



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA  
BIOLOGÍA MARINA

ESTUDIO COMPARATIVO DEL COMPLEJO *Hyaella azteca* (De Saussure, 1858)  
EN TRES ESTADOS DE MÉXICO: CIUDAD DE MÉXICO, VERACRUZ Y  
QUINTANA ROO

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS**

PRESENTA:

**BIÓL. AURORA MARRÓN BECERRA**

TUTOR PRINCIPAL

DRA. ANA MARGARITA HERMOSO SALAZAR, FACULTAD DE CIENCIAS,  
UNAM

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

DR. MICHEL EDMOND HENDRICKX RENERS, ICMIL MAZATLÁN, UNAM  
DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
DR. JOSÉ LUIS VILLALOBOS HIRIART, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM  
DRA. LISETH CAROLINA PÉREZ ALVARADO, INSTITUTO DE GEOLOGÍA,  
UNAM

CIUDAD DE MÉXICO, JUNIO 2017



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.



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO



**ESTUDIO COMPARATIVO DEL COMPLEJO *Hyaella azteca*  
(De Saussure, 1858) EN TRES ESTADOS DE MÉXICO:  
CIUDAD DE MÉXICO, VERACRUZ Y QUINTANA ROO**

**T E S I S**

que para obtener el grado académico de

**Maestra en Ciencias  
(Biología Marina)**

P r e s e n t a

**Biól. Aurora Marrón Becerra**

**Directora de Tesis**

Dra. Ana Margarita Hermoso Salazar

**Comité tutorial:**

Dr. Michel Edmond Hendrickx Reners

Dr. Fernando Álvarez Noguera

Dr. José Luis Villalobos Hiriart

Dra. Liseth Carolina Pérez Alvarado

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., junio 2017

“La felicidad de la abeja y el delfín es existir. La del hombre es descubrir esto y maravillarse por ello”

Jacques Y. Cousteau

## **Agradecimientos**

Este trabajo es producto de la colaboración de todos aquellos que me brindaron su ayuda, conocimientos y apoyo para la realización del mismo. Por lo cual para mí es un placer aprovechar este espacio para expresar mis más sinceros agradecimientos a las siguientes personas:

A la Dra. Ana Margarita Hermoso Salazar en particular y en primer lugar por la gran dedicación en la dirección de ésta tesis, las facilidades proporcionadas durante estos dos años, por su apoyo, motivación y por su valiosa amistad.

A los miembros del comité tutorial: Dr. Michel Hendrickx, Dr. Fernando Álvarez, Dr. José Luis Villalobos y la Dra. Liseth Carolina Pérez por la dedicación y por su tiempo para la revisión del presente trabajo, agradezco mucho sus valiosos y acertados comentarios.

A la Dra. Vivianne Solís W. por aceptarme en su laboratorio y darme un lugar para la realización del presente trabajo.

Al Dr. Gary Wellborn y a la Universidad de Oklahoma por haberme recibido en una estancia corta y brindarme las facilidades en su laboratorio para realizar la extracción, secuenciación, elaboración e interpretación de los análisis de ADN.

A Ann R. Harris y al laboratorio de Biology Core Molecular Lab por las facilidades para secuenciar el ADN de éste estudio.

Al candidato a Doctor Sokani Sánchez Montes por brindarme también facilidades para la extracción, secuenciación y análisis de ADN.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias y al Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad I del Instituto de Biología de la UNAM por la toma de las fotografías SEM.

Al Dr. Alejandro Estradas por llevarme al campo y por su ayuda en la recolección del material biológico.

A Rosa Luz Tavera por permitirme acompañarla a muestrear a Chalco.

A la M. en C. Elia Lemus y a la Biól. Karina Arvizu por su apoyo durante la realización de éste trabajo y por brindarme su amistad.

Al Dr. Gerardo Rivas de la Facultad de Ciencias y al Dr. Rogelio Aguilar Aguilar por el apoyo al facilitarme el uso de microscopios y material de laboratorio.

Al Dr. Pablo Hernández Alcántara, al Biól. Carlos Illescas Monterroso y a la Dra. Guadalupe Ponce Vélez por sus asesorías y contribuciones al mejoramiento de éste trabajo y por las técnicas para el uso del microscopio.

Al Dr. Luis A. Soto por el préstamo de equipo y el espacio brindado en el laboratorio que dirige.

A la Biól. María del Carmen Letechipía Torres por su asesoría en técnicas de limpieza y aclarado de ejemplares así como del montaje semi-permanente y permanente.

A la colección Nacional de Crustáceos por permitirme albergar los ejemplares (tipos y paratipos) de éste estudio.

Agradezco a CONACyT por proporcionarme a través del Programa Nacional de Posgrados de Calidad el soporte económico durante los dos años de estudios en la maestría.

Al departamento de Servicios Escolares del PCMyL. A Lupita Godoy, Chantal Ruiz, Diana Juárez, Gaby Almaraz, la Dra. Gloria Villaclara (anterior coordinadora de posgrado) y a la actual coordinadora, la Dra. Cecilia Vanegas Pérez por sus atenciones, asesoramiento, facilidades, paciencia, atención y por el trato amable que recibí de todas ellas durante los dos años de posgrado en los que convivimos.

Agradezco a la UNAM, a la Unidad de Posgrado, a la Coordinación del Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología y al ICMYL por recibirme, por todo el apoyo durante estos dos años y por ser mi segundo hogar.

## **Dedicatoria**

A mi familia (mi mamá, mi hermana, mis abuelitos, mis tios, mis tias, mis primos, mis primas y mi sobrino) porque son lo más preciado para mí.

¡Gracias por todo su apoyo durante toda mi vida!

A mi novio y compañero de vida Victor Yovani Islas Trejo porque siempre ha sido amable y esta pendiente de mi persona.

A la memoria de mi padre.

A la vida por permitirme estar aquí.

Al mar por ser mi gran amor.

A mis amigos y maestros.

“...si como explorador hubiera sabido lo que iba a encontrar no hubiera ido.  
Del mismo modo, el científico se aventura en la célula, el átomo o el cosmos  
sin saber lo que le espera”

Jacques Y. Cousteau

# Índice

<b>Abstract</b> .....	<b>1</b>
<b>Resumen</b> .....	<b>2</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>3</b>
<b>Antecedentes</b> .....	<b>6</b>
<b>Distribución histórica de <i>Hyalella azteca</i></b> .....	<b>8</b>
<b>Área de Estudio</b> .....	<b>10</b>
Ciudad de México.....	10
Veracruz de Ignacio de la Llave .....	12
Quintana Roo .....	15
<b>Justificación</b> .....	<b>18</b>
<b>Preguntas de Investigación</b> .....	<b>18</b>
<b>Objetivos</b> .....	<b>19</b>
Objetivo general.....	19
Objetivos particulares .....	19
<b>Metodología</b> .....	<b>20</b>
Trabajo de campo.....	20
Trabajo de laboratorio .....	22
Microfotografías MEB .....	21
Revisión morfológica .....	22
Información taxonómica .....	30
Análisis molecular.....	31
<b>Resultados</b> .....	<b>35</b>
Análisis morfológicos.....	35
Caracteres diagnóstico .....	37
Morfoespecies.....	54
Catálogo de las especies del género <i>Hyalella</i> de Ciudad de México, Veracruz y Quintana Roo.....	55
Clave taxonómica para el género <i>Hyalella</i> de la Ciudad de México, Veracruz y Quintana Roo.....	59

Fichas taxonómicas .....	61
<i>Hyalella azteca</i> .....	61
<i>Hyalella</i> sp. 1 (Ciudad de México) .....	63
<i>Hyalella</i> sp. 2 (Quintana Roo).....	66
<i>Hyalella</i> sp. 3 (Chalco, Veracruz) .....	69
<i>Hyalella</i> sp. 4 (Chalco, Veracruz) .....	71
<i>Hyalella</i> sp. 5 (Chalco, Veracruz) .....	74
<i>Hyalella</i> sp. 6 (Encantada, Veracruz).....	76
<i>Hyalella</i> sp. 7 (San Julián, Veracruz) .....	78
Análisis molecular del gen COI .....	81
<b>Discusión</b> .....	<b>85</b>
Riqueza específica del género <i>Hyalella</i> y el complejo <i>Hyalella azteca</i> .....	85
La eterna discusión: “lumpers” vs “splitters” .....	86
Estudios en México .....	87
Análisis morfológico .....	88
Análisis moleculares .....	90
Futuros estudios.....	95
<b>Conclusiones</b> .....	<b>96</b>
<b>Referencias</b> .....	<b>97</b>
<b>Anexo</b> .....	<b>117</b>

# Índice de Figuras

<b>Figura 1.</b> Estados de México con presencia de <i>Hyaella azteca sensu lato</i> de acuerdo con la literatura (señalados en gris oscuro).....	<b>9</b>
<b>Figura 2.</b> Ubicación de la Ciudad de México y los tres lagos muestreados: Chalco, Xochimilco y Chapultepec. El color oscuro representa el estado y los triángulos los sitios de muestreo.....	<b>12</b>
<b>Figura 3.</b> Ubicación del estado de Veracruz y lagos muestreados. a) Estado de Veracruz Ignacio de la Llave, b) lago San Julián, c) lagos Catemaco y Encantada. Las estrellas representan las ciudades más cercanas y los triángulos los sitios de muestreo. ....	<b>14</b>
<b>Figura 4.</b> Ubicación del cenote Aktun-Ha, Quintana Roo, en la Península de Yucatán. Las líneas punteadas representan la división política entre los estados y/o países que conforman la península de Yucatán, el rombo indica el sitio de muestreo, la estrella corresponde a Tulúm (la ciudad más cercana) y se señalan las carreteras que llevan al cenote: la 109 y la 307 .....	<b>17</b>
<b>Figura 5.</b> Morfología general de un anfípodo. Modificado de Barnard (1969) .....	<b>23</b>
<b>Figura 6.</b> Morfología general de las piezas bucales de un anfípodo. Modificado de Barnard (1969) .....	<b>24</b>
<b>Figura 7.</b> a) Gnatópodo 2 de la hembra; b) Pereiópodo 3 de la hembra; c) gnatópodo 2 del macho; d) pereiópodo 3 del macho .....	<b>25</b>
<b>Figura 8.</b> Tipos de setas. Basada en Zimmer <i>et al.</i> (2009).....	<b>25</b>
<b>Figura 9.</b> Datos merísticos. Longitud total del cuerpo, longitud de la cabeza, longitud combinada de los pereionitos 1 y 2, longitud de las espinas dorsoposteriores del pleón, longitud y anchura del pedúnculo y las ramas de las antenas 1 y 2 (A1-2), longitud y anchura del telson (T) .....	<b>26</b>
<b>Figura 10.</b> Datos merísticos. Longitud y anchura de los apéndices bucales: labio superior (UL), labio inferior (LL), maxilípodo (Mxp), maxila 1(Mx1), maxila 2 (Mx2) y mandíbulas (Lmd, mandíbula izquierda; Rmd, mandíbula derecha) .....	<b>27</b>
<b>Figura 11.</b> Datos merísticos. Longitud y anchura de los gnatópodos 1-2 del macho (G1-2M); pereiópodos 3 y 4 (P3-4) .....	<b>28</b>
<b>Figura 12.</b> Datos merísticos. Longitud y anchura de los pereiópodos 5-7 (P5-7) y los urópodos 1-3 (U1-3) .....	<b>29</b>
<b>Figura 13.</b> Posiciones relativas. Anterior (hacia la cabeza, posterior (hacia la región caudal), dorsal (posición opuesta a los apéndices), ventral (posición hacia los apéndices), proximal (cercano al cuerpo), distal (lejano del cuerpo). ....	<b>30</b>
<b>Figura 14.</b> a) Pleonito 1 y 2 con espina distal dorsoposterior; b) pleonitos sin espina distal dorsoposterior.....	<b>36</b>

**Figura 15.** Regresión lineal de la longitud total de los organismos y la longitud de las espinas distales dorsoposteriores del pleón en la cual no se observa una relación lineal entre ambas características..... **37**

**Figura 16.** Comparación de la maxila 1 por localidad con énfasis en la forma y longitud de la seta distal del palpo. A) *Hyaella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyaella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyaella* sp. 2 (cenote Aktun-Ha Quintana Roo), D) *Hyaella* sp. 3 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyaella* sp. 4, (Catemaco, Veracruz), F) *Hyaella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), G) *Hyaella* sp. 7 (San Julián, Veracruz). ..... **41**

**Figura 17.** Comparación del maxilípodo por localidad con énfasis en la longitud los artículos del palpo 3, 4 y la uña. A) *Hyaella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyaella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyaella* sp. 2 (cenote Aktun-Ha Quintana Roo), D) *Hyaella* sp. 3 y 4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyaella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyaella* sp. 7 (San Julián, Veracruz)..... **43**

**Figura 18.** Comparación del gnatópodo 2 del macho por localidad (número de setas en el basis y forma del margen distal del carpo, señalados con flechas). A) *Hyaella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyaella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyaella* sp. 2 (cenote Aktun-Ha Quintana Roo), D) *Hyaella* sp. 3 y 4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyaella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyaella* sp. 7 (San Julián, Veracruz). ..... **46**

**Figura 19.** Comparación de la palma del gnatópodo 2 del macho por localidad (número de setas, presencia del proceso truncado y forma de la excavación anterior al proceso truncado en la palma, señalado con una flecha). A) *Hyaella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyaella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyaella* sp. 2 (cenote Aktun-Ha Quintana Roo), D) *Hyaella* sp. 3 y 4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyaella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyaella* sp. 7 (San Julián, Veracruz)..... **47**

**Figura 20.** Comparación del pereopodo 7 por localidad (setación posterior e inferior del basis, señado con flechas, y tamaño relativo del lóbulo del basis). A) *Hyaella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyaella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyaella* sp. 2 (cenote Aktun-Ha Quintana Roo), D) *Hyaella* sp. 3 y 4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyaella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyaella* sp. 7 (San Julián, Veracruz) ..... **49**

**Figura 21.** Comparación del urópodo 3 por localidad (tamaño relativo de la rama, el pedúnculo y la seta más larga del pedúnculo). A) *Hyaella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyaella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyaella* sp. 2 (cenote Aktun-Ha Quintana Roo), D) *Hyaella* sp. 3 y 4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyaella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyaella* sp. 7 (San Julián, Veracruz) ..... **51**

**Figura 22.** Comparación del telson por localidad (forma, longitud y la separación entre las setas distales). A) *Hyaella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyaella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyaella* sp. 2 (cenote Aktun-Ha Quintana Roo),

D) *Hyaella* sp. 3 y 4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyaella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyaella* sp. 7 (San Julián, Veracruz) ..... **53**

**Figura 23.** *Hyaella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México).Cuerpo completo macho (izquierda), 6.4 mm, cuerpo completo hembra (derecha), LT 6.2 mm. G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípodo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson). ..... **65**

**Figura 24.** *Hyaella* sp. 2 (cenote Aktun-Ha, Quintana Roo). Hembra LT 3.8 mm. G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípodo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson). ..... **68**

**Figura 25.** *Hyaella* sp. 3. Macho, LT 6.2 mm (izquierda); hembra, LT 5.8 mm (derecha). G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípodo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson)..... **70**

**Figura 26.** *Hyaella* sp. 4. Macho, LT 6.6 mm (izquierda); hembra, LT 6.8 mm (derecha). G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípodo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson)..... **73**

**Figura 27.** *Hyaella* sp. 5. Macho, LT 6.8 mm, maxila 1, las flechas señalan las diferencias con otras morfoespecies (longitud del pao, número de setas distales en la placa interna y en el palpo)..... **75**

**Figura 28.** *Hyaella* sp. 6. Macho, LT 6.8 mm (izquierda); hembra, LT 6.6 mm (derecha). G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípodo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson)..... **77**

**Figura 29.** *Hyaella* sp. 7. Macho, LT 5.5 mm (izquierda); hembra, LT 4.8 mm (derecha). G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípodo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson)..... **79**

**Figura 30.** Dendograma obtenido mediante el método Neighbour Joining (1000 bootstraps) para los diferentes taxa del complejo *Hyaella* azteca de Veracruz y la Ciudad de México ..... **82**

**Figura 31.** Filograma obtenido mediante el método de Máxima Similitud (-lnL=2146.2255, 1,000 bootstraps) para los diferentes taxa del complejo *Hyaella* azteca de Veracruz y la Ciudad de México ..... **83**

**Figura 32.** Filograma obtenido mediante el método de análisis Bayesiano (2,000,000 generaciones) para los diferentes taxa del complejo *Hyaella* azteca de Veracruz y la Ciudad de México ..... **84**

## Índice de Tablas

<b>Tabla 1.</b> “Primers” utilizados para cada reacción de PCR .....	<b>32</b>
<b>Tabla 2.</b> Número de individuos por sexo con y sin espina distal dorsoposterior sobre los pleonitos 1 y 2 recolectados en los tres lagos de Ciudad de México, los tres lagos de Veracruz y en el cenote de Quintana Roo .....	<b>36</b>
<b>Tabla 3.</b> Comparación morfológica entre los anfípodos del género <i>Hyaella</i> recolectados en la Ciudad de México, Veracruz y Quintana Roo .....	<b>80</b>

## Apéndice

<b>Tabla A.</b> Lista de las secuencias parciales del gen Citocromo Oxidasa subunidad 1 (COI) de Ciudad de México (CDMX) y Veracruz con datos por localidad .....	<b>118</b>
<b>Tabla B.</b> Alineación de las secuencias COI, los sitios variables de muestran resaltados .....	<b>119</b>
<b>Tabla C.</b> Distancia genética entre los taxa del análisis filogenético, calculadas con el índice de Kimura 2 parámetros y expresadas en porcentajes. Los datos de la posición superior derecha expresan el error estándar en porcentaje .....	<b>125</b>
<b>Tabla D.</b> Distancias genéticas dentro de los grupos del análisis filogenético, incluyendo y excluyendo a los organismos del lago Encantada, calculadas con el índice Kimura 2 parámetros y expresadas en porcentajes.....	<b>126</b>
<b>Tabla E.</b> Distancias genéticas entre los grupos obtenidos mediante el análisis filogenético, calculadas con el índice Kimura 2 parámetros y expresadas en porcentajes.....	<b>126</b>

## Abstract

It is important to know the taxonomic state of the *Hyalella azteca* complex in México. In this study 692 amphipods were compared from different water bodies in three states of Mexico: three lakes were located in Ciudad de Mexico, three in Veracruz and a sinkhole in Quintana Roo. Base on morphological characters, seven species were identified, one from Ciudad de Mexico, one in Quintana Roo and five in Veracruz: three species were present in Catemaco lake, one in Encantada lake and another one in San Julian Lake. In general, the amphipods from Veracruz were more similar to *Hyalella azteca* than to the species from Quintana Roo and Ciudad de Mexico. The characters that allowed differentiating between morphospecies were the characteristics of the maxilla 1, gnathopod 2 from the male, pereopod 7, uropod 3 and telson, and the form of the maxilliped. The identification of the five morphospecies from Veracruz was confirmed by the analyses of a sequence fragment of the mitochondrial gene Cytochrome Oxidase subunit I (COI), and the analysis grouped in the same clade the organisms from Veracruz and showed that the organisms from Ciudad de Mexico are an independent clade with a single species and two haplotypes in the three lakes (Chalco, Xochimilco y Chapultepec). The phylogenetic relationships could be a result from the limited dispersion, the distance between the lakes and the geological history of the hydrological basin. The presence of seven species morphologically distinguishable and the confirmation of six species with molecular techniques highlights that the biodiversity of epicontinental amphipods, especially in the *Hyalella* genus is still underestimated in the country.

## Resumen

Para conocer el estado taxonómico del complejo *Hyalella azteca* se estudiaron 692 anfípodos de diferentes cuerpos de agua de tres estados de México: tres lagos de la Ciudad de México, tres lagos de Veracruz y un cenote de Quintana Roo. Se lograron identificar siete especies en total mediante caracteres morfológicos, una en la Ciudad de México, una en Quintana Roo y cinco en Veracruz: tres presentes en el lago de Catemaco, una encontrada en Encantada y una última recolectada en el lago de San Julián. De manera general, los anfípodos de Veracruz tuvieron un mayor parecido morfológico con la especie *Hyalella azteca* que los anfípodos de Quintana Roo y la Ciudad de México. Los caracteres útiles para distinguir a las morfoespecies fueron las características de la maxila 1, del gnatopodo 2 del macho, del pereiópodo 7, del urópodo 3 y del telson, así como la forma del maxilípodo. La distinción de las cinco morfoespecies de Veracruz se confirmaron con el análisis de un fragmento de las secuencias del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa subunidad I (COI) y se agruparon en un clado independiente de los organismos de la Ciudad de México. Esta última localidad contó con una sola especie y dos haplotipos en los tres lagos muestreados (Chalco, Xochimilco y Chapultepec). Las relaciones filogenéticas podrían ser resultado de la limitada dispersión, la distancia entre los lagos y la historia geológica de las cuencas hídricas que habitan. La presencia de siete especies distinguibles morfológicamente y la confirmación de seis especies por estudios moleculares sugiere que la biodiversidad de anfípodos epicontinentales y en especial del género *Hyalella* está subestimada para en el país.

## Introducción

El orden Amphipoda es un grupo de crustáceos del superorden Peracarida que, de manera general, forma parte de la macrofauna del bentos de los sistemas acuáticos. Este orden habita principalmente ambientes marinos, desde grandes profundidades que incluyen la zona hadal, hasta ambientes someros e incluso habitan aguas continentales (Barnard e Ingram, 1990; Alcocer *et al.*, 1998; Smith, 2001; Väinölä *et al.*, 2008; Thiel e Hinojosa, 2009).

Los ambientes continentales se dividen en dos de acuerdo a su posición relativa con la superficie del continente: los ambientes epigeos, los cuales se encuentran sobre la superficie, como son ríos, lagos, lagunas y humedales; y los ambientes hipogeos, que corren por debajo de la superficie, como son los ríos subterráneos (Lara-Lara *et al.* 2001; Romero, 2009).

Actualmente, el inventario mundial de anfípodos cuenta con aproximadamente 9,000 especies, de las cuales 1,870 especies habitan ambientes epicontinentales, y aportan cerca del 20% de la riqueza mundial de estos crustáceos (Väinölä *et al.*, 2008).

En México se tienen registradas alrededor de 30 especies de anfípodos epicontinentales, distribuidas en siete familias (Bogidiellidae, Hadzidae, Aoridae, Ischyroceridae, Melitidae, Hyalidae y Hyelellidae). La gran mayoría habita ambientes subterráneos. La familia Hyelellidae está compuesta por dos especies del género *Hyaella* Smith, 1874 en México, una especie sin ojos que habita en cenotes, *Hyaella cenotensis* Marrón-Becerra, Hermoso-Salazar y Solís-Weiss, 2014 y *H. azteca* (De Saussure, 1858), una especie epigea considerada con amplia distribución, cuyos registros abarcan desde el norte hasta el sureste del país. No obstante, ésta última especie en realidad forma parte de un complejo de especies (Reddell, 1981; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Rocha *et al.*, 2008; Trujillo-Pisanty *et al.*, 2010).

El término complejo de especies hace referencia a un conjunto de organismos fenotípicamente similares con pequeñas diferencias morfológicas o genéticas que hacen confusa la delimitación entre especies (Brito *et al.*, 2014). Con la aparición de los estudios moleculares, el conocimiento de los complejos de especies se ha ampliado. Actualmente se

sabe que muchas especies que antes se consideraban con amplia distribución o generalistas en realidad forman parte de complejos de especies crípticas con distribuciones limitadas (Bickford *et al.*, 2006).

Las especies crípticas o fenotípicamente crípticas muchas veces son consideradas como una sola especie nominal por carecer de estructuras morfológicas diferentes y evidentes que permiten distinguirlas (Bickford *et al.*, 2006). No obstante, presentan un aislamiento reproductivo y una divergencia genética (Wellborn y Cothran, 2004); este es el caso del complejo *Hyaella azteca*.

*Hyaella azteca* habita ambientes dulceacuícolas bentónicos. Forma parte del grupo de los talítridos y se ubica dentro de la familia monogenérica Hyaellidae. Por otra parte, *H. azteca* es hospedero intermediario de parásitos como: platelmintos (Podesta y Holmes, 1970), nemátodos (Laberge y McLaughlin, 1989) y acantocéfalos (Uznanski y Nickol, 1980; Duclos *et al.*, 2006; García-Varela *et al.*, 2013). Además, su exoesqueleto alberga especies protistas epibiontes (Batten y DeGiusti, 1949; Mayén-Estrada y Aladro-Lubel, 2004, 2006; Dovgal y Mayén-Estrada, 2013).

*Hyaella azteca* fue descrita por De Saussure (1858) como *Amphitoe aztecus* a partir de material recolectado en Veracruz (Cisterna) y en el lago de Chapultepec. Años más tarde, diferentes autores la registraron en diversos cuerpos de agua epicontinentales, lo que condujo a la idea de que la especie se distribuía a lo largo de todo el continente americano y se convirtió en la especie dulceacuícola más común del género (*e.g.*, Shoemaker, 1933; Montalvo-Urgel *et al.*, 2010). Sin embargo, de acuerdo con Graening *et al.* (2012), actualmente la distribución de *H. azteca* se limita al estado de Veracruz (en sentido estricto), debido a que forma parte de un complejo de especies aún no resuelto.

A raíz de la complejidad de la especie, existen motivos para efectuar estudios de diferente índole tanto morfológicos, ecológicos como moleculares. Algunos autores encontraron diferencias morfológicas sutiles en *Hyaella azteca* con respecto a la talla (Strong, 1972; Wellborn, 1994, 1995, 2002), a la presencia o ausencia de las espinas dorsales de los pleonitos, al número de artículos de las antenas, a la presencia o ausencia de un número mayor o menor de setas sobre los apéndices como las maxilas y el gnatópodo dos del

macho. Por último, también se registraron variaciones en los patrones de coloración (Pearse, 1912, Bousfield, 1958, 1996; Cole, 1984; Wellborn, 2000; Smith, 2001).

Por otro lado, a partir de análisis detallados de la morfología externa de organismos previamente identificados como *Hyaella azteca*, se pudieron identificar y describir especies nuevas como *H. texana* Stevenson y Peden, 1973, y *H. montezuma* Cole y Watkins, 1977 de algunas localidades de Estados Unidos.

Unas de las causas probables de las confusiones taxonómicas en el proceso de la identificación de los ejemplares es la falta de disponibilidad de las descripciones detalladas y de la información de las variaciones intra e interespecíficas. Para este caso, la descripción de De Saussure (1858) es muy general y escasamente detallada. Hace relativamente poco tiempo, Gonzalez y Watling (2002) redescubrieron a *Hyaella azteca* basándose en los sintipos (depositados en el Museo de Historia Natural de Ginebra, Suiza), lo cual permitió reducir la confusión taxonómica, aunque no de manera total debido a la falta de información sobre las variaciones intraespecíficas. A partir de este trabajo, González y Watling (2001, 2003) describieron a *H. costera* y *H. pseudoazteca* con ejemplares de Brasil y Chile identificados previamente como *H. azteca*. Con esto, los autores llegaron a la conclusión que el morfotipo de *H. azteca* no se distribuía en Sudamérica, sino era exclusiva de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe. Esta observación fue la primera limitación de distribución de *H. azteca s.l.*

En cuanto a los análisis con un enfoque ecológico, diferentes autores encontraron variaciones locales y regionales en las historias de vida (Strong, 1972; France, 1992; Wellborn, 1994), diferencias entre las tallas asociadas a la depredación (Strong, 1972; Wellborn, 1994; Cothran *et al.*, 2013), en la conducta (Strong 1973; Wellborn 1995), en la fecundidad (France, 1992; Da Silva-Casigliani y Bond-Buckup, 2007) e índices de un aparente aislamiento reproductivo, incluso entre ecotipos de diferentes poblaciones en un mismo cuerpo de agua o cuerpos de agua cercanos (McPeck y Wellborn, 1998; Cothran *et al.*, 2013).

También se han efectuado estudios con enfoques moleculares donde se encontró un flujo genético bajo y una variabilidad genética reducida entre diferentes poblaciones de *Hyaella azteca*, lo cual sugirió divergencia entre las poblaciones (Thomas *et al.*, 1994, 1997, 1998;

Duan *et al.*, 1997, 2000; Hogg *et al.*, 1998; McPeck y Wellborn, 1998; Witt y Hebert, 2000, Wellborn *et al.*, 2005).

Además, en Norteamérica se ha identificado un número considerable de “especies provisionales” (especies que no se han descrito formalmente pero que se distinguen con análisis moleculares). En Estados Unidos se registraron cerca de 33 especies provisionales para el complejo (Witt *et al.*, 2006), mientras que en Canadá se identificaron siete (Hogg *et al.*, 1998; Witt y Hebert, 2000). Ninguna de estas "pseudo-especies" ha sido descrita morfológicamente.

## Antecedentes

*Hyaella azteca* ha tenido una historia taxonómica atractiva para algunos carcinólogos. A lo largo de ésta, diferentes autores describieron especies nuevas de anfípodos epicontinentales del género *Hyaella* en el continente americano, las cuales posteriormente fueron sinonimizadas bajo el mismo nombre específico (*Hyaella azteca*). Para otros carcinólogos el estado taxonómico de la especie es muy confuso, por lo cual los ejemplares encontrados en cuerpos de agua dulce eran asignados directamente a *H. azteca* sin hacer un análisis morfológico a pesar de tratarse de un complejo de especies.

La problemática taxonómica inició posterior al descubrimiento de *Hyaella azteca*, Spence-Bate, 1862 describió otra especie de anfípodo dulceacuícola y la nombró *Allorchestes knickerbokeri* Spence-Bate, 1862; ambas especies compartían la característica de ser dulceacuícolas con espinas dorsales en los pereonitos 1 y 2.

Posteriormente, Smith (1873-1874) describió al género *Hyaella* Smith, 1874 y a dos especies dentro de éste, *H. dentata* Smith, 1874, que se caracterizó por presentar espinas dorsales en los pereonitos 1 y 2, y a *H. inermis* Smith, 1874 por tener un cuerpo liso, sin espinas dorsales. Con esto, Smith (1874-1875) sinonimizó a las especies descritas por De Saussure y Spence-Bate, *Amphitoe aztecus* y *Allorchestes knickerbokeri* bajo el nombre de *H. azteca*.

El género *Hyaella* se dejó de usar por varios años debido a que [Faxon \(1876\)](#) sinonimizó el género *Hyaella* con *Allorchestes*.

[Hardford \(1876-1877\)](#) describió un nuevo género y una nueva especie de anfípodo dulceacuícola, *Lockingtonia fluvialis* Hardford, 1877, que se distinguió de otras por presentar tres espinas dorsales en los pereonitos 1, 2 y 3.

[Stebbing \(1903\)](#) revalidó nuevamente al género *Hyaella* y describió a *H. faxoni* Stebbing, 1903, una especie nueva de anfípodo dulceacuícola y sugirió, de acuerdo a las ideas de [Faxon \(1876?\)](#), que *H. dentata* y *H. inermis* eran probablemente variedades de una sola especie y podían ser sinónimos de la especie de [De Saussure \(1858\)](#). Más tarde, [Stebbing \(1906\)](#) mencionó que *Allorchestes dentata* Say, 1818, *Amphitoe aztecus*, *A. knickerbockeri*, *H. dentata*, *A. dentatus* y *Lockingtonia fluvialis* eran sinónimos de *H. azteca*.

[Weckel \(1907\)](#) sinonimizó a *Hyaella faxoni* con *H. knickerbockeri*, a pesar de que [Stebbing \(1906\)](#) ya había sinonimizado a esta última con *H. azteca*.

Años después, [Pearse \(1911\)](#) describió a *Hyaella ornata* Pearse, 1911, a partir de material recolectado en la laguna de Catemaco, Veracruz, durante la expedición Michigan-Walker en el año de 1910. Esta especie se diferenció de *H. azteca* por el número de artículos de los flagelos de las antenas; no obstante [Shoemaker \(1933\)](#) consideró que *H. ornata* era un sinónimo de *H. azteca*.

[Bousfield \(1996\)](#) realizó una reclasificación de los anfípodos neotropicales del género *Hyaella* e incluyó una clave para identificarlos a subgénero y especie. En este trabajo, mencionó que *H. azteca* era una especie con alta variabilidad morfológica, generalmente con 1-3 espinas dorsales en los pleonitos y mencionó que existía una forma sin espinas, *H. azteca* f. *inermis*, que probablemente se trataba de una subespecie geográfica que reflejaba el control de los factores edáficos y/o biológicos en las variaciones morfológicas más que ser reflejo de un control genético.

[Gonzalez y Watling \(2002\)](#) redescubrieron a *H. azteca* a partir del material tipo para esclarecer las confusiones morfológicas de la especie, poder comparar con otros organismos y determinar su estado taxonómico. En este trabajo la descripción morfológica

fue más completa por lo que se consideró más recomendable para comparar y distinguir especies.

Graening (2012) comentó que el nombre *Hyalella azteca* por décadas se ha aplicado ampliamente a diferentes miembros del género *Hyalella*; sin embargo, mencionó (basándose en el trabajo de Gonzalez y Watling, 2002) que la distribución de la especie *sensu stricto* probablemente se limitaba al estado de Veracruz.

Marrón-Becerra *et al.* (2014) describieron una especie del género *Hyalella*, con localidad tipo en el cenote Aktun-Ha de Quintana Roo, México. Esta especie fue la segunda descrita formalmente para el complejo *Hyalella azteca* en México.

Soucek *et al.* (2015) describieron a *Hyalella spinicauda* Soucek y Lazo-Wasem, 2015 y *H. wellborni* Soucek y Lazo-Wasem, 2015 con material de Estados Unidos y Canadá, sobre la base de caracteres morfológicos y corroborando la información mediante un análisis genético. Ambas especies fueron descubiertas para Norte América aproximadamente 10 años años después de la descripción de *Hyalella meraspinosa* Baldinger, 2004. Por otra parte, estos mismos autores compararon el material examinado con el lectotipo de *Hyalella azteca*, a pesar de que los organismos de este estudio no formaron parte del complejo, los autores contribuyeron con importantes caracteres útiles en la distinción de las especies.

## **Distribución histórica de *Hyalella azteca***

Previo a la redescipción de Gonzalez y Watling (2002), *H. azteca* se consideraba como una especie de amplia distribución en el continente americano y se contaban con registros en 19 países: Canadá, Estados Unidos, México, Guatemala, el Salvador, Costa Rica, Panamá, Venezuela, Perú, Brasil, Chile, Argentina, Uruguay, Bermuda, Cuba, Islas Caimán, Jamaica, República Dominicana y Puerto Rico (Faxon, 1876; Johansen, 1925; Shoemaker, 1933; Lazo-Wasem y Gable, 1989; Villarroel y Graziani, 1995; Gonzalez y Watling, 2002).

En México, *H. azteca* se ha registrado históricamente en 13 estados: Coahuila (Cuatro Ciénegas) (Minckley, 1969; Cole y Minckley, 1970, 1972; Holsinger y Minckley, 1971;

Reddell, 1982; Cole, 1984), Nuevo León (Monterrey) (Rodríguez-Almaraz *et al.*, 2014), Tamaulipas (Reddell, 1981), San Luis Potosí (Reddell, 1981), Michoacán (lagos Cuitzeo y Pátzcuaro) (Reddell, 1981; Barba y Sánchez, 2007), Puebla (lagos cráter Alchichica, Atexcac, La Preciosa, Quechulac, Alijuca y Tecuitlapa) (Alcocer *et al.*, 1998a; 2002; Hernández *et al.*, 2010), Ciudad de México (lago Chapultepec) (De Saussure, 1858), Veracruz (laguna de Alvarado) (De Saussure, 1858; Rocha-Ramirez *et al.*, 2007), Tabasco (lagunas San Pedrito, Punteada, El Guanal, San Isidro, El Cometa, Narvárez, Chichicastle, El Jpboo, Cantemoc, Concepción, Larga, El Tinal, Landeros, Sargazal, Loncho, El Coco, El Viento y Los Ídolos, Pantanos de Centla) (Montalvo-Urgel *et al.*, 2010), Campeche (Reddell, 1982), Chiapas (Reddell, 1981), Yucatán (Cenotes Grande, Santa Ana e Ixil) (Creaser, 1936) y Quintana Roo (Laguna de Chichankanab) (Strecker, 2006) (Fig.1).

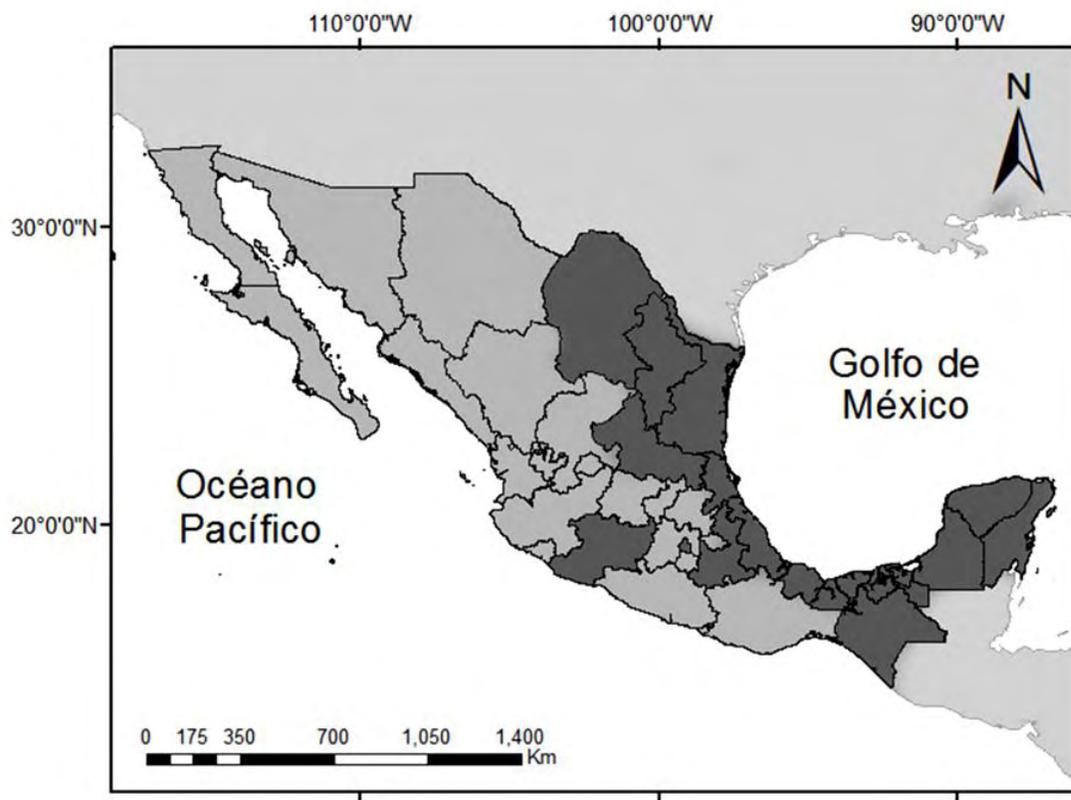


Figura 1. Estados de México con presencia de *Hyalella azteca sensu lato* de acuerdo con la literatura (señalados en gris oscuro).

Es de llamar la atención que recientemente *H. azteca* se sigue registrando en distintos cuerpos de agua del país sin análisis morfológicos más detallados (Montalvo-Urgel *et al.*, 2010; Hernández *et al.*, 2010; Rodríguez-Almaraz *et al.*, 2014), a pesar de que Gonzalez y Watling (2002) y Graening *et al.* (2012) han concluido que debido a las diferencias morfológicas y genéticas entre las poblaciones de *Hyaella* en localidades distintas, aún cercanas entre sí, no se puede hablar de distribución amplia de esta especie. Por tal motivo, estos autores restringen la distribución de *H. azteca* s.s. a la localidad tipo en el estado de Veracruz.

## Área de estudio

### Ciudad de México

La Ciudad de México, anteriormente conocida como Distrito Federal, forma parte de la cuenca, o valle, de México ubicada en la provincia fisiográfica denominada Faja Volcánica Transmexicana, en la subprovincia de los Lagos y Volcanes de Anáhuac (Gómez-Tuena *et al.*, 2005; INEGI, 2015). Es una cuenca endorreica en la que anteriormente se podía encontrar un gran lago central, el lago de Texcoco. Colinda al norte, este y oeste con el estado de México y al sur con el estado de Morelos (Fig. 2).

### Chalco

La subcuenca de Chalco se localiza en las coordenadas 19°15'N y 98°58' W, con un área aproximada de 1,100 km<sup>2</sup>, de los cuales 120-240 km<sup>2</sup> corresponden a la planicie lacustre, con una altitud media de 2,240 m.s.n.m. y una precipitación media de 662 mm al año (Bouvier *et al.*, 1993). El lago de Chalco también es conocido como humedal de San Pedro Tláhuac o ciénega, humedal o laguna de Tláhuac (Ayala-Pérez *et al.* 2013), es un lago perene en forma de C invertida de 1 a 2 m de profundidad. Al este se delimita por la Sierra Nevada (formada por los estratovolcanes Popocatepetl, Iztaccihuatl, Telapón y Tlaloc), al norte por Santa Catarina y al sur por la Sierra del Chichinautzin. El límite occidental no es tan marcado; antiguamente estaba formado por la isla de Tláhuac que lo separaba del lago de Xochimilco, actualmente por la divisoria por la que corre la avenida México-Tulyehualco, entre el cerro de la Estrella y el volcán Teuhtli, que la separa de la subcuenca de Xochimilco (Bouvier *et al.*, 1993; Caballero-Miranda, 1997; Ortega-Guerrero *et al.*,

2015). Los lagos de Chalco y Xochimilco eran remanentes del lago de Texcoco sin embargo, actualmente se originó un nuevo lago de Chalco por la depresión topográfica de la planicie inundable, en donde se acumuló agua de lluvia y escurrimientos pluviales. La subsidencia del terreno fue consecuencia de la extracción de agua subterránea para el uso local agrícola y urbano desde principios de los años cuarenta y por el bombeo del sistema de pozos Mixquic-Santa Catarina iniciado desde 1984 (Ortiz-Zamora y Ortega-Guerrero, 2007; 2010).

#### Xochimilco

El lago de Xochimilco se localiza en las coordenadas 19°16'30''N y 99°08'20''W, a una altitud de 2,260 m.s.n.m. Puede clasificarse como un lago tropical cuya temperatura oscila entre los 20°C y 30°C. Cuenta con una extensa zona de canales que se localiza en la llamada zona de llanura la cual se divide en tres: Xochimilco, San Jerónimo Atlapulco y San Luis Tlaxialtemalco. Su importancia ecológica radica en sus 203 km de canales que constituyen un sistema que comunica y riega los 25 km de chinampas. Actualmente los canales y las lagunas son alimentados artificialmente con agua tratada de diferentes plantas (Salazar Molina *et al.*, 2014).

#### Chapultepec

Chapultepec se sitúa al oeste de la Ciudad de México, se ubica entre las coordenadas de 19°24'/19°26'N y 99°11'/99°13'W, a 2,240 m.s.n.m., al poniente del antiguo lago de Texcoco. En la época prehispánica se conectaba con los lagos de Xochimilco y Chalco. Se construyeron dos lagos artificiales durante la época de Porfirio Díaz y actualmente el aporte principal de aguas proviene de una planta de tratamiento (Alcocer *et al.*, 1998; Navarrete-Salgado *et al.*, 2004).



Figura 2. Ubicación de la Ciudad de México y de los tres lagos muestreados: Chalco, Xochimilco y Chapultepec. El color oscuro representa el estado y los triángulos los sitios de muestreo.

### Estado de Veracruz Ignacio de la Llave

El estado de Veracruz es una angosta llanura que se ubica al este de la República Mexicana entre las coordenadas  $22^{\circ}28'$  /  $17^{\circ}9'N$  y  $93^{\circ}36'$  /  $98^{\circ}39'W$ , y que se extiende de noroeste a sureste. Al norte limita con el estado de Tamaulipas, al noreste con San Luis Potosí e Hidalgo, al este con Puebla, al sur con Oaxaca, al sureste con Tabasco y Chiapas y al este con el golfo de México (Fig. 3a). Este estado tiene una superficie continental de 71,820.40  $km^2$  y un litoral de 745 km de extensión (INEGI, 2005).

Al oeste del estado se encuentra la sierra Madre Oriental. Aunque el relieve generalmente es plano, el estado es atravesado por el eje Neovolcánico Transversal. El clima hacia el norte del estado es cálido subhúmedo y en el sureste cálido húmedo (INEGI, 2005).

En el estado corren más de 40 ríos que corresponden al 35% de las aguas superficiales mexicanas. Estos ríos nacen en la sierra Madre Oriental o en la Mesa Central de oeste a este y desembocan en el golfo de México. De estos, 10 ríos de gran cauce son los más importantes y cada uno forma parte y da el nombre a 10 cuencas hidrológicas: Pánuco, Tuxpan, Cazonas, Tecolutla, Nautla, Actopan, La Antigua, Jamapa-Cotaxtla, Papaloapan (el más caudaloso del estado) y Coatzacoalcos (INAFED, 2010).

#### Lago San Julián

El lago de San Julián se ubica en la cuenca del río La Antigua. Es un lago interdunario permanente (lago formado entre dunas) que se ubica en el municipio de Veracruz, en las coordenadas  $19^{\circ}15'27.7''N$  y  $96^{\circ}15'47.8''W$  (Fig. 3b). Presenta una superficie de  $1.5 \text{ km}^2$  y una profundidad que oscila entre 1 y 2.5 m. El pH medio anual se calcula de 9.05 y la salinidad media de 0.136 ups. La vegetación que rodeada a este lago es principalmente *Typha domingensis* Pers, 1807, comúnmente conocida como tule o espadaña, una planta acuática herbácea enraizada, emergente y perene que alcanza hasta dos metros de altura (Peralta-Peláez y Moreno-Casasola, 2009).

#### Lago Catemaco

El lago de Catemaco se localiza en el municipio del mismo nombre, al sureste del estado de Veracruz y forma parte de la región de los Tuxtlas en la cuenca del río Papaloapan. El lago se delimita por las coordenadas de  $18^{\circ}21'/18^{\circ}27'N$  y  $95^{\circ}01'/95^{\circ}07'W$  y está asentado a una elevación de 332 m.s.n.m. sobre el macizo volcánico de los Tuxtlas (Fig. 3c). La sierra de los Tuxtlas tiene dos volcanes principales: hacia el norte se ubica el volcán San Martín y hacia el sur la sierra de Santa Marta. Entre ambos se forma la cuenca endorreica donde el escurrimiento pluvial de las lluvias fuertes de la zona forma el lago permanente de Catemaco. Este lago es polimítico, bien oxigenado y eutrófico, y abarca una superficie de  $72.54 \text{ km}^2$ , con una profundidad media de 11 m y una máxima de 22 m. Posee un fondo compuesto por rocas de origen volcánico, grava y arena y desagua a través del río Grande que desemboca al río Papaloapan (Pérez-Rojas y Torres-Orozco, 1992; Pérez-Rojas *et al.*, 1993; Torres-Orozco y Pérez-Rojas, 2002).

## Lago Encantada

El lago Encantada es un lago-cráter ubicado en el municipio de San Andrés Tuxtla a 6 km al norte de la ciudad (Fig. 3c). Forma parte de la cuenca del río Papaloapan y se localiza al sur del volcán San Martín a una altura de 332 m.s.n.m. (Nelson y González-Caver, 1992).

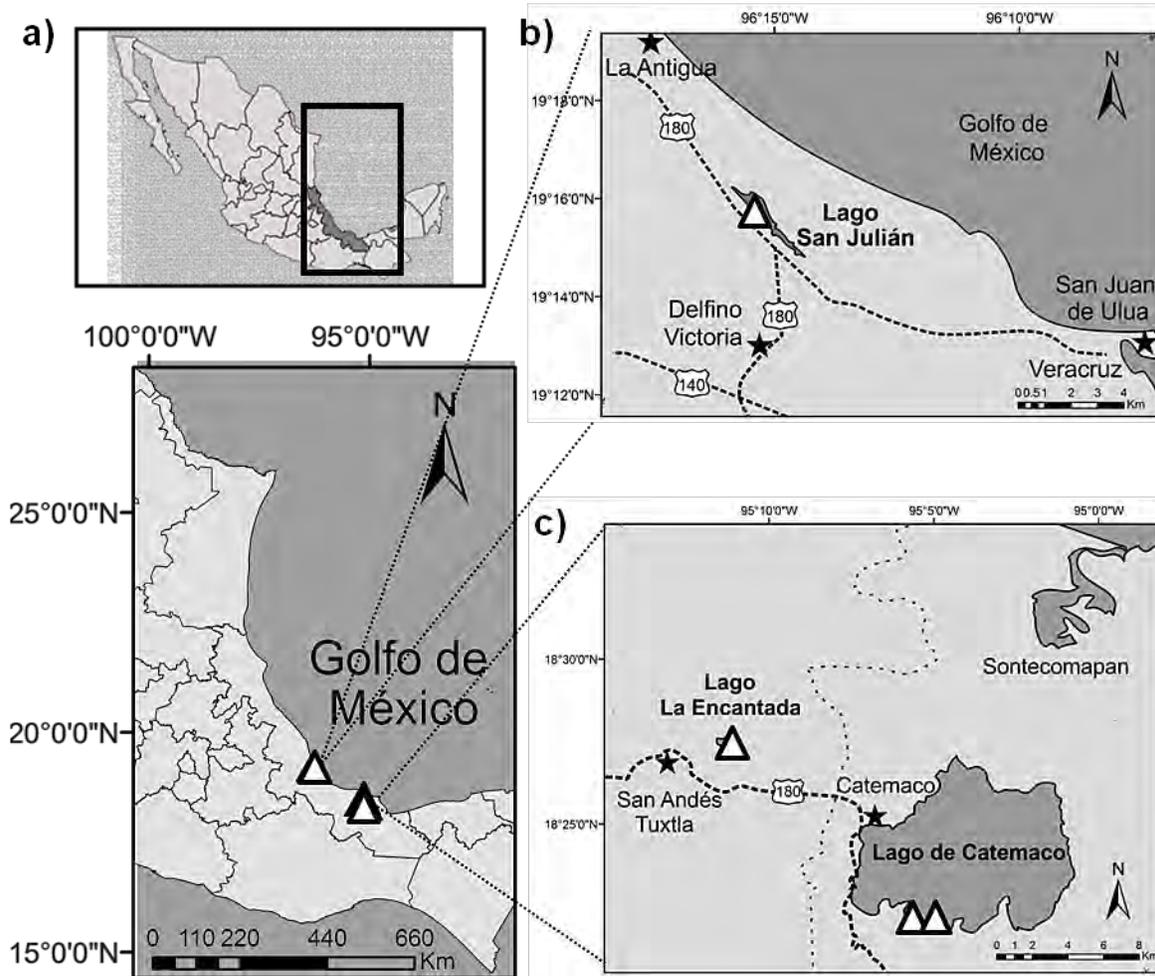


Figura 3. Ubicación del estado de Veracruz y de los lagos muestreados. a) Estado de Veracruz Ignacio de la Llave, b) lago San Julián, c) lagos Catemaco y Encantada. Las estrellas representan las ciudades más cercanas y los triángulos representan los sitios de muestreo.

## Estado de Quintana Roo

La península de Yucatán se ubica al sureste del territorio mexicano, entre las coordenadas 21°36'/17°53' N y 86°42'/92°28' W. Este estado limita al norte y oeste por el golfo de México y al este por el mar Caribe (INEGI, 2005). La península de Yucatán la conforman los estados mexicanos de Campeche, Yucatán y Quintana Roo, el Petén guatemalteco y el norte de Belice (Fig. 4). Esta península se caracteriza por ser una plataforma calcárea con una superficie de 300,000 km<sup>2</sup> constituida por roca de origen sedimentario marino (calizas, dolomitas y evaporitas) de alta porosidad formadas durante el Cretácico-Medio al Cuaternario (Beddows *et al.*, 2007).

El municipio de Tulum se encuentra al este de la península de Yucatán, entre las coordenadas 19°47'/20°31' N y 87°18'/88°00' W. La región tiene una altitud máxima de 100 m.s.n.m. y presenta una estacionalidad marcada (INEGI, 2005). La temporada de lluvias comprende los meses de marzo/abril a octubre/noviembre y cuenta con una precipitación media de 1000 mm y la estación de secas comprende los meses de octubre/noviembre a marzo/abril (Alcocer *et al.*, 1998b).

En la porción norte de la península los únicos cuerpos de agua superficiales son los cenotes por la alta porosidad de la roca caliza y constituyen la única fuente de agua dulce disponible en la región. Sin embargo, en la porción sureste del estado se encuentra una mayor diversidad de cuerpos dulceacuícolas, sin dejar de ser escasos, como son lagunas, aguadas, pantanos, ríos temporales y un importante afluente, el río Hondo, límite geográfico-político entre México y Belice (Cole, 1910; Doehring y Butler, 1974; Alcocer *et al.*, 1998a; Herrera-Sansores y Heredia-Escobedo, 2011).

El agua de lluvia, al combinarse con el CO<sub>2</sub> de la atmósfera, disminuye el pH y al precipitar disuelve la roca caliza formando un relieve propio de esta zona denominados localmente como cenotes (Llopis, 1970; Gaoena-Vizcayno *et al.*, 1980). La palabra cenote proviene del maya “tsónoót” o “d’zonot” que tiene por significado “caverna con depósitos de agua”.

Los cenotes forman parte de los sistemas anquihalinos. El término anquihalino proviene del griego *anchialos* que tiene por significado “cercano al mar”. Este término define a “los cuerpos de agua salados o salobres, usualmente con una restringida exposición al aire libre,

siempre con conexiones subterráneas al mar más o menos externas y presentan influencias tanto marinas como terrestres” (Stock *et al.*, 1986).

En los sistemas anquihalinos se observa el encuentro de dos capas de agua, una de menor salinidad de origen meteorítico ubicada sobre otra de mayor salinidad originada por la intrusión marina, entre estas capas existe una zona de transición donde los parámetros fisicoquímicos como el pH, la temperatura, la salinidad y el oxígeno disuelto registran una mayor variación. Esta zona donde los cambios de salinidad son bruscos y mayores se denomina haloclina (Pohlman *et al.*, 2000; Beddows *et al.*, 2007; Iliffe y Bishop, 2007; Iliffe y Kornicker, 2009). La profundidad a la que se encuentra la haloclina es variable y se incrementa proporcionalmente con la distancia del cenote a la costa (Beddows, 2003).

Por otro lado, otra característica de los sistemas anquihalinos es la zonación análoga a las cuevas terrestres (Poulson y White, 1969) y se diferencia en tres zonas basándose en la incidencia directa de la radiación solar: zona fótica (cenote), zona distrófica (caverna), zona afótica (cueva). El cenote propiamente dicho es el nombre que recibe la entrada al sistema o zona eufótica, la cual recibe la mayor influencia terrestre.

#### Cenote Aktun-Ha

El cenote Aktun-Ha (“caverna de agua” en lengua Maya) o “Carwash” (llamado así por su uso en el pasado como lavadero de autos) se ubica en la carretera 109 en el kilómetro 3 de la Carretera Tulum-Coba a 8.6 km de la costa de Tulum en las coordenadas 20°16.48' N y 87°29.20' W (Fig. 4). Este sistema forma parte de Sac Aktun, actualmente el sistema más largo de mundo, con 153.6 km explorados. Este sistema engloba también al cenote Nochoch Nah Chich (“dos ojos”).

El cenote posee una forma oval con una superficie aproximada de 1,000 m<sup>2</sup> y una profundidad aproximada de 5 m. La salinidad es oligohalina o incluso dulceacuícola (1.5 ups), la temperatura media registrada es de 25°C y el fondo se encuentra cubierto por ramas, troncos y un denso tapete algal (Rocha *et al.*, 1998; Beddows *et al.*, 2007; Gabriel *et al.*, 2009).

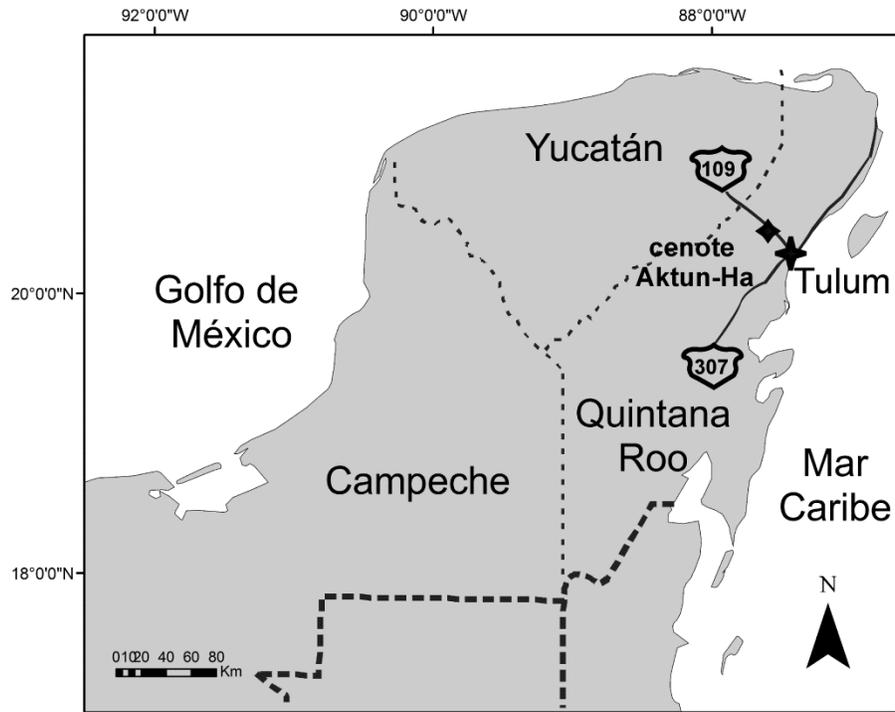


Figura 4. Ubicación del cenote Aktun-Ha, Quintana Roo, en la península de Yucatán. Las líneas puntadas representan la división política entre los estados y/o países que conforman la península de Yucatán, el rombo indica el sitio de muestreo, la estrella corresponde a Tulum (la ciudad más cercana) y se señalan las carreteras que llevan al cenote: la 109 y la 307.

## Justificación

El estudio de la macrofauna en general es útil para conocer el estado de los ambientes acuáticos. El género *Hyaella* es un grupo de anfípodos dulceacuícolas endémicos del continente americano y contiene cerca de 80 especies descritas (Horton *et al.*, 2017). En México, se han descrito dos especies válidas del género *Hyaella*: *H. cenotensis*, una especie sin ojos, y *Hyaella azteca*, también registrada como *Hyaella ornata*, que se considera una especie ampliamente distribuida en el País. A partir de diversos estudios ecológicos, la especie se ha registrado en las regiones norte (Cole, 1984), centro (De Saussure 1858; Alcocer *et al.*, 1998a; Alcocer *et al.*, 2002; Barba & Sánchez 2007) y sureste del país (Strecker 2006; Hernández *et al.*, 2010; Montalvo-Urgel *et al.*, 2010). Sin embargo, a pesar de que se sabe que es un complejo de especies no se cuentan con estudios morfológicos para establecer diferencias entre las poblaciones.

El estudio del complejo *H. azteca* es importante porque la riqueza del género en México está subestimada, además de que el conocimiento de estas especies puede ayudar a formular nuevas hipótesis biogeográficas y evolutivas, aportar información valiosa para diferentes tipos de estudios, ente éstos de carácter ecológico o toxicológicos.

### Preguntas de investigación

¿Es posible distinguir con el análisis de la morfología externa a las poblaciones del complejo *Hyaella azteca* de la Ciudad de México, Veracruz y Quintana Roo?

¿Es la misma especie de *Hyaella* la que habita en los cuerpos de agua de éstos tres estados de la República Mexicana?

¿Los resultados morfológicos de las diferentes morfoespecies son congruentes con la caracterización del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa subunidad I (COI) de cada morfotipo?

# Objetivos

## Objetivo general

- Realizar un análisis morfológico y taxonómico de los diferentes morfotipos del complejo *Hyaella azteca* de organismos provenientes de Ciudad de México, Veracruz y Quintana Roo para caracterizar la plasticidad de los caracteres e identificar los estados de caracteres más confiables para la distinción entre las especies, y corroborar los resultados con el análisis molecular del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa Subunidad I (COI).

## Objetivos particulares

- Distinguir los diferentes morfotipos del complejo *H. azteca* de los cuerpos de agua estudiados.
- Analizar y comparar la morfología externa de los diferentes morfotipos con las descripciones originales y las redescripciones de cada especie.
- Comparar los morfotipos de los anfípodos de los diferentes cuerpos de agua.
- Distinguir a las morfoespecies obtenidas en este análisis y escribir una diagnosis para cada una.
- Analizar y comparar las diferentes secuencias del Citocromo Oxidasa subunidad I (COI) de las morfoespecies recolectadas en este estudio.
- Comparar los datos morfológicos con la información de los análisis genéticos.

## Metodología

### Trabajo de campo

El material biológico analizado en este trabajo provino de los muestreos realizados en el mes de agosto del 2016 en tres lagos de la Ciudad de México (Chalco, Xochimilco y Chapultepec) y de los muestreos realizados en el mes de julio del 2015 en tres lagos de Veracruz (Catemaco, Encantada y San Julián). En cada lago, se tomaron los siguientes parámetros ambientales: la altitud, la temperatura superficial y el pH. También se recolectó material biológico en el cenote Akun Ha, Quintana Roo, en abril del 2008.

En los lagos de la Ciudad de México, el material biológico se recolectó con una red de cuchara cerca de la línea litoral y entre las raíces de la vegetación acuática flotante del género *Lemna* Linnaeus, 1753 a no más de 30 cm de profundidad.

En los lagos de Catemaco y Encantada se recolectaron muestras de lirio acuático, *Eichhornia crassipes* (Martius) Solms-Laubach, 1883. Por otro lado, en el lago de San Julián se recolectó una muestra de raíz de espadaña *Typha domingensis* Pers., 1807. Las plantas se recolectaron manualmente a no más de 1 m de profundidad y a 1 m de distancia de la línea litoral y se colocaron en una bolsa plástica. Las raíces se lavaron dentro de la bolsa con agua del mismo lago y posteriormente se filtró el lavado sobre un tamiz de 0.5 mm de apertura de malla para retener la macrofauna.

El material biológico de la Ciudad de México y Veracruz se depositó en frascos, se fijó con alcohol etílico al 96% y se congeló por 72 horas para análisis moleculares posteriores.

El material proveniente del cenote Aktun-Ha fue recolectado en abril del 2008. De la misma forma que en los muestreos antes mencionados, la obtención de los anfípodos fue manualmente; se recolectó 500 ml de vegetación sumergida, en al menos tres estaciones del borde externo del cenote a un intervalo de 0.2 a 1 m de profundidad y se fijaron en formalina; posteriormente se transfirió el material biológico a etanol al 70%.

## **Trabajo de laboratorio**

Las muestras se lavaron sobre dos tamices apilados, uno de 1 cm y otro de 0.5 mm de apertura de malla. Se usó el primer tamiz para retener el sustrato y el segundo para retener a la macrofauna.

Los anfípodos se separaron y se cuantificaron por sexo y estados de madurez: hembras, machos y juveniles. Los machos adultos se identificaron por el gnatópodo 2 desarrollado y la ausencia de oosteguitos (Fig. 7c-d). Las hembras adultas se identificaron por la presencia de oosteguitos y huevos, así como por el gnatópodo 2 característico con el propodio elongado (Fig. 7a-b). Los juveniles fueron descartados para el análisis morfológico de este estudio debido a que aún no se desarrollan totalmente.

Los anfípodos se identificaron hasta el nivel taxonómico más preciso con la ayuda de un microscopio estereoscópico y uno óptico. La identificación a nivel de familia se realizó con la clave de LeCroy (2000) y a nivel de género con la clave de LeCroy (2007) y con la diagnosis de González y Walitng (2001). Para la identificación a nivel específico se usaron las diagnosis, las redescriptiones y la clave de Bousfield (1996) y Gonzalez y Walting (2002).

Se seleccionaron algunos individuos y se les tomaron microfotografías con un microscopio electrónico de barrido (MEB o SEM por sus siglas en inglés).

### **Microfotografías MEB**

Para la obtención de microfotografías MEB se eligieron al menos dos organismos de cada sexo por localidad. Antes de la toma de las fotografías se aplicó la técnica de deshidratación con alcoholes a diferente concentración. La técnica consiste en ir transfiriendo a los organismos a diferentes concentraciones de alcohol, aumentando ésta 5 grados hasta llegar a alcohol absoluto. Debido a que el material biológico se fijó en alcohol al 96%, los organismos se transfirieron directamente a alcohol absoluto (99.5%). Posteriormente se colocaron en porta-muestras metálicas y/o en papel de arroz y se secaron a punto crítico con CO<sub>2</sub> durante 10 min. en un equipo Emitech modelo K850. Ya secos se montaron al menos dos ejemplares por placa sobre un porta-muestras metálico cubierto de cinta adhesiva doble cara de carbón y las muestras se sometieron a un baño de oro por 2 min. en

un equipo Quorum Q150R ES. Después de tener a los organismos cubiertos de oro se procedió con la toma de microfotografías en el microscopio electrónico de barrido (MEB o SEM por sus siglas en inglés) marca Hitachi modelo SU1510, en el laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad I del Instituto de Biología, UNAM. De cada organismo montado primero se tomaron fotografías del cuerpo completo, posteriormente al menos un organismo se disectó y los apéndices se montaron en la misma placa para la toma de las microfotografías. Las imágenes se limpiaron mediante el programa Adobe Photoshop CS6.

### **Revisión morfológica**

Para distinguir las diferencias entre los morfotipos se consideró la morfología externa de *Hyalella azteca* y se tomaron datos cualitativos y cuantitativos de las piezas bucales, antenas, de los apéndices postcefálicos y del telson, considerando el dimorfismo sexual presente en el segundo par de gnatópodos (Figs. 5-7).

Dentro de los datos cualitativos se consideró la forma del gnatópodo 2 del macho, la forma del telson, la presencia o ausencia de espinas dorsales en los pleonitos y el tipo de setas de los apéndices de acuerdo a la clasificación de Zimmer *et al.* (2009) (Fig. 8). Entre los datos cuantitativos se consideró el número de artículos de las antenas, el número de setas de las maxilas 1 y 2, del margen posterior del gnatópodo 2 del macho, de los urópodos y del telson, y datos merísticos (Figs. 9-12).

Los datos merísticos se tomaron con un microscopio óptico equipado con reglilla y con el software Leica LAS EZ: longitud total del cuerpo (LT) (siguiendo la curvatura del cuerpo a partir de la región distal de la cabeza a la base del telson por el tamaño variable), longitud total de la cabeza (LC), largo y ancho de las antenas 1 y 2, longitud máxima y anchura máxima de los apéndices y de cada artículo, así como la longitud y anchura máxima del telson (Figs. 9-12).

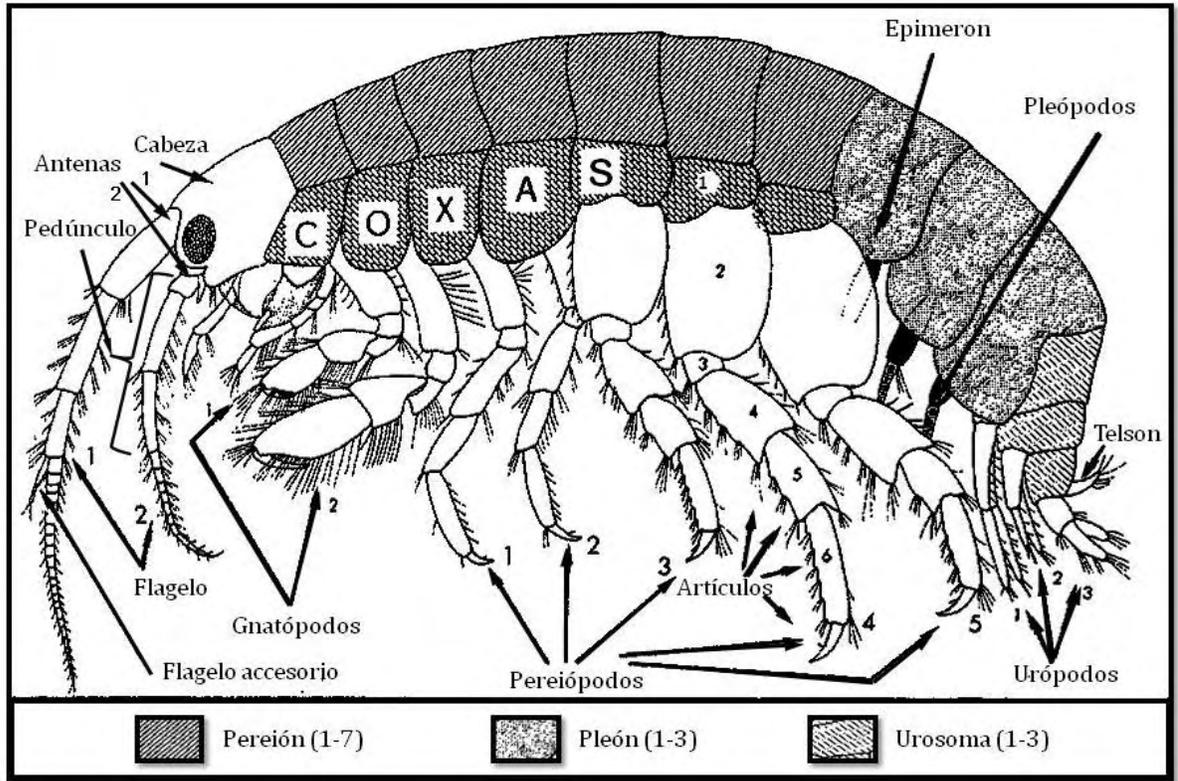


Figura 5. Morfología general de un anfípodo. Modificado de [Barnard \(1969\)](#).

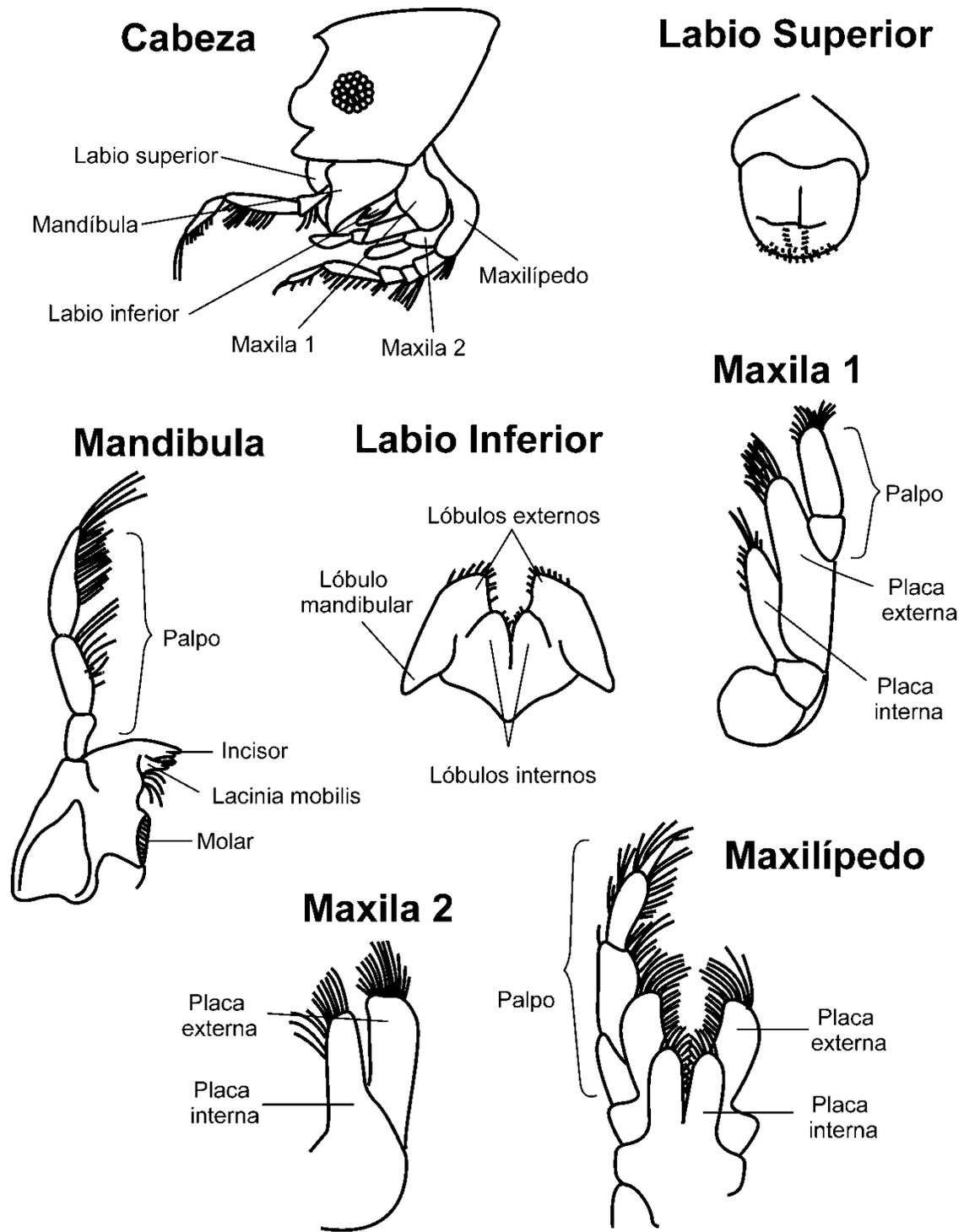


Figura 6. Morfología general de las piezas bucales de un anfípodo. Modificado de [Barnard \(1969\)](#).

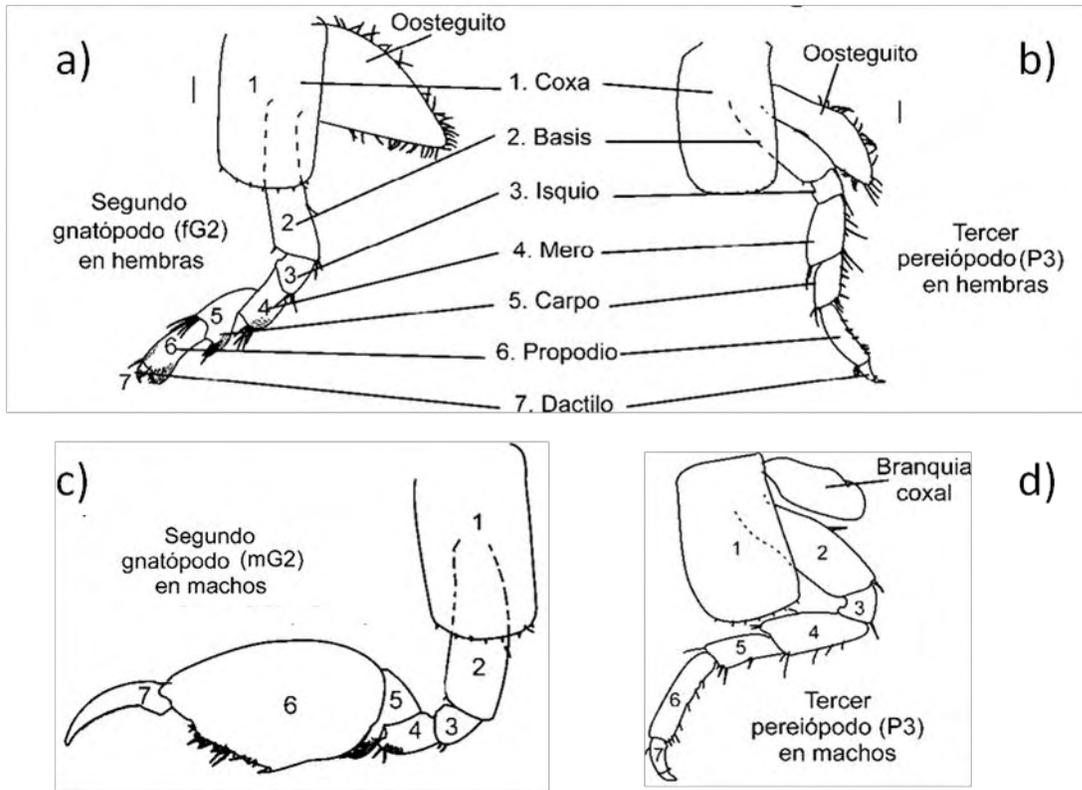


Figura 7. a) Gnatópodo 2 de la hembra; b) pereiópodo 3 de la hembra; c) gnatópodo 2 del macho; d) pereiópodo 3 del macho.



Figura 8. Tipos de setas. Basada en Zimmer *et al.* (2009).

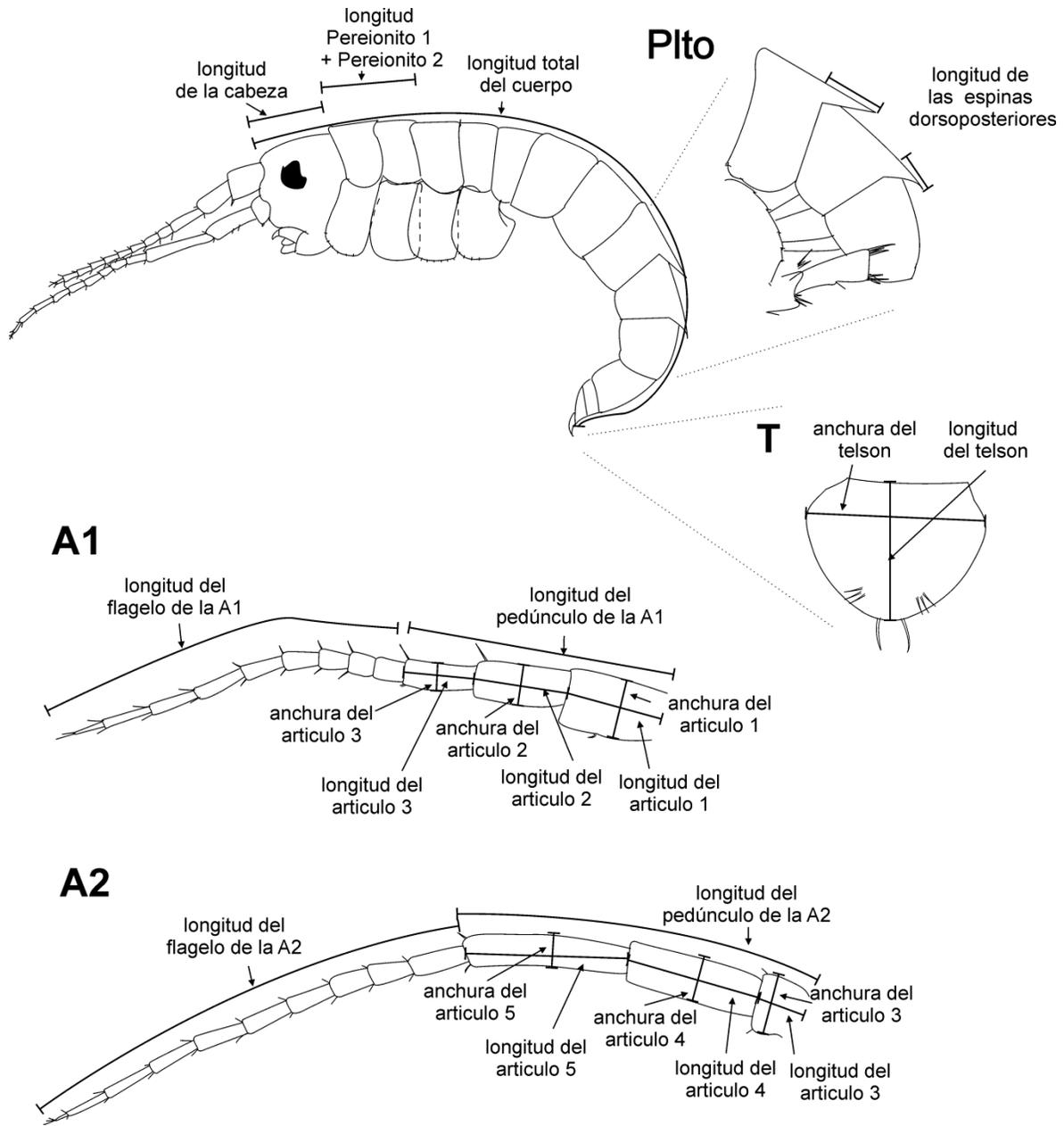


Figura 9. Datos merísticos. Longitud total del cuerpo, longitud de la cabeza, longitud combinada de los pereionitos 1 y 2, longitud de las espinas dorsoposteriores del pleon (Plto), longitud y anchura del pedúnculo y de las ramas de las antenas 1 y 2 (A1-2), longitud y anchura del telson (T).

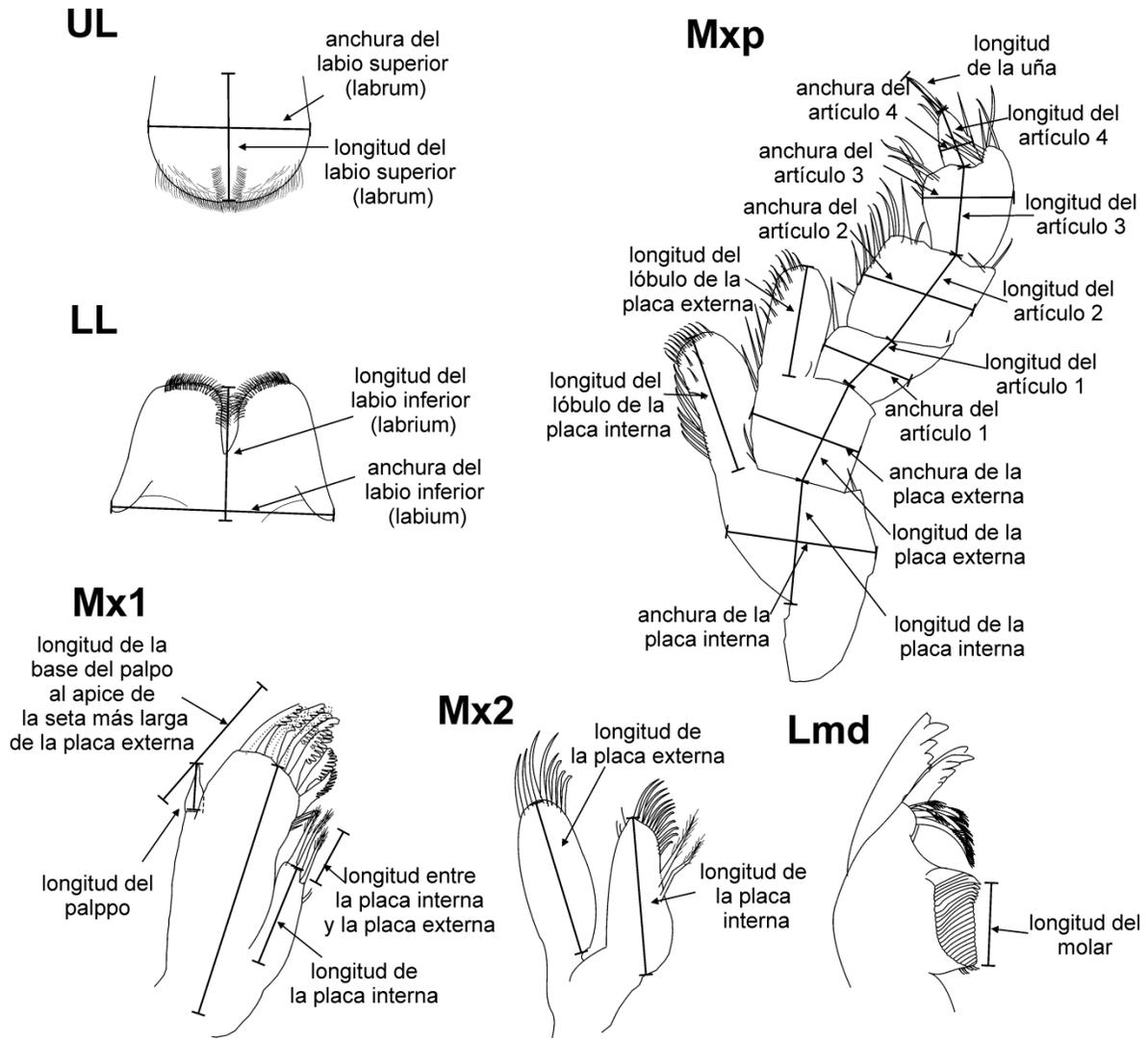


Figura 10. Datos merísticos. Longitud y anchura de los apéndices bucales: labio superior (UL), labio inferior (LL), maxilípedo (Mxp), maxila 1 (Mx1), maxila 2 (Mx2) y mandíbulas (Lmd, mandíbula izquierda).

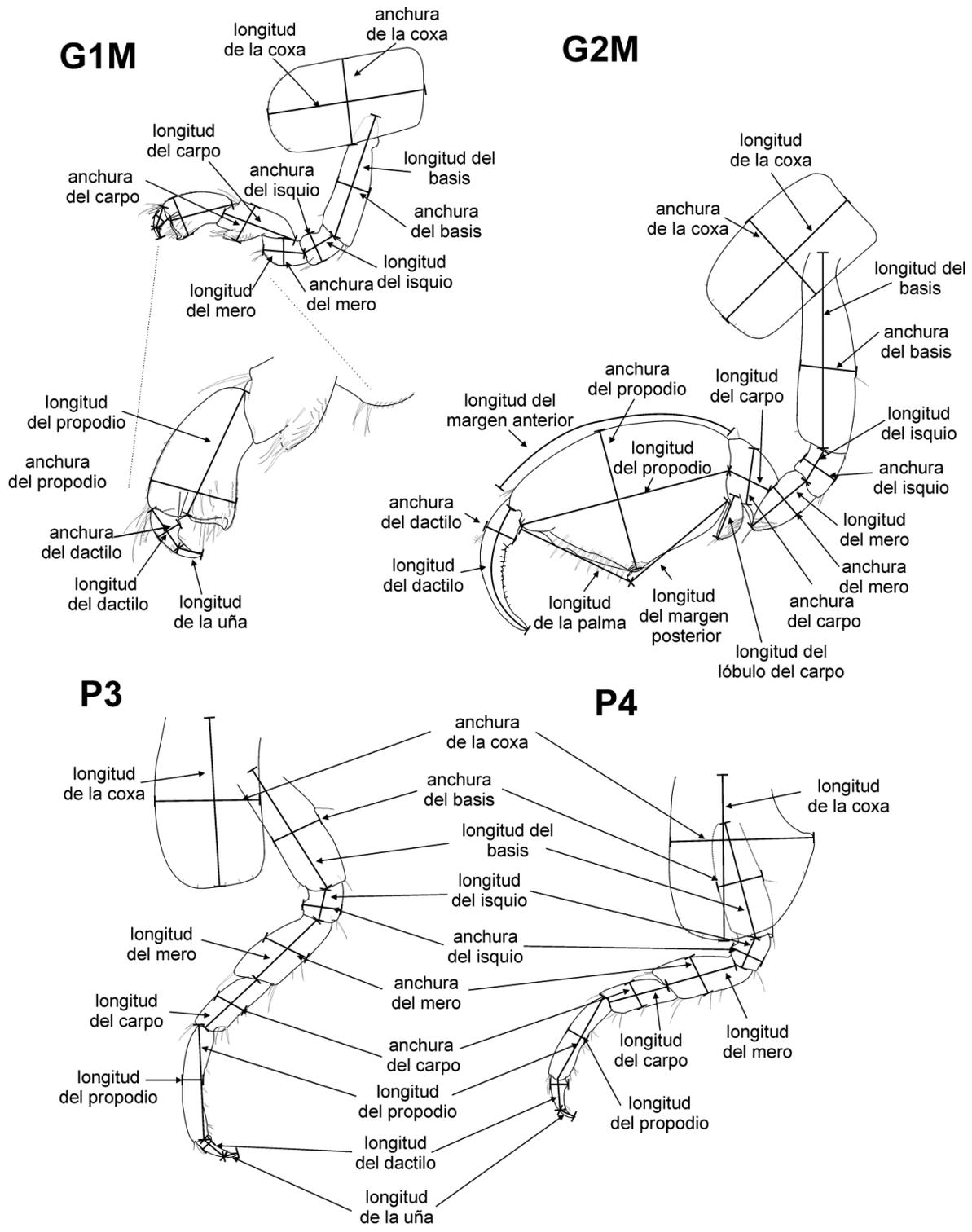


Figura 11. Datos merísticos. Longitud y anchura de los gnatópodos 1-2 del macho (G1-2M); pereiópodos 3 y 4 (P3-4).

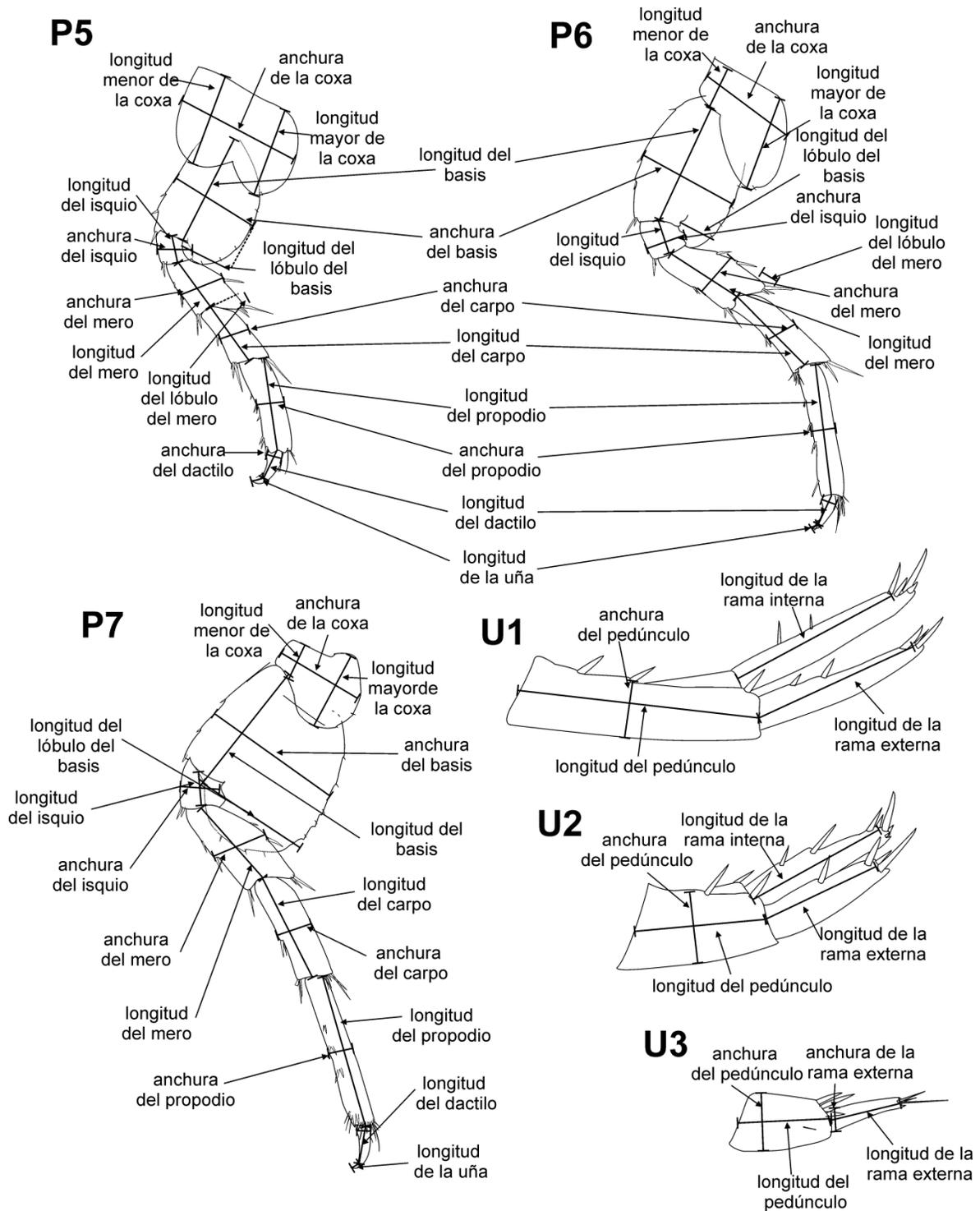


Figura 12. Datos merísticos. Longitud y anchura de los pereiopodos 5-7 (P5-7) y de los urópodos 1-3 (U1-3).

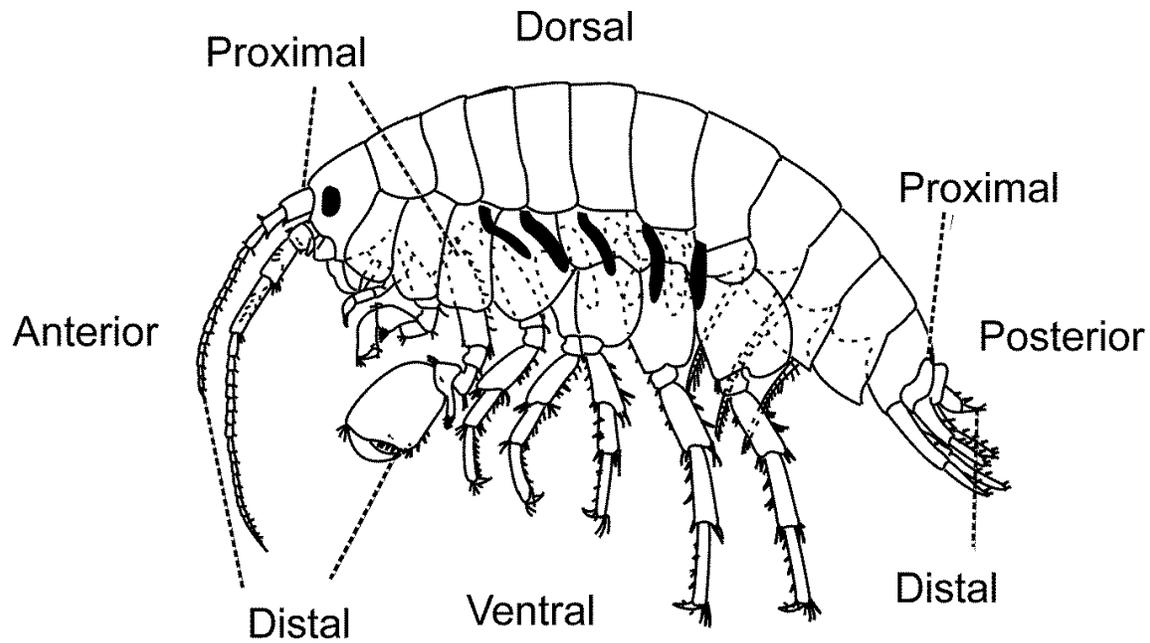


Figura 13. Posiciones relativas. Anterior (hacia la cabeza), posterior (hacia la región caudal), dorsal (posición opuesta a los apéndices), ventral (posición hacia los apéndices), proximal (cercano al cuerpo), distal (lejano del cuerpo).

### **Información taxonómica**

Los morfotipos encontrados se distinguieron y se consideraron como morfoespecies si podían distinguirse con más de un carácter, se escribió una diagnosis para cada una, se obtuvieron datos merísticos y se acompañó cada diagnosis con una imagen SEM.

Se elaboró una clave taxonómica y fichas para cada morfoespecie con la siguiente información:

1. Nombre de la especie con autor y año
2. Sinonimias
3. Diagnosis de la especie
4. Localidad tipo
5. Material examinado: número y sexo de los individuos revisados por localidad con datos de campo
6. Distribución en México
7. Observaciones morfológicas
8. Láminas de las estructuras diagnósticas

## **Análisis molecular**

Con el fin de comprobar si las diferencias morfológicas coinciden con las variaciones moleculares, se realizó el análisis del ADN de al menos tres individuos de cada población o morfotipo recolectados en Veracruz y en la Ciudad de México. Las poblaciones de Quintana Roo fueron excluidas para este análisis debido a que los ejemplares fueron fijados originalmente en formalina.

Para extraer el ADN se utilizó la mitad posterior de cada individuo en condiciones estériles para evitar contaminación. La mitad anterior se preservó en etanol absoluto a 4°C como reserva. Esta actividad se realizó en el laboratorio del Dr. Wellborn en la Universidad de Oklahoma, EUA.

### **Extracción de ADN**

El ADN se obtuvo siguiendo la metodología usada por [Wellborn y Broughton \(2008\)](#), modificada por [Walsh \*et al.\* \(1991\)](#). La extracción consistió en colocar el tejido de cada individuo en un tubo tipo eppendorf® con 150 µl de la resina quelante Chelex 100® al 5% y cada tubo se calentó a 60°C por 40 min en un termociclador, posteriormente la temperatura se elevó a 99°C durante 25 min y finalmente se tomó el sobrenadante y se almacenó a 4°C.

### **PCR (Reacción en cadena de la polimerasa por sus siglas en inglés)**

Para amplificar el ADN se eligió un fragmento del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa subunidad I (COI) por su fácil extracción, amplificación y uso frecuente por ser propuesto como código de barras de la vida. Para esto se utilizaron dos pares de “primers” (cebadores), un par para las poblaciones de la Ciudad de México y otro para las de Veracruz. De esta forma se obtuvieron dos fragmentos de este gen ([Tabla 1](#)).

Tabla 1. “Primers” utilizados para cada reacción PCR.

“Primers”			Secuencia 5’→3’	Referencias
Fragmento 1 del COI (Poblaciones de la Ciudad de México)	Directo “Forward”	TrpPar1	GTTATATAAACTATTAGCCTTCCAA	Weston <i>et al.</i> (2013)
	Reverso “Reverse”	COIa-v9	ACTGCCACAACAGAYAARTAMGACCC	Weston <i>et al.</i> (2013)
Fragmento 2 del COI (Poblaciones de Veracruz)	Directo “Forward”	LCO1490	GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG	Folmer <i>et al.</i> (1994)
	Reverso “Reverse”	HCO2198	TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA	Folmer <i>et al.</i> (1994)

La amplificación del ADN se realizó mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en inglés) con el kit GoTaq Green MAster Mix de Promega®. Para una reacción total de 25 µl se utilizó lo siguiente:

1.25 µl de “primer forward” a 10 µM.

1.25 µl de “primer reverse” a 10 µM.

2 µl de ADN.

12.5 µl de GoTaq Green Master Mix (mezcla de dNTP, desoxirribonucleótidos trifosfato por sus siglas en inglés, polimerasa y “buffer”).

1 µl de MgCl<sub>2</sub>.

7 µl de agua molecular.

La mezcla se colocó en un termociclador y se utilizó el programa de amplificación propuesto por Witt *et al.* (2003), el cual consistió en mantener la mezcla a una temperatura de 94°C durante un minuto, seguido por cinco ciclos de 60 s a 72°C, 90 s a 45°C y 60 s a 72°C. Con esto se asegura la amplificación del ADN. Posteriormente, la mezcla se sometió a 32 ciclos de los siguientes cambios de temperatura:

94°C por 30 s para la incubación (apertura de cadenas).

51° por 30 s para la alineación (para que los “primers” se unan a la cadena de ADN).

72°C por 45 s para la elongación.

72°C por 7 min para prolongar la elongación.

Finalmente, los productos de PCR se almacenaron a 4°C.

### Electroforesis

Para conocer si el ADN de interés se amplificó, las muestras se corrieron en un gel de agarosa al 2% por 45 min. junto con un marcador de peso molecular de 1 Kb marca Promega® y se tiñó sumergiéndolo en una solución de GelRed® al 5% por 45 min. Posteriormente, los geles se observaron en una cámara de rayos UV para comprobar la presencia de ADN y cortar el fragmento amplificado deseado. Sólo se procedió a aislar el producto cuando se detectó una sola banda aislada de color intenso con el peso molecular deseado (entre 750 y 500 pb).

### Purificación

La purificación consistió en extraer el ADN de los geles, utilizando el procedimiento sugerido por el fabricante del kit MinElute de QIAGEN.

### Secuenciación

La secuenciación se realizó en dirección 5'→ 3' usando los “primers forward” LCO1490 y TrpPar1, la cual se llevó a cabo en la Universidad de Oklahoma con un secuenciador automático Biosystems PRISM 3130xl con BigDye versión 3.1®.

### Análisis de las secuencias

Un total de 13 secuencias fueron analizadas (Anexo, tabla A) y alineadas utilizando la herramienta MUSCLE (Edgar, 2004) en el programa MEGA 7 (Kumar *et al.*, 2015). En éste análisis se incluyó como grupo externo la secuencia completa del gen mitocondrial que codifica para la Citocromo Oxidasa Subunidad I (COI) del anfípodo *Metacrangonyx*

*longipes* (Chevreux 1909), obtenida por Bauzà-Ribot *et al.* (2009), de acuerdo con lo propuesto por Major (2013).

Las secuencias se analizaron con dos métodos estadísticos diferentes para la construcción de los árboles: 1) Neighbor Joining (El vecino más cercano), un método de agrupación en el cual se ordenan pares de unidades taxonómicas operacionales (OTUS) con la mínima longitud de las ramas (Saitou y Nei, 1987), es decir, con la menor distancia genética, éste árbol sólo representa el grado de semejanza de los taxones terminales y no refleja relaciones evolutivas (Peña, 2011); 2) Maximum Likelihood (Máxima verosimilitud), éste método estadístico se basa en modelos de evolución molecular, tomando en cuenta un conocimiento *a priori* de los caracteres, éste método estima la probabilidad de que los árboles aporten una explicación correcta a la matriz (Peña, 2011). El modelo de evolución molecular para la reconstrucción filogenética fue el de sustitución de nucleótidos “General Time Reversible” (GTR por sus siglas en inglés) (Tavaré, 1986), que asume una sustitución simétrica en la matriz, por lo que se considera reversible (la tasa de cambio de A a T es la misma tasa de cambio que de T a A), cada par de nucleótidos tiene diferente tasa de sustitución y los nucleótidos pueden ocurrir en diferentes frecuencias.

Para ambos métodos se calculó el soporte para las ramas con un “bootstrap”, de 1000 pseudoréplicas para cada modelo y se calcularon las distancias pareadas con el modelo “Maximum Composite Likelihood” y con el modelo de sustitución de nucleótidos de dos parámetros de Kimura.

Finalmente se calcularon las probabilidades posteriores mediante un análisis de inferencia bayesiana utilizando técnicas de Monte Carlo vía cadenas de Markov (CMCM, por sus siglas en inglés) con el software Mr.Bayes v3.2 (Ronquist *et al.*, 2012), los árboles menores a la fase estacionaria (“burn-in”) se descartaron del análisis y se realizó un árbol consenso con aquellos que alcanzaron la fase estacionaria, se corrieron 2,000,000 de generaciones con un muestreo de árboles cada 1,000 generaciones y se descartaron 50,000 como “burn-in”.

## Resultados

### Análisis morfológico

El complejo *Hyaella azteca* se distingue por la presencia de proyecciones agudas dorsales en la región distal de los pleonitos. Esta característica suele tener importancia para la identificación de las especies de este género, incluso es considerada en las claves taxonómicas como en aquellas propuestas por Bousfield (1996) y Baldinger (2004). Sin embargo, actualmente es conocido que otras especies también comparten esta característica (e.g., *Hyaella montezuma* Cole y Watkins, 1977). Durante varios años, *Hyaella azteca* se ha distinguido por la presencia de dos proyecciones agudas dorsales en la región distal de los pleonitos. En la literatura, para esta característica, se maneja nomenclatura diferente: espinas, carina, mucrones o mucronaciones (“mucronation”); en este estudio se adoptó el término de espina distal dorsoposterior.

De manera general, se distinguieron dos morfotipos de acuerdo a la presencia o ausencia de la espina distal dorsoposterior sobre los pleonitos 1 y 2. En la Ciudad de México (Chalco, Xochimilco y Chapultepec) y en el cenote Aktun-Ha únicamente se encontraron organismos con espina distal dorsoposterior sobre el pleón; en cambio, el 90% los organismos adultos (344) de Veracruz presentaron esta espina (Fig. 14a) y en el 10% estuvo ausente (Fig. 14b). El morfotipo sin espina prácticamente se registró en los organismo del lago de Catemaco (39 individuos: 17 hembras y 22 machos), con la excepción de una hembra obtenida en el lago de San Julián (Tabla 2).

Por otro lado, la longitud de la espina distal dorsoposterior de los pleonitos presentó variación, independientemente de la talla y el sexo de los organismos (Fig. 15).

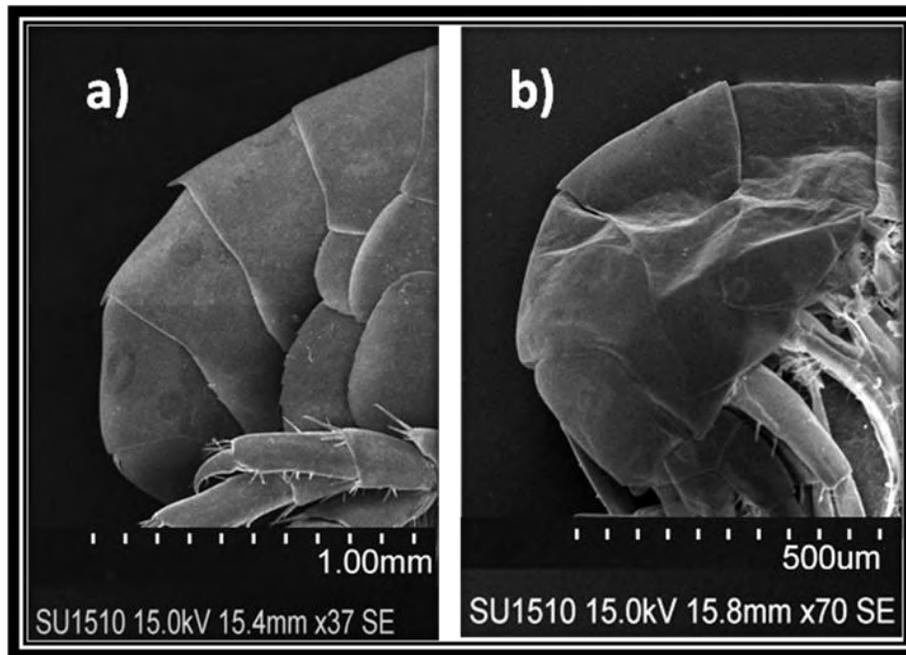


Figura 14. a) Pleonitos 1 y 2 con espina distal dorsoposterior; b) pleonitos sin espina distal dorsoposterior.

Tabla 2. Número de individuos por sexo con y sin espina distal dorsoposterior sobre los pleonitos 1 y 2 recolectados en los tres lagos de Veracruz, los tres lagos de la Ciudad de México y en el cenote de Quintana Roo.

Localidad	Hembras con espinas	Hembras ovígeras con espinas	Hembras sin espinas	Hembras ovígeras sin espinas	Machos con espinas	Machos sin espinas	Total (adultos)
Chapultepec	15	5	0	0	15	0	35
Xochimilco	15	5	0	0	15	0	35
Chalco	15	5	0	0	15	0	35
Catemaco	70	4	16	1	82	22	195
Encantada	20	4	0	0	27	0	51
San Julián	60	15	1	0	62	0	138
Aktun-Ha	20	3	0	0	10	0	33

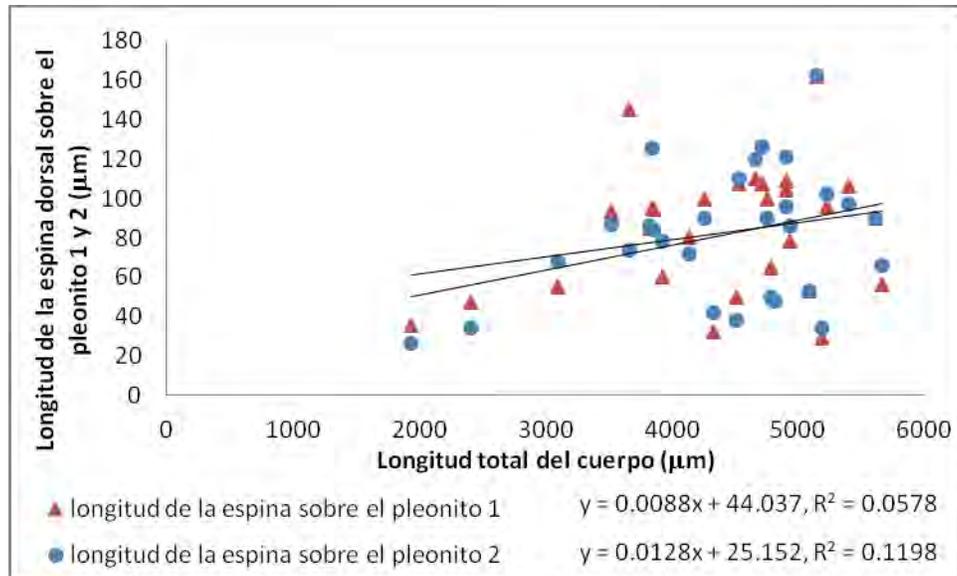


Figura 15. Regresión lineal de la longitud total de los organismos y la longitud de las espinas distales dorsoposteriores del pleón en la cuál no se observa una relación lineal entre ambas características.

### Caracteres diagnósticos

La morfología en el complejo de *H. azteca* es muy conservada, por tal motivo las variaciones sutiles como son el número de setas y las proporciones morfométricas son importantes para distinguir las especies, ya que no existen características morfológicas contrastantes entre estas. [Gonzalez y Watling \(2002\)](#) mencionaron que los principales caracteres que ayudan a diferenciar las especies del complejo *Hyalella azteca* son:

- Antena 1.- Relación de la longitud con respecto a la cabeza, los pereionitos 1 y 2 y la longitud total del cuerpo.
- Maxila 1.- Número de setas de la placa interna.
- Maxilípodo.- Organización de setas en el palpo.
- Gnatópodo 2 de macho.- Número y organización de setas del propodio, setación del margen posterior del basis, forma del propodio y forma de la palma.
- Pleón.- Forma de las placas epimerales.
- Urópodo 3.- Setación y relación de la longitud del pedúnculo con respecto a la rama.
- Telson.- Forma y setación.

Posteriormente, [Soucek et al. \(2015\)](#) al describir dos especies del complejo *H. azteca* para Estados Unidos y Canadá por similitud morfológica confirmándolo con análisis genético, eligieron algunos caracteres morfológicos como diagnósticos sugeridos por [Gonzales y Watling \(2002\)](#) e incluyeron otros:

- Maxila 1.- Número de setas de la placa interna.
- Gnatópodo 2 del macho.- Anchura del lóbulo del carpo con respecto a la anchura del mero y la forma del proceso truncado y de la excavación en la palma.
- Pereiopodo 7.- Forma y setación del lóbulo del basis.
- Urópodo 3.- Relación de la longitud de la rama con respecto a las espinas del pedúnculo.

En este estudio se tomaron en cuenta los caracteres antes mencionados para distinguir a las morfoespecies, Sin embargo, debido a que algunos no aportaron información satisfactoria no fueron considerados. Por ejemplo: el tamaño relativo de las antenas con respecto a la cabeza; la suma de la longitud de los pereionitos 1 y 2 y la longitud del cuerpo; la forma de las placas epimerales del pleón; y la anchura del carpo con respecto a la anchura del mero del gnatópodo 2 del macho.

Sobre la base del análisis de los caracteres cuantitativos de los anfípodos efectuado en este estudio, se confirmó la importancia de las características de la maxila 1, del gnatópodo 2 del macho, del pereiópodo 7, del urópodo 3 y del telson como caracteres diagnósticos para las especies del género *Hyaella*. Aunado a lo anterior, se consideró relevante incluir las características del maxilípodo como parte del conjunto de caracteres diagnósticos.

## Maxila 1

La maxila 1 fue uno de caracteres útiles para distinguir a las especies en este estudio, en especial el número de setas de la placa interna como lo mencionaron [Gonzalez y Watling \(2002\)](#) y [Soucek \*et al.\* \(2015\)](#). Aunado a lo anterior, en este estudio se observó que la forma y la setación del palpo también fueron caracteres diagnósticos importantes en las morfoespecies.

Es significativo destacar que la longitud del palpo puede variar en los organismos en el proceso de muda (*e.g.*, [Fig. 16g](#)), por lo que es recomendable tomar con precaución este caracter.

De manera general, la longitud del palpo de la maxila 1 fue proporcionalmente mayor en los organismos de la Ciudad de México ([Fig. 16b](#)) y de Veracruz ([Fig. 16d-g](#)) que en el caso de los de Quintana Roo ([Fig. 16c](#)). El palpo alcanzó o sobrepasó la mitad de la longitud de la base del palpo a la base de las setas de la placa externa, mientras que en los de Quintana Roo no alcanzó la mitad de ésta longitud. La longitud del palpo de los organismos de la Ciudad de México y de Veracruz fue similar a la de *H. azteca*, excepto en dos organismos del lago de Catemaco, en los cuales la longitud del palpo sobrepasó la longitud medida de la base del palpo a la base de las setas de la placa externa (*Hyaella* sp. 5).

Las morfoespecies de los tres lagos de Veracruz se distinguieron por la setación del palpo. Los organismos de Catemaco y de San Julián presentaron una seta apical larga y fuerte. Sin embargo, esta fue más angosta en los anfípodos de Catemaco. En cambio, los individuos del lago Encantada presentaron una estructura tubular formada por el margen distal del palpo, la cual cubría cerca de un tercio de una seta apical delgada ([Fig. 16f](#)). En contraste a lo anterior, *Hyaella azteca* no presenta setas sobre el margen distal del palpo, según [González y Watling \(2002\)](#), un caso similar a *Hyaella* sp. 3 de Catemaco ([Fig. 16d](#)).

Los organismos de la Ciudad de México mostraron un palpo con el margen distal progresivamente adelgazado y no se distinguió la incisión de la seta distal ([Fig. 16b](#)) como en el morfotipo 1 del lago de Catemaco ([Fig. 16e](#)).

Otro carácter considerado importante por [Gonzalez y Watling \(2002\)](#) y [Soucek \*et al.\* \(2015\)](#) para distinguir a las especie del complejo *H. azteca* corresponde al número de setas sobre el margen distal de la placa interna de la maxila 1. Los organismos de Aktun-Ha, Encantada y San Julián presentaron un máximo de tres setas paposas sobre este margen; en cambio, los organismos de la Ciudad de México presentaron de dos a cuatro setas y los de Catemaco cuatro setas con la excepción de dos individuos que registraron cinco (*Hyaella* sp. 5). [Soucek \*et al.\* \(2015\)](#) mencionaron que los organismos del complejo *H. azteca* se caracterizan por la presencia de tres o más setas en la placa interna de la maxila 1, por esta razón todos los individuos del presente estudio pertenecen al complejo *H. azteca*.

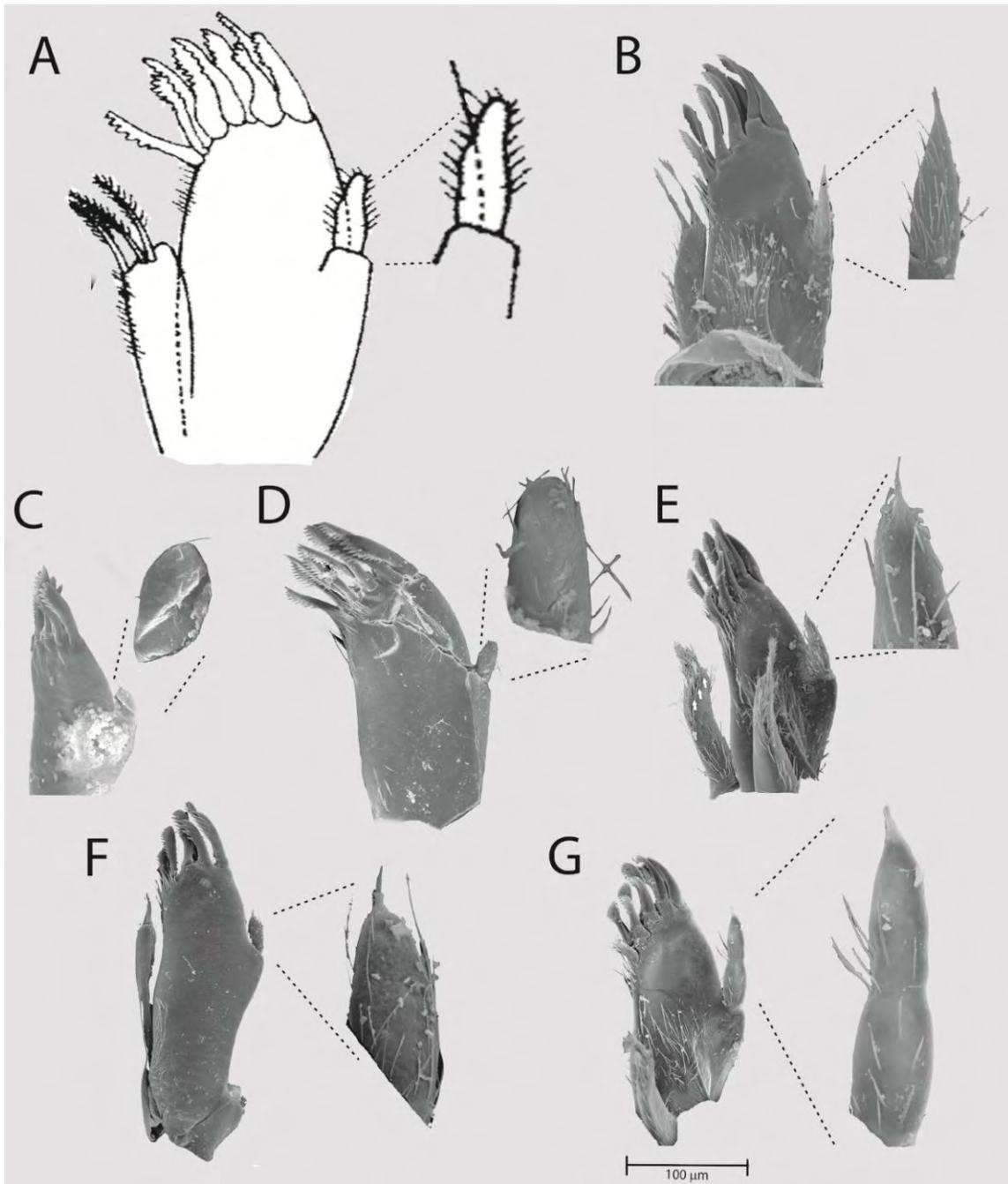


Figura 16. Comparación de la maxila 1 por localidad con énfasis en la forma y longitud de la seta distal del palpo. A) *Hyalella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyalella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyalella* sp. 2 (cenote Aktun-Ha Quintana Roo), D) *Hyalella* sp. 3 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyalella* sp. 4 (Catemaco, Veracruz), F) *Hyalella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), G) *Hyalella* sp. 7 (San Julián, Veracruz).

## Maxilípodo

En general, los autores no han considerado la importancia de la morfología de las piezas bucales, sólo hacen referencia a las características de la maxila 1. [Gonzalez y Watling \(2002\)](#) fueron los únicos en mencionar la organización de las setas de las piezas bucales. Sin embargo, con el análisis de este estudio se detectó que los maxilípedos pueden ser útiles para diferenciar a las especies. Los organismos de los lagos de Veracruz presentaron variaciones con respecto a la relación de la longitud de los artículo 2, 3, 4 del palpo del maxilípodo, así como entre la longitud de la uña y el artículo 4. En los organismos de los lagos de la Ciudad de México ([Fig. 17b](#)), Catemaco ([Fig. 17d](#)) y Encantada ([Fig. 17e](#)), el artículo 2 fue más largo que el artículo 3, y el 3 más largo que el 4; la longitud del artículo 4 es aproximadamente la mitad de la longitud del artículo 3. Por otro lado, la longitud de los artículos 2 y 3 fueron similares en los organismos del cenote Aktun-Ha ([Fig. 17c](#)) y del lago de San Julián ([Fig. 17f](#)), al igual que *H. azteca* ([Fig. 17a](#)). Cabe destacar que en los organismos de San Julián, la longitud del artículo 4 fue cerca de  $2/3$  la longitud del artículo 3.

En los organismos de la Ciudad de México, Aktun-Ha, Catemaco y Encantada, la uña midió cerca de  $2/3$  de la longitud del artículo 4, similar a *H. azteca* ([Fig. 17a-e](#)). En cambio, los organismos de San Julián presentaron una uña más corta, inferior a la mitad de la longitud del artículo 4 ([Fig. 17f](#)).

La longitud de la uña de los organismos de la Ciudad de México fue la mayor, sobrepaso  $2/3$  de la longitud del artículo 4 del palpo ([Fig. 17b](#)).

Es importante destacar que los organismos de Catemaco presentaron una mayor densidad de setas simples alargadas en todos los artículos, en comparación con los anfípodos del resto de las localidades, pero fue similar a *H. azteca* ([Fig. 17d](#)).

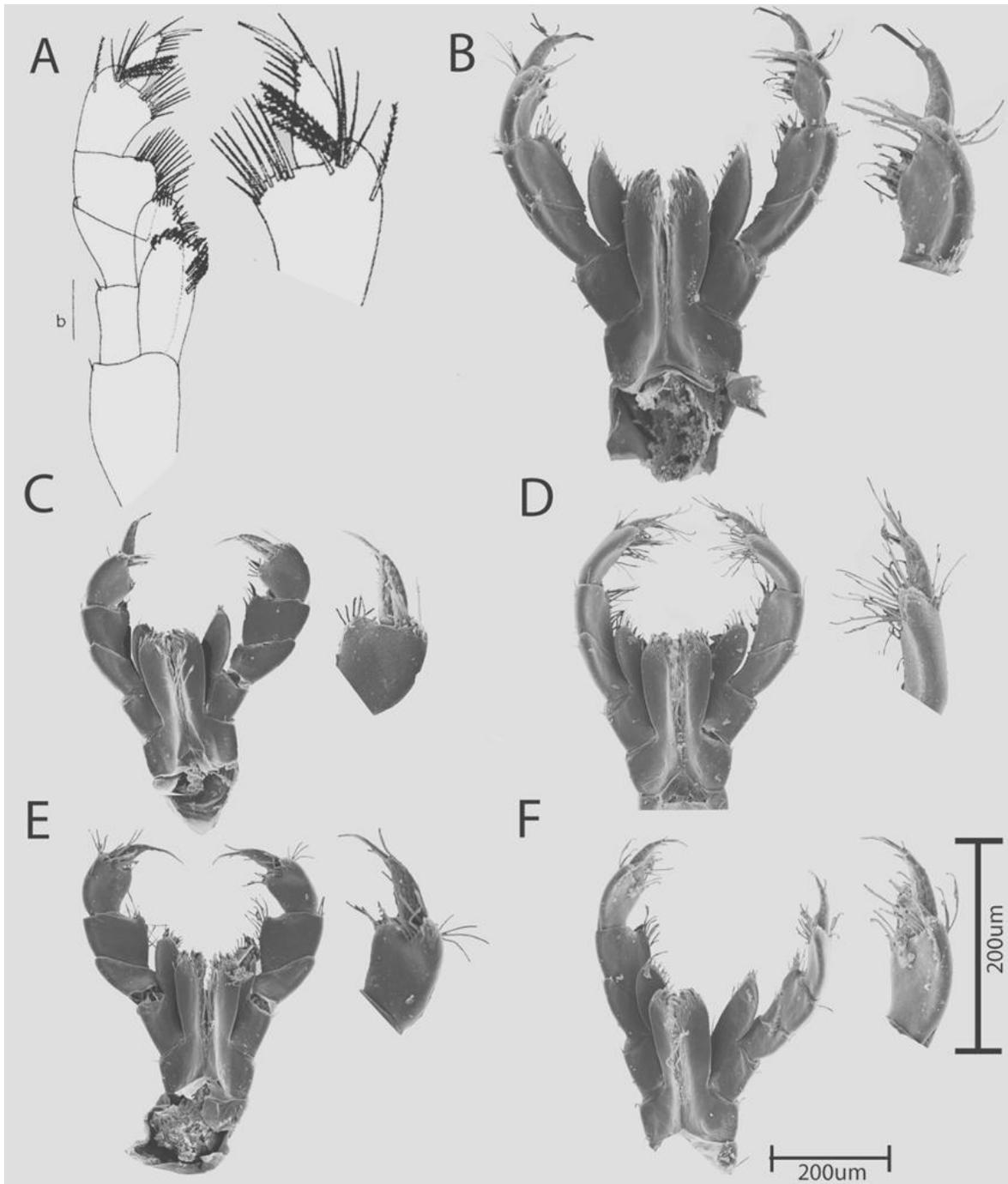


Figura 17. Comparación del maxilípido por localidad con énfasis en los artículos del palpo 3, 4 y la uña. A) *Hyaella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyaella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyaella* sp. 2 (Cenote Aktun-Ha, Quintana Roo), D) *Hyaella* sp. 3 y 4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyaella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyaella* sp. 7 (San Julián, Veracruz).

## **Gnatópodo 2 del macho**

En este estudio se detectó que el gnatópodo 2 del macho fue un carácter diagnóstico en el complejo *H. azteca*. La proporción de la longitud de la palma y del margen posterior del gnatópodo 2 fue similar en los organismos del cenote Aktun-Ha, Encantada y San Julián. En cambio, en los ejemplares de la Ciudad de México y Catemaco, la longitud del margen posterior fue mayor que la de la palma, semejante a *H. azteca*.

Con respecto a la forma del margen distal del carpo se observó que en los machos de Aktun-Ha fue convexo (Fig. 18c). En cambio, en los machos de Veracruz y la Ciudad de México este margen fue recto. Por otro lado, el propodio de los organismos de Aktun-Ha fue más angosto hacia la porción proximal, a diferencia de los organismos de la Ciudad de México, Veracruz y de *H. azteca*.

La forma del basis fue similar en todos los organismos analizados. Por el contrario, el número de setas del margen posterior fue diferente. Los organismos de Aktun-Ha, Catemaco y Encantada presentaron un máximo de 1 seta; en poco individuos estuvo ausente. En contraste, los organismos de San Julián y la Ciudad de México presentaron dos setas ampliamente separadas entre sí sobre este mismo margen. En los organismos de la Ciudad de México también se observaron organismos con un máximo de tres setas sobre el margen posterior del basis.

La palma es un carácter a destacar de los machos. En los organismos provenientes del cenote Aktun-Ha se observó una palma relativamente regular y uniforme, sin un proceso truncado aparente ni una excavación marcada (Fig. 19b). En contraste, los individuos de los tres lagos de Veracruz y de la Ciudad de México presentaron un amplio proceso truncado cercano al dátilo pero se distinguieron por una excavación anterior a este proceso. Los organismos del lago de Catemaco mostraron una excavación ancha, similar a la excavación donde se inserta el dátilo (Fig. 19c). En los anfípodos del lago Encantada, la excavación era más angosta pero igual de profunda que la de los organismos de Catemaco (Fig. 19e). Finalmente, la excavación en los especímenes del lago de San Julián no fue evidente y se apreció como un borde con ángulo recto, similar a un escalón (Fig. 19f). Los individuos de la Ciudad de México presentaron una excavación pero no tan evidente como en los organismos de Catemaco o Encantada.

Por otro lado, el número de setas sobre la palma fue considerablemente menor en los organismos de Aktun-Ha (5 setas) que en los de Veracruz y de la Ciudad de México. Entre éstos últimos, los organismos de la Ciudad de México, Encantada y San Julián presentaron mayor cantidad de setas (más de 20) en comparación con los de Catemaco (menos de 15 setas).

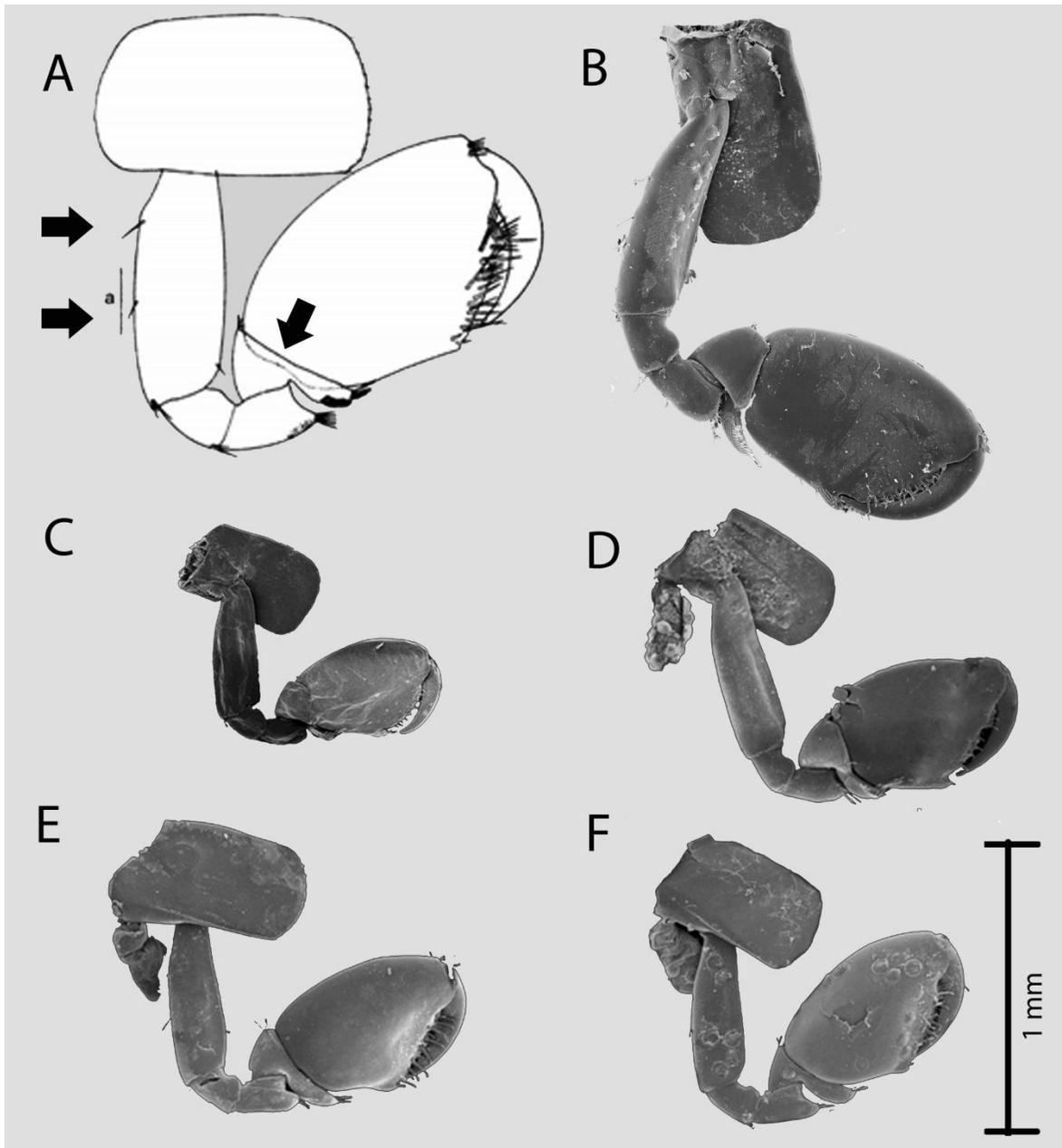


Figura 18. Comparación del gnatópodo 2 del macho por localidad (número de setas en el basis y forma del margen distal del carpo, señalados con flechas). A) *Hyaella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyaella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyaella* sp. 2 (Cenote Aktun-Ha, Quintana Roo), D) *Hyaella* sp. 3-4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyaella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyaella* sp. 7 (San Julián, Veracruz).

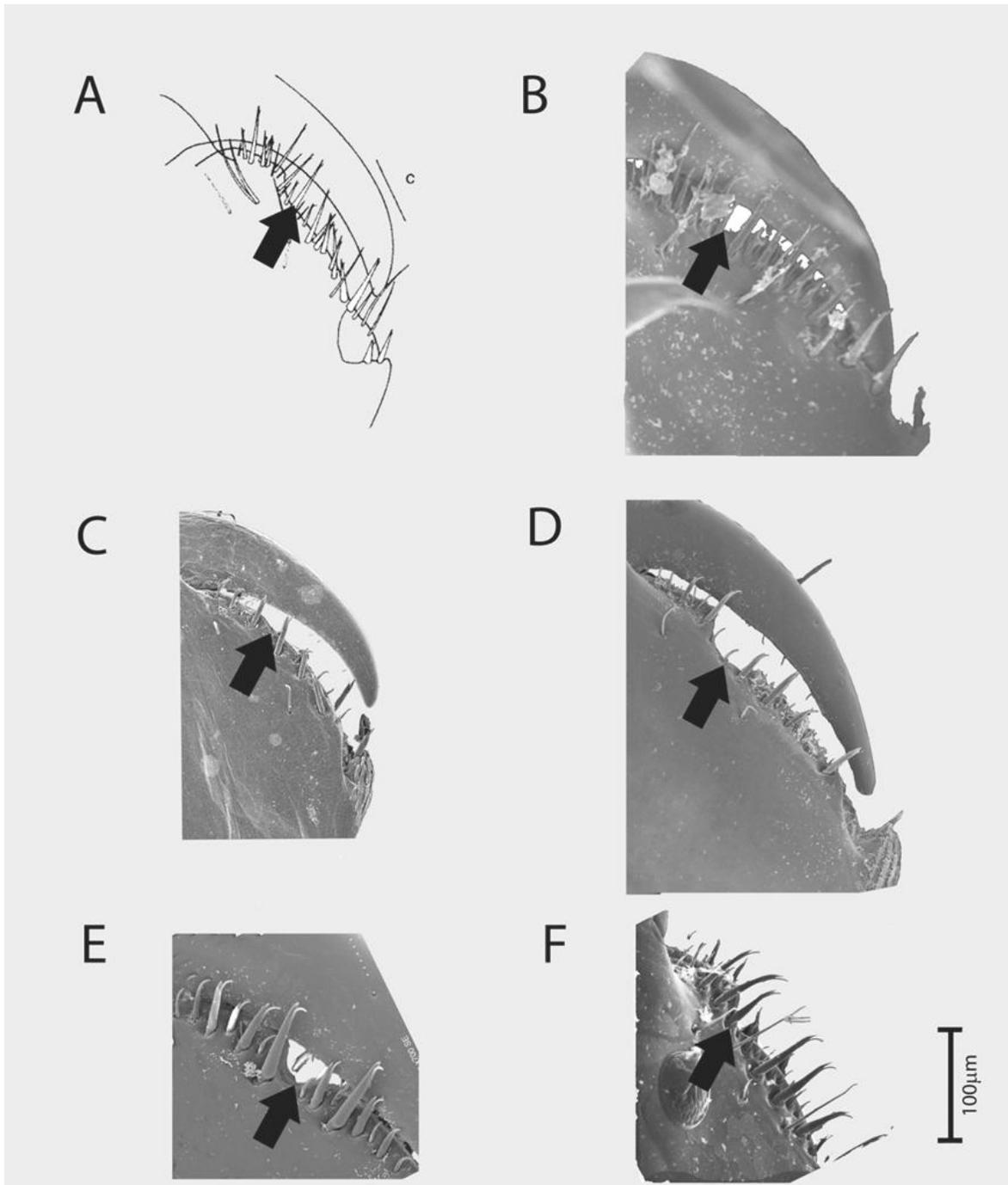


Figura 19. Comparación de la palma del gnatópodo 2 del macho por localidad (número de setas, presencia del proceso truncado y forma de la excavación anterior al proceso truncado en la palma, señalado con una flecha). A) *Hyalella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyalella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyalella* sp. 2 (Cenote Aktun-Ha, Quintana Roo), D) *Hyalella* sp. 3-4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyalella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyalella* sp. 7 (San Julián, Veracruz).

## **Pereiopodo 7**

Los organismos de Aktun-Ha se distinguieron porque registraron una menor cantidad de setas (7) sobre el margen posterior del lóbulo del basis del pereiopodo 7 (Fig. 20c) en comparación con las más de 11 setas que presentaron los organismos de Veracruz y *H. azteca*. De acuerdo con Soucek *et al.* (2015), en el margen distal del lóbulo de *H. azteca* se insertan una o más setas robustas; esto mismo se observó en los individuos de Aktun-Ha, Encantada y San Julián (1-3 setas). En el caso de los ejemplares de Catemaco esta seta fue delgada o ausente. En contraste, los organismos de la Ciudad de México registraron un máximo de cuatro setas robustas sobre éste mismo margen.

Otra característica particular de este apéndice fue la forma y la anchura del lóbulo del basis, caracteres que fueron añadidos en este estudio como diagnósticos para distinguir a las especies del complejo *Hyaella azteca* en México. Los organismos de Catemaco, Veracruz, presentaron el lóbulo más angosto que en el resto de los organismos de este estado (Encantada y de San Julián), así como de *H. azteca*. Además, el margen distal del lóbulo del basis de los organismos de Encantada y de San Julián tuvo una apariencia más recta y en posición horizontal (Fig. 20e-f), mientras que el de los individuos de Catemaco y de la Ciudad de México fue redondeado. Cabe señalar que Los organismos de la Ciudad de México presentaron un lóbulo más estrecho y ligeramente más largo (Fig. 20b) que los organismos de *H. azteca* revisados por Soucek *et al.* (2016).

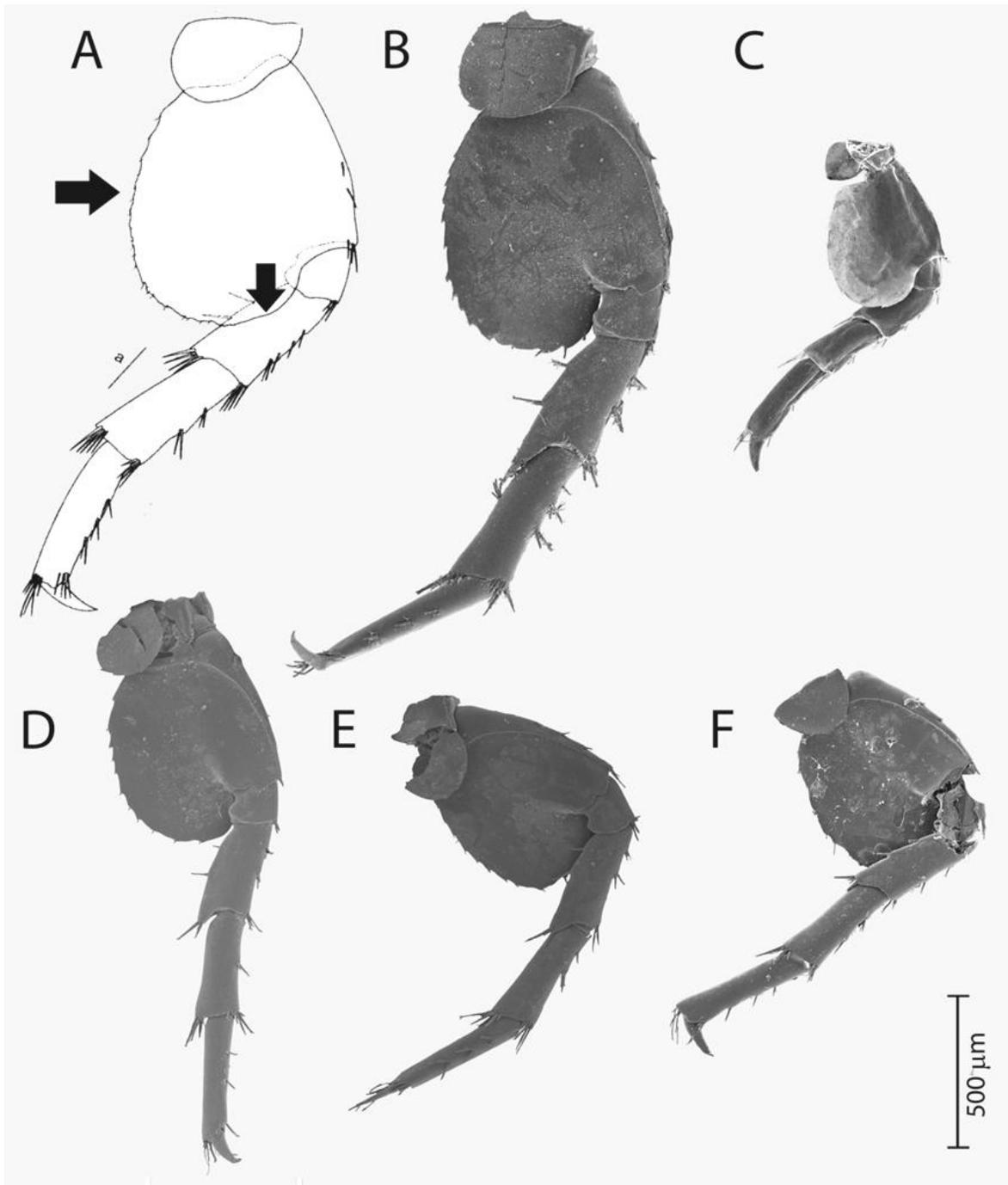


Figura 20. Comparación del pereopodo 7 por localidad (setación posterior e inferior del basis, forma del magen inferior y tamaño relativo del lóbulo del basis). A) *Hyalella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyalella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyalella* sp. 2 (Cenote Aktun-Ha, Quintana Roo), D) *Hyalella* sp. 3-4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyalella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyalella* sp. 7 (San Julián, Veracruz).

### Urópodo 3

Es importante destacar que la relación entre la longitud de la rama y del pedúnculo del urópodo 3 fue similar entre los individuos de las poblaciones de este estudio, excepto los del lago de San Julián, ya que la rama fue 1.2 veces más larga que la longitud del pedúnculo (Fig. 21f). En cambio, en los individuos de las otras poblaciones fue ligeramente menor (0.9).

De acuerdo con [González y Watling \(2002\)](#), *Hyaella azteca* presenta 3 setas robustas sobre el margen distal del pedúnculo del urópodo 3. Los ejemplares de Aktun-Ha registraron 2-3 setas, los del lago Encantada 5 setas (Fig. 21e), y los del lago de San Julián, Catemaco y la Ciudad de México 3-4 setas.

Según [Soucek et al. \(2015\)](#), en *H. azteca* la longitud de la rama del urópodo 3 con respecto a la seta más larga del pedúnculo es mayor. En los anfípodos de Aktun-Ha, la longitud de la rama fue ligeramente menor a dos veces la longitud de la seta más larga del pedúnculo; en cambio la longitud de la rama de los organismos de la Ciudad de México, Catemaco y Encantada fue el doble de la longitud de la seta del pedúnculo. Sin embargo, en los organismos del lago de San Julián, la rama alcanzó hasta cerca de tres veces la longitud de esta seta. Además, el morfotipo del lago de San Julián también presentó una seta distal muy alargada en la rama del urópodo 3 en comparación con las de los otros lagos (Fig. 21f).

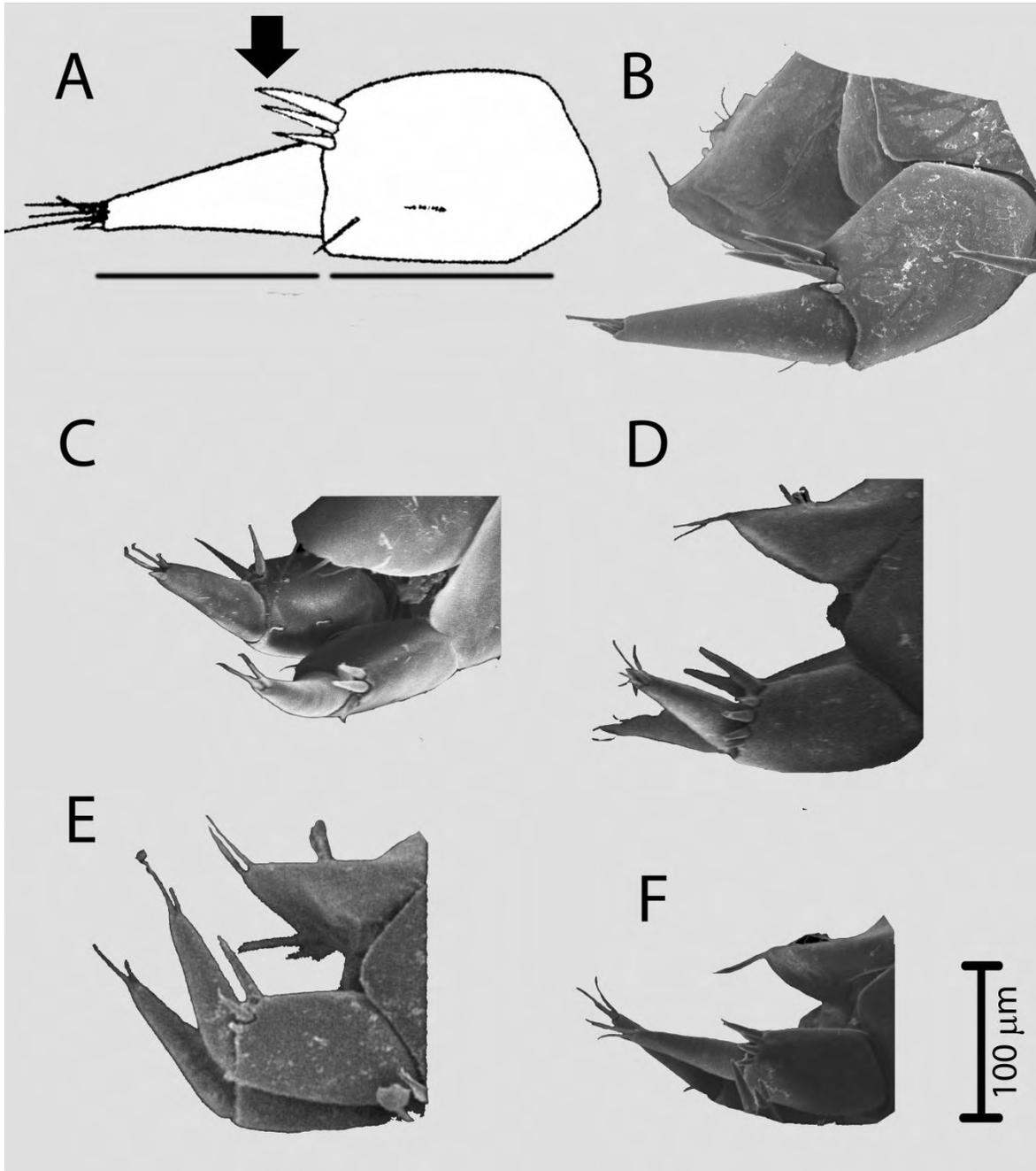


Figura 21. Comparación del urópodo 3 por localidad (tamaño relativo de la rama, el pedúnculo y la seta más larga del pedúnculo). A) *Hyalella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyalella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyalella* sp. 2 (Cenote Aktun-Ha, Quintana Roo), D) *Hyalella* sp. 3-4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyalella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyalella* sp. 7 (San Julián, Veracruz).

## **Telson**

La forma y la setación del telson fueron caracteres importantes para distinguir a las especies de Quintana Roo, Veracruz y la Ciudad de México. Los organismos del cenote Aktun-Ha presentaron un telson más ancho que largo, con el margen distal redondeado y dos setas apicales ampliamente separadas entre sí (Fig. 22c). El telson de los organismos de la Ciudad de México fue similar al de los organismos de Aktun-Ha, con el margen distal redondeado y con dos setas ampliamente separadas entre sí, pero podía ser también ligeramente más largo que ancho (Fig. 22b). En cambio, la longitud y anchura del telson de los individuos recolectados en Veracruz presentaron variación, fue más largo que ancho en todas las poblaciones, con el margen distal agudo y un par de setas largas cercanas entre sí, similar a *H. azteca*. Cabe destacar que la relación longitud-anchura del telson de los individuos del lago de San Julián (Fig. 22e) fue mayor que la de los Catemaco y Encantada (la longitud sobrepasa 0.5 veces la anchura).

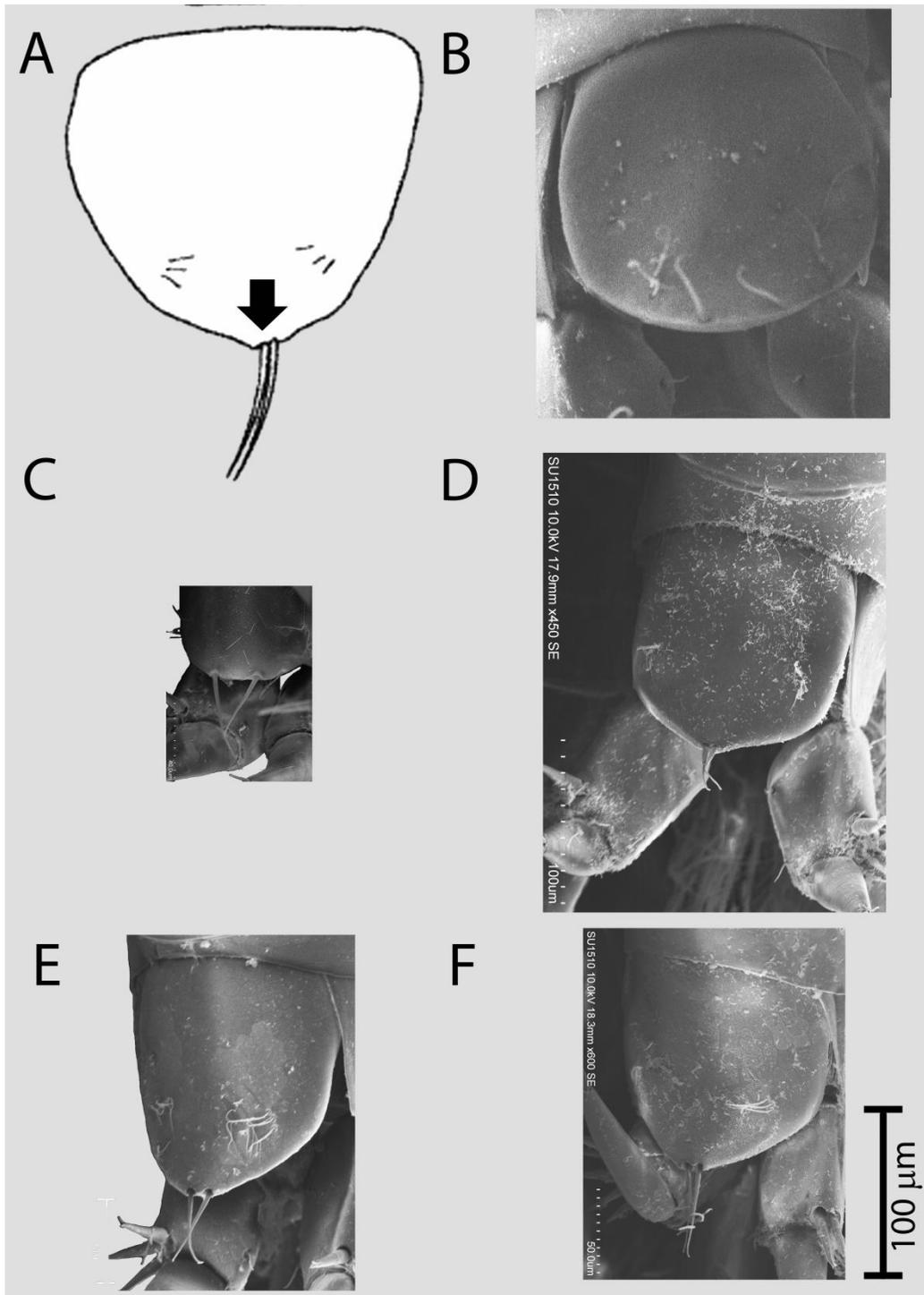


Figura 22. Comparación del telson por localidad (forma, longitud y la separación entre las setas distales). A) *Hyalella azteca* (modificada de Gonzalez y Watling, 2002), B) *Hyalella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México), C) *Hyalella* sp. 2 (Cenote Aktun-Ha, Quintana Roo), D) *Hyalella* sp. 3-4 (Catemaco, Veracruz), E) *Hyalella* sp. 6 (Encantada, Veracruz), F) *Hyalella* sp. 7 (San Julián, Veracruz).

## Morfoespecies

Al analizar los caracteres previamente mencionados, se detectaron variaciones entre las poblaciones y fue posible distinguir una morfoespecie nueva de la Ciudad de México (*Hyaella* sp.1), una del cenote Aktun-Ha, Quintana Roo (*Hyaella* sp.2), y cinco morfoespecies de Veracruz, las cuales se identificaron con las siguientes características:

- 1) La morfoespecie similar a *Hyaella azteca* de Catemaco (*Hyaella* sp.3).
- 2) La morfoespecie de Catemaco: cuerpo sin espinas distales dorsoposteriores, maxila 1 con cuatro setas en la placa interna y un palpo largo con una seta distal delgada y palma del gnatópodo 2 del macho con una excavación ancha (*Hyaella* sp.4).
- 3) La morfoespecie representada por dos organismos de Catemaco: palpo de la maxila 1 con tres setas distales, sobrepasa la placa externa, placa interna con cinco setas sobre el margen distal y longitud del artículo 4 del maxilípodo similar a la de la uña (*Hyaella* sp.5).
- 4) La morfoespecie de Encantada: palpo de la maxila 1 con una estructura tubular en el margen distal, palma del gnatópodo 2 con una excavación estrecha y pedúnculo del urópodo 3 con cinco setas robustas (*Hyaella* sp.6).
- 5) La morfoespecie de San Julián: dácilo del maxilípodo corto, proceso truncado del gnatopodo 2 del macho sin excavación anterior, urópodo 3 con una rama más larga que el pedúnculo y telson más largo que ancho (*Hyaella* sp.7).

**Catálogo de las especies del género *Hyalella* de Ciudad de México, Veracruz y  
Quintana Roo**

Subphylum **Crustacea** Brünnich, 1772

Clase **Malacostraca** Latreille, 1802

Subclase **Eumalacostraca** Grobben, 1892

Superorden **Peracarida** Calman, 1904

Orden **Amphípoda** Latreille, 1803

Suborden **Senticaudata** Lowry y Myers, 2013

Infraorden **Talitrida** Rafinesque, 1815

Pavorden **Talitridira** Rafinesque, 1815

Superfamilia **Talitroidea** Rafinesque, 1815

Familia **Hyalellidae** Bulycheva, 1957

Género ***Hyalella*** S.I. Smith, 1874

***Hyalella azteca* (De Saussure, 1858)**

***Hyalella cenotensis* Marrón-Becerra, Hermoso-  
Salazar, Soliz-Weiss, 2014**

***Hyalella* sp.1**

***Hyalella* sp.2**

***Hyalella* sp.3**

***Hyalella* sp.4**

***Hyalella* sp.5**

***Hyalella* sp.6**

***Hyalella* sp.7**

Familia **Hyaellidae** Bulycheva, 1957

Talitridae Stebbing, 1906: 523 (en parte).

Orchestidae S.I. Smith, 1873-1874: 645 (en parte); Paulmier, 1905: 152 (en parte); Weckel, 1907: 54 (en parte).

Talitridae (*sensu lato*) Barnard, 1972: 166.

Hyaellidae Bulycheva, 1957: 173; Bousfield, 1973: 153; Bousfield, 1978 (*fide* Serejo, 2004); Bousfield 1982: 270; Barnard y Barnard, 1983: 161; Barnard y Karaman, 1991: 366; Hendrycks y Bousfield, 2001: 4; Martin y Davis, 2001: 67; González y Watling, 2001: 176; Lowry y Myers, 2013: 29.

Hyaellidae (Hyaellinae) Barnard, 1969: 467; Bousfield, 1996: 177; Bousfield, 2001: 104.

Talitridae (Hyaellinae) Barnard, 1972: 170.

Dogielinotidae (Hyaellinae) Serejo, 2004: 583; Ahyong *et al.*, 2011: 117.

**Género tipo:** *Hyaella* S.I. Smith, 1874.

**Taxones incluidos:** *Hyaella* (*Austrohyaella*) Bousfield, 1996; *Hyaella* (*Hyaella*) S.I. Smith, 1874; *Hyaella* (*Mesohyaella*) Bousfield, 1996.

**Diagnosis:** Cuerpo lateralmente comprimido. Ojos bien desarrollados o ausentes, si están presentes redondeados u ovoides. Antenas 1-2 sin calceoli. Antena 1 de longitud menor subigual o mayor a la de la antena 2; artejo 1 del pedúnculo más largo que el artejo 2, artejo 2 subigual en longitud al artejo 3, artejo 3 más corto que el artejo 1; artejos pedunculares 1-2 no geniculados; flagelo accesorio ausente. Antena 2 con artejo 1 del pedúnculo elongado bulboso. Mandíbula con molar triturativo; palpo ausente. Maxila 1 con endito basal apicalmente setoso, palpo presente o ausente. Maxila 2 con endito basal sin una hilera oblicua de setas. Labium con lóbulos internos vestigiales o ausentes. Branquias coxales en los pereiópodos 2-7, no pedunculadas; branquias esternales presentes, simples; vesículas esternales ausentes; oosteguitos con setas marginales con el ápice rizado. Gnatópodo 1 similar en machos y hembras (sin dimorfismo sexual), más pequeño o similar en tamaño que el gnatópodo 2; palma del propodio sin setas robustas a lo largo del margen palmar. Gnatópodo 2 con carpo ligeramente producido hacia el margen posterior del propodio.

Pereiópodos 3-4 sin dimorfismo sexual. Pereiópodo 4 con un pequeño lóbulo posteroventral. Pereiópodo 5 más pequeño que el pereiópodo 6; coxa equilobulada o con un lóbulo posteroventral. Pereiópodo 7 más largo que el pereiópodo 5. Pleonitos 1-3 con una espina distal dorsoposterior plana, una quilla o desarmada. Urosomitas 1-3 libres, sin setas dorsales ni ventrales. Urópodo 1 sin setas basofaciales robustas. Urópodo 3 sin dimorfismo sexual, unirrámeo, sin setas plumosas. Telson entero, laterales ausentes, setas apicales robustas presentes o ausentes (basada en [Lowry y Myers, 2013](#)).

**Distribución geográfica:** Norteamérica, Centroamérica, Caribe y Sudamérica ([González y Watling, 2001](#)).

**Hábitat:** Dulceacuícola, epigeo.

**Comentarios:** Esta familia difiere de los otros talítridos porque el primer artejo del pedúnculo de la antena 2 está engrosado y por la presencia de branquias coxales en el pereiópodo 7 ([Lowry y Myers, 2013](#)). Serejo (2004) consideró al grupo como subfamilia de la familia Dogielinotidae. No obstante, Lowry y Myers (2013), con su análisis morfológico la restablecieron a nivel de familia. Sin embargo, en artículos publicados recientemente ([Bastos-Pereira y Bueno, 2013](#); [Fišer et al., 2013](#)) se ha considerado el ordenamiento de la clasificación de [Serejo \(2004\)](#), probablemente por haber sido publicados en el mismo año de la propuesta de [Lowry y Myers \(2013\)](#) y desconocía esta última propuesta.

#### **Género *Hyaella* S.I. Smith, 1874**

*Allorchestes* Dana, 1849: 136 (en parte); Faxon, 1876: 362 (en parte).

*Hyaella* S.I. Smith, 1873-1874: 645, placa 2, figs. 8-10; 1874: 608; Stebbing, 1906: 574; Barnard y Barnard, 1983: 708; Bousfield, 1996: 183; 2001: 104; Witt y Hebert, 2000: 687; González y Watling, 2001: 176; LeCroy, 2007: 516.

*Lockingtonia* Harford, 1876-1877: 53.

**Especie tipo:** *Hyaella azteca* (Saussure, 1858).

**Diagnosis:** Antena 1 más corta que la antena 2. Palpo mandibular ausente. Maxila 1 palpo uniarticulado. Artejo 4 del palpo del maxilípodo unguiculado. Gnatópodos de ambos sexos subquelados. Gnatópodo 2 del macho más largo que el gnatópodo 1. Carpo de los gnatópodos producido entre el mero y el propodio. Urópodo 3 sin rama interna. Coxa 4 excavada posteriormente. Telson entero (basada [en González y Watling, 2002a](#)).

**Comentarios:** Actualmente se conocen aproximadamente 70 especies para el género *Hyalella*, de las cuales nueve se distribuyen en Norteamérica, Centroamérica y el Caribe.

Clave taxonómica para el género *Hyaella* de la Ciudad de México, Veracruz y Quintana  
Roo de este estudio

- 1a.** Ojos presentes ..... **2**
- 1b.** Ojos ausente ..... *Hyaella cenotensis*
- 2b.** Telson más ancho que largo, margen distal redondeado con dos setas simples  
ampliamente separadas entre sí ..... **3**
- 2a.** Telson más largo que ancho, margen distal agudo con dos setas simples cercanas entre  
sí ..... **4**
- 3a.** Gnatópodo 2 del macho con la palma sin proceso truncado, palpo de la maxila 1  
diminuto, no alcanza la mitad de la longitud de la base del palpo a la base de las setas de la  
placa externa, margen posterior del lóbulo del basis del pereopodo 7 con menos de 15 setas  
..... *Hyaella sp. 2, cenote Aktun-Ha Quintana Roo*
- 3b.** Gnatópodo 2 del macho con la palma con proceso truncado, palpo de la maxila 1  
alcanza o sobrepasa ligeramente la mitad de la longitud de la base del palpo a la base de las  
setas de la placa externa, margen posterior del lóbulo del basis del pereopodo 7 con más de  
15 setas, margen distal anterior del lóbulo del basis con 3 a 4 setas robustas .....  
..... *Hyaella sp. 1, Ciudad de México (lago de Chalco, Xochimilco y Chapultepec)*
- 4a.** Telson con longitud y anchura similares o ligeramente más largo que ancho, rama del  
urópodo 3 de longitud similar al pedúnculo, gnatópodo 2 del macho con excavación  
presente ..... **5**
- 4b.** Telson 0.5 veces más largo que ancho, rama del urópodo 3 más larga que el pedúnculo,  
gnatópodo 2 del macho sin excavación (forma similar a un escalón) .....  
..... *Hyaella sp. 7, lago de San Julián*
- 5a.** Maxila 1 con palpo corto, no alcanza o sobrepasa la longitud de la base del palpo a la  
base de las setas de la placa externa, con 0-1 seta distal ..... **6**
- 5b.** Maxila 1 con el palpo muy largo, sobrepasa la longitud de la base del palpo a la base de  
las setas de la placa externa, con 3-4 setas distales .....  
..... *Hyaella sp.5, lago de Catemaco, Veracruz (2 individuos)*

- 6a.** Palpo de la maxila 1 con un proceso tubular que recubre la base de la seta distal, excavación en la palma del gnatópodo 2 del macho angosta ..... ***Hyalella* sp. 6, lago Encantada, Veracruz**
- 6b.** Palpo de la maxila 1 sin un proceso tubular que recubre la base de la seta distal, excavación en la palma del gnatópodo 2 del macho amplia..... **7**
- 
- 7a.** Pleonitos 1 y 2 con espinas distales dorsoposteriores, palpo de la maxila 1 sin una seta distal ..... **8**
- 7b.** Pleonitos 1 y 2 sin espinas distales dorsoposteriores, palpo de la maxila 1 con una seta distal ..... ***Hyalella* sp.4, lago de Catemaco, Veracruz**
- 
- 8a.** Gnatópodo 2 con 2 setas sobre el margen posterior del basis, urópodo 3 con 3 setas en el pedúnculo..... ***Hyalella azteca***
- 8b.** Gnatópodo 2 con 1 seta sobre el margen posterior del basis, urópodo 3 con máximo 5 setas en el pedúnculo ..... ***Hyalella* sp.3, lago de Catemaco, Veracruz**

## *Hyaella azteca* (De Saussure, 1858)

- Amphitoe dentata*.- Say, 1818: 383 (en parte).
- Amphitoe aztecus* De Saussure, 1858: 474-475, fig. 33a-e.
- Amphitoe azteca*.- Spence-Bate, 1862: 250.
- Allorchestes knickerborkeri* Spence-Bate, 1862: 36, lámina 6, fig. 1.
- Hyaella dentate*.- S.I. Smith, 1873-1874: 645, placa 2, figs. 8-10.- S.I. Smith, 1874-1875: 608.- Forbes, 1876: 5.- Rathbun, 1905: 53.- Shoemaker, 1933: 20.
- Hyaella azteca*.- S.I. Smith, 1873-1874: 647.- Stebbing, 1888: 311; 1906: 575.- Stout, 1912: 149; 1913: 635, fig. 84a-s.- Pearse, 1913: 3 (*fide* Shoemaker, 1933:21).- Saunders, 1933: 245, fig. 1.- Shoemaker, 1933: 21; 1942: 80.- Bulycheva, 1957: 181, figs. 65a y 66a-b.- Bousfield, 1958: 109, fig. 20; 1973: 154, placa 43.2.- Barnard y Barnard, 1983: 708.- Hendrycks y Bousfield, 2001: 28, figs. 4-5, 6a y 14.- Bousfield, 2001: 104.- Toft *et al.*, 2002: 190, fig. 2c. González y Watling, 2002: 175, figs. 1-5.
- Hyaella azteka*.- Johansen, 1925: 138 (error ortográfico); 1926: 92 (error ortográfico).
- Hyaella inermis* S.I. Smith, 1874-1875: 609, placa 1, figs. 1-2.
- Allorchestes dentatus* var. *inermis*.- Faxon, 1876: 373.
- Lockingtonia fluvialis* Harford, 1876-1877: 54.
- Allorchestes dentata*.- Paulmier, 1905: 152, fig. 19.
- Hyaella faxoni* Stebbing, 1903: 928, placa 61 (en parte).
- Hyaella ornata* Pearse, 1911: 109, fig. 2.
- Hyaella* f. *inermis*.- Bousfield, 1996: 207.
- Hyaella knickerbockeri*.- Weckel, 1907: 54, fig. 15; 1910: 623, fig. 1.- Jackson, 1912: 49.- Huntsman, 1915: 152, fig. 4d.- Kunkel, 1918: 129, fig. 36.- Schellenberg, 1935: 229.
- Hyaella azteca inermis*.- Pennak y Rosine, 1976: 324.
- Hyaella* (*Hyaella*) *azteca*.- Bousfield, 1996: 207, fig. 12; 2001:104.

**Diagnosis:** pleonitos 1 y 2 con espina dorso-posterior. Maxila 1 con placa interna con 3 setas apicales, fuertes y paposas. Gnatópodo 1 con propodio en forma de martillo, palma transversa, sin setas sobre el borde anterior, cara interna con 4 setas paposas y escamas

setosas en los bordes distal anterior y distal posterior. Gnatópodo 2 del macho con 2 setas en el margen posterior del basis; palma más corta que el margen posterior, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior con un proceso ampliamente truncado y una excavación. Urópodo 3 con una rama tan larga como el pedúnculo, estiliforme, con 4 setas apicales simples y 1 cónica. Telson tan largo como ancho, redondeado, apicalmente agudo, con 2 setas apicales largas y simples muy cercanas entre sí (basada en [Gonzalez y Watling, 2002a](#)).

**Hábitat:** dulceacuícola y epigea ([Gonzalez y Watling, 2002a](#)).

**Material tipo:** lectotipo 1 macho, LT 8.7 mm, paleotipo 1 hembra, LT 5.6 mm ([González y Watling, 2002](#)).

**Localidad tipo:** Vera-Cruz ("Veracruz"), México.

**Distribución en México:** Vera-Cruz y Lago de Chapultepec, Ciudad de México ([De Saussure, 1858](#); [Gonzalez y Watling, 2002a](#)).

**Comentarios:** actualmente *H. azteca* es considerada como un complejo de especies que habita en Norteamérica, Centroamérica y con incursiones en el norte de Sudamérica. No obstante, [Gonzalez y Watling \(2002\)](#) limitaron la distribución de la especie a la región de Veracruz, México (localidad tipo), debido a que los organismos provenientes del parque de Chapultepec se encontraban preservados en muy mal estado lo que imposibilitó su estudio e impidió que se extendiera su distribución. [Graening et al. \(2012\)](#) apoyaron esta distribución.

## ***Hyalella* sp. 1**

**Diagnosis:** pleonitos 1 y 2 con espina distal dorsoposterior. Maxila 1 con 3-4 setas apicales fuertes y paposas sobre la placa interna; palpo con una seta simple apical, no se distingue la inserción de la seta, longitud alcanza o sobrepasa la mitad de la longitud de la base del palpo a la base de la seta de la placa externa. Maxilípodo con una uña de longitud que excede los 2/3 de la longitud del artículo 4 del palpo. Gnatópodo 1, propodio con forma de martillo, palma transversa, sin setas sobre el borde anterior, cara interna con 4 setas paposas, escamas setosas en los bordes distal anterior y distal posterior. Gnatópodo 2 del macho con 3-4 setas sobre el margen posterior del basis; palma ligeramente más corta que el margen posterior, subiguales, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior con un proceso truncado evidente, excavación en la palma poco profunda; carpo con el margen distal rescto. Margen posterior del lóbulo del basis del pereiópodo 7 con más de 12 setas (al menos 21) margen distal hacia la porción anterior con 3-4 setas robustas. Urópodo 3 con la rama tan larga como el pedúnculo, estiliforme, con cuatro setas apicales simples y una cónica. Telson más ancho que largo, apicalmente redondeado, con dos setas apicales largas y simples ampliamente separadas entre sí.

**Hábitat:** dulceacuícola y epígea, entre vegetación emergida.

**Material revisado:** 10 machos (LT 5.3-6.9 mm, LT media 6.4±0.5 mm), 20 hembras (LT 4.8-6.6 mm, LT media 6.2±0.4 mm), 10 juveniles. Lago Chalco, 29-marzo-2016, 19°15'50''N, 98°58'26''W, litoral cerca de la vegetación, 30 cm de profundidad, 24°C, pH 8.7, conductividad 1793, oxígeno disuelto 2.8 mg O<sub>2</sub> /l; Xochimilco, 10-agosto-2016, 19°15'50''N, 99°5'39''W; Chapultepec, 10-agosto-2016, 19°25'27''N, 99°11'13''W, colector: Aurora Marrón Becerra.

**Distribución geográfica en México:** Ciudad de México.

**Observaciones:** esta especie se distingue de *H. azteca* por la forma aguda del margen distal del palpo de la maxila 1, por la presencia de 1 seta apical en el palpo, y 4 setas sobre la placa interna, a diferencia de *H. azteca* en la cual el palpo está desprovisto de setas apicales y presentan 3 setas sobre la placa interna de la maxila 1. Los organismos de la Ciudad de México se caracterizan también de *H. azteca* porque el margen distal del telson esta

redondeado y por la amplia separación de las 2 setas distales, similar a *Hyaella* sp. 2 del cenote Aktún Ha, Quintana Roo. Sin embargo, en esta especie el ápice del palpo de la maxila 1 se distingue por la presencia de 1 seta más robusta que en *Hyaella* sp. 2.

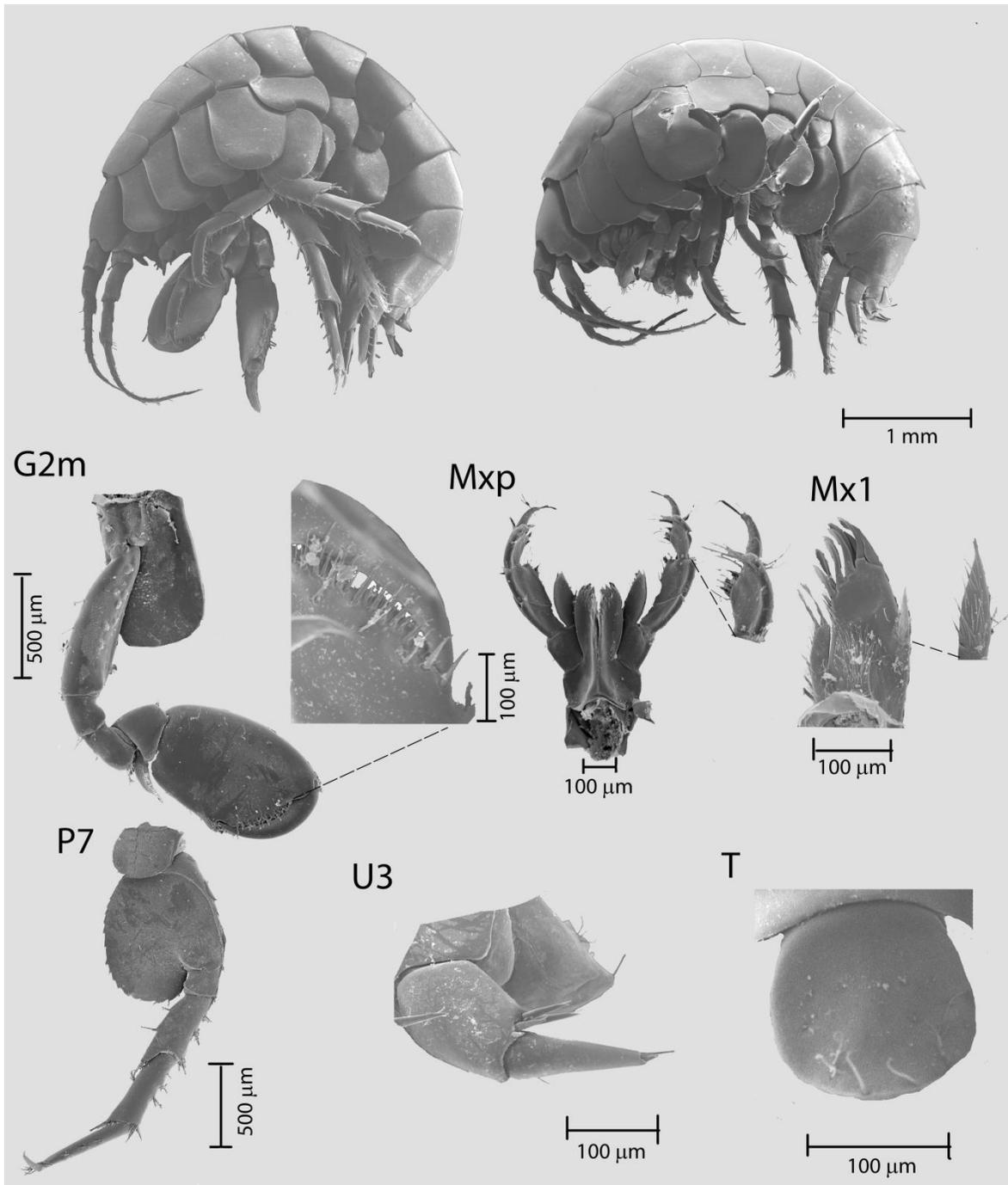


Figura 23. *Hyalella* sp. 1 (Chalco, Xochimilco y Chapultepec, Ciudad de México). Cuerpo completo macho (izquierda), LT 6.4 mm, cuerpo completo hembra (derecha), LT 6.2 mm. G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípodo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereiopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson).

## *Hyaella* sp. 2

**Diagnosis:** pleonitos 1 y 2 con una espina espina distal dorsoposterior. Maxila 1 con 3 setas apicales fuertes y paposas sobre la placa interna; palpo con una seta simple apical, longitud no alcanza o sobrepasa la mitad de la longitud de la base del palpo a la base de la seta de la placa externa. Gnatópodo 1, propodio con forma de martillo, palma transversa, sin setas sobre el borde anterior, cara interna con 4 setas paposas, escamas setosas en los bordes distal anterior y distal posterior. Gnatópodo 2 el macho con una seta sobre el margen posterior del basis; palma ligeramente más corta que el margen posterior, subiguales, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior sin un proceso truncado evidente; carpo con el margen distal convexo, redondeado. Margen posterior del lóbulo del basis del pereiópodo 7 con pocas setas (menos de 12). Urópodo 3 con la rama tan larga como el pedúnculo, estiliforme, con cuatro setas apicales simples y una cónica. Telson más ancho que largo, apicalmente redondeado, con 2 setas apicales largas y simples ampliamente separadas entre sí.

**Hábitat:** dulceacuícola y epígea, entre algas.

**Material examinado:** 9 machos (LT 3.9-5.3 mm, LT media 4.2±0.5 mm) y 20 hembras (LT 3.9-5.4 mm, LT media 4±0.4 mm). Cenote Aktun-Ha, Quintana Roo, 17-abril-2008, 20°16'2.76"N, 87°29'10.49"W, 30 cm de profundidad, 24.9°C, pH 7.2, oxígeno disuelto 1.9 mg O<sub>2</sub>/l, colectores Vivianne Solis Weiss y Sarita Frontana Uribe.

**Distribución en México:** cenote Aktun-Ha, Quintana Roo.

**Observaciones:** los caracteres utilizados en este estudio para distinguir y proponer una nueva especie coinciden con aquellos que Gonzalez y Watling (2002) mencionaron como caracteres útiles para diferenciar las especies dentro del complejo. Esta especie se diferencia de *H. azteca* por la forma del palpo de la maxila 1; en *H. azteca* el ápice esta redondeado y en estos organismos es puntiagudo debido a la presencia de una seta apical delgada y fue más corto. Por otro lado, *Hyaella azteca* presenta 2 setas simples sobre el margen posterior del basis del gnatópodo 2 y el margen distal del mero es recto, en esta posible nueva especie sólo se observa una seta en el margen posterior del basis y el margen distal del mero es convexo. Además, la longitud y anchura del telson de *H. azteca* son

similares y el margen distal es agudo con 2 setas simples largas adosadas, en cambio en estos ejemplares, el telson es más ancho que largo y el margen distal está redondeado con 2 setas simples ampliamente separadas entre sí. Por otro lado, cabe destacar que a pesar de que el telson es similar a *Hyaella* sp.1 de la Ciudad de México, estas especies se diferencian por la forma del palpo de la maxila 1, el número de setas de la placa interna de la maxila 1, por el gantópodo 2 del macho, y por la forma y el número de setas del lóbulo posterior del pereopodo 7. Este morfotipo, a diferencia de *H. cenotensis*, especie sin ojos recolectada en el mismo cenote, presenta 2 setas distales en el telson, un número mayor de artejos en ambas antenas a pesar de tener menor talla y un número menor de setas sobre el margen posterior del basis del pereopodo 7 y sobre el pedúnculo del urópodo 3.

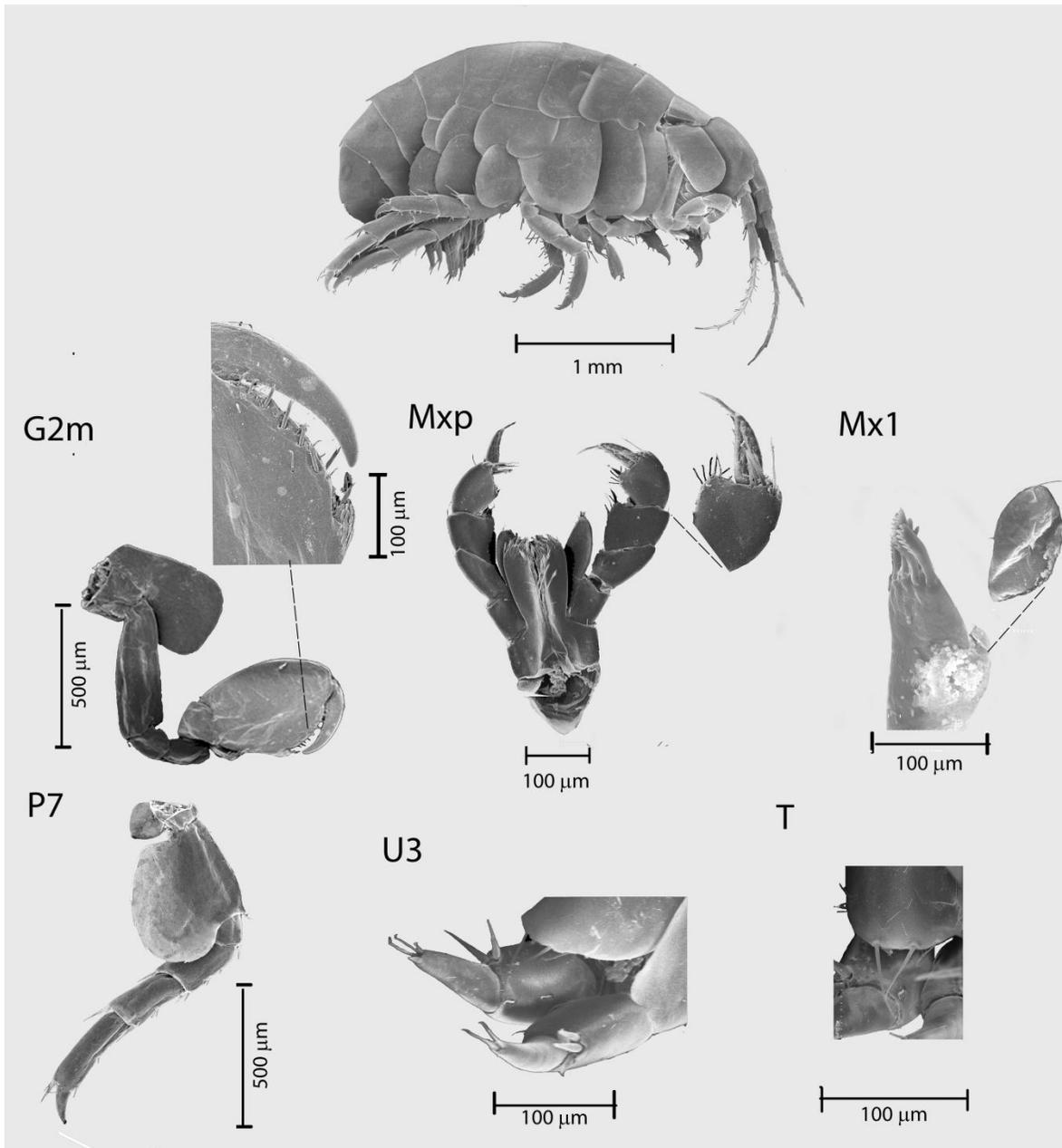


Figura 24. *Hyalella* sp. 2 (cenote Aktun-Ha, Quintana Roo). Hembra, LT 3.8 mm. G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípodo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereiopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson).

### *Hyaella* sp. 3

**Diagnosis:** pleonitos 1 y 2 con una espina distal dorsoposterior. Maxila 1 con una placa interna con 3 setas apicales, fuertes y paposas; palpo sin una seta apical, la longitud del palpo alcanza o sobrepasa la mitad de la longitud de la base del palpo a la base de la seta de la placa externa. Gnatópodo 1, propodio con forma de martillo, palma transversa, sin setas sobre el margen anterior, cara interna con 5 setas paposas, escamas setosas en los bordes distal anterior y distal posterior. Gnatópodo 2 del macho con el margen posterior del basis con una seta simple; palma menor a la longitud del margen posterior, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior con un proceso truncado evidente y con una excavación ancha en la base del proceso truncado. Margen posterior del lóbulo del basis del pereiópodo 7 con pocas setas (11). Urópodo 3, rama ligeramente más corta que el pedúnculo, estiliforme, con 4 setas apicales simples y una cónica. Telson de longitud y anchura similares, apicalmente agudo, con 2 setas apicales largas y simples cercanas entre sí.

**Hábitat:** dulceacuícola y epígea, entre raíces de lirio.

**Material revisado:** 10 machos (LT 3.1-6.2 mm, LT media 4.8±0.6 mm); 10 hembras (LT 4.1-5.8 mm, LT media 4.5±0.2 mm). Lago de Catemaco, 24-julio-2015, 18°21'57''N, 95°05'2''W, raíz de lirio, 30 cm de profundidad, 34.0°C, pH 7.0, colectores: Aurora Marrón Becerra, Margarita Hermoso Salazar y Elia Lemus Santana.

**Distribución en México:** lago de Catemaco, Veracruz.

**Observaciones:** este morfotipo es similar a *Hyaella azteca* por la forma de la palma, el proceso truncado y la excavación amplia en el gnatópodo 2 del macho. En cambio, se distinguió de los otras morfoespecies principalmente por la ausencia de una seta distal en el palpo de la maxila 1. Es posible que esta especie corresponda a *Hyaella azteca* pero es necesario revisar el material tipo para aclarar su estado.

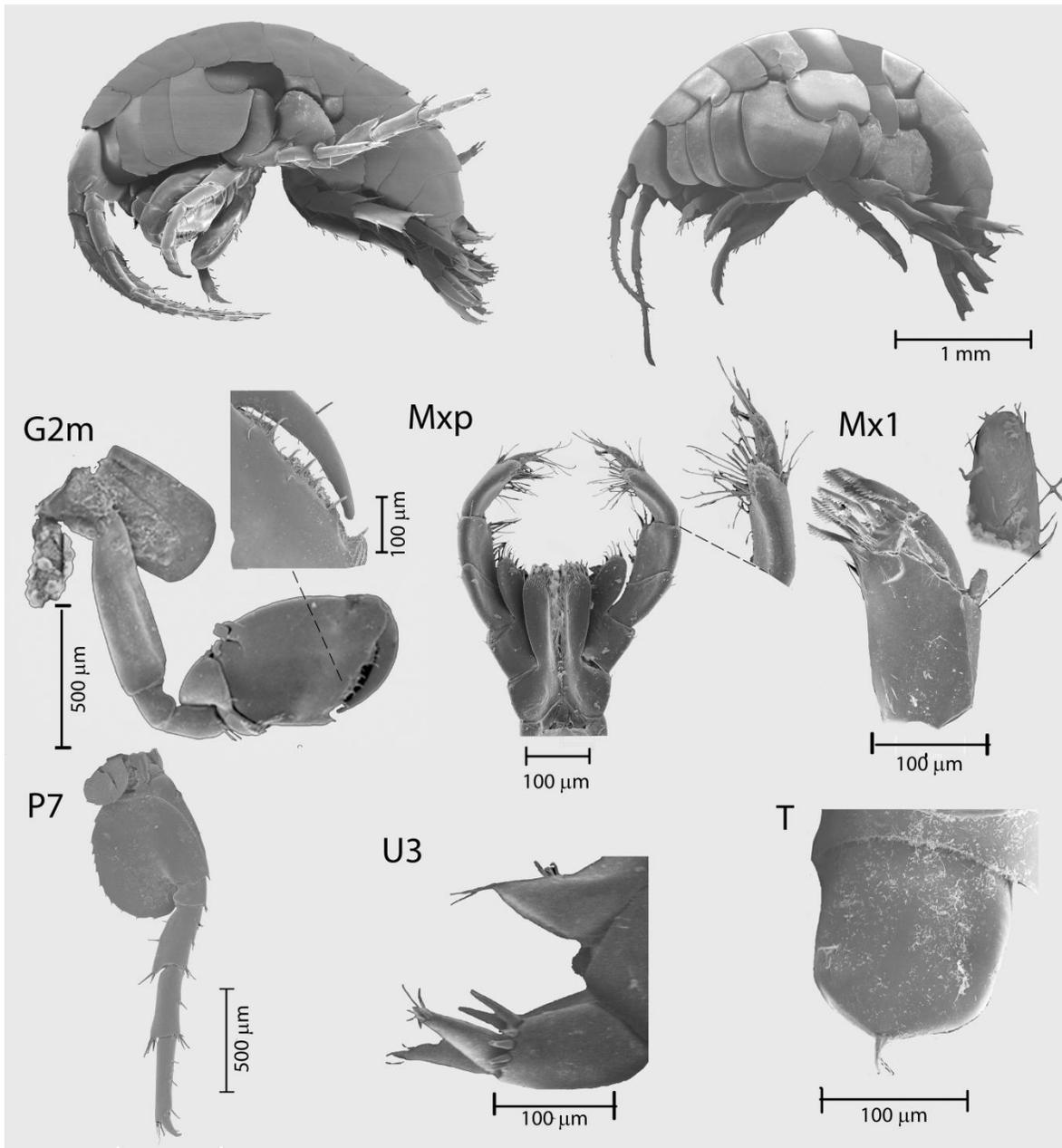


Figura 25. *Hyalella* sp. 3. Macho, LT 6.2 mm (izquierda); hembra, LT 5.8 mm (derecha). G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípedo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson).

## *Hyaella* sp. 4

**Diagnosis:** pleonitos 1 y 2 con una espina distal dorsoposterior ausente. Maxila 1 con una placa interna con 3-4 setas apicales, fuertes y paposas; palpo con una seta apical simple, la longitud del palpo alcanza o sobrepasa la mitad de la longitud de la base del palpo a la base de la seta de la placa externa. Gnatópodo 1, propodio con forma de martillo, palma transversa, sin setas sobre el margen anterior, cara interna con 5 setas paposas, escamas setosas en los bordes distal anterior y distal posterior. Gnatópodo 2 del macho con el margen posterior del basis con un máximo de 2 setas; palma ligeramente igual a la longitud del margen posterior, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior con un proceso truncado evidente y con una excavación ancha en la base del proceso truncado. Margen posterior del lóbulo del basis del pereiópodo 7 con pocas setas (11). Urópodo 3, rama ligeramente más corta que el pedúnculo, estiliforme, con 4 setas apicales simples y una cónica. Telson de longitud y anchura similares, apicalmente agudo, con 2 setas apicales largas y simples cercanas entre sí.

**Hábitat:** dulceacuícola y epígea, entre raíces de lirio.

**Material examinado:** 30 machos (LT 4.3-6.6 mm, LT media  $5.1 \pm 0.5$  mm), 30 hembras (LT 3.9-6.8 mm, LT media  $4.5 \pm 0.5$  mm), 10 juveniles. Lago de Catemaco, 24-julio-2015,  $18^{\circ}21'57''N / 95^{\circ}05'2''W$ , raíz de lirio, 30 cm de profundidad,  $34.0^{\circ}C$ , pH 7.0, colectores: Aurora Marrón Becerra, Margarita Hermoso Salazar y Elia Lemus Santana.

**Distribución en México:** lago de Catemaco, Veracruz.

**Observaciones:** la longitud del palpo de la maxila 1 es similar a la registrada para *Hyaella azteca*; sin embargo, esta especie se distingue porque presenta en el ápice del palpo una seta apical corta y robusta que puede coincidir con la estructura denominada “knob” por Soucek et al. (2015) y la placa interna presenta un máximo de 4 setas distales. En *H. azteca* el palpo es redondeado y la placa interna presenta un máximo de tres setas distales, en el basis posterior del gnatópodo presenta 2 setas simples y un telson de longitud y anchura similares, en cambio *Hyaella* sp. 4 no se registra la presencia de setas en el margen posterior del basis del gnatópodo 2. El telson es ligeramente más largo que ancho con un

margen distal agudo con 2 setas cercanas entre sí, similar a *H. azteca* pero distinguible de *Hyaella* sp. 1 y *Hyaella* sp. 2.

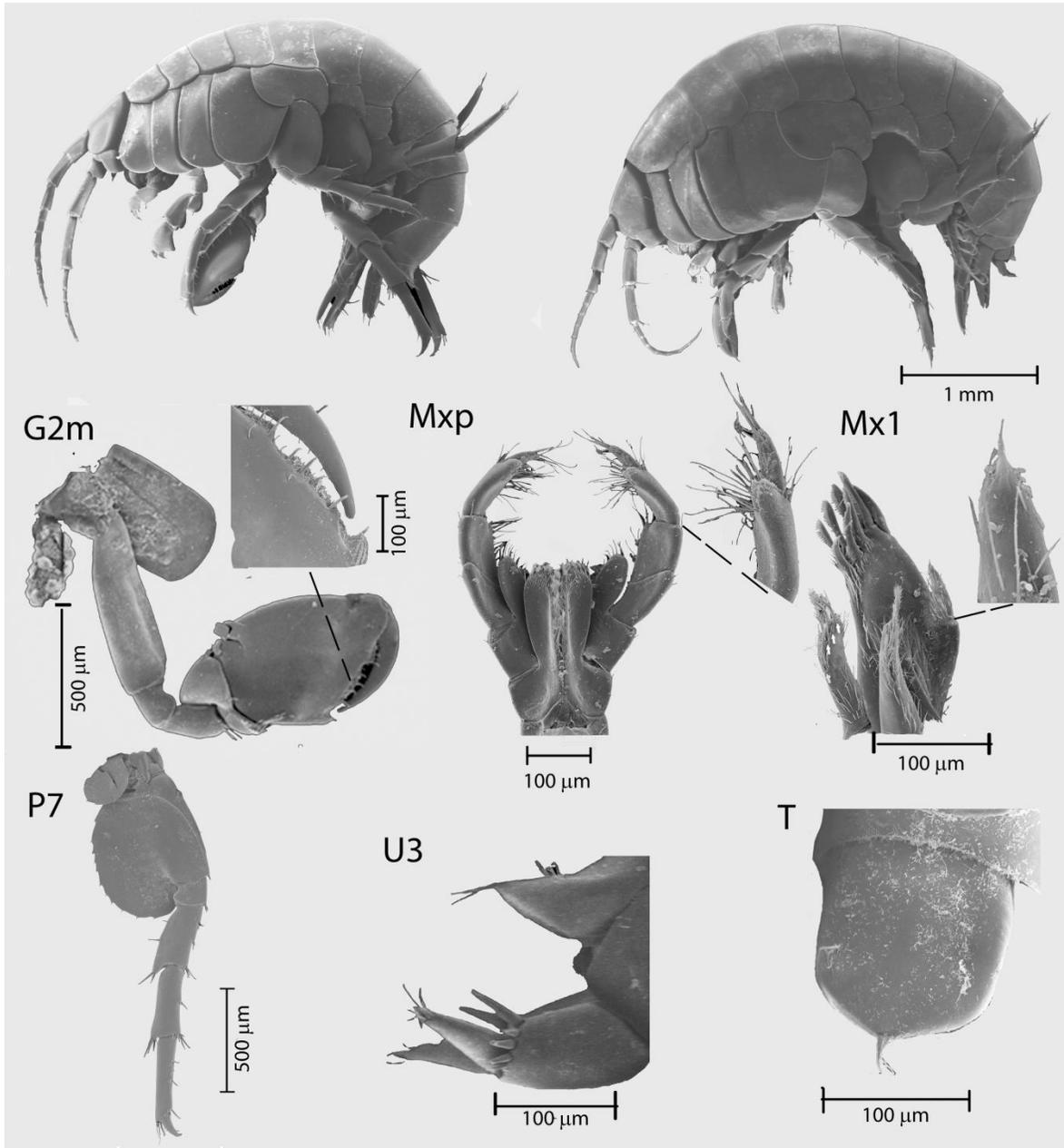


Figura 26. *Hyalella* sp. 4. Macho, LT 6.6 mm (izquierda); hembra, LT 6.8 mm (derecha). G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípedo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereiopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson).

## ***Hyalella* sp. 5**

**Diagnosis:** pleonitos 1 y 2 con una espina distal dorsoposterior ausente. Maxila 1, placa interna con 5 setas apicales, fuertes y paposas; palpo con 3-4 setas simples apicales, sobrepasa la seta de la placa externa, longitud sobrepasa la longitud de la base del palpo a la base de la seta de la placa externa. Maxilípodo con uña de longitud similar al artículo 4, artículo 4 de longitud similar al artículo 3. Labio inferior, ápices puntiagudos. Gnatópodo 1 con propodio en forma de martillo, palma transversa, sin setas sobre el borde anterior, cara interna con 5 setas paposas, escamas setosas en los bordes distal anterior y distal posterior. Gnatópodo 2 con el margen posterior del basis con una seta; palma ligeramente más corta que el margen posterior, subiguales, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior con un proceso truncado evidente. Margen posterior del lóbulo del basis del pereiópodo 7 con pocas setas (menos de 11). Urópodo 3 con la rama más corta que el pedúnculo, estiliforme, con 5 setas apicales simples y una cónica. Telson más largo que ancho, apicalmente agudo, con 2 setas apicales largas y simples cercanas entre sí.

**Hábitat:** dulceacuícola y epigea, entre raíces de lirio.

**Material examinado:** 1 macho, LT 6.8 mm, 1 hembra, LT 6.8 mm. Lago de Catemaco, 24-julio-2015, 18°21'57"N, 95°05'2"W, raíz de lirio, 30 cm de profundidad, 34.0°C, pH 7.0, colectores: Aurora Marrón Becerra, Margarita Hermoso Salazar y Elia Lemus Santana.

**Distribución en México:** lago de Catemaco, Veracruz.

**Observaciones:** esta especie se distingue de *H. azteca* y de las demás morfoespecies de este estudio por la forma y longitud del palpo de la maxila 1, *H. azteca* presenta un palpo más corto y con el ápice redondeado, en esta especie el ápice es agudo con 3-4 setas apicales alargadas, además la placa interna de la maxila 1 presenta 5 setas paposas en comparación con las 3 setas paposas que ostenta *H. azteca*.

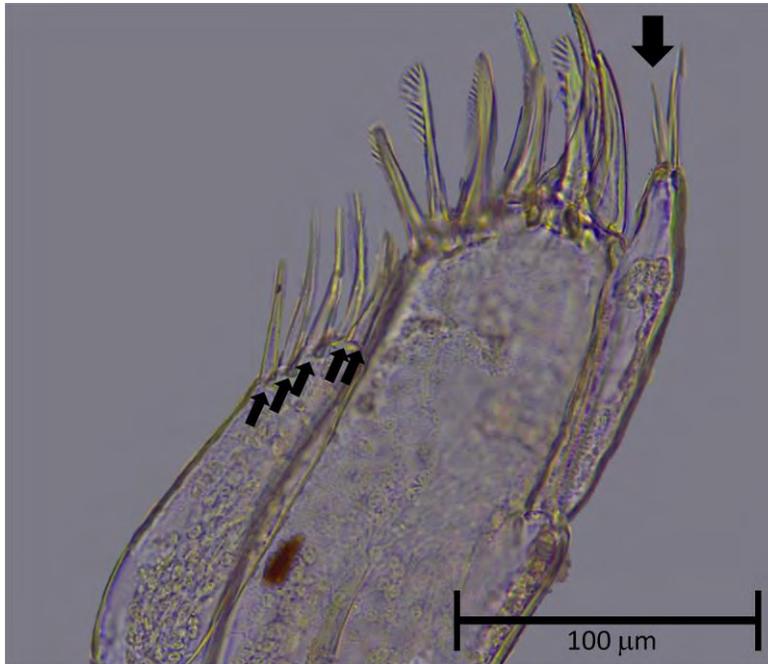


Figura 27. *Hyalella* sp. 5. Macho, LT 6.8 mm, maxila 1, las flechas señalan las diferencias con otras morfoespecies (longitud del palpo, número de setas distales en la placa interna y el palpo).

## *Hyalella* sp. 6

**Diagnosis:** pleonitos 1 y 2 con una espina distal dorsoposterior. Maxila 1 con una placa interna con 3 setas apicales, fuertes y paposas; palpo con una seta simple apical, el primer tercio proximal cubierto por una estructura tubular distal del palpo, la longitud alcanza la mitad de la longitud de la base del palpo a la base de la seta de la placa externa, presenta una seta corta y delgada en el ápice. Gnatópodo 1 con propodio en forma de martillo, palma transversa, sin setas sobre el borde anterior, cara interna con 3-4 setas paposas, escamas setosas en los bordes distal anterior y distal posterior. Gnatópodo 2 del macho con el margen posterior del basis con una seta; palma de longitud similar al margen posterior, subiguales, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior con un proceso truncado evidente y una excavación angosta en la base del proceso truncado; lóbulo del carpo poco más de dos veces el ancho del mero; margen distal del mero con una excavación amplia. Margen posterior del lóbulo del basis del pereiópodo 7 con 11 setas delgadas y cortas y una más gruesa en el margen distal. Urópodo 3 con rama de longitud similar al pedúnculo, estiliforme, con 4 setas apicales simples y una cónica. Telson de longitud y anchura subiguales, apicalmente agudo, con 2 setas apicales largas y simples cercanas entre sí.

**Hábitat:** dulceacuícola y epígea, entre raíces de lirio.

**Material examinado:** 27 machos (LT 3.3-6.8 mm, LT media  $4.4\pm 0.5$  mm), 30 hembras (LT 3.3-6.6 mm, LT media  $4.5\pm 0.4$  mm), 10 juveniles. Lago Encantada, 24-julio-2015,  $18^{\circ}27'28''N$ ,  $95^{\circ}11'07''W$ , raíz de lirio, 30 cm de profundidad,  $30.0^{\circ}C$ , pH 7.0, colectores: Aurora Marrón Becerra, Margarita Hermoso Salazar y Elia Lemus Santana.

**Distribución en México:** lago Encantada, Veracruz.

**Observaciones:** esta especie se diferencia de *H. azteca* por la forma del palpo de la maxila 1, en *H. azteca* el ápice es redondeado, en contraste con la apariencia aguda que presentan los organismos de esta especie debido a la presencia de una estructura tubular en donde se inserta la seta apical. Así como también *H. azteca* presenta 2 setas simples en el margen posterior del basis del gnatópodo 2, mientras que en los organismos del lago Encantada sólo se observó una seta. Otra diferencia morfológica entre estas dos especies fue la excavación de la palma del gnatópodo 2 del macho, la cual fue más angosta en esta especie.

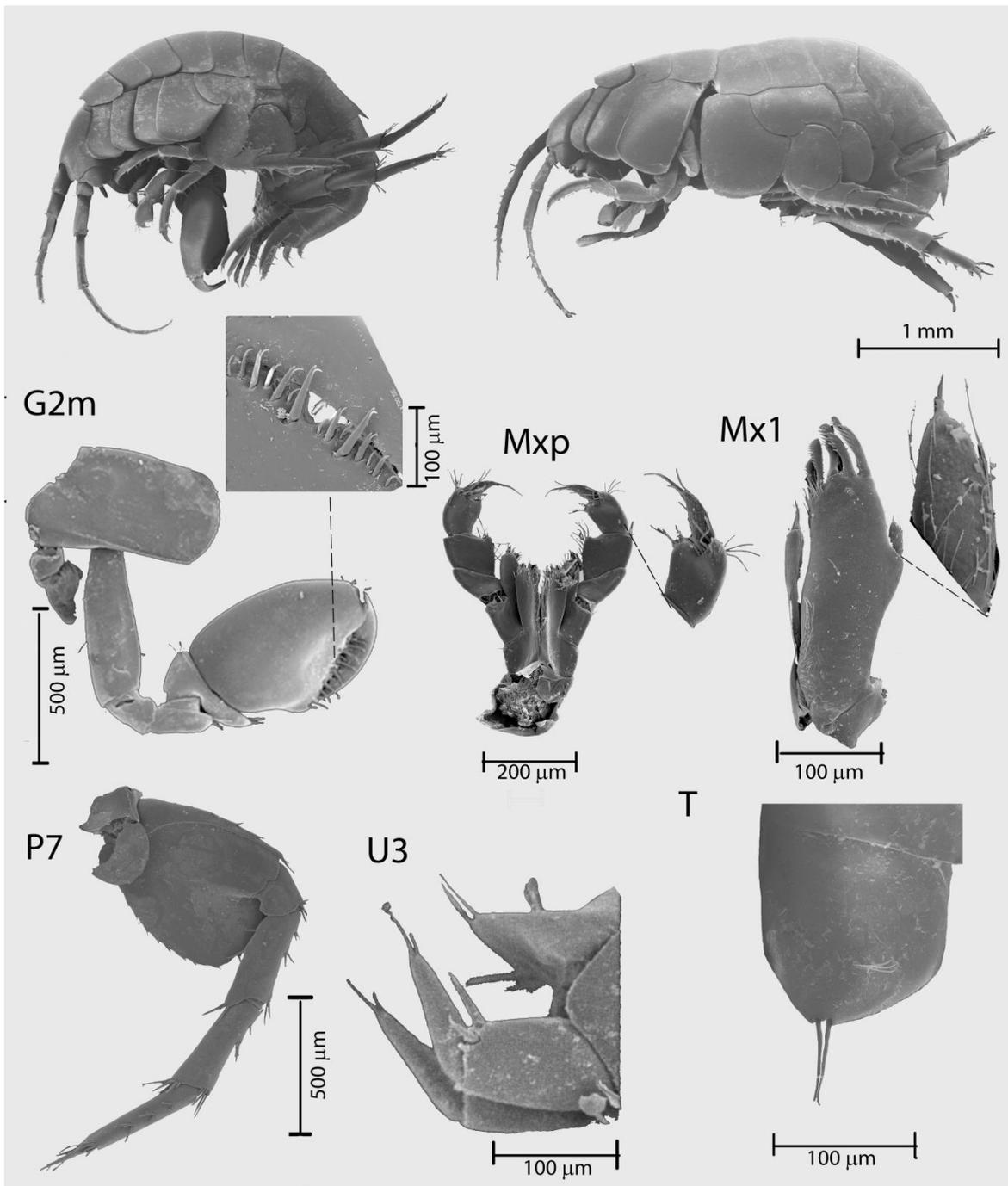


Figura 28. *Hyalella* sp. 6 Macho, LT 6.8 mm (izquierda); hembra LT 6.6 mm (derecha). G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípodo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson).

## *Hyalella* sp. 7

**Diagnosis:** pleonitos 1 y 2 con una espina distal dorsoposterior. Maxila 1, placa interna con 3 setas apicales, fuertes y paposas; palpo con una seta simple apical robusta, longitud alcanza o sobrepasa la mitad de la longitud de la base del palpo a la base de la seta de la placa externa. Maxilípodo con el artículo 4 del palpo cerca de  $2/3$  la longitud del artículo 3; uña corta, longitud, cerca de la mitad de la longitud del artículo 4 del palpo. Gnatópodo 1 con el propodio con forma de martillo, palma transversa, sin setas sobre el borde anterior, cara interna con 3 setas paposas, escamas setosas en los bordes distal anterior y distal posterior. Gnatópodo 2 del macho con el margen posterior del basis con 2 setas; palma ligeramente más corta que el margen posterior, subiguales, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior con un proceso truncado sin una excavación evidente. Margen posterior del lóbulo del basis del pereiópodo con 12 setas. Urópodo 3 con una rama más larga que el pedúnculo, rama cerca de 3 veces la longitud de la seta más larga del pedúnculo, estiliforme, con 4 setas apicales simples, una muy alargada, y una cónica. Telson 0.5 veces más largo que ancho, apicalmente agudo, con 2 setas apicales largas y simples cercanas entre sí.

**Hábitat:** dulceacuícola y epígea, entre raíces de tule.

**Material examinado:** 27 machos (LT 3.8-5.6 mm, LT media  $4.5 \pm 0.6$  mm), 30 hembras (LT 3.6-4.8 mm, LT media  $4.3 \pm 0.4$  mm), 10 juveniles. Lago de San Julián, 25- julio-2015,  $19^{\circ}15'22''N$ ,  $96^{\circ}15'54''W$ , raíz de tule, 30 cm de profundidad,  $37.0^{\circ}C$ , pH 7.8, colectores: Aurora Marrón Becerra, Margarita Hermoso Salazar, Elia Lemus Santana.

**Distribución en México:** lago de San Julián, Veracruz, México.

**Observaciones:** esta especie es diferente de *H. azteca* y de los organismos de las otras localidades por presentar una rama del urópodo 3 más larga que el pedúnculo, un telson más largo que ancho y la ausencia de una excavación en la palma del gnatópodo dos del macho.

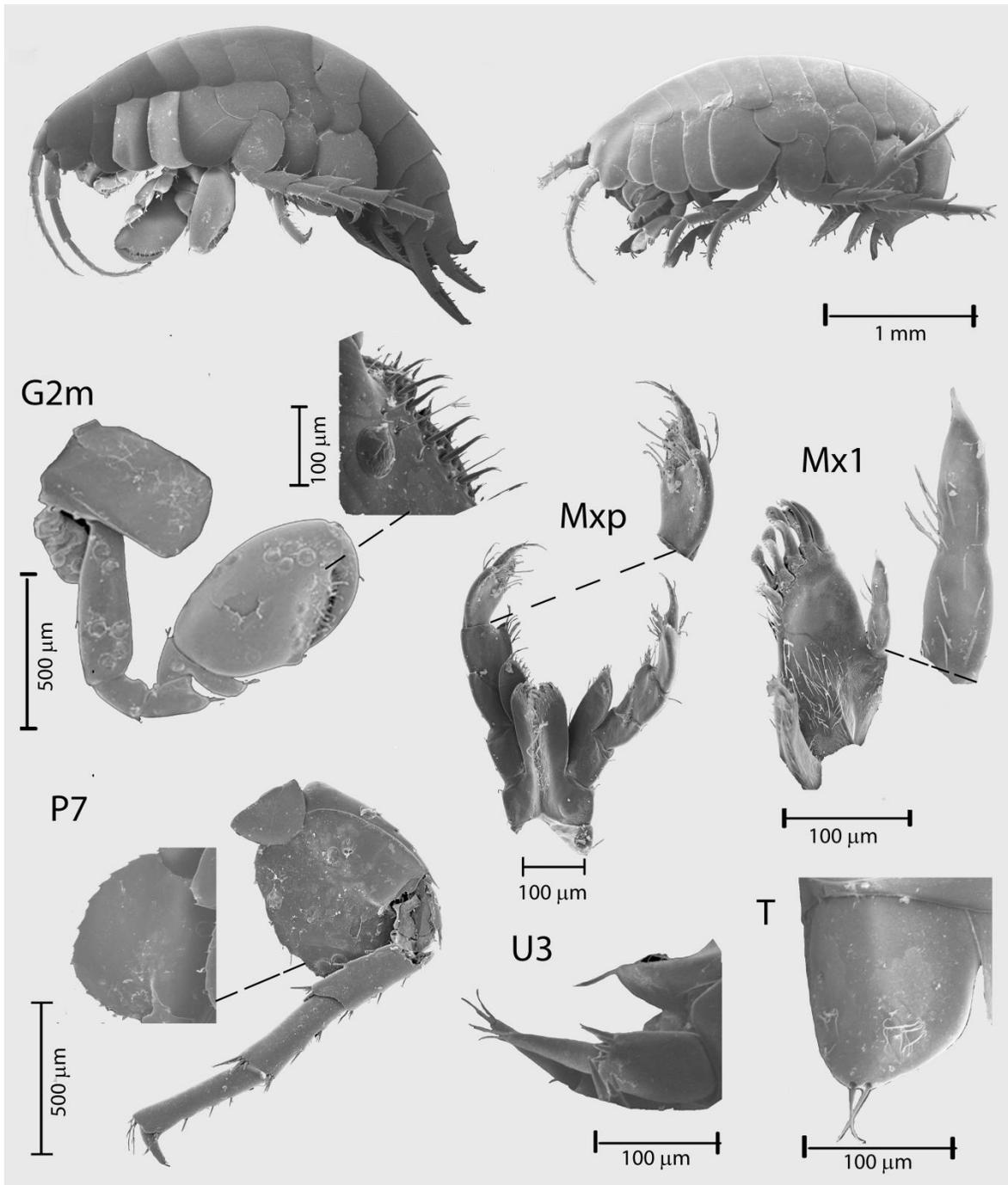


Figura 29. *Hyalella* sp. 7 Macho, LT 5.5 mm (izquierda); hembra, LT 4.8 mm (derecha). G2m (gnatópodo 2 del macho), Mxp (maxilípodo), Mx1 (maxila 1), P7 (pereiopodo 7), U3 (urópodo 3), T (telson).

Tabla 3. Comparación morfológica entre los anfípodos del género *Hyaella* recolectados en la Ciudad de México, Veracruz y Quintana Roo.

	<i>Hyaella azteca</i>	<i>Hyaella sp.1</i>	<i>Hyaella sp.2</i>	<i>Hyaella sp.3</i>	<i>Hyaella sp.4</i>	<i>Hyaella sp.5</i>	<i>Hyaella sp.6</i>	<i>Hyaella sp.7</i>
Carácter	Veracruz	Ciudad de México	Aktun-Ha	Catemaco con 2 espinas	Catemaco sin espinas	Catemaco sin espinas	Encantada	San Julián
Talla (mm)	7.8	6-6.4	3.8	6.9-8.7	6.6	6.8	6.8	5.47
Número de artículos del flagelo de la antena 1	7	9-10	9-10	7-9	7-9	8	8-10	8-9
Número de artículos del flagelo de la antena 2	8	10-12	10-12	8-10	8-10	10	10-12	9-11
Maxila 1, relación de la longitud del palpo y la longitud entre la base del palpo y la base de las setas de la placa externa	>1/2	>1/2	<1/2	>1/2	>1/2	>>1/2, sobrepasa la placa externa	>1/2	>1/2
Maxila 1, setas en la placa interna	3	2-4	3	3-4	4	5	4	4
Maxilípedo, relación de la longitud del artículo 4 y la uña	2/3	>2/3	2/3	2/3	2/3	2/3	2/3	1/2
G1 carpo, cara interna, número de setas	4	3-4	4	5	5	3	4	3
G2, setas en el margen posterior del basis	2	2	0	1	1	1	2	2
G2 palma, proceso truncado	presente con excavación	presente, excavación ancha	ausente	presente, excavación ancha	presente, excavación ancha	presente, excavación ancha	presente, excavación angosta	presente, excavación angular
Urópodo 3, setas robustas en el pedúnculo	3	4	2-3	3-4	3-4	3	5	4
Uropodo 3, relación espina más larga del pedúnculo y rama	2 veces	2 veces	2 veces	2 veces	2 veces	2 veces	2 veces	3 veces
Telson, setas distales cercanas entre si	sí, adosadas	no, separadas	no, separadas	sí	sí	sí	sí	sí
Telson margen distal	agudo	redondeado	redondeado	agudo	agudo	agudo	agudo	agudo

## **Análisis molecular del gen COI**

Un total de 13 secuencias parciales del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa subunidad 1 (COI) fueron analizadas (Anexo, Tabla A). De éstas, siete secuencias se obtuvieron a partir del material biológico recolectado en Veracruz y se compararon con seis secuencias de organismos provenientes de tres lagos de la Ciudad de México (Chalco, Xochimilco y Chapultepec), ya que, de acuerdo con De Saussure (1858), el material tipo de *Hyaella azteca* pertenecía a ambos estados. No fue posible obtener la secuencia de la especie propuesta para Quintana Roo debido a que el material biológico se conservó en formalina. Se utilizó la secuencia completa del gen COI del anfípodo *Metacrangonyx longipes* como grupo externo (número de acceso del GenBank HE861923.1).

Posterior a la alineación, para cada una de las 13 secuencias se analizó un fragmento de 550 pb de longitud del gen COI; éste correspondió a la posición 2,739 del genoma mitocondrial completo de *Metacrangonyx longipes* y a la posición 57 de los genes secuenciados por Major *et al.* (2013) para el complejo *H. azteca* (Anexo, Tabla B).

Con este análisis de alineación se obtuvieron 350 sitios conservados, 236 sitios variables y 127 sitios de información parsimoniosa. Las medias de las frecuencias nucleotídicas expresadas en porcentajes fueron T=34.9, C=18.0 A=23.1 G=24.0.

Las topologías de los análisis moleculares por agrupamiento (“Neighbor Joining”) así como las resultantes de los análisis filogenéticos de máxima verosimilitud (“Maximum Likelihood, con 1000 bootstraps”) y por métodos bayesianos (2,000,000 generaciones) fueron muy semejantes, lo que apoyaría la idea de que los clados se conservan (figs. 30-32).

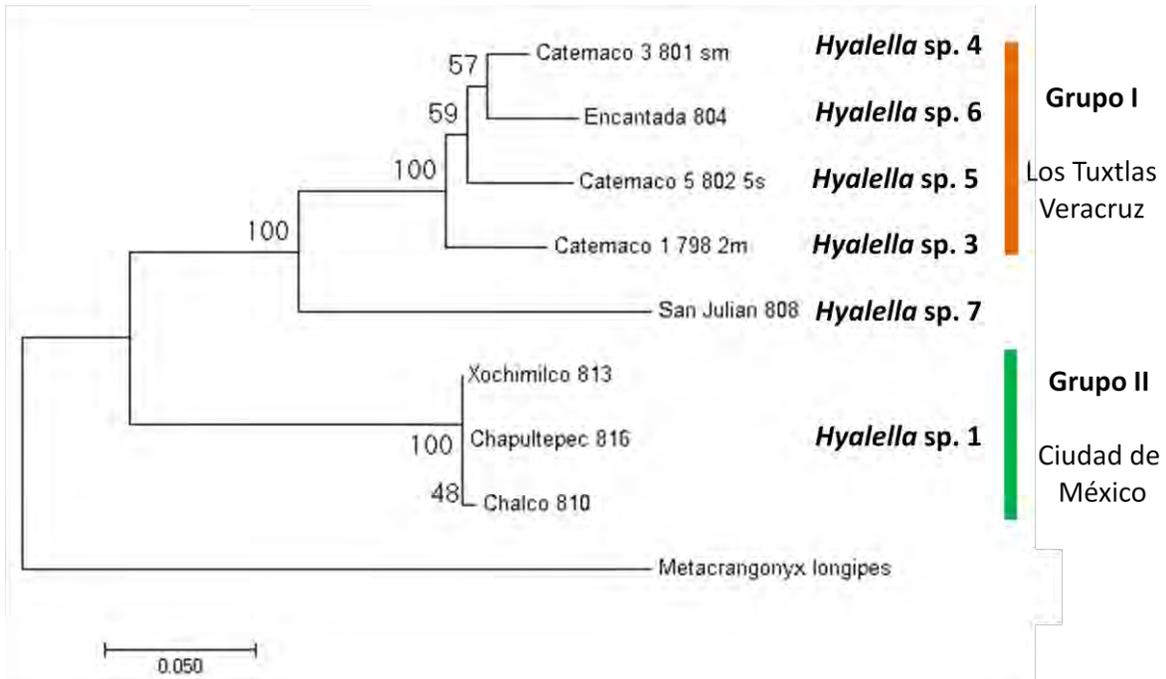


Figura 30. Dendrograma obtenido mediante el método Neighbour Joining (1000 bootstraps) para los diferentes taxa del complejo *Hyalella azteca* de Veracruz y la Ciudad de México.

En éste trabajo, con el análisis del gen mitocondrial COI por el método del vecino más cercano (“Nighbour joining”) se obtuvieron en el dendrograma dos agrupamientos principales y corresponden a dos clados, bien definidos y soportados, en los filogramas obtenidos a partir de la técnica Máxima Similitud y análisis bayesianos. En los tres análisis, pudieron distinguirse fácilmente a las morfoespecies de Veracruz y de la Ciudad de México (figs. 30-32).

El clado I es un grupo monofilético que integra a la mayoría de las morfoespecies de Veracruz: *Hyalella* sp. 3, morfotipo del lago de Catemaco cuya morfología se adecua a la redescipción de *H. azteca* (Gonzalez y Watling, 2002); *Hyalella* sp. 4, *Hyalella* sp. 5, morfoespecies de Catemaco, y *Hyalella* sp. 6 de Encantada. Este clado agrupa a las morfoespecies de los Tuxtlas, Veracruz, presenta un soporte bootstrap de 99, con una probabilidad de inferencia bayesiana de 0.9993 y excluye a la morfoespecie del lago de San Julián, Veracruz.

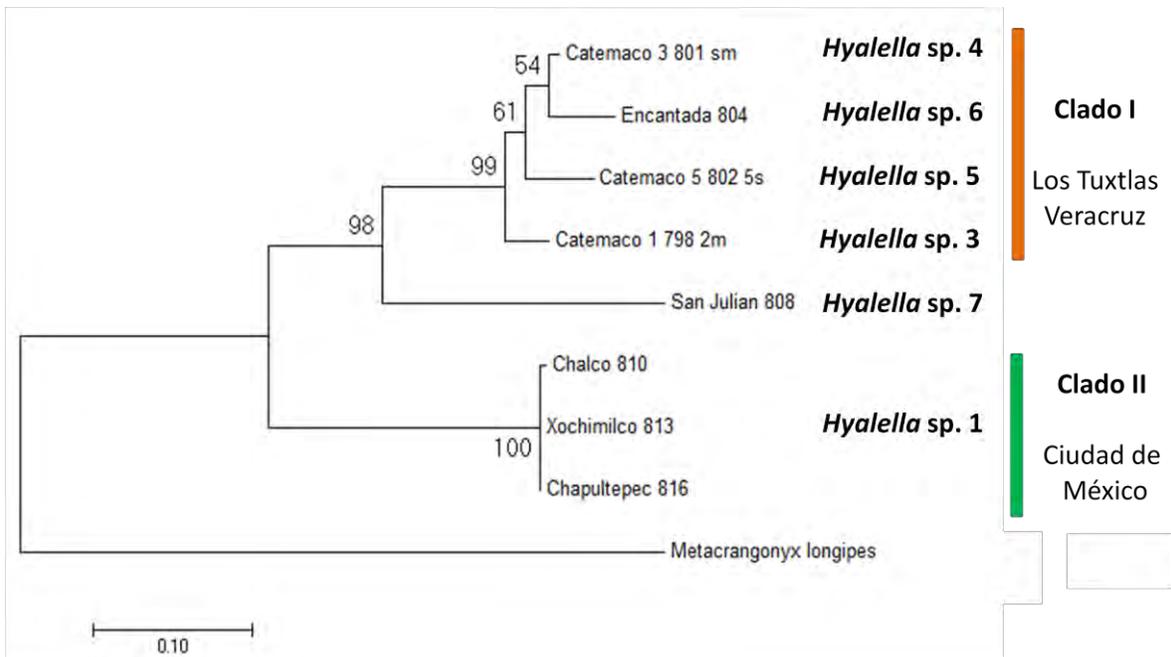


Figura 31. Filograma obtenido mediante el método de Máxima Similitud ( $-\ln L=2146.2255$ , 1,000 bootstraps) para los diferentes taxa del complejo *Hyalella azteca* de Veracruz y la Ciudad de México.

El morfotipo del lago de San Julián (*Hyalella* sp. 7) corresponde al grupo hermano del clado I, sugiriendo que la población del lago de San Julián sería una nueva especie distinguible de aquellas de los Tuxtlas, Veracruz.

En el clado II se agrupa a *Hyalella* sp. 1, el morfotipo de la Ciudad de México (Chalco, Xochimilco y Chapultepec), con un valor bootstrap de 99 y una probabilidad bayesiana de 1. Las distancias genéticas de estas tres poblaciones cercanas a cero sugieren que sólo existe una especie en estos tres lagos con dos haplotipos (distancia genética entre haplotipos calculada con el índice de Kimura 2 parámetros Anexo 1.Tabla C).

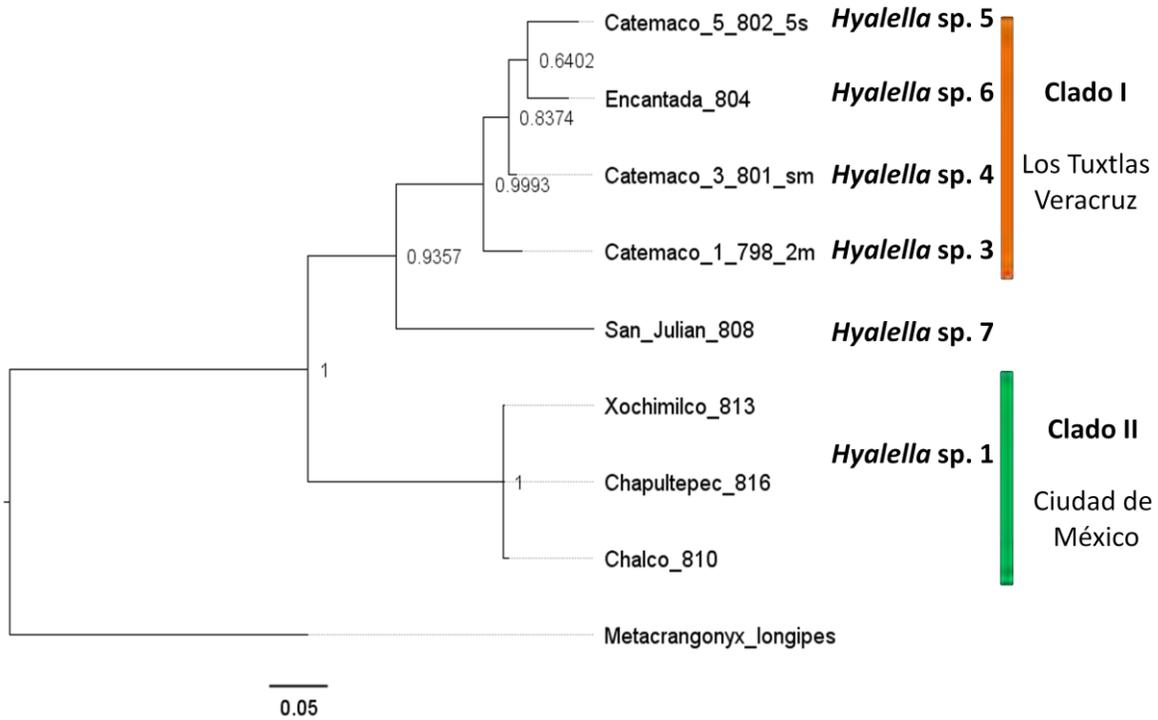


Figura 32. Filograma obtenido mediante el método de análisis Bayesiano (2,000,000 generaciones) para los diferentes taxa del complejo *Hyalella azteca* de Veracruz y la Ciudad de México.

## Discusión

*Hyaella azteca* ha sido objeto de estudios de ecotoxicológicos (Borgmann y Munawar, 1989; Leung *et al.*, 2016), de evaluación de calidad del agua (Duan *et al.*, 2000; Anguiano *et al.*, 2012) y ha sido catalogada como bioindicadora de la acidificación de lagos (Mills y Schindler, 1986). Además, se han estudiado diversos aspectos biológicos, como crecimiento (Geisler, 1944; Da Silva-Casiglioni y Bond-Buckup, 2007), historia de vida (Strong, 1972; 1973; France, 1992; Wellborn, 1994; 1995), la mortalidad (Cothran *et al.*, 2013; 2015) y el comportamiento de apareamiento (McPeck y Wellborn, 1998; Cothran *et al.*, 2013; 2015).

Tomando en cuenta la información que existe en la literatura, *H. azteca* podría ser una especie con valores de tolerancia muy amplios porque se ha registrado en salinidades de 0 a 38 ups (Hammer *et al.*, 1990), en pH de 4.2 a 9.9 (Kelso, 1982; Snucins, 2003; France y Stokes, 1987, Alcocer *et al.*, 2002), en aguas bien oxigenadas (Sprague, 1963; Nebeker *et al.*, 1992) hasta en condiciones ligeramente hipóxicas (Irving *et al.*, 2004) y en aguas con una temperatura máxima de 34.0°C (Covich *et al.*, 2010). Aunado a lo anterior, en este estudio se recolectaron organismos a una temperatura de 37.0°C en el lago de San Julián, dato que correspondería al límite superior registrado. No obstante, es importante señalar que en estudios recientes, tanto genéticos como biológicos, se ha revelado que *H. azteca* es un complejo de especies (*e.g.*, González y Watling, 2002; Soucek *et al.*, 2015; Leung *et al.*, 2016). Asimismo, Babin-Fenske *et al.* (2012) señalaron que *H. azteca* en realidad es un complejo de especies y cada especie del complejo se caracteriza por el requerimiento de parámetros ambientales particulares óptimos, con procesos de colonización, sensibilidad toxicológica y capacidad de dispersión diferentes. Por tanto, los intervalos de los parámetros ambientales registrados en la literatura corresponden a valores de tolerancia para el género no para *H. azteca*.

### **Riqueza específica del género *Hyaella* y el complejo *Hyaella azteca***

El género *Hyaella* se distribuye a lo largo del continente americano, habita en diversos ambientes dulceacuícolas lénticos, adyacentes a los cuerpos de agua lóticos, asociados a las raíces de la vegetación acuática. Algunas especies habitan ambientes subterráneos, incluso,

una especie del género está presente en suelos húmedos de un bosque de gimnospermas patagónico (Grosso y Peralta, 1999; Smith, 2001).

En Sudamérica se registraron más de 60 especies para el género y en la última década se han descrito al menos 11 especies, principalmente para Brasil, Uruguay y una especie para Argentina (Cardoso *et al.*, 2011; Rodrigues *et al.*, 2012; Bastos-Pereira y Bueno, 2012, 2013; Rodrigues *et al.*, 2014; Cardoso *et al.*, 2014; Colla y César, 2015), lo cual resalta el esfuerzo aplicado para estos crustáceos en Sudamérica. En cambio, en Norte América, Centro América y en las islas del Caribe se ha descrito un número menor de especies. Actualmente existen 12 especies formales, tres de cuales fueron descritas recientemente (*Hyaella cenotensis* Marrón-Becerra, Hermoso-Salazar y Solis-Weiss, 2014; *Hyaella wellborni* Soucek y Lazo-Wasem, 2015; *Hyaella spinicauda* Soucek y Lazo-Wasem, 2015) y más de 40 especies provisionales del complejo *H. azteca* reconocidas únicamente a nivel molecular (Hogg *et al.*, 1998; Witt y Hebert, 2000; Witt *et al.*, 2006). Probablemente, la diferencia en el número de especies descritas entre estas dos regiones de América está relacionada a que las variaciones morfológicas de las especies de Sudamérica son más evidentes en comparación con las de Norte América y Centro América (e.g. *Hyaella armata* Faxon, 1876; *Hyaella longipes* Faxon, 1876; *Hyaella lucifugax* Faxon, 1876). En ésta última región la morfología del género es más conservada lo cual puede provocar confusiones taxonómicas o dificultad para diferenciar las especies.

Una de las especies del género *Hyaella* con mayor controversia taxonómicas y supuestamente con distribución amplia en el continente Americano es *H. azteca*. Esta especie era considerada como una sola especie nominal registrada desde Canadá a la Patagonia (Shoemaker, 1933). Actualmente, *H. azteca* es reconocida ampliamente como un complejo de especies fenotípicamente críptico aún no totalmente diferenciado, distribuido en Norte América, Centro América y en el Caribe (González y Watling, 2002; Soucek *et al.*, 2015).

### **La eterna discusión: “lumpers” vs “splitters”**

A raíz del análisis de la literatura se detectó que a lo largo de la historia taxonómica dentro del género han sucedido ciclos de separación y agrupamiento de las especies, lo que ha

provocado la adición de sinonimias a *H. azteca*. Desde la descripción original bajo el nombre *Amphitoe aztecus* existió la controversia y la eterna rivalidad entre dos formas de pensamiento, aquel que tiende a separar taxones (“splitter”), el cual puede sobreestimar la biodiversidad al describir géneros o especies nuevas, y el pensamiento que prefiere agrupa taxones (“lumper”), el cual genera sinónimas y especies con amplia distribución (Vrijenhoek, 2009).

Spence-Bate (1862), Smith (1873,1874), Stebbing (1903), Pearse (1911) y Bousfield (1996) pertenecían al grupo de los “splitters” y describieron numerosas especies en Norte América. Por otro lado, Faxon (1876), Weckel (1907) y Shoemaker (1933) coincidieron con el pensamiento generalista que tiende a agrupar a los taxones (“lumpers”). Estos autores contribuyeron con la sinonimización de las especies anteriormente descritas por los “splitters” bajo una misma especie nominal: *H. azteca*.

### **Estudios en México**

En México, poco se conoce del género *Hyaella* a pesar de que se le atribuye una amplia incidencia y abundancia en distintos cuerpos de agua epicontinentales del país. Los estudios enfocados a la taxonomía de éste grupo de anfípodos dulceacuícolas prácticamente son nulos. Los registros en México de *Halella azteca* mencionados en la literatura pertenecen a estudios principalmente con un marco ecológico, de distribución espacial o se limitan a listados taxonómicos (e.g. Alcocer *et al.* 2002; Strecker, 2006; Rocha-Ramirez *et al.*, 2007; Barba y Sánchez, 2007; Hernández *et al.*, 2010; Montalvo-Urgel *et al.*, 2010; Rodríguez-Alamaraz *et al.*, 2014). En estos trabajos se continuó considerando a *H. azteca* como una sola especie nominal, sin declarar la posibilidad de tratarse de un complejo de especies, ni tampoco se mencionó la detección de variaciones morfológicas entre los organismos de las diferentes poblaciones.

El único trabajo taxonómico que efectuó un análisis morfológico de organismos pertenecientes al complejo *H. azteca* fue el de Marrón-Becerra *et al.* (2014). Las autoras describieron la segunda especie de este género para el país llamada *H. cenotensis*. De esta misma manera, en este estudio con el análisis de los organismos de anfípodos de siete localidades recolectadas en tres estados del país (Ciudad de México, Veracruz y Quinta

Roo) se descubrió la posibilidad de anexar al menos cuatro especies al inventario del género *Hyalella* para México (*Hyalella* sp. 1, *Hyalella* sp. 2, *Hyalella* sp. 6, *Hyalella* sp. 7). Con esto se destaca que el conocimiento taxonómico del género se amplió y se evidencia que la riqueza del complejo ha sido subestimada en México.

Probablemente, el desinterés de los estudios taxonómicos en el país está relacionado por la complejidad para ubicar a los organismos en diferentes especies de este género. De acuerdo con diversos autores, como [Grosso y Peralta \(1999\)](#) y [González y Watling \(2002\)](#), la morfología de las especies dentro del género es constante y los caracteres fenotípicos divergen lentamente expresando variaciones morfológicas sutiles. Esto mismo se ha observado en los anfípodos Talitridae, familia que habita ambientes semiterrestres ([Zane et al., 2001](#); [Fenwick y Webber, 2008](#)). Lo anterior continuamente provoca determinaciones inexactas, aunado a que las descripciones existentes en la literatura son poco detalladas y no se mencionan las variaciones intraespecíficas, lo cual no favorece un mayor interés en estudios taxonómicos del género. Otro factor importante en la dificultad de la determinación de los organismos de estos anfípodos es la talla pequeña que presentan y a la complejidad de la extracción de los apéndices con importancia taxonómica, como son los apéndices bucales.

### **Análisis morfológico**

Uno de los caracteres de importancia taxonómica para la identificación de *H. azteca* es la presencia de espinas distales dorsoposteriores sobre los pleonitos, como lo mencionaron [Bousfield \(1996\)](#) y [Baldinger \(2004\)](#). Sin embargo, este carácter aislado no aporta información suficiente para distinguir las especies dentro del complejo, debido a que es un carácter que se comparte y presenta variación intraespecíficas e, incluso, puede estar ausente como en *H. azteca* f. *inermis*. En éste trabajo se logró delimitar el valor taxonómico de este carácter. En los ejemplares analizados se observó que las espinas variaron en su longitud, sin tener una relación directa con el sexo o con la talla de los organismos de una misma población ([Fig. 15](#)). Para evitar confusiones taxonómicas, este carácter no se puede considerar aislado y se debe combinar con otras características morfológicas. Ejemplo de esto lo proporcionaron [Cole y Watkins \(1977\)](#) y [Stevenson y Peden \(1973\)](#) quienes describieron a *Hyalella montezuma* y *H. texana*, respectivamente, a partir de ejemplares

considerados anteriormente como *H. azteca*; estos autores analizaron otros caracteres y resaltaron la importancia taxonómica de las características de las piezas bucales en este grupo de anfípodos.

En contraste, la ausencia o presencia de las espinas distales dorsoposteriores sobre los pleonitos representa un mayor valor taxonómico. Esto se observó en organismos del lago de Catemaco. En esta localidad se pudieron distinguir dos morfoespecies por la ausencia o presencia de estas espinas; asimismo las dos morfoespecies fueron separadas con los resultados moleculares (*Hyaella* sp. 3 y *Hyaella* sp. 4). Los mismos resultados fueron observados por Witt y Hebbert (2000) con organismos de cuerpos de agua dulce de Canadá.

A pesar de que las variaciones morfológicas son sutiles en este género, Gonzalez y Watling (2002) lograron identificar otras características de utilidad taxonómica (longitud de la antena 1 conforme a la de la cabeza, a la de los pereonitos 1 y 2 y a la de la cuerpo, número de setas de la maxila 1, organización de las setas en el palpo del maxilípodo, características del gnatópodo 2, forma de las placas epimerales del pleón, setación del urópodo 3 y forma y longitud del telson), a parte del número de artejos en las antenas, el número de espinas distales dorsoposteriores sobre los pleonitos y la talla de los organismos que Shoemaker (1933) y Bousfield (1996) consideraron importantes para distinguir las especies. En el presente estudio, los caracteres que ayudaron a diferenciar las diferentes especies mencionadas por Gonzalez y Watling (2002) fueron principalmente: el número de setas de la maxila 1, la setación del basis del gnatopodo 2 del macho, la forma de la palma, así como las variaciones del urópodo 3 y del telson.

Soucek *et al.* (2015) analizaron otros caracteres importantes para la distinción de las especies del complejo *H. azteca* de las poblaciones de E. U. y Canadá como son la forma y la setación de las estructuras o artejos del pereiópodo 7, del gnatópodo 2 de los machos, de los urópodos 3 y del telson. De estos caracteres, el que aportó mayor información para la distinción entre las especies de este estudio, no considerado por Shoemaker (1933) y Bousfield (1996) y Gonzalez y Watling (2002), fue sobre todo la forma de la excavación anterior del proceso truncado de la palma del gnatópodo 2 del macho. La variación de este carácter entre las poblaciones de la Ciudad de México, Veracruz y Quintana Roo fue distinguible. En los organismos de Quintana Roo (*Hyaella* sp. 2), la excavación y el

proceso truncado estuvieron ausentes, en los organismos de Veracruz (*Hyaella* sp. 3, *Hyaella* sp. 4, *Hyaella* sp. 5, *Hyaella* sp. 6, *Hyaella* sp. 7) y los de la Ciudad de México (*Hyaella* sp. 1) el proceso truncado estuvo presente y la excavación presentó variación; en los de San Julián (*Hyaella* sp. 7) la excavación estuvo ausente; en los de Encantada (*Hyaella* sp. 6) era angosta; en los de Catemaco ancha; y en los de la Ciudad de México fue menos pronunciada que en los organismos de Catemaco y de Encantada.

Por otro lado, en este estudio también se examinaron algunos caracteres no analizados en la literatura para las especies del complejo *H. azteca*, pero si para las provenientes de Sudamérica mencionados por [González \(2003\)](#), [González y Watling \(2003a-d\)](#) y [González et al. \(2006\)](#). De estos, los que aportaron mayor información taxonómica fue la longitud, la forma y la setación del palpo de la maxila 1 y las variaciones de la relación largo-ancho del basis del pereiópodo 7.

Aunado a lo anterior, en este estudio se observó la importancia taxonómica de la relación de la longitud entre los artejos de los maxilípedos y la seta distal en los organismos de los tres estados del país. Esto demostró que el estudio morfológico de las especies del complejo *Hyaella* no está concluido, ya que existe la probabilidad de incrementarse la cantidad de caracteres útiles para diferenciar a las especies con análisis morfológicos adicionales de diferentes poblaciones. Para esto, es trascendental el uso de la microscopía electrónica para enfocarse a características de microestructuras. Asimismo, es importante resaltar que en la distinción de las especies del género *Hyaella* no es suficiente considerar un solo carácter diagnóstico, sino un conjunto de caracteres, lo cual es importante reforzar con estudios moleculares.

### **Análisis moleculares**

Previo a los estudios moleculares de ADN aplicados a las poblaciones de anfípodos pertenecientes al complejo *H. azteca*, predominó el pensamiento de los trabajos de [Stebbing \(1906\)](#) y [Shoemaker \(1933\)](#) en los cuales el género *Hyaella* se consideraba monoespecífico. Actualmente, con el empleo de técnicas de análisis de material genético, el estado taxonómico del género está en un periodo de actualización y en una fase del descubrimiento de especies nuevas. Pero cabe destacar que hacen faltan estudios como los

de Soucek *et al.* (2015), quienes describieron dos especies nuevas para Norte América con la conciliación de la parte morfológica y molecular. Para la elaboración de este estudio se tomaron los mismos criterios de los autores antes mencionado, por lo que además del análisis morfológico se acudió a la caracterización del gen COI para cada morfotipo.

La topología de los arboles de consenso obtenidos a partir de los análisis de máxima verosimilitud y por métodos bayesianos representaron relaciones filogenéticas similares entre los miembros de las poblaciones de Veracruz y de la Ciudad de México, que se continúan conservando en el árbol de similitud por el método del vecino más cercano. Esto sugiere que se tratan de clados conservados. Con el análisis molecular se confirmaron los resultados del análisis morfológico y se distinguieron cinco especies distribuidas en tres cuerpos de agua de Veracruz y una especie en tres cuerpos de agua de la Ciudad de México, regiones en donde De Saussure (1858) recolectó el material tipo de *H. azteca*. Para las dos especies de Quintana Roo no fue posible efectuar el análisis molecular porque los organismos fueron fijados en formol; sin embargo la parte morfológica fue suficiente para la distinción de dos especies.

De acuerdo a los análisis filogenéticos, los porcentajes de distancia genética entre los clados de éste estudio (entre 20-28%, anexo tabla D) fueron consistentes con los registrados para el género *Hyaella* de Norte América, los cuales se encontraron en el intervalo de 9% a 30% (Witt y Hebert, 2000; Witt *et al.*, 2006; Wellborn y Broughton, 2008; Babin-Fenske *et al.*, 2012). Asimismo, la comparación entre los valores del grupo externo y de los clados fue consistente. Se presentaron distancias genéticas de 36 a 42% (anexo tabla B) confirmando que el género utilizado como grupo externo está separado del clado del género *Hyaella*.

Costa *et al.* (2009) encontraron que para el género *Gammarus*, la variación en la distancia genética dentro de una especie puede ser de 0 a 4.3%, y entre especies de 5.2 a 34.2%. A su vez, Witt *et al.* (2006) propusieron utilizar una divergencia de 3.75% para proponer especies provisionales en el género *Hyaella*. Los resultados de éste trabajo se ajustaron a estos valores. Los organismos dentro del clado I, provenientes de Veracruz, presentaron valores mayores al 4%, sugiriendo que cada morfotipo pertenece a una especie diferente.

Por otro lado, sobre la base del análisis filogenético, el clado de la Ciudad de México (Clado II) se distinguió de manera muy clara con una distancia genética de 24 a 28% del proveniente de Veracruz (Clado I). En cambio, la distancia genética dentro de las poblaciones del clado de la Ciudad de México fueron cercanas a cero ( $0.02\pm 0.1\%$ ) (Anexo tabla B y C). De acuerdo con estos valores y considerando lo propuesto de Costa *et al.* (2009) y Witt *et al.* (2006), los ejemplares de Chalco, Chapultepec y Xochimilco (*Hyaella* ksp.1) conformaron una especie única diferente a las de Veracruz.

Los filogramas confirmaron que las morfoespecies provenientes de los tres lagos de Veracruz (Encantada, Catemaco y San Julián), diferenciadas también mediante la morfología externa, correspondieron a cinco especies diferentes. Los organismos de la población del lago de San Julián (*Hyaella* sp. 7) fueron los más distinguibles, tanto en la morfología como en el análisis molecular, divergiendo al menos 20% de las morfoespecies de los lagos Encantada y Catemaco de Veracruz (anexo tabla B y D).

Los organismos de uno de las morfoespecies (*Hyaella* sp. 3) encontrados en el lago de Catemaco que se adecuaron a la redescipción de la especie *H. azteca* proporcionada por Gonzalez y Watling (2002), constituyeron una entidad biológica única (distancia genética dentro del grupo de  $1.3\pm 0.5\%$ ) que se distinguió por al menos con el  $7\pm 1.0\%$  (Anexo tabla D) de las otras poblaciones de Veracruz (Fig. 31). De tal forma, cabe la posibilidad de que el lago de Catemaco sea la localidad tipo, la llamada “cisterna de Veracruz” de *H. azteca* según De Saussure (1858), sin embargo es necesario la revisión del material tipo para efectuar una comparación morfológica con mayor detalle de las características a nivel de ultraestructuras no mencionadas en la redescipción de Gonzalez y Watling (2002).

Por otro lado, *Hyaella* sp. 4 y *Hyaella* sp. 5 del lago de Catemaco y el morfotipo del lago de la Encantada (*Hyaella* sp. 6) no se asociaron del todo con *Hyaella* sp. 3, morfotipo similar a *H. azteca*. Por tanto, en este estudio se llegó a la conclusión de que cada morfotipo de Veracruz correspondió a una especie diferente, esto lo soportó la distancia genética de  $6.1\pm 0.8\%$  (incluyendo a los organismos de la Encantada) y  $5.3\pm 0.8\%$  (excluyendo a los organismos de la Encantada), valores que sobrepasaron a lo propuesto por Costa *et al.* (2009) y Witt *et al.* (2006), de tal forma se pueden considerar como entidades específicas únicas (anexo tabla C).

Las morfoespecies *Hyalella* sp. 4 y *Hyalella* sp. 5 recolectadas en el lago de Catemaco, así como el *Hyalella* sp. 6 de la Encantada no se integraron de manera concluyente a la filogenia, ya que presentaron valores de Bootstrap menores de 70 y probabilidades bayesianas menores a 90%. Por tanto, esto sugiere que las relaciones filogenéticas pueden cambiar, como se observó en los árboles de máxima verosimilitud y de inferencia bayesiana. En ambos, los organismos de la Encantada (*Hyalella* sp. 6) quedaron como grupo interno pero intercambió la relación con *Hyalella* sp. 4 y *Hyalella* sp. 5 de Catemaco. Sobre la base de la distancia genética dentro de los grupos se concluyó que *Hyalella* sp. 3, *Hyalella* sp. 4 y *Hyalella* sp. 5 de Catemaco constituyeron especies diferentes, ya que generaron valores ( $5.7 \pm 0.08\%$  y  $4 \pm 1\%$ ) que sobrepasaron lo propuesto por [Costa et al. \(2009\)](#) y [Witt et al. \(2006\)](#).

Por otro lado, es posible que las relaciones filogenéticas entre las especies de éste estudio se vean influenciadas por la distancia entre las cuencas hidrológicas y a la ausencia de una conexión directa entre ellas que produce un flujo genético bajo. Razón por la cual, en el filograma las morfoespecies del clado I (Veracruz) se distinguieron fácilmente del clado II (Ciudad de México). Las especies de Veracruz (Clado I) se separaron también dependiendo de las cuencas; por un lado se agruparon las especies de la cuenca del Papaloapan (Catemaco y Encantada) y por el otro la especie de la cuenca del río San Julián. Esta misma relación entre la filogenia y las cuencas se ha observado en otros estudios de especies dulceacuícolas, en especial en peces y en decápodos ([Stutz et al., 2010](#); [Loxterman y Keeley, 2012](#)).

De acuerdo con [Villalobos-Hiriart et al. \(1993\)](#), el origen de los rasgos geológicos de la Sierra del Norte de Chiapas pudieron ser responsables de los eventos de especiación en el género de los cangrejos dulceacuícola *Procambarus* Ortmann, 1905. De la misma forma, [Pedraza-Lara et al. \(2012\)](#) le atribuyeron a la Sierra Madre Oriental la caracterización de una barrera geográfica y con esto el Altiplano Mexicano, también llamada Mesa Central, en donde se ubica la Ciudad de México, se mantiene aislado. La misma atribución de barrera geográfica le otorgaron [Mejía-Oirítz et al. \(2016\)](#) a La Sierra Madre Oriental al analizar las especies del género *Macrobrachium* Spence-Bate, 1868. Esto podría explicar por qué los

clados I y II se separaron claramente, los cuales correspondieron a las especies de Veracruz y de la Ciudad de México, respectivamente.

Posiblemente, la especiación también es producto de la dispersión reducida de las poblaciones que habitan los cuerpos de agua dulceacuícolas, favoreciendo que los patrones de distribución se relacionen con la evolución geológica de la cuenca, como mencionaron [Huidobro et al. \(2006\)](#). Es probable que las relaciones filogenéticas entre los clados I y II y los organismos de San Julián también se vean influenciadas por la distancia entre los lagos, relacionándose estrechamente las especies más cercanas (especies de los lagos Encantada y Catemaco). Este patrón puede ser explicado, en parte, por las barreras geográficas y la limitada dispersión a consecuencia de la biología y morfología de los anfípodos. Estos crustáceos presentan un marsupio en donde se lleva a cabo el desarrollo directo de la progenie, de tal forma que carecen de estados larvales. Por otro lado, en el género *Hyaella* y en general en los anfípodos epicontinentales, no hay formas de latencia o de resistencia a la desecación, en contraste con otros crustáceos dulceacuícolas como los branchiópodos, ostrácodos y copépodos que presentan quistes o etapas latentes que les proveen de una ventaja contra la mortalidad por desecación y favorecen el proceso de dispersión de manera indirecta, por viento o por el transporte de estas estructuras de resistencia por medio de otros organismos ([Brendonck, 1996](#); [Dumont et al., 2002](#); [Radzikowski, 2013](#); [Rogers, 2014](#)). [Wellborn y Capps \(2013\)](#) sugirieron que la baja dispersión de las especies de este género genera un reducido tamaño poblacional, un flujo genético bajo y a consecuencia un alto grado de especiación potencial. Sin embargo, la evolución normalizadora puede explicar la formación de especies fenotípicamente crípticas al ser sometidas a condiciones ambientales similares. La dispersión reducida, el aislamiento y el flujo genético bajo, incluso entre especies de cuerpos de agua estrechamente cercanos, también se ha observado en otros crustáceos dulceacuícolas como en *Creaeria morleyi* ([Creaser, 1936](#)) y en *Procambarus llamas* [Villalobos, 1954](#) en la península de Yucatán ([Botello y Álvarez, 2010](#); [Torres et al., 2013](#)). El estudio de la dispersión en invertebrados acuáticos es complicado porque, como mencionaron [Bilton et al. \(2001\)](#), no se pueden marcar y hacer un estudio de captura recaptura. En este sentido, los análisis moleculares son de utilidad, al aportar una aproximación indirecta de la dispersión a través del tiempo. No obstante, en el país aún hacen falta estudios de ésta índole.

La utilización de las técnicas moleculares se ha incrementado por la reducción de los costos y el tamaño de la muestra biológica necesaria, la cual permite no destruir el organismo en su totalidad, principalmente cuando se trata de organismos de tallas pequeñas. Es importante tomar en cuenta que las técnicas moleculares también tienen limitaciones. Según [Toon et al. \(2009\)](#), la filogenia de un gen no necesariamente revela la filogenia de las especies, por lo que a veces se necesita incluir un número mayor de marcadores moleculares de diferentes tasas evolutivas.

### **Futuros estudios**

En México se está iniciando con el inventario faunístico del género *Hyaella* porque la taxonomía puede repercutir en futuros estudios ecológicos. Recientemente, con la delimitación de nuevas especies, no basta con su descripción; son necesarios estudios específicos para determinar si cada especie pertenece a condiciones ambientales características de la zona donde viven o si son generalistas y así contribuir a plantear planes de manejo ambiental. [Dionne et al. \(2011\)](#) propusieron estudios de abundancia relativa entre diferentes hábitats en estudios horizontales y transversales entre diferentes años, medir la profundidad y posibles migraciones para distinguir los nichos de cada especie. También plantearon la importancia de realizar estudios que ayuden a comprender los efectos de la variabilidad espacio-temporal de los hábitats de las especies de este género.

Por lo tanto, en México se deben empezar a plantear investigaciones enfocadas al registro de tolerancias a parámetros ambientales, preferencias ecológicas, aspectos reproductivos, historias de vida, ecología de poblaciones, fecundidad, mortalidad, cultivo y cruce entre poblaciones y su uso en estudios de ecotoxicidad de metales pesados, entre otros.

## Conclusiones

Es el primer estudio que compara la morfología externa y secuencias parciales del gen Citocromo Oxidasa subunidad I (COI) de organismos dentro del complejo *H. azteca* en México.

Con el análisis de la morfología externa y con el análisis de las secuencias de la región COI de los genes mitocondriales fue posible distinguir a las especies del complejo *H. azteca* de la Ciudad de México, Veracruz y Quintana Roo.

Con éste estudio se confirmó que la distribución de *H. azteca* queda limitada, por el momento, al estado de Veracruz, México.

Con el análisis morfológico detallado se describió una especie en Quintana Roo, se caracterizó una especie para la Ciudad de México y se distinguieron cinco especies en el estado de Veracruz: *H. azteca sensu stricto*, dos especies en el lago de Catemaco, una especie en el lago Encantada y una especie en el lago San Julián.

Con los resultados de este estudio se manifiesta que la diversidad de los anfípodos epicontinentales en el país se encuentra subestimada y es necesario incrementar los estudios enfocados al conocimiento de este tipo de anfípodos.

## Referencias

- Alcocer, J., E. Kato, E. Robles y G. Vilaclara.** 1988. Estudio preliminar del efecto del dragado sobre el estado trófico el lago viejo de Chapultepec. *Revista Internacional de Contaminación Ambiental*, 4(1): 43-56.
- Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo y L. Peralta.** 1998a. Littoral benthos of the saline crater lakes of the basin of Oriental, Mexico. *International Journal of Salt Lake Research*, 7: 87-108.
- Alcocer, J., A. Lugo, L.E. Marín y E. Escobar.** 1998b. Hydrochemistry of waters from five cenotes and evaluation of their suitability for drinking-water supplies, Northeastern Yucatan, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 6(2): 293-301.
- Alcocer, J., E. Escobar, L. Peralta y F. Álvarez.** 2002. Population structure of the macrobenthic amphipod *Hyaella azteca* Saussure (Crustacea: Peracarida) on the littoral zone of six crater lakes. En: Escobar-Briones, E. y F. Álvarez (Eds.) *Modern approaches to the study of Crustacea*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, U.S.A., pp. 111-115.
- Anguiano O.L., C. Castro, A. Venturino y A. Ferrari.** 2012. Acute toxicity and biochemical effects of azinphos methyl in the Amphipoda *Hyaella curvispina*. *Environmental Toxicology*, 29(9): 1043-1053.
- Aschul, S.F., W. Gish, W. Miller, E.W. Myers y D.J. Lipman.** 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215(3): 403-410.
- Ayala Pérez, V., N. Arce y R. Carmona.** 2013. Distribución espacio-temporal de aves acuáticas invernantes en la ciénega de Tláhuac, planicie lacustre de Chalco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 327-337.
- Babin-Fenske, J.J., T.J.S. Merritt, J.M. Gunn, T. Walsh y D. Lesbarrères.** 2012. Phylogenetic analysis of *Hyaella* colonization in lakes recovering from acidification and metal contamination. *Canadian Journal of Zoology*, 90(5): 624-629.
- Baldinger, A.J.** 2004. A new species of *Hyaella* (Crustacea: Amphipoda: Hyelellidae) from Ash Springs, Lincoln County, Nevada, U.S.A., with a key to the species of the genus in North America and the Caribbean region. *Journal of Natural history*, 38: 1087-1096.

- Barba, E. y A. Sánchez.** 2007. A new record of *Hyaella azteca* Saussure, 1858 (Amphipoda, Hyaellidae) from the Lerma-Chapala basin, Mexican Pacific coast. *Crustaceana*, 80(05): 625-630.
- Barnard, J.L.** 1969. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda. *United States Museum Bulletin*, 271: 1-524.
- Barnard, J.L.** 1972. The marine fauna of New Zealand: Algae living littoral Gammaridea (Crustacea Amphipoda). *New Zealand Oceanographic Institute Memoir*, 62: 1-216.
- Barnard J.L. y C.M Barnard.** 1983. Freshwater Amphipoda of the World I y II. *Hayfield Associates*, Mt. Vernon, Virginia, E.U.A., 830 pp.
- Barnard, J.L. y C. Ingram.** 1990. Lysianassoid Amphipoda (Crustacea) from deep-sea thermal vents. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 499: 1-80.
- Barnard, J.L. y G.S. Karaman.** 1991. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda (Except Marine Gammaroids). Part I. *Records of the Australian Museum*, suppl 13: 1-417.
- Bastos-Pereira, R. y A.A. Bueno.** 2012. New species and new report of *Hyaella* S. I. Smith, 1874 (Crustacea: Amphipoda: Dogielinotidae) from Minas Gerais state, Southeastern Brazil. *Zootaxa*, 3350: 58-68.
- Bastos-Pereira, R. y A.A. Bueno.** 2013. A new species of freshwater amphipod (Dogielinotidae, *Hyaella*) from Southeastern Brazil. *Nauplius*, 21(1): 79-87.
- Batten J.P.J. y D.L. DeGiusti.** 1949. A gregarine parasite in the amphipod, *Hyaella azteca*. *Journal of Parasitology*, 35 (suppl. 6): 31.
- Bauzà-Ribot, M.M., D. Jaume, C. Juan y J. Pons.** 2009. The complete mitochondrial genome of the subterranean crustacean *Metacrangonyx longipes* (Amphipoda): A unique gene order and extremely short control region. *Mitochondrial DNA*, 20(4): 88-89.
- Beddows, P.A.** 2003. Yucatan phreas, Mexico. En: Gunn, J. (Ed.). *Encyclopedia of Cave and Karst Science*. Routledge Taylor y Francis Group. New York, U.S.A., pp. 1677-1682.
- Beddows, P., P. Blanchon, E. Escobar, O. Torres-Talamante.** 2007. Los cenotes de la Península de Yucatán. *Arqueología Mexicana*, 83: 32-35.

- Bickford, D., D.J. Lohman, N.S. Sodhi, P.K.L. Ng, R. Meier, K. Winker, K.K. Ingram y I. Das.** 2006. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(3): 150-166.
- Bilton, D.T., J.R. Freeland y B. Okamura.** 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 32: 159-181.
- Borgmann, U. y M. Munawar.** 1989. A new standardized sediment bioassay protocol using the amphipod *Hyalella azteca*. *Hydrobiologia*, 188/189: 425-531.
- Botello, A. y F. Alvarez.** 2010. Genetic variation in the stygobitic shrimp *Creaseria morleyi* (Decapoda: Palaemonidae), evidence of bottlenecks and re-invasions in the Yucatan Peninsula. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(2): 315-325.
- Bousfield, E.L.** 1958. Fresh-water Amphipod Crustaceans of Glaciated North America. *The Canadian Field-Naturalist*, 72(2): 55-113.
- Bousfield, E.L.** 1978. A revised classification and phylogeny of amphipod crustacean. *Transactions of the Royal Society of Canada*, 4: 242-390.
- Bousfield, E.L.** 1982. Amphipoda: Gammaridea. En: Parker, S.P. (Ed.) *Synopsis and Classification of Living Organisms*, vol. 2. New York McGraw Hill, pp. 254-285.
- Bousfield, E.L.** 1996. A contribution to the reclassification of neotropical freshwater hyalellid amphipods (Crustacea: Gammaridea, Talitroidea). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 20: 175-224.
- Bousfield, E.L.** 2001. An updated commentary on phyletic classification of the amphipod Crustacea and its applicability to the North American fauna. *Amphipacifica*, 3(1): 49-119.
- Bouvier, C., E. Didon, H. Niedzielski y R. Huizar.** 1993. Hidrología e hidrogeología en la cuenca de Chalco, descripción y perspectivas. *Contactos*, 10: 19-29.
- Brendonk, L.** 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: what we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia*, 320: 85-97.
- Brito, R.M., F.O. Francisco, S.Y.W. Ho y B.P. Oldroyd.** 2014. Genetic architecture of the *Tetragonula carbonaria* species complex of Australian stingless bees (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Biological Journal of the Linnean Society*, 113: 149-161.

- Bueno, A.A., P.B. Araujo, G.M. Cardoso, K.M. Gomes y G. Bond-Buckup.** 2013. Two new species of *Hyaella* (Amphipoda, Dogielinotidae) from Brazil. *Crustaceana*, 86: 802-819.
- Bulycheva, A.I.** 1957. The sea-fleas of the seas of the U.S.S.R. and adjacent waters (Amphipoda, Talitroidea). *Akademiia Nauk SSSR, Opredeliteli po Faune SSSR*, 65:1-185.
- Caballero-Miranda, M.** 1997. Reconstrucción paleolimnológica del lago de Chalco, México, ante el último máximo glaciario- el registro de diatomeas entre 34,000 y 15,000 años A.P. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 14(1): 91-100.
- Cardoso, G.M., A.A. de P. Bueno y R.L. Ferreira.** 2011. A new troglotrophic species of *Hyaella* (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) from Southeastern Brazil. *Nauplius*, 19(1): 17-26.
- Cardoso, G.M., P.B. Araujo, A.A. De Pádua Bueno y R.L. Ferreira.** 2014. Two new subterranean species of *Hyaella* Smith, 1874 (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae) from Brazil. *Zootaxa*, 3814(3): 353-368.
- Cole, L.J.** 1910. The caverns and people of northern Yucatan. *Bulletin of the American Geographical Society*, 42(5): 321-336.
- Cole, G.A.** 1984. Crustacea from the Bolson of Cuatro Cinegas, Coahuila, Mexico. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 19: 3-12.
- Cole, G.A. y W.L. Minckley.** 1970. *Sphaeromona*, a new genus of cirrolanid isopod from Northern Mexico, with description of two new species. *The Southwestern Naturalist*, 15(1): 71-81.
- Cole, G.A. y R.L. Watkins.** 1977. *Hyaella montezuma*, a new species (Crustacea: Amphipoda) from Montezuma Well. *Hydrobiologia*, 52(2-3): 175-184.
- Colla, M.F e I.I. César.** 2015. A new species of *Hyaella* (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) from the Atlantic Forest of Misiones, Argentina. *ZooKeys*, 481: 25-38.
- Costa, F.O., C.M. Henzler, D.H. Lunt, N.M. Whiteley y J. Rock.** 2009. Probing marine *Gammarus* (Amphipoda) taxonomy with DNA barcodes. *Systematics and Biodiversity*, 7(4): 565-379.
- Cothran, R.D., P. Noyes, R.A. Relyea.** 2015. An empirical test of stable species coexistence in an amphipod species complex. *Oecologia*, 178(3): 819-831.

- Cothran, R.D., K.A. Henderson, D. Schimidenberg y R.A. Relyea.** 2013. Phenotypically similar but ecologically distinct: differences in competitive ability and predation risk among amphipods. *Oikos*, 122: 1429-1440.
- Cothran, R.D., A.R. Stiff, K. Chapman, G.A. Wellborn y R.A. Relyea.** 2013. Reproductive interference via interspecific pairing in an amphipod species complex. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 67: 1357-1367.
- Covich, A.P., J.H. Thorp y D.C. Rogers.** 2010. Capítulo 18: Introduction to the subphylum Crustacea. En: Thorp, J.H. y A.P. Covich (Eds.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press, pp. 695- 726.
- Creaser, E.P.** 1936. Crustaceans from Yucatan. Chapter 11. En: Pearse, A.S., E.P. Creaser y F.G. Hall (Eds.). *The Cenotes of Yucatan: A Zoological and Hydrographic survey*. Carnegie Institution of Washington publ. 557, U.S.A., pp. 117-132.
- Da Silva-Castiglioni, D. y G. Bond-Buckup.** 2007. Egg production of two sympatric species of *Hyaella* Smith, 1874 (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) in aquaculture ponds in southern Brazil. *Journal of Natural History*, 43: 21-22.
- De Saussure, H.** 1858. Mémoire sur divers crustacés nouveaux des Antilles et du Mexique. *Mémoires de la Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève*, 14(2): 417-496.
- Dionne, K., R. Vergilino, F. Dufresne, F. Charles y C. Nozais.** 2011. No evidence for temporal variation in a cryptic species community of freshwater amphipods of the *Hyaella azteca* species complex. *Diversity*, 3(3): 390-404.
- Doehring, D.O y J.H. Butler.** 1974. Hydrogeologic Constrains on Yucatan's development. *Science*, 186: 591-595.
- Dovgal, I.V. y R. Mayén-Estrada.** 2013. Comparative morphology of *Dendrocometes paradoxus* (Ciliophora, Suctorea) from two distant regions (Ukraine and Mexico) and different host species. *Vestnik Zoologii*, 47(3): 47-53.
- Duan, Y., S.I. Guttman y J.T. Oris.** 1997. Genetic differentiation among laboratory populations of *Hyaella azteca*: implications for toxicology. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 16: 691-695.

- Duan, Y., S.I. Guttman, J.T. Oris y A.J. Bailer.** 2000. Genetic structure and relationships among populations of *Hyalella azteca* and *H. montezuma* (Crustacea: Amphipoda). *Journal of the North American Benthological Society*, 19(2): 308-320.
- Duclos, L.M., B.J. Danner y B.B. Nickol.** 2006. Virulence of *Corynosoma constrictum* (Acanthocephala: Polymorphidae) in *Hyalella azteca* (Amphipoda) throughout parasite ontogeny. *The Journal of Parasitology*, 92(4): 749-755.
- Dumont, H.J., S. Nandini y S.S.S. Sarma.** 2002. Cyst ornamentation in aquatic invertebrates: A defence against egg-predation. *Hydrobiologia*, 486: 161-167.
- Edgar, R.C.** 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research*, 32(5): 1792-97.
- Faxon, W.** 1876. Exploration of Lake Titicaca by Alexander Agassiz and S.W. Garman. IV. Crustacea. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 3(16): 361-375.
- Fenwick, G. y R. Webber.** 2008. Identification of New Zealand's terrestrial amphipods (Crustacea: Amphipoda: Talitridae). *Tuhinga*, 19: 29-26.
- Fišer, C.M. Zagamajster y R.L. Ferreira.** 2013. Two new Amphipod families recorded in South America shed light on an old biogeographical enigma. *Systematics and Biodiversity*, 11(2): 117-139.
- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz y R. Vrijenhoek.** 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5): 294-299.
- Forbes, S.A.** 1876. List of Illinois Crustacea. *Bulletin of the Illinois Museum of Natural History*, 1: 2-25.
- France, R.L.** 1992. Variation in size-specific fecundity of the amphipod *H. azteca*. *Crustaceana*, 62(3): 240-248.
- France, R.L. y P.M. Stokes.** 1987. Life stage and population variation in resistance and tolerance of *Hyalella azteca* (Amphipoda) to low pH. *Fish Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 44(6): 1102-1111.
- Gabriel, J.J., E.G. Reinhardt, M.C. Peros, D.E. Davidson, P.J. van hengstum y P.A. Beddows.** 2009. Paleoenvironmental evolution of Cenote Aktun Ha (Carwash) on the Yucatan

Peninsula, Mexico and its response to Holocene sea-level rise. *Journal of Paleolimnology*.

DOI: [10.1007/s10933-008-9271-x](https://doi.org/10.1007/s10933-008-9271-x).

- Gaona-Vizcayno, S., T. Gordillo-de Anda y M. Villasuso-Pino.** 1980. Cenotes, karst característico: Mecanismos de formación. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*, 4(1): 32-36.
- Garcia-Varela, M., C.D. Pinacho-Pinacho, A.L. Sereno-Uribe y B. Mendoza-Garfias.** 2013. First record of the intermediate host of *Pseudocorynosoma constrictum* Van Cleave, 1918 (Acanthocephala. Polymorphidae) in central Mexico. *Comparative Parasitology*, 80: 171-178.
- Geisler, F.S.** 1944. Studies on the postembryonic development of *Hyaella azteca* (Saussure). *Biological Bulletin*, 86(1): 6-22.
- Gómez-Tuena, A., M.T. Orozco-Esquivel y L. Ferrari.** 2005. Petrogénesis ígnea de la Faja Volcánica transmexicana. *Temas selectos de la Geología Mexicana*, 57(3): 227-283.
- González, E.R. y L. Watling.** 2001. Three new species of *Hyaella* from Chile (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae). *Hydrobiologia*, 464: 175-199.
- Gonzalez, E.R. y L. Watling.** 2002. Redescription of *Hyaella azteca* from its type locality, Veracruz, Mexico (Amphipoda: Hyaellidae). *Journal of Crustacean Biology*, 22(1): 173-183.
- González, E. y L. Watling.** 2003a. A new species of *Hyaella* from the Patagonia, Chile, with redescription of *H. simplex* Schellenberg, 1943 (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Natural History*, 37(17): 2077-2094.
- González, E. y L. Watling.** 2003b. A new species of *Hyaella* from Colombia, and the redescription of *H. meinerti* Stebbing, 1899 from Venezuela (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Natural History*, 37(17): 2095-2111.
- González, E. y L. Watling.** 2003c. A new species of *Hyaella* from Brazil (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae), with redescriptions of three other species in the genus. *Journal of Natural History*, 37(17): 2045-2076.
- González, E. y L. Watling.** 2003d. Two new species of *Hyaella* from Lake Titicaca, and redescriptions of four others in the genus (Crustacea: Amphipoda). *Hydrobiologia*, 497: 181-204.

- González, E.R., G. Bond-Buckup y P.B. Araujo.** 2006. Two new species of *Hyaella* from Southern Brazil (Amphipoda: Hyaellidae) with a taxonomic key. *Journal of Crustacean Biology*, 26(3): 355-365.
- Graening, G.O., D. C. Rogers, J.R. Holsinger, C. Barr y R. Bottorff.** 2012. Checklist of Inland Aquatic Amphipoda (Crustacea: Malacostraca) of California. *Zootaxa*, 3544: 1-27.
- Grosso, L. y M. Peralta,** 1999. Anfípodos de agua dulce sudamericanos. Revisión del género *Hyaella* Smith. I. *Acta Zoologica Lilloana*, 45(1): 79-98.
- Hammer U.T., J.S. Sheard y J. Kranabetter.** 1990. Distribution and abundance of littoral benthic fauna in Canadian pairie saline lakes. *Hydrobiologia*, 197: 173-192.
- Harford, W.G.W.** 1876-1877. Description of a new genus and new species of sessile eyed Crustacea. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 7: 53-55.
- Hendrycks, E.A. y E.L. Bousfield.** 2001. The amphipod genus *Allorchestes* in the North Pacific Region: Systematics and Distributional Ecology. *Amphipacifica*, 3(2): 3-38.
- Herrera-Sansores J.C. y J.D. Heredia-Escobedo.** 2011. Hidrología. En: Pozo, C., N. Armijo Canto y S. Calmé (Eds.). *Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación*. Tomo I. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (PPD). México., pp. 42-49.
- Hernández, M. del C., E. Escobar y J. Alcocer.** 2010. Ensamble de crustáceos bentónicos en un lago salino tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: S133-S140.
- Hodkinson, I.D. y J.K. Jackson.** 2005. Terrestrial and aquatic invertebrates as bioindicators for environmental monitoring, with particular reference to mountain ecosystems. *Environmental Management*, 35(5): 649-666.
- Hogg, I.D., C. Larose, Y. de Lafontaine y K.G. Doe.** 1998. Genetic evidence for a *Hyaella* species complex within the Great Lakes –St. Lawrence River drainage basin: implications for ecotoxicology and conservation biology. *Canadian Journal of Zoology*, 76(6): 1134-1152.

- Holsinger, J.R. y W.L. Minckley.** 1971. A new genus and two new species of subterranean amphipod crustaceans (Gammaridae) from northern Mexico. *Proceedings of Biological Society of Washington*, 83: 425-444.
- Horton, T, J. Lowry y C. De Broyer.** 2013. *World Amphipoda database*. Consultado el día 24 de enero de 2017 en: <http://www.marinespecies.org/amphipoda>.
- Huidobro, L., J. Morrone, J.L. Villalobos, F. Alvarez.** Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 33(4): 731-741.
- Huntsman, A.G.** 1915. The fresh-water malacostraca of Ontario. *Contributions to Canadian Biology and Fisheries* 1911-1914, c(2): 145-163. DOI: [10.1139/f11-015](https://doi.org/10.1139/f11-015).
- Iiffe, T.M. y R.E. Bishop.** 2007. Adaptations to life in marine caves. En: Safran, P. (Ed.). *Fisheries and Aquaculture. Encyclopedia of life Support Systems (EOLSS)*. UNESCO. EOLSS Publishers. Oxford, UK, disponible en línea en: <http://www.tamug.edu/cavebiology/reprints/reprint-176.pdf>.
- Iiffe, T.M. y L.S. Kornicker.** 2009. Worldwide diving discoveries of living fossil animals from the depths of anchialine and marine caves. *Smithsonian Contributions to Marine Sciences*, 38: 269-280.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI).** 2005. México en cifras. Información nacional por entidad federativa y municipios. Consultado el día 25 de enero del 2014 en: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI).** 2015. Anuario estadístico y geográfico del Distrito Federal 2015. INEGI. 469 p. [http://www.datatur.sectur.gob.mx/ITxEF\\_Docs/CDMX\\_ANUARIO\\_PDF15.pdf](http://www.datatur.sectur.gob.mx/ITxEF_Docs/CDMX_ANUARIO_PDF15.pdf)
- Instituto Nacional para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INAFED).** 2010. Enciclopedia de los Municipios y Delegaciones de México: Veracruz-Llave. Consultado el día 9 de septiembre del 2015 en: <http://www.inafed.gob.mx/work/enciclopedia/EMM30veracruz/mediofisico.html>
- Irving, E.C., K. Liber y J.M. Culp.** 2004. Lethal and sublethal effects of low dissolved oxygen condition on two aquatic invertebrates *Chironomus tentans* and *Hyalella azteca*. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 23(6): 1561-1566.

- Jackson, H.H.T.** 1912. A Contribution to the natural history of the Amphipod *Hyaella knickerbockeri* (Bate). *Bulletin of the Wisconsin Natural History Society*, 10: 49-60.
- Johansen, F.** 1925. Further notes on Canadian freshwater isopods and amphipods. *Canadian Field Naturalist*, 39(6): 138-139.
- Johansen, F.** 1926. Observations of canadian freshwater Crustacea made in 1925. *Canadian Field Naturalist*, 40(5): 92-95.
- Kelso, J.R.M., R.J. Love, J.H. Lipsit y R. Dermott.** 1982. Chemical and biological status of headwater lakes in the Sault Ste. Marie district, Ontario. En: D'Itri F.M (Ed.). *Acid Precipitation effects on ecological systems*, Ann Arbor Science, pp. 165-207.
- Kumar, S., G. Stecher y K. Tamura.** 2015. MEGA7: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 7.0. *Molecular Biology and Evolution*, 33: 1870-1874.
- Kunkel, B.W.** 1918. The Arthrostraca of Connecticut. *Bulletin of State of Connecticut, State Geological and Natural History Survey*, 26: 1-268.
- Laberge, R.J.A. y D. McLaughlin.** 1989. *Hyaella azteca* (Amphipoda) as an intermediate host of the nematode *Streptocara crassicauda*. *Canadian Journal of Zoology*, 67(9): 2335-2340.
- Lara Lara, J.R., J.A. Arreola Lizárraga, L.E. Calderon Aguilera, V.F. Camacho Ibar, G. De La Lanza Espino, A. Escofet Giansone, M.I. Espejel Carvajal, M. Guzmán Arroyo, L.B. Ladah , M. López Hernández, A.E. Meling López, P. Moreno Casasola Barceló, H. Reyes Bonilla, E. Ríos Jara y J.A. Zertuche González.** 2008. Los ecosistemas costeros, insulares y epicontinentales. En: Soberón, J., G. Halffter y J. Llorente (Eds.). "Capital Natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad". Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, pp. 109-134.
- Lazo-Wasem, E.A. y M.E. Gable.** 1989. First report of a freshwater amphipod (Gammaridea: Hyaellidae) *Hyaella azteca* (Saussure), from nonanchialine waters of Bermuda. *Postilla, Pebody Museum Yale University*, 204: 1-4.
- LeCroy, S.E.** 2000. *An Illustrated Identification Guide to the Nearshore Marine and Estuarine Amphipoda of Florida*. Vol. 1. Florida Department of Environment Protection, Bureau of Laboratories, Tallahassee. Disponible en: [www.dep.state.fl.us/labs/cgi-bin/sbio/keys.asp](http://www.dep.state.fl.us/labs/cgi-bin/sbio/keys.asp).

- LeCroy, S.E.** 2007. *An Illustrated Identification Guide to the Nearshore Marine and Estuarine Amphipoda of Florida*. Vol. 4. Florida Department of Environment Protection, Bureau of Laboratories, Tallahassee. Disponible en: [www.dep.state.fl.us/labs/cgi-bin/sbio/keys.asp](http://www.dep.state.fl.us/labs/cgi-bin/sbio/keys.asp).
- Leung, J., J.D.S. Witt, W. Norwood y D.G. Dixon.** 2016. Implications of Cu and Ni in two members of the *Hyaella azteca* cryptic species complex: mortality, growth, and bioaccumulation parameters. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 35(11): 2817-2826.
- Llopis, N.** 1970. *Fundamentos de la hidrogeología cárstica*. Bluma, Madrid, 269 pp.
- Lowry, J.K. y A.A. Myers.** 2013. A phylogeny and classification of the Senticaudata subord. nov. (Crustacea: Amphipoda). *Zootaxa*, 3610(1): 1-80.
- Loxterman, J.L. y E.R. Keeley.** 2012. Watershed boundaries and geographic isolation: patterns of diversification in cutthroat trout from western North America. *BMC Evolutionary Biology*, 12: 38. DOI: [10.1186/1471-2148-12-38](https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-38).
- Major, K., D.J. Soucek, R. Giordano, M.J. Wetzel y F. Soto-Adames.** 2013. The common ecotoxicology laboratory strain of *Hyaella azteca* is genetically distinct from most wild strains sampled in eastern North America. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 31(11): 2637-2647.
- Marrón-Becerra, A., M. Hermoso-Salazar y V. Solis-Weiss.** 2014. *Hyaella cenotensis*, a new species of Hyalellidae (Crustacea: Amphipoda) from the Yucatán Peninsula, México. *Zootaxa*, 3811(2): 262-270.
- Martin, J.W. y G.E. Davis.** 2001. *An updated classification of the recent Crustacea*. *Science Series Natural History Museum of Los Angeles County*, 39: 1-124.
- Mayén-Estrada, R. y M.A. Aladro-Lubel.** 2004. First record of *Conidophrys pilisuctor* (Cicliophora: Pilisuctorida) as ecosymbiont of *Hyaella azteca* from Mexico. *Hydrobiología*, 529: 19-26.
- Mayén-Estrada, R. y M.A. Aladro-Lubel.** 2006. *Lagenophrys lenticula* and *L. patina* (Peritricha), epibionts of *Hyaella azteca* (Amphipoda). A study using scanning electron microscopy to reveal details of the lorica aperture. *Protistology*, 4(4): 339-345.

- McPeck, M.A. y G.A. Wellborn.** 1998. Genetic variation and reproductive isolation among phenotypically divergent amphipod populations. *Limnology y Oceanography*, 43(6): 1162-1169.
- Mejía-Ortíz, L.M., M. López-Mejía, A.C. -Chim, Y. Perera-Pech, K.A. Crandall, O. Frausto-Martínez y L.C. Santander-Botello.** 2016. Chapter 14. Freshwater Prawns (Palaemonidae: Macrobrachium) with abbreviated larval development in rivers of Mexico: uses, management, and conservation opportunities. En: Bucur, D. (Ed.), *River Basin Management*, InTech. DOI: [10.5772/64400](https://doi.org/10.5772/64400).
- Mills, K.H. y D.W. Schindler.** 1986. Biological indicators of lake acidification. *Water, Air, and Soil Pollution*, 30(3): 770-798.
- Minckely, W.L.** 1969. Environments of the Bolsón of Cuatro Ciénegas, Coahuila, México with special reference to aquatic biota. *Texas Western Press, university of Texas El Paso, Science Series*, 2: 1-65.
- Montalvo-Urgel, H., A.J. Sánchez, R. Florido y A.A. Macossay-Cortez.** 2010. Lista de crustáceos distribuidos en troncos hundidos en el humedal tropical Pantanos de Centla, al sur del Golfo de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: S121-S131.
- Navarrete-Salgado, N., G. Contreras Rivero, G. Elías Fernández, M.L. Rojas Bustamante.** 2004. Situación de *Giardinichthys viviparus* (especie amenazada) en los lagos de Chapultepec, Zumpango y Requena. *Revista de Zoología*, 15: 1-6.
- Nebeker, A.V.** 1992. Effects of low dissolved oxygen on survival, growth and reproduction of *Daphnia*, *Hyalella*, and *Gammarus*. *Experimental Toxicology and Chemistry*, 11: 373-379.
- Nelson, S.A. y E. Gonzalez-Caver.** 1992. Geology and K-Ar dating of the Tuxtla Volcanic Field, Veracruz, México. *Bulletin of Volcanology*, 55: 85-96.
- Olenick, R.J. y J.H. Gee.** 1981. Tiger salamander (*Ambystoma tigrinum*) and stocked rainbow trout (*Salmo gairdneri*): potential competitors for food in Manitoba prairie pothole lakes. *Canadian Field-Naturalist*, 95: 129-132.
- Ortega-Guerrero, B., M.S. Lozano García, M. Caballero y D.A. Herrera Hernández.** 2015. Historia de la evolución deposicional del lago de Chalco, México, desde el MIS 3. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 67(2): 185-201.

- Ortiz Zamora, D.L. y M. A. Ortega Guerrero.** 2007. Origen y evolución de un nuevo lago en la planicie de Chalco: implicaciones de peligro por subsidencia e inundación de áreas urbanas en Valle de Chalco (Estado de México y Tlahuac (Distrito Federal). *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 64: 26-42.
- Ortiz Zamora, D y A. Ortega Guerrero.** 2010. Evolution of long-term land subsidence near Mexico City: Review, field investigations, and predictive simulations. *Water Resources Research*, 46(1). DOI: [10.1029/2008WR007398](https://doi.org/10.1029/2008WR007398).
- Paulmier, F.C.** 1905. Higher Crustacea of New York City. *Bulletin of the New York State Museum. Serie Zoology*, 12: 117-189.
- Pearse, A.S.** 1911. Report on the Crustacea collected by the University of Michigan-Walker expedition in the state of Vera-Cruz, Mexico. *Michigan Academy of Science*, 13: 108-114.
- Pearse, A.S.** 1913. Notes on Crustacea acquired by the Museum. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 1: 1-4.
- Pedraza-Lara, C., I. Doadrio, J.W. Breinholt y K.A. Crandall.** 2012. Phylogeny and evolutionary patterns in the dwarf crayfish subfamily (Decapoda: Cambarellinae). *Plos One*, 7(11): e.48233.
- Pennak, R.W. y W.N. Rosine.** 1976. Distribution and Ecology of Amphipoda (Crustacea) in Colorado. *American Midland Naturalist*, 96(2): 324-331.
- Peña, C.** 2011. Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología*, 18(2): 265-267.
- Peralta-Peláez, L.A. y P. Moreno-Casasola.** 2009. Composición Florística y diversidad de la vegetación de humedales en los lagos interdunarios de Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 85: 89-101.
- Pérez-Rojas, A. y R. Torres-Orozco.** 1992. Geomorfología y batimetría del Lago de Catemaco, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México*, 19(1): 19-24.
- Pérez-Rojas, A., R. Torres-Orozco B. y A.Z. Márquez-García.** 1993. Los sedimentos recientes del Lago de Catemaco, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México*, 20(1): 67-76.

- Podesta, R.B. y J.C. Holmes.** 1970. Hymenolepidid cysticercoids in *Hyalella azteca* of Cooking Lake, Alberta: Life cycles and descriptions of four new species. *The Journal of Parasitology*, 56(6): 1124-1134.
- Pohlman, J.W., L.A. Cifuentes y T.M. Iliffe.** 2000. Food web dynamics and biogeochemistry of anchialine caves: A stable isotope approach. Chapter 18. En: Wilkens, H, D.C. Culver y W.F. Humphreys (Eds.). *Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 345-357.
- Poulson, T.L. y W. White.** 1969. The cave environment. *Science*, 165: 971-981.
- Radzikowski, J.** 2013. Resistance of dormant stages of planktonic invertebrates to adverse environmental conditions. *Journal of Plankton Research*, 35(4): 707-723.
- Rathbun, M.J.** 1905. Fauna of New England 5. Crustacea. *Occasional Papers of the Boston Society of Natural History*, 7: 1-117.
- Reddell, J.R.** 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala and Belize. *Bulletin of the Texas Memorial Museum of The University of Texas at Austin*, 27: 1-327.
- Reddell, J.R.** 1982. A checklist of the cave fauna of México, VII. Northern México. *Association for Mexican Cave Studies Bulletin 8 and Texas Memorial Museum Bulletin*, 28: 249-283.
- Rocha, A., L. Peralta y J. Alcocer.** 2008. Anfípodos e isópodos de aguas epicontinentales de México. Cap. 4. En: Álvarez, F. y G. Rodríguez-Almaraz (Eds). *Crustáceos de México: estado actual de su conocimiento*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp. 53-79.
- Rocha-Ramírez, A., A. Ramírez-Rojas, R. Chávez-López y J., Alcocer.** 2007. Invertebrate assemblages associated with root masses of *Eichornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach 1833 in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, Mexico. *Aquatic Ecology*, 41: 319-333.
- Rogers, C.D.** 2014. Larger hatching fractions in avian dispersed anostracan eggs (Branchiopoda). *Journal of Crustacean Biology*, 34(2): 135-143.
- Rodríguez-Almaraz, G. V. Ortega-Vidales, J. A. Treviño-Flores.** 2014. Macrocrustáceos del Parque Nacional Cumbres de Monterrey, México: distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 276-293.

- Rodrigues, S.G., A.A. de Pádua-Bueno y R.L. Ferreira.** 2012. The first hypothelminorheic Crustacea (Amphipoda, Dogielinotidae, *Hyaella*) from South America. *Zookeys*, 236: 65-80.
- Rodrigues, S. G., A.A. De Pádua Bueno y R.L. Ferreira.** 2014. A new troglobiotic species of *Hyaella* (Crustacea, Amphipoda, Hyaellidae) with a taxonomic key for the Brazilian species. *Zootaxa*. 3815(2): 200-214.
- Rogers, D.C., A.P. Covich y J.H. Thorp.** 2010. Introduction to the subphylum Crustacea. Capítulo 18. En: Thorp, J.H. y A.P. Covich (Eds.), *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*, 3 Ed. Academic Press (Elsevier), San Diego, California, U.S.A., pp. 695-724.
- Romero Díaz, A.** 2009. *Cave biology: life in darkness*. Cambridge University Press, U.S. A, New York, 306 pp.
- Ronquist, F., M. Telenkko, P. van der Mark, D.L. Ayres, A. Adrling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M.A. Suchard y J.P. Huelsenbeck.** 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3):539-542. DOI: [10.1093/sysbio/sys029](https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029).
- Saitou, N. y M. Nei.** 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4(4): 406-425.
- Salazar Molina, M., M.G. Figueroa Torres, F. Venancio González, G. Rubio de Silva, A. Salas Casales, E. Rosas Casales, E. Rosas Casales, I. Ocaña, P. Becerril, R. Peñaloza García y V.J. Espinosa.** 2014. Hacia un plan de manejo sustentable y por la regeneración socioambiental de la subcuenca hidrológica de Xochimilco y sus afluentes. En: Figueroa Torres, M.G., F. Linares Jauregui, M.J. Ferrara Guerrero y J. Castro (Eds.) *Manejo Integral de la Cuenca del Xochimilco y sus Afluentes*. Universidad Autónoma Metropolitana, pp. 5-10.
- Saunders, L.G.** 1933. Fresh-water amphipods of Vancouver Island. *Contributions to Canadian Biology*, 8: 243-249.
- Say, T.** 1818. An account of the Crustacea of United States Part II. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1(2): 374-401.

- Schellenberg, A.** 1935. Fauna Chilensis. Amphipoden von Chile und Juan Fernandez. *Zoologische Jarbbucher Abteilung fur Systematik*, 67: 225-234.
- Serejo, C.S.** 2004. Cladistic revision of talitroidean amphipods (Crustacea, Gammaridea) with a proposal of a new classification. *Zoologica Scripta*, 33: 551-586.
- Shoemaker, C.R.** 1933. Amphipoda from Florida and the West Indies. *American Museum Novitates*, 598: 1-24.
- Smith, S.I.** 1873-1874. The Crustacea of the fresh waters of the United States. A synopsis of the higher fresh-water Crustacea of the Northern United States. Appendence F. Natural History. Report of the commissioner for 1872 and 1873. *United States Commission of Fish and Fisheries*, 2: 637-665.
- Smith, S.I.** 1874-1875. Report on the Amphipod Crustaceans. *Annual report of the United States geological and geographical survey of the territories, Embracing Colorado. Being a report of progress of the exploration for the year 1873, by F.V. Hayden*, 2: 608-612.
- Smith, D.G.** 2001. Amphipoda. En: *Pennak's freshwater invertebrates of the United States: Porifera to Crustacea*. 4th Ed. John Wiley y Sons, U.S.A., pp. 569-584.
- Snucins, E.** 2003. Recolonization of acid-damaged lakes by the benthic invertebrates *Stenacron interpunctatum*, *Stenonema femoratum* and *Hyaella azteca*. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 32: 225-229.
- Soucek, D. J., E.A. Lazo-Wasem, C.A. Taylor y K.M. Major.** 2015. Description of two new species of *Hyaella* (Amphipoda: Hyaellidae) from eastern North America with a revised key to North American members of the genus. *Journal of Crustacean Biology*, 35(6): 814-829. DOI: [10.1163/1937240X-00002373](https://doi.org/10.1163/1937240X-00002373).
- Spence-Bate, C.S.** 1862. *Catalogue of the specimens of Amphipodous Crustacea in the Collection of the British Museum*. London British Museum, U.K., 399 pp.
- Sprague, J.B.** 1963. Resistance of four freshwater crustaceans to lethal high temperature and low oxygen. *Journal Fisheries Research Board of Canada*, 20(2): 387-415.
- Stebbing, T.R.R.** 1903. Amphipoda from Costa Rica. *Proceedings of the United States National Museum*, 26: 925-931.

- Stebbing, T.R.R.** 1906. Amphipoda: I. Gammaridea. *Das Tierreich Eine Zusammenstellung Und Kennzeichnung Der Rezenten Tierformen*, 21: 1- 806.
- Stevenson, M.M. y A.E. Peden.** 1973. Description and ecology of *Hyaella texana* n.sp. (Crustacea: Amphipoda) from the Edwards Plateau of Texas. *American Midland Naturalist*, 89(2): 426-436.
- Stock, J.H., T.M. Iliffe y D. Williams.** 1986. The concept "Anchialine" reconsidered. *Stygologia*, 2(1/2): 90-92.
- Stout, V.R.** 1912. Studies in Laguna Amphipoda. *Annual Report of the Laguna Marine Laboratory*, 1: 134-149.
- Strecker, U.** 2006. The impact of invasive fish on an endemic *Cyprinodon* species flock (Teleostei) from Laguna Chinchancanab, Yucatan, Mexico. *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 408-418.
- Strong, D.R.** 1972. Life history variation among populations of an amphipod (*H. azteca*). *Ecology*, 53(6): 1103-1111.
- Strong, D.R.** 1973. Amphipod amplexus, the significance of ecotypic variation. *Ecology*, 54(6): 1383-1388.
- Stutz, H.L., D.K. Shiozawa y R.P. Evans.** 2010. Inferring dispersal of aquatic invertebrates from genetic variation: a comparative study of an amphipod and mayfly in Great Basin Spring. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(3):1132-1147.
- Tavárez, S.** 1986. Some probabilistic and statistical problems in the analysis of DNA sequences. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences (American Mathematical Society)*, 17: 57-86.
- Thiel, M. e I.A. Hinojosa.** 2009. Peracarida-Anfípodos, Isópodos, Tanaidáceos y Cumáceos. En: Häussermann, V. y G. Förstera (Eds.). *Fauna Marina Bentónica de la Patagonia Chilena*. Nature in Focus, Santiago de Chile, pp. 671-738.
- Thomas, E.P., D.W. Blinn y P. Keim.** 1994. A test of an allopatric speciation model for congeneric amphipods in an isolated aquatic ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*, 13(1): 100-109.
- Thomas, P.E., D.W. Blinn y P. Keim.** 1997. Genetic and behavioural divergence among desert spring amphipod populations. *Freshwater Biology*, 38: 137-143.

- Thomas, E.P., D.W. Blinn y P. Keim.** 1998. Do xeric land-scapes increase genetic divergence in aquatic ecosystems? *Freshwater Biology*, 40: 587-593.
- Toft, J.D., J.R. Cordell y W.C. Fields.** 2002. New records of Crustaceans (Amphipoda, Isopoda) in the Sacramento/San Joaquin Delta, California, and application of criteria for introduced species. *Journal of Crustacean Biology*, 22(1): 190-200.
- Toon A., M. Finley, J. Staples y K.A. Crandall.** 2009. Decapod phylogenetics and molecular evolution. En: Martin, J.W., K.A. Crandall y D.L. Felder (Eds.). *Decapod Crustacean Phylogenetics. Crustacean Issues*, 19. CRC Press, New York, pp. 15-30.
- Torres, E., F. Alvarez y A. Botello.** 2013. Variación genética de *Procambarus llamas* (Decapoda: Cambaridae) en la península de Yucatán: evidencia de conectividad en un paisaje fragmentado. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4): 762-772.
- Torres-Orozco, R.E. y A. Pérez-Rojas.** 2002. El Lago de Catemaco. En: De la Lanza, G y J.L. García-Calderón (Eds.). *Lagos y Presas de México*. AGT editor, México, pp. 213-252.
- Trujillo-Pisanty, D., E.M. Chavez-Solís, V. Solís-Weiss y M. Hermoso-Salazar.** 2010. Peracarids (Crustacea: Malacostraca) from cenote Aerolito Cozumel, Mexican Caribbean. *Cahiers de Biologie Marine*, 51: 177-180.
- Uznanski, R.L. y B.B. Nickol.** 1980. Parasite population regulation: lethal and sublethal effects of *Leptorhynchoides thecatus* (Acanthocephala: Rhadinothynchidae) on *H. azteca* (Amphipoda). *Journal of Parasitology*, 66(1): 121-126.
- Väinölä, R., J.D.S. Witt, M. Grabowski, J.H. Bradbury, K. Jazdzewski y B. Sket.** 2008. Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 241-255.
- Villalobos-Hiriart, J.L., A.C. Díaz-Barriga y E. Lira-Fernández.** 1993. Los crustáceos de agua dulce de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, Especial, 44: 267-290.
- Villaroel, E.J. y C.A. Graziani.** 1995. Dispersión de *H. azteca* (Amphipoda: Hyalellidae) hacia Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 43: 32.

- Vrijenhoek, R.C.** 2009. Cryptic species, phenotypic plasticity, and complex life histories: Assessing deep-sea faunal diversity with molecular markers. *Deep Sea Research II*, 56: 1713-1723.
- Walsh, P.S., D.A. Metzger y R. Higuchi.** 1991. Chelex 100 as a medium for simple extraction of DNA for PCR-based typing from forensic material. *BioTechniques*, 10(4): 506-513.
- Weckel, A.L.** 1907. The fresh-water amphipoda of North America. *Proceedings of the National Museum*, 32: 25-58.
- Wellborn, G.A.** 1994. The mechanistic basis of body size differences between two *Hyalella* (Amphipoda) species. *Journal of Freshwater Ecology*, 19(2): 159-168.
- Wellborn, G.A.** 1995. Predator community composition and patterns of variation in life history and morphology among *Hyalella* (Amphipoda) populations in Southeast Michigan. *American Midland Naturalist*, 133(2): 322-332.
- Wellborn, G.A.** 2000. Selection on a sexual dimorphic trait in ecotypes within the *H. azteca* species complex (Amphipoda: Hyalellidae). *The American Midland Naturalist*, 143(1): 212-225.
- Wellborn, G.A. y R.E. Broughton.** 2008. Diversification on an ecologically constrained adaptive landscape. *Molecular Ecology*, 17: 2927-2936.
- Wellborn, G. A.** 2002. Trade-Off between competitive ability and antipredator adaptation in a freshwater amphipod species complex. *Ecology*, 83(1): 129-136.
- Wellborn, G.A. y R.D. Cothran.** 2004. Phenotypic similarity and differentiation among sympatric cryptic species in a freshwater amphipod species complex. *Freshwater Biology*, 49: 1-13.
- Wellborn, G.A., R.D. Cothran y S. Bartholf.** 2005. Life history and allozyme diversification in regional ecomorphs of the *H. azteca* (Crustacea: Amphipoda) species complex. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 161-175.
- Winfield, I. y M. Ortiz.** 2003. *Anfípodos: un enfoque biológico*. FES-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 66 pp.
- Weston, D.P., H.C. Poynton, G.A. Wellborn, M.J. Lydy, B.J. Blalock, M.S. Sepulveda y J.K. Colbourne.** 2013. Multiple origins of pyrethroid insecticide resistance across the species

complex of a nontarget aquatic crustacean, *H. azteca*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(41): 16532-16537.

**Witt, J.D.S. y P.N.D. Hebert.** 2000. Cryptic species diversity and evolution in the amphipod genus *Hyalella* within central glaciated North America: a molecular phylogenetic approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 687-698.

**Witt, J.D.S., D.L. Threlhoff y P.D.N. Hebert.** 2006. DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implications for desert spring conservation. *Molecular Ecology*, 15: 3073-3082.

**Zane, L, E. Angelini, N. Longo, S. Marcato y P.M. Bisol.** 2001. Capítulo 51. Biodiversity at ecogenetic level in three species of beach fleas. En: Faranda, F.M., L. Guglielmo y G. Spezie (Eds.). *Mediterranean Ecosystems: Structure and Processes*, Springer, Verlag, Italia, pp. 391-398.

**Zimmer, A., P.B Araujo y G. Bond-Buckup.** 2009. Diversity and arrangement of the cuticular structures of *Hyalella* (Crustacea: Amphipoda: Dogielinotidae) and their use in taxonomy. *Zoologia*, 26(1): 127-142.

# ANEXO

**Tabla A.** Lista de las secuencias parciales del gen Citocromo Oxidasa subunidad 1 (COI) de Ciudad de México (CDMX) y Veracruz con datos por localidad.

No.	ID	Nombre	Especie	Lago	Estado	Fecha	Latitud (N)	Longitud (W)
1	798	Catemaco 1 798 2m	<i>Hyaella</i> sp. 3	Catemaco	Veracruz	24/07/2015	18°21'57"	95°5'2"
2	799	Catemaco 1 798 2m	<i>Hyaella</i> sp. 3	Catemaco	Veracruz	24/07/2015	18°21'57"	95°5'2"
3	800	Catemaco 3 801 sm	<i>Hyaella</i> sp. 4	Catemaco	Veracruz	24/07/2015	18°21'57"	95°5'2"
4	801	Catemaco 3 801 sm	<i>Hyaella</i> sp. 4	Catemaco	Veracruz	24/07/2015	18°21'57"	95°5'2"
5	802	Catemaco 5 802 5s	<i>Hyaella</i> sp. 5	Catemaco	Veracruz	24/07/2015	18°21'57"	95°5'2"
6	804	Encantada 804	<i>Hyaella</i> sp. 6	Encantada	Veracruz	24/07/2015	18°27'28"	95°11'7"
7	808	San Julian 808	<i>Hyaella</i> sp. 7	San Julián	Veracruz	25/07/2015	19°15'22"	96°15'22"
8	810	Chalco 810	<i>Hyaella</i> sp. 1	Chalco	CDMX	29/03/2016	19°15'50"	98°58'26"
9	812	Chalco 810	<i>Hyaella</i> sp. 1	Chalco	CDMX	29/03/2016	19°15'50"	98°58'26"
10	813	Xochimilco 813	<i>Hyaella</i> sp. 1	Xochimilco	CDMX	10/08/2016	19°15'50.2"	99° 5'39.2"
11	814	Xochimilco 813	<i>Hyaella</i> sp. 1	Xochimilco	CDMX	10/08/2016	19°15'50.2"	99° 5'39.2"
12	816	Chapultepec 816	<i>Hyaella</i> sp. 1	Chapultepec	CDMX	10/08/2016	19°25'27"	99°11'13"
13	817	Chapultepec 816	<i>Hyaella</i> sp. 1	Chapultepec	CDMX	10/08/2016	19°25'27"	99°11'13"

**Tabla B.** Alineación de las secuencias COI, los sitios variables se muestran resaltados.

	1-2739 de <i>M. longipes</i>																																											45									
Catemaco 1 798 2m	G	G	G	G	-	A	C	T	G	G	G	C	T	A	G	C	G	C	G	G	T	C	G	G	G	A	C	T	T	C	T	C	T	C	-	G	A	G	T	G	G	T	C	A									
Catemaco 3 801 sm	.	.	.	.	.	G	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	A	.	.	.	.	A	.	.						
Catemaco 5 802 5s	T	.	.	.	.	-	-	.	.	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.					
Encantada 804	T	.	.	.	.	G	C	.	.	.	.	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	A	.	.			
San Julian 808	.	.	.	.	.	-	C	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	A	.	.	
Xochimilco 813	A	.	.	.	.	-	G	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	A	.	.
Chapultepec 816	A	.	.	.	.	-	G	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	A	.	.
Chalco 810	A	.	.	.	.	-	G	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	A	.	.
Metacrangonyx longipes	A	.	.	T	.	-	C	A	.	.	A	.	.	.	.	G	A	T	A	.	.	A	.	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	A	.	A	A	.	G	.	.	A	.	.

																																												90											
Catemaco 1 798 2m	T	T	C	G	G	T	C	G	G	A	G	C	T	C	A	A	C	A	G	G	C	C	C	G	G	A	A	A	T	T	T	A	A	T	C	G	G	A	G	A	C	G	A	T	C										
Catemaco 3 801 sm	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	
Catemaco 5 802 5s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	A	.	.	.	.	.	.	T	T	T	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.	
Encantada 804	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	C	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.		
San Julian 808	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	-	T	.	G	.	G	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.
Xochimilco 813	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	G	A	.	A	.	.	G	.	G	.	G	.	G	.	G	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.			
Chapultepec 816	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	G	A	.	A	.	.	G	.	G	.	G	.	G	.	G	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.			
Chalco 810	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	G	A	.	A	.	.	G	.	G	.	G	.	G	.	G	.	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.			
<i>M. longipes</i>	.	.	.	A	A	T	.	.	.	A	.	.	T	.	G	A	T	A	C	.	.	A	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	G	.	.	T	.	.	.	.	.	.	.	T	.	.		











550-3278 *M. longipes*

Catemaco 1 798 2m	T	G	C	C	T	G	T	T	T	T
Catemaco 3 801 sm	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.
Catemaco 5 802 5s	.	.	.	.	C	T	G	.	.	.
Encantada 804	.	.	.	.	.	.	.	.	C	.
San Julian 808	.	A	.	.	.	.	.	.	.	.
Xochimilco 813	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Chapultepec 816	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Chalco 810	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>M. longipes</i>	.	T	.	.	G	.	.	C	.	.

**Tabla C.** Distancias genéticas entre los taxa del análisis filogenético, calculadas con el índice Kimura 2 parámetros y expresadas en porcentajes. Los datos de la posición superior derecha expresan el error estándar en porcentaje.

Taxon		1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Catemaco_1_798_2m		1%	1%	1%	2%	3%	3%	3%	3%
2	Catemaco_3_801_sm	5%		1%	1%	2%	2%	2%	3%	3%
3	Catemaco_5_802_5s	7%	6%		1%	2%	3%	3%	3%	3%
4	Encantada_804	9%	4%	7%		2%	2%	2%	2%	3%
5	San_Julian_808	20%	20%	21%	20%		3%	3%	3%	4%
6	Xochimilco_813	26%	24%	27%	24%	28%		0%	0%	3%
7	Chapultepec_816	26%	24%	27%	24%	28%	0%		0%	3%
8	Chalco_810	26%	25%	27%	24%	29%	0%	0%		3%
9	<i>Metacrangonyx_longipes</i>	38%	39%	39%	39%	42%	36%	36%	36%	

**Tabla D.** Distancias genéticas dentro de los grupos del análisis filogenético, incluyendo y excluyendo a los organismos del lago Encantada, calculadas con el índice Kimura 2 parámetros y expresadas en porcentajes.

	<b>Clados</b>	<b>D</b>	<b>S.E.</b>
Incluyendo organismos del lago Encantada	Catemaco	6.1%	0.8%
	CDMX	0.2%	0.1%
Excluyendo organismos del lago Encantada	Catemaco	5.3%	0.8%
	CDMX	0.2%	0.1%

**Tabla E.** Distancias genéticas entre de los grupos obtenidos mediante el análisis filogenético, calculadas con el índice Kimura 2 parámetros y expresadas en porcentajes.

<b>Taxon</b>	<b>1</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>
<b>1 Catemaco</b>		2%	1%	2%
<b>2 CDMX</b>	<b>26%</b>		2%	3%
<b>3 Encantada</b>	<b>7%</b>	<b>24%</b>		2%
<b>4 San Julian</b>	<b>20%</b>	<b>28%</b>	<b>20%</b>	