas lateral y

mesial, ligeramente dirigida cefálicamente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Especie conocida sólo de la localidad tipo.

Localidad Tipo.- El Limo, Guerrero (probable ubicación: El Limo Xoco, Municipio de Zapotitlán de Tablas; 17° 11' N, 98° 52' W; 1,830 msnm), Gro.

Disposición de los Tipos.- Holotipo, Alotipo y Paratipos depositados en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 32011).

Material examinado.- 2♂ LC 12.5 y 23.5 mm, AC 19.5-38.1 mm; 4♀ LC 11.9-32.5 mm, AC 18.8-38.1 mm; El Limo, Guerrero, México (probable ubicación: El Limo Xoco, Municipio de Zapotitlán de Tablas (17° 11' N, 98° 52' W; 1830 msnm), Gro.; 2 April 1903; collected by E. W. Wilson and E. A. Goldmann (recibido de parte del Departamento de Agricultura de México); USNM 32011.

Observaciones.- *Pseudothelphusa nelsoni* fue erigida por Rathbun (1905) con una descripción morfológica muy breve, incompleta y sin figuras. Pretzmann (1972) presenta una descripción más amplia del holotipo que ilustra con fotografías del caparazón y del primer gonópodo. *Pseudothelphusa nelsoni* posteriormente fue sinonimizada a *P. belliana* por Rodríguez y Smalley (1969), argumentando que las características seleccionadas por Rathbun (1905) para separar ambas especies (la presencia de tubérculos frontales y la longitud de los apéndices ambulatorios) no tenían el suficiente peso taxonómico. Rodríguez (1982) mantiene esta posición. Sin embargo, la revisión de la serie Tipo de *P. nelsoni*, depositada en Museo de Historia Natural de Estados Unidos (USNM 32011), demostró que el primer gonópodo de esta especie, presenta una morfología única dentro del subgénero *Pseudothelphusa*. Características como lo esbelto del primer gonópodo, la forma y el tamaño del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, así como la forma y ornamentación del proceso cefálico, distinguen esta especie de *P. belliana* y de las otras especies que se distribuyen en el estado de Guerrero (*P. granatensis*, *P. guerroensis*, *P. hoffmannae* y *P. mexicana*).

Pseudothelphusa parabelliana Alvarez, 1989
(Lám. XXXIII)

Pseudothelphusa parabelliana Alvarez, 1989: 46, fig. 2. Rodríguez, 1992: 84. Villalobos *et al.*, 1993: 284. Alvarez y Villalobos, 1995: 92. Alvarez y Villalobos, 1997: 416.

Caracteres de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 23.5 mm, AC 38.1 mm; CNCR

7028).- Caparazón ligeramente convexo, con la superficie dorsal lisa y finamente punteada. Porción frontal con el borde frontal superior presente, definido por la aguda curvatura del caparazón, horizontal y ornamentado con una hilera de gránulos bajos y redondeados. Frente lisa, bilobulada por el surco medio y dirigida hacia abajo verticalmente, hasta alcanzar el borde frontal inferior, el cual es liso y suavemente bilobulado en vistas dorsal y frontal; ventralmente es casi recto y ligeramente convexo al nivel de las de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales definidos y con una depresión anterior somera. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales, plana. Surco medio bien marcado, angosto y somero, anteriormente termina en una muesca en forma de V que divide el borde frontal superior; posteriormente se continua para separar los lóbulos frontales y se desvanece poco después. Surcos cervicales someros, anchos y rectos, sin alcanzar el margen anterolateral. Margen anterolateral con un pequeña muesca lateral a la órbita. Regiones moderadamente indicadas, gástrica hinchada y ligeramente convexa hacia la porción anterior; branquial más inflada que el resto; cardíaca e intestinal ligeramente hinchadas. Margen anterolateral agudamente redondeado, aserrado con gránulos bajos (21-23), del nivel del surco cervical a la mitad de la región branquial; área entre la órbita y el surco cervical con 6-9 gránulos redondeados. Margen posterior un poco cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo bajo, con uno o dos gránulos redondeados y con una incipiente muesca basal; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde moderad. Antenas con el artejo basal separado del margen frontal inferior por un hiato estrecho. En vista frontal, anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles; ventralmente dichas fosas se encuentran un poco ensanchadas en la porción media y el margen inferior es ligeramente sinuoso; septo interantennular agudo y parcialmente visible. Placa opercular de la glándula antenal, ovoidal, con una ligera constricción cerca de la mitad y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con parche denso de cerdas; diente epistomal triangular y con gránulos redondeados, ápice dirigido proximalmente y situado un poco atrás del septo interantennular y al nivel de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cerrando la cavidad bucal. Aberturas de los canales eferentes subcircular la relación anchura/longitud es de 1.0 (rango 1.0-1.25; n= 7). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y sin una muesca anterior. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.84 (rango 0.78-0.87; n= 7).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quelípedo mayor derecho, con el mero ornamentado con una hilera de tubérculos redondeados en el margen interno; carpo con una espina fuerte y triangular en el margen interno. Quela mayor con el margen inferior de la palma convexo; palma con la superficie interna lisa y globosa; dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares y dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista

caudal, con el tercio distal sinuoso, primero dirigido mesialmente y en la porción final recto con la cavidad del ápice dirigida distalmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad moderada. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial visible y con el borde superior del situado al nivel de la cresta distal de la superficie lateral. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con el borde distal suavemente curvado en toda su longitud; lóbulo distal pequeño, triangular y con la punta aguda, su ápice no sobrepasa el margen cefálico del lóbulo proximal; ambos lóbulos separados por una muesca corta, pero amplia y redondeada. Lóbulo proximal alargado, en forma de hacha ensanchándose en la porción media, más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico ampliamente curvado en toda su longitud; margen caudal recto. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, dirigido cefálicamente. Lóbulo proximal laminar y un poco oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con la superficie interna ligeramente hinchada en la porción media, pero sin formar un borde medio; el borde cefálico se encuentra suavemente curvado en toda su longitud. Proceso mesial bien desarrollado, extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y con apariencia subtriangular; borde lateral con dos espinas robustas, triangulares, agudas y separadas por una muesca amplia en forma de U; espina distal más corta. Borde superior suavemente redondeado y con una muesca amplia y somera antes del ángulo interno, el cual está ligeramente proyectado y dirigido distalmente; el borde interno es casi recto, con una concavidad media donde encaja la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal y cierra cefálicamente la cavidad del ápice; el borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central; el borde inferior suavemente convexo y termina en la espina lateral proximal, la cual se encuentra dirigida lateralmente. En vista lateral, proceso mesial con la superficie caudal lisa. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, dirigida distalmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U, presenta la apertura del canal espermático en posición caudal y la cresta central que delimita el campo de espinas más baja que las crestas de las superficies lateral y mesial; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerca de 25 cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica.

Distribución.- Especie conocida sólo de la localidad tipo.

Localidad Tipo.- Cerro El Vigía (160 msnm), Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 36' N, 95° 4' W), Ver., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo, Alotipo y Paratipos depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Holotipo y Alotipo CNCR 7028; Paratipos CNCR 7031, 7032, 7033, 7034, 12901, 12904, 12905, 13122)

Material examinado.- 2♂ LC 12.5 y 23.5 mm, AC 19.5-38.1 mm; 4♀ LC 11.9-32.5 mm, AC 18.8-38.1 mm; Cerro El Vigía (160 msnm), Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 36' N, 95° 4' W); 7 de Julio de

1986; recol. F. Alvarez; CNCR 7028 Holotipo. 1♂ LC 13.5 mm, AC 21.0 mm; misma localidad, fecha de recolecta y recolector que el Holotipo; CNCR 7031 Paratipo. 3♂ LC 15.4-18.0 mm, AC 27.0-29.0 mm; 2♀ LC 14.0 y 23.0 mm, AC 22.0 y 39.3 mm; misma localidad que el Holotipo; 30 de agosto de 1984; recol. M. Palma; CNCR 12901. 1♀ov. LC 21.8 mm, AC 36.4 mm; misma localidad que el Holotipo; 17 de Mayo de 1985; recol. M. Palma; CNCR 12905. 1♀ov. LC 20.0 mm, AC 31.4 mm; misma localidad que el Holotipo; 7 de Julio de 1986; recol. M. Palma; CNCR 12910. 2♀ LC 23.4 y 24.7 mm, AC 38.3 y 39.0 mm; misma localidad que el Holotipo; 15 de Julio de 1895; recol. anónimo; CNCR 13122. 1♂ LC 15.6 mm, AC 23.7 mm; Laguna Zacatal (200 msnm), Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 6' W); 7 de Octubre de 1994; recol. T. Rodríguez; CNCR 13283.

Observaciones.- El material tipo de esta especie fue colectado en el Cerro El Vigía, Municipio de San Andrés Tuxtla, Veracruz, en donde los cangrejos viven entre la hojarasca húmeda a varios cientos de metros de distancia del arroyo más cercano. *Pseudothelphusa parabelliana* constituye la presencia más oriental del subgénero a lo largo de la porción central de México. Alvarez (1989) menciona que *P. parabelliana* parece estar cercanamente relacionada a la especie *P. belliana* presentada por Rodríguez (1982) en su libro sobre los cangrejos de agua dulce de América. Incluso el nombre científico de *P. parabelliana* se le asigna por la similitud del primer gonópodo entre ambas formas. Sin embargo, los resultados presentados en esta tesis, confirman que la identidad de *P. belliana* debe quedar restringida a los cangrejos dulceacuícolas que habitan en una pequeña porción geográfica del estado de Guerrero, aproximadamente a 40 km al Este de la ciudad de Chilpancingo y que el primer gonópodo del macho presenta diferencias significativas entre ambas formas. La revisión de la serie Tipo de *P. belliana* y la recolecta de nuevos ejemplares en la localidad original de la especie, dieron la oportunidad de corregir información que se había transmitido en forma errónea por más de 30 años, desde la publicación del trabajo de Rodríguez y Smalley (1969). De acuerdo a los resultados obtenidos, los cangrejos de *P. belliana*, recolectados en las localidades de San José Purúa y Agua Blanca del estado de Michoacán, corresponden a una especie nueva por ahora se presenta como *P. belliana* fma. Agua Blanca y que será descrita en un artículo posterior.

Aunque varias especies del subgénero presentan dos espinas en el margen lateral del proceso mesial del primer gonópodo de machos (ver observaciones de *P. belliana* fma. Agua Blanca), por la forma de este proceso y de las espinas laterales *P. parabelliana* se relaciona más con *P. nayaritae*. En ambas formas el proceso mesial está bien desarrollado y las espinas de su margen lateral son fuertes, bien desarrolladas y agudas. *P. parabelliana* se distingue de *P. nayaritae*, por la presencia del borde frontal superior bien marcado, horizontal y ornamentado con una hilera de gránulos bajos y redondeados; en el primer gonópodo del machos, el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal está formado por un solo diente triangular, pequeño y agudo, que no sobrepasa el borde cefálico del lóbulo proximal.

Pseudothelphusa pecki (Smalley y Adkison, 1984)
(Lám. XXXIV)

Disparithelphusa pecki Smalley y Adkison, 1984: 127, figs. 1-5. Rodríguez, 1992: 184; Villalobos *et al.*, 1993: 283.

Características de reconocimiento (1♂ LC 23.7 mm, AC 38.0 mm; CNCR 17042).- Caparazón con la superficie dorsal ligeramente convexa, lisa y cubierta con puntuaciones finas; mitad posterior incluyendo la región postbranquial, ornamentada con cerdas cortas y negras. Borde frontal superior presente (más evidente y resaltado en las hembras), moderadamente marcado por pequeños tubérculos redondeados. Borde frontal inferior no visible o parcialmente visible dorsalmente; en vista frontal bien definido, liso, bilobulado y cóncavo en la porción media. Lóbulos postfrontales altos y bien marcados. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales plana a ligeramente deprimida. Surco medio estrecho y moderadamente profundo, cortando el borde frontal superior y alcanzando el borde frontal inferior. Surcos cervicales profundos, anchos, arqueados posteriormente y en los machos terminando antes del margen anterolateral, en las hembras se extienden hasta este margen y forman una pequeña muesca en él. Región cardiaca del caparazón débilmente marcada. Región branquial casi al mismo nivel que el resto de la superficie dorsal del caparazón. Margen anterolateral iniciando de la muesca en la base de diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 20 a 24 gránulos, redondeados poco perceptibles en el macho y más evidentes en las hembras. Margen posterior del caparazón cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo ornamentado con algunos gránulos redondeados y con una muesca evidente en su base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco pequeño. Anténulas y fosas antenulares completamente visibles frontalmente, ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; diente epistomal de forma triangular, un poco dirigido anteriormente y casi al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subrectangular, ligeramente más ancha que larga, la relación anchura/longitud es de 1.20 (rango 0.83-1.4; n = 15). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con la muesca anterior poco marcada y el margen externo redondeado. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo igual a 0.73 (rango 0.54-0.88; n= 15).

Quelípedos asimétricos, quela mayor derecha, dedos dejando un hueco proximal esbelto y con las puntas mas oscuras que el resto de la quela; dientes del borde cortante de forma triangular.

Primer gonópodo esbelto, cilíndrico proximalmente y comprimido en la porción apical. En vistas caudal y distal, cavidad apical del gonópodo subcircular y dirigida lateralmente en un ángulo cercano a los 45° con respecto al eje principal del gonópodo; crestas lateral y mesial que la delimitan, ornamentadas con numerosas espinulas. Campo de espinas compuesto de aproximadamente 250 cerdas con poro terminal en la parte central y otras 130 cerdas alrededor de la abertura del canal espermático. En vista mesial, proyección caudo-marginal trilobulada, lóbulos distales triangulares (el ejemplar del frasco CNCR 16773, presenta los bordes de estos lóbulos aserrados); lóbulo proximal dirigido hacia la base del gonópodo, con forma de hacha y con un borde longitudinal bien marcado en la superficie interna. Prominencia meso-distal ausente. En vista cefalo-lateral proceso mesial alargado y dirigido en sentido cefalo-caudal, con una apariencia romboidal, cuyos extremos pueden ser agudos; extremo cefálico cerrando la cavidad del ápice con una expansión laminar redondeada o aguda; extremo caudal terminado en una espina aguda; el borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar una cresta central semicircular, que delimita el campo de espinas.

Distribución.- Restringida a una pequeña área en el norte del Estado de Oaxaca.

Localidad Tipo.- 10 km S de Valle Nacional (600 msnm), Municipio de San Juan Bautista Valle Nacional (17° 42' N, 96° 19' W), Oax.

Disposición de los Tipos.- Museo de Historia Natural de la Universidad de Tulane, Nueva Orleans, Louisiana, E.U.A.

Material examinado.- 2♂ LC 12.2–23.2 mm, AC 26.2–37.8 mm; 2♀ LC 15.4–18.0 mm, AC 24.1–29.0 mm; Raviche en la sierra norte de Oaxaca, Municipio de Villalta Zapotecos, Oax.; 7 de Junio de 1997; recol. G. Jardón; CNCR 17042. 1♂ LC 15.0 mm, AC 24.2 mm; 3♀ LC 9.0–15.3 mm, AC 14.0–24.6 mm; km. 56 de la carretera Tuxtepec-Oaxaca, Oax.; 7 de Junio de 1997; recol. A. Ibarra; CNCR 16776. 1♂ LC 11.8 mm, AC 19.0 mm; 2♀ LC 7.3–15.6 mm, AC 12.6–27.0 mm; Metates, km. 65 de la carretera Tuxtepec-Oaxaca, Oax. (850 msnm); Enero de 1996; recol. A. Ibarra; CNCR 16772. 2♂ LC 13.7–22.4 mm, AC 22.0–37.2 mm; 2♀ LC 24.6–39.3 mm, AC 37.2–45.8 mm; km. 52 de la carretera Tuxtepec-Oaxaca, Oax. (800 msnm); Enero de 1996; recol. A. Ibarra; CNCR 16773.

Observaciones.- La nueva ubicación taxonómica de la antigua especie *Disparithelphusa pecki* en el género *Pseudothelphusa*, crea un poco de confusión en cuanto a los caracteres diagnósticos que definen a este último taxon, ya que ahora se tiene que ampliar para incluir rasgos que únicamente se presentan en *P. pecki* y que la convierten en una forma *sui generis* entre el resto de sus congéneres. A nuestro juicio esta ubicación es temporal y un poco debido a la metodología filogenética empleada, es posible que al conocerse más especies con una morfología similar en el primer gonópodo del macho estas tiendan a agruparse para formar un subgrupo dentro de *Pseudothelphusa* o un grupo con el mismo nivel jerárquico.

***Pseudothelphusa peyotensis* Rodríguez y Smalley, 1969**
(Lám. XXXV)

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) peyotensis Rodríguez y Smalley, 1969: 88, fig. 20.

Pseudothelphusa peyotensis Rodríguez, 1982: 147, fig. 101. Villalobos, 1982: 221. Villalobos et al., 1993: 284. Alvarez y Villalobos, 1995: 92.

Caracteres de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 21.0 mm, AC 36.5 mm; CNCR 313).- Superficie dorsal del caparazón plana, con puntuaciones finas. Región gástrica un poco hinchada, se continúa hacia la porción frontal en donde se curva bruscamente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal inferior y formar una frente semivertical. Borde frontal superior marcado únicamente por el dobléz de la porción frontal. Frente lisa y débilmente bilobulada por una muesca media amplia y somera; borde frontal inferior parcialmente visible dorsalmente, resaltado y casi recto, sin concavidad media y con una ligera convexidad al nivel de las fosas antenulares; en vista frontal casi recto; en vista ventral, sin concavidad media y con una ligera convexidad al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales imperceptibles, débilmente insinuados. Porción frontal entre el borde frontal anterior y los lóbulos postfrontales convexa. Surco frontal medio amplio y moderadamente marcado. Surcos cervicales bien marcados, curvos y amplios, alcanzando el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica y branquial hinchadas; cardíaca plana y débilmente marcada. Margen anterolateral agudo y ornamentado con gránulos (24-25) apenas perceptibles, bajos y redondeados. Entre el surco cervical y el ángulo orbital externo, el margen es casi liso, los gránulos son bajos y se desvanecen hacia el ángulo orbital. Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo liso y sin muesca en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente a la porción inferior del borde frontal anterior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con granulaciones incipientes; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal; arcos que lo separan de los dientes laterales granulados. Apertura de los canales eferentes subrectangular, la relación anchura/longitud es de 1.7 (n= 1). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior suave y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.79 (n= 1).

Quelípedos desiguales. Margen inferior de la palma del quelípedo mayor

convexo. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares y dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes, tan amplio como la altura del dedo móvil en la mitad de su longitud. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal moderadamente sinuoso, primero dirigido mesialmente y la porción final con dirección distal; cavidad del ápice dirigida disto-lateralmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral; lóbulo proximal visible. Proceso mesial visible parcialmente, solo la mitad de la espina del borde lateral; superficie proximal con un lóbulo redondeado. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada, con la cresta distal curvada en la mitad caudal y recta hacia la mitad cefálica; lóbulo distal en forma de un diente pequeño y triangular, que se separa del lóbulo proximal por una muesca pequeña en forma de V y no sobresale o se encuentra al nivel del margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, en forma triangular ensanchándose distalmente, más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico liso y suavemente curvado en toda su longitud. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, con la punta dirigida cefálicamente y en una posición más cercana al eje medio del gonópodo. Lóbulo proximal laminar, paralelo en relación al cuerpo principal del gonópodo y con la superficie interna suavemente hinchada en la mitad distal, pero sin formar un borde medio; el borde cefálico se encuentra ampliamente curvado en toda su longitud. Proceso mesial bien desarrollado, extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina larga, esbelta y subaguda. El borde superior presenta una cresta recta y forma un ángulo de 90° con el borde interno, el cual también es recto y cierra cefálicamente la cavidad del ápice, quedando en contacto con la superficie interna de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas y se encuentra en un nivel más bajo que las crestas de la proyección caudo-marginal y la superficie lateral; el borde inferior es cóncavo, se extiende hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida latero-caudalmente. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida disto-mesialmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con aproximadamente 25 cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral; porción interna de las crestas caudal y de la proyección caudo-marginal, armadas con pequeñas espinas agudas.

Distribución.- Conocida sólo para la localidad Tipo.

Localidad Tipo.- Sierra Alica (700 msnm), 48 km S de San Juan Peyotán, Municipio de El Nayar (22° 25' N, 104° 23' W), Nay.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipo depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 313).

Material examinado.- 1♂ L.C. 8.5-21.0 mm., A.C. 12.7-36.5 mm; Sierra Alica (700 msnm), 48 km S de San Juan Peyotán, Municipio de El Nayar (22° 25' N, 104° 23' W); 6 de Febrero de 1957; recol. T.H. Lewis; CNCR 313.

Otras localidades registradas en la CNCR:

NAYARIT

Arroyo Mecatán (300 msnm), Mecatán, Municipio de San Blás (21° 32' N, 105° 7' W) (CNCR 8825, 8835, 8360). Arroyo El Guayabito, Mecatán, Municipio de San Blás (21° 32' N, 105° 7' W) (CNCR 8826, 8361). Chichicasta (1,160 msnm), Santa María del Oro, Municipio de Santa María del Oro (21° 20' N, 104° 35' W) (CNCR 8834). Cerro Cangrejo (700 msnm), 10 km NW de Mesa del Nayar, Municipio de El Nayar (22° 26' N, 105° 1' W) (CNCR 10555, 12557). Mesa del Nayar (1,380 msnm), Municipio de El Nayar (22° 13' N, 104° 39' W) (CNCR 10556). Arroyo Los Negros (280 msnm), 1 km de Colorado de la Mora, Municipio de Tepic (21° 41' N, 104° 38' W) (CNCR 11486, 11550). Km 8 desviación a Chacala (20 msnm), carretera Tepic-Puerto Vallarta, Municipio de Compostela (21° 10' N, 105° 11' W) (CNCR 12161, 12162, 12457, 12921). Manantial El Durazno (1,100 msnm), 2 km NNW de los Sabinos, Municipio de El Nayar (21° 5' N, 104° 38' W) (CNCR 12294).

Observaciones.- Ver observaciones en *P. leiophrys*. *Pseudothelphusa peyotensis* se distingue de *P. terrestris* por presentar la cresta distal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo, curvada en la mitad caudal y recta hacia la mitad cefálica.

Los ejemplares de Mesa del Nayar (CNCR 10555, 10556 y 12557), presentan ligeras modificaciones con respecto a la morfología de la proyección caudo-marginal y del proceso mesial del primer gonópodo. En la primera, el lóbulo distal esta reducido a un ángulo sobre el margen superior del lóbulo proximal. En cuanto al proceso mesial, es un poco más reducido y la espina lateral se sitúa en la mitad del margen externo, de tal forma que cuando el margen superior se une con el externo, forma un ángulo redondeado de casi 90° .

Pseudothelphusa rechingeri Pretzmann, 1965 (Lám. XXXVI)

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) rechingeri Pretzmann, 1965: 4.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana Bott, 1968: 40 (*pro parte*) (*fide* Rodríguez, 1982: 143).

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) rechingeri Rodríguez y Smalley, 1969: 89, fig. 21. Pretzmann, 1971: 22; 1972: 102, figs. 635-637, 700-702.

Pseudothelphusa rechingeri Rodríguez, 1982: 143, fig. 95. Villalobos, 1982: 221. Villalobos *et al.*, 1993: 284.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 16.2 mm, AC 26.5 mm; USNM 110653).- Superficie dorsal del caparazón plana, desnuda y con puntuaciones finas. Porción frontal sin borde superior, se extiende y se curva suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual es visible dorsalmente; en vista frontal el borde anterior es ligeramente ondulado, sin concavidad media, suavemente convexo a la altura de las fosas antenulares y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista dorsal bilobulado y con la porción media deprimida. Lóbulos postfrontales poco insinuados. Porción frontal entre el borde frontal anterior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco frontal medio débilmente insinuado. Surcos cervicales amplios y someros, rectos no alcanzando el margen anterolateral. Regiones ligeramente indicadas, gástrica y branquial poco hinchadas; cardíaca débilmente marcada. Margen anterolateral agudo y aserrado con gránulos subagudos (21). Entre el surco cervical y el ángulo orbital externo, el margen presenta los gránulos (6) más evidentes. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Órbitas con el ángulo externo suavemente granulado y con una muesca somera en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde somero. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con granulaciones incipientes; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subcircular. Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior suave y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.65 (n= 1).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Margen inferior de la palma del quelípedo mayor convexo. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares y dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal suavemente sinuoso; cavidad del ápice dirigida distalmente; superficie caudal terminada en una concavidad distal, amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial casi al nivel de la cresta distal de la superficie lateral y parcialmente visible, por lo menos las dos espinas del margen lateral. En vista mesial, proyección caudo-marginal apenas bilobulada y con el borde distal suavemente curvado en toda su longitud; lóbulo distal reducido a una

cresta pequeña e incipiente, armada con denticulos agudos (en el gonópodo derecho más evidente que en el izquierdo), que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale moderadamente del margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, en forma de hacha ensanchándose distalmente, un poco más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico curvado en toda su longitud. En vista cefálica, cresta denticulada de la proyección caudo-marginal, dirigida cefálicamente. Lóbulo proximal paralelo al cuerpo principal del gonópodo, con la superficie interna un ligeramente hinchada en la mitad distal, pero sin formar un borde medio; el borde cefálico se encuentra suavemente curvado en toda su longitud. Proceso mesial de tamaño moderado, extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma subtriangular, terminado lateralmente en dos espinas, la distal corta, triangular y subaguda, y la proximal larga, más esbelta y aguda. El borde superior es recto y forma un ángulo de 90° con el borde interno, el cual también es recto y cierra cefálicamente la cavidad del ápice, quedando en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es ligeramente convexo y termina en la espina lateral proximal, la cual se encuentra dirigida latero-caudalmente. En vista lateral, proceso mesial con la superficie caudal lisa. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, dirigida distalmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Especie conocida solo en dos localidades del estado de Sinaloa, situadas en los municipios de Elota y Concordia.

Localidad Tipo.- 4.5 km al W de Elota, Municipio de Elota (60 mns) (23° 58' 08" N, 106° 42' 39" W), Sin.

Disposición de los Tipos.- Holotipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 110653).

Material examinado.- 1♂ LC 16.2 mm, AC 26.5 mm; 4.5 km al W de Elota, Municipio de Elota (60 mns) (23° 58' 08" N, 106° 42' 39" W), Sin.; 24 de Noviembre de 1939; recols. C. M. Bogert y H. E. Vokes; USNM 110653. 1♂ LC 12.6 mm, AC 20.6 mm, 1♀ LC 14.6 mm, AC 23.7 mm; Rancho del Ing. Luis Peña R. (120 mns), cerca de la Concordia, Mpio. de Concordia (23° 17' N, 106° 03' W), Sin.; 19 de Julio de 1998; recol. A. Van der Heiden; Colección de Referencia Estación Mazatlán, ICMYL, No. Cat. 3974. 2♂ LC 21.5 y 22.0 mm, AC 35.0 y 37.2 mm; 3♀ LC 12.4-26.5 mm, AC 19.2-46.2 mm; Rancho del Ing. Luis Peña R. (120 mns), cerca de la Concordia, Mpio. de Concordia (23° 17' N, 106° 03' W), Sin.; 25 de Febrero de 2001; recol. A. Van der Heiden; CNCR sin número de catálogo.

Observaciones.- El holotipo de *Pseudothelphusa rechingeri* es un ejemplar pequeño, razón por la cual las regiones del caparazón son poco perceptibles, los gránulos del margen anterolateral son pequeños y los procesos apicales del gonópodo no tienen una buena definición.

***Pseudothelphusa seiferti* Hobbs Jr., 1980**
(Lám. XXXVII)

Pseudothelphusa seiferti Hobbs Jr., 1980: 357, figs. 1-2.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) seiferti Rodríguez, 1982: 209.

Pseudothelphusa seiferti Villalobos, 1993: 284.

Características de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 30.3 mm, AC 45.1 mm; USNM 173884).- Caparazón con la superficie dorsal plana en la porción central, lisa, sin cerdas y cubierta con puntuaciones finas. Región gástrica un poco hinchada, se curva en la porción frontal para formar una frente semivertical hasta alcanzar el borde frontal anterior. Borde superior marcado sólo por el doblez agudo del caparazón, es horizontal y se encuentra dividido por una muesca media. Borde frontal anterior fuerte, proyectado y visible dorsalmente; en vista frontal, es continuo, grueso y sinuoso, extendiéndose lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista ventral presenta concavidad media y es ligeramente convexo a la altura de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales moderadamente marcados. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales convexa. Surco medio angosto y somero, pero bien marcado. Surcos cervicales anchos y profundos, rectos y no alcanzan el margen anterolateral. Regiones moderadamente marcadas, gástrica ligeramente convexa hacia la porción anterior; branquial hinchada; cardíaca e intestinal deprimidas. Margen anterolateral agudamente redondeado y ornamentado con gránulos pequeños y poco marcados (♂ con 18-20). El espacio entre la muesca del surco cervical y el ángulo orbital externo, presenta 6 gránulos redondeados. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Órbitas con el ángulo externo bajo y con una muesca bien marcada; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hiato estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles parcialmente, estas últimas suavemente ensanchadas en la porción media y con una concavidad central amplia y somera el margen inferior; margen interno del segundo artejo basal sin proyección distal; septo interantenuar agudo y encajando justo en el centro de la muesca media del margen frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes subcircular. Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo

redondeado y con una muesca apenas insinuada y redondeada. Exópodo un poco más largo que la mitad del isquio del endópodo, la proporción longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípodo 0.61 (n= 1).

Quelípedos asimétricos, margen interno del mero ornamentado con tubérculos redondeados. Carpo con el borde interno aserrado y con una espina bien formada y subaguda. Quela mayor derecha, dedos dejando un hueco entre los bordes cortantes, dientes desgastados y triangulares en el holotipo. Dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado. Superficie de los dedos con puntuaciones oscuras, irregularmente dispuestas.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial con la superficie caudal lisa o armada proximalmente con un lóbulo incipiente. En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada y con la cresta distal curvada en la mitad caudal y recta en la cefálica; lóbulo distal en forma de un diente robusto, con el borde cefálico redondeado y sin sobrepasar el margen cefálico del lóbulo proximal, del cual se encuentra separado por una incisión corta. Lóbulo proximal alargado, en forma suboval, redondeado en el extremo proximal, un poco más largo que ancho y dirigido cefalo-proximalmente; margen cefálico liso y curvado en toda su longitud. En vista cefálica, lóbulos de la proyección caudo-marginal casi en el mismo nivel; lóbulo distal con la punta curvada cefalo-mesialmente. Lóbulo proximal ligeramente oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo, con la superficie interna hinchada en la mitad distal, pero sin formar un borde medio. Proceso mesial extendiéndose en posición transversal y de forma subtriangular; margen lateral terminado en una espina media, corta, triangular y aguda. El borde superior es subcircular y se extiende hacia el ángulo interno para formar una expansión laminar triangular y subaguda, que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es casi recto, presenta una ligera concavidad antes de terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida lateralmente. En vista lateral, cresta distal suavemente curvada en toda su longitud. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida cefálicamente. En vista distal, cavidad del ápice en U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con alrededor de 50 cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas casi alcanzan la cresta lateral.

Distribución.- A lo largo de la porción sur de Jalisco así como el centro y sur de Colima.

Localidad Tipo.- Cuenca del río Tuxpan, cañada 38 km S de Mazamitla, a un lado de la carretera (No. 110) Mazamitla-Cd. Guzmán, Municipio de Tamazula de Gordiano (19° 40' N, 103° 15' W), Jal., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estado Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 173884).

Material examinado.- 1♂ LC 30.3 mm, AC 45.1 mm; Río Tuxpan, 38 km S de Mazamitla (1,120 msnm), carretera 110, Municipio de Tamazula de Gordiano (19° 40' N, 103° 15' W), Jal.; 24 de Julio de 1978; recol. Wayne Seifert; USNM 173884.

Otras localidades registradas en la CNCR:

COLIMA

La Barragana (620 msnm), Comala, Municipio de Comala (19° 19' N, 103° 45' W) (CNCR 8824). Madrid (180 msnm), Municipio de Tecomán (19° 5' N, 103° 52' W) (CNCR 5876, 8364, 8794).

JALISCO

Río Ayotitlán (1,300 msnm), Sierra de Manantlán, Municipio de Tecolotlán (20° 13' N, 103° 56' W) (CNCR 7818). Arroyo Tecolote (360 msnm), 4 km NNE de Ciudad Castillo, Municipio de Casimiro Castillo (19° 37' N, 104° 24' W) (CNCR 6106). Arroyo Ayotitlán (800 msnm), Sierra de Manantlán, 5 km E de Ayotitlán, Municipio de El Limón (19° 25' N, 104° 9' W) (CNCR 6105). Las Juntas (800 msnm), Ejido de Ayotitlán, Sierra de Manantlán, Municipio de El Limón (19° 25' N, 104° 8' W) (CNCR 7650). Río Cuzalapa (580 msnm), Sierra de Manantlán, Municipio de Cuautitlán (19° 23' N, 104° 17' W) (CNCR 7747, 7817).

Observaciones.- Hobbs (1980) establece en la descripción original, que *P. seiferti* es una especie cercana a *P. belliana*, basándose en las similitudes de los procesos apicales del primer gonópodo del macho. En particular, en los procesos mesial (= lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal) y lateral (= proceso mesial) son muy semejantes en las dos especies, aunque varían ligeramente en posición y tamaño. En la nueva definición que se presenta en este estudio de la especie *P. belliana*, de acuerdo a ejemplares de la localidad Tipo, no se aprecia esa relación tan cercana entre el primer gonópodo del macho de ambas especies, aunque el patrón de la forma de los procesos apicales es parecido y se presenta en varias formas más, como las afines a *P. americana*. Es decir, se presenta la típica proyección caudo-marginal bilobulada con el lóbulo distal pequeño y triangular, y el lóbulo proximal en forma de hacha más largo que ancho, y con el margen cefálico liso. El proceso mesial es subtriangular y se encuentra armado en su margen lateral con una espina esbelta y aguda. *P. seiferti* se distingue de este grupo por tener el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal en la forma de un diente robusto, de buen tamaño, con el extremo cefálico redondeado y sin sobrepasar el margen cefálico del lóbulo proximal, del cual se encuentra separado por una incisión corta. El lóbulo proximal alargado (un poco más largo que ancho), en forma suboval, redondeado en el extremo proximal, y dirigido cefalo-proximalmente; margen cefálico liso y curvado en toda su longitud. El proceso mesial tiene forma subtriangular, con el margen lateral terminado en una espina media, corta, triangular y aguda; superficie caudal lisa o armada proximalmente

con un lóbulo incipiente.

El holotipo de *P. seiferti* proviene de una localidad al sur de Mazamitla, al sureste de Jalisco. Sin embargo, su área de distribución, sugerida por los registros en la CNCR, abarca desde el extremo norte de la Sierra de Manantlán, Jalisco, hasta el sur de Colima, creando una distribución disjunta con la localidad tipo.

***Pseudothelphusa sonorensis* Miles, 1967**
(Lám. XXXVIII)

Pseudothelphusa sonorensis Miles, 1967: 231, figs. 1-2.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) sonora Rodríguez y Smalley, 1969: 90, fig. 23.

Pseudothelphusa sonora Rodríguez, 1982: 144, fig. 97. Villalobos, 1982: 221.

Pseudothelphusa sonorensis Villalobos *et al.*, 1993: 284.

Caracteres de reconocimiento.- (HOLOTIPO ♂ LC 20.0 mm, AC 33.0 mm; USNM 122631). Caparazón con la superficie dorsal ligeramente convexa, lisa y cubierta con puntuaciones finas, un poco más marcadas en las áreas laterales. Porción frontal sin borde superior, se extiende y se curva gradualmente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior el cual casi está ligeramente resaltado de la superficie frontal, es liso y se continúa lateralmente para formar el margen superior de las órbitas; en vista dorsal sinuoso y con una concavidad media amplia y bien marcada; en vista frontal suavemente ondulado, convexo en las fosas antenulares y cóncavo en la porción media. Lóbulos postfrontales ausentes, marcado por manchas más claras que la coloración de la superficie dorsal. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco medio somero, partiendo la región frontal. Surcos cervicales someros, cortos y un poco arqueados, sin alcanzar el margen anterolateral. Regiones poco marcadas, gástrica y branquial hinchadas; cardíaca e intestinal, planas y débilmente marcadas. Margen anterolateral armado con gránulos pequeños y moderadamente resaltado. Margen posterior suavemente cóncavo.

Órbitas con el ángulo externo liso y con una muesca somera el margen anterolateral; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde alto y moderadamente robusto. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco pequeño. Anténulas y fosas antenulares visibles frontalmente; fosas antenulares ensanchadas en la porción media, por la ondulación de la borde frontal; septo interantennular afilado y en vista frontal está insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal ovoidal con el tercio externo más agudo y ornamentado con un mechón de cerdas. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas; porción lateral a la cavidad bucal con gránulos redondeados; diente epistomal de forma triangular y al nivel de los palpos de los terceros maxilípedos. Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con la muesca anterior bien marcada. Exópodo extendiéndose cerca de dos tercios de la longitud del isquio del endognato.

Quelípedos asimétricos, margen interno del mero ornamentado con

tubérculos redondeados. Carpo con una espina interna moderada y redondeada. Quela mayor con los dedos distalmente curvados hacia la porción interna y dejando un hueco amplio entre los bordes cortantes, el cual cierra hasta la punta de los dedos; dientes de los bordes con forma triangular. Dedo móvil moderadamente esbelto y ampliamente curvado. Superficie de los dedos con puntuaciones oscuras, irregularmente dispuestas.

Primer par de gonópodos del macho robusto. En vista caudal, con el tercio distal suavemente sinuoso; cavidad del ápice dirigida distalmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia e incipiente. Proyección caudo-marginal con la cresta distal más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial situado un poco más abajo de la cresta distal de la superficie lateral y sólo visible la espina lateral, que es larga, triangular y robusta; el resto de la superficie caudal lisa. En vista mesial, proyección caudo-marginal apenas bilobulada y con la cresta distal poco producida y curvada en toda su longitud; lóbulo distal reducido a una cresta bien formada y aserrada con denticulos subagudos, que se origina en el ángulo superior del lóbulo proximal y sobresale del margen cefálico. Lóbulo proximal en forma triangular, alargado (ligeramente más de dos veces la anchura) y dirigido proximalmente, con el margen cefálico, liso, recto y curvándose suavemente en el ultimo tercio hasta alcanzar el margen caudal, el cual es recto. En vista cefálica, tercio distal del gonópodo un poco inclinado mesialmente; cresta denticulada de la proyección caudo-marginal, dirigida cefálicamente. Lóbulo proximal ligeramente oblicuo en relación al cuerpo principal del gonópodo, superficie interna con un borde medio evidente; el borde cefálico casi recto en toda su longitud. Proceso mesial dispuesto en sentido transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular; borde superior con una cresta recta, continuándose hacia el borde interno para formar un ángulo recto (sin una expansión laminar), que cierra cefálicamente la cavidad del ápice y se extiende mesialmente hasta quedar en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde superior, se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. Margen lateral con una espina triangular, larga, robusta y aguda, dirigida lateralmente; borde inferior liso y ligeramente convexo en la mitad. En vista lateral, cavidad del ápice dirigida distalmente; cresta distal de la superficie lateral recta. Lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, no visible. En vista distal, cavidad del ápice en forma de U y presenta la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, que si sobrepasan la cresta lateral.

Distribución.- Sólo conocida para la localidad Tipo, en el Mpio. de Alamos, Son.

Localidad Tipo.- Al S de Minas Nuevas y La Aduana (495 msnm), Municipio de Alamos (27° 03' N, 109° 00' W), Son., México.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipo depositados en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estado Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 122631 Holotipo, USNM 122632 Paratipo).

Material examinado.- 1♂ LC 20.0 mm, AC 33.0 mm; Al S de Minas Nuevas y La Aduana (520 msnm), Municipio de Alamos (27° 02' 15" N, 109° 00' 35" W); 7 de Agosto de 1959; recol. M. W. Larson y S. Thomas ; USNM 122631.

Otras localidades registradas en el USNM:

SONORA

Guirocaba (400 msnm), Municipio de Alamos (26° 54' N, 108° 41' W) (USNM 189306). La Aduana (500 msnm), Municipio de Alamos (27° 02' 15" N, 109° 00' 35" W) (USNM 123106, 123107).

Observaciones.- *Pseudothelphusa sonorensis* representa el límite norte de la distribución de la familia Pseudothelphusidae en la localidad de la Aduana, Sonora (27° 02' N, 109° 00' W). Esta es una especie que se distribuye de los 520 msnm en adelante sobre el talud occidental de la Sierra Madre Occidental, sin penetrar en la llanura costera. La morfología del gonópodo muestra la reducción del proceso marginal en el ápice del mismo, al igual que otras especies que se distribuyen en la vertiente del Pacífico.

Pseudothelphusa (P.) terrestris Rathbun, 1893 (Lám. XXXIX)

Pseudothelphusa terrestris Rathbun, 1893: 651, figs. 6-7; 1898: 535, 537. Young, 1900: 213. Rathbun, 1905: 283. Coifmann, 1939: 109.

Potamocarcinus terrestris Ortmann, 1897: 318.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) terrestris Pretzmann, 1965: 4. Rodríguez y Smalley, 1969: 87, fig. 19. Chace y Hobbs, 1969: 150, fig. 43f. Pretzmann, 1971: 22; 1972: 103, figs. 605-607, 670-673.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana terrestris Bott, 1968: 41, fig. 2.

Pseudothelphusa terrestris Rodríguez, 1982: 147, fig. 100. Villalobos, 1982: 221. Villalobos *et al.*, 1993: 284.

Caracteres de reconocimiento (HOLOTIPO ♂ LC 21.5 mm, AC 35.6 mm; USNM 17723).- Superficie dorsal del caparazón plana, desnuda y con puntuaciones finas. Región gástrica hinchada, se continúa hacia la porción frontal en donde se curva bruscamente hacia abajo hasta alcanzar el borde frontal anterior y formar una frente casi semivertical. Borde frontal superior marcado únicamente por el doblez de la porción frontal. Frente lisa y débilmente bilobulada por una muesca media amplia y somera; borde frontal anterior visible dorsalmente, ondulado, concavidad media presente y suavemente convexo al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales moderadamente marcados. Porción frontal entre el borde frontal anterior y los lóbulos postfrontales suavemente convexa. Surco frontal medio somero pero bien marcado. Surcos cervicales bien marcados, rectos y amplios, alcanzando el margen anterolateral. Regiones moderadamente indicadas, gástrica y branquial hinchadas; cardiaca marcada como una depresión somera. Margen anterolateral agudamente redondeado y liso (en las hembras los gránulos son

bajos y redondeados, casi imperceptibles). Entre el surco cervical y el ángulo orbital externo, el margen es liso y un poco resaltado. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo liso, muesca en la base somera; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por un borde bajo. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares parcialmente visibles, con los bordes que definen las fosas, ligeramente ensanchadas en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar afilado y en vista frontal aparenta estar insertado directamente al borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal cubiertas con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con granulaciones incipientes; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo y al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal; arcos que lo separan de los dientes laterales granulados. Apertura de los canales eferentes subcircular. Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y con una muesca anterior suave y redondeada. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.76 (0.73-0.80; n= 3).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Margen inferior de la palma del quelípedo mayor convexo. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados y dejando un hueco moderado entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho moderadamente robusto. En vista caudal, con el tercio distal primero curvado mesialmente y en la porción final dirigido distalmente; cavidad del ápice dirigida distalmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal un poco más alta que la cresta de la superficie lateral. Proceso mesial parcialmente visible (solo la punta de la espina lateral). En vista mesial, proyección caudo-marginal bilobulada, con la cresta distal suavemente curvada en la mitad caudal y recta hacia la mitad cefálica; lóbulo distal en forma de un diente pequeño y triangular, separado del ángulo superior del lóbulo proximal por una muesca en forma de V y no sobresale del margen cefálico. Lóbulo proximal alargado, en forma triangular ensanchándose distalmente, más largo que ancho y dirigido proximalmente; margen cefálico recto y liso. En vista cefálica, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, con la punta dirigida cefalicamente y en una posición ligeramente más cercana al eje medio del gonópodo. Lóbulo proximal casi paralelo en relación al cuerpo principal del gonópodo; superficie interna suavemente hinchada en la mitad distal, pero sin formar un borde medio; el borde cefálico se encuentra ampliamente curvado en toda su longitud. Proceso mesial con tamaño reducido, extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo y de forma triangular, terminado lateralmente en una espina

pequeña, esbelta y subaguda. El borde superior presenta una cresta pequeña y ligeramente curvada; borde interno recto y sin formar una expansión laminar, cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es ampliamente cóncavo, se extiende hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida lateralmente. Cavidad del ápice en vistas lateral, ligeramente dirigida lateralmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con aproximadamente 50 cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Conocida sólo para la localidad Tipo.

Localidad Tipo.- Atemajac, 3 millas al W de Guadalajara (2,300 msnm), Municipio de Atemajac de Brizuela (20° 8' N, 103° 43' W), Jal.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipo depositados en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 17423 Holotipo).

Material examinado.- 1♂ LC 21.5 mm, AC 35.6 mm; 2♀ LC 17.8-19.3 mm, AC 29.6-31.5 mm; Atemajac, 3 millas al W de Guadalajara (2,300 msnm), Municipio de Atemajac de Brizuela (20° 8' N, 103° 43' W), Jal.; 15 de Abril de 1892; recol. P. L. Jouy; USNM 17423.

Otras localidades registradas en el USNM, pero no revisadas:

NAYARIT

San Blás (10 msnm), Municipio de San Blás (21° 32' N, 105° 17' W) (USNM 96302). San Diego (920 msnm), Tepic, Municipio de Tepic (21° 31' N, 104° 53' W) (USNM 20655).

Observaciones.- Ver en *P. leiophrys*. *Pseudothelphusa terrestris* se distingue de *P. leiophrys* y de *P. peyotensis*, por presentar la cresta distal del la proyección caudo-marginal recta o suavemente curvada en toda su longitud; además el lóbulo distal de esta no sobresale del margen cefálico.

DISCUSIÓN

La revisión de los ejemplares de la tribu *Pseudothelphusini* depositados en las colecciones crustáceos del Instituto de Biología, UNAM y del Museo de

pequeña, esbelta y subaguda. El borde superior presenta una cresta pequeña y ligeramente curvada; borde interno recto y sin formar una expansión laminar, cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el borde superior se interna en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas; el borde inferior es ampliamente cóncavo, se extiende hasta terminar en la espina lateral, la cual se encuentra dirigida lateralmente. Cavidad del ápice en vistas lateral, ligeramente dirigida lateralmente. En vista distal esta cavidad tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas amplio, pegado a la cresta lateral y armado con aproximadamente 50 cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas alcanzan o sobrepasan ligeramente la cresta lateral.

Distribución.- Conocida sólo para la localidad Tipo.

Localidad Tipo.- Atemajac, 3 millas al W de Guadalajara (2,300 msnm), Municipio de Atemajac de Brizuela (20° 8' N, 103° 43' W), Jal.

Disposición de los Tipos.- Holotipo y Paratipo depositados en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 17423 Holotipo).

Material examinado.- 1♂ LC 21.5 mm, AC 35.6 mm; 2♀ LC 17.8-19.3 mm, AC 29.6-31.5 mm; Atemajac, 3 millas al W de Guadalajara (2,300 msnm), Municipio de Atemajac de Brizuela (20° 8' N, 103° 43' W), Jal.; 15 de Abril de 1892; recol. P. L. Jouy; USNM 17423.

Otras localidades registradas en el USNM, pero no revisadas:

NAYARIT

San Blás (10 msnm), Municipio de San Blás (21° 32' N, 105° 17' W) (USNM 96302). San Diego (920 msnm), Tepic, Municipio de Tepic (21° 31' N, 104° 53' W) (USNM 20655).

Observaciones.- Ver en *P. leiophrys*. *Pseudothelphusa terrestris* se distingue de *P. leiophrys* y de *P. peyotensis*, por presentar la cresta distal del la proyección caudo-marginal recta o suavemente curvada en toda su longitud; además el lóbulo distal de esta no sobresale del margen cefálico.

DISCUSIÓN

La revisión de los ejemplares de la tribu **Pseudothelphusini** depositados en las colecciones crustáceos del Instituto de Biología, UNAM y del Museo de

Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian, permitió comprobar la escasa variabilidad intrapoblacional del primer gonópodo del macho, lo cual confirma la solidez de esta estructura como una herramienta taxonómica. El estudio de ambos acervos, también permitió la revalidación de especies que fueron sinonimizadas erróneamente y que a la luz del conocimiento actual del grupo deben ser “resucitadas”, para lo cual se presentan descripciones y fotos del apéndice reproductor del macho de estas formas. En un artículo posterior se hará una propuesta formal para el reconocimiento de *Pseudothelphusa dugesi*, *P. digueti* y *P. nelsoni*, como especies válidas.

Contraria a la revalidación propuesta en el párrafo anterior y también como resultado del análisis morfológico efectuado en los ejemplares, se encontró que la especie *Pseudothelphusa ayutlaensis* Alvarez y Villalobos (1997a), en realidad corresponde a un macho juvenil de *Gen. nov.1 galloi*, por lo cual se propone la sinonimización correspondiente.

En otros casos como los de *Pseudothelphusa belliana*, *P. digueti* y *P. dilatata*, la revisión de los tipos de descripción y la recolecta de ejemplares nuevos, ayudó a reconocer plenamente dichas especies, las cuales habían sido substituidas por ejemplares de otras localidades, pensando que se trataba de lo mismo, o las figuras del primer gonópodo del macho que presentaban los caracteres diagnósticos de la especie habían sido mal ilustradas. Por ejemplo, la especie *P. belliana*, fue presentada por Rodríguez y Smalley (1969) con organismos provenientes de San José Purúa en Michoacán, cuando la localidad Tipo de esta forma está ubicada en Chautipan cerca de Chilpancingo, Guerrero. La transmisión de esta información errónea, continuó durante más de 30 años, porque nadie excepto Pretzmann (1972), se preocupó por revisar la serie Tipo depositada en el Instituto Smithsonian. Al estudiar los cangrejos de ambas localidades, fue evidente que los de San José Purúa pertenecen a una especie no descrita para la ciencia, que en la tesis se presenta como *P. belliana* fma. Agua Blanca.

En las otras dos formas, Rodríguez y Smalley (1969) consideraron a *Pseudothelphusa digueti* como una sinonimia de *Pseudothelphusa dilatata*.

Pretzmann (1972) reconoce cada una de estas especies como formas distintas del subgénero *Pseudothelphusa (Manningiana)*, pero este hecho fue ignorado en las siguientes publicaciones sobre los pseudotelfúsidos de México. Rodríguez (1982) mantiene la idea de sinonimizar *P. digueti* a *P. dilatata*, y usa las figuras del primer gonópodo de los sintipos de *P. digueti* para ilustrar la especie *P. dilatata*.

No obstante, que el estatus taxonómico de *P. digueti* permaneció como sinonimia durante más de 30 años, la revisión de la serie Tipo de esta especie, depositada en el USNM, nos permitió reconocer diferencias morfológicas importantes en comparación con *P. dilatata*. Los rasgos que sobresalieron en este sentido fueron la forma de la porción frontal del caparazón y la ornamentación del borde lateral del proceso mesial del primer gonópodo del macho. Por otro lado, la presencia de ejemplares de ambas especies en el acervo de la CNCR, provenientes de localidades del estado de Jalisco, distintas a la localidad Tipo, confirmaron las observaciones realizadas en la serie Tipo, acerca de la separación de ambas especies. *Pseudothelphusa digueti* puede distinguirse de *P. dilatata*, por la ausencia del borde frontal superior y por la presencia de un surco frontal medio amplio y somero. Con respecto al primer gonópodo del macho *P. digueti* se diferencia de *P. dilatata*, por la presencia de un proceso mesial subrectangular y de tamaño moderado, su borde lateral el cual se encuentra armado con dos espinas y tiene el ángulo inferior ligeramente proyectado.

A pesar de que fue posible efectuar revisiones de las series Tipo depositadas en la CNCR y en la colección de crustáceos del USNM, en especies como *Pseudothelphusa americana*, el pobre estado de los ejemplares que integran la serie tipo y la ubicación ambigua de la localidad tipo, dada por De Saussure (1852) en el trabajo de descripción de la especie, se convirtieron en problemas que no se alcanzaron a solucionar. Aunque por evidencias indirectas (ver discusión en las observaciones de la especie), se sugiere que la localidad Tipo se puede ubicar en Chignahuapan, Puebla.

Al no tener una descripción y figuras del primer gonópodo exactas de *P. americana*, a lo largo de los años a esta especie se le han asignado ejemplares

de diferentes lugares, complicando aun más su identidad taxonómica. La recopilación de cangrejos de la mayoría de las localidades donde se ha citado la presencia de *P. americana*, permitió el reconocimiento de un complejo de formas distintas. En este capítulo sólo dos de ellas fueron presentadas, *P. americana* fma. Mixquiahuala y *P. americana* fma. Tehuacan, pero se tienen otras tres formas provenientes de Guerrero, Querétaro y Tlaxcala, que tienen que ser revisadas con detalle. En un artículo posterior serán descritas como especie nuevas.

Por la revisión de los ejemplares de ambos acervos (CNCR Y USNM), también fue evidente que *P. americana* no es la única especie con problemas de una ubicación ambigua de la localidad Tipo. Tan sólo en el género *Pseudothelphusa* para 13 especies los únicos ejemplares que se tienen a la fecha, son los que proceden de la localidad Tipo, de ellas el 50% se describieron en el siglo antepasado por especialistas que prácticamente desconocían el territorio mexicano, para estos carcinólogos era lo mismo poner Colima (*P. dilatata*) o Alta-Veracruz (*Tehuana complanata*), como localidad de recolecta, siendo que ambos nombres representan amplias extensiones geográficas. Otro ejemplo es el de *P. doenitzi* cuya localidad Tipo señalada por Pretzmann (1968) es Jalpan, México; en este caso aunque se le da un poco más de ubicación al sitio de recolecta, no se menciona el nombre del estado, y además en México existen tres localidades que se llaman por el mismo nombre. Estas imprecisiones en la ubicación de los sitios de recolecta constituyen fuente de errores que se transmiten de publicación en publicación.

Por otro lado, fue evidente que la representación que se tiene de la tribu *Pseudothelphusini* en el territorio mexicano está submuestreada (Fig. 29). Las casi 320 localidades registradas en las dos colecciones, significan un pequeño porcentaje de las que potencialmente pudieran tener representantes de estos cangrejos en sus ambientes dulceacuícolas. Una de las causas más importantes de esta escasa presencia, es que nunca se ha desarrollado un proyecto de muestreo sistemático, para conocer los cangrejos de agua dulce de México. La mayoría las muestras de pseudotelfúsidos depositadas en la CNCR y en la

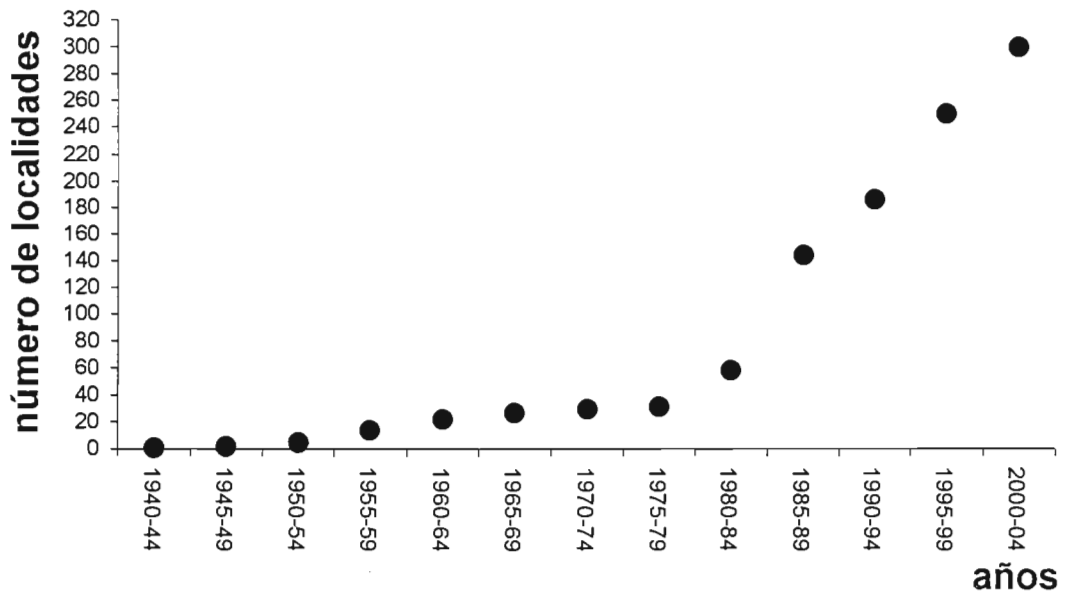


Figura 29. Número acumulado de localidades muestreadas entre 1940 y el 2004.

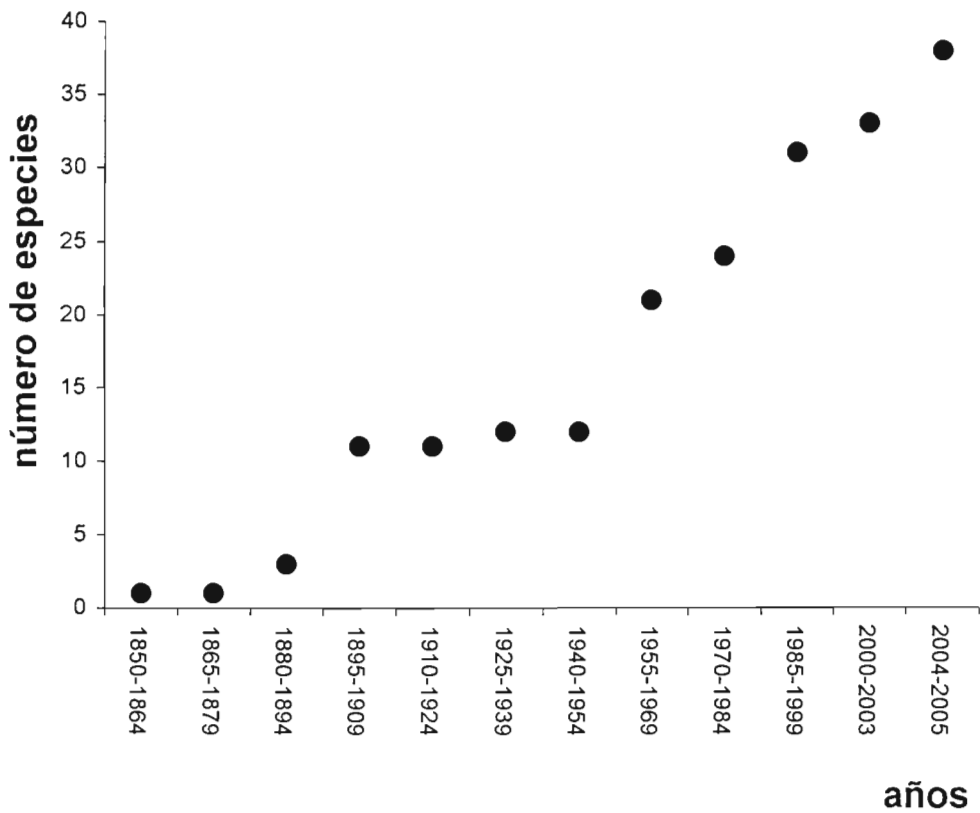


Figura 30. Número acumulado de especies descritas entre 1850 y el 2005.

colección de crustáceos del USNM, provienen de recolectas en las que estos cangrejos no eran el objetivo principal de estudio.

El presente estudio deja en claro que la diversificación que tiene la tribu **Pseudothelphusini**, está lejos de ser conocida plenamente (Fig. 30). Durante la revisión de las diferentes especies, se reconoció la existencia de complejos de especies que ameritan una revisión actualizada, con muestreos adicionales que ayuden complementar las muestras que se encuentran depositadas en las colecciones de referencia. Dichas recolectas aportarán información sobre el estado actual de las localidades y de las poblaciones de los cangrejos de agua dulce, principalmente de aquellas especies que fueron descritas en los siglos antepasado y pasado, y de las cuales no se ha vuelto a tener información reciente. Casos como el de ***Pseudothelphusa dugesi***, que se describió a finales del siglo antepasado (Rathbun, 1893) y que de esa fecha hasta el 2002, no se había vuelto a tener noticia de ella, ya casi cuando está extinta y solo quedan algunas poblaciones reducidas en manantiales aledaños al río San Antón en la ciudad de Cuernavaca, Mor., podrían estar describiendo la situación por la que pasan otras formas de estos cangrejos, de las cuales no se tienen datos que ayuden a incorporarlas en la lista de la NOM-059, para especies amenazadas o en peligro de extinción. Desde nuestro punto de vista todas las especies de la familia **Pseudothelphusidae** deberían ser consideradas en dicha lista, sin embargo la ausencia de estudios que aporten información básica impiden que se tomen las acciones pertinentes.

CONCLUSIONES

- 1) Debido a la escasa variabilidad intrapoblacional, que presentó el primer gonópodo del macho en los organismos revisados, se confirma la solidez de ésta estructura como una herramienta taxonómica.
- 2) Para denominar las diferentes superficies y elementos apicales del primer gonópodo del macho, se utiliza la nomenclatura propuesta en el capítulo de Filogenia.
- 3) Se confirma la separación de los géneros ***Tehuana*** y ***Pseudothelphusa***.

- 4) Con base en la revisión de los ejemplares Tipo y la recolecta de organismos en las localidades Tipo, se reconocen plenamente las especies ***Pseudothelphusa belliana***, ***P. digueti*** y ***P. dilatata***.
- 5) Se desconoce la ubicación geográfica de las localidades Tipo de ***Tehuana complanata***, ***Pseudothelphusa americana***, ***P. dilatata***, ***P. doenitzi*** y ***P. nelsoni***. De la última especie los únicos ejemplares que se conocen son los depositados en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian.
- 6) Las localidades Tipo de las especies ***Pseudothelphusa americana***, ***P. belliana***, ***P. doenitzi*** y ***P. dugesi***, se ubican con exactitud.
- 7) La representación actual de la tribu **Pseudothelphusini** en las colecciones revisadas, dista mucho de ser la mas completa. Es necesario desarrollar proyectos con muestreos intensivos en diferentes regiones de México para conocer la diversificación real del grupo, para determinar los límites verdaderos de la distribución geográfica de las especies y para conocer el estado actual de sus poblaciones así como de las localidades que ocupan. Todo esto con el objeto de determinar si deben ser incorporadas a la lista de especies amenazadas o en peligro de extinción.
- 8) La especie ***Pseudothelphusa dugesi*** debe ser incluida en la NOM-059.

Literatura citada

- Abele, L. G. & B. E. Felgenhauer, 1982. Decapoda (p. 296-325). *In*: S. P. Parker (ed.). Synopsis and classification of living organisms. MacGraw-Hill. New York.
- Alvarez, F. 1987. *Pseudothelphusa mexicana*, a new freshwater crab from the State of Guerrero, Mexico (**Brachyura: Pseudothelphusidae**). Proceedings of the Biological Society of Washington, 100(1): 1-4.
- Alvarez, F. 1989. *Smalleyus tricristatus*, new genus, new species, and *Pseudothelphusa parbelliana*, new species (**Brachyura: Pseudothelphusidae**) from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington, 102(1): 45-49.
- Alvarez, F. & J. L. Villalobos, 1990. *Pseudothelphusa galloi*, new species of freshwater crab (**Brachyura: Pseudothelphusidae**) from southwestern Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington, 103(1): 103-105.
- Alvarez, F. & J. L. Villalobos, 1991. A new genus and two new species of freshwater crabs from Mexico, *Odonthelphusa toninae* and *Stygothelphusa lopezformenti* (**Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae**). Proceedings of the Biological Society of Washington, 104(2): 288-294.
- Alvarez, F. & J. L. Villalobos, 1994a. Biogeography of the Mexican freshwater crabs (**Decapoda: Pseudothelphusidae**). Programs and Abstracts, The Crustacean Society 1994 Summer Meeting, Walpole, Maine: 46.
- Alvarez F. & J. L. Villalobos, 1994b. Two new species and one new combination of freshwater crabs from Mexico (**Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae**). Proceedings of the Biological Society of Washington, 107(4): 729-737.
- Alvarez, F. & J. L. Villalobos, 1995. Lista anotada de los Tipos de la Colección de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 1. Cangrejos Verdaderos del Infraorden Brachyura. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 46: 87-96.
- Alvarez, F. & J. L. Villalobos, 1996. Especie nueva de cangrejo de agua dulce género *Pseudothelphusa* (**Brachyura: Pseudothelphusidae**) de Guerrero, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, Serie Zoología, 67(2): 297-302.
- Alvarez, F., J. L. Villalobos & E. Lira, 1996. Decapoda (p. 103-129). *In*: J. Llorente-Bousquets, A. N. García-Aldrete y E. González-Soriano (eds.), Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Primera edición. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 660 pp.
- Alvarez, F. & J. L. Villalobos, 1997a. *Pseudothelphusa ayutlaensis*, a new species of freshwater crab (**Brachyura: Pseudothelphusidae**) from Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington, 110(3): 388-392.
- Alvarez, F. & J. L. Villalobos, 1997b. **Pseudothelphusidae y Trichodactylidae** (cangrejos) (p. 415-418). *In*: E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.) Historia Natural de la Región de los Tuxtlas, Veracruz. Primera Edición, UNAM-CONABIO. XIV + 647 pp.

- Alvarez, F. & J. L. Villalobos, 1998. Six new species of freshwater crabs (**Brachyura: Pseudothelphusidae**) from Chiapas, Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 18(1): 187-198.
- Alvarez, F., J. L. Villalobos, Y. Rojas & R. Robles, 1999. Listas y comentarios sobre los crustáceos decápodos de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 70(1): 1-27.
- Barbour, C. D., 1973. A biogeographical history of **Chyrostoma** (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia*, 1973(3): 553-556.
- Bott, R. 1967. Fluss-Krabben aus dem westlichen Mittelamerika (Crust., Decap.). *Senckenbergiana Biologica*, 48(5/6): 373-380.
- Bott, R. 1968. Fluss-Krabben aus dem östlichen Mittel-Amerika und von den Grossen Antillen (Crustacea, Decapoda). *Senckenbergiana Biologica*, 49(1): 39-49.
- Bott, R. 1969. Präadaptation, Evolution und Besiedlungsgeschichte der Süßwasserkrabben der Erde. *Natur und Museum*, 99(6): 266-275.
- Bott, R. 1970. Betrachtungen über die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Süßwasserkrabben nach der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Gen/Schweiz. *Review Suisse Zoologiques*, 77(2): 327-344.
- Bott, R. 1972. Stammesgeschichte und geographische Verbreitung der Süßwasserkrabben. *Natur und Museum, Frankfurt*, 102(2): 63-77.
- Bourillón, L., A. Cantú, F. Eccardi, E. Lira, E. Velarde, J. Ramírez & A. Zavala, 1991. Islas del Golfo de California. 2a Ed. Secretaría de Gobernación-Universidad Nacional Autónoma de México. México. 292 pp.
- Bowman, T. E. & L. G. Abele 1982. Classification of the recent Crustacea (p.1-27). *In*: L. G. Abele (ed.), *Systematics, the fossil record and biogeography. The Biology of Crustacea. vol. 1: Systematics, the Fossil Record and Biogeography.* Academic Press, New York, U.S.A. 319 pp.
- Brandis, D., V. Storch & M. Türkay, 1999. Morphology and function of the copulatory system in freshwater crabs of the genus **Potamon**. *Journal of Morphology*, 239: 157-166.
- Campos, M. R., C. Magalhaes & G. Rodríguez, 2002. The freshwater crabs of southern Colombia and their biogeographical affinities (**Brachyura: Pseudothelphusidae**). *Nauplius*, 10(1): 15-25.
- Cantú, A., F. Eccardi, E. Lira, J. Ramírez, M. Serrato y A. Zavala, 1991. México diverso. Un encuentro con su naturaleza. ISSSTE. 255 pp.
- Coifmann, I. 1939. Potamonidi della Guiana Inglese raccolti de Prof. Nello Beccari. *Arch. Zool. Ital.*, 27: 93-116.
- Coney, P. J., 1982. Plate tectonic constraints on the biogeography of middle America and the Caribbean region. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 69(3): 433-443.
- Contreras-Medina, R. & H. Eloisa-León, 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México (p. 197-211). *In*: J. Llorente Bousquets & J. J. Morrone (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones.* CONABIO - Facultad de Ciencias, UNAM.

- Croizat, L. 1976. Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, 15: 5-890.
- Cumberlidge, N. 1999. The freshwater crabs of West Africa. *Faune et flore tropicales*, 35: 1-382.
- Chace, F. A. & H. H. Hobbs, 1969. The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. *Bulletin of the United States National Museum*, 292: 1-258.
- Dana, J. D. 1852. Crustacea, Part 1. *In: United States Exploring Expedition during the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842, under the Command of Charles Wilkes, U.S.N.*, 13(1): i-viii + 1-685.
- De Cserna, Z., 1989. An outline of the geology of Mexico (p. 223-264). *In: A. W. Bally y A. R. Palmer (eds.)*, The geology of North America. An overview. The Geological Society of America, Vol. A.
- De Roguin, L. & C. Weber, 1993. Henri de Saussure. *Voyage aux Antilles et au Mexique 1854-1856*. Editions Olizane. Geneve-Suisse. 513 pp.
- De Saussure, H. 1857. Diagnosis de quelques Crustacés nouveaux des Antilles et du Mexique. *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée*, series 2, 9: 304-306.
- Díaz, H. & G. Rodríguez, 1977. The branchial chamber of some terrestrial and semiterrestrial crabs. *Biological Bulletin of the Mar. Biol. Lab., Woods Hole*, 153: 485-504.
- Doadrio, I & O. Domínguez (en prensa). Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome *b* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*.
- Ferrusquía, I. 1993. Geology of Mexico: A synopsis. 3-107 p. *In: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.)*, Biological diversity of Mexico: origins and distribution. Oxford University Press. New York. 812 pp.
- García-Madrugal, M. S. y J. R. Bastida-Zavala, 1998. Variaciones morfológicas de *Pseudothelphusa belliana* (Decapoda: Pseudothelphusidae) en Michoacán, México. *Revista de Biología Tropical*, 46(4): 921-927.
- Halfpeter, G., 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annals Review Entomology*, 32: 95-114.
- Halfpeter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central (p. 87-98). *In: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.)*, Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. CONABIO – Facultad de Ciencias, UNAM. 307 pp.
- Hennig, W. 1966. Elementos de una sistemática filogenética. UDEBA, Editorial Universitaria de Buenos Aires, Argentina. 353 pp.
- Hobbs, H., Jr., 1940. On the first pleopod of the male Cambari (Decapoda, Astacidae). *Proceedings of the Florida Academy of Sciences*, 5: 55-61.
- Hobbs, H., Jr., 1980. A new pseudothelphusid crab from the state of Jalisco, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 93(2): 357-361.
- Hobbs, H. III, 1991. A new pseudothelphusid crab from a cave in southern Costa Rica (Decapoda: Brachyura). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 104(2): 295-298.

- Huidobro, L., J. J. Morrone, J. L. Villalobos & F. Alvarez, sometido. Comparing distributional patterns between freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from Mexican transition zone. *Journal of Biogeography*.
- James, D. E., 1973. The evolution of the Andes (12: 136-146). *In*: F. Press and R. Siever (eds.), *Planet Earth. Readings from Scientific American*. 333 p.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries & D. M. Williams, 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis*. Second Edition. Oxford University Press. New York. 228 pp.
- Latreille, P. A. 1819. Potamophile. *In*: Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle a appliquée aux arts, a l'agriculture, a l'economie rural et domestique, a la mediciné, etc., 28: 58.
- Latreille, P. A. 1825. Article <<*Thelphusa*>> [et <<*Trichodactyle*>>]. *In*: Encyclopédie Méthodique, d'Histoire Naturelle, Entomologie, 10: 561-564.
- Latreille, 1831. Cours d'entomologie ou de l'histoire naturelle des Crustacés, Arachnides, Myriapodes et Insectes. Exposition méthodique des ordres, des familles et des genres de trios premieres classes. Paris, 8°: i-xiii + 1-568, atlas: 1-27, pl. 1-24.
- Llorente-Bousquets, J. 1996. Biogeografía de artrópodos de México: ¿Hacia un nuevo enfoque? (p. 41-56). *In*: J. Llorente-Bousquets, A. N. García-Aldrete y E. González-Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. Primera edición. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 660 pp.
- López-Ramos, E., 2001. Evolución tectónica de América Central, del Sur y el Caribe (p. 15-22) . *In*: J. Llorente y J. J. Morrone (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. 277 pp.
- Maddison, W. P. & D. R. Maddison, 2000, *MacClade*. Ver. 4.0. Analysis of Phylogeny and Character Evolution. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Magalhaes, C. 2003. Familias *Pseudothelphusidae* e *Trichodactylidae* (p. 143-287). *In*: G. A. S. Melo (ed.), *Manual de Identificao dos Crustacea Decapoda de agua doce do Brasil*. Editora Loyola. Sao Paulo, Brasil. 429 pp.
- Marshall, C. J. & J. K. Liebherr, 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography*, 27:203-216.
- Martin, J. W. & G. E. Davis, 2001. An updated classification of the recent **Crustacea**. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 39: 1-124.
- Mateos, M., O. I. Sanjur, & R. C. Vrijenhoek, 2002. Historical biogeography of the livebearing fish genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae: Cyprinodontiformes). *Evolution*, 56:972-984.
- Miles, P. S. 1967. A new species of fresh water crab from northwestern Mexico (*Pseudothelphusa*, **Potamonidae**). *Journal of Arizona Academy of Science*, 4: 231-233.
- Miller, R. R. 1982. **Pisces** (p. 486-501). *In*: S. H. Hulbert y A. Villalobos (eds.), *Aquatic Biota of Mexico, Central America and the West Indies*, San Diego State University, San Diego, California. 529 pp.

- Miller, R. R. & M. L. Smith, 1986. Origin and geography of the fishes of central Mexico (p. 491-517). *In: C. H. Hocutt y E. O. Wiley (eds.), The zoogeography of North American freshwater fishes.* John Wiley & Sons, New York. 866 pp.
- Milne-Edwards, A. 1866. Descriptions de trois nouvelles espèces du genre *Boscia*, Crustacés Brachyures de la tribu des Telphusiens. *Annals de la Societe entomologique. Fr., series 4, 6:* 203-205.
- Milne-Edwards, A. 1869. Revision du Genre *Thelphusa* et description de quelques espèces nouvelles faisant partie de la collection du Muséum. *Nouveaux Archives du Museum Histoire Naturelle, Paris, 5:* 161-191, pl. VIII-XI.
- Milne-Edwards, H. 1837. Histoire naturelle des Crustacés; comprenant l'anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux, 2: 1-532.
- Milne-Edwards, H. 1853. Mémoire sur la famille des Ocypodiens. *Annls. Sci. nat., Zool., 20(3):* 163-228.
- Milne-Edwards, H. & H. Lucas, 1842-1844. Crustacés. *In: A. Orbigny, Voyage dans l'Amérique meridionales dans le cours des années 1826-1833, 6(1):* 1-39; Atlas, 9, pl. 1-17. Paris.
- Moncayo, E., I. Israde & V. H. Garduño, 2001. La cherehuita *Hubbsini turneri* De Buen (1941) (Pises: Goodeidae). Origen, distribución y su uso en la regionalización de la cuenca del Lerma. *Hidrobiológica, 11(1):* 1-18.
- Morrone, J. J. 2000. El lenguaje de la cladística. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial. UNAM. 109 pp.
- Morrone, J. J. 2001. Sistemática, Biogeografía, Evolución los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. 124 pp.
- Morrone, J. J. & Márquez, J. 2003. Aproximación a un atlas biogeográfico mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas (p. 217-220). *In: J. J. Morrone y J. Llorente Bousquets (eds.), Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía.* CONABIO - Facultad de Ciencias, UNAM. 307 pp.
- Ng, Peter & Rodríguez, G. 1995. Freshwater crabs as poor zoogeographical indicators: a critique of Banarescu (1990). *Crustaceana, 68(5):* 636-645.
- Nixon, K.C. 1999. Winclada v. 0.9.99 v. Beta. University of Cornell, Ithaca, New York.
- Nobili, G. 1897. Decapodi terrestre e d'acqua dolce. *In: Viaggio del Dr. Enrico Festa nella Republica dell'Ecuador e regioni vecine. I. Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. R. Univ. Torino, 12(275):* 1-6.
- Ortega-Gutiérrez, F., R. L. Sedlock y R. C. Spedd, 2000. Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico (p. 3-59). *In: J. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.), Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento.* UNAM, CONABIO y BAYER. 676 pp.
- Ortmann, A. 1893. Die Decapoden-Krebse des Strasbourg Museums, mit besonderer berücksichtigung der von Herrn Dr. Döderlein bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum aufbewahrten Formen. VII. Theil. Abtheilung: Brachyura (*Brachyura genuina* Boas) II. Unterabtheilung: Cancroidea, 2. Section: Cancrinea, 1. Gruppe: Cyclometopa. *Zoologische Jahrbücher Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere, 7:* 411-495.

- Ortmann, A. 1897. Carcinologische Studien. Zoologische Jahrbücher Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere, 10: 258-372.
- Ortmann, A. 1902. The geographical distribution of freshwater decapods and its bearing upon ancient geography. Proceedings of the American Philosophical Society, 41(171): 267-400.
- Pretzmann, G. 1965. Vorläufiger Bericht über die Familie **Pseudothelphusidae**. Anzeiger der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse der Österreichische Akademie der Wissenschaften, 1965(1): 1-10.
- Pretzmann, G. 1968. Mexikanische Süßwasserkrabben der Gattung **Pseudothelphusa**. Ent. NachrBl., Wien, 15(2): 6-8.
- Pretzmann, G. 1971. Fortschritte in der Klassifizierung der **Pseudothelphusidae**. Aus den Sitzungsberichten der Österreichische Akademie der Wissenschaften, 179(8): 15-24.
- Pretzmann, G. 1972. Die **Pseudothelphusidae (Crustacea Brachyura)**. Zoologica, Stuttgart, 42(120), pt. 1: 1-182.
- Pretzmann, G. 1973. Grundlagen und Ergebnisse der Systematik der **Pseudothelphusidae**. Z. zool. Syst. Evol. Forsch., 11(3): 196-218.
- Pretzmann, G. 1975. Zur systematik der Pseudothelphusidae (Decapoda, Brachyura). Crustaceana, 27(3): 294-302.
- Pretzmann, G. 1980. Von Dr. Ivo Poglayen-Neuwall 1975 in Mittelamerika gesammelte Krabben. Annalen Naturhistorischen Museum Wien, 83: 485-504.
- Randall, J. W. 1840. Catalogue of the **Crustacea** brought by Thomas Nuttall and J. K. Townsend, from the west coast of North America and the Sandwich Islands, with descriptions of such species as are apparently new, among which are included several species of different localities, previously existing in the collection of the Academy. Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 18(1): 106-147.
- Rathbun, M. J. 1893. Descriptions of new species of American freshwater crabs. Proceedings of the United States National Museum, 16(959): 649-661.
- Rathbun, M. J. 1895(1896). Description of two species of fresh-water crabs from Costa Rica. Proceedings of the United States National Museum, 18(1071): 377-379.
- Rathbun, M. J. 1898. A contribution to a knowledge of the fresh-water crabs of America. The **Pseudothelphusinae**. Proceedings of the United States National Museum, 21(1158): 507-537.
- Rathbun, M. J. 1905. Les Crabes d'eau douce (**Potamonidae**). Nouvelles Archives du Museum d'Histoire naturelle, Paris, series 4, 7: 159-321.
- Rathbun, M. J. 1933. A new species of **Pseudothelphusa** from México. Journal of Washington Academy of Science, 23(7): 360.
- Rodríguez, G. 1982. Les crabes d'eau douce d'Amérique. Famille des **Pseudothelphusidae**. Faune Tropical, 22 : 1-223.

- Rodríguez, G. 1986. Center of radiation of freshwater crabs in the Neotropics (p. 51-67). *In*: R. H. Gore and K. L. Heck (eds.), *Crustacean Biogeography*. Crustacean Issues 4. Balkema, Rotterdam.
- Rodríguez, G. 1992. The freshwater crabs of America. *Faune Tropicale*, 31: 1-189.
- Rodríguez, G. & A. Smalley, 1969. Los cangrejos de agua dulce de México de la familia **Pseudothelphusidae** (Crustacea, **Brachyura**). *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México*, 40(1): 69-112.
- Rodríguez, G. & M. R. Campos, 1989. Cladistic relationships of freshwater crabs of the tribe **Strengerianini** (Decapoda: **Pseudothelphusidae**) from the northern Andes, with comments on their biogeography and descriptions of new species. *Journal of Crustacean Biology*, 9(1): 141-156.
- Rodríguez, G. & M. R. Campos, 1998. A cladistic revisión of the genus **Fredius** (Crustacea; Decapoda; Pseudothelphusidae) and its significance to the biogeography of the Guianan lowlands of South America. *Journal of Natural History*, 32: 763-765.
- Scheltema, R. S., 1988. Initial evidence for the transport of teleplanic larvae of benthic invertebrates across the east Pacific barrier. *Biological Bulletin*, 174: 145-152.
- Smalley, A. inédito. A list of **Pseudothelphusidae** of Mexico. 30 pp.
- Smalley, A. 1964a. A terminology for the gonopods of the American river crabs. *Systematic Zoology*, 13(1): 28-31.
- Smalley, A. 1964b. The river crabs of Costa Rica, and the subfamilies of the Pseudothelphusidae. *Tulane Studies in Zoology*, 12(6): 5-13.
- Smalley, A. 1970. A new genus of freshwater crabs from Guatemala, with a key to the middle American genera (Crustacea, Decapoda, **Pseudothelphusidae**). *American Middle Naturalist*, 83(1): 96-106.
- Smalley, A. & D. L. Adkison, 1984. **Disparithelphusa pecki**, a new genus and species of freshwater crab from Mexico (**Brachyura: Pseudothelphusidae**). *Journal of Crustacean Biology*, 4(1): 127-133.
- Smith, S. I. 1870. Notes on American Crustacea. No. 1. Ocyphodoidea. *Transactions of Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 2: 113-176.
- Spears T., N. Cumberlidge & L. G. Abele, 2000. A molecular-based phylogeny of the freshwater crabs. Programs and Abstracts, The Crustacean Society 2000 Summer Meeting, Puerto Vallarta Mexico: 46.
- Sternberg R., N. Cumberlidge & G. Rodríguez, 1999. On the marine sister groups of the freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Journal of Zoology, Systematics and Evolution Research*, 37: 19-38.
- Sternberg R. & N. Cumberlidge, 2001. Notes on the position of true freshwater crabs within the brachyrhynchan Eubrachyura (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Hydrobiologia*, 449: 21-39.
- Stimpson, W. 1858. Prodomus descriptionis animalium evertibratorum, quae in Expeditione ad Ocenum Pacificum Septentrionalem, a republica Federata missa, Cadwaladaro Ringgold et Johanne Rodgers Ducibus, observavit et descripsit W. Stimpson. Pars V.

Crustacea Ocypodoidea. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 10: 93-110.

- Stimpson, W. 1860. Notes on North American Crustacea, in the Museum of the Smithsonian Institution. N° 11. Annals of the Lyceum of Natural History, 7: 177-246.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP-Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Ver. 4.0.0.b10
- Tamayo, J. L., 1949. Geografía general de México. Geografía física. Cooperativa de los Talleres Gráficos de la Nación. México. Tomo I. 628 pp.
- Thiele, K. 1993. The holy grail of the perfect character: The cladistic treatment of morphometric data. Cladistics, 9: 275-304.
- Türkay, M. 1978. Die identität von *Pseudothelphusa complanata* Rathbun, 1905 mit Bemerkungen zu *Pseudothelphusa (Tehuana)* Rodriguez and Smalley, 1969 (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). Senckenbergiana Biologica, 59(1/2):143-150.
- Villalobos, A. 1955. Cambarinos de la fauna Mexicana (Crustacea Decapoda). Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. 290 pp.
- Villalobos, A. 1982. **Decapoda** (p. 215-239). In: S. H. Hulbert y A. Villalobos (eds.), Aquatic Biota of Mexico, Central America and the West Indies, San Diego State University, San Diego, California. 529 pp.
- Villalobos, J. L., A. Cantú Díaz & E. Lira, 1993. Los Crustáceos Dulceacuícolas de México, 267-290 p. In: R. Gío-Argáez y E. López-Ochoterena (eds.), Diversidad Biológica en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, Volumen Especial XLIV.
- Villalobos, J. L., Y. Rojas y F. Alvarez, 1999. La Familia **Cambaridae** en México: Sistemática y Distribución Geográfica. I Reunión Regional de Astacología. Cuernavaca, Morelos.
- Villalobos, J. L. & F. Alvarez, 2003. Two new species of freshwater crabs of the genus *Tehuana* (Brachyura: Pseudothelphusidae) from southern Mexico. Journal of Crustacean Biology, 23(1): 223-229.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk, 1991. The complete cladist. The University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publication No. 19. 158 pp.
- Young, Ch. G. 1900. The stalked-eyed Crustacea of British Guiana, West Indies and Bermuda. London. 514 pp.

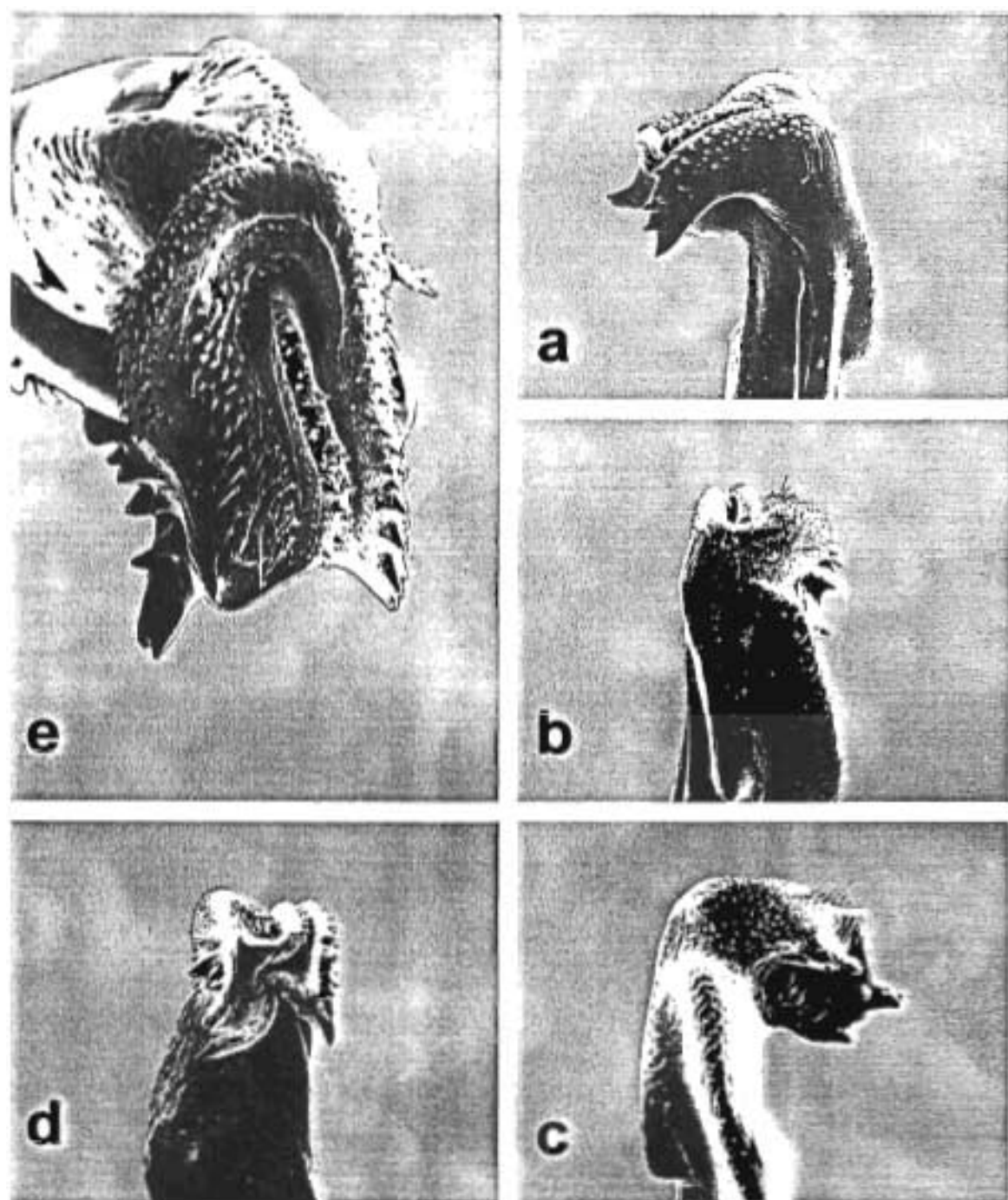


Lámina I. Primer gonópodo del macho de *Smalleyus tricristatus* Alvarez, 1989 (Holotipo – CNCR 7029): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

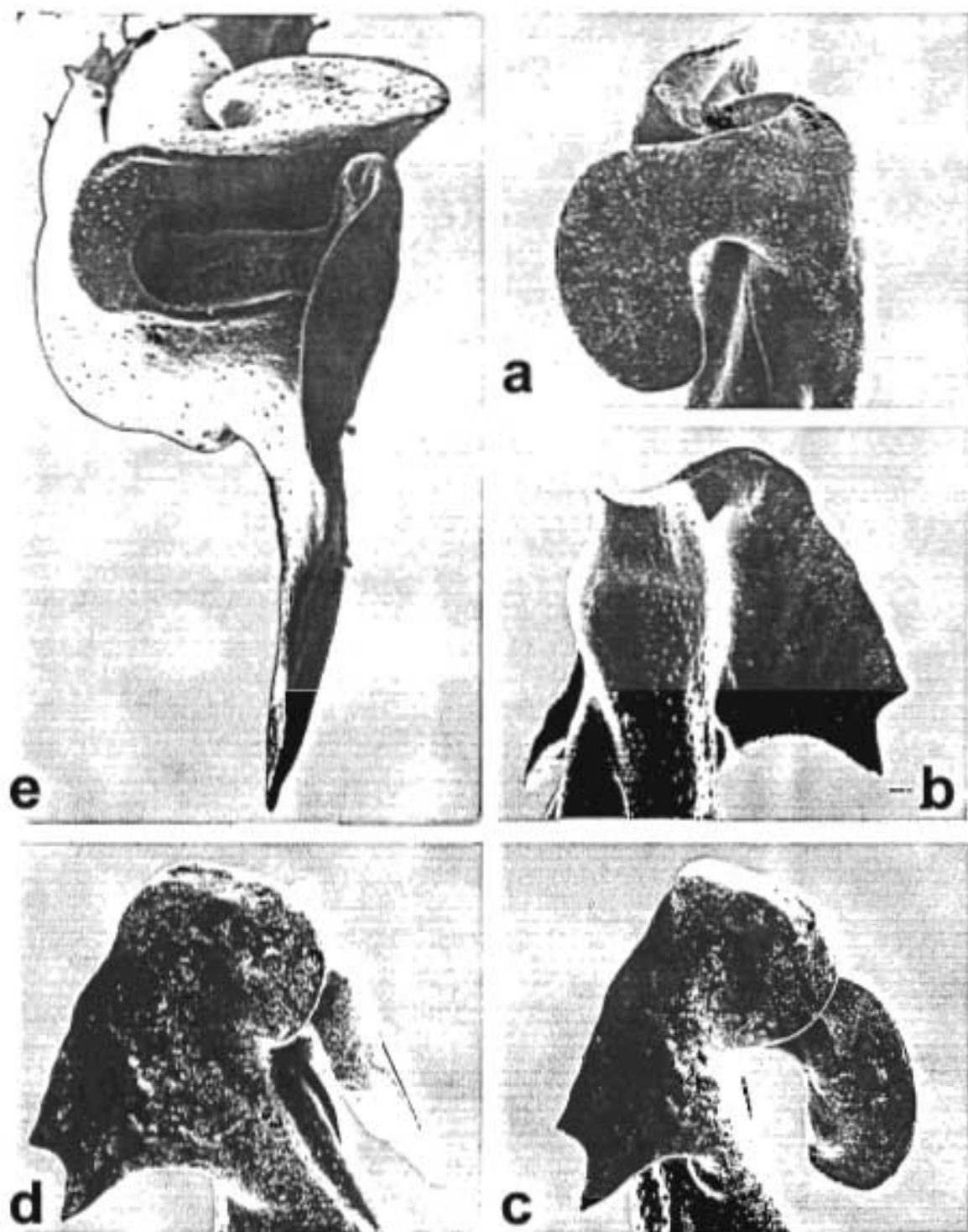


Lámina II. Primer gonópodo del macho de *Gen. nov. 1 galloi* (Alvarez y Villalobos, 1990) (Holotipo CNCR - 3479): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista latero-cefálica. e) Vista distal.

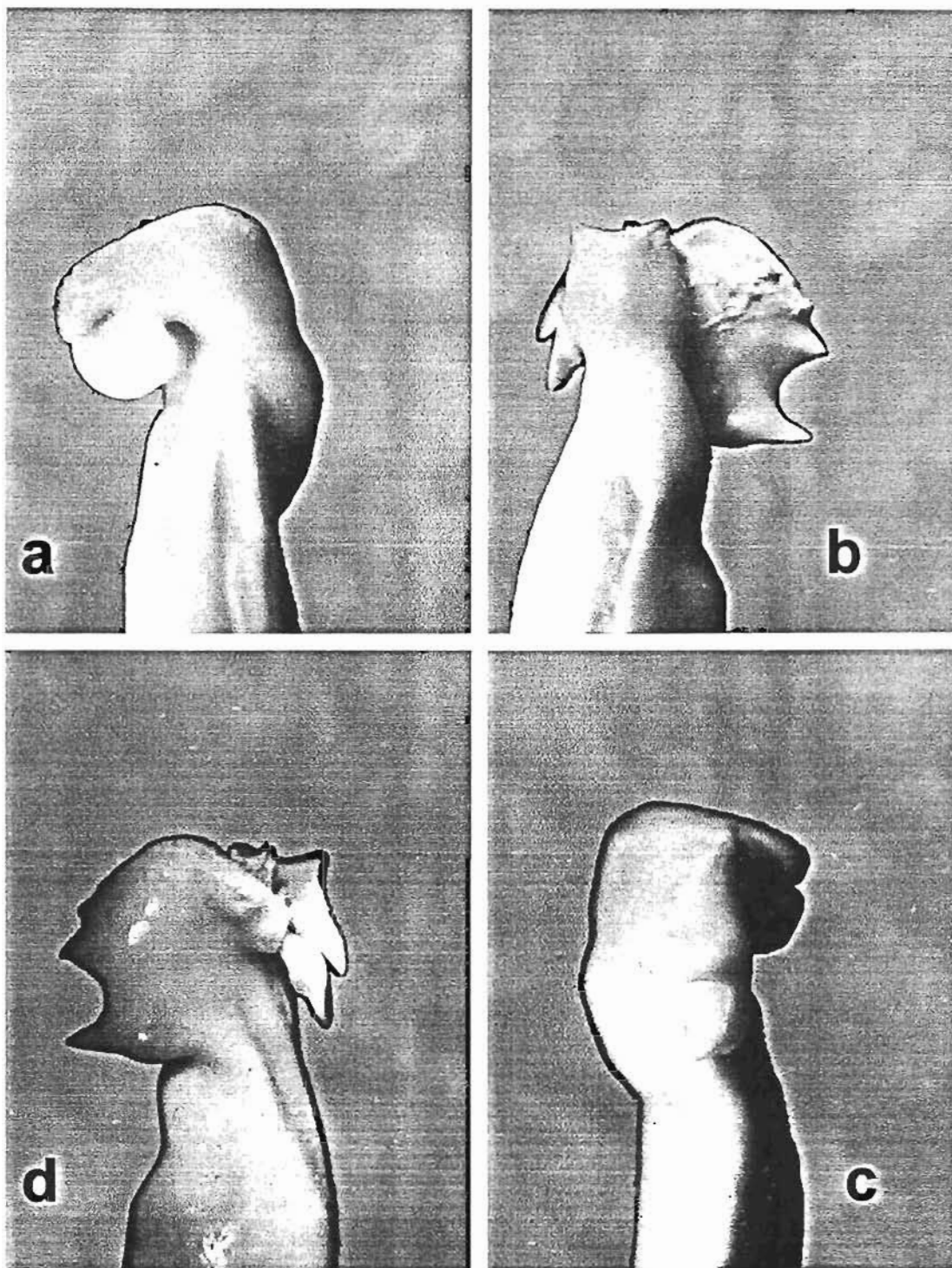


Lámina III. Primer gonópodo del macho de *Gen. nov. 2 sulcifrons* (Rathbun, 1898) (Holotipo USNM – 30327): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

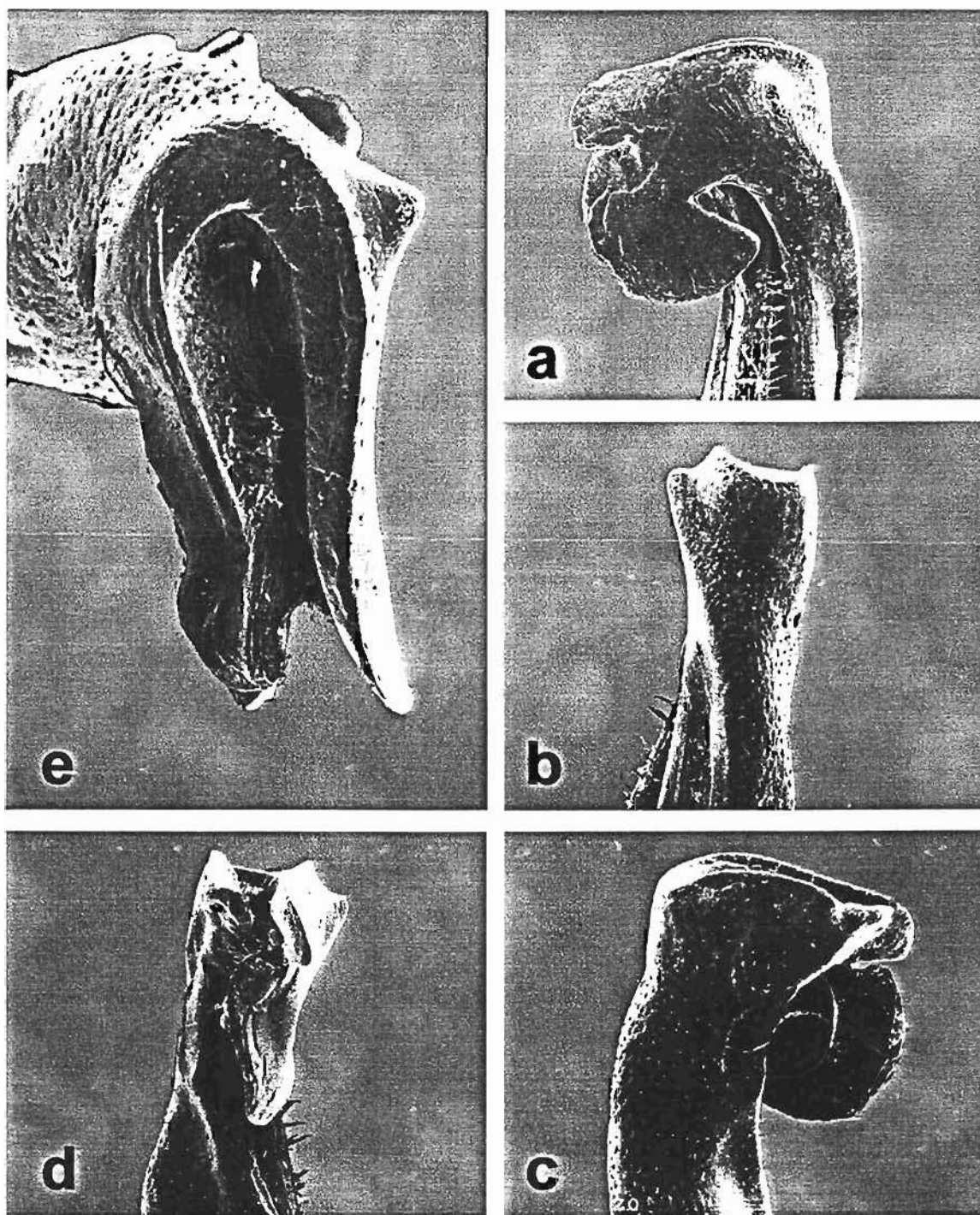


Lámina IV. Primer gonópodo del macho de *Tehuana complanata* (Rathbun, 1905) (Ejemplar CNCR - 311): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

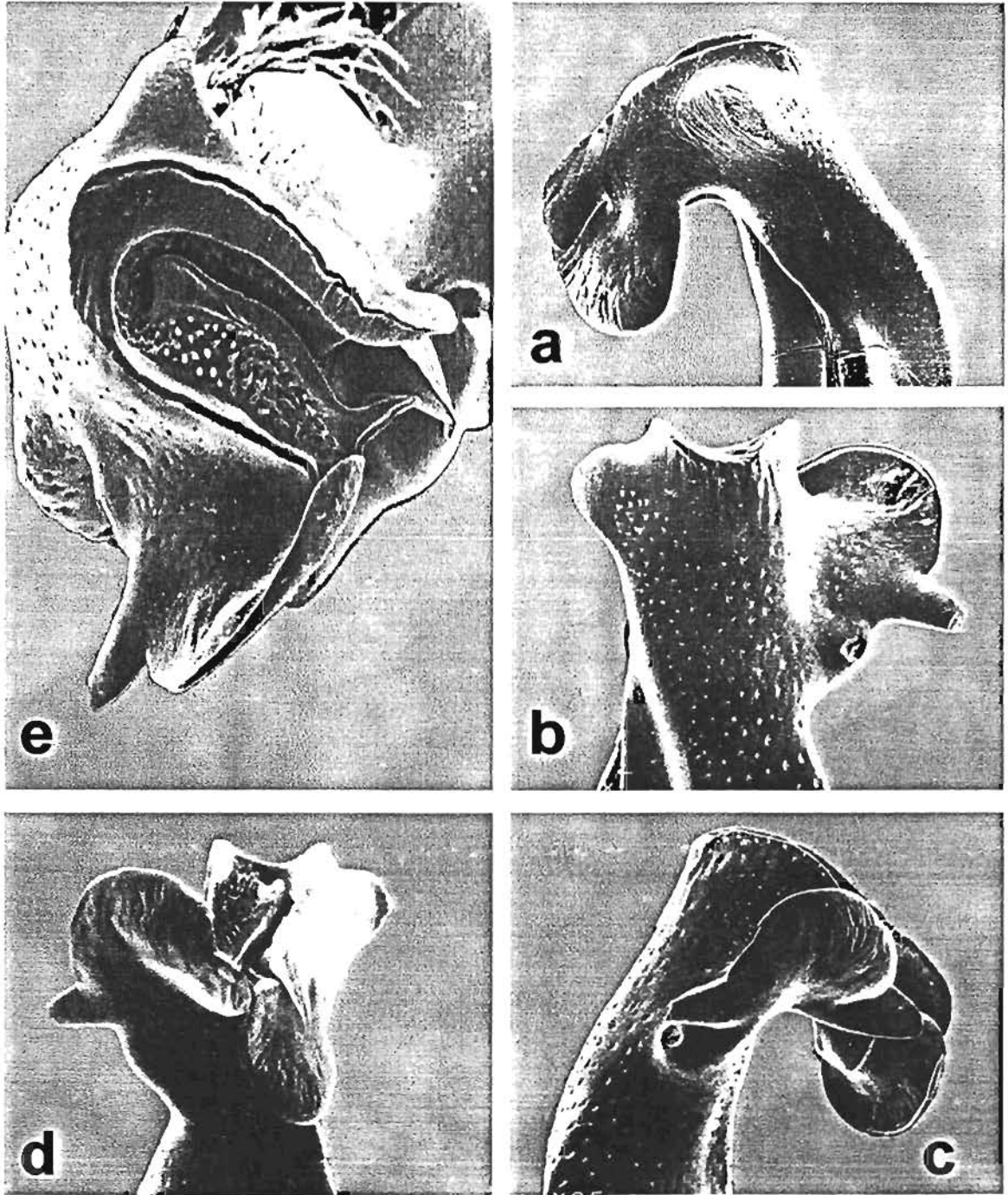


Lámina V. Primer gonópodo del macho de *Tehuana chontalpaensis* Villalobos y Alvarez, 2003 (Holotipo – CNCR 18952): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

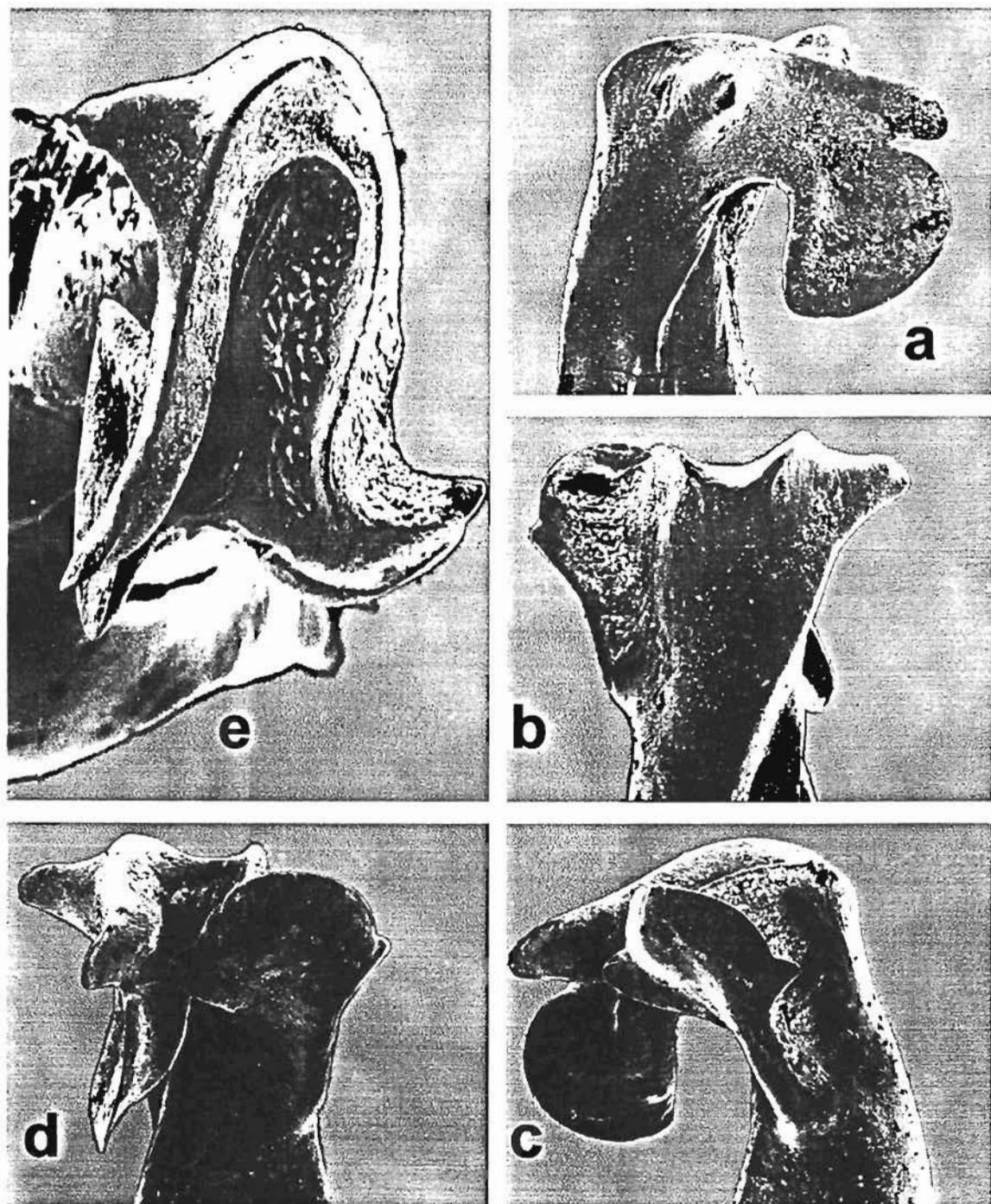


Lámina VI. Primer gonópodo del macho de *Tehuana diabolis* Pretzmann, 1978 (Ejemplar Topotipo CNCR - 12956): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

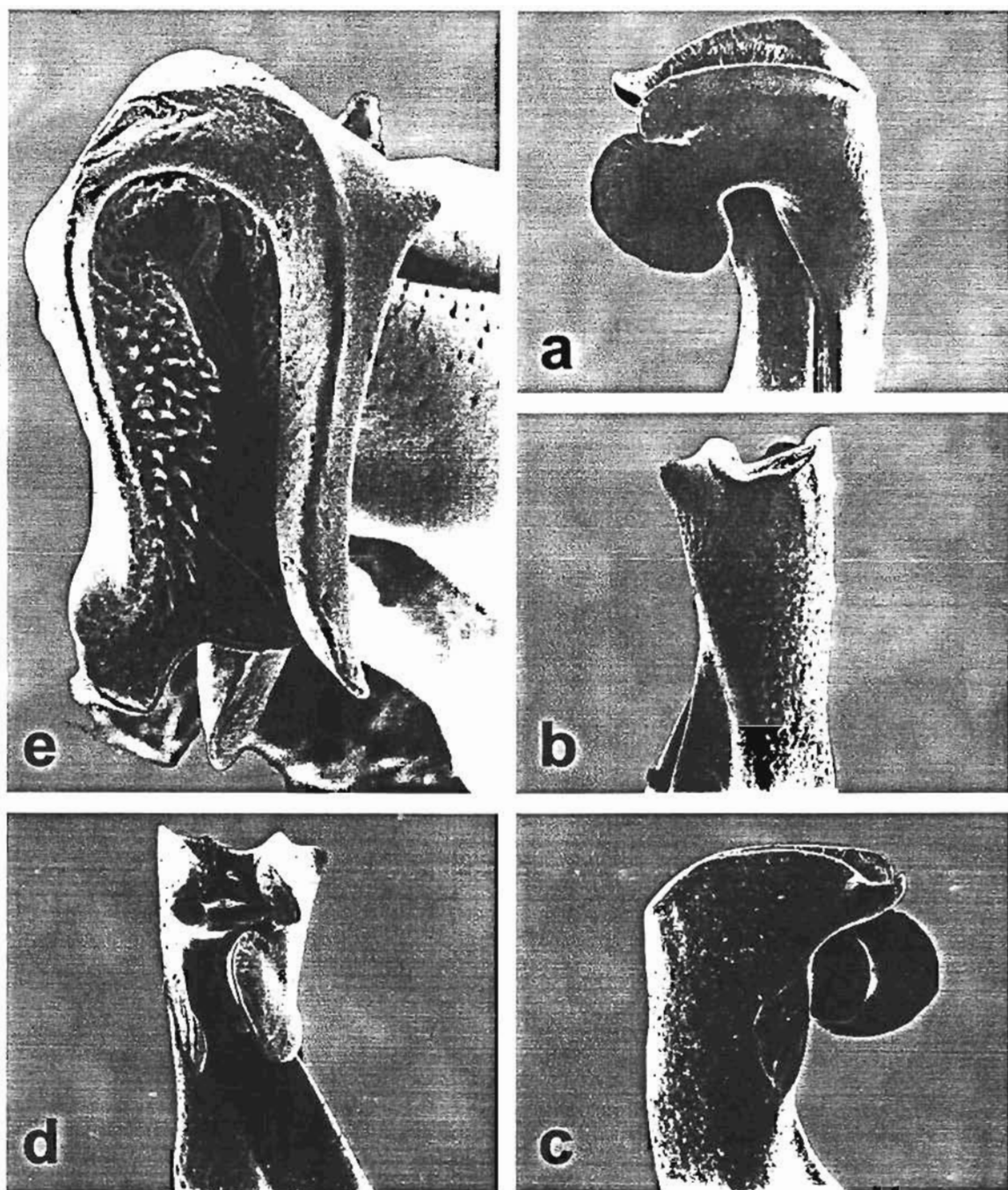


Lámina VII. Primer gonópodo del macho de *Tehuana jacatepecensis* Villalobos y Alvarez, 2003 (Holotipo – CNCR 11920): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

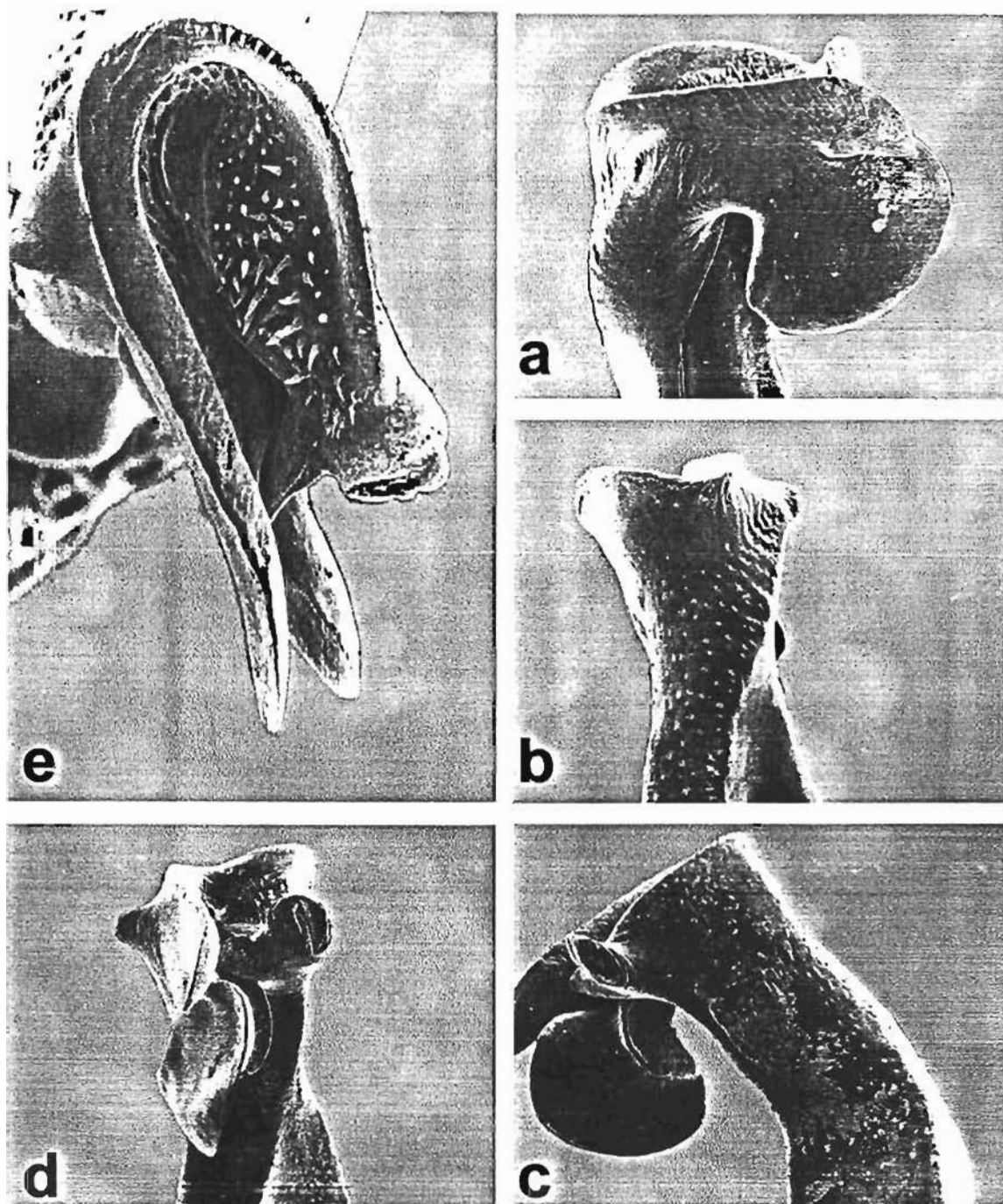


Lámina VIII. Primer gonópodo del macho de *Tehuana lamellifrons* (Rathbun, 1898) (Ejemplar CNCR - 16875): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

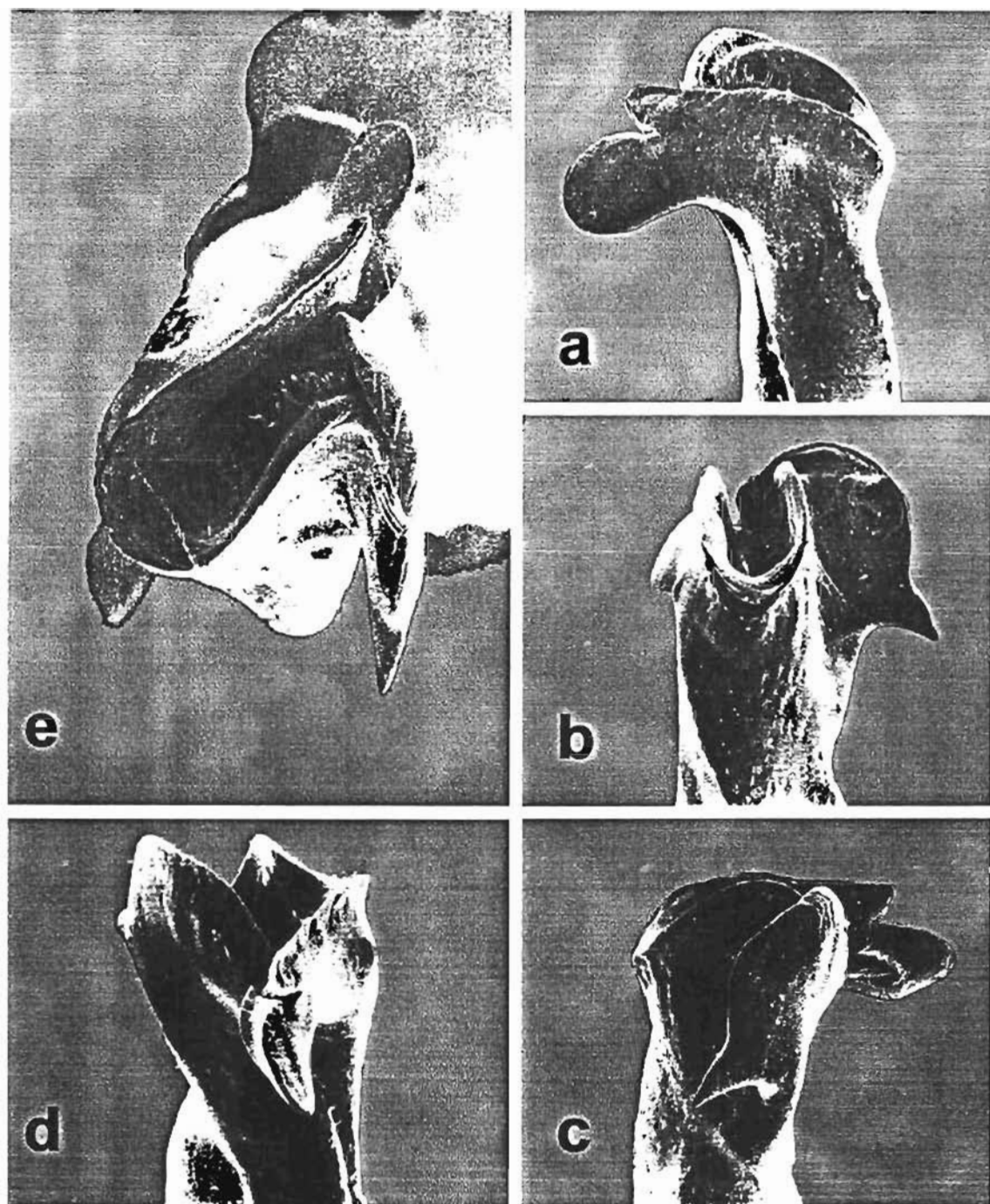


Lámina IX. Primer gonópodo del macho de *Tehuana lamothei* Alvarez y Villalobos, 1994 (Holotipo - CNCR 5604): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

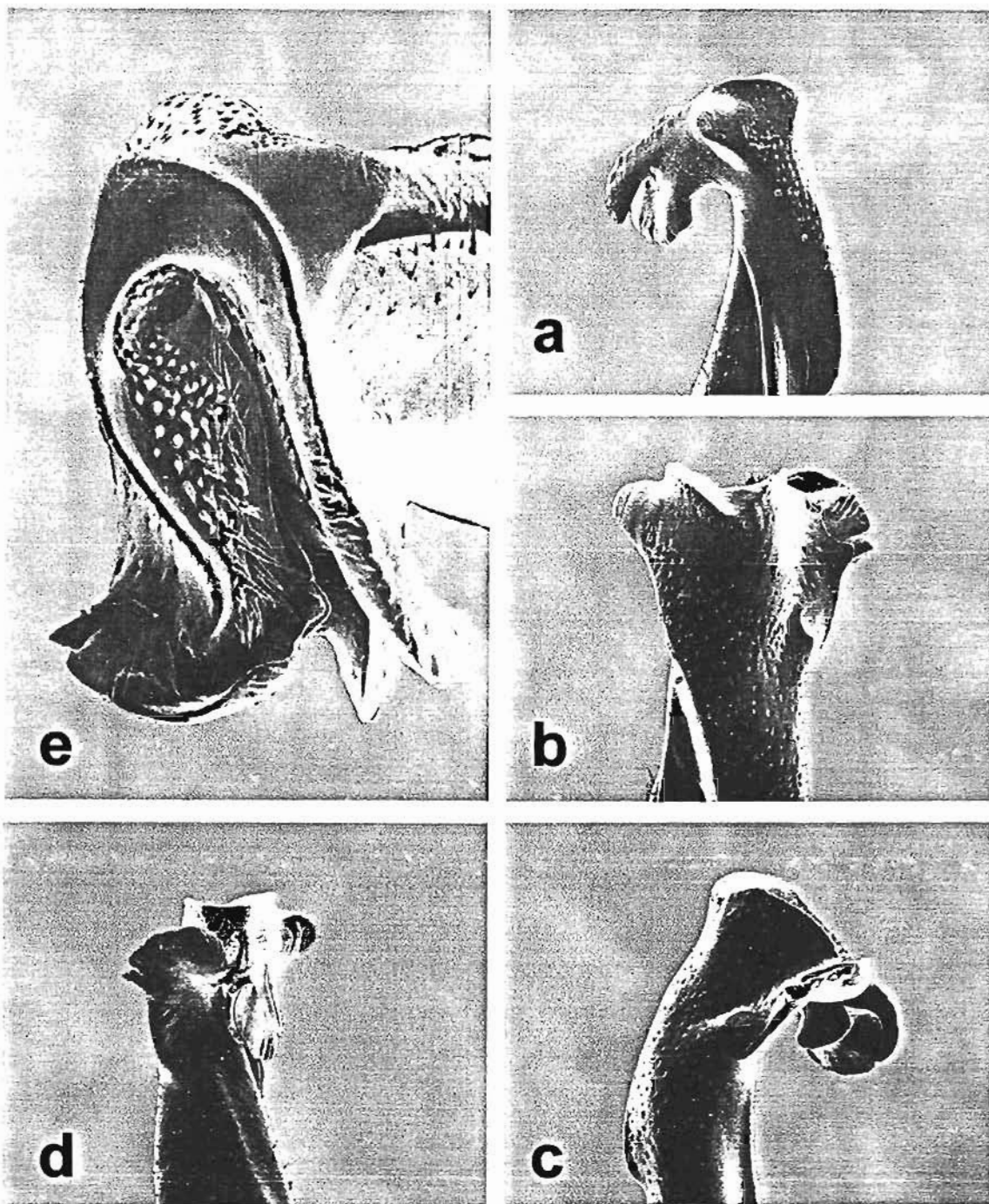


Lámina X. Primer gonópodo del macho de *Tehuana poglayenorum* Pretzmann, 1978 (Ejemplar Topotipo CNCR - 17422): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

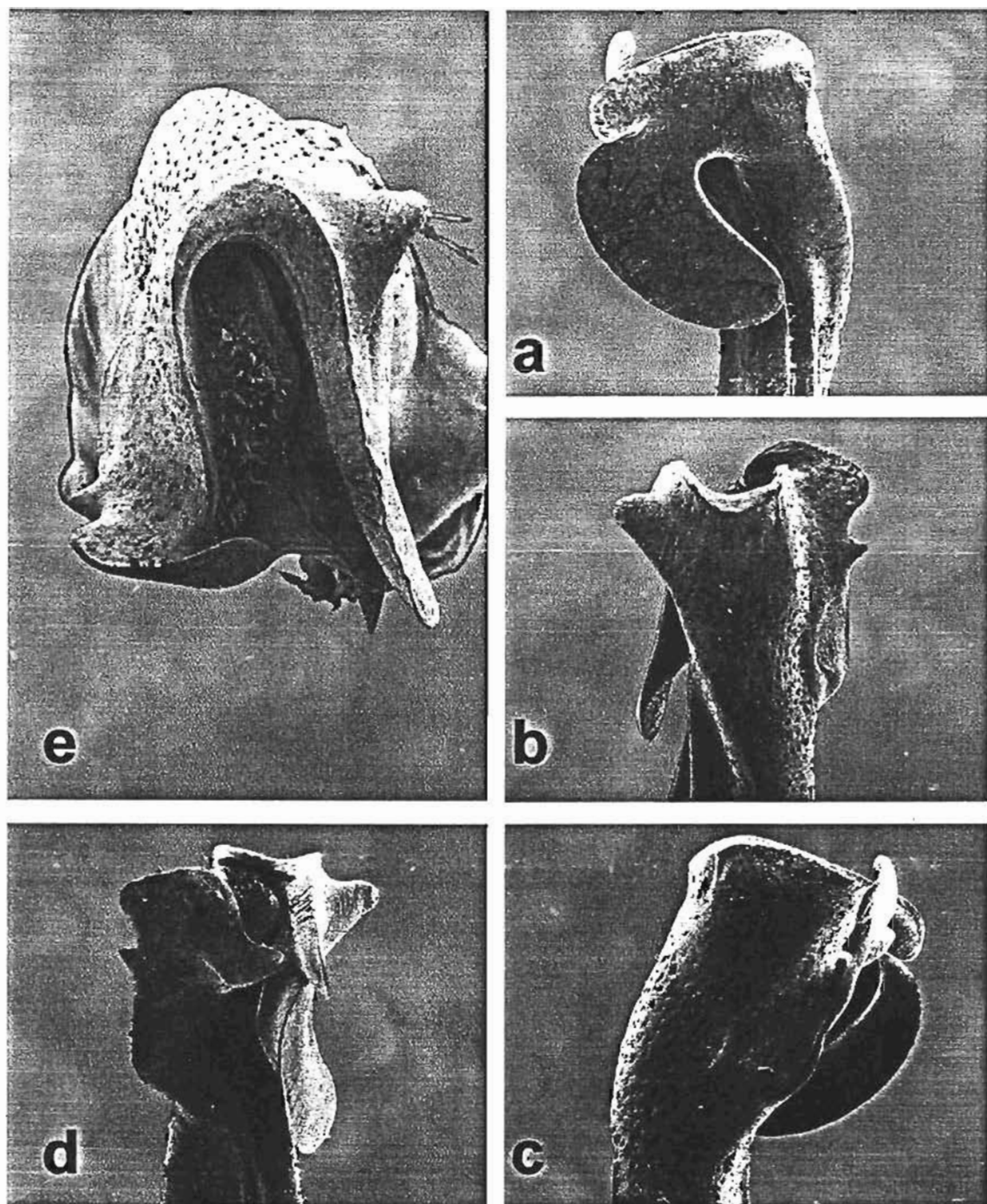


Lámina XI. Primer gonópodo del macho de *Tehuana veracruzana* Rodríguez y Smalley, 1969 (Holotipo - CNCR 315): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

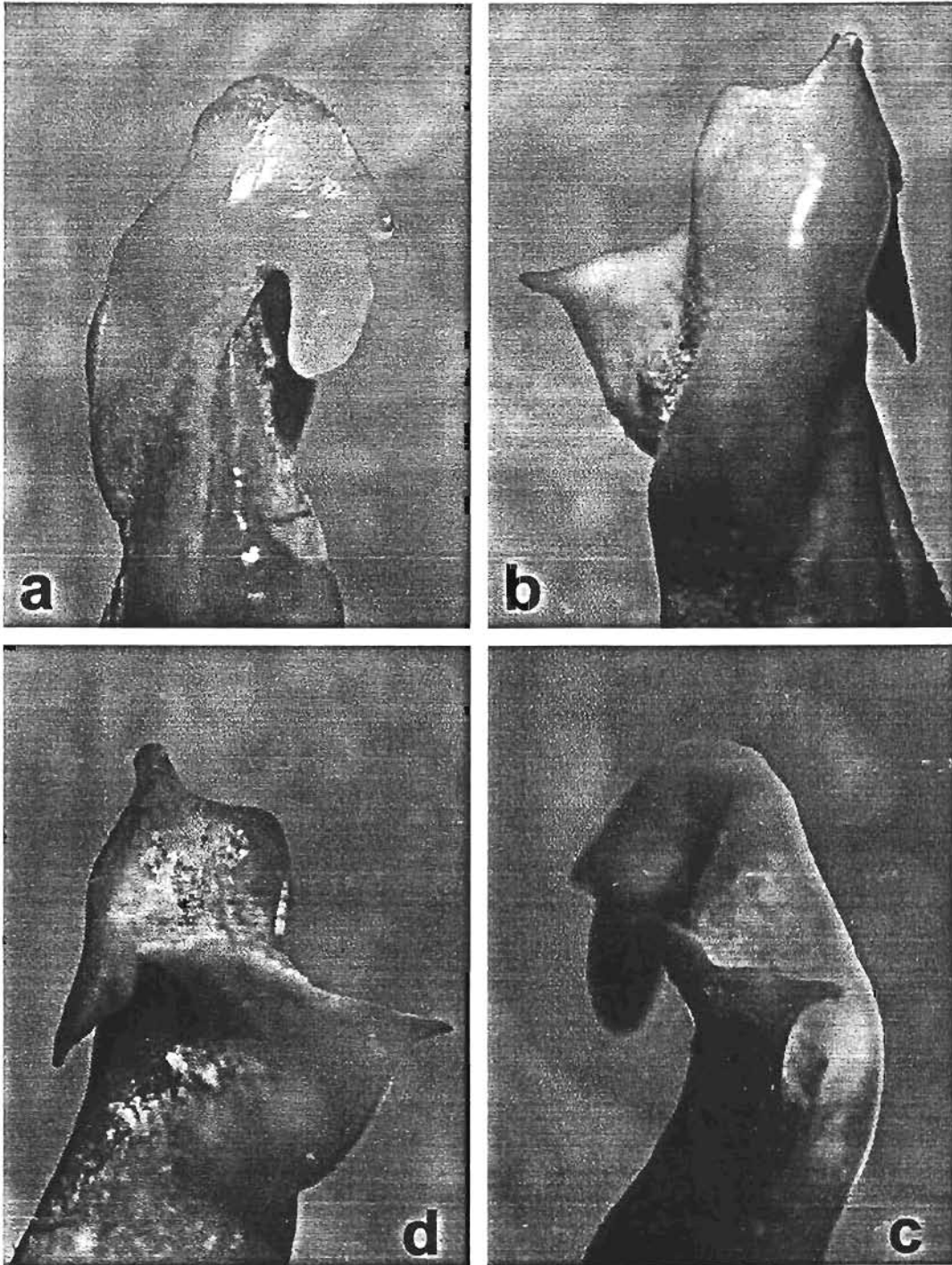


Lámina XII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa americana* De Saussure, 1857 (Ejemplar USNM - 27857): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

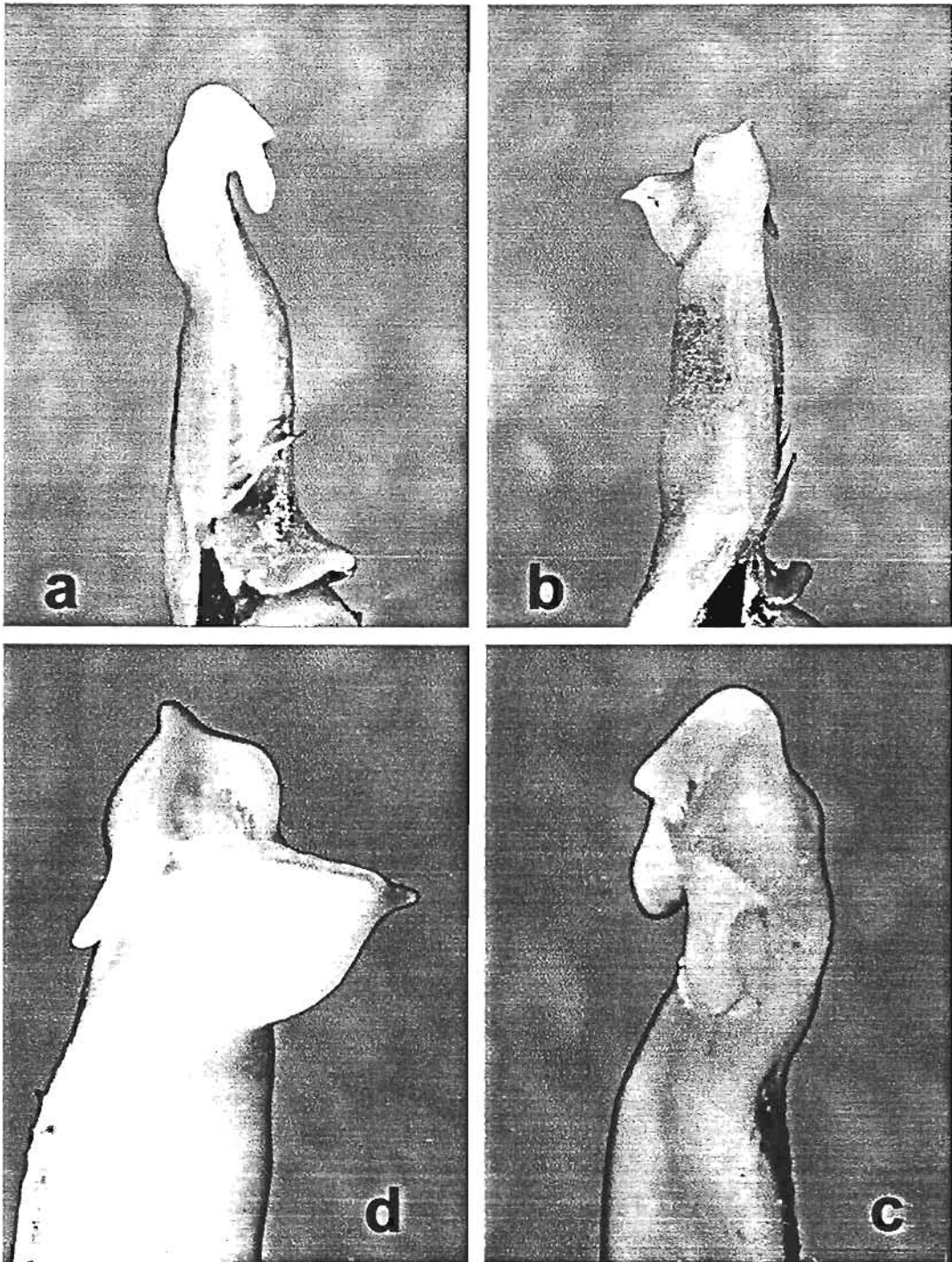


Lámina XIII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa americana* fma. Mixquiahuala (Ejemplar CNCR - 12925): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

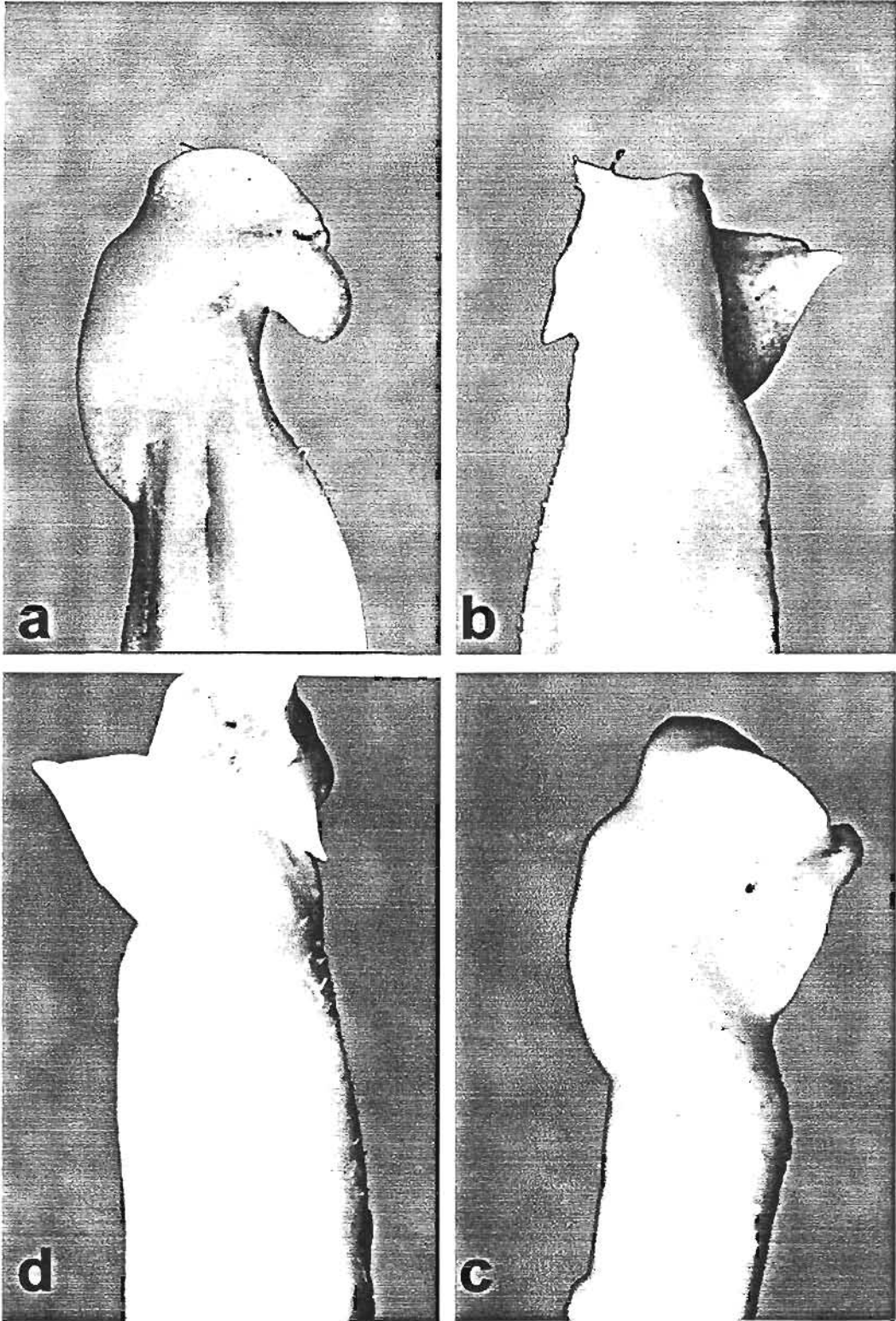


Lámina XIV. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa americana* fma. Tehuacán (Ejemplar CNCR - 22682) : a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

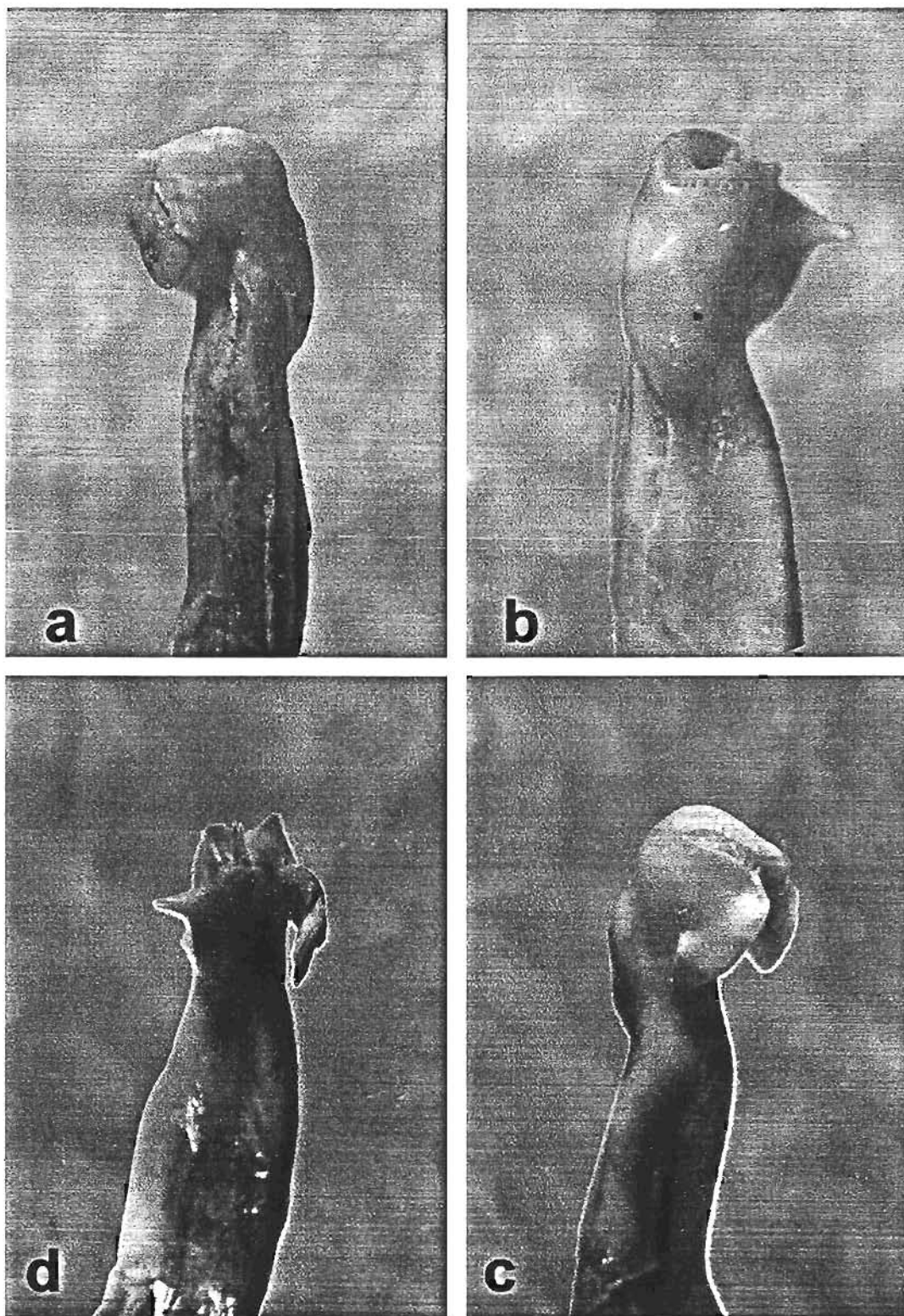


Lámina XV. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa belliana* Rathbun, 1898 (Holotipo USNM – 20038): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

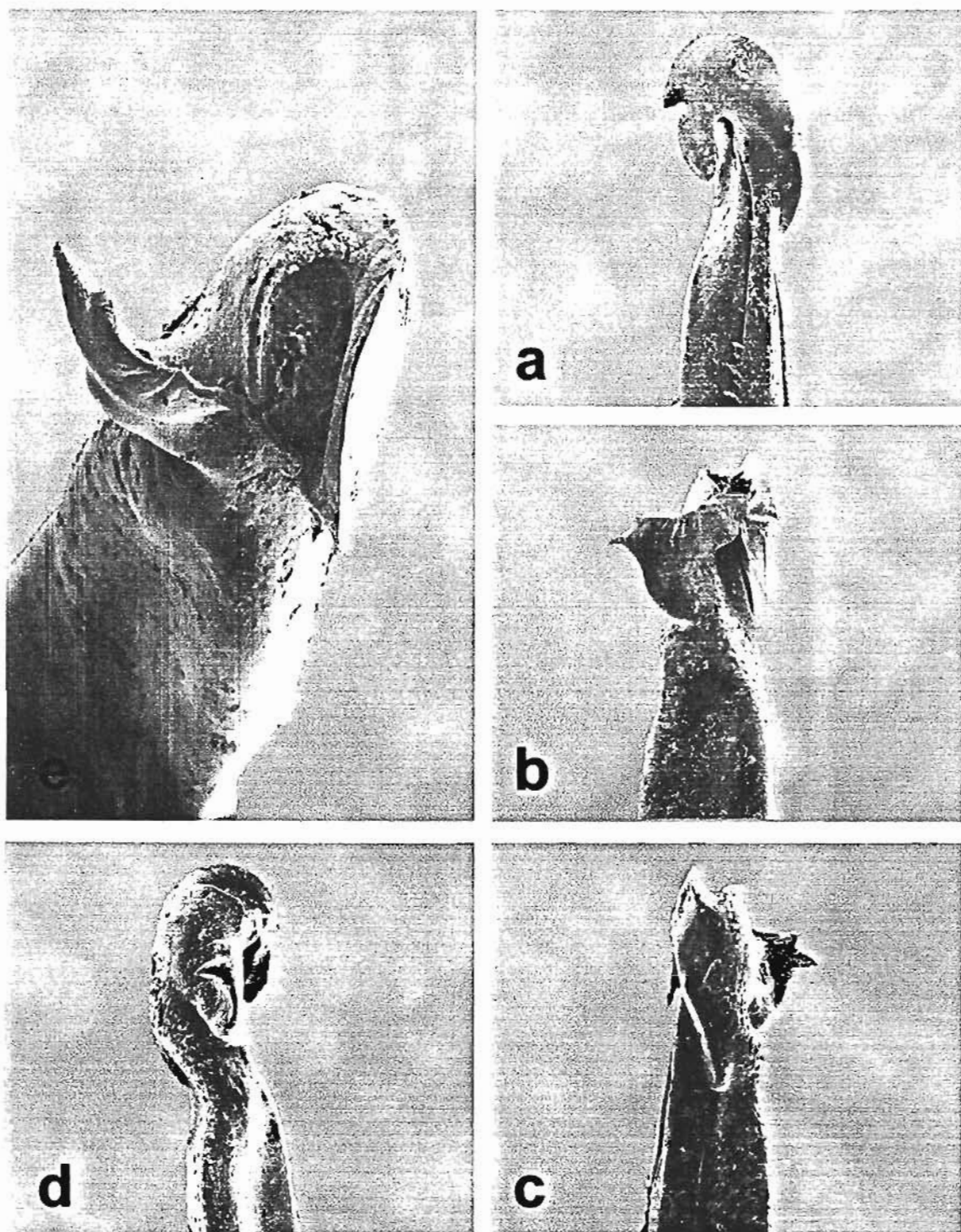


Lámina XVI. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa belliana* fma. Agua Blanca (Ejemplar CNCR - 344): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

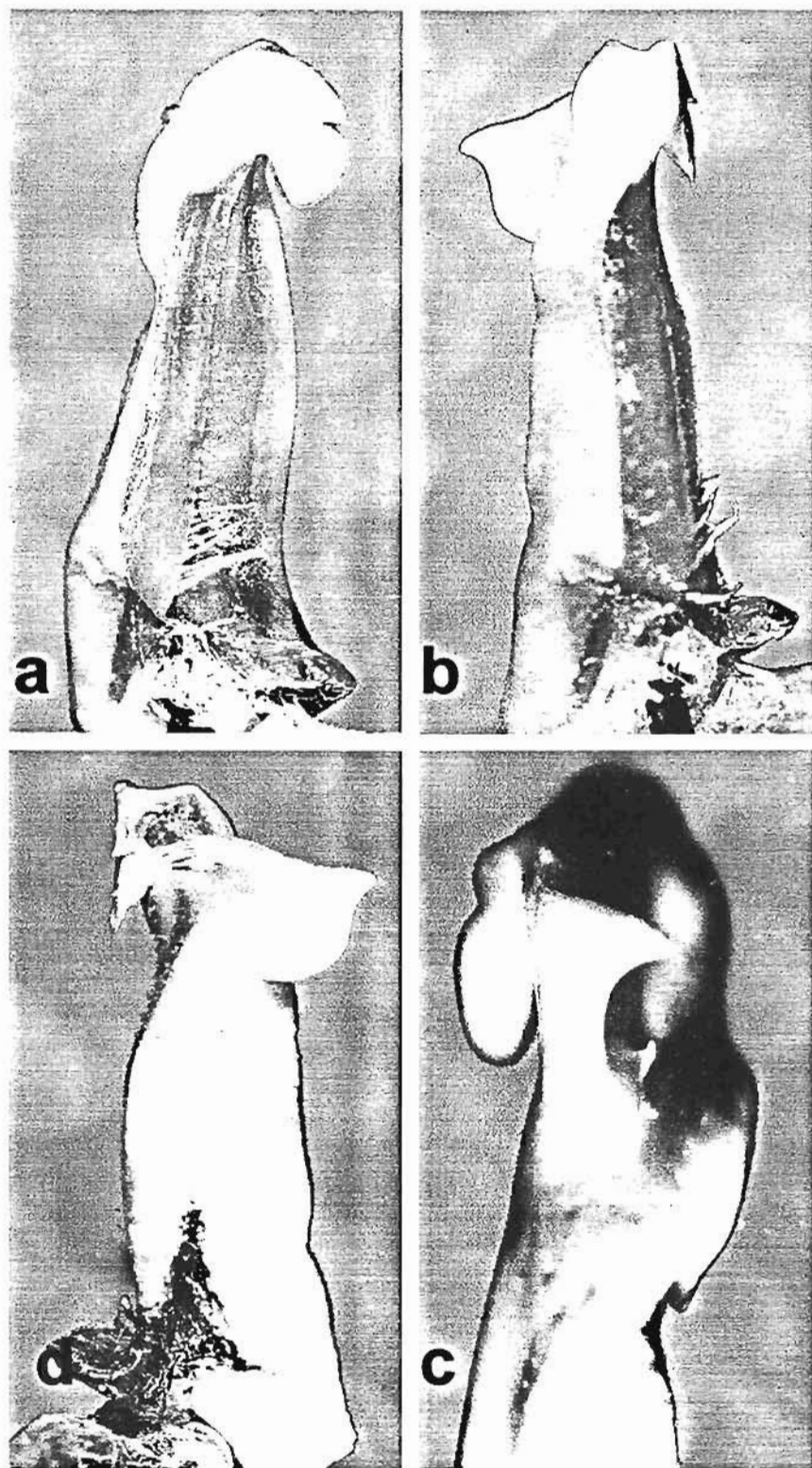


Lámina XVII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa belliana* fma. Agua de Obispo (Ejemplar CNCR - 341): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

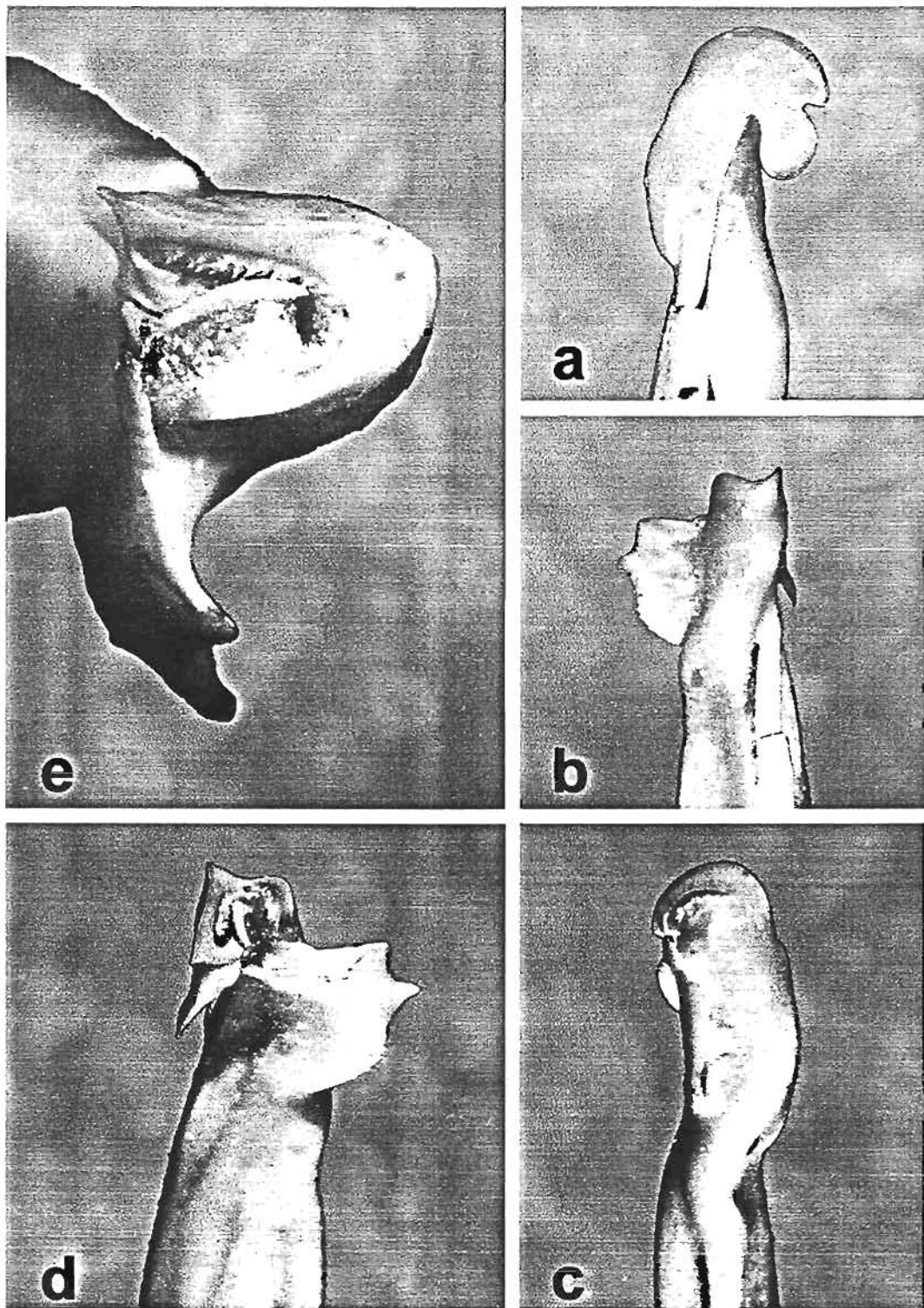


Lámina XVIII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa belliana* fma. Ixtapan de la Panocha (Ejemplar CNCR - 343): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

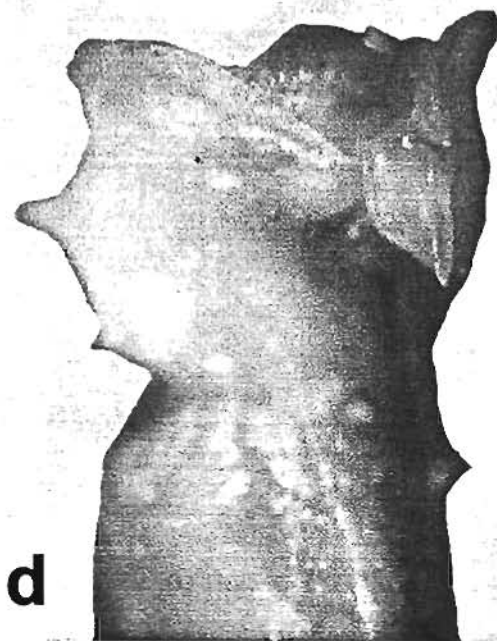
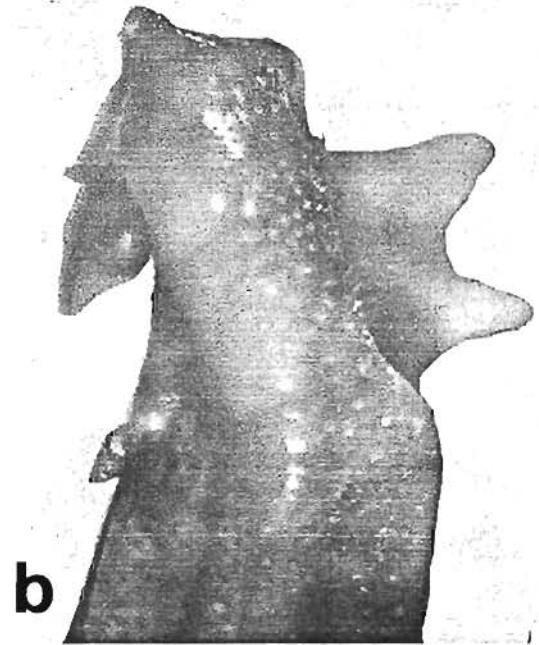
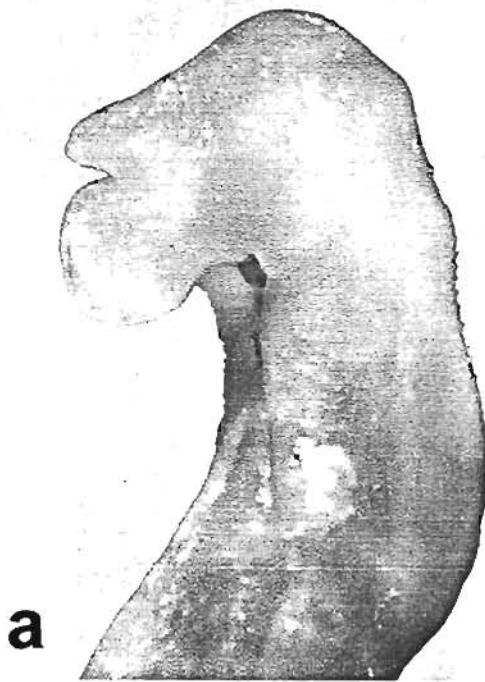


Lámina XIX. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa digueti* Rathbun, 1898 (Holotipo USNM – 30033): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

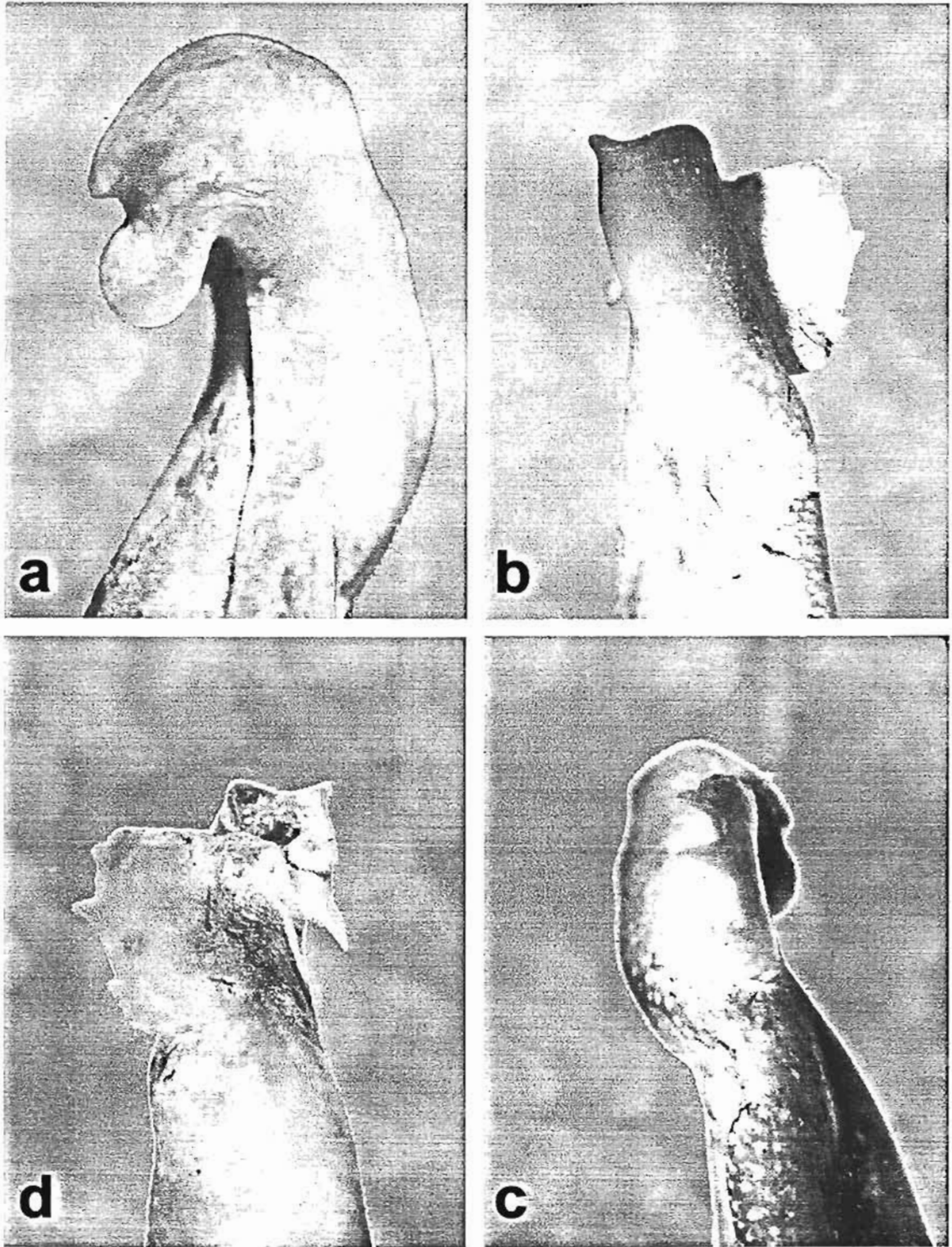


Lámina XX. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa dilatata* Rathbun, 1898 (Holotipo USNM – 18632): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

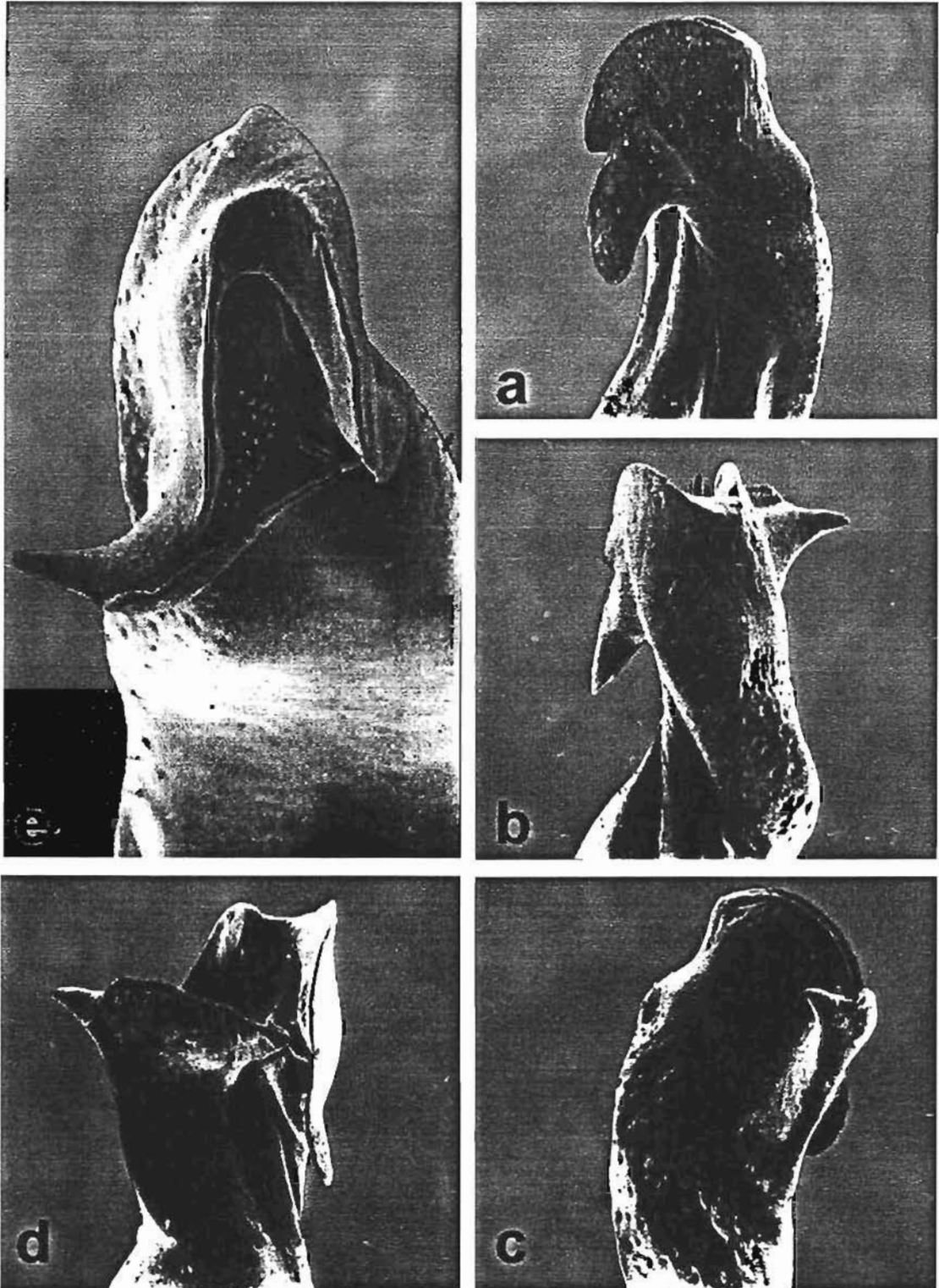


Lámina XXI. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa doenitzi* Bott, 1968 (Ejemplar CNCR - 17043): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

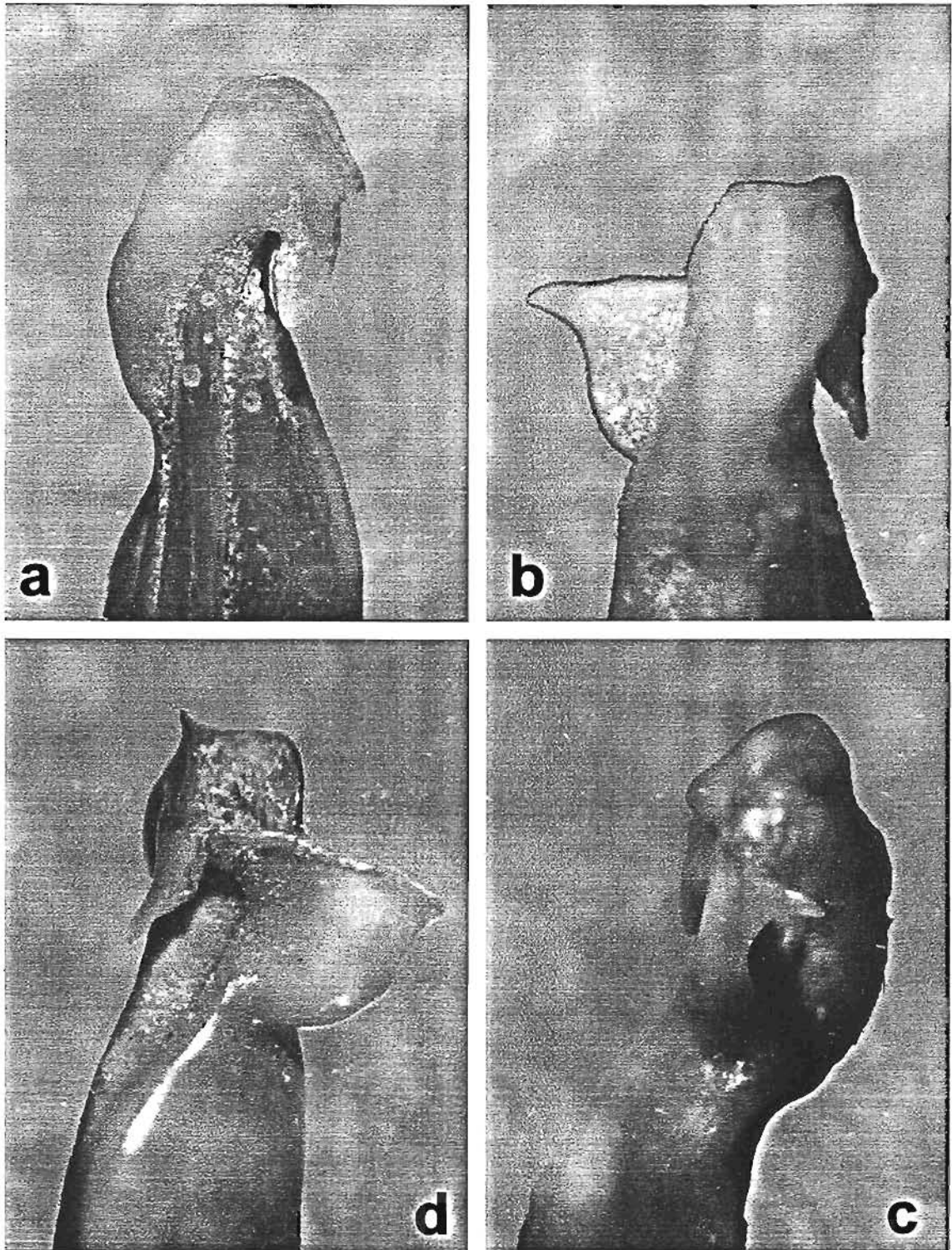


Lámina XXII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa dugesi* Rathbun, 1893 (Holotipo USNM – 17722): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

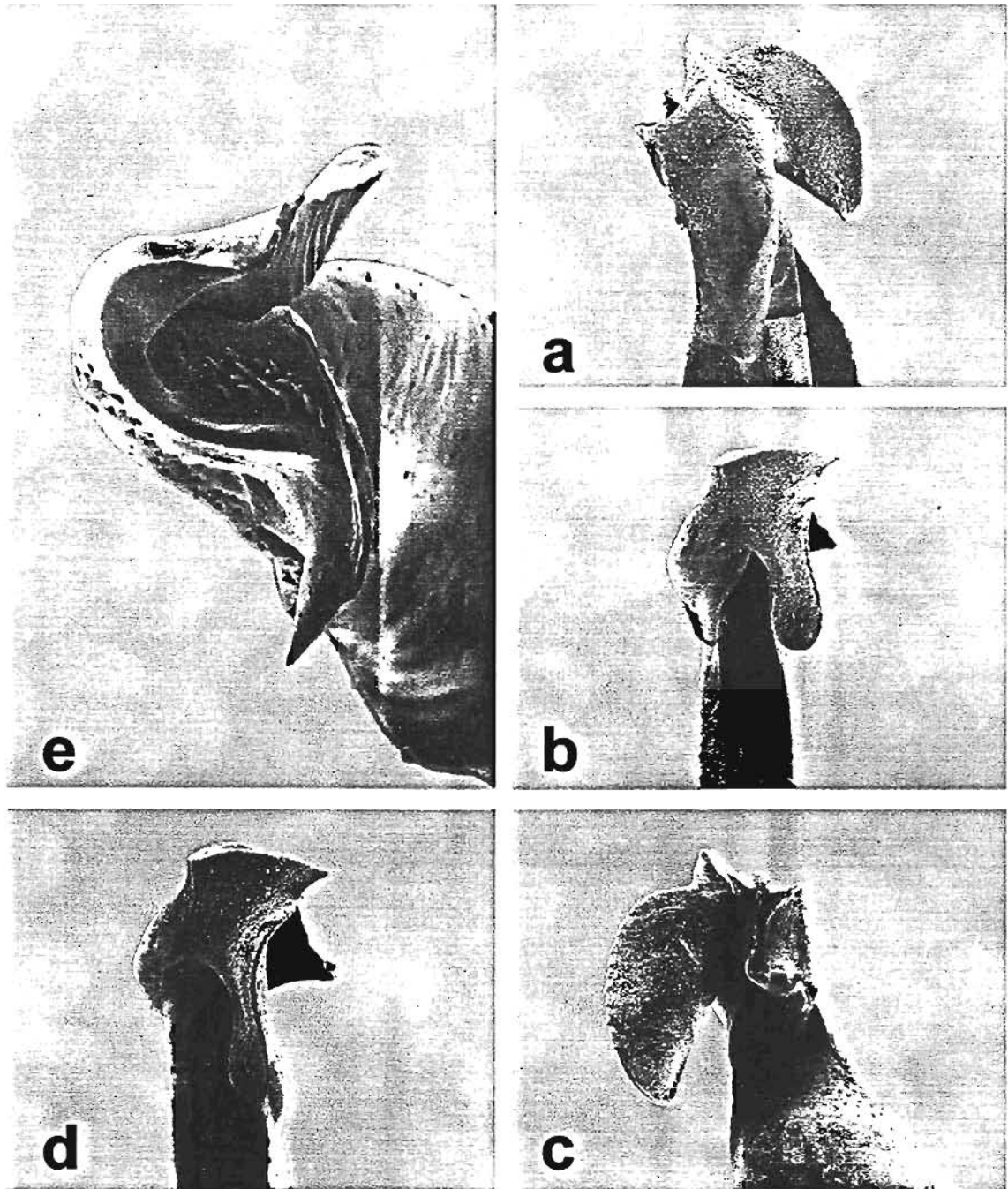


Lámina XXIII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa granatensis* Rodríguez y Smalley, 1969 (Holotipo CNCR - 314): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

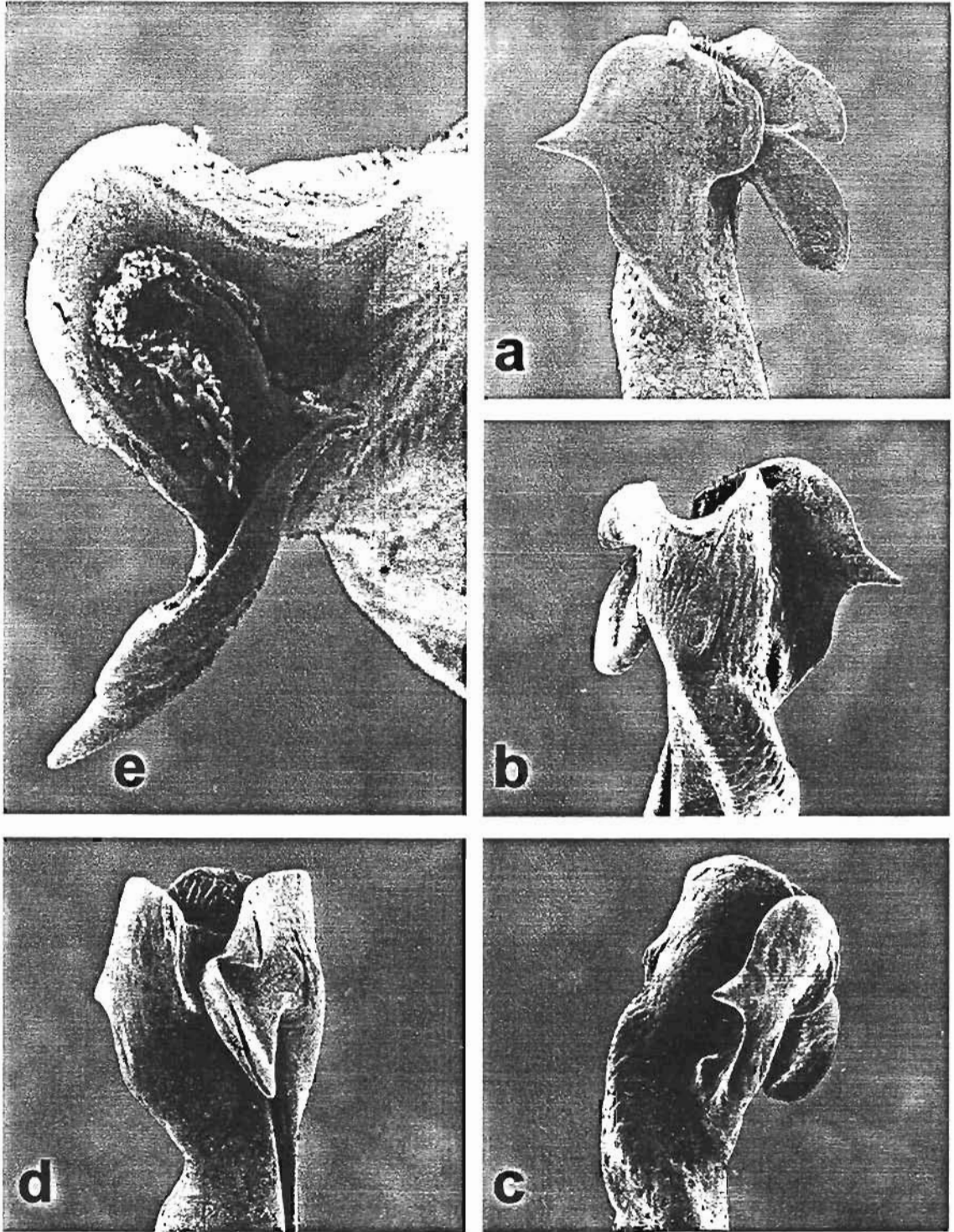


Lámina XXIV. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa guerreroensis* Rathbun, 1933 (Ejemplar CNCR - 358): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

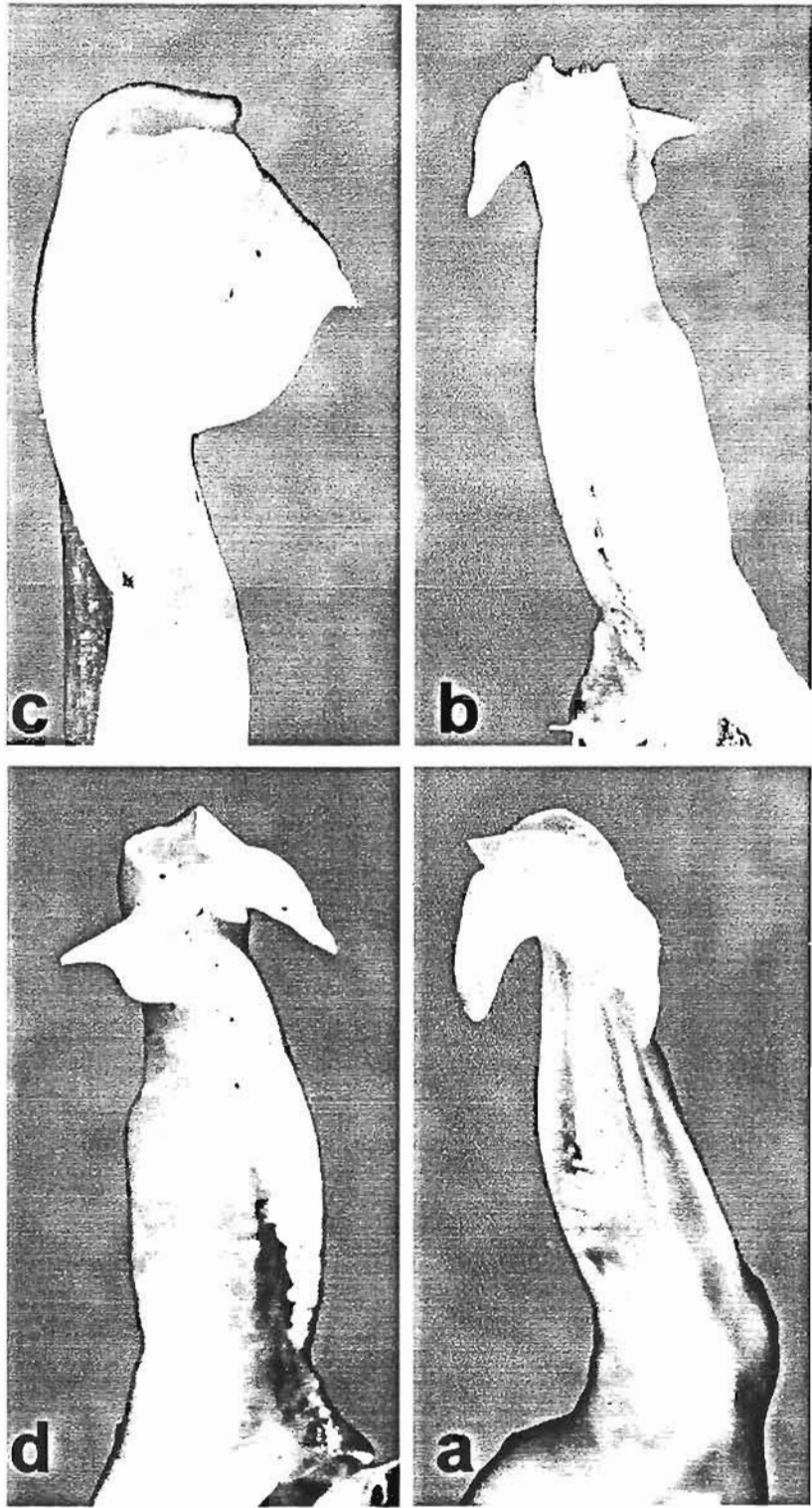


Lámina XXV. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa hoffmannae* Alvarez y Villalobos, 1996 (Holotipo CNCR - 1738): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

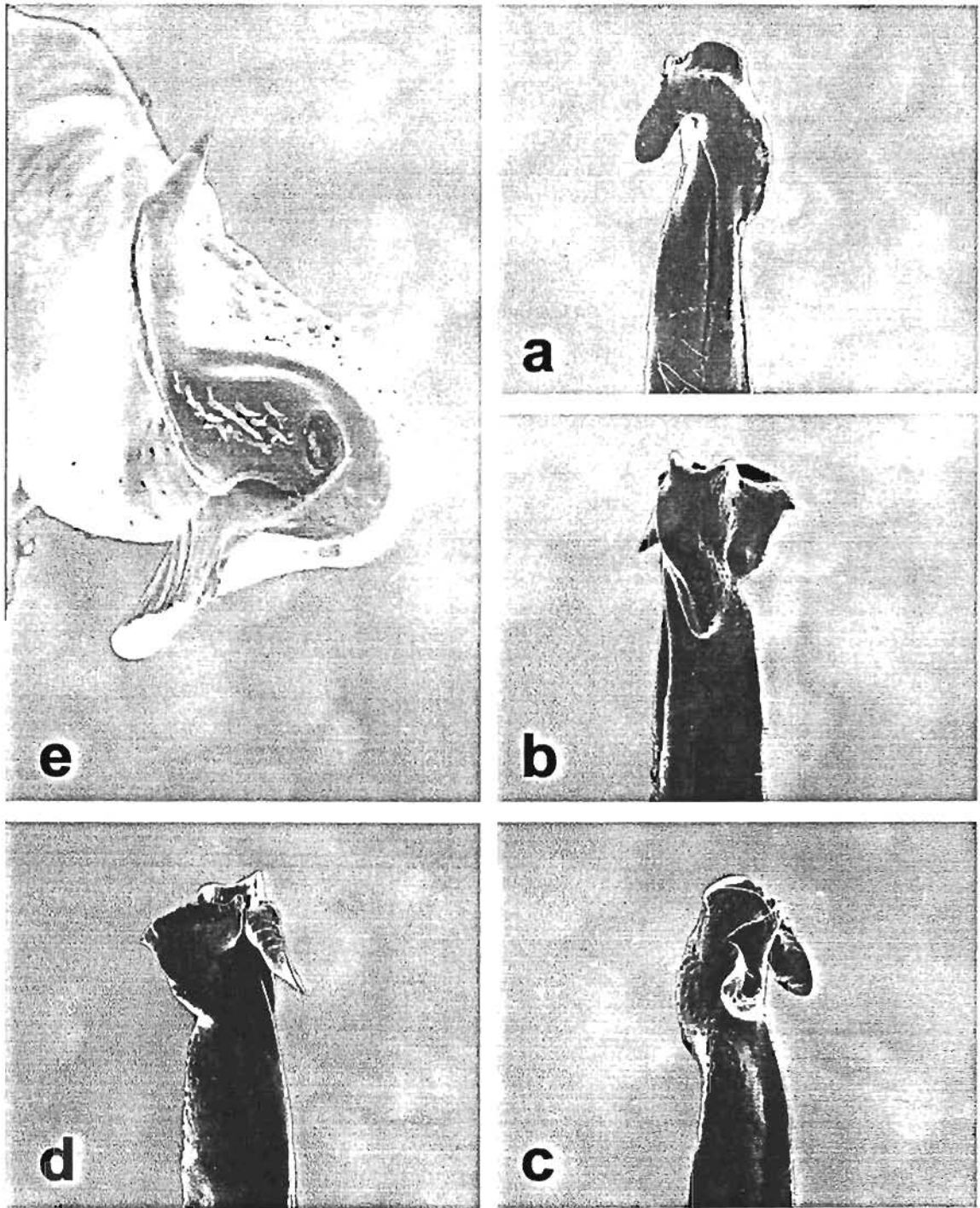


Lámina XXVI. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa jouyi* Rathbun 1893 (Ejemplar Topotipo CNCR - 357) : a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

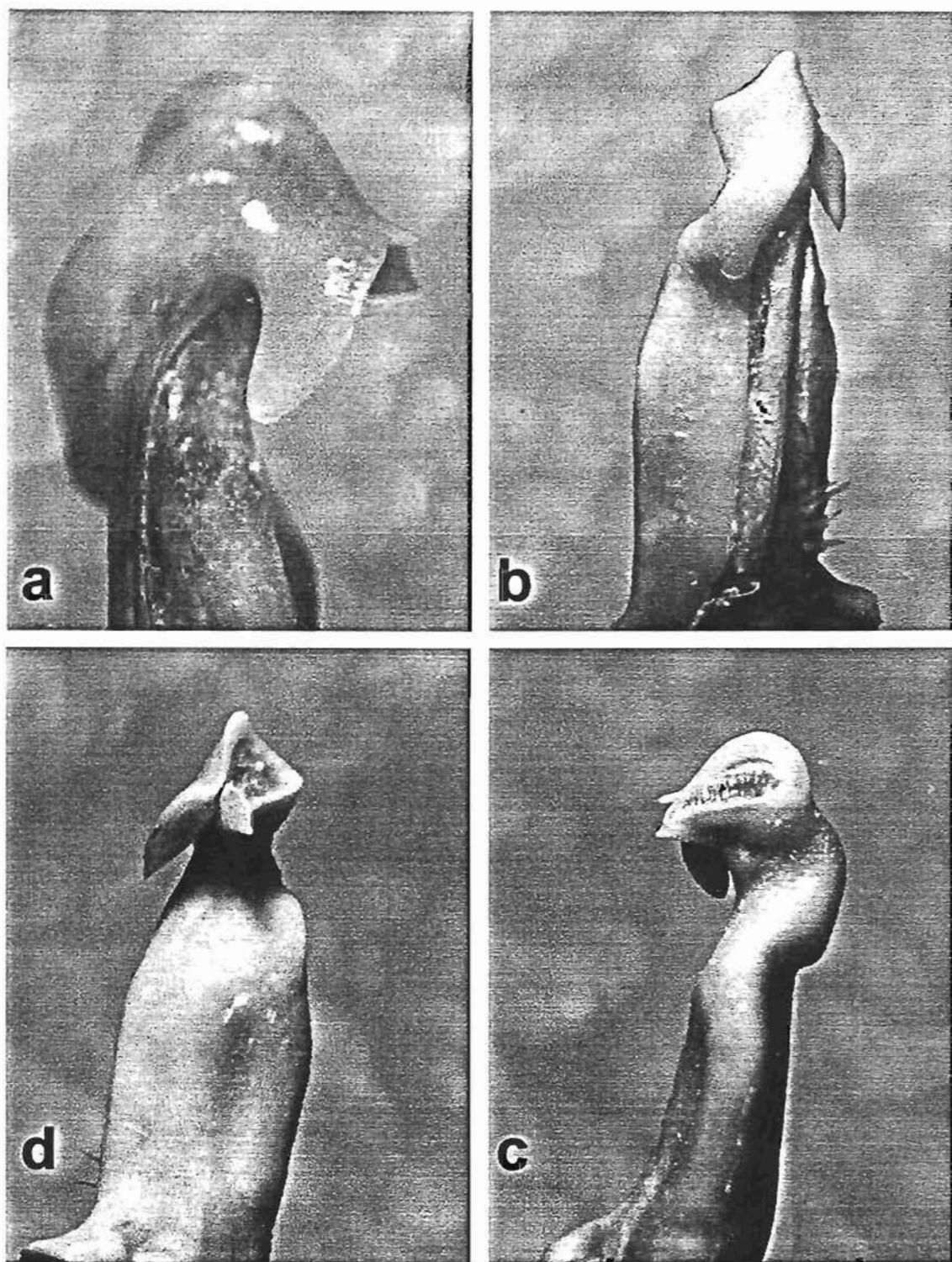


Lámina XXVII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa leiophrys* Rodríguez y Smalley, 1969 (Holotipo USNM - 123516): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

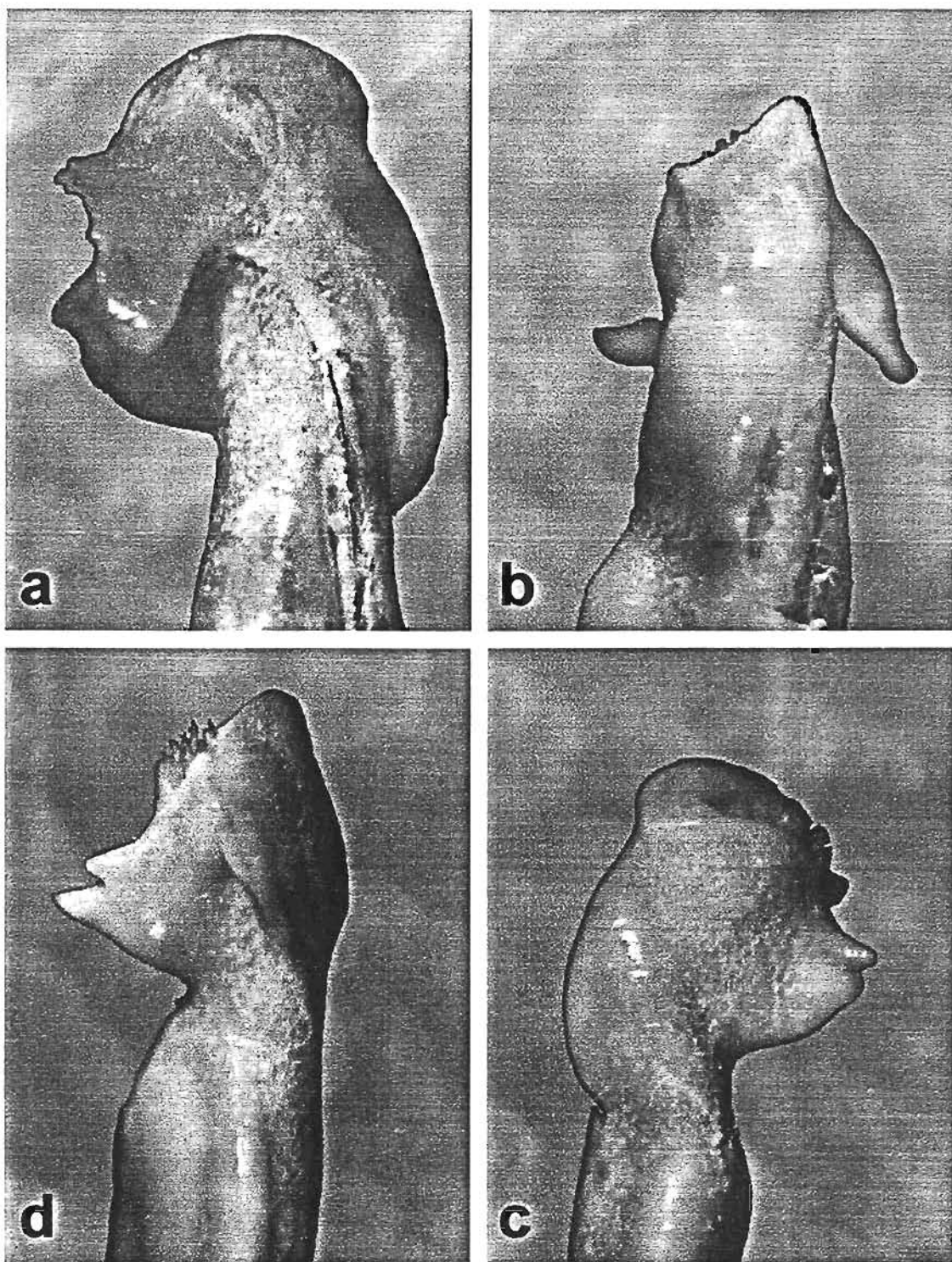


Lámina XXVIII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa lophophallus* Rodríguez y Smalley, 1969 (Holotipo USNM - 75508): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

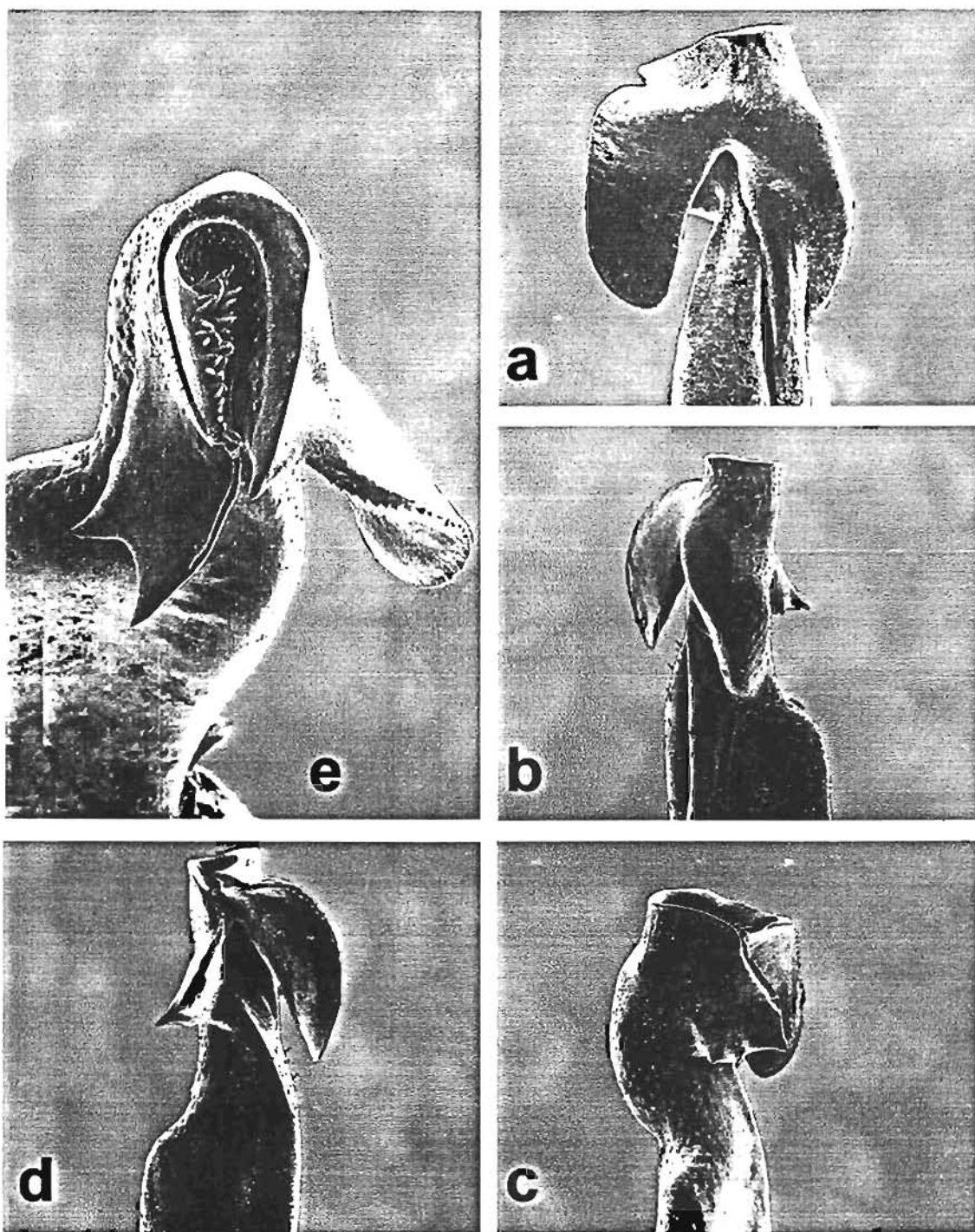


Lámina XXIX. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa mexicana* Alvarez, 1987 (Ejemplar CNCR - 12562): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

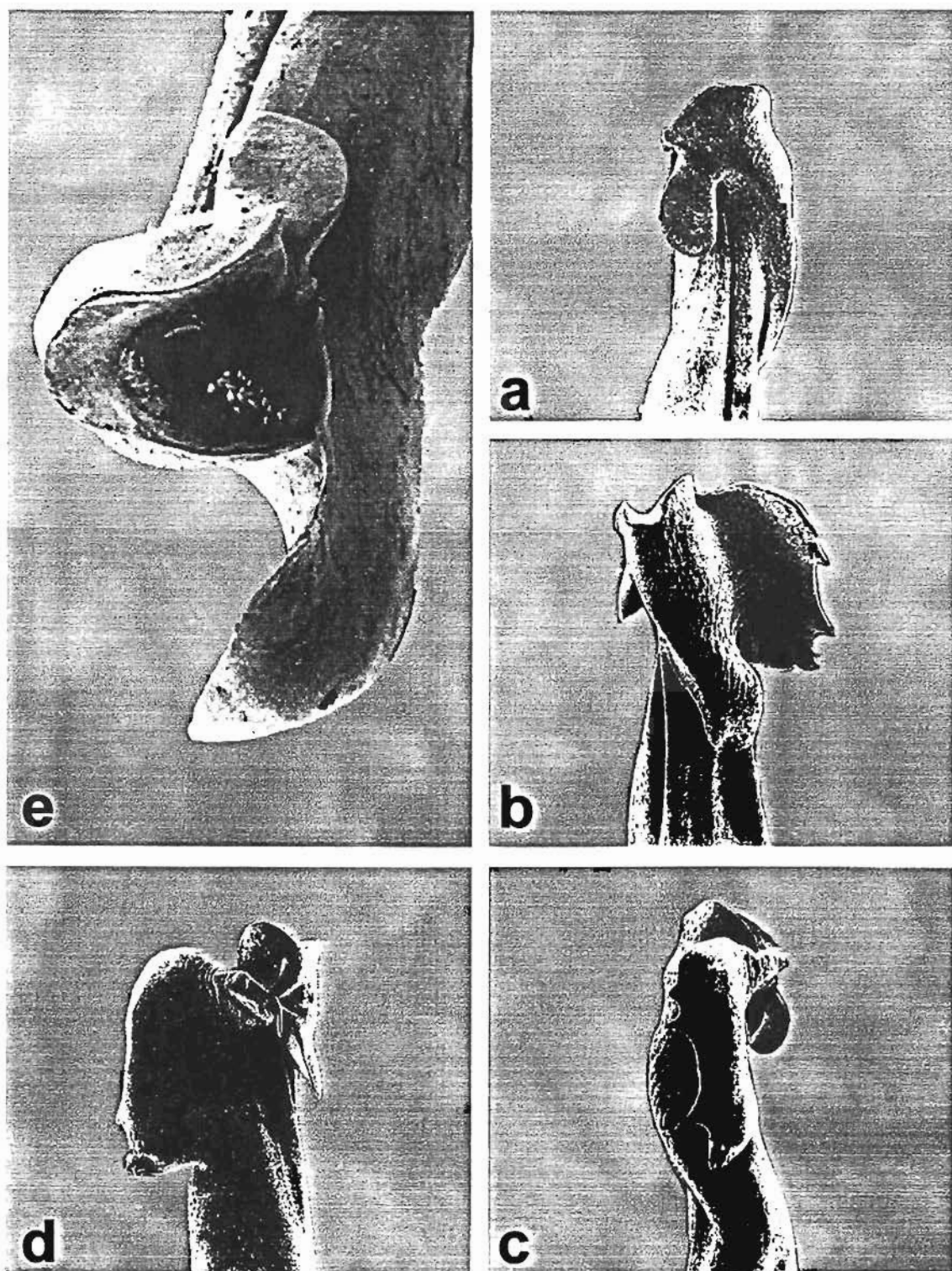


Lámina XXX. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa morelosis* Pretzmann, 1968 (Ejemplar Topotipo CNCR - 354): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

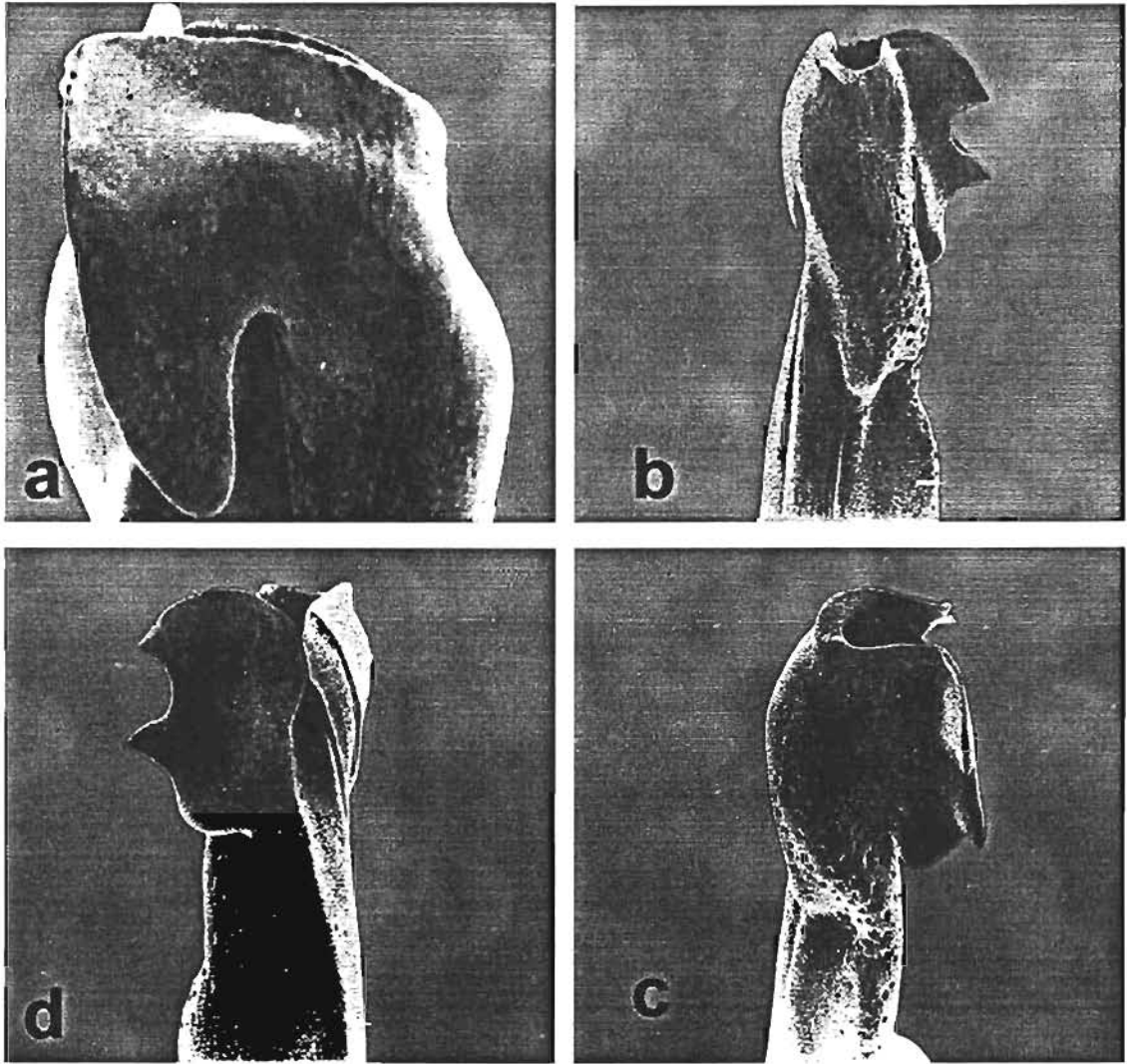


Lámina XXXI. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa nayaritae* Alvarez y Villalobos, 1994 (Holotipo CNCR – 3604): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

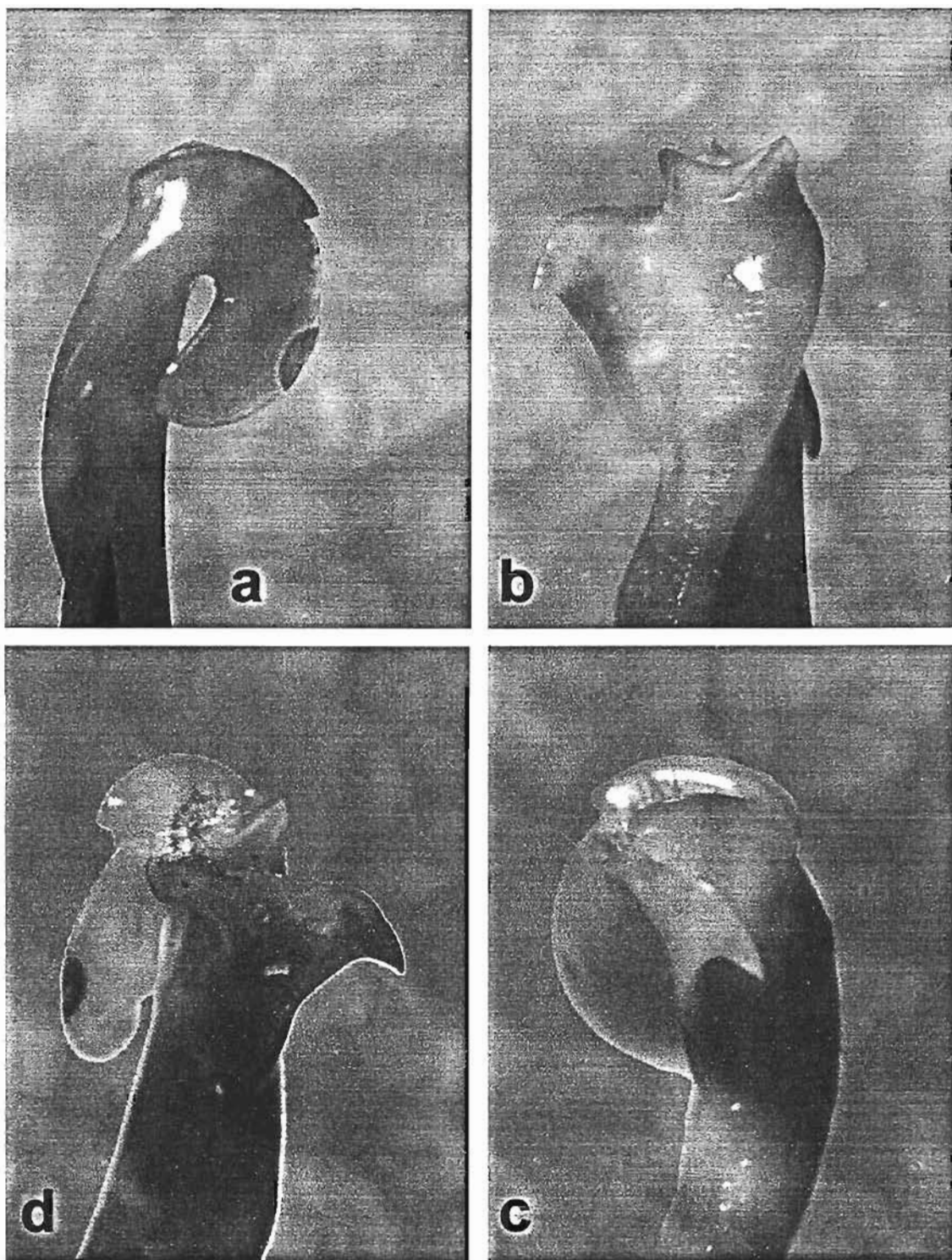


Lámina XXXII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa nelsoni* Rathbun, 1905 (Holotipo USNM – 32011): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

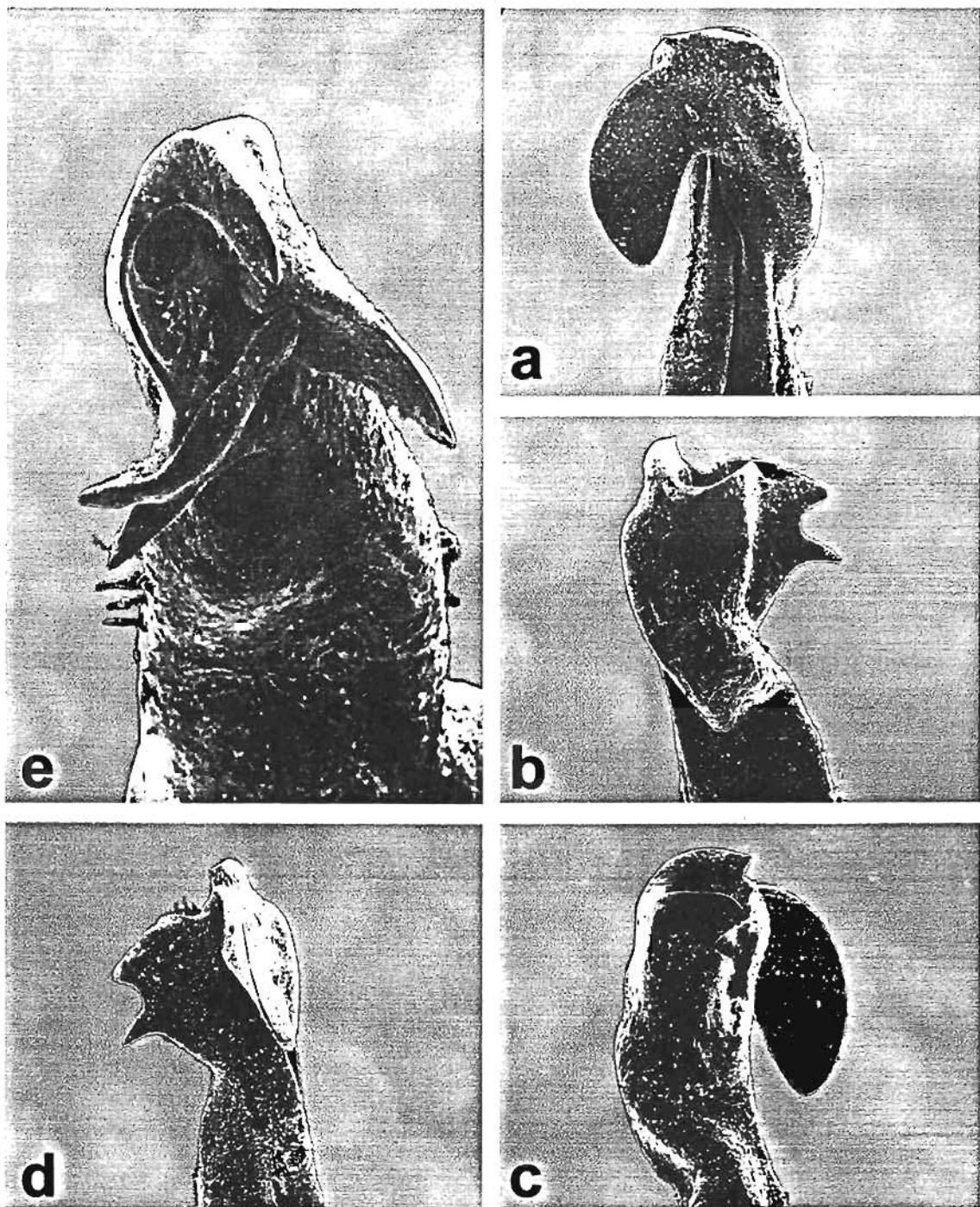


Lámina XXXIII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa parabelliana* Alvarez, 1989 (Holotipo CNCR - 7028): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

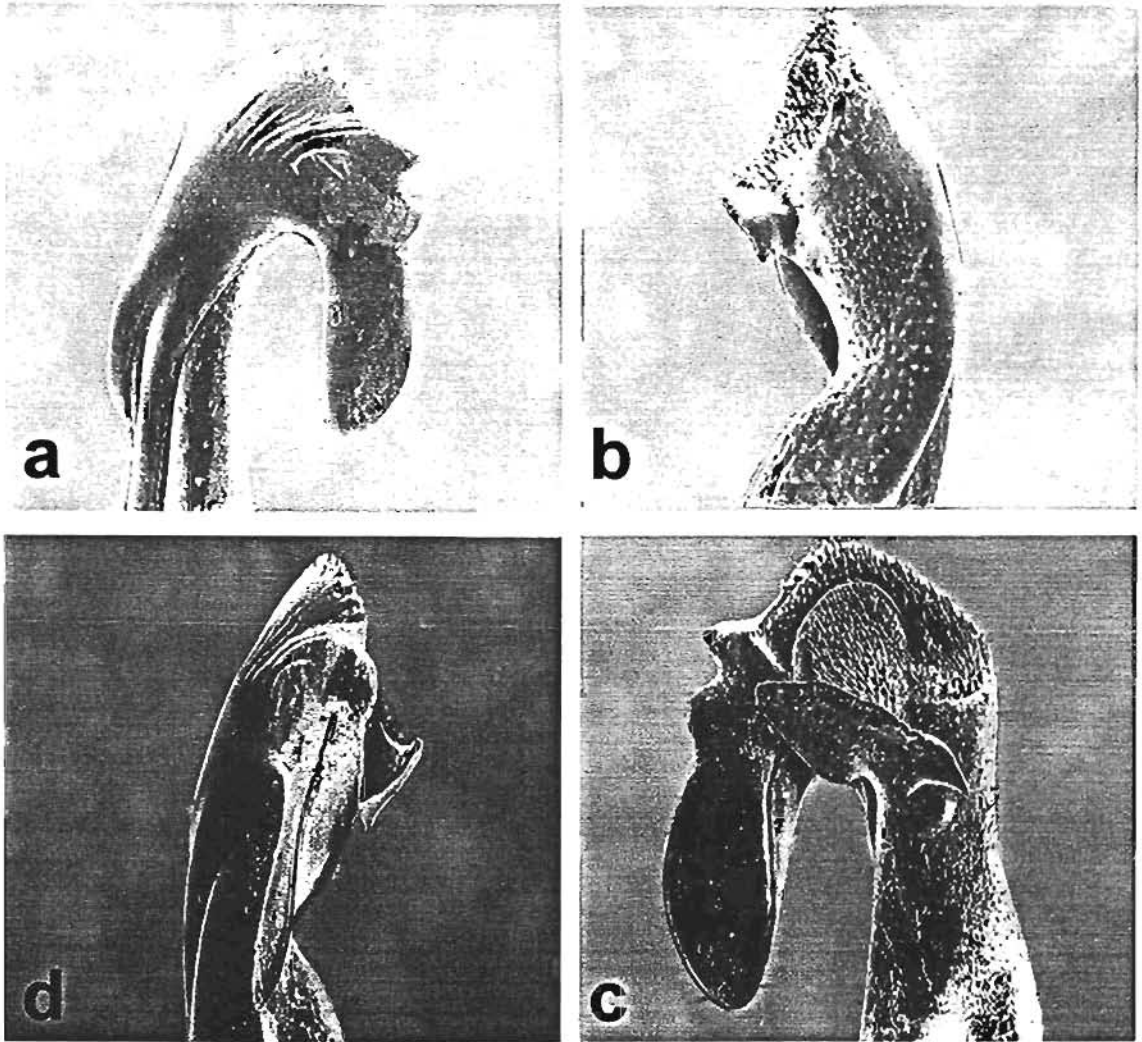


Lámina XXXIV. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa pecki* (Smalley y Adkison, 1987) (Ejemplar CNCR - 17042): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

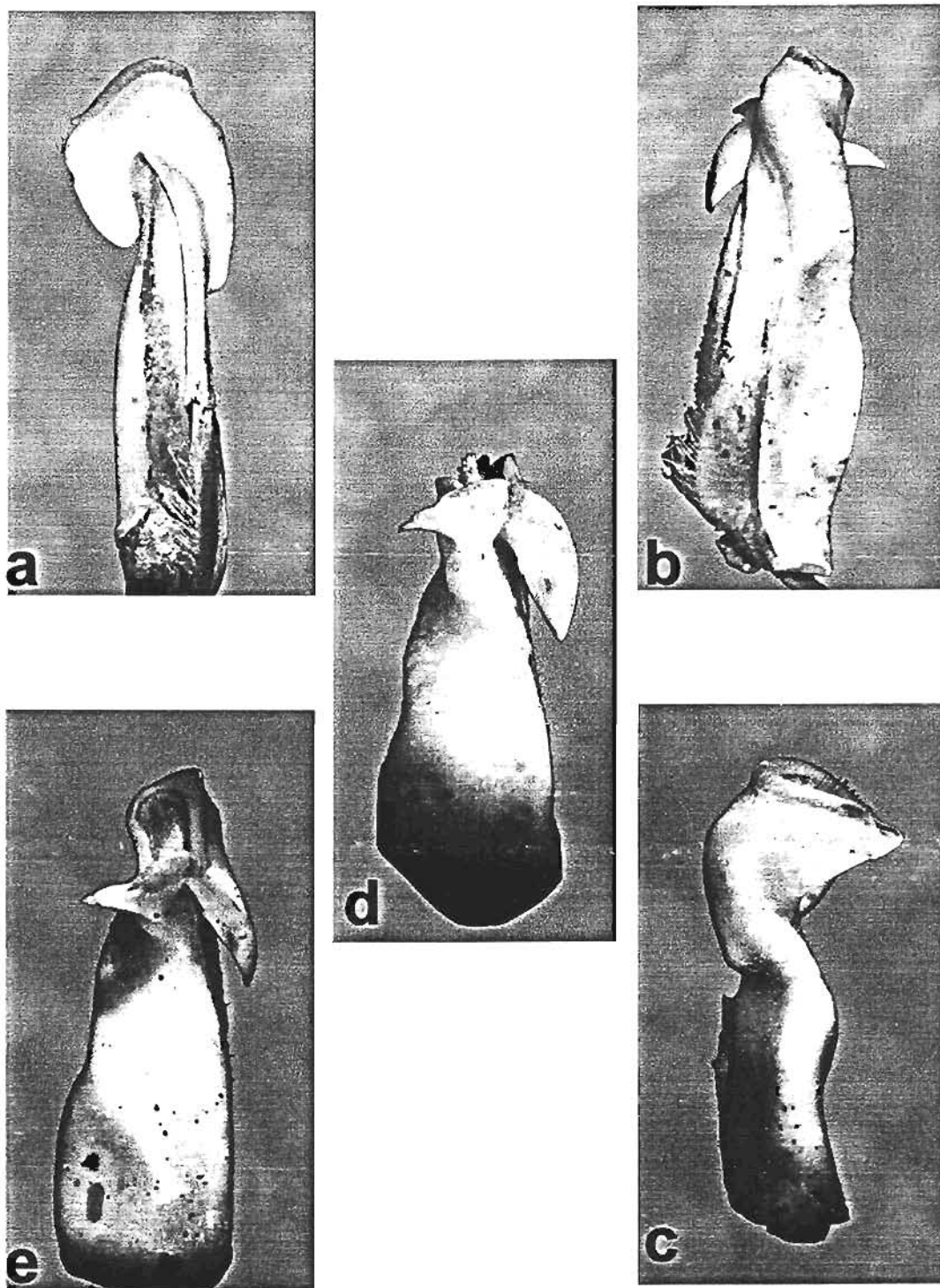


Lámina XXXV. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa peyotensis* Rodríguez y Smalley, 1969 (Holotipo CNCR - 313): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista cefalo-distal.

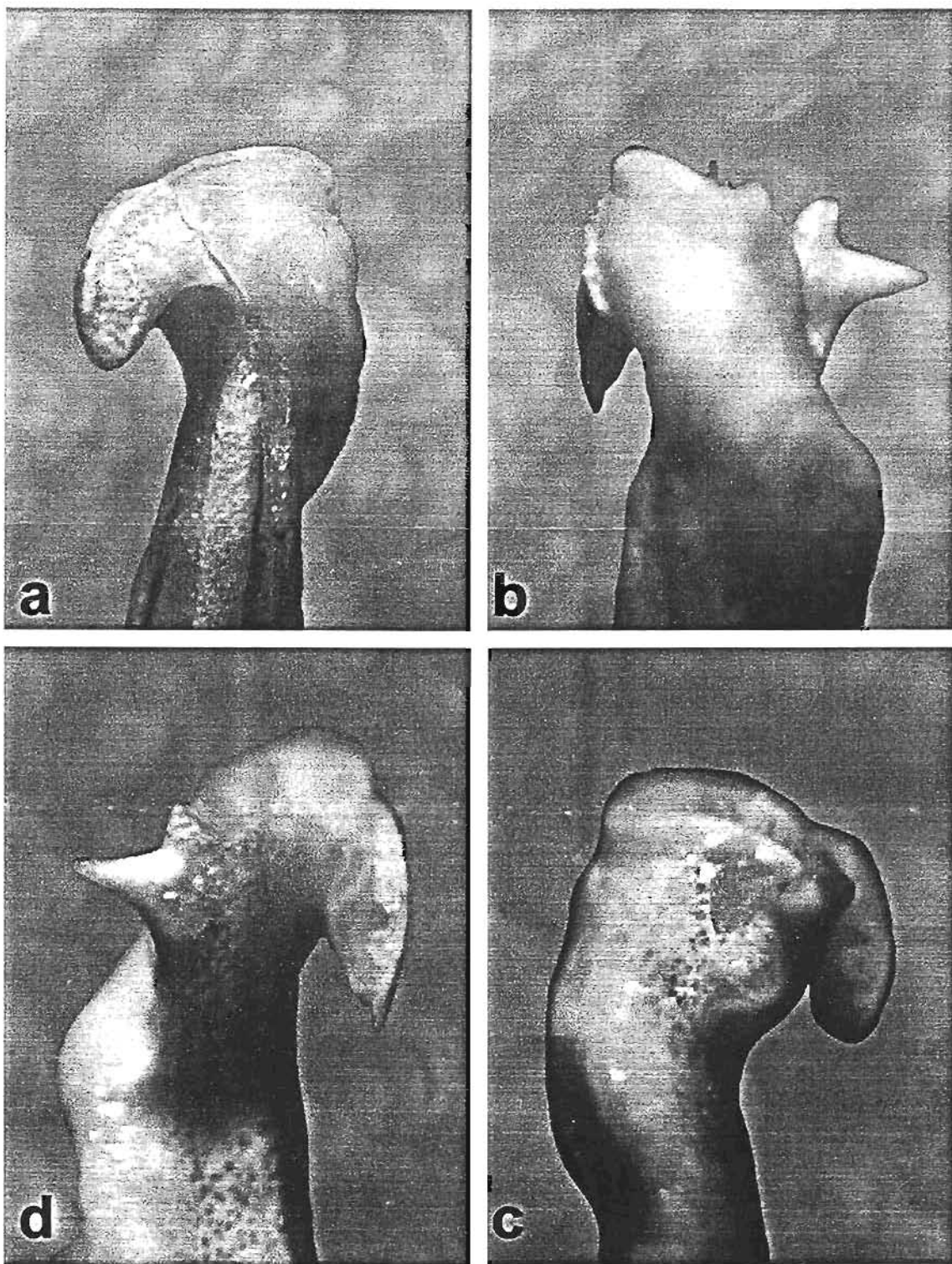


Lámina XXXVI. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa rechingeri* Pretzmann, 1965 (Holotipo USNM - 110653): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

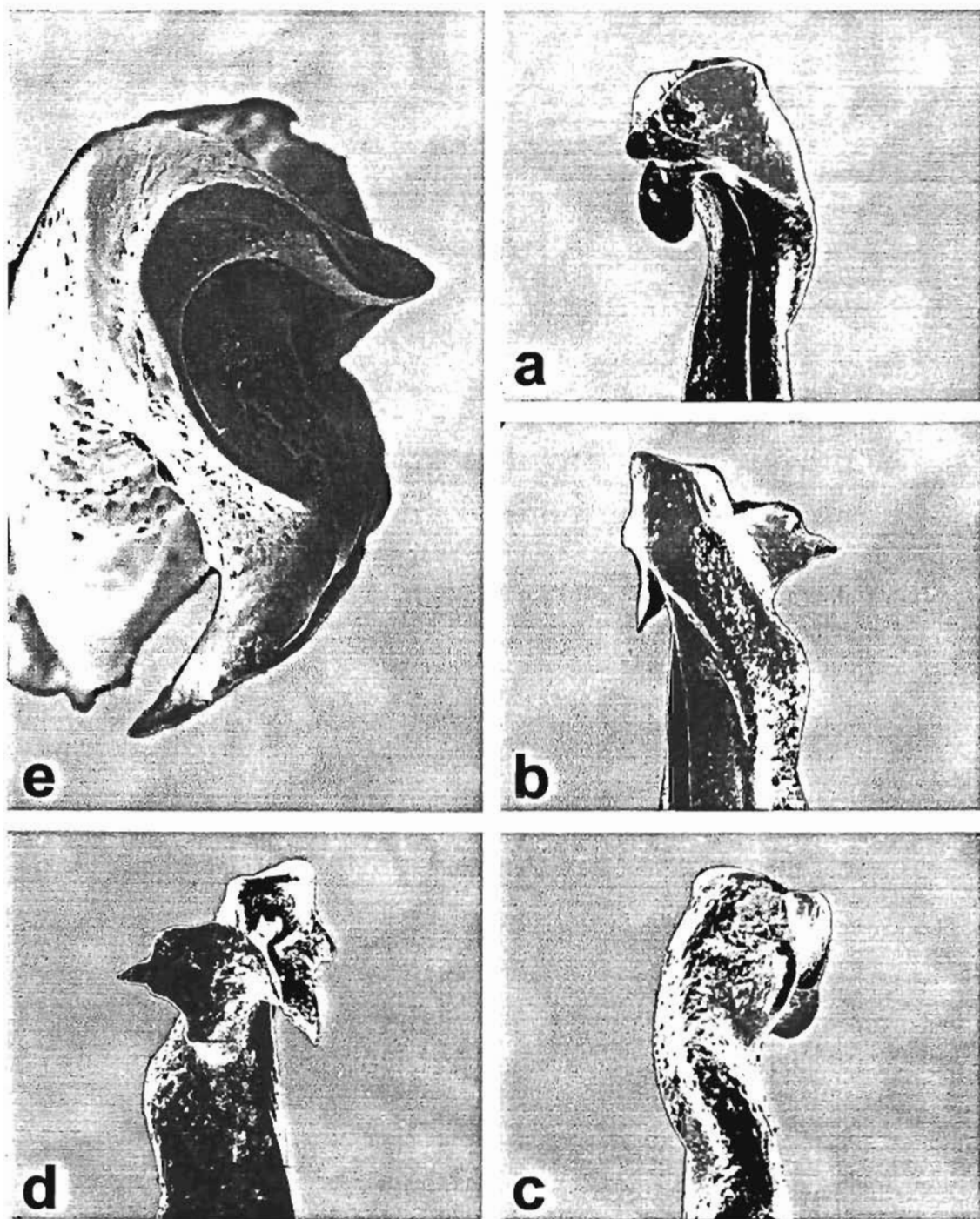


Lámina XXXVII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa seiferti* Hobbs Jr., 1980 (Ejemplar CNCR - 8824): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica. e) Vista distal.

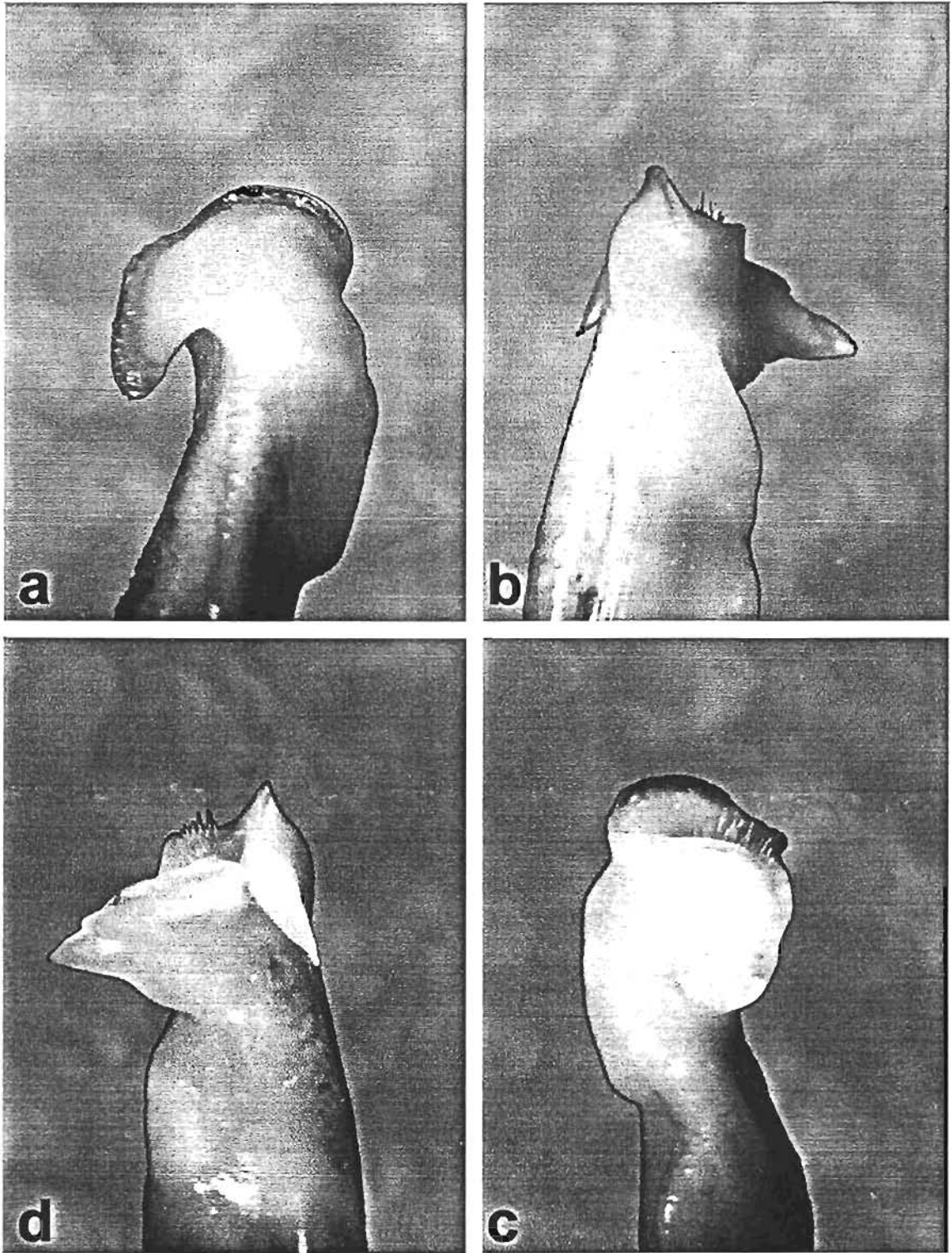


Lámina XXXVIII. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa sonorensis* Miles, 1967 (Holotipo USNM – 122631): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

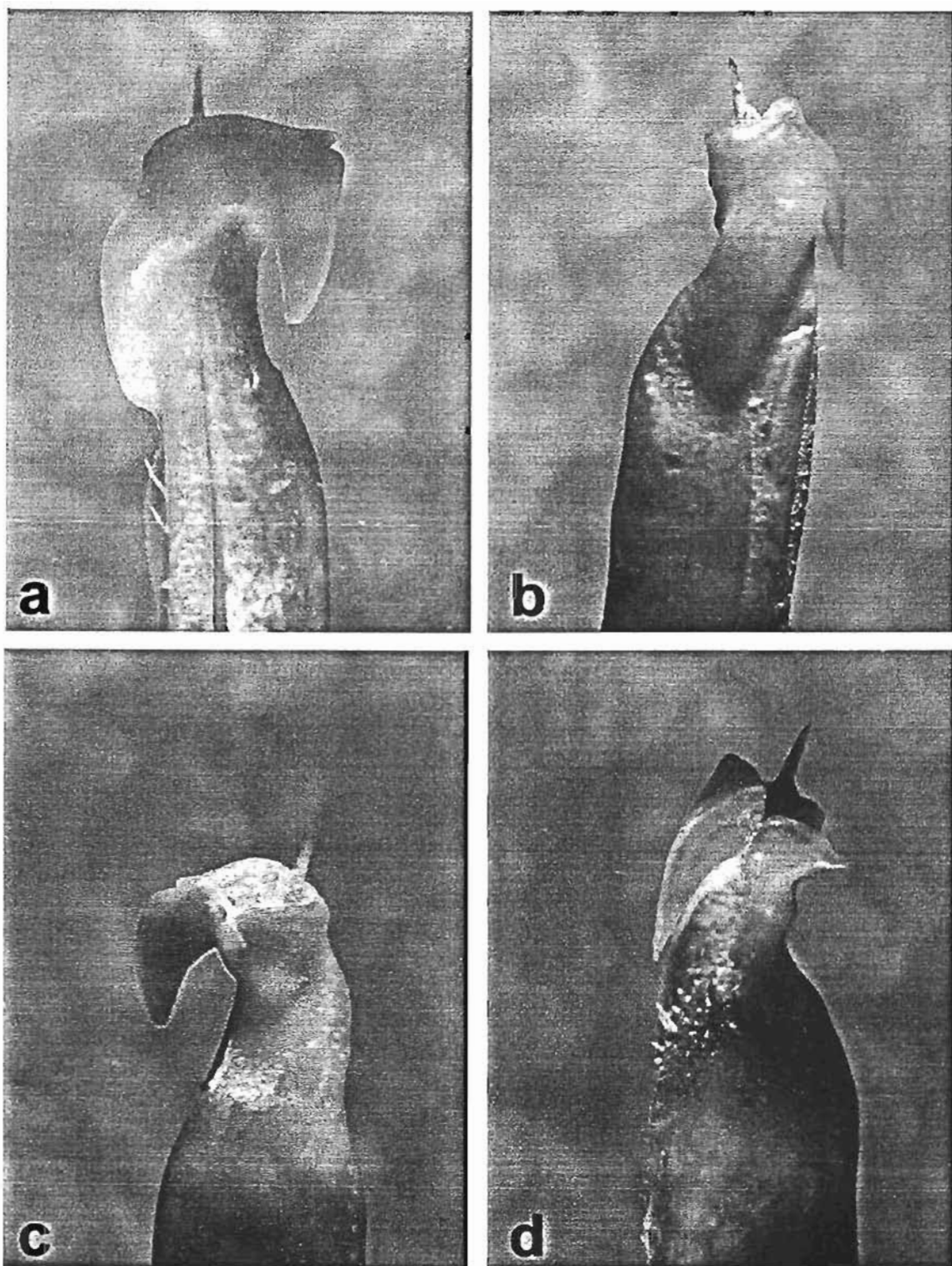


Lámina XXXIX. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa terrestris* Rathbun, 1893 (Holotipo USNM - 17723): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

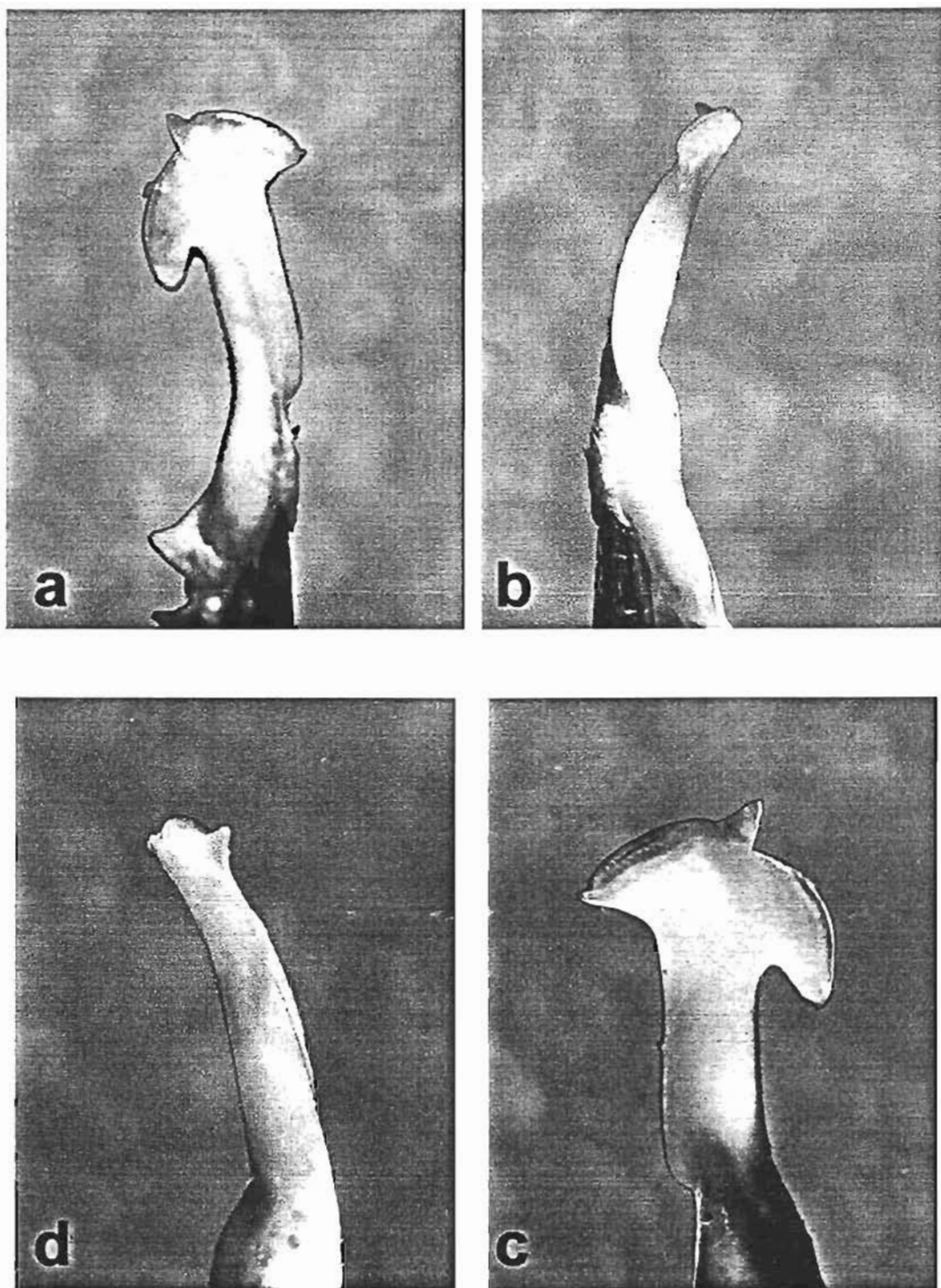


Lámina XL. Primer gonópodo del macho de *Pseudothelphusa puntarenas* Hobbs III, 1991 (Holotipo USNM – 250555): a) Vista mesial. b) Vista caudal. c) Vista lateral. d) Vista cefálica.

ESPECIES/CARACTERES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
<i>Epiob. cubensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pola magnus</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pola nicaraguensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Spiro. verticalis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. punarinas</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>D. pecki</i>	2	1	1	1	3	1	1	3	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>Epiob. chiapensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Epiob. mixtepecensis</i>	2	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>P. americana (Chign)</i>	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>P. belliana (Chaut)</i>	2	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. diluvel</i>	1	0	1	0	1	0	0	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. dilatata</i>	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>P. deentzi</i>	0	1	1	2	1	0	0	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. dugesi</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>P. galloti</i>	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1
<i>P. granatensis</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0	2	1	1	1	1	1
<i>P. guerreroensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>P. hoffmannae</i>	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. jolyi</i>	0	1	1	2	1	0	0	1	0	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>P. leophrys</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. lephophthalmus</i>	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. mexicana</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. morelosis</i>	0	1	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0	1	2	1	1	1	1	1
<i>P. nayaritae</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. nelsoni</i>	0	1	1	0	1	2	1	3	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. parbelliana</i>	1	1	1	1	2	1	1	3	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. pyrolensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. recliniger</i>	0	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. seiferth</i>	0	1	1	1	1	1	1	3	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. sonoriensis</i>	0	1	1	2	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>P. sulcifrons</i>	0	1	1	1	1	0	0	3	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>S. tristatus</i>	0	1	1	1	1	0	0	3	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>T. complanata</i>	0	1	1	1	1	1	1	3	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>T. chontalpaensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>T. diabolis</i>	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>T. jacalepecensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>T. lamellifrons</i>	0	1	1	1	1	1	1	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>T. lamothel</i>	1	1	1	1	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>T. poglavronum</i>	1	1	1	1	1	1	1	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1
<i>T. veracruzana</i>	1	1	1	1	0	1	1	3	1	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1

APÉNDICE 1. Codificación de los caracteres seleccionados para el análisis filogenético.

ESPECIES/CARACTERES	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
	Artejo basal de la antena, (0) unido al margen frontal (tipo Epilobocera), (1) separado por un espacio del margen frontal.	Forma de la abertura del canal eferente, (0) subcircular, (1) cuadrangular.	Canales eferentes, (0) con una espina interna, (1) sin espina.	Ornamentación del diente medio del margen epistomal, (0) con granulos redondeados en cu de los bordes laterales, (1) con los bordes laterales lisos.	Diente medio del margen epistomal separado de los laterales, (0) por una muesca triangular, (1) por un arco amplio y redondeado.	Ornamentación del arco que separa el diente epistomal de los laterales, (0) con granulos, (1) liso.	Forma del mero del tercer maxilipedo, (0) ligeramente más ancho que largo, (1) evidentemente más ancho que largo.	Margen anterior del mero, (0) curvado, (1) formando un semirectángulo con el margen lateral.	Mueca en el margen anterior del mero, (0) ausente, (1) suavemente marcada, (2) bien marcada.	Exognato del tercer maxilipedo, (0) más largo que el isquilo, (1) casi tan largo como el isquilo, (2) un poco más de la mitad, (3) la mitad o menos de la longitud del isquilo.	Lóbulo redondeado en la base de los dedos de la queta mayor, (0) ausente, (1) presente.	Espacio entre los bordes cortantes de los dedos de la queta mayor, (0) amplio, (1) reducido, (2) ausente.	Dientes de los bordes cortantes, (0) triangulares, (1) redondeados.	Gonópodos, (0) esbostos, (1) robustos, (2) forma P. puntarenas.	Gonópodos, (0) cilíndricos, (1) moderadamente comprimidos en toda su longitud, (2) fuertemente comprimidos proximalmente y comprimidos en la mitad distal, (4) cilíndricos proximalmente y comprimidos en la mitad distal, (5) forma Sprotheiphusa.	Gonópodos, construcción media de la superficie lateral, (0) ausente, (1) presente.	Posición de la construcción media de la superficie latero-caudal de los gonópodos, (0) ausente, (1) en el tercio distal del gonópodo, (2) aproximadamente en la mitad del gonópodo.
<i>Epilob. cubensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pota. magnus</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	0	2	0	0	1	0	0
<i>Pota. nicaraguensis</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	2	3	0	1	0	1	1	0	0
<i>Spiro. verticalis</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	5	1	1
<i>P. puntarenas</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	2	2	0	1	0	2	2	1	2
<i>D. pecki</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	3	1	1
<i>Epithel. chiapensis</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1
<i>Epithel. mixispensis</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	3	1	1
<i>P. americana (Chign)</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	3	1	1
<i>P. belliana (Chaut)</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. digueti</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	0	0	1	3	1	1
<i>P. ciliolata</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	2	0	0	0	1	3	1	1
<i>P. doentzi</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	3	1	1
<i>P. dugesi</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. galloti</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	2	1	1	0	1	3	1	1
<i>P. granatensis</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	1	3	1	1
<i>P. guerrerensis</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	0	1	3	1	1
<i>P. holfmannae</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. joubi</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. leiohyrs</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	1	1	3	1	1
<i>P. lophophallus</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. mexicana</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. morelosis</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. nayaritae</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. nelsoni</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	2	1	0	2	0	0	3	1	1
<i>P. parbelliana</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. peyloensis</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. rechingeri</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	2	1	1	3	1	1
<i>P. seiferti</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	2	2	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. sonorensis</i>	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. sulcifrons</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	2	0	1	0	1	3	1	1
<i>P. terrestris</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	3	1	1
<i>S. tricoloratus</i>	1	1	1	1	1	1	0	0	0	2	0	1	0	1	3	1	1
<i>T. complanata</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	4	1	2
<i>T. chontalpaensis</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	2	2	0	1	1	0	4	1	2
<i>T. diabolis</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	4	1	2
<i>T. jacatepecensis</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	2	2	0	1	0	0	4	1	2
<i>T. lamellifrons</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	4	1	2
<i>T. lamolthei</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	2	2	0	1	0	0	4	1	2
<i>T. poglayenorum</i>	1	0	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	4	1	2
<i>T. veracruzana</i>	1	1	1	0	1	0	0	0	1	2	0	1	0	0	4	1	2

APÉNDICE 1. Codificación de los caracteres seleccionados para el análisis filogenético.

ESPECIES/CARACTERES	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61
<i>Epilob. cubensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pota. magnus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	4	3
<i>Pota. nicaraguensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	3	4	3
<i>Spiro. verticalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>P. punlarenas</i>	0	4	4	3	1	2	1	0	0	3	0
<i>D. pecki</i>	0	1	1	1	1	1	2	0	0	2	2
<i>Epithel. chiapensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1
<i>Epithel. mixtepecensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0
<i>P. americana (Chigui)</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	2	3	2
<i>P. beilliana (Chauti)</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	3	2
<i>P. digueti</i>	0	1	2	1	1	2	2	1	2	3	2
<i>P. dilatata</i>	0	1	2	1	1	2	1	0	0	3	2
<i>P. doenitzii</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	2	3	2
<i>P. dugesi</i>	0	1	1	1	1	1	2	1	2	3	2
<i>P. gallii</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0
<i>P. granatensis</i>	0	1	1	2	2	1	1	0	1	3	2
<i>P. guerreroensis</i>	0	2	2	1	1	1	2	1	1	3	0
<i>P. hoffmannae</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	3	2
<i>P. jouyi</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	3	2
<i>P. leiophrys</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	3	2
<i>P. lophophallus</i>	0	1	1	1	1	1	2	1	0	3	2
<i>P. mexicana</i>	0	1	1	2	2	1	1	0	1	3	0
<i>P. morelosis</i>	0	1	1	1	1	1	2	1	0	3	1
<i>P. nayaritae</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	1	3	0
<i>P. nelsoni</i>	0	1	1	1	1	1	2	1	0	3	2
<i>P. parabeiliana</i>	0	1	1	1	1	1	2	1	0	3	2
<i>P. peyotensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	2	3	2
<i>P. rechingeri</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	2	3	2
<i>P. seiferti</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	2	3	2
<i>P. sonorensis</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	3	2
<i>P. sulcifrons</i>	2	3	2	1	1	2	2	2	1	3	0
<i>P. terrestris</i>	0	1	1	1	1	1	1	0	0	3	2
<i>S. tricoloratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>T. complanata</i>	1	1	2	1	1	3	3	2	1	3	0
<i>T. chontalpaensis</i>	2	1	2	1	1	3	3	2	1	3	0
<i>T. diabolis</i>	1	1	1	1	1	3	3	2	1	3	0
<i>T. jacatpecensis</i>	1	1	2	1	1	3	3	2	1	3	0
<i>T. lamellifrons</i>	2	1	2	1	1	3	3	2	1	3	0
<i>T. larmoelii</i>	1	1	3	1	1	2	3	2	1	3	0
<i>T. poglayenorum</i>	2	3	2	1	1	3	3	2	1	3	0
<i>T. veracruzana</i>	1	1	1	1	1	1	3	2	1	3	0

51: Lóbulo distal del lóbulo proximal, de la placa C-M bilobulada, (0) ausente, (1) abarca solo el principio del lóbulo proximal, (2) abarca más de la mitad de la anchura del lóbulo proximal.

52: Lóbulo distal parcialmente fusionado de la placa C-M bilobulada, (0) ausente, (1) con la punta dirigida celáficamente, (2) con la punta dirigida meso-proximalmente, (3) con la punta curvada en dirección proximal, (4) con dirección caudo-distal (forma P. punlarenas).

53: En vista mesial ángulo de inclinación del lóbulo proximal de la placa C-M bilobulada, con respecto al eje principal, (0) ausente, (1) paralelo al eje longitudinal del gonópodo, (2) oblicuo al eje longitudinal del gonópodo, (3) formando un ángulo de 90° con respecto al eje longitudinal del gonópodo, (4) mas de 90° (forma P. punlarenas).

54: En vista mesial dirección del margen celáfico del lóbulo proximal de la placa C-M bilobulada, (0) ausente, (1) dirigiendo mesialmente, (2) dirigiendo mesolateralmente, (3) dirigiendo distalmente (forma P. punlarenas).

55: Ornametación del margen celáfico del lóbulo proximal de la placa C-M bilobulada, (0) ausente, (1) con el margen celáfico aserrado.

56: Proporciones del lóbulo proximal de la placa C-M bilobulada, (0) ausente, (1) más largo que ancho, (2) tan largo como ancho, (3) más ancho que largo.

57: Ornametación de la superficie interna del lóbulo proximal de la placa caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) con superficie interna lisa, (2) con un borde moderado, (3) con una carena fuerte.

58: Forma de la ornametación de la superficie interna del lóbulo proximal de la placa caudo-marginal bilobulada, (0) superficie interna del lóbulo proximal de la placa caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) recta, (2) circular.

59: Forma de la cresta distal de la placa C-M, (0) ampliamente curvada en toda su longitud, (1) recta, (2) curvada solamente en la porción caudal y el resto de su longitud recto, (3) ausente.

60: Ornametación de la cresta distal de la placa C-M, (0) con espinas, (1) con cerdas y espinas, (2) con espinas.

61: Alcance de la cresta distal de la placa C-M, (0) al mismo nivel que la cresta distal de la superficie lateral, (1) más baja que la cresta distal de la superficie lateral, (2) más alta que la cresta distal de la superficie lateral, (3) ausente.

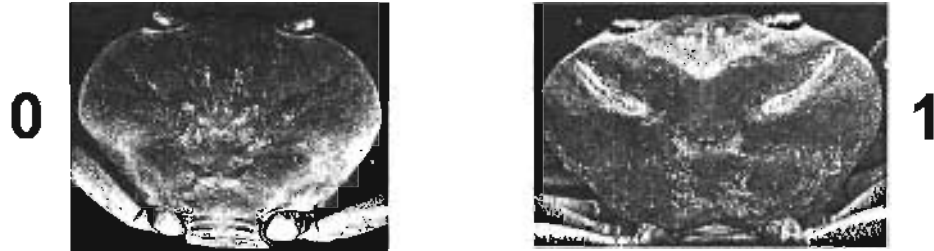
APÉNDICE 1. Codificación de los caracteres seleccionados para el análisis filogenético.

ESPECIES/CARACTERES	Lóbulo mesodistal, (0) ausente, (1) presente.	Forma del lóbulo mesodistal de los gonópodos, (0) ausente, (1) cónico, (2) comprimido caudo-cefalícamente.	Proceso cefálico o mesial??, (0) reducido, (1) bien desarrollado.	Dirección del proceso cefálico o mesial??, (0) cefalícamente, (1) lateromesialmente.	Ornamentación del borde lateral (cefálico) del proceso cefálico o mesial??, (0) terminado en más de tres espinas o lóbulos, (1) terminado en una espina, (2) redondeado y liso, (3) terminado en tres espinas o lóbulos, (4) terminado en dos espinas.	Expansión interna del proceso cefálico o mesial?? que cierra la cavidad del ápice, (0) ausente, (1) presente.	Forma de la expansión interna del proceso cefálico o mesial??, que cierra la cavidad del ápice, (0) ausente, (1) recto, (2) terminado en un lóbulo pequeño y no sobrepasa el ápice del gonópodo, (3) terminado en una saliente muy desarrollada, que sobrepasa evidentemente el ápice del gonópodo.	Ornamentación de la superficie caudal del proceso mesial, (0) lisa, (1) con un lóbulo redondeado, (2) con un tubérculo cónico, (3) con un borde espinoso.	Forma del borde superior del proceso mesial, (0) recto, (1) convexo, (2) cóncavo.	Forma del borde inferior del proceso mesial, (0) cóncavo, (1) convexo, (2) recto.	Ornamentación del tercio distal de la superficie lateral del gonópodo, (0) ausente, (1) con una cresta dentada, (2) con un gran proceso laminar subcircular, (3) con una cresta similar a un hombro.	Proceso lateral, (0) ausente, (1) presente.	Proceso lateral, (0) ausente, (1) independiente, (2) fusionado al proceso mesial.	Proceso lateral, (0) formado por una joraba redondeada y armada con espinas agudas, (1) formado por una placa esbelta que termina en dos dientes triangulares, (2) formado por una espina parecida a un espolón, (3) formado por dos espinas a manera de cuernos, (4) fusionado al proceso mesial, formando una placa con tres lóbulos triangulares, (5) ausente.	Proceso lateral, (0) abajo del ápice del gonópodo, (1) al nivel del ápice del gonópodo, (2) sobrepasando evidentemente el ápice del gonópodo, (3) ausente.	Espinas o dientes subdistales en posición caudo-lateral, (0) ausentes, (1) presentes.
	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77
Epilob. cubensis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0
Pota. magnus	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
Pota. nicaraguensis	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
Spiro. verticalis	0	0	1	0	3	0	0	0	0	2	2	1	1	2	0	0
P. puntarenas	0	0	1	0	2	0	0	0	1	2	0	0	0	5	3	0
D. pecki	0	0	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0	0	5	3	0
Epithel. chiapensis	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2	3	1	2	4	2	0
Epithel. mixtepecensis	0	0	1	0	2	0	0	0	0	2	1	1	1	3	1	1
P. americana (Chign)	0	0	1	1	1	1	2	1	0	1	0	0	0	5	3	0
P. belliana (Chauli)	0	0	1	1	1	1	2	2	0	2	0	0	0	5	3	0
P. digueti	0	0	1	1	3	1	2	0	1	1	0	0	0	5	3	0
P. dilatata	0	0	1	1	0	1	2	0	0	0	0	0	0	5	3	0
P. doenitzi	0	0	1	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	5	3	0
P. dugesi	0	0	1	1	1	1	2	2	0	1	0	0	0	5	3	0
P. galloi	0	0	1	1	4	1	3	0	1	0	0	0	0	5	3	0
P. granatensis	0	0	1	0	4	1	2	2	0	2	0	0	0	5	3	0
P. guerreroensis	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0	0	5	3	0
P. hoffmannae	0	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	0	0	5	3	0
P. jouyi	0	0	1	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	5	3	0
P. leiophrys	0	0	0	1	1	1	1	0	1	2	0	0	0	5	3	0
P. lophophallus	0	0	1	1	4	1	1	1	1	1	0	0	0	5	3	0
P. mexicana	0	0	1	0	3	1	2	0	0	2	0	0	0	5	3	0
P. morelosis	0	0	1	1	3	1	2	1	1	0	0	0	0	5	3	0
P. nayaritae	0	0	1	1	4	1	2	0	0	1	0	0	0	5	3	0
P. nelsoni	0	0	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	5	3	0
P. parabelliana	0	0	1	1	4	1	1	0	0	2	0	0	0	5	3	0
P. peyotensis	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	5	3	0
P. rechingeri	0	0	1	1	4	1	2	1	0	1	0	0	0	5	3	0
P. seiferti	0	0	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	5	3	0
P. sonorensis	0	0	1	1	1	1	2	0	0	2	0	0	0	5	3	0
P. sulcifrons	0	0	1	1	3	1	2	1	1	2	0	0	0	5	3	0
P. terrestris	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	5	3	0
S. tricristatus	0	0	0	0	3	0	0	3	2	2	3	0	0	5	3	0
T. complanata	1	1	0	0	2	1	2	0	1	1	0	0	0	5	3	0
T. chontalpaensis	1	2	1	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	5	3	0
T. diabolis	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	5	3	0
T. jacatepecensis	1	1	0	0	2	1	2	0	1	1	0	0	0	5	3	0
T. lamellifrons	1	1	0	0	2	1	2	0	1	2	0	0	0	5	3	0
T. lamothei	1	2	1	1	1	1	2	0	1	0	0	0	0	5	3	0
T. poglayenorum	1	1	1	1	1	1	2	0	1	2	0	0	0	5	3	0
T. veracruzana	1	1	1	1	1	1	2	0	1	2	0	0	0	5	3	0

APÉNDICE 2. Ilustraciones de los caracteres usados en el análisis filogenético.

Caparazón:

1. Caparazón con la superficie dorsal, (0) lisa, (1) ornamentada con cerdas cortas de color negro en la porción postbranquial, (2) esparcidas en casi toda la superficie dorsal del caparazón.



2. Caparazón con la superficie dorsal, (0) convexa, (1) plana.



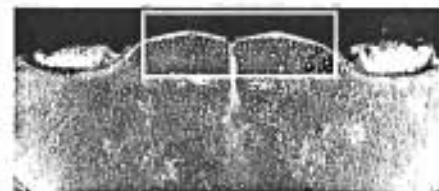
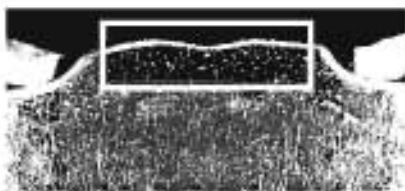
3. Porción frontal, (0) moderadamente dirigida hacia abajo, (1) bruscamente curvada hacia abajo en un ángulo de 90°, (2) horizontalmente extendida.



4. Concavidad media del margen frontal anterior (inferior), (0) ausente, (1) presente.



0



1

5. Margen frontal superior, (0) ausente, (1) suave a moderadamente marcado, (2) bien marcado.



0



1

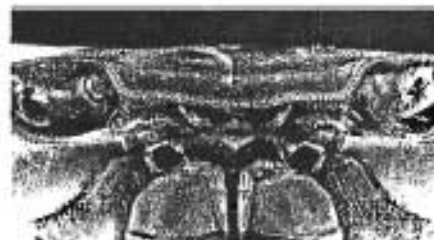


2

6. Margen frontal superior con ornamentaciones granulares, (0) ausentes, (1) presentes.



0

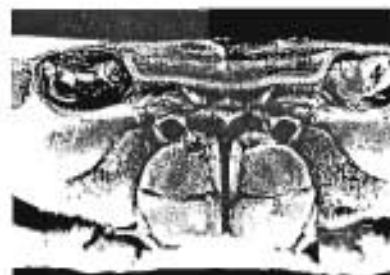


1

7. Margen frontal superior , (0) inclinado hacia la porción media [oblicuo], (1) recto.

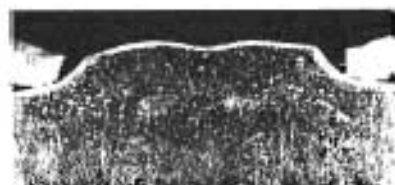


0



1

8. Surco frontal medio, (0) ausente, (1) amplio y somero, (2) angosto y profundo.



0



1



2



9. Lóbulos frontales, (0) ausentes, (1) suavemente insinuados, (2) altos y evidentes.



0



1

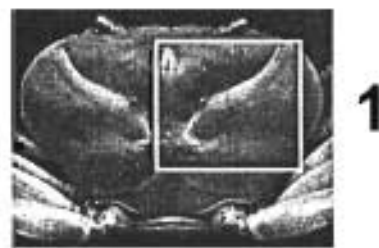


2

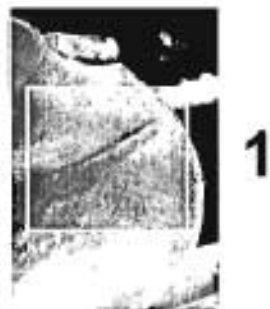
10. Porción frontal, área entre el margen frontal superior y los lóbulos frontales, (0) horizontal, (1) ligeramente convexa, (2) deprimida



11. Dorso del caparazón con el surco cervical, (0) amplio y somero, (1) profundo y bien marcado.



12. Surco cervical, (0) extendiéndose hasta el margen anterolateral del caparazón, (1) terminando antes del margen anterolateral.



13. Surco cervical, (0) recto, (1) curvo.



14. Margen anterolateral del caparazón, (0) grueso y redondeado, (1) agudamente redondeado, (2) esbelto y resaltado en vista frontal.



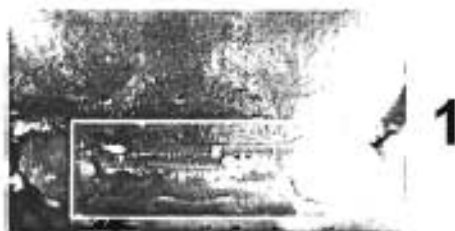
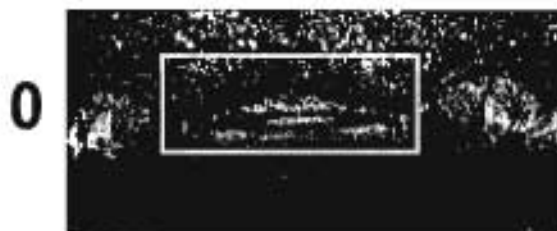
15. Margen anterolateral del caparazón, (0) liso, (1) granulado, (2) denticulado, (3) dentado.



16. Muesca en el ángulo orbital externo, (0) ausente, (1) presente.

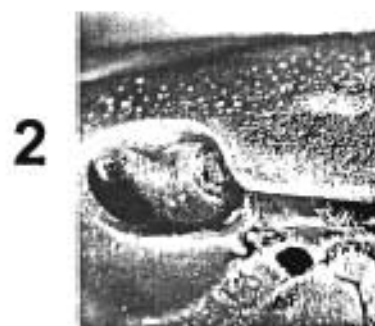
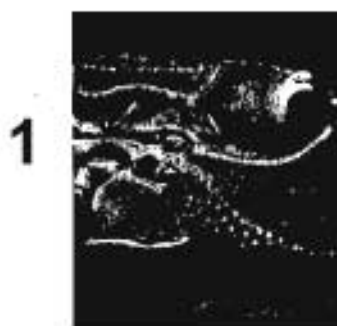
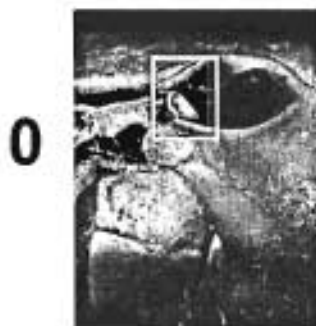


17. Margen posterior del caparazón, (0) cóncavo, (1) recto.

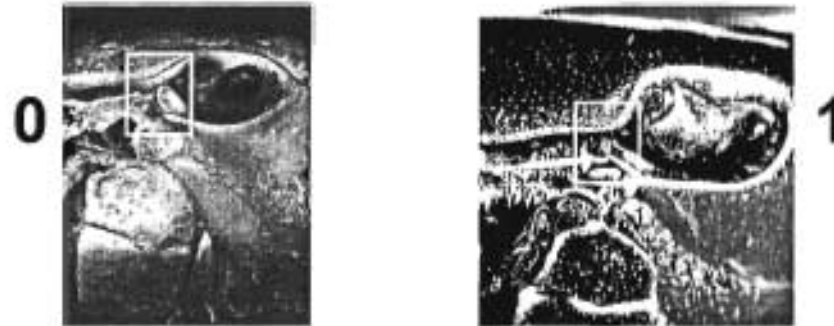


Orbita:

18. Angulo suborbital interno continuándose hacia el interior orbita como, (0) como una quilla alta que cierra totalmente la cavidad orbital, (1) como quilla alta que no cierra la cavidad orbital, (2) como un borde somero del piso de la cavidad orbital.

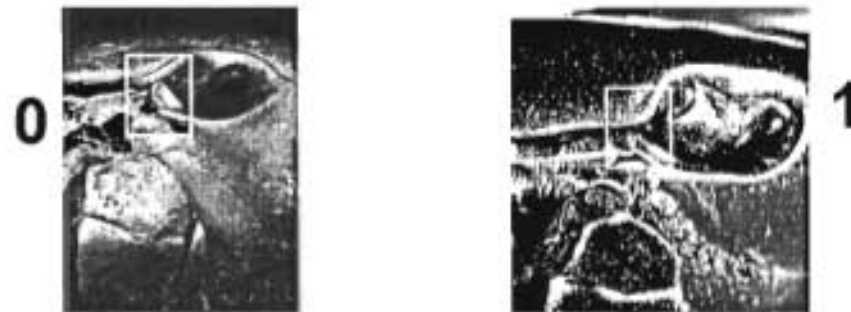


19. Angulo suborbital interno, (0) unido al margen frontal, (1) separado por un espacio del margen frontal



Antena:

20. Artejo basal de la antena, (0) unido al margen frontal, (1) separado por un espacio del margen frontal

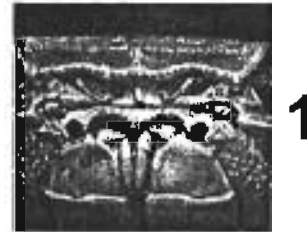
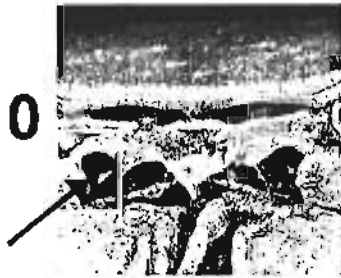


Epistoma:

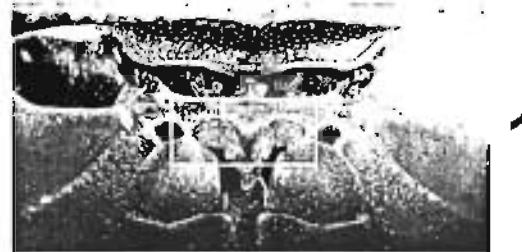
21. Forma de la apertura del canal branquial eferente, (0) circular, (1) cuadrangular.



22. Canales eferentes, (0) con una espina interna, (1) sin espina.



23. Diente medio del margen epistomal, (0) con un tubérculo redondeado en c/u de los bordes laterales, (1) con los bordes laterales lisos.



24. Diente medio del margen epistomal separado de los laterales, (0) por una muesca triangular, (1) por un arco amplio y redondeado



25. Arco que separa el diente epistomal de los laterales, (0) liso, (1) granulado.

Apéndices bucales:

Tercer maxilípedo.

26. Mero, (1) ligeramente más ancho como largo, (2) evidentemente más ancho que largo.



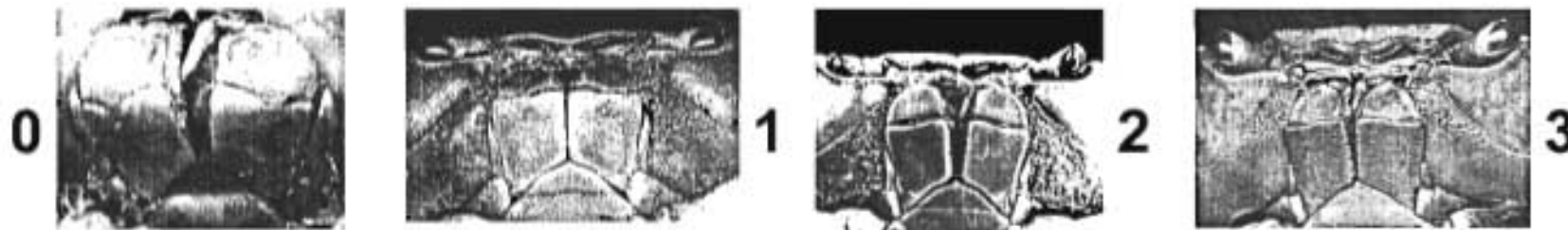
27. Margen anterior del mero, (0) curvado, (1) formando un rectángulo con el margen lateral.



28. Muesca en el margen anterior del mero, (0) ausente, (1) suavemente marcada, (2) bien marcada.



29. Exognato, (0) más largo que el isquio, (1) casi tan largo como el isquio, (2) un poco más de la mitad del isquio, (3) la mitad o menos de la longitud del isquio.



Quelípedos:

Quela mayor.

30. Lóbulo redondeado en la base de los dedos de la palma mayor, (0) ausente, (1) presente.



31. Espacio entre los dedos de la quela mayor, (0) amplio, (1) reducido, (2) ausente.



32. Dientes de los bordes cortantes, (0) triangulares, (1) redondeados.

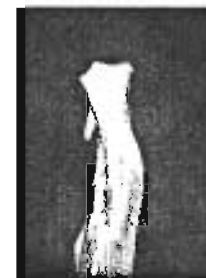


Primer par de pleópodos del macho (gonópodos):

33. Complejión de los gonópodos, (0) esbeltos, (1) robustos



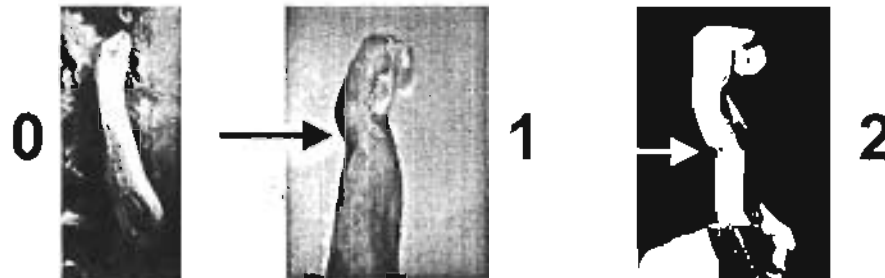
34. Forma de los gonópodos, (0) cilíndricos, (1) moderadamente comprimidos en toda su longitud, (2) fuertemente comprimidos en toda su longitud, (3) deprimidos proximalmente y comprimidos en la mitad distal, (4) cilíndricos proximalmente y comprimidos en la mitad distal, (5) forma *Spirothelphusa*.



35. Gonópodos, constricción media de la superficie latero-caudal, (0) ausente, (1) presente.



36. Gonópodos, posición de la constricción media de la superficie latero-caudal, (0) ausente, (1) en el tercio distal del gonópodo, (2) aproximadamente en la mitad del gonópodo.



Porción apical.

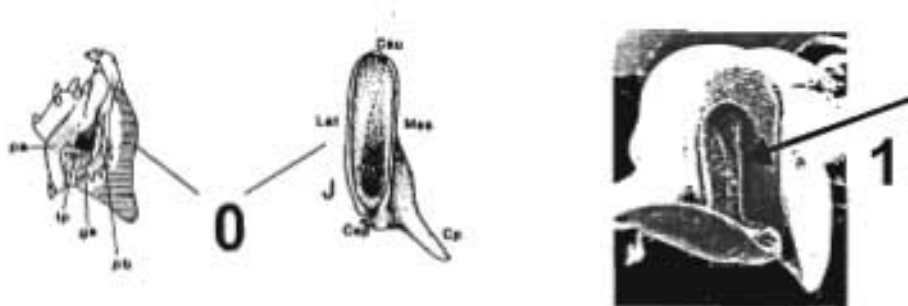
37. Gonópodos con la cavidad del ápice dirigida, (0) lateralmente, (1) distalmente, (2) caudo-distalmente.



38. Forma de la cavidad del ápice, (0) triangular, (1) subcircular, (2) en forma de U, (3) en forma de ojal, estrecha y alargada.



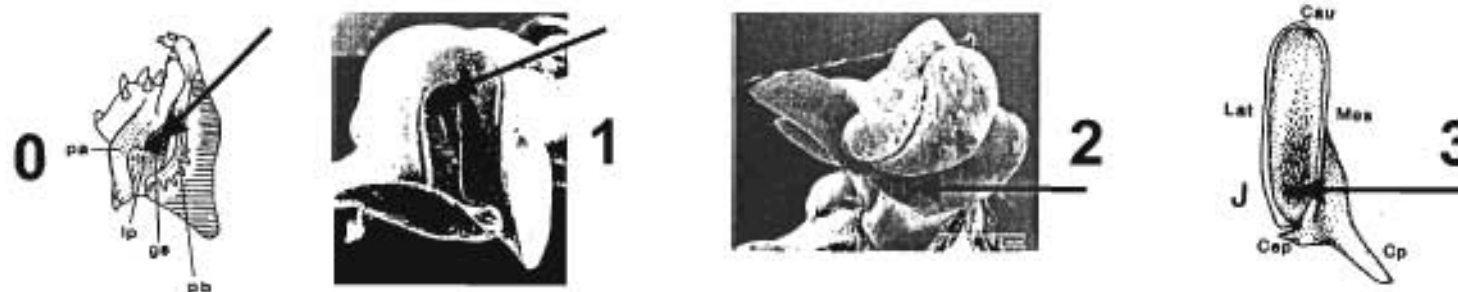
39. Cresta central de la cavidad del ápice, (0) ausente, (1) presente.



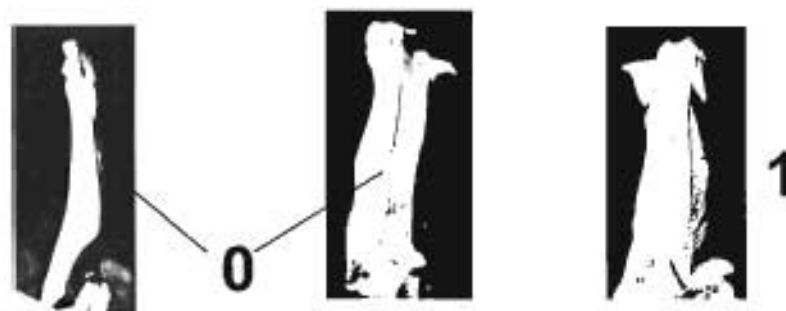
40. Forma de la cresta central de la cavidad del ápice, (0) ausente, (1) recta, (2) redondeada formando un gran semicírculo.



41. Posición de la apertura del canal espermático, (0) central, (1) caudal, (2) meso-caudal, (3) cefálica.



42. Sutura lateral, (0) libre en toda su longitud, (1) fusionada con la placa caudal.



43. Porción apical, además de los procesos apicales, (0) ornamentada con espinas, (1) espínulas, (2) sin espinas, (3) espínulas y espinas.



44. Tercio distal de la sutura marginal del gonópodo, (0) con una torsión hacia el eje medio del cuerpo, (1) recto.

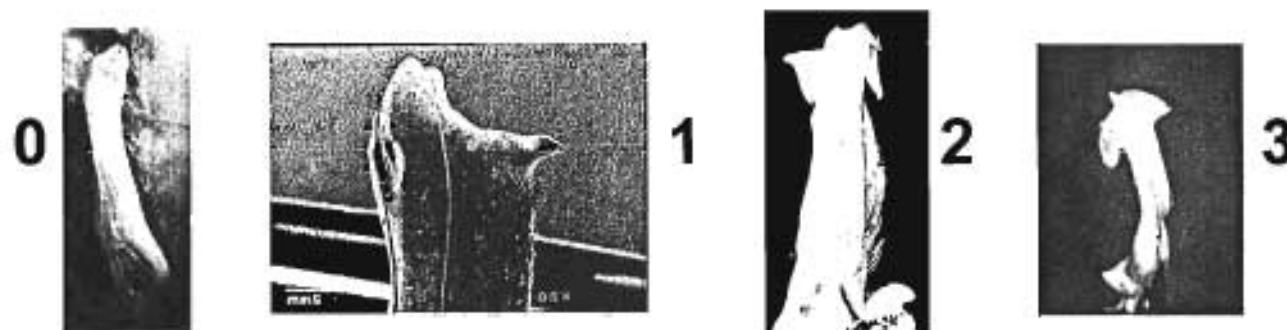


Superficie caudal.

45. Placa marginal, (0) presente como una placa independiente, (1) fusionada con la placa caudal, (2) forma *Pseudothelphusa puntarenas*.



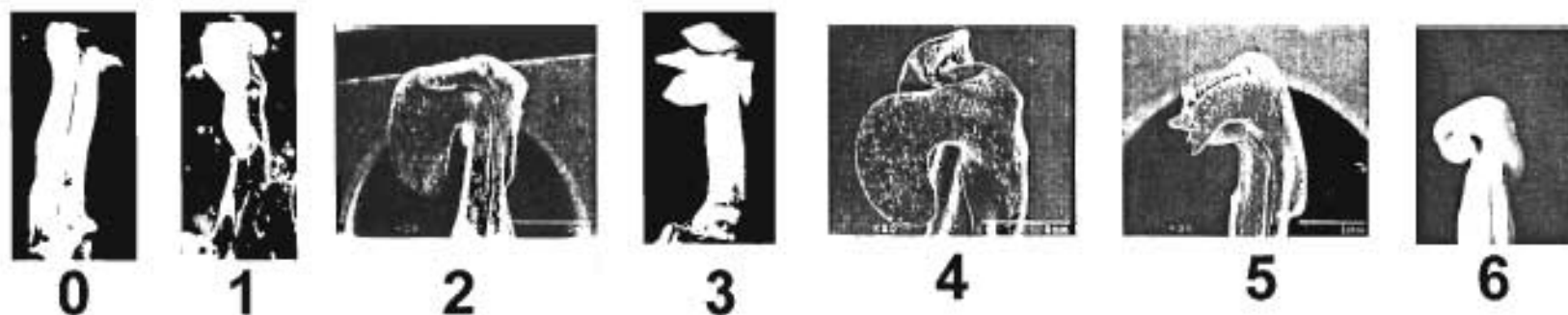
46. Porción distal de la placa marginal, (0) llegando al ápice del gonópodo, (1) sobrepasando el ápice del gonópodo, (2) llegando antes del ápice del gonópodo, (3) forma *P. puntarenas*.



47. Porción distal de la proyección caudo-marginal, (0) unilobulada, (1) bilobulada, (2) trilobulada.



48. Proyección caudo-marginal unilobulada, (0) ausente, (1) ovada con el margen inferior redondeado, (2) esbelta con el margen inferior recto, (3) subrectangular con el margen inferior ondulado, (4) en forma de hacha, (5) subrectangular, con el margen inferior recto y el cefálico espinado, (6) no aplica.



49. Lóbulo distal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) separado del lóbulo proximal por una muesca en forma de V o U, (2) separado del lóbulo proximal por una incisión tan larga como el lóbulo distal, (3) sobresaliendo del ángulo disto-cefálico del lóbulo proximal.



50. Lóbulo distal parcialmente fusionado de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) reducido a una serie de dientes ubicados en del ángulo disto-cefálico del lóbulo proximal, (2) terminado en un diente triangular, (3) terminando en un diente redondeado, (4) terminado en dos dientes triangulares, (5) forma *Pseudothelphusa puntarenas*.



51. Muesca o incisión que separa el lóbulo distal del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) abarcando sólo el principio del lóbulo proximal, (2) abarcando la mitad o más de la anchura del lóbulo proximal.



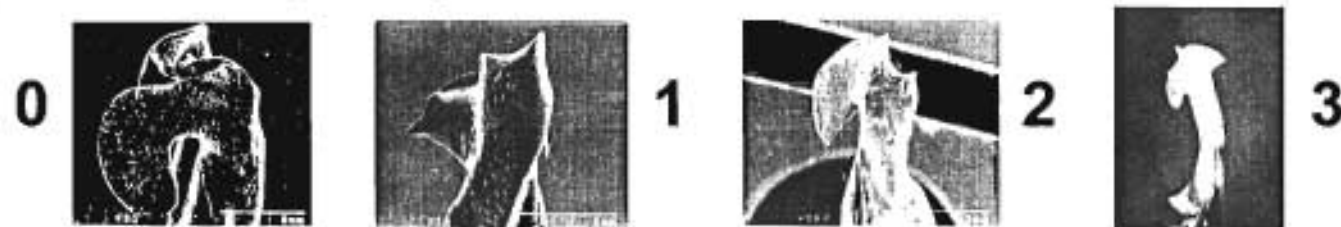
52. Lóbulo distal parcialmente fusionado de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) con la punta dirigida cefálicamente, (2) con la punta dirigida meso-proximalmente, (3) con la punta curvada en dirección proximal, (4) en dirección caudo-distal.



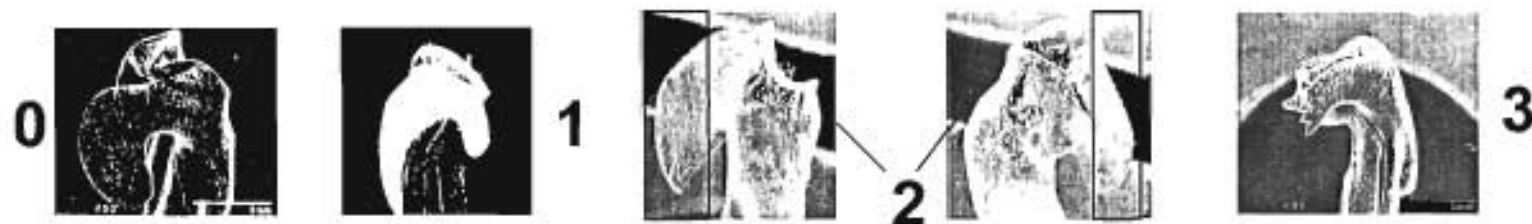
53. En vista mesial, ángulo de inclinación del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, con respecto al eje principal del gonópodo, (0) ausente, (1) paralelo, (2) oblicuo, (3) formando un ángulo de 90° , (4) formando un ángulo de más de 90° .



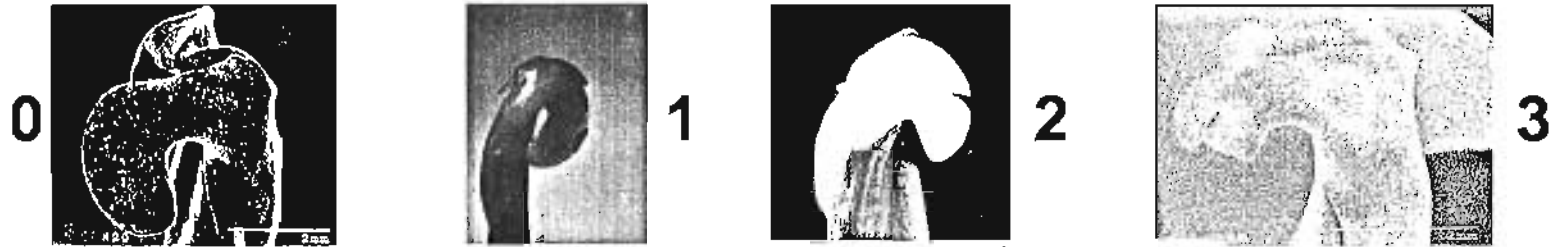
54. En vista caudal, dirección del margen cefálico del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) dirigido cefálicamente, (2) dirigido mesialmente, (3) forma *Pseudothelphusa puntarenas*.



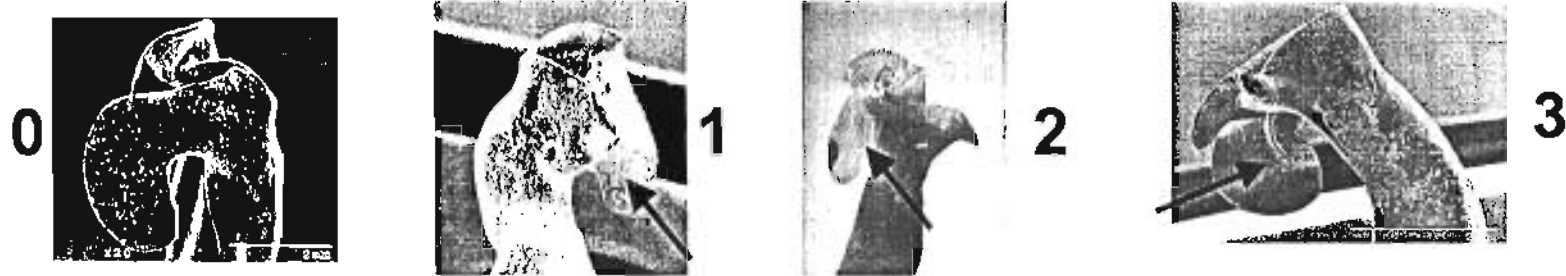
55. Ornamentación del margen cefálico de la proyección caudo-marginal bilobulada, lóbulo proximal, (0) ausente, (1) con el margen cefálico liso, (2) con el margen cefálico aserrado, (3) con el margen cefálico espinado.



56. Proporciones del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) más largo que ancho, (2) tan largo como ancho, (3) más ancho que largo.



57. Ornamentación de la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) lisa, (2) con un borde moderado, (3) con una carena fuerte.



58. Forma de la ornamentación de la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada, (0) ausente, (1) recta, (2) circular.



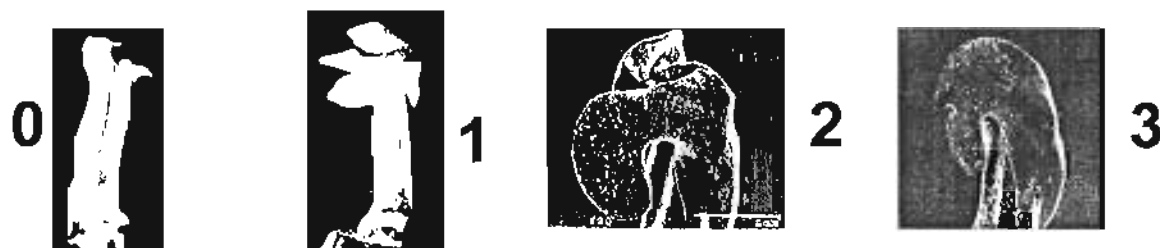
59. Forma de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, (0) ausente, (1) recta, (2) curvada solamente en la porción caudal y el resto de su longitud recto, (3) ampliamente curvada en toda su longitud.



60. Ornamentación de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, (0) ausente, (1) con espínulas, (2) con cerdas y espínulas, (3) lisa.



61. Alcance de la cresta distal de la proyección caudo-marginal, (0) ausente, (1) más baja que la cresta distal de la superficie lateral, (2) al mismo nivel que la cresta distal de la superficie lateral, (3) más alta que la cresta distal de la superficie lateral.



62. En vista caudal, lóbulo meso-caudal, (0) ausente, (1) presente.



63. En vista mesial, forma del lóbulo mesodistal de los gonópodos, (0) ausente, (1) cónico, (2) aplanado caudo-cefálicamente.

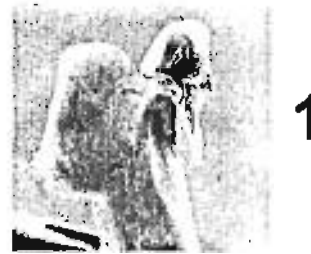


Superficie mesial.

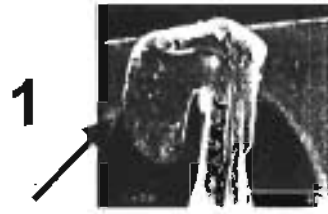
64. Proceso mesial, (0) reducido, (1) bien desarrollado.



65. En vista cefálica, proceso mesial dirigido, (0) cefálicamente, (1) latero-mesialmente.



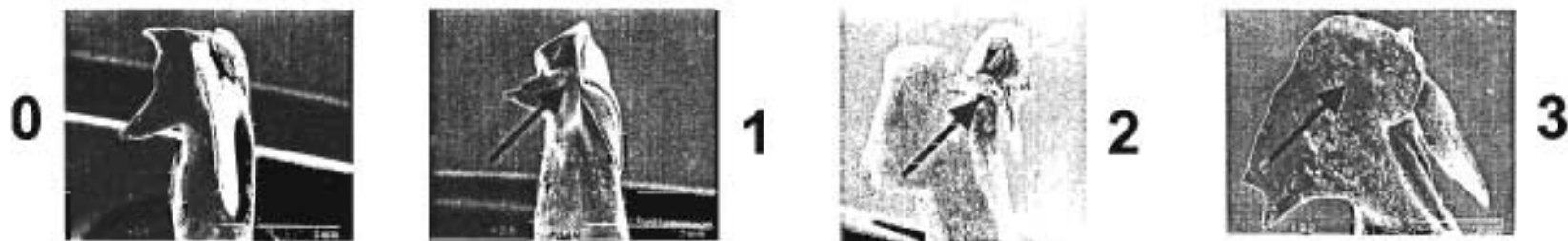
66. Ornamentación del borde externo (lateral) del proceso mesial, (0) terminado en más de tres espinas o lóbulos, (1) terminado en una espina, (2) redondeado y liso, (3) terminado en tres espinas o lóbulos, (4) terminado en dos espinas.



67. Expansión interna del proceso mesial que cierra la cavidad del ápice, (0) ausente, (1) presente.



67. Forma del borde mesial (interno) del proceso mesial, dirigido latero-mesialmente, (0) ausente, (1) recto, (2) terminado en un lóbulo pequeño, que cierra la cavidad del ápice y no sobrepasa el ápice del gonópodo, (3) terminado en una saliente muy desarrollada, que cierra la cavidad del ápice y sobrepasa evidentemente el ápice del gonópodo.



69. En vista caudal o lateral, ornamentación de la superficie caudal del proceso mesial, (0) lisa, (1) con un tubérculo redondeado, (2) con una espina, (3) con un borde espinoso.



70. Forma del borde superior del proceso mesial, (0) recto, (1) convexo.

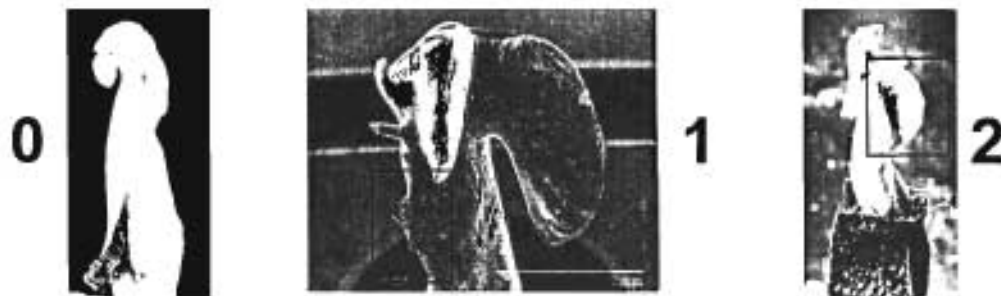


71. Forma del borde inferior del proceso mesial, (0) cóncavo, (1) convexo, (2) recto.

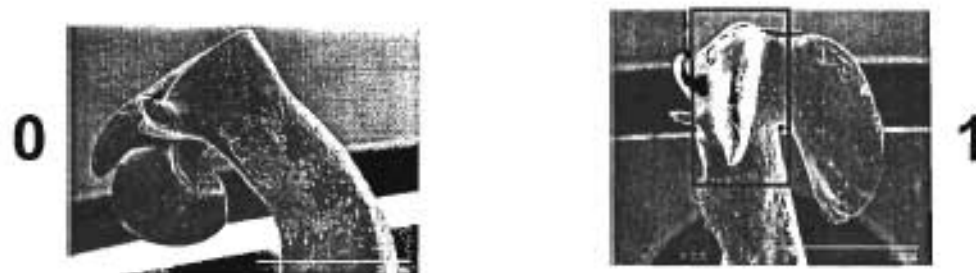


Superficie lateral

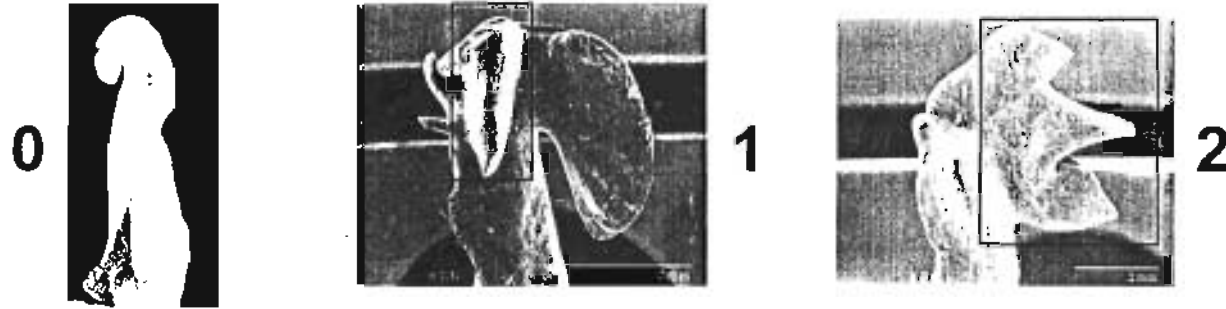
72. Ornamentación del tercio distal de la superficie lateral del gonópodo, (0) ausente, (1) con una cresta dentada, (2) con un gran proceso laminar subcircular.



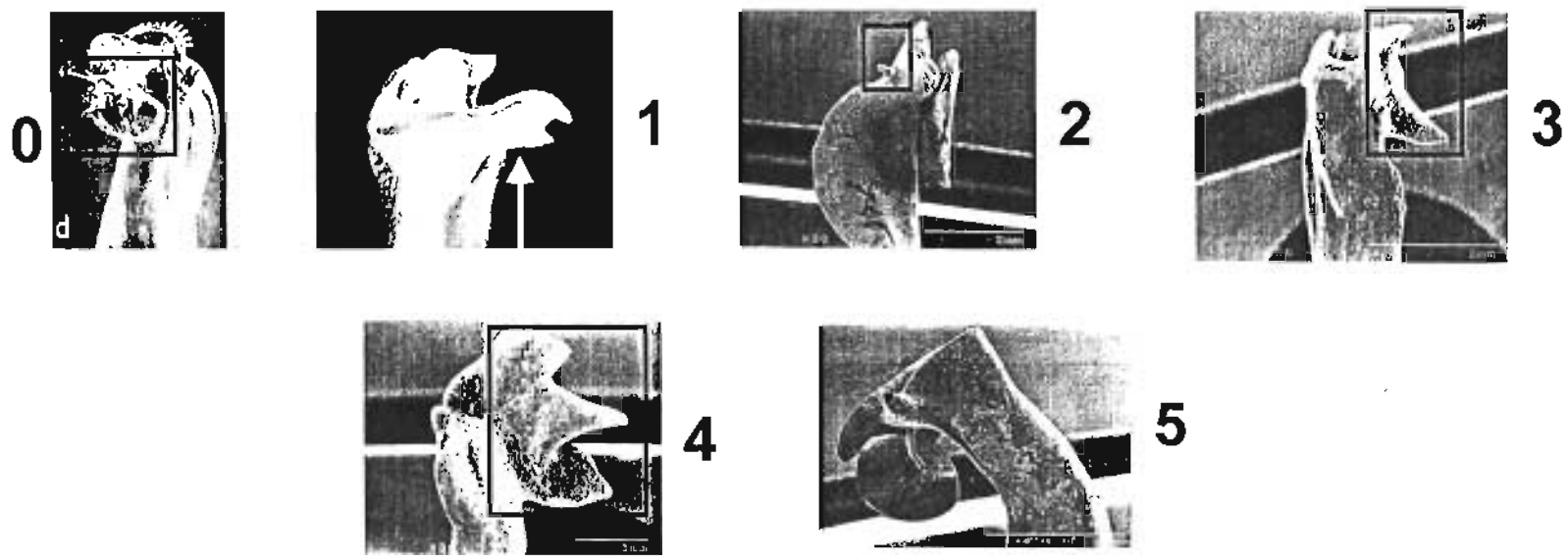
73. Proceso lateral, (0) ausente, (1) presente.



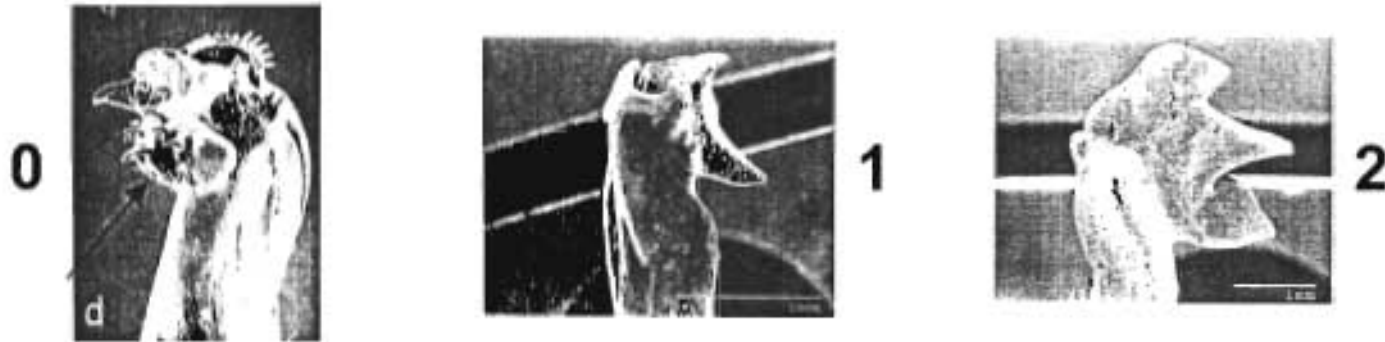
74. Proceso lateral, (0) ausente, (1) independiente, (2) fusionado al proceso mesial.



75. Proceso lateral, (0) formado por una joroba redondeada y armada con espinas agudas, (1) formado por una placa esbelta que termina en dos dientes triangulares, (2) formado por una espina parecida a un espolón, (3) formado por dos espinas a manera de cuernos, (4) fusionado al proceso mesial, formando una placa con tres lóbulos triangulares, (5) ausente.



76. Proceso lateral, (0) abajo del ápice del gonópodo, (1) al nivel del ápice del gonópodo, (2) sobrepasando evidentemente el ápice del gonópodo.



77. Espinas o dientes subdistales en posición caudo-lateral, (0) ausentes, (1) presentes.

