



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

“Filogenia de los cangrejos de agua dulce del género *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1972 (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae), usando evidencias morfológicas y moleculares”

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Eric Guillermo Moreno Juárez

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. José Luis Villalobos Hiriart

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

COMITÉ TUTOR: Dr. Gerardo Pérez Ponce de León

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

COMITÉ TUTOR: Dr. Juan José Morrone Lupi

Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

CD. MX.

ENERO, 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

“Filogenia de los cangrejos de agua dulce del género *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1972 (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae), usando evidencias morfológicas y moleculares”

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

Eric Guillermo Moreno Juárez

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. José Luis Villalobos Hiriart

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

COMITÉ TUTOR: Dr. Gerardo Pérez Ponce de León

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

COMITÉ TUTOR: Dr. Juan José Morrone Lupi

Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México

MÉXICO, CD. MX. ENERO, 2019



OFICIO CPCB/1188/2018

Asunto: Oficio de Jurado para Examen de Grado.

M. en C. Ivonne Ramirez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de octubre de 2018, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** del alumno **MORENO JUÁREZ ERIC GUILLERMO** con número de cuenta **305220695** con la tesis titulada **"FILOGENIA DE LOS CANGREJOS DE AGUA DULCE DEL GENERO TEHUANA RODRIGUEZ Y SMALLEY, 1972 (DECAPODA: BRACHYURA: PSEUDOTHELPHUSIDAE), USANDO EVIDENCIAS MORFOLÓGICAS Y MOLECULARES"**, realizada bajo la dirección del **DR. JOSÉ LUIS VILLALOBOS HIRIART**:

Presidente: DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA
Vocal: DR. CARLOS SALVADOR PEDRAZA LARA
Secretario: DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN
Suplente: DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA
Suplente: DR. JUAN JOSÉ MÓRRONE LUPI

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"

Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 10 de diciembre de 2018.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Instituto de Biología, UNAM por acogerme durante mis estudios de posgrado.

Al Concejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONCYT) por la beca otorgada (N° 774456) en los semestres 2017-1 a 2018-2, sin ella no hubiera sido posibles realizar el presente estudio.

Al Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado (PAEP) de la UNAM; por el apoyo económico brindado para presentar los resultados de esta tesis en la novena edición del International Crustacean Congress, llevado a cabo los días 22 a 25 de Mayo de 2018, en Washington, DC, Estados Unidos.

A mi tutor principal el Dr. José Luis Villalobos Hiriart y a mi comité tutorial, el Dr. Gerardo Pérez Ponce de León y el Dr. Juan José Morrone Lupi, por sus enseñanzas, consejos y discusiones para la finalización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis padres por todo el apoyo y confianza que me dieron desde que inicié este viaje. Sin ustedes no sería lo que soy y andaría perdido por la vida. Su ejemplo me inspira y su temple me conforta. Gracias por enseñarme que siempre lo que uno quiere se logran con voluntad y perseverancia. En verdad no sería nada sin ustedes.

A mis hermanos que con su cariño me han apoyado. Marian, gracias por estar ahí y darme palabras de aliento. Por ser mi cómplice, confidente y compañera de baile, me tuviste cuerdo mucho tiempo.

A Laura, que ha estado ahí en las buenas y las malas, me ha soportado, terapeado y aconsejado. Eres una de las razones por las que sigo mirando al horizonte, siempre me ha dicho que yo te enseño pero tu ejemplo me inspira a seguir. No imaginas lo que eres para mí y lo profundo que me has llegado al tuétano.

A mi familia porque siempre has estado ahí y han creído en mí. Irais y José gracias por impulsarme a crecer y dejarme ser parte de la vida de Renata. Juan Miguel y Denis gracias por acogerme en su casa y por su cálido cariño. A mi Tía Susana, Tía Mari y mi prima Isabel por siempre creer en mí y tolerarme. A mi tía Inés y mis primos Ricardo, José e Irene que me enseñaron tanto. A mi tío Chucho porque siempre ha estado ahí para mí. A mi tía Pipi por tener ese cálido cariño hacia mí. A mi tío Demetrio por enseñarme este camino, por su culpa soy biólogo, gracias por su ejemplo. A mis abuelas que sin su ejemplo, amor, enseñanzas yo no estaría en este camino.

Al Dr. José Luis Villalobos Hiriart, por sus enseñanzas, su ejemplo y su amistad. Me inspira a seguir superándome y a seguir adelante. Agradezco infinitamente su confianza para realizar este trabajo que tanto le apasiona y me contagia de ella.

Al Dr. Fernando Álvarez que me inició en este mundo de los crustáceos y que me acogió en la Colección Nacional de Crustáceos, hace unos cuantos años. Agradezco su amistad y confianza, sé que no se las otorga a cualquiera.

Al Dr. Gerardo Pérez Ponce por sus regaños y las discusiones que tuvimos, fueron piezas clave para la realización de este trabajo.

Al Dr. Juan José Morrone por escucharme y su confianza en la realización de este trabajo, su ejemplo nos inspira a muchos.

Al Dr. Carlos Salvador Pedraza Lara por su interés para que este trabajo saliera bien, a sus enseñanzas y comentarios durante este proceso

Al Dr. Francisco Vega Vera por sus comentarios y apuntes acertados.

A la M. en C. Andrea Rubí Jiménez Marín por las facilidades y enseñanzas para trabajar en el laboratorio de Biología Molecular del Departamento de Zoología del IB, UNAM.

A La Biól. Susana Guzmán por las facilidades y asesoría para el uso del microscopio de multicapas del Laboratorio de Microscopia y Fotografía de la Biodiversidad del IB. UNAM.

A Laura Márquez por su ayuda para generar las secuencias de este trabajo, en el Laboratorio de Biología Molecular y de la Salud del IB, UNAM.

Al M en C. Óscar Pérez y a la Biól. Ofelia Delgado porque con sus asesorías el término de esta tesis no hubiera sido posible.

Al Dr. Juan Carlos Ojeda por su ayuda para introducirme al mundo de la genética en cangrejos y por las secuencias proporcionadas, piezas clave en este trabajo.

A Rocío Rodiles por su paciencia y guiarme durante este proceso de titulación.

A mis compañeros de la Colección Nacional de Crustáceos, David, Jasiel, Lorena, Ittaí y Diana que estuvieron ahí para alentarme a seguir. A mi compañera la Atzimba, por acompañarme en este viaje y aprender juntos, aunque nos fuéramos dando de topes en el camino. Chavita por las palabras de ánimo.

Amis amigos que siempre han estado ahí para alentarme y darme su ejemplo como personas grandes que son Paulina, Caro, Chucho, Rachel, Ricardo, Sharif, Robert, Atziri y Carlos Rosas.

A la banda de PSC que mantuvo cuerdo en este camino. Mis maestros Beka, Edgar, Gaby, Beto y Chucho Azuara, gracias por su confianza e impulsarme a ser mejor cada día. A mis amigos del alma de #Todolomalosevabailando, Fer, Óscarin, Fredi, Elazar, Sofi, Sebas, Diana, Karina, Noemí y Sam. A Mariana por recordarme que un buen científico debe ser multidisciplinario si quiere hacer un cambio. A Nayel por sus consejos y palabrotas. A Chai por enseñarme a redactar, espero. A Majo que siempre estuvo ahí para escucharme, darme un consejo, jaladas de oreja y salidas a tomar pulque, gracias en verdad por tu cálida amistad. A mis compañeros de compañía Joselo, Ari, Ana Gaby, Manu, Laurita, Jimena, Adrián, Alexia y Pedro. A mi carnal Óscar por apoyarme en los tiempos difíciles y ser un ejemplo de persona. A Yaxi por su amistad y consejos que pusieron en perspectiva muchas cosas, neta gracias. A Yas por su amistad, ser mi cómplice y compañera de proyectos; sobre todo por recordarme que nada está perdido, todo depende de uno y ojalá que nuestros pasos sigan de cerca.

En verdad no tengo palabras para agradecerles a todos ustedes por estar a mi lado e impulsarme a seguir.

ÍNDICE GENERAL

| | |
|---|----|
| RESUMEN | 1 |
| ABSTRAC..... | 2 |
| INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 3 |
| Familia Pseudothelphusidae | 3 |
| <i>Morfología General</i> | 3 |
| JUSTIFICACIÓN | 8 |
| OBJETIVO GENERAL..... | 8 |
| ÁREA DE ESTUDIO | 8 |
| Capítulo 1. Taxonomía del género <i>Tehuana</i> Rodríguez y Smalley, 1972 | 10 |
| INTRODUCCIÓN..... | 10 |
| OBJETIVOS PARTICULARES | 10 |
| ANTECEDENTES | 12 |
| METODOLOGÍA..... | 13 |
| RESULTADOS | 13 |
| Género <i>Tehuana</i> Rodríguez y Smalley, 1972 | 15 |
| <i>Tehuana complanata</i> (Rathbun, 1905) | 16 |
| <i>Tehuana chontalpaensis</i> Villalobos y Álvarez, 2003..... | 22 |
| <i>Tehuana diabolis</i> (Pretzmann, 1980) | 27 |
| <i>Tehuana jacatepecensis</i> Villalobos y Álvarez, 2003 | 33 |
| <i>Tehuana lamellifrons</i> (Rathbun, 1893)..... | 43 |
| <i>Tehuana lamothei</i> Álvarez y Villalobos, 1994 | 48 |
| <i>Tehuana poglayenorum</i> (Pretzmann, 1980) | 53 |
| <i>Tehuana veracruzana</i> (Rodríguez y Smalley, 1972 | 67 |
| DISCUSIÓN..... | 73 |
| CONCLUSIONES | 78 |
| Capítulo 2. Filogenia del género <i>Tehuana</i> | 79 |
| INTRODUCCIÓN | 79 |
| Relaciones filogenéticas | 79 |
| Métodos de Inferencia Filogenética..... | 79 |
| Marcadores moleculares..... | 80 |
| ANTECEDENTES | 81 |
| OBJETIVOS | 82 |

| | |
|--|-----|
| METODOLOGÍA..... | 82 |
| Recolecta de datos | 83 |
| Datos Moleculares..... | 95 |
| Análisis Filogenéticos | 97 |
| Métodos de Inferencia..... | 98 |
| RESULTADOS | 100 |
| Reconstrucción filogenética | 100 |
| Morfológica | 100 |
| Molecular | 100 |
| Distancias genéticas | 104 |
| DISCUSIÓN..... | 106 |
| Comparación con hipótesis filogenéticas previas | 106 |
| <i>Caracteres morfológicos ¿informativos o no?</i> | 118 |
| <i>Variaciones morfológicas</i> | 121 |
| <i>Distancias genéticas</i> | 122 |
| <i>Complejidad de las técnicas moleculares</i> | 125 |
| CONCLUSIONES | 127 |
| LITERATURA CITADA..... | 128 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | |
|--|-----|
| Tabla 1. Diferencias morfológicas en las poblaciones afines a <i>T. jacatepecensis</i> | 42 |
| Tabla 2. Diferencias morfológicas en las poblaciones afines a e <i>T. poglayenorum</i> | 66 |
| Tabla 3. Ejemplares utilizados en el análisis morfológico..... | 84 |
| Tabla 4. Ejemplares utilizados en el análisis molecular | 96 |
| Tabla 5. Oligos implementados en este estudio | 96 |
| Tabla 6. Programas de PCR. | 97 |
| Tabla 7. Componentes del medio de PCR. | 97 |
| Tabla 8. Modelos de sustitución utilizados en este trabajo..... | 99 |
| Tabla 9. Distancias genéticas entre los géneros de la tribu Pseufothelphusini | 104 |
| Tabla 10. Distancias genéticas de clados principales..... | 104 |
| Tabla 11. Distancias genéticas de las especies del género <i>Tehuana</i> | 105 |
| Tabla 12. Distancias genéticas de los representantes del clado A..... | 105 |
| Tabla 13. Distancias genéticas entre los representantes del clado B. | 105 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Morfología externa de la familia Pseudothelphusidae | 5 |
| Figura 2. Porción frontal del caparazón. | 6 |
| Figura 3 Morfología general del primer par de gonópodos de los machos..... | 6 |
| Figura 4. Morfología general del primer par de gonópodos de los machos..... | 7 |
| Figura 5. Distribución y patrones de distribución del género <i>Tehuana</i> | 9 |
| Figura 6. Morfología general del gonópodo de los machos del género <i>Tehuana</i> ; | 11 |
| Figura 7. Morfología general del gonópodo de los machos del género <i>Tehuana</i> ; vista distal. | 12 |
| Figura 8. Figuras de los nuevos caracteres encontrados | 14 |
| Figura 9. Mapa de la distribución actualizada de la especie <i>Tehuana complanata</i> | 19 |
| Figura 10. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana complanata</i> | 20 |
| Figura 11. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana complanata</i> fma. Subestación Eléctrica | 21 |
| Figura 12. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana chontalpaensis</i> ; holotipo | 25 |
| Figura 13. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana chontalpaensis</i> ; paratipo, | 26 |
| Figura 14. Mapa de la distribución actualizada de la especie <i>Tehuana chontalpaensis</i> | 27 |
| Figura 15. Mapa de la distribución actualizada de la especie <i>Tehuana diabolis</i> | 30 |
| Figura 16. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana diabolis</i> | 31 |
| Figura 17. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana diabolis</i> ; topotipo, Lago de Catemaco | 32 |
| Figura 18. Mapa de la distribución actualizada de la especie <i>Tehuana jacatepecensis</i> | 36 |
| Figura 19. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana jacatepecensis</i> ; holotipo,..... | 37 |
| Figura 20. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana jacatepecensis</i> ; topotipo, Río Jacatepec. | 38 |
| Figura 21. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana jacatepecensis</i> fma. Ayotzintepec..... | 39 |
| Figura 22. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana jacatepecensis</i> fma. Nueva Era..... | 40 |
| Figura 23. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana jacatepecensis</i> fma. El Naranja..... | 41 |
| Figura 24. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana lamellifrons</i> ; topotipo, Arroyo Naranja. | 46 |
| Figura 25. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana lamellifrons</i> fma. Nizanda..... | 47 |
| Figura 26. Mapa de la distribución actualizada de la especie <i>Tehuana lamellifrons</i> | 48 |
| Figura 27. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana lamothei</i> | 51 |
| Figura 28. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana lamothei</i> fma. Tapilula..... | 52 |
| Figura 29. Mapa de la distribución actualizada de la especie <i>Tehuana lamothei</i> | 53 |
| Figura 30. Mapa de la distribución actualizada de la especie <i>Tehuana poglayenorum</i> | 57 |
| Figura 31. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana poglayenorum</i> ; topotipo | 58 |
| Figura 32. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana poglayenorum</i> ; topotipo, Río Basura | 59 |
| Figura 33. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana poglayenorum</i> fma. Río Col | 60 |
| Figura 34. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana poglayenorum</i> fma. Laguna Majahual..... | 61 |
| Figura 35. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana poglayenorum</i> fma. Nueva Victoria | 62 |
| Figura 36. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana poglayenorum</i> fma. Dos Amates..... | 63 |
| Figura 37. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana poglayenorum</i> fma. Cerro del Vigía..... | 64 |
| Figura 38. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana poglayenorum</i> fma. V. a Laguna Escondida .. | 65 |
| Figura 39. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana veracruzana</i> ; holotipo, | 70 |
| Figura 40. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana veracruzana</i> fma. Arroyo 2..... | 71 |
| Figura 41. Primer gonópodo del macho de <i>Tehuana veracruzana</i> fma. Arroyo 1..... | 72 |

| | |
|--|-----|
| Figura 42. Mapa de la distribución actualizada de la especie <i>Tehuana veracruzana</i> | 73 |
| Figura 43. Mapa de distribución de <i>T. poglayenorum</i> , <i>T. diabolis</i> y <i>T. veracruzana</i> | 74 |
| Figura 44. Gonópodo en vista cefálica de <i>T. poglayenorum</i> , <i>T. diabolis</i> y <i>T. veracruzana</i> | 74 |
| Figura 45. Mapa de la distribución de las poblaciones de <i>T. poglayenorum</i> revisadas..... | 75 |
| Figura 46. Gonópodo en vista cefálica de <i>T. lamellifrons</i> , <i>T. complanata</i> y <i>T. jacatepecensis</i> | 76 |
| Figura 47. Mapa de distribución de <i>T. complanata</i> , <i>T. jacatepecensis</i> y <i>T. lamellifrons</i> | 77 |
| Figura 48. Árbol de consenso del análisis de parsimonia. | 101 |
| Figura 49. Árbol concatenado resultante del Inferencia Bayesiana | 103 |
| Figura 50. Árbol consenso de mayoría obtenido en el análisis de Villalobos-Hiriart (2005) | 108 |
| Figura 51. Árbol resultante del análisis concatenado d Ojeda-Escoto (2017). | 110 |
| Figura 52. Mapa de la localización de las poblaciones El Naranjal y Nizanda..... | 112 |
| Figura 53. Distribución de las espeices de Los Tuxtlas así como <i>T. lamothei</i> y <i>T. chontalpaensis</i> .. | 112 |
| Figura 54. Mapa de distribución de <i>T. poglayenorum</i> , <i>T. diabolis</i> y <i>T. veracruzana</i> | 113 |
| Figura 55. Mapa de distribución de las poblaciones analizadas de <i>T. poglayenorum</i> | 113 |
| Figura 56. Diferencias entre las especies <i>T. lamellifrons</i> , <i>T. complanata</i> y <i>T. jacatepecensis</i> | 114 |
| Figura 57. Diferencias entre las especies <i>T. poglayenorum</i> , <i>T. diabolis</i> y <i>T. veracruzana</i> | 115 |
| Figura 58 Diferencias entre las especies <i>T. chontalpaensis</i> y <i>T. lamothei</i> | 116 |
| Figura 59. Mapa de distribución de las poblaciones de <i>T. jacatepecensis</i> | 117 |
| Figura 60. Tipos de espinas del borde lateral del proceso mesial | 117 |
| Figura 61. Árbol genético con los principales caracteres morfológicos mapeados..... | 120 |
| Figura 62. Hipótesis biogeográfica de Rodríguez (1986)..... | 124 |
| Figura 63. Hipótesis biogeográfica para el género <i>Tehuana</i> | 124 |

ÍNDICE DEL APÉNDICE

| | |
|---|-----|
| Apéndice 1. Árbol concatenado resultante del análisis de Máxima Verosimilitud. | 137 |
|---|-----|

RESUMEN

El género *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1972, comprende ocho especies de cangrejos dulceacuícolas de la familia Pseudothelphusidae, que se distribuyen a través de los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas. Se caracterizan por presentar, en el primer par de apéndices reproductores de los machos, una evidente prominencia meso-distal cónica, una constricción media en la superficie lateral y una fuerte carena en la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal. Su presencia a lo largo del sureste mexicano, abarca zonas con complejas historias geológicas, lo que ha influido en procesos de aislamiento y especiación en las poblaciones de las distintas especies que comprenden al género. Algunas evidencias de esto son las variaciones morfológicas que se registran los gonópodos de los machos a través de las diferentes poblaciones estudiadas y que hacen difícil su determinación taxonómica al nivel de especie. En el presente trabajo se indagó la posible presencia de especies crípticas dentro del género mediante dos reconstrucciones filogenéticas; morfológica, usando caracteres del primer par de apéndices reproductores de los machos y con evidencia molecular, analizando dos genes mitocondriales (16S y COI) y un nuclear (H3). Al empatar ambas filogenias y comparar los resultados con los de otros trabajos, se determinó que el género es de reciente formación, así como su radiación geográfica y por ende, la variación genética en algunos casos es muy baja. Sin embargo se pudo validar taxonómicamente y filogenéticamente el uso del proceso mesial, la forma, ornamentación y su tamaño es determinante para reconocer subgrupos, e inclusive algunas especies. Las variantes morfológicas registradas en los lóbulos de la proyección caudo-marginal no pudieron validarse con estos resultados. Se concluyó que la reciente formación del género pudo ser factor fundamental para que la región barcoding fuera poco informativa. Por lo que es necesaria la integración de más evidencia molecular para poder dar solución a estos problemas, por lo que se sugiere probar con otros marcadores que tengan mayor variabilidad.

ABSTRAC

The genus *Tehuana* Rodríguez and Smalley, 1972, comprises eight species of freshwater crabs of the family Pseudothelphusidae, which are distributed throughout the states of Veracruz, Oaxaca, Tabasco and Chiapas. They are characterized by an evident meso-distal conical prominence, a medium constriction on the lateral surface and a strong hull on the internal surface of the proximal lobe of the caudo-marginal projection. Its presence throughout southeastern Mexico includes areas with complex geological histories, which has influenced processes of isolation and speciation in the populations of the different species that comprise the genus. Some evidences of this are the morphological variations registered by the gonopods of the males through the different populations studied, which make difficult their taxonomic determination at the species level. In the present work, the possible presence of cryptic species within the genus was investigated by means of two phylogenetic reconstructions; morphological, using characters from the first pair of male reproductive appendages and with molecular evidence, analyzing two mitochondrial genes (16S and COI) and one nuclear (H3). By tying both phylogenies and comparing the results with those of other studies, it was determined that the genus is of recent formation, as well as its geographical radiation and therefore, the genetic variation in some cases is very low. However, it was possible to validate taxonomically and phylogenetically the use of the mesial process, its shape, ornamentation and size are determinant to recognize subgroups, and even some species. The morphological variants registered in the lobes of the caudo-marginal projection could not be validated with these results. It was concluded that recent formation of the genus may have been a key factor in making the barcoding region was uninformative. It is necessary to integrate more molecular evidence in order to solve these problems, so it is suggested to try with other markers that have greater variability.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Actualmente, los decápodos dulceacuícolas mexicanos suman 178 especies y pertenecen a siete familias: Atyidae De Haan, 1849, Alpheidae Rafinesque, 1815, Cambaridae Hobbs, 1942, Glyptograpsidae Schubart, Cuesta y Felder, 2002, Palaemonidae Rafinesque, 1815, Trichodactylidae H. Milne Edwards, 1853 y Pseudothelphusidae Ortmann, 1893 (Álvarez *et al.*, 2011; 2014; Rosas-Hernández, 2012). Su distribución abarca la totalidad del territorio nacional, aunque ésta es limitada; depende de la presencia de cuerpos de agua dulce así como de su estado de conservación, también de factores ambientales, biológicos, ecológicos e inclusive geográficos se suman para moldear y definir su área de distribución (Villalobos y Álvarez, 1997; Rojas *et al.* 1997; Camacho *et al.*, 1997; Villalobos-Hiriart, 2005; Álvarez *et al.*, 2012; Ojeda-Escoto, 2017). La capacidad de respuesta de estos organismos a las limitantes antes descritas, puede generar, entre otras cosas, endemismos. En lo que respecta a los decápodos dulceacuícolas mexicanos, factores como los que se mencionaron anteriormente han influido a tal grado que el 70% de las especies se encuentran únicamente en nuestro país; incluso, en algunas familias este porcentaje se incrementa hasta alcanzar valores de entre el 90 y el 100% (Álvarez *et al.*, 2014; Cumberlidge *et al.*, 2014).

Familia Pseudothelphusidae

La familia Pseudothelphusidae se encuentra ubicada dentro del infraorden Brachyura Linnaeus, 1758, y la superfamilia Pseudothelphusoidea Ortmann, 1893. Internamente, se organiza en dos subfamilias, 49 géneros y más de 300 especies. En México, se tienen registradas 66 especies y 17 géneros, agrupados en tres tribus: Hypolobocerini, Potamocarcinini y Pseudothelphusini (Villalobos-Hiriart, 2005; Villalobos y Álvarez, 2008). En cuanto a riqueza específica, México posee la segunda mayor concentración de especies de la familia en Latinoamérica, después de Colombia (Cumberlidge *et al.*, 2014).

En gran medida esto se debe a la tribu Pseudothelphusini, ya que presenta la mayor distribución geográfica y riqueza específica sobre el territorio nacional (Rosas-Hernández, 2012; Álvarez *et al.*, 2014). Ésta última, se encuentra organizada en cuatro géneros: *Pseudothelphusa* De Saussure, 1857, *Smalleyus* Álvarez, 1989, *Disparithelphusa* Smalley y Adkison, 1984 y *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1972 (Villalobos y Álvarez, 2008; Rosas-Hernández, 2012; Ojeda-Escoto, 2017).

Morfología General

Villalobos-Hiriart (2005) enlista las características morfológicas de la subfamilia Pseudothelphusinae de la siguiente manera:

Poseen una forma corporal típica de los cangrejos verdaderos; el caparazón es deprimido dorso-ventralmente y transversalmente ovalado. La frente está delimitada por un borde inferior, aunque existe la posibilidad de que también se presente un borde superior bien definido. Los lóbulos postfrontales, o también llamados epigástricos, son discernibles y a menudo están separados por un surco medio. El margen anterolateral con frecuencia está armado con gránulos, denticulos y en ocasiones con espinas o tubérculos. Generalmente el surco cervical es evidente. Las regiones del caparazón están ligeramente marcadas; la gástrica se encuentra flanqueada posterolateralmente

por hendiduras o cicatrices discernibles; las regiones branquiales están bien delimitadas y sobresalen del resto de la superficie del caparazón (**Fig. 1 A**).

Las anténulas están alojadas en fosas transversales, ubicadas debajo de la frente. El flagelo antenular es corto y está constituido por un segmento distal oval; el cual, se encuentra ornamentado por una franja de cerdas capitadas que se extiende a lo largo del margen interno. Algunas veces también se puede observar en el penúltimo segmento, la presencia de una proyección del ángulo distal externo, esbelta, cilíndrica y de diferentes longitudes.

El tercer par de maxilípedos tiene el endópodo aplanado y cubren completamente la cavidad bucal; isquio de forma trapezoidal. Mero tan ancho como el isquio, con el margen anterior redondeado o recto. Palpo articulado en el ángulo interno del mero, constituido por tres artejos siendo el distal el más alargado, éste se encuentra ornamentado con fleco de cerdas que se extiende por el borde mesial hasta llegar al ápice. Exópodo, por lo general, esbelto, no termina en un flagelo segmentado y es ligeramente más corto que el borde externo del isquio del endópodo (**Fig. 2**).

Cámara branquial recubierta por un epitelio perforado y altamente vascularizado, también llamado “pseudopulmón” que le confiere la capacidad de realizar, hasta cierto punto, respiración aérea. Las aberturas branquiales eferentes expuestas, las cuales, están formadas por un reborde del epistoma y por el margen anterior del mero del tercer maxilípedo (**Fig. 2**). Orificios genitales masculinos localizados en la coxa del quinto par de patas, de donde emerge el pene y el cual es un tubo de tejido flexible, que introduce su porción final en uno de los orificios proximales del primer par de pleópodos o gonópodos.

La identificación taxonómica del grupo está determinada por la morfología del primer par de gonópodos de los machos (**Fig. 3 y 4**). Villalobos-Hiriart (2005) menciona que los siguientes caracteres que definen a la tribu Pseudothelphusini: 1) Porción apical puede estar o no ornamentada con pequeñas espinas y espínulas agudas. 2) Tercio distal con torsión en dirección al eje medio del cuerpo, que se hace evidente a lo largo de la sutura marginal. 3) Cavidad del ápice en forma de U o subcircular. 4) Superficies caudal y marginal fusionadas, dando lugar a la proyección caudo-marginal que se expande en la porción distal, dicha proyección puede tener forma de hacha, uni, bi o trilobulada. 5) Lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, generalmente, con forma de hacha. 6) Lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, varía en tamaño, forma y disposición, además, presenta un cierto grado de fusión con el lóbulo proximal; si está bien desarrollado, puede presentar forma de un diente triangular o redondeado, separado del lóbulo proximal por una muesca corta en forma de U o V; además, puede estar reducido a una o varias espinas, inclusive puede estar ausente. 7) Proceso mesial puede encontrarse modificado en diferentes formas, reducido a una estructura cilíndrica, extendido como una placa triangular o subrectangular, inclusive como un proceso laminar grande con forma irregular que sobrepasa el ápice del gonópodo; en todos los casos cierra la cavidad ápice en vista cefálica. 8) El lóbulo meso-distal puede estar presente o ausente.

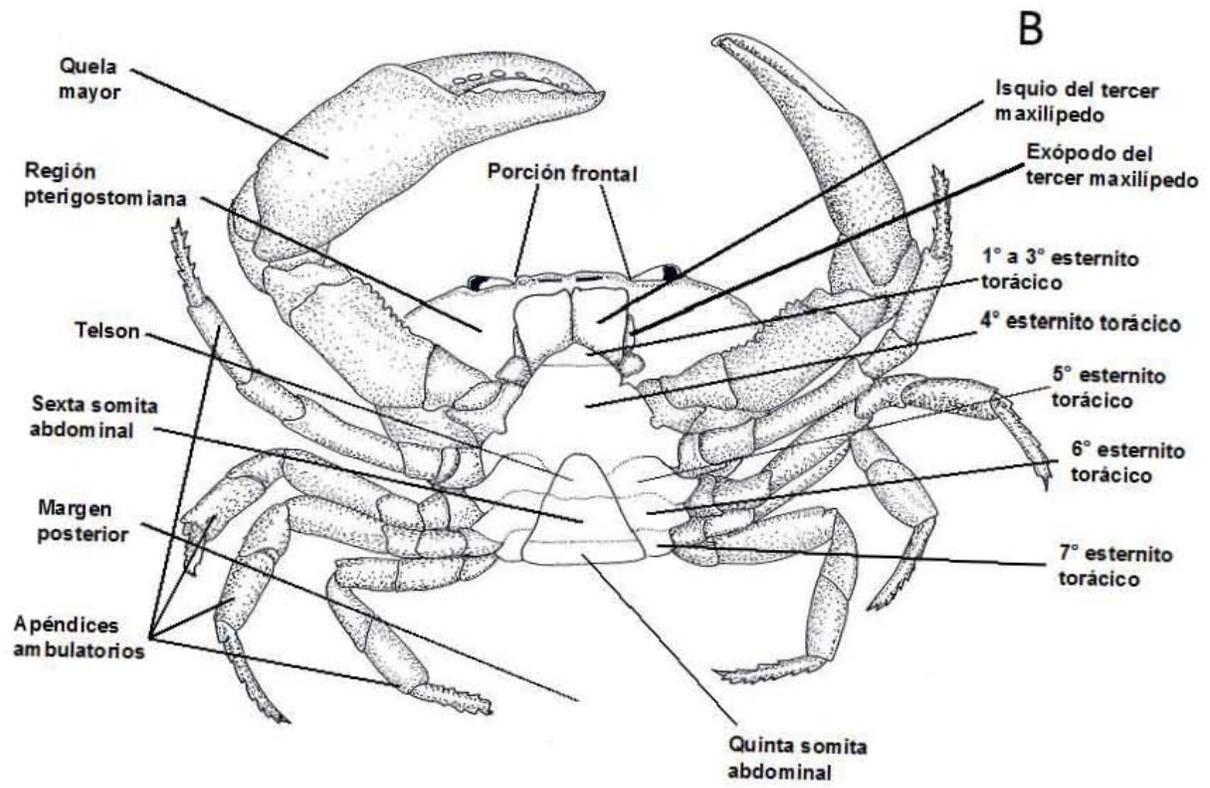
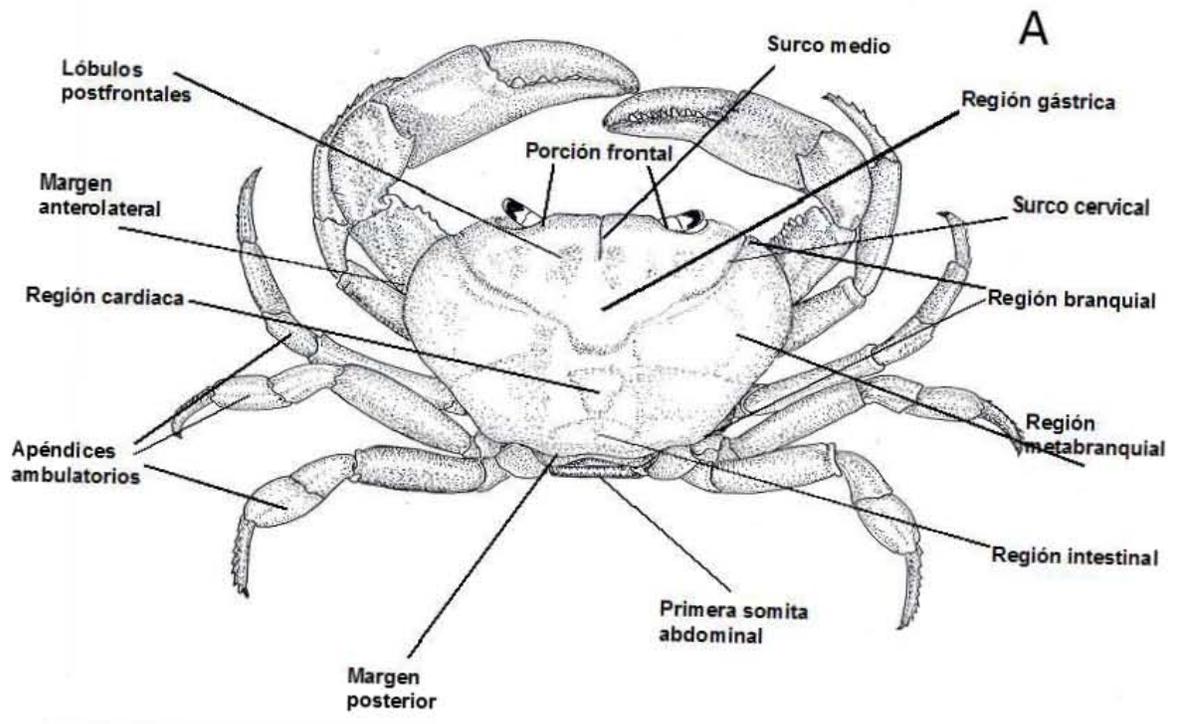


Figura 1. Morfología externa de la familia Pseudothelphusidae (tomado de Villalobos-Hiriart, 2005).

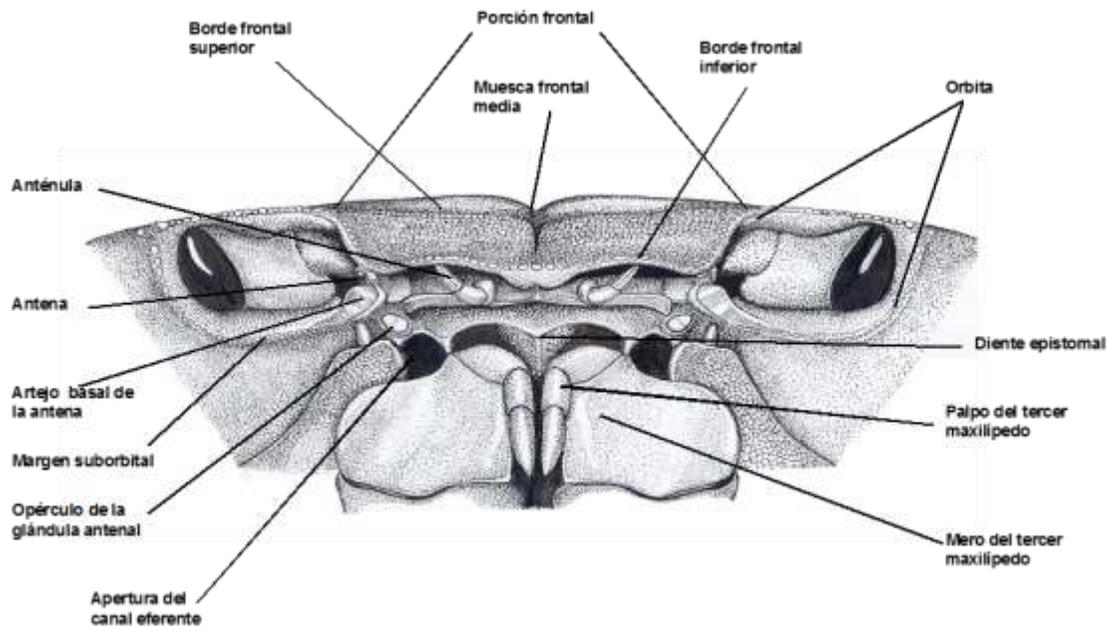
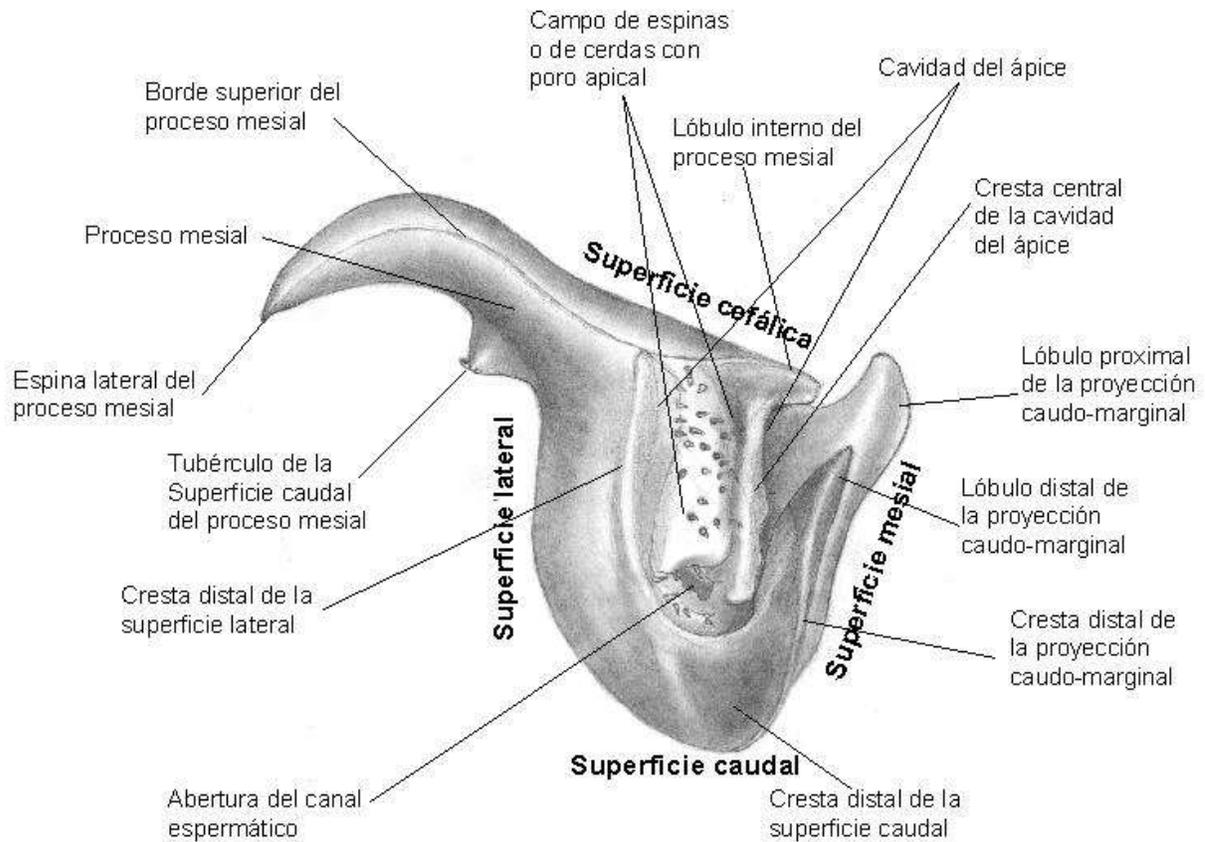


Figura 2. Porción frontal del caparazón (tomado de Villalobos-Hiriart, 2005).



VISTA DISTAL

Figura 3 Morfología general del primer par de gonópodos (G1) de los machos; vista distal (tomado de Villalobos y Álvarez, 2008).

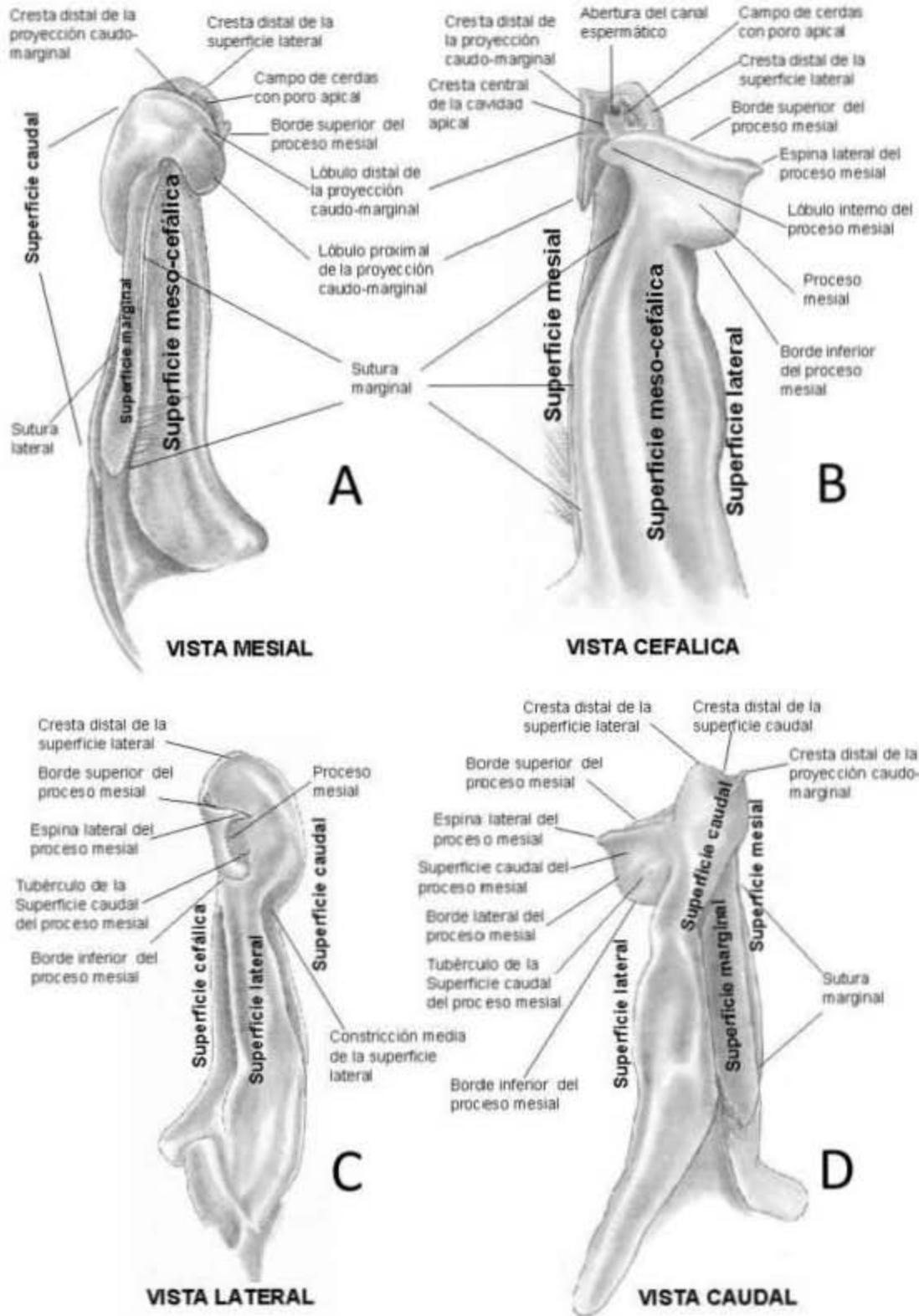


Figura 4. Morfología general del primer par de gonópodos (G1) de los machos; A) vista mesial, B) vista frontal, C) vista lateral y D) vista caudal (tomado de Villalobos y Álvarez, 2008).

JUSTIFICACIÓN

Actualizar la información de los grupos taxonómicos es de vital importancia para el conocimiento de la biodiversidad. Además, en grupos vulnerables como son los organismos dulceacuícolas, es necesario generar la mayor información posible, en vista de la creciente amenaza que se cierne sobre sus hábitats naturales

Trabajos filogenéticos previos han validado la monofila del género *Tehuana*; también han reconocido la división del género en diferentes clados, esto dependiendo del tipo de evidencia que se esté utilizando, morfológica o molecular (Villalobos-Hiriart, 2005; Villalobos y Álvarez, 2010; Ojeda-Escoto, 2017). Esto es interesante, ya que si se consideran ambas evidencias la hipótesis resultante sería lo suficientemente robusta como para establecer las relaciones filogenéticas de las especies del género.

De acuerdo con Villalobos-Hiriart (2005) dentro del género *Tehuana* existen poblaciones que presentan una gran variabilidad morfológica en los apéndices reproductores de los machos; lo cual, hace confusa su determinación taxonómica. Las poblaciones que comprende la especie *T. poglayenorum* y las poblaciones que se distribuyen en la región que se encuentra entre los estados de Oaxaca y Veracruz presentan problemas taxonómicos severos. En este sentido, un estudio molecular podría dar luz en lo que representan estas variaciones, simples variaciones morfológicas o la presencia de un complejo de especies. Lo cual podría, incluso a rectificar especímenes mal identificados dentro del acervo de la CNCR. Los complejos de especies le imponen un reto a la taxonomía, ya que reconocer así como delimitar a las especies que los conforman se vuelve una tarea problemática y muchas veces los métodos taxonómicos tradicionales no son suficientes para diferenciarlas. Esto a su vez conlleva a otro tipo de situaciones que repercuten directamente en diferentes campos como la ecología, sistemática, y sobre todo en el conocimiento de la biodiversidad; éste último fundamental para el establecimiento de áreas de conservación (Godfray, 2002; Benoít, 2005; Winker, 2005; Brickford *et al.*, 2007; Schlick-Steiner *et al.*, 2007).

OBJETIVO GENERAL

Inferir las relaciones filogenéticas de las especies del género *Tehuana*, mediante el uso de caracteres morfológicos y moleculares.

ÁREA DE ESTUDIO

Se encuentra delimitada por el área de distribución registrada para el género (Villalobos-Hiriart, 2005; Rosas-Hernández, 2012), la cual, comprende parte de los estados de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas (**Fig. 5**).

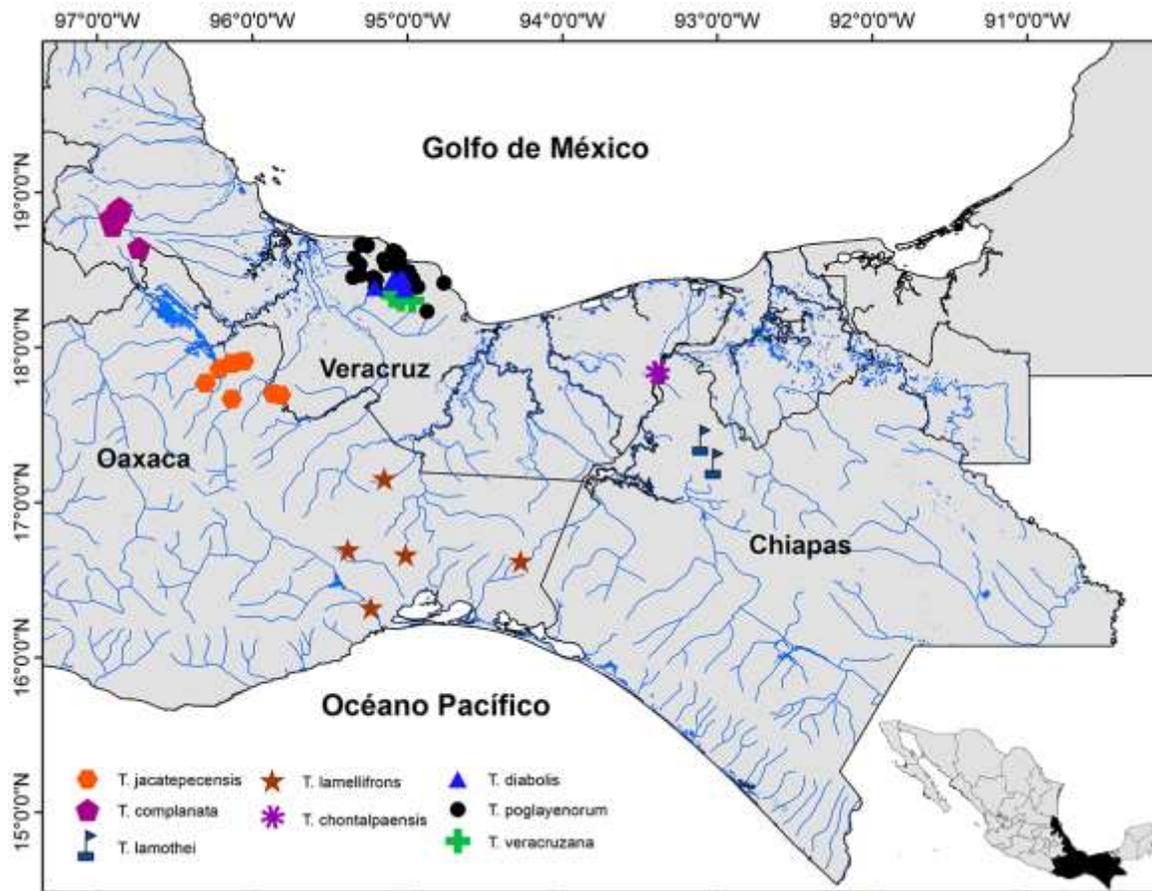


Figura 5. Distribución y patrones de distribución del género *Tehuana*

El área se extiende desde la región de Los Tuxtlas en la vertiente del Golfo de México hacia las estribaciones de la Sierra Madre de Oaxaca y la Sierra Atravesada, cruzando la cabecera del Río Tonalá hasta Ixtacomitán, Chiapas. Además, atraviesa el Istmo de Tehuantepec hasta el Río Tehuantepec y Matías Romero, Oaxaca.

La información compilada de las diversas actividades realizadas en este trabajo fue dispuesta en dos capítulos. El primero, aborda la taxonomía del género; mediante la presentación de fichas de identificación para cada especie. Las cuales, fueron tomadas del trabajo de Villalobos-Hiriart (2005) y complementadas con la revisión al acervo de la CNCR; se corrigieron lotes mal identificados, se agregaron nuevos registros y se incluyeron nuevos caracteres morfológicos. Además, se elaboraron nuevos mapas de distribución.

El segundo capítulo presenta los resultados obtenidos de los análisis de inferencia filogenética; se explica detalladamente la metodología para cada uno de los análisis, las diferencias entre los resultados obtenidos para cada análisis, la validez taxonómica de los caracteres morfológicos usados para definir al género así como a las especies que comprende y por último, un pequeño apartado en donde se discute la complejidad de las técnicas moleculares.

Capítulo 1

Taxonomía del género *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1972

INTRODUCCIÓN

El género *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1972 pertenece a la tribu Pseudothelphusini, siendo el segundo género con mayor riqueza específica, superado únicamente por el género *Pseudothelphusa* De Saussure, 1958. Agrupa a ocho especies que se distribuyen en la región sureste del país, desde la porción centro-sur de Veracruz pasando por Tabasco hasta llegar a Chiapas; en la vertiente del Pacífico en la Sierra norte de Oaxaca cruzando partes del istmo de Tehuantepec hasta la vertiente del Pacífico de dicho estado; lo cual, hace de este taxón un grupo de interés biogeográfico (Villalobos-Hiriart, 2005; Villalobos y Álvarez, 2008; 2010; Rosas-Hernández, 2012).

El género *Tehuana* se distingue por la morfología y ornamentación del primer par de gonópodos de los machos que lo diferencian del género *Pseudothelphusa*, que ha sido propuesto como su grupo hermano (**Fig. 6 y 7**) (Villalobos-Hiriart, 2005; Villalobos y Álvarez, 2010). Dichos apéndices reproductores son esbeltos, cilíndricos proximalmente y comprimidos distalmente; el eje principal presenta una constricción media en la superficie lateral del eje principal (**Fig. 6 D**); en vista mesial, de la placa caudo-marginal surge un lóbulo cónico evidente en posición meso-distal (**Fig. 6 A**); en la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, sobresale una carena fuerte (**Fig. 6 C**) (Villalobos-Hiriart, 2005; Villalobos y Álvarez, 2008; 2010). A pesar de que se conoce la morfología del gonópodo de las especies de género *Tehuana*, en algunas poblaciones de estas se presentan variaciones en los elementos apicales de dicho apéndice, lo que dificulta su determinación taxonómica. Dichas poblaciones corresponden a zonas con una orografía compleja, que las mantiene separadas entre sí y puede ser que este aislamiento sea un factor determinante para la presencia de dichas variaciones. Por eso, algunas poblaciones no han podido ser estudiadas a fondo para determinar si conforman complejos de especies que tienen que ser resueltos o si se trata de simples variaciones intra-específicas (Villalobos y Álvarez, 2008; 2010).

OBJETIVOS PARTICULARES

- Corroborar la identificación taxonómica de los registros de ejemplares del género *Tehuana* depositados en la CNCR.
- Reconocer, describir e ilustrar las variaciones morfológicas de los elementos apicales de los gonópodos de los machos, en las distintas localidades donde se ha registrado cada una de las especies.
- Presentar mapas actualizados de distribución geográfica de cada una de las especies reconocidas.

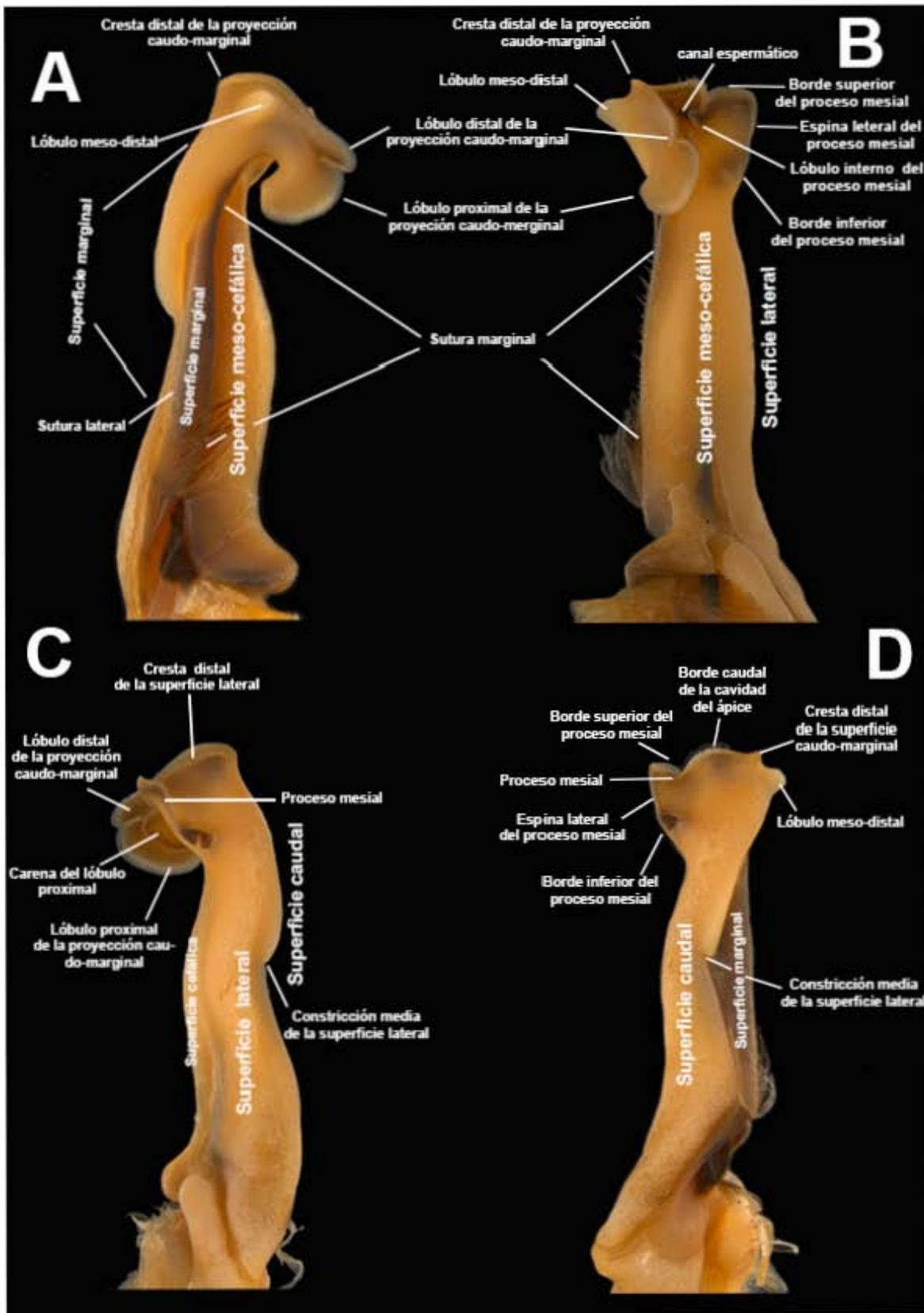


Figura 6. Morfología general del gonópodo de los machos del género *Tehuana*; A) vista mesial, B) vista frontal, C) vista lateral y D) vista caudal.

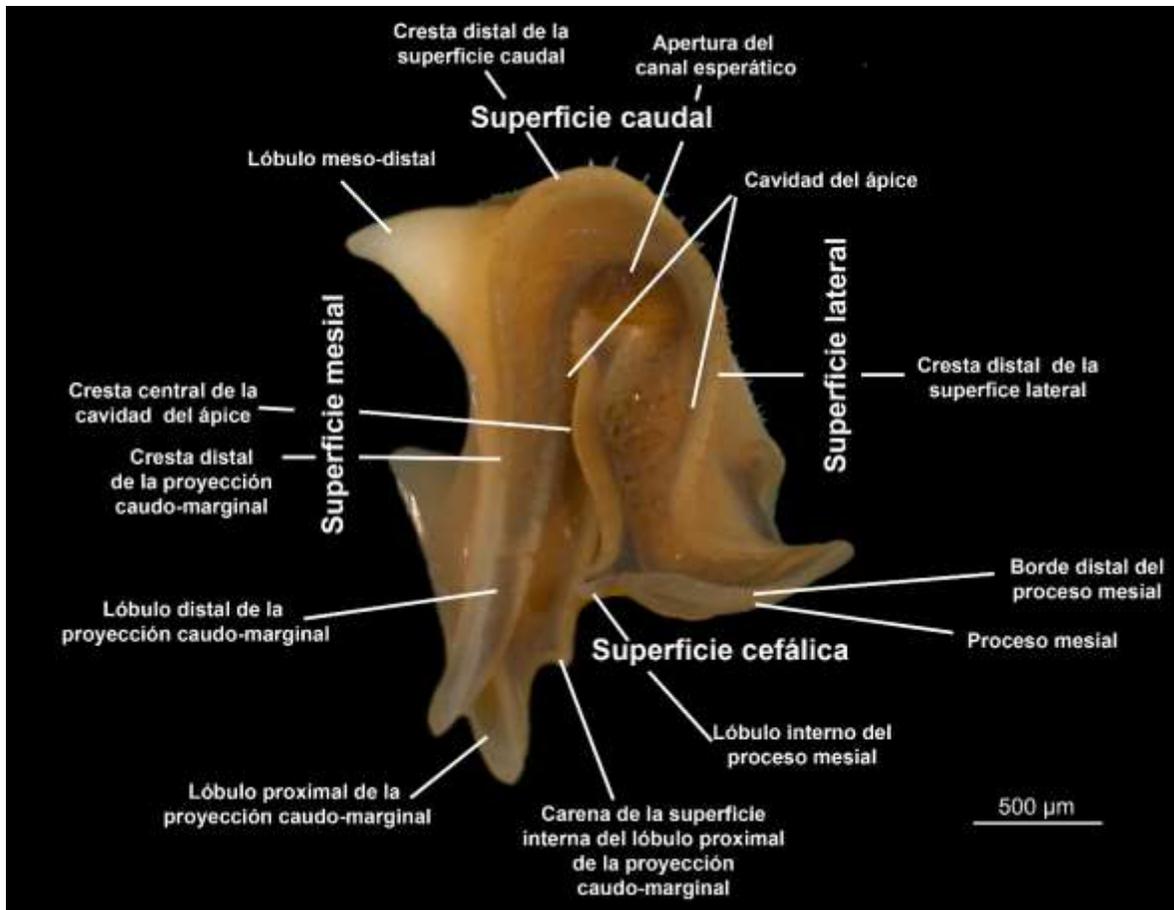


Figura 7. Morfología general del gonópodo de los machos del género *Tehuana*; vista distal.

ANTECEDENTES

Rodríguez y Smalley (1972) fueron los primeros autores en reconocer la existencia del género *Tehuana*, a pesar de que presentan caracteres únicos para ellos, la similitud con el género *Pseudothelphusa* era tal que lo consideraron como un subgénero de éste. Posteriormente, Pretzmann (1972) volvió a reconocer al grupo como uno de los tres subgéneros que comprendía el género *Pseudothelphusa*, además presentó la primera descripción formal del grupo; este trabajo formó parte de una compilación monográfica de los ejemplares de la familia Pseudothelphusidae depositados en varios museos europeos y americanos.

Rodríguez en 1982 realizó una revisión de los cangrejos de agua dulce del continente americano, donde elevó de categoría taxonómica a los tehuanos de subgénero a género y reconoció su validez taxonómica. En 1994, Álvarez y Villalobos describieron dos especies de la tribu Pseudothelphusini, una de ellas *T. lamothei*, además reubicaron a la especie *P. guerreroensis* en el género *Tehuana*. Para 2003, Villalobos y Álvarez describen dos especies del género *Tehuana*, *T. chontalpaensis* y *T. jacatepecensis*. Villalobos-Hiriart (2005) realizó un análisis filogenético donde validó la naturaleza monofilética del género *Tehuana*; además, discutió que el grado de desarrollo del proceso mesial es fundamental para reconocer linajes dentro del género. Por otro lado, reubicó a la especie *T. guerreroensis* en el género *Pseudothelphusa*. Por último, Villalobos y Álvarez (2008, 2010) enlistaron a las especies de la familia Pseudothelphusidae citadas hasta ese momento para

América y presentaron una hipótesis filogenética para la tribu Pseudothelphusini. Además, discutieron la compleja distribución geográfica de algunas de las especies del género *Tehuana*, y su posible influencia en la generación de variaciones morfológicas del gonópodo de los machos, posiblemente debido a procesos intrínsecos de especiación que aún no han podido ser demostrados.

METODOLOGÍA

Se revisó el acervo de la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) para obtener los frascos que contenían individuos pertenecientes al género *Tehuana*. Se seleccionaron a los individuos de mayor tamaño, principalmente machos, para observar con detalle las estructuras de importancia taxonómica en el apéndice reproductor. A los individuos obtenidos se les corroboró su determinación taxonómica con ayuda del trabajo de Villalobos-Hiriart (2005). Además, para facilitar los trabajos tanto de observación como de descripción, se disectaron los gonópodos derechos de los machos para ser fotografiados en el microscopio de multicapas, *Leica*, resguardado en el Laboratorio de Microscopia y Fotografía de la Biodiversidad del Instituto de Biología, UNAM.

Cabe mencionar que se exploraron otros caracteres que ayudaron a reforzar la distinción taxonómica entre las formas que comprenden las especies del género, rasgos que también fueron utilizados en el análisis filogenético de este trabajo. Dichos atributos fueron descritos y utilizados para complementar las descripciones realizadas por Villalobos-Hiriart (2005) que además, son presentadas en esta tesis.

Con este ejercicio se pudieron actualizar datos de registro y corregir determinaciones de algunos organismos depositados en la CNCR. Por último, se actualizaron los datos de distribución de cada especie y se generaron mapas nuevos.

RESULTADOS

Se revisó un total de 145 frascos, de los cuales el 90% poseían individuos que constituyeron la revisión taxonómica; el 10% contenían organismos juveniles, hembras o machos en mal estado que no facilitaron su revisión taxonómica. Estos frascos fueron catalogados como afines a alguna especie dependiendo de su distribución geográfica.

Por otro lado, se propone el uso de tres caracteres que deben ser incluidos en las diagnósis de las especies del género para facilitar su reconocimiento y distinción. 1) Las proporciones morfométricas que guardan los lóbulos de la proyección caudo-marginal (**Fig. 8 a-c**). 2) La relación entre la amplitud de la carena y el tamaño del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal (**Fig. 8 f**). Por último, 3) la forma del lóbulo interno del proceso mesial, en vista distal (**Fig. 8 d y e**).

Con la revisión se corrigió la determinación taxonómica de varios individuos, particularmente los que se distribuyen en la Región de los Tuxtlas, Veracruz, donde se observaron diversos problemas de identificación por la variaciones que presentaron los procesos apicales de los gonópodos de los machos, esto puede reflejar el grado de aislamiento que presentan entre sí, que en términos geológicos es muy reciente (Villalobos-Hiriart, 2005; Villalobos y Álvarez, 2010; Ojeda-Escoto, 2017). Puntualmente, las poblaciones que comprende la especie *T. poglayenorum*, presentaron

diversas variaciones morfológicas dependiendo de la posición geográfica de su localidad de procedencia; lo cual, podría indicar la presencia de un complejo de especies en la región.

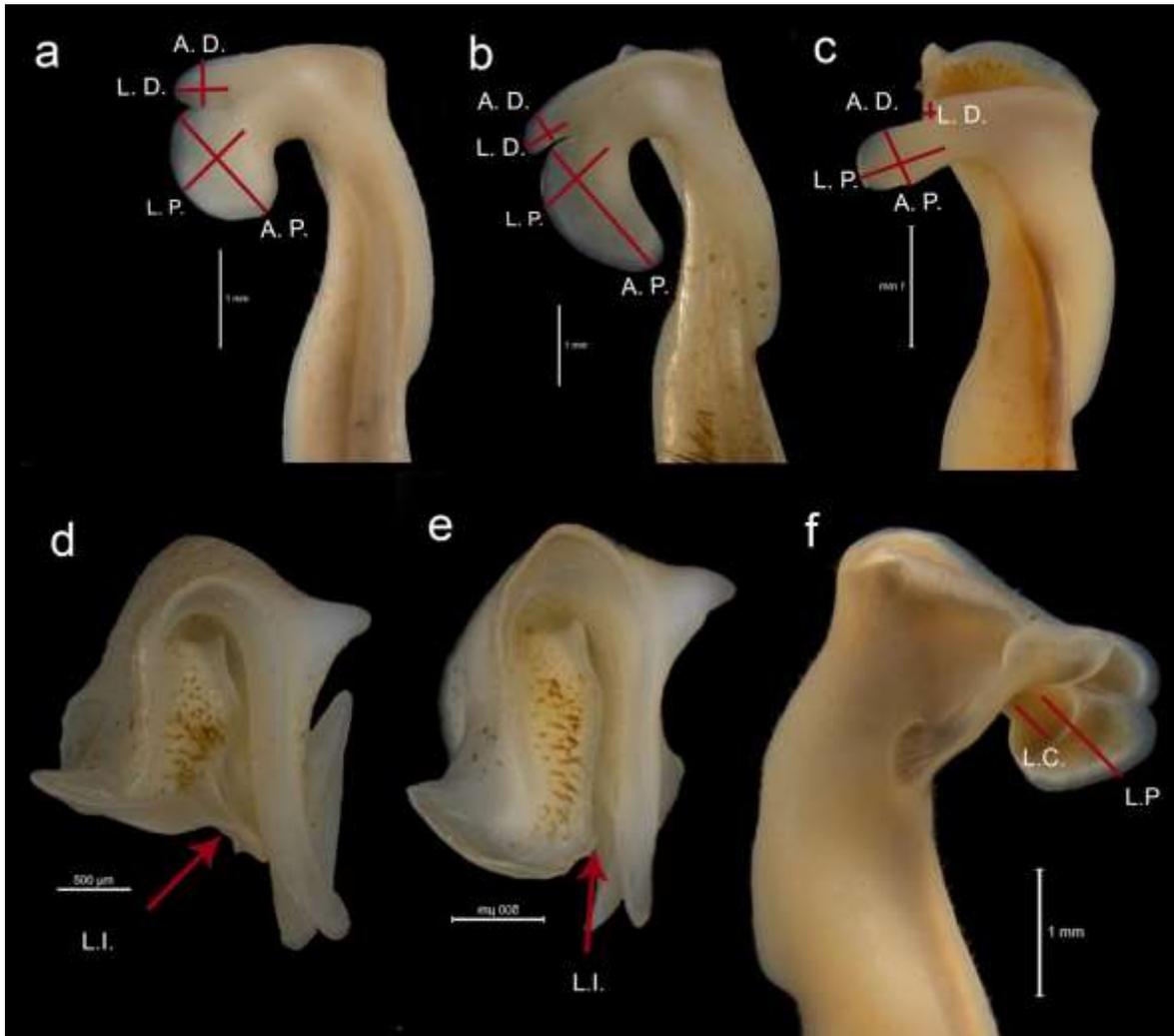


Figura 8. Figuras de los nuevos caracteres encontrados; a-c) lóbulos de la proyección caudo-marginal; d y e) Lóbulo interno del proceso mesial; f) carena de la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal. **A.D.)** Alto del lóbulo distal; **L.D.)** Largo del lóbulo distal; **A.P.)** Alto lóbulo proximal; **L.P.)** Largo Lóbulo proximal. **L.I.)** Lóbulo interno. **L.C.)** Longitud de la carena.

En el caso de las poblaciones provenientes de la región de Tuxtepec cerca la Sierra Norte de Oaxaca, ocurrió lo mismo. En este caso fue un poco detectable debido a que al grupo al que pertenece, presenta una marcada homogeneidad morfológica en el gonópodo del macho. Pero al revisar las proporciones del lóbulo interno del proceso mesial, se pudo reconocer cierta variación correspondiente con su distribución geográfica; esto también fue observado en poblaciones previamente reconocidas como *Tehuana jacatepecensis*.

A continuación se presentan las fichas de identificación resultantes de esta revisión, donde se incluyen los nuevos caracteres usados, así como los registros actualizados de cada especie.

Tratamiento taxonómico

Género *Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1972

(Figuras 6 y 7)

Pseudothelphusa (*Tehuana*) Pretzmann, 1971: 22; 1972: 107. Rodríguez y Smalley, 1972: 76. Pretzmann, 1975: 300.

Tehuana Rodríguez, 1982: 129. Villalobos y Álvarez, 2003: 228. Villalobos-Hiriart, 2005: 195. Álvarez *et al.*, 2007: 191. Villalobos y Álvarez, 2008: 279. Villalobos y Álvarez, 2010: 474. Álvarez *et al.*, 2011: 289. Ojeda-Escoto, 2017: 44.

Diagnosis- Primer par de gonópodos del macho más esbeltos que en el género *Pseudothelphusa*, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. Porción apical con o sin ornamentación, si presenta, ésta es a manera de espínulas agudas diminutas, ubicadas en las crestas distales. Además, presentan una fuerte prominencia en la porción distal de la superficie mesial (prominencia meso-distal), que puede tener diversos tamaños así como formas: cónica o comprimida caudo-cefálicamente; la base puede tener diversos grosores; el ápice puede ser subagudo o redondeado, inclusive puede tener diversas inclinaciones. Tercio distal con cierto grado de torsión en dirección hacia el eje medio del cuerpo, evidente a lo largo de la sutura marginal. En vista mesial, proyección caudo-marginal es bilobulada; lóbulo distal siempre como un diente redondeado de buen tamaño; salvo en *T. lamothei* que es más bien pequeño; separado del lóbulo proximal por una incisión tan larga como el propio lóbulo distal o por una muesca estrecha. Generalmente, la longitud y altura de este lóbulo, son las mismas; aunque existen poblaciones que guardan una proporción diferente, altura dos veces la longitud o viceversa. Lóbulo proximal con frecuencia es su circular u ovalado, excepto en *T. veracruzana* el cual lo presenta en forma de hacha con la porción proximal ampliamente redondeada y generalmente dirigida hacia la base del gonópodo. Superficie interna del lóbulo proximal con una carena longitudinal o circular bien marcada; su cobertura es variable, puede cubrir una tercera parte, la mitad o casi la totalidad de la superficie. La proporción de altura y longitud que se guarda en el lóbulo proximal es variable, depende de la especie que se esté observando. En vista cefálica; el proceso mesial puede estar reducido a una estructura digitiforme con forma de cuchara o bien, puede tener una forma laminar expandida y bien desarrollada. Generalmente está en posición transversal al eje principal del gonópodo, con el margen superior redondeado o recto, dependiendo del caso. Lateralmente, puede presentar o no ornamentación, si la tiene puede ser en forma de un diente pequeño o espina fuerte. En vista lateral, la constricción de la superficie lateral está, aproximadamente en la mitad del eje principal del gonópodo. En vista distal, cavidad del ápice en forma de U, con la abertura del canal espermiático en posición caudal; campo de espinas estrecho, pegado a la cresta lateral, armado con cerdas con poro terminal, dispuestas irregularmente en una franja caudo-cefálica. El lóbulo interno del proceso mesial presenta diferentes formas y por lo general, termina con un ápice agudo. Caparazón con el margen frontal superior presente, de moderadamente a bien marcado por una hilera de tubérculos bajos y redondeados. Terceros maxilípedos con el mero, por lo general, un poco más ancho que largo y con el margen anterior redondeado.

Especie tipo.- *Tehuana lamellifrons* Rathbun, 1893.

Distribución.- Las especies que integran al género *Tehuana* se distribuyen en la parte sureste del territorio mexicano y parte del istmo de Tehuantepec:

- 1.- En la vertiente del Golfo de México en la región de Los Tuxtlas, Ver.
- 2.- La franja delimitada por la costa sur de Veracruz y la sierra Madre de Oaxaca.
- 3.- Hacia el sur siguiendo las estribaciones de la sierra Madre de Oaxaca y la Sierra Atravesada hasta la cabecera de la cuenca del río Tonalá y un poco más hacia el este a Ixtacomitán, Chiapas.
- 4.- Hacia el sur a través del istmo de Tehuantepec hasta el río Tehuantepec y Matías Romero, Oaxaca.

Observaciones.- Por la morfología del primer par de gonópodos del macho, el género *Tehuana* podría presentar una estrecha relación con *Pseudothelphusa*; del cual, se distingue por la presencia de cuatro caracteres: la forma general de este apéndice, esbelto y cilíndrico en la mitad proximal y comprimido en la distal. La ubicación de la constricción lateral en la mitad de la longitud del eje principal. La presencia de una carena fuerte en la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal y la existencia de una prominencia meso-distal. Dentro de las especies que conforman al género *Tehuana* existen dos patrones básicos en la morfología del primer par de gonópodos, los cuales están determinados por el grado de desarrollo del proceso mesial.

***Tehuana complanata* (Rathbun, 1905)**

(Figuras 10 y 11)

Pseudothelphusa complanata Rathbun, 1905: 303, fig. 3. Coifmann, 1939: 107. Pretzmann, 1965: 10.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) lamellifrons gruneri Pretzmann, 1968: 7.

Pseudothelphusa (Tehuana) cordobensis Rodríguez y Smalley, 1972: 77, fig. 8.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana lamellifrons Bott, 1970: 334, figs. 11-13.

Potamocarcinus (Raddaus) bocourti complanatus Pretzmann, 1971: 20; 1972: 78, fig. 18.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) lamellifrons gruneri Pretzmann, 1971: 22.

Pseudothelphusa (Tehuana) complanata Türkay, 1978: 145.

Tehuana complanata Rodríguez, 1982: 131, fig. 85. Villalobos, 1982: 221. Villalobos *et al.*, 1993: 284. Villalobos y Álvarez, 2003: 228. Villalobos-Hiriart, 2005: 326. Villalobos y Álvarez, 2008: 280. Villalobos y Álvarez, 2010: 474. Ojeda-Escoto, 2017: 44.

Descripción: Caparazón con la superficie dorsal plana, lisa, finamente punteada y con granulaciones un poco más evidentes y esparcidas en las áreas adyacentes a los márgenes frontal así como a los laterales. Porción frontal presenta borde frontal superior, resaltado, horizontal y ornamentado con una hilera de tubérculos redondeados. Frente lisa, bilobulada por la muesca media, dirigida ventralmente de manera vertical, hasta alcanzar el borde frontal inferior. El cual, no es visible dorsalmente; en vista ventral un poco resaltado y ondulado, presentando una concavidad media suave y una convexidad ligera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales suavemente definidos. Porción frontal entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales, ligeramente deprimida. Surco frontal medio bien definido, profundo y estrecho; anteriormente termina en una muesca en forma de V que divide el borde frontal superior;

posteriormente se continúa para separar los lóbulos frontales y se desvanece poco después. Surcos cervicales amplios, moderadamente profundos, curvos y no alcanzan el margen anterolateral. Regiones del caparazón ligeramente marcadas, gástrica hinchada y suavemente convexa, dirigida hacia la porción anterior; branquial inflada; cardíaca plana, casi al mismo nivel que la gástrica; intestinal deprimida. Margen anterolateral esbelto y resaltado en vista lateral, aserrado con dentículos agudos (26-28), que inicia del surco cervical y termina a la mitad de la región branquial. Área entre el surco cervical y la muesca en la base del diente orbital externo, con 6 gránulos bajos, margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo bajo, con uno o dos gránulos planos y con una muesca basal moderada; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado del margen frontal inferior por una oquedad estrecha. En vista frontal, anténulas y fosas atenuarles parcialmente visibles; ventralmente, se encuentran un poco ensanchadas en la porción media y el margen inferior es ligeramente sinuoso. Septo interantennular completamente cubierto por la frente. Placa opercular de la glándula antenal, ovoidal, con una ligera constricción cerca de la mitad y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con parche denso de cerdas; diente epistomal triangular y con gránulos redondeados, ápice dirigido proximalmente y situado un poco atrás del septo interantennular, se encuentra al nivel de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cerrando la cavidad bucal. Abertura de los canales eferentes, subrectangular; relación anchura/longitud es de 1.20 (intervalo 1.0-1.36; n= 7). Terceros maxilípedos con el isquio en forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho. Mero más angosto que el isquio, con el margen externo redondeado y una muesca anterior suave. Exognato una poco más largo que la mitad del isquio del endognato, la relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.80 (intervalo 0.65-0.80; n= 7).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero es más notorio en los machos. Quelípedo mayor derecho presenta el mero ornamentado con una hilera de tubérculos redondeados en el margen interno; carpo con una espina fuerte y triangular en el margen interno. Quelípedo mayor con el margen inferior de la palma convexo; palma con la superficie interna lisa y globosa; dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares desgastados, formando un hueco estrecho entre los bordes cortantes. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho, esbelto, cilíndrico en la mitad proximal y comprimidos en la distal. **En vista caudal**, con el tercio distal recto; cavidad del ápice dirigida distalmente. Superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera, pero bien marcada. Cresta distal de la superficie lateral, ligeramente más alta que la creta distal de la superficie mesial. Proyección caudo-marginal imperceptible. Prominencia meso-distal de tamaño moderado, cónica y con la punta redondeada. Proceso mesial no se percibe. **En vista mesial**, tercio distal del gonópodo ligeramente dirigido cefálicamente; con cerdas cortas esparcidas en los dos tercios proximales de la superficie meso-cefálica. Prominencia meso-distal cónica, ligeramente comprimida caudo-cefálicamente. Proyección caudo-marginal bilobulada y dirigida cefálicamente, formando un ángulo aproximado de 90° con respecto al eje longitudinal del gonópodo; creta distal casi recta. Lóbulo distal como un diente redondeado de buen tamaño, casi tan largo como largo, alcanzando el borde cefálico del lóbulo proximal, separado de éste por una incisión tan larga

como el propio lóbulo distal, casi tan largo como alto. Lóbulo proximal con en forma de hacha, su altura es 1.5 veces la longitud, con el margen cefálico redondeado en toda su longitud, mientras que el caudal es recto. La longitud del lóbulo proximal es 1.8 veces la del proximal y su altura es dos veces la del distal. **En vista cefálica**, tercio distal del gonópodo casi recto. Eje principal de los lóbulos distal y proximal de la proyección caudo-marginal con una ligera torsión en dirección mesial; carena de la superficie interna del lóbulo proximal ligeramente visible; además el borde proximal del lóbulo está curvado en dirección del cuerpo del gonópodo. Prominencia meso-distal ancha y cónica, superficie distal recta haciendo un ángulo de 90° con respecto al eje principal del gonópodo. Proceso mesial reducido a una placa ligeramente inclinada disto-mesialmente, con la porción superior excavada y la inferior plana; esta última se extiende sobre el borde superior del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal. Borde interno del proceso mesial presenta un lóbulo amplio y redondeado, su amplitud abarca un poco más de la mitad de la amplitud del proceso. Borde lateral sin ornamentaciones. Superficie lateral con una cicatriz circular abajo del proceso mesial. **En vista lateral**, lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal con una carena circular bien marcada en la superficie interna, que abarca un tercio de su longitud. Porción superior del proceso mesial, recta. Cicatriz abajo del proceso mesial ovoidal. Constricción de la superficie lateral, aproximadamente en la mitad del eje principal del gonópodo. **En vista distal**, cavidad del ápice en forma de U haciéndose más estrecha hacia en la mitad cefálica, con la abertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas con las cerdas con poro terminal, dispuestas a lo largo de la cavidad del ápice. Proceso mesial bilobulado, con el lóbulo externo de forma redondeada y el interno de forma triangular que cierra la cavidad del ápice y queda cubierto por la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el lóbulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. Longitud del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, es mayor a la del distal de la proyección caudo-marginal; además es cóncavo. Prominencia meso-distal cónica, con el ápice agudamente redondeado.

Distribución.- Vertiente surestes de la meseta central, municipios de Córdoba y Amatlán de Los Reyes, Veracruz (**fig. 9**).

Localidad tipo.- Alta-Veracruz, México (Rathbun, 1905).

Disposición de los tipos.- Holotipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de París (4050-S).

Material examinado.- 1 ♂; LC 38.2 mm, AC 59.0 mm; Ojo de Agua (900 msnm), Paraje Nuevo, Córdoba, Municipio de Córdoba (18° 52' N, 96° 51' W), Ver.; 2 de Mayo de 1953; recol. A. Villalobos; CNCR 311. 1 ♂; LC 30.0 mm, AC 45.4 mm; Río de la Cueva de Lourdes (700 msnm), Córdoba, Municipio de Amatlán de Los Reyes (18° 47' N, 96° 54' W), Ver.; 13 de Junio de 1996; recol. J. Herrera y E. Ramírez; CNCR 11958. 3 ♂, LC 18.0-27.5 mm, AC 27.0-42.4 mm; LC 15.7-23.0 mm, AC 23.0-35.2 mm; Río en la subestación eléctrica Amatlán II (700 msnm), Municipio de Amatlán de Los Reyes (18° 50' N, 96° 55' W), Ver.; 6 de Junio de 1992; recol. J. Herrera y E. Ramírez; CNCR 11957. Río Motzorongo, Motzorongo, Municipio de Tezonapa, (18° 38' 30.04" N, 96° 43' 53.22" W) Ver.; recols. C. Pedraza y L. García; CNCR 34618.

Otras localidades registradas en la colección del USNM:

VERACRUZ

Manantial en el Río Ayoyoc (600 msnm), 8 km NW de Potrero Viejo, Municipio de Amatlán de Los Reyes (18° 53' N, 97° 52' W) (USNM 189305). Cueva de Ojo de Agua Grande (600 msnm), 5 km N de Potrero Viejo, Municipio de Amatlán de Los Reyes (18° 52' N, 96° 50' W) (USNM 184334).

Observaciones.- *Tehuana complanata* representa el registro más norteño del género. Aunque la ubicación de la localidad tipo es bastante ambigua (Alta Veracruz, México?), los muestreos que se han realizado en la región de Córdoba en el estado de Veracruz han dejado ver que esta especie es moderadamente común en esta porción del territorio veracruzano, donde se inicia la vertiente del extremo sureste de la meseta central mexicana. La morfología del primer gonópodo del macho de *T. complanata*, es similar a la de *T. jacatepecensis*, indicando una relación cercana entre ambas especies.

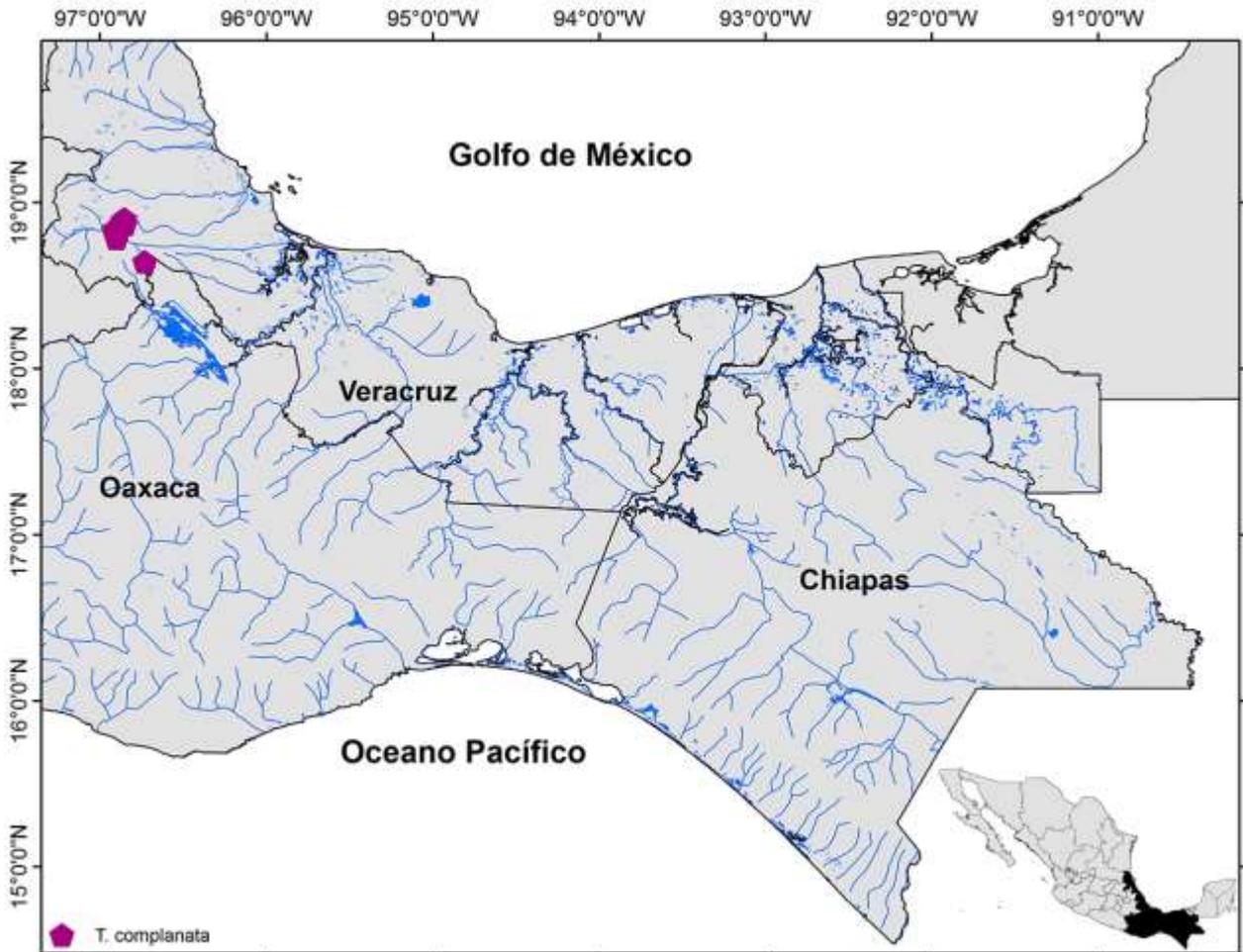


Figura 9. Mapa de la distribución actualizada de la especie *Tehuana complanata*

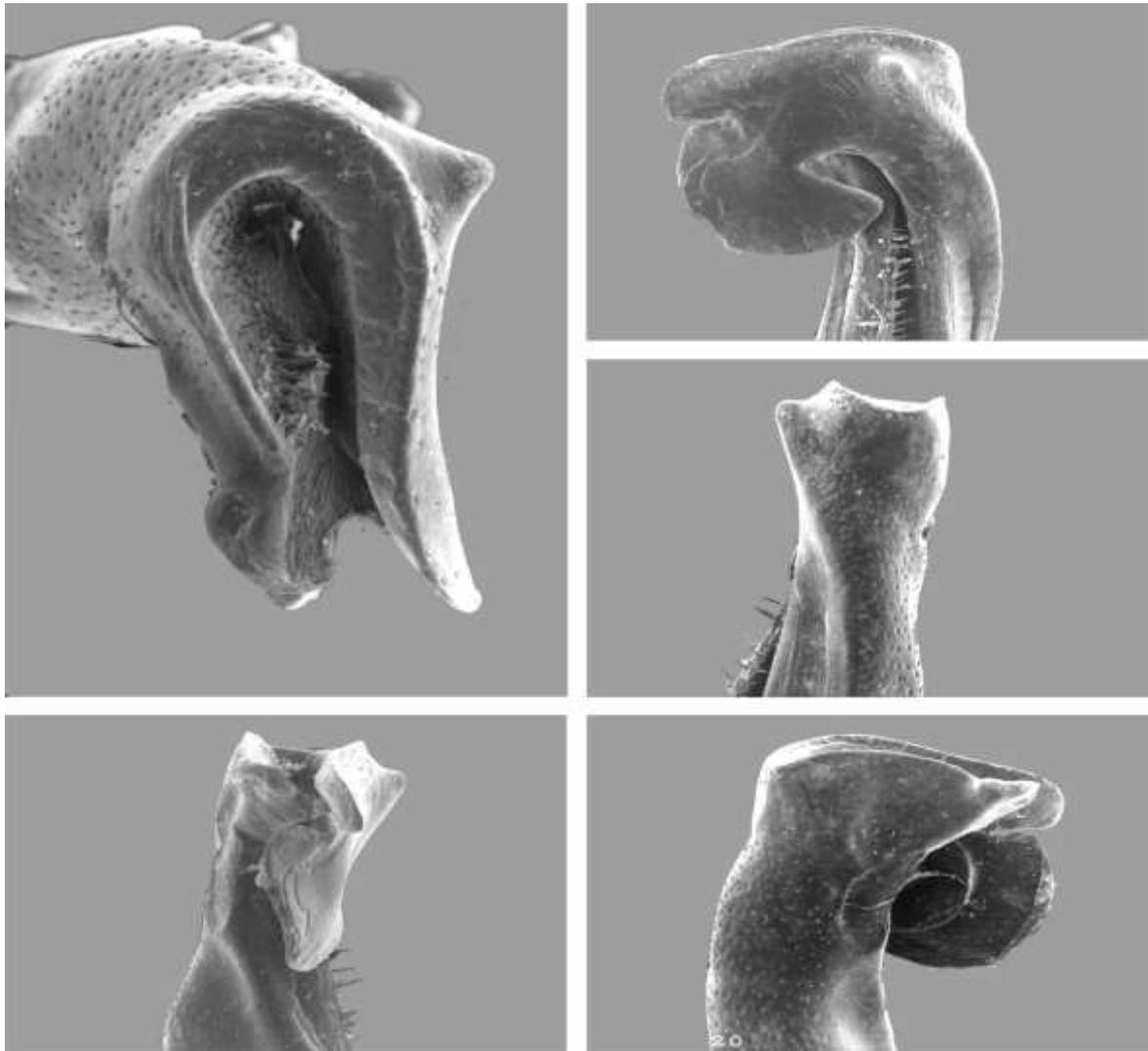


Figura 10. Primer gonópodo del macho de *Tehuana complanata*; topotipo, Ojo de Agua (ejemplar CNCR 311). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal (tomado de Villalobos-Hiriart, 2005).

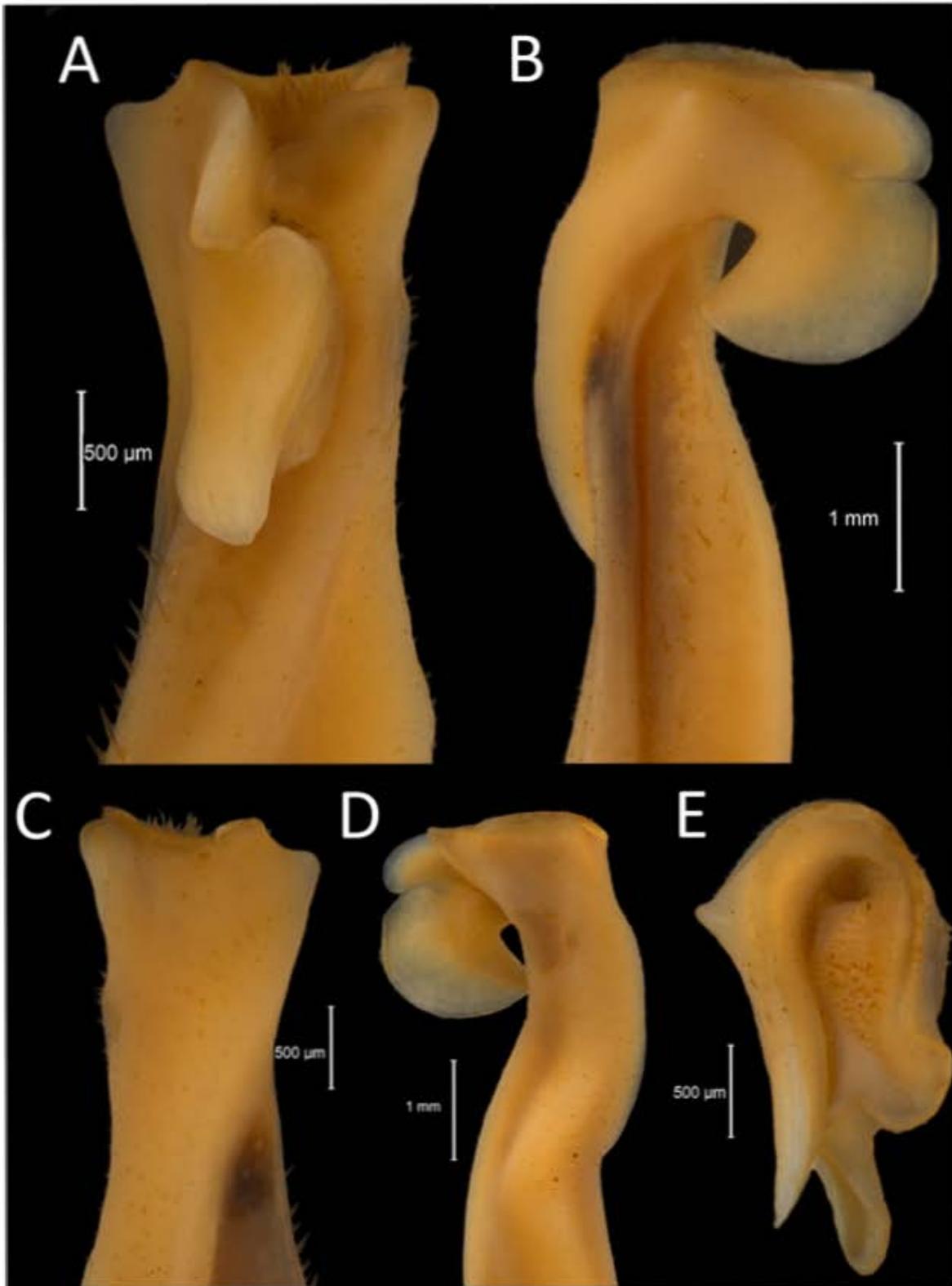


Figura 11. Primer gonópodo del macho de *Tehuana complanata* fma. Subestación Eléctrica Amatlán II (ejemplar CNCR 11957). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

***Tehuana chontalpaensis* Villalobos y Álvarez, 2003**

(Figuras 12 y 13)

Tehuana chontalpaensis Villalobos y Álvarez, 2003: 224-226. Villalobos-Hiriart, 2005: 327. Álvarez *et al.*, 2007: 199. Villalobos y Álvarez, 2008: 280. Villalobos y Álvarez, 2010: 474. Ojeda-Escoto, 2017: 44.

Descripción.- Superficie dorsal del caparazón plana y cubierta con puntuaciones finas; porciones anterior y lateral ornamentadas con gránulos esparcidos. Región gástrica hinchada, se continúa hacia la porción frontal curvándose suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista frontal, borde superior está inclinado hacia la línea media, ligeramente proyectado, marcado por tubérculos romos de tamaño irregular y dividido por una muesca media en forma de V; bilobulado en vista dorsal. Borde frontal inferior visible dorsalmente, más proyectado que el borde superior y formado por gránulos planos y fusionados entre sí; en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media evidente y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales bajos pero evidentes, limitados anteriormente por una depresión. Surco medio angosto y somero, extendiéndose posteriormente un poco más allá de los lóbulos postfrontales. Surcos cervicales someros, arqueados posteriormente y rectos en la porción anterior, desvaneciéndose antes de alcanzar el margen anterolateral, aunque formando una muesca ligera sobre este último. Regiones gástrica y branquial elevadas; cardíaca e intestinal deprimidas. Margen anterolateral iniciando en la muesca de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 18 a 24 gránulos subagudos, que incrementan su tamaño posteriormente, lo que le da una apariencia aserrada. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6 gránulos. Porción posterolateral con cerdas cortas. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ligeramente ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar cubierto parcialmente por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal lisa; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subrectangular, la relación anchura/longitud es de 1.76 (intervalo 1.0-1.6; n= 5). Terceros maxilípedos con el isquio trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca bien marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.76 (intervalo de 0.62-0.78; n= 8).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más en el macho. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes redondeados desgastados y dejando un hueco entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa y el margen

inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos de los machos esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. **En vista caudal**, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Cresta de la superficie lateral de mayor altura que la de la superficie mesial. Prominencia meso-distal robusta y con el ápice redondeado, borde distal es recto, dispuesto de manera transversal al eje principal del gonópodo. Proceso mesial bien desarrollado, con el borde distal circular, presenta una espina a la mitad del margen lateral, la cual es grande, fuerte y tiene el ápice agudo. Ángulo que forma el borde proximal del proceso mesial con la superficie caudal es subagudo. **En vista mesial**, tercio distal del gonópodo inclinado cefálicamente. Prominencia meso-distal comprimida caudo-cefálicamente, ápice semiredondeados. Proyección caudo-marginal bilobulada y dirigida céfalo-proximalmente, formando un ángulo aproximado de 45° con respecto al eje longitudinal del apéndice. Lóbulo distal corto y redondeado, casi tan largo como alto; lóbulo proximal grande así como circular, ligeramente más largo que alto; separados entre sí por una línea casi tan larga como el lóbulo distal. Lóbulo proximal dos veces más largo que el distal; altura del lóbulo proximal es dos veces la altura del distal. La cresta distal recta en los 2/3 cefálicos y curvada en el tercio caudal; además, es ligeramente más larga que la cresta de la superficie lateral. **En vista cefálica**, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal ligeramente curvado en dirección mesial con el ápice agudo. Lóbulo proximal ligeramente inclinado lateralmente, con un borde fuerte en superficie interna de forma circular; el borde distal está francamente torcido en dirección mesial. Lóbulo meso-distal fuerte y redondeado, con el margen distal recto, dispuesto transversalmente al eje principal del apéndice, con la base engrosada, dándole a la superficie mesial la apariencia de estar proyectada mesialmente. Proceso mesial bien desarrollado, laminar y extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo; borde distal semicircular; borde lateral con un diente cónico y agudo, posicionado a media altura. Lóbulo interno proyectado en una saliente de punta circular; en algunos casos puede verse como un diente triangular; que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. Margen distal ligeramente más corto que la cresta caudo-marginal. Cresta caudo-marginal más alta que la cresta de la superficie mesial. Cavidad del ápice en vistas lateral y mesial, ligeramente dirigida cefálicamente. **En vista distal**, cavidad del ápice tiene forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas estrecho, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas casi alcanzan la cresta lateral. El borde que forma el ángulo interno del proceso mesial, se continúa en la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. Prominencia meso-distal ampliamente triangular, con el ápice agudamente redondeado. Proceso mesial, francamente proyectado lateralmente, en posición transversal a la cresta central de la cavidad del ápice; lóbulo interno con apariencia de una espina semitriangular y aguda, que alcanza la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; borde lateral con una espina media bien desarrollada, triangular y con el ápice agudo. El lóbulo distal de la proyección caudo-marginal es más corto en relación al proximal.

Distribución.- Solo conocida para la localidad tipo y sus alrededores (**fig. 14**).

Localidad tipo.- Arroyo Pueblo Viejo (900 msnm), Ejido Carlos A. Madrazo (17° 23' 75" N, 93° 39' 75" W), Municipio de Huimanguillo, Tab.

Disposición de los tipos.- Holotipo y paratipos depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (Holotipo CNCR 18952 y Paratipos CNCR 17093 y 17171).

Material examinado.- Holotipo ♂ macho LC 35.1 mm, AC 57.3 mm; Arroyo Pueblo Viejo (900 msnm), Ejido Carlos A. Madrazo (17° 23' 75" N, 93° 39' 75" W), Municipio de Huimanguillo, Tab.; 8 de Mayo de 1997; col. J. L. Villalobos; CNCR 18952. Paratipos 2 ♂ LC 17.3-24.3 mm, AC 27.7-37.8 mm; misma localidad que el holotipo; 12 de Junio de 1997; cols. J. L. Villalobos y R. Robles; CNCR 17093. Paratipo 1 ♂, LC 11.0 mm, AC 17.0 mm; 1 LC 14.8 mm, AC 23.0 mm; misma localidad que el holotipo; 12 de Junio de 1997; cols. J. L. Villalobos y R. Robles; CNCR 17171. 1 ♂, LC 22.0 mm, AC 34.0 mm; 2 LC 10.0-15.0 mm, AC 14.2-23.2 mm; 22 de enero de 1998; Pequeño escurrimiento tributario del río Pedregal Tonalá, 3 km E del poblado de Carlos A. Madrazo (17°23'87" N, 95°40'86" W), Municipio de Huimanguillo, Tab.; cols. J.L. Villalobos y R. Robles; CNCR 17290.

Observaciones.- *Tehuana chontalpaensis* es morfológicamente similar a *T. lamothei* del norte de Chiapas. El primer gonópodo de ambas especies posee un proceso mesial bien desarrollado armado con una espina lateral fuerte y aguda. *T. chontalpaensis* se distingue de *T. lamothei* porque su primer gonópodo tiene el tercio apical inclinado en sentido cefálico; por presentar el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal elongado, sobrepuesto a la porción superior del lóbulo proximal y extendiéndose la mitad de la longitud de este último. Además de la presencia de una prominencia meso-distal robusta y evidente. El proceso mesial presenta el ángulo interno proyectado en una saliente de punta redondeada, que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal.

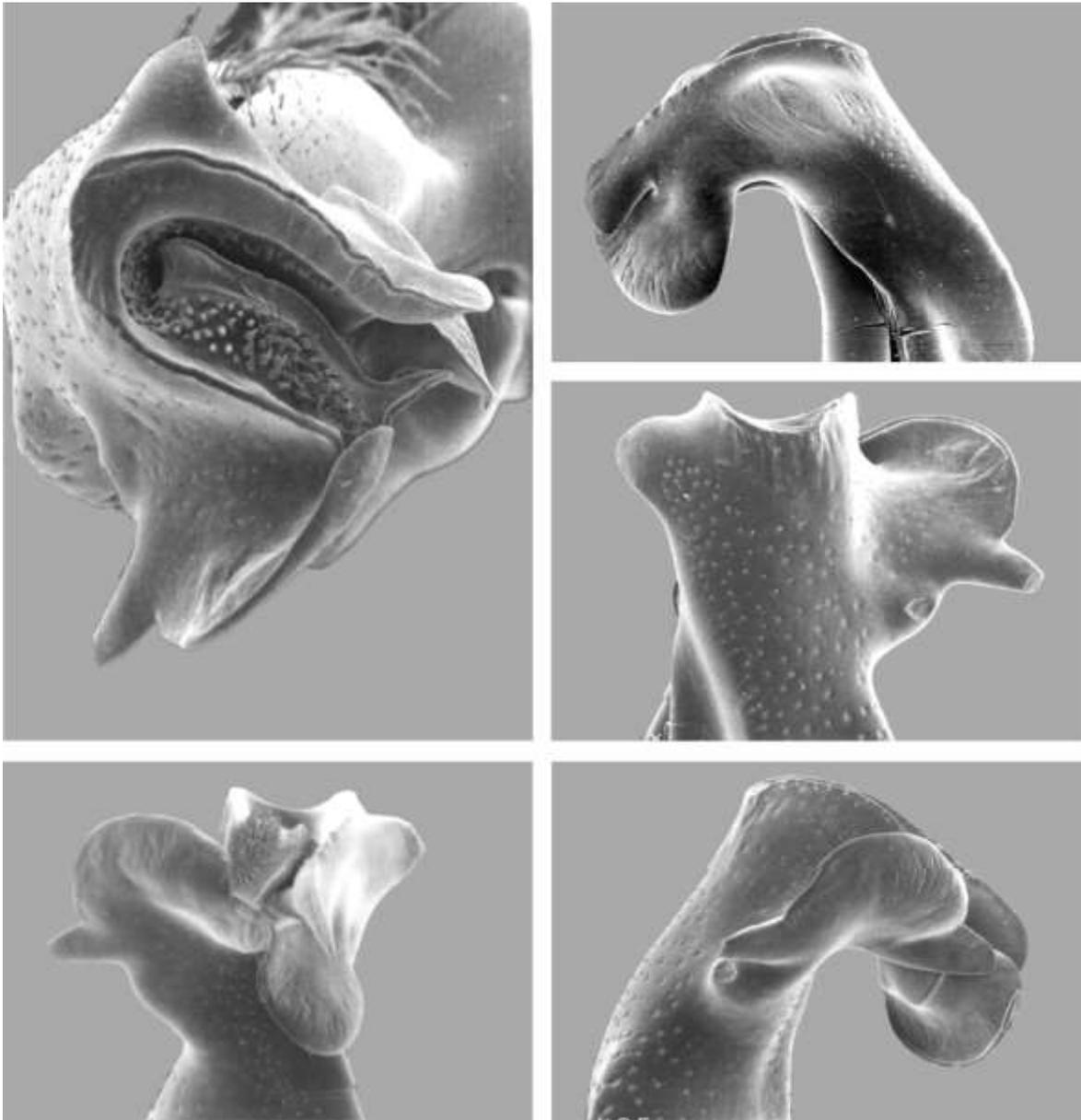


Figura 12. Primer gonópodo del macho de *Tehuana chontalpaensis*; holotipo, Arroyo Pueblo Viejo (ejemplar CNCR 18952). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal (tomado de Villalobos-Hiriart, 2005).

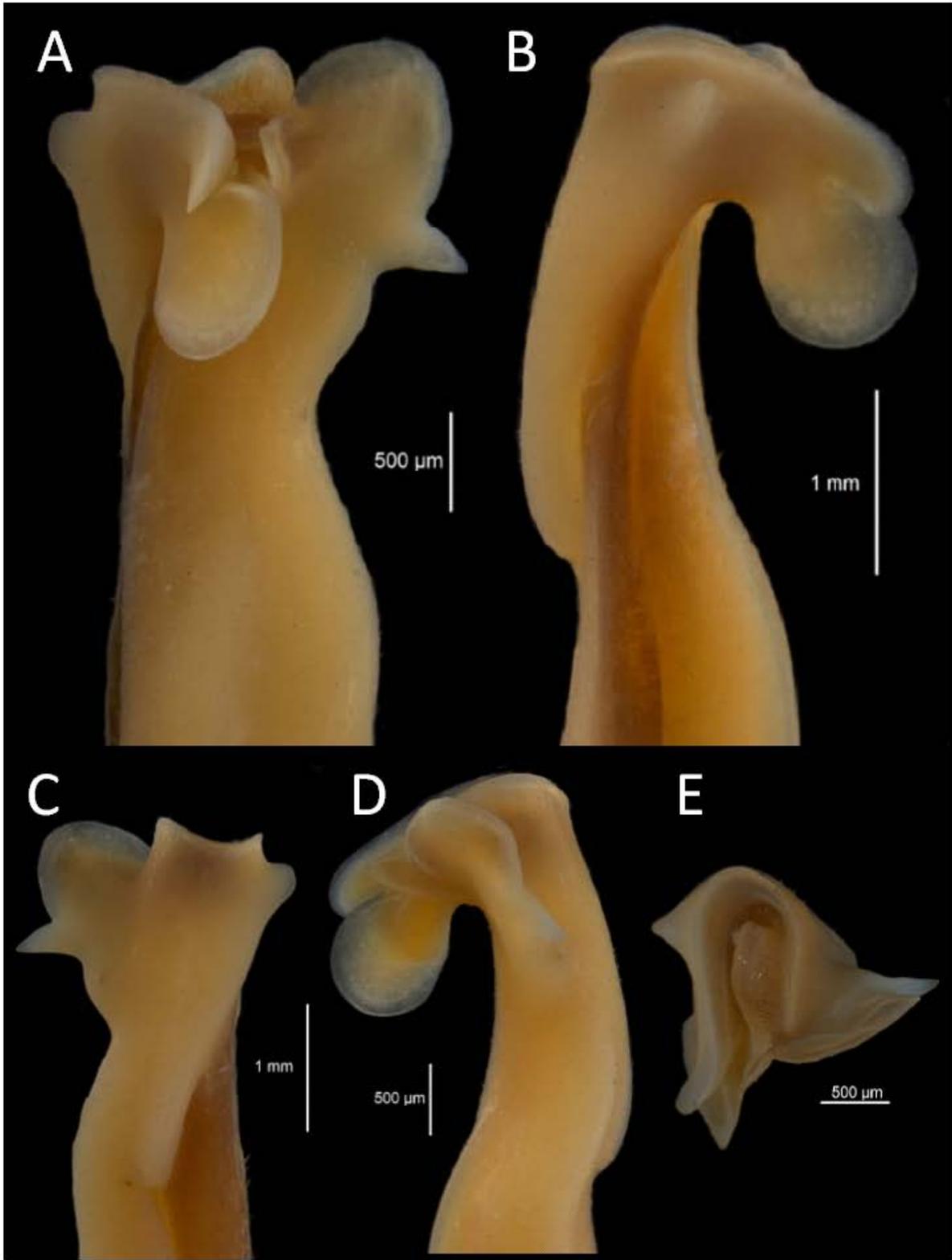


Figura 13. Primer gonópodo del macho de *Tehuana chontalpaensis*; paratipo, Arroyo Pueblo Viejo (ejemplar CNCR 17093). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

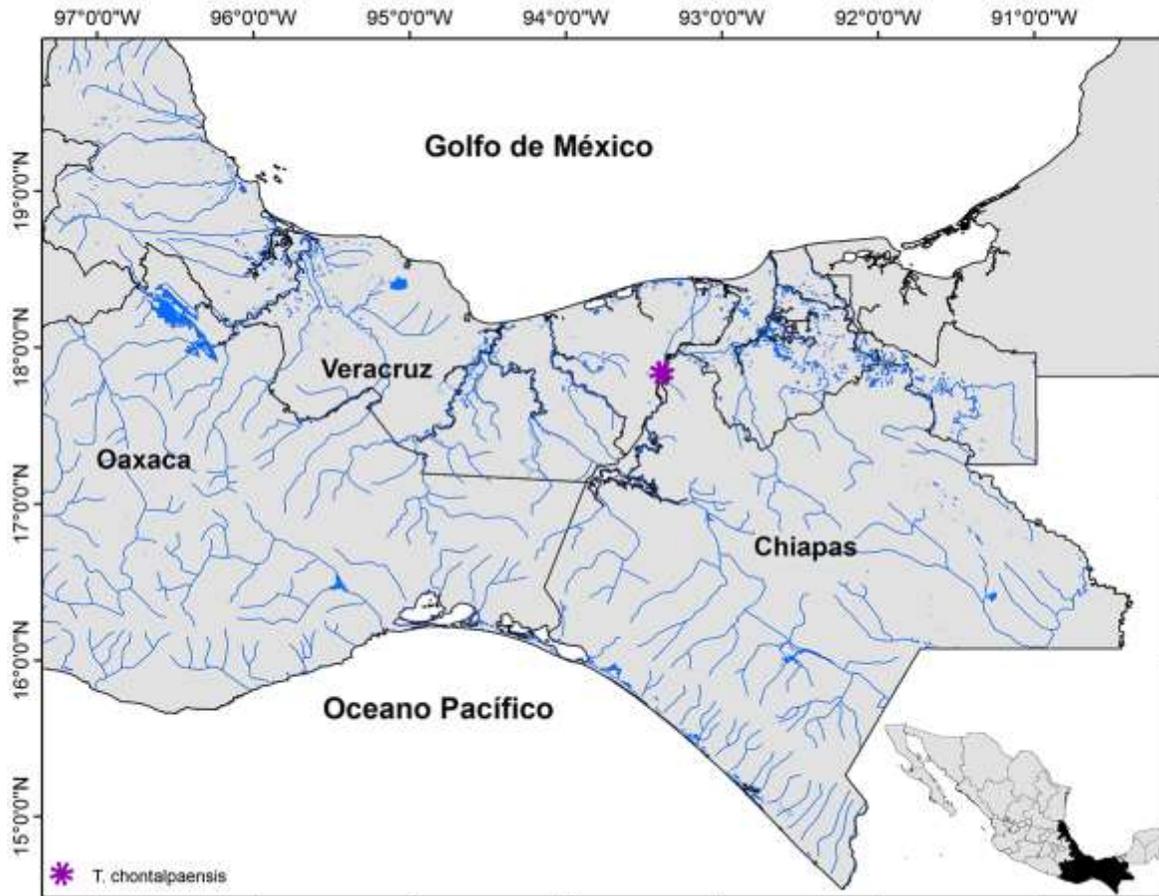


Figura 14. Mapa de la distribución actualizada de la especie *Tehuana chontalpaensis*.

***Tehuana diabolis* (Pretzmann, 1980)**

(Figuras 16 y 17)

Pseudothelphusa (*Tehuana*) *lamellifrons diabolis* Pretzmann, 1980: 660. Rodríguez, 1982: 210.
Tehuana diabolis Villalobos et al., 1993: 284. Álvarez y Villalobos, 1997: 416. Villalobos y Álvarez, 2003: 228.
 Villalobos-Hiriart, 2005: 328. Villalobos y Álvarez. 2008: 281. Villalobos y Álvarez, 2010. 474. Ojeda-Escoto, 2017: 44.

Descripción- Superficie dorsal del caparazón plana y cubierta con puntuaciones finas; porciones anterior y lateral ornamentadas con algunos gránulos esparcidos; área postbranquial con cerdas negras, cortas. Región gástrica poco hinchada, se continúa hacia la porción frontal en forma casi horizontal hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista dorsal, borde frontal superior bilobulado, con ambas mitades un poco oblicuas (en sentido antero-posterior) y convergiendo hacia la muesca media. En vista frontal, borde superior inclinado hacia la línea media, proyectado, marcado por tubérculos redondeados de tamaño irregular y dividido por una muesca media en forma de V. Borde frontal inferior visible dorsalmente, más proyectado que el borde superior y formado por gránulos planos que están fusionados entre sí; en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad

media ligera y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales evidentes, limitados anteriormente por una depresión. Surco medio angosto y profundo entre las dos mitades del borde frontal superior; más somero y ancho posteriormente, terminando un poco más allá de los lóbulos postfrontales. Porción entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales ligeramente cóncava. Surcos cervicales someros, arqueados y desvaneciéndose antes de alcanzar el margen anterolateral, aunque formando una muesca evidente sobre este último. Regiones gástrica, branquial y cardíaca un poco elevadas; intestinal plana. Margen anterolateral iniciando en la muesca de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 23 a 28 gránulos redondeados, que incrementan su tamaño posteriormente, lo que le da una apariencia aserrada. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6 gránulos. Porción posterolateral con cerdas cortas. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ligeramente ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular cubierto parcialmente por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal con gránulos bajos; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subcuadrada o alargada verticalmente, en varios ejemplares fue más larga que ancha, la relación anchura/longitud es de 0.90 (intervalo 0.66-1.2; n= 9). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca moderadamente marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.67 (intervalo 0.48-0.78; n= 9).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero más evidente en el macho. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes redondeados desgastados y dejando un hueco entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa y el margen inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. **En vista caudal**, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y bien marcada. Proyección caudo-marginal con la cresta distal ligeramente más alta que la cresta de la superficie lateral. Lóbulo meso-distal cónico, esbelto y con el ápice circular, el borde distal es recto, forma un ángulo de 90°; además, se encuentra casi a la misma altura que la cresta mesial. Proceso mesial con la superficie caudal lisa; diente del margen lateral pequeño triangular y con ápice redondeado, ubicado en la mitad distal; borde superior redondeado; borde inferior ligeramente cóncavo. **En vista mesial**, tercio distal del gonópodo ligeramente inclinado cefálicamente. Lóbulo meso-distal esbelto, cónico ligeramente tanto aplanado caudo-cefálicamente como orientado cefálicamente. Proyección caudo-marginal bilobulada separada por una muesca en forma de V estrecha que abarca la longitud de lóbulo

distal. Lóbulo distal dos veces más largo que alto, su borde cefálico es redondeado, el ápice alcanza más allá de la mitad de lóbulo proximal. El lóbulo proximal es 1.5 veces más alto que largo, dándole una apariencia de hacha, el borde cefálico tiene una inclinación proximal; su margen superior es más amplio y redondeado con respecto al inferior, este último es más bien subagudo. En cuanto a la relación entre lóbulos el proximal es notoriamente más grande que el distal, es 3 veces más alto y 2.4 veces más largo que el distal. **En vista cefálica**, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal ligeramente curvado en dirección mesial. El borde inferior del lóbulo proximal está orientado mesialmente, dándole una apariencia convexa. Prominencia meso-distal fuerte y esbelta con el ápice redondeado; la base es tan ancha que se confunde con la superficie mesial, haciendo que se vea proyectada mesialmente. Proceso mesial desarrollado, laminar y extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo; borde superior semicircular; borde lateral con un diente pequeño, cónico, subagudo; lóbulo interno proyectado en una saliente de punta redondeada, que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. **En vista lateral**, tercio distal del gonópodo suavemente inclinado en dirección cefálica; cresta distal de la superficie lateral suavemente curvada y más baja que la cresta distal de la proyección caudo-marginal. Proceso mesial laminar, con el diente lateral triangular y dirigido laterocaudalmente; lóbulo interno está proyectado cefálicamente y presenta el ápice redondeado. Además presenta una cicatriz en la base del proceso mesial. Concavidad de la superficie caudal ligeramente proyectada caudalmente. **En vista distal**, cavidad del ápice en forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudo-lateral; campo de espinas estrecho, armado con una franja de cerdas con poro terminal, pegada a la cresta lateral y dispuesta en dirección caudo-cefálica; las cerdas no alcanzan la cresta lateral. Lóbulo meso-distal cónico, con el ápice subagudo. Extremo cefálico del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal orientada mesialmente; lóbulo proximal con mayor alcance. Borde lateral del proceso mesial orientado laterocaudalmente, dándole una apariencia convexa; lóbulo interno en forma de espina con el ápice agudo, orientado mesocefálicamente. En la superficie lateral, detrás del proceso mesial hay una pequeña prominencia triangular con el ápice subagudo.

Distribución.- Solo conocida para la localidad tipo y sus alrededores (**Fig. 15**)

Localidad Tipo.- Laguna de Catemaco (340 msnm), Municipio de Catemaco (18° 25' N, 95° 06' W), Ver., México.

Disposición de los tipos.- Holotipo y paratipos depositados en el Museo de Historia Natural de Viena (Holotipo NHMW 4068 y Paratipos NHMW 4069).

Material examinado.- 4 ♂ LC 15.0-21.8 mm, AC 22.5-35.0 mm; 6 ♀ LC 12.7-26.6 mm, AC 19.0-42.5 mm; Lago de Catemaco (340 msnm), entre las Margaritas y Tebanca, Municipio de Catemaco (18° 25' N, 95° 06' W), Ver., México. ; 4 de Agosto de 1994; recol. M. E. Camacho; CNCR 12956.

Otras localidades registradas en la CNCR:

VERACRUZ

Lago de Catemaco (335 msnm), Playa Hermosa, Municipio de Catemaco (18°26' N, 95°05' W); CNCR 333. Lago de Catemaco (335 msnm), El Zapotal, Municipio de Catemaco (18°25' N, 95°06' W), Ver.; CNCR 334. Lago de Catemaco (330 msnm), entre Las Margaritas y Tebanca, Municipio de Catemaco (18° 24' N, 95° 06' W); CNCR 12956, 12958, 12965, 34488. 1 km S de Coyame (330 msnm), Municipio de Catemaco (18026' N, 95007' W), Ver.; CNCR 12952, 12966. La Agayota (330 msnm), orilla E del Lago de Catemaco, Municipio de Catemaco (18°25' N, 95°01' W), Ver.; CNCR 12907, 12954, 13120.

Observaciones.- Por el tamaño y la apariencia del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal del primer gonópodo del macho, *Tehuana diabolis* posee una forma intermedia entre *T. veracruzana* y *T. poglayenorum*. No es tan desarrollado como en *T. veracruzana* que tiene forma de hacha alargada y su longitud es más de dos veces la anchura. Ni tan reducido como en *T. poglayenorum*, el cual tiene una forma cuadrangular y por lo general es más ancho que largo. Con esta última especie también se distingue por el tamaño del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, el cual es corto y dirigido cefálicamente en *T. diabolis*, por su lado en *T. poglayenorum* es más desarrollado con el extremo cefálico frecuentemente curvado y dirigido proximalmente. Dependiendo de la población que se esté revisando los caracteres morfológicos diagnósticos pueden variar, existe cierta variación intrapoblacional que puede suponer ciertos problemas a la hora de realizar una determinación taxonómica.

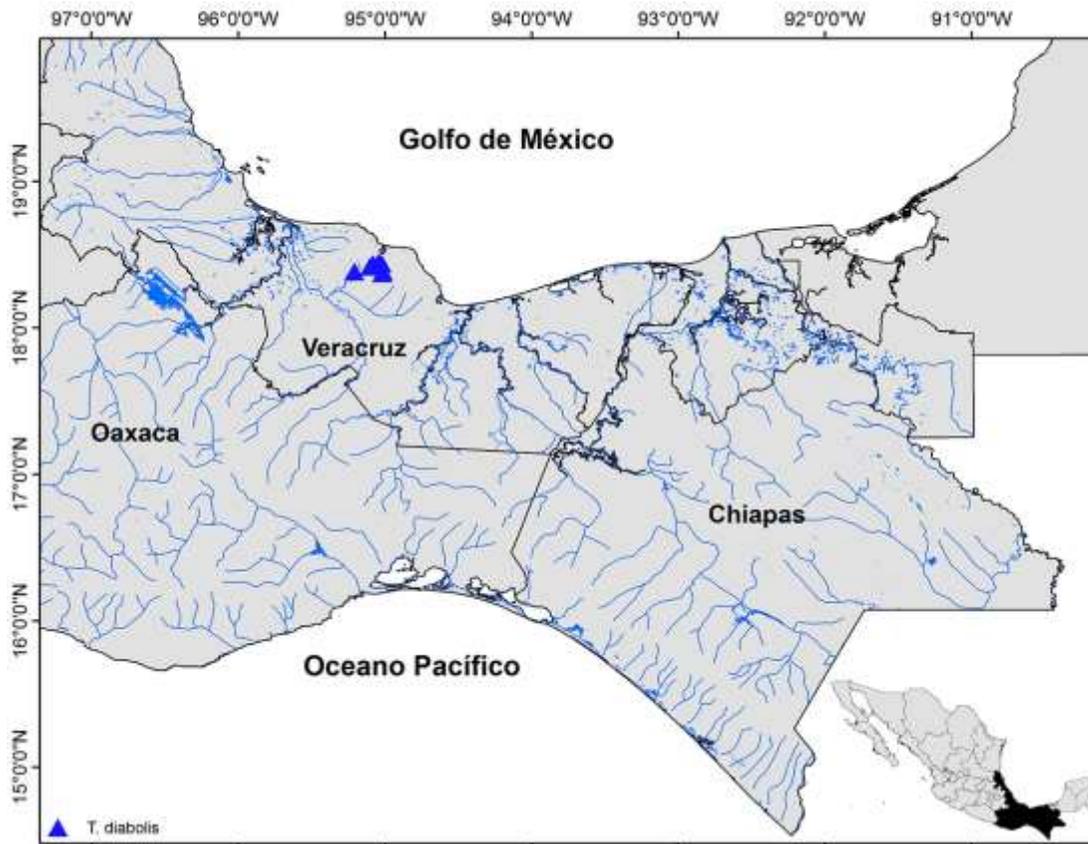


Figura 15. Mapa de la distribución actualizada de la especie *Tehuana diabolis*.

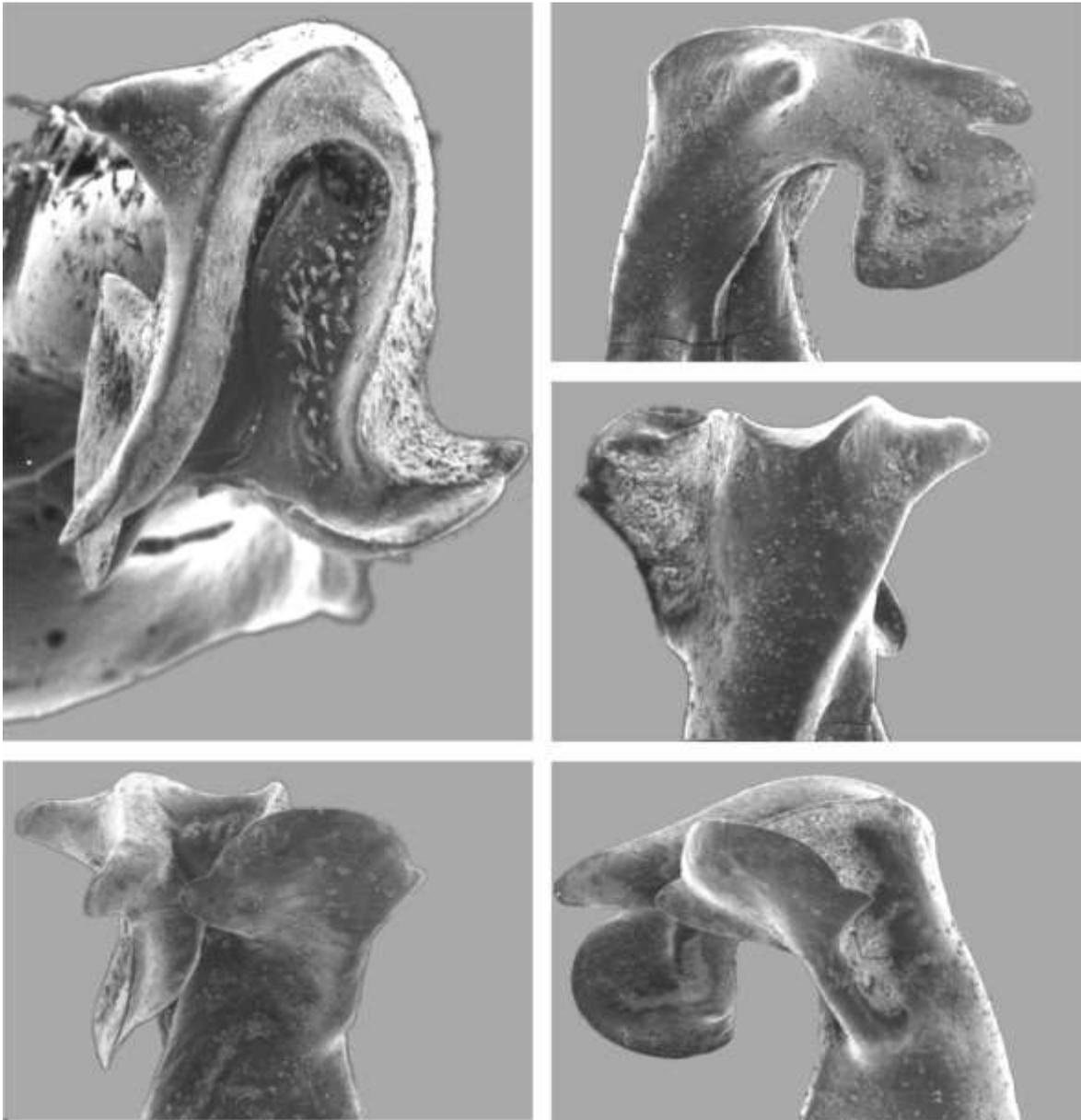


Figura 16. Primer gonópodo del macho de *Tehuana diabolis*; topotipo, Lago de Catemaco (ejemplar CNCR 12956). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal (tomado de Villalobos-Hiriart, 2005).

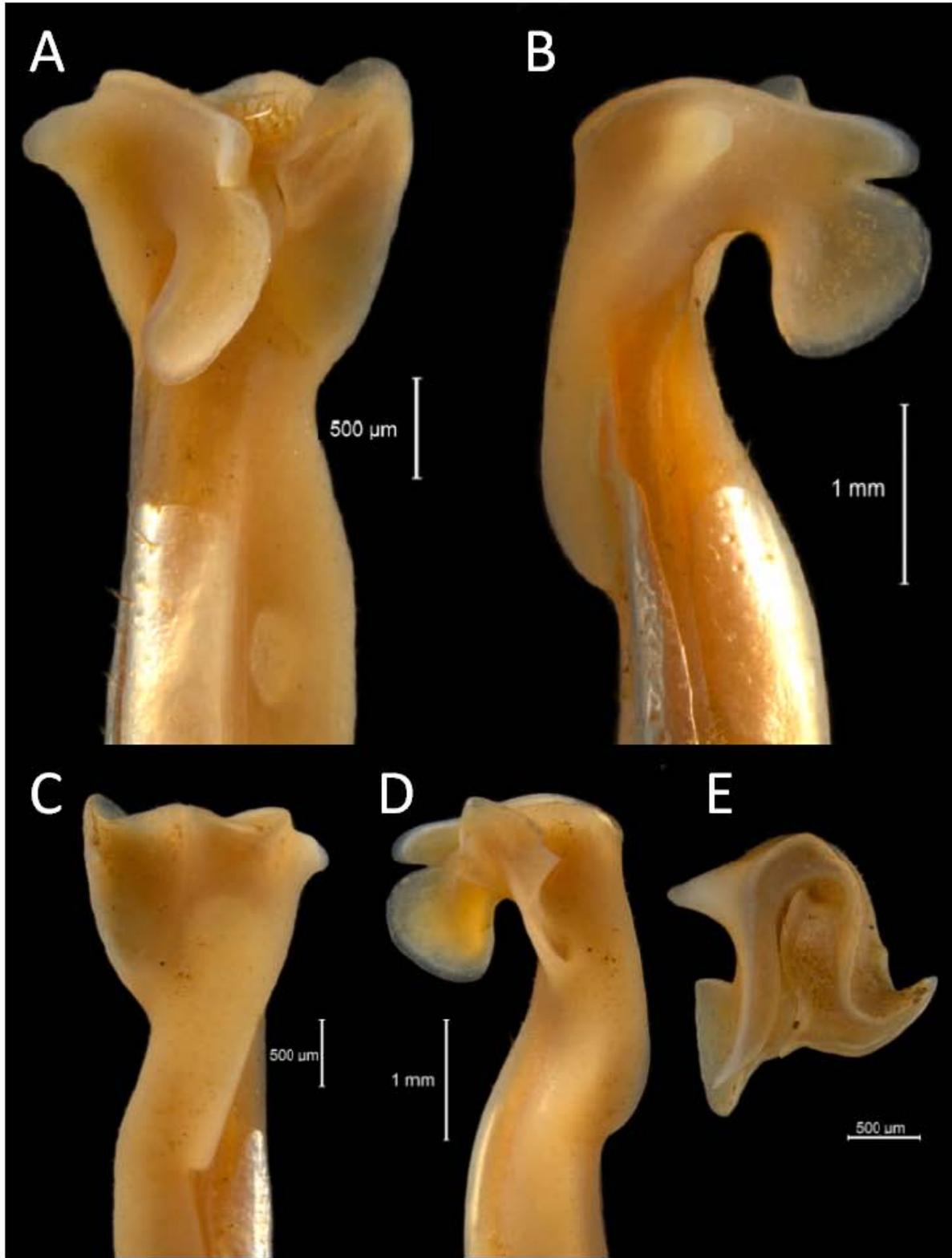


Figura 17. Primer gonópodo del macho de *Tehuana diabolis*; topotipo, Lago de Catemaco (ejemplar CNCR 12956). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

***Tehuana jacatepecensis* Villalobos y Álvarez, 2003**

(Figuras 19 -23)

Tehuana jacatepecensis Villalobos y Álvarez, 2003: 226-228, Villalobos-Hiriart, 2005: 329. Villalobos y Álvarez, 2008: 281. Villalobos y Álvarez, 2010: 474. Ojeda-Escoto, 2017: 44.

Descripción.- Superficie dorsal del caparazón plana, finamente punteada y con gránulos pequeños cerca de la frente y de los márgenes anterolaterales. Región gástrica hinchada, se continúa hacia la porción frontal curvándose suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista frontal, borde superior horizontal, formado por el agudo doblez de la frente, ornamentado con gránulos bajos y redondeados, es recto, no proyectado y dividido por una muesca media en forma de V; bilobulado en vista dorsal. Borde frontal inferior visible dorsalmente, más proyectado que el borde superior; en vista frontal, ondulado y formado por gránulos planos y fusionados entre sí; en vista ventral, resaltado y ondulado, presentando una concavidad media evidente y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales bajos pero evidentes, limitados anteriormente por una depresión ligera. Surco medio angosto y moderadamente profundo, extendiéndose posteriormente más allá de los lóbulos postfrontales. Surcos cervicales profundos, arqueados y terminando en el margen anterolateral, en donde forman una muesca bien marcada. Región gástrica suavemente hinchada; la branquial elevada, marcando evidentemente el surco cervical; regiones cardíaca e intestinal deprimidas. Margen anterolateral iniciando en la muesca incipiente de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, ligeramente resaltado en vista lateral, ornamentado a partir del surco cervical con gránulos que van de los 22 a los 24, estos son redondeados de tamaño homogéneo. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical liso, un poco más abajo que el resto del margen anterolateral. Porción posterolateral con cerdas cortas. Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granulada con una muesca somera en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta y afilada. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ligeramente ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular cubierto parcialmente por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal, con algunas granulaciones redondeadas; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia abajo, al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos, cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes, subcuadrangular (la relación anchura/longitud es de 0.94 (intervalo 0.7-1.0; n= 5). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca bien marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.65 (intervalo 0.46-0.94; n=5).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero evidente en el macho. Quela mayor derecha, con dedos punteados y algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares, dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa, con el margen

inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbelto, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos distalmente **En vista caudal**, con la mitad proximal recta y la distal con una suave inclinación mesial; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera, con los bordes bien marcados. Proyección caudo-marginal apenas perceptible, su alcance distal es menor que el de la cresta mesial y lateral. Lóbulo meso-distal cónica, esbelto y con el ápice subagudo; el borde distal suavemente curvado y continuándose hacia la cresta distal; la base del lóbulo forma un ángulo subagudo, apenas perceptible, con el eje principal del apéndice. Proceso mesial apenas visible. **En vista mesial**, tercio distal del gonópodo recto con una ligera inclinación cefálica. Lóbulo meso-distal cónico, ligeramente comprimido cefalocaudalmente. Proyección caudo-marginal bilobulada y dirigida cefálicamente, formando un ángulo aproximado de 90° con respecto al eje longitudinal del apéndice; cresta distal suavemente curvada en la mitad caudal y recta en la cefálica; lóbulo distal en forma de un diente con el borde cefálico semiredondeado; su longitud es casi la misma que su altura; su extensión alcanza más allá de la mitad del lóbulo proximal, del cual se encuentra separado por una incisión lineal moderada, tan larga como la longitud del lóbulo distal. Lóbulo proximal reniforme, altura 1.5 veces la longitud, inclinado, con el extremo proximal redondeado y dirigido caudoproximalmente; margen cefálico liso y redondeado. En cuanto a la relación entre lóbulos, el proximal tiene 1.6 veces la longitud del distal y dos veces su altura. La cresta de la superficie lateral es mayor que la de la proyección caudo-marginal. **En vista cefálica**, tercio distal del gonópodo ligeramente inclinado mesialmente. Proyección caudo-marginal con el lóbulo distal ligeramente curvado en dirección mesial; borde inferior del lóbulo proximal orientado en dirección mesial, otorgándole al lóbulo una ligera inclinación; superficie interna con un borde fuerte y de forma circular. Lóbulo meso-distal cónica con el ápice redondeado. Proceso mesial reducido y en forma de cuchara, el borde distal está francamente orientado cefálicamente; el borde lateral es liso y sin espinas; el lóbulo interno se extiende en dirección mesial alcanzando la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal. Superficie lateral con una cicatriz circular abajo del proceso mesial; se encuentra ornamentada con pequeñas granulaciones y cerdas. La cresta lateral es más alta que la mesial. La cresta distal de la proyección caudo-marginal se ve ornamentada de pequeños dientes triangulares. **En vista lateral**, proceso mesial en forma de cuchara, completamente orientado cefálicamente y un poco más corto que el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal. Superficie interna del lóbulo proximal de la misma proyección con una carena fuerte que abarca la mitad de la longitud de lóbulo. Porción céfalo-distal de la superficie lateral con una cicatriz circular, abajo del proceso mesial. **En vista distal**, lóbulo meso-distal bien desarrollado, cónico y con el ápice redondeado. Cavidad del ápice en forma de U, presenta la apertura del canal espermático en posición laterocaudal; campo de espinas estrecho, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudocefálica, varias de ellas casi alcanzan la cresta lateral. Proceso mesial bilobulado, lóbulo externo proyectado en una saliente de semicircular y el interno de forma subtriangular, que cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. Lóbulo distal de la proyección caudo-marginal con el ápice ligeramente orientado mesialmente.

Distribución.- La vertiente del golfo, Istmo de Tehuantepec. En los ríos tributarios de los ríos Jacatepec y Cajone (**Fig. 18**).

Localidad tipo.- Río Jacatepec en Santa María Jacatepec (30 msnm), Municipio de Santa María Jacatepec (17° 51' 36" N, 96° 12' 30" W), Oax.

Disposición de los Tipos.- holotipo y paratipo depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 11920).

Material examinado.- 1 ♂ LC 26.0 mm, AC 39.5 mm; 2 ♀ LC 12.0 y 17.0 mm, AC 17.0-18.6 mm; Arroyo El Zapote (20 msnm), km 165 carretera Tuxtepec-Palomares (17° 09' N, 95° 06' W), Municipio de San Juan Bautista Tuxtepec, Oax.; 27 de Septiembre de 1987; recol. R. Lamothe; CNCR 8817. 1 ♂ LC 26.0 mm, AC 39.5 mm; 1 ♀ LC 30.0 mm, AC 45.6 mm Río Jacatepec en Santa María Jacatepec (17° 51' 36" N, 96° 12' 30" W), Municipio de Santa María Jacatepec, Oax.; 23 de Mayo de 1992; recols. L. Huidobro, C. Rosas, D. Becerril y R. Palma; CNCR 11920.

Otras localidades registradas en la CNCR

OAXACA

Cascada El Mazate, San Isidro el Naranjal (69 msnm), Municipio de Santa María Jacatepec (17° 53' 40.9" N, 96° 08' 01.9" W), Oax.; 03 de Marzo de 2018; recols. J.L. Villalobos, I.A. Toledano y E.G. Moreno; CNCR 34620. Arroyo de San Isidro El Naranjal (84 msnm) Municipio de Santa María Jacatepec (17° 53' 32" N, 96° 07' 46.9" W), Oax.; 03 de Marzo de 2018; recols. J.L. Villalobos, I.A. Toledano y E.G. Moreno; CNCR 34622. Arroyo tributario del Río Cajone en los límites de Ayotzintepec, Municipio de Ayotzintepec (17° 39' 46.7" N, 96° 07' 51.6" W), Oax.; 05 de Marzo de 2018; recols. J.L. Villalobos, I.A. Toledano y E.G. Moreno; CNCR 34628. Arroyo de Pueblo Viejo (79 msnm), Municipio de San José Chiltepec (17° 54' 26.1" N, 96° 03' 12.9" W), Oax.; 05 de Marzo de 2018; recols. J.L. Villalobos, I.A. Toledano y E.G. Moreno; CNCR 34640. Carretera Tuxtepec-Palomares (17° 09' N, 95° 06' W), Municipio de San Juan Bautista Tuxtepec, Oax.; Septiembre de 1987; recol. G. Salgado; CNCR 8806, 8816.

VERACRUZ

Terracería saliendo de la Nueva Era (111 msnm), 1 km hacia Santa Rosa, Municipio de Playa Vicente (17° 41' 22.01" N, 95° 48' 55.4" W), Ver.; 07 de Marzo de 2018; recols. J.L. Villalobos, I.A. Toledano y E.G. Moreno; CNCR 34624. Rancho El Manantial (43 msnm), Ejido El Tomate, Río Manzo, Municipio de Playa Vicente (17° 41' 52.3" N, 95° 51' 51.6" W), Ver.; 06 de Marzo de 2018; recols. J.L. Villalobos, I.A. Toledano y E.G. Moreno; CNCR 34626.

Observaciones.- La morfología del primer gonópodo del macho de *T. jacatepecensis* es similar a la de *T. complanata* (Rathbun, 1905) y *T. lamellifrons* (Rathbun, 1893), debido a que tienen el proceso mesial reducido así como una cicatriz, subcircular y somera, en la porción subapical de la superficie lateral. *T. jacatepecensis* se distingue de *T. complanata* por la forma del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el cual, en la primera especie tiene forma de hacha con los extremos angulosos, su anchura el doble de la longitud; en la segunda, este lóbulo es reniforme y más redondeado, su altura es ligeramente mayor a la longitud. Se diferencia de *T. lamellifrons* por

la forma del proceso mesial, el cual es una proyección cilíndrica en la primera mientras que en la segunda tiene forma de cuchara, con la superficie distal excavada.

Por otro lado, las poblaciones revisadas cercanas a esta especie presentan una morfología en los gonópodos de los machos muy similar. A pesar de ello, en arroyos más o menos vecinos al poblado de Jacatepec (localidad tipo de esta especie), se encontraron ejemplares que presentaron ligeras variaciones en la forma de los elementos apicales. Por ejemplo, la forma de la muesca que divide a los lóbulos de la proyección caudo-marginal, en otras poblaciones es más bien una incisión, tan larga como el lóbulo distal; el tamaño y forma de dichos lóbulos también es variable entre poblaciones. El lóbulo interno del proceso mesial, también puede tener diferentes formas dependiendo de cada población. Estos ejemplos son sólo mencionados, pero es necesario que sean evaluados minuciosamente, para esclarecer los problemas taxonómicos que generan cuando se identifican los individuos. A pesar de ser tan cercanos entre sí, la compleja orografía que los separa, puede dar cierta luz de lo que estas variaciones morfológicas pueden significar, en términos de aislamiento geográfico.

En la **tabla 1** se resumen las diferencias morfológicas en los apéndices de los machos, observados a través de las diferentes poblaciones revisadas en este estudio de *T. jacatepecensis*.

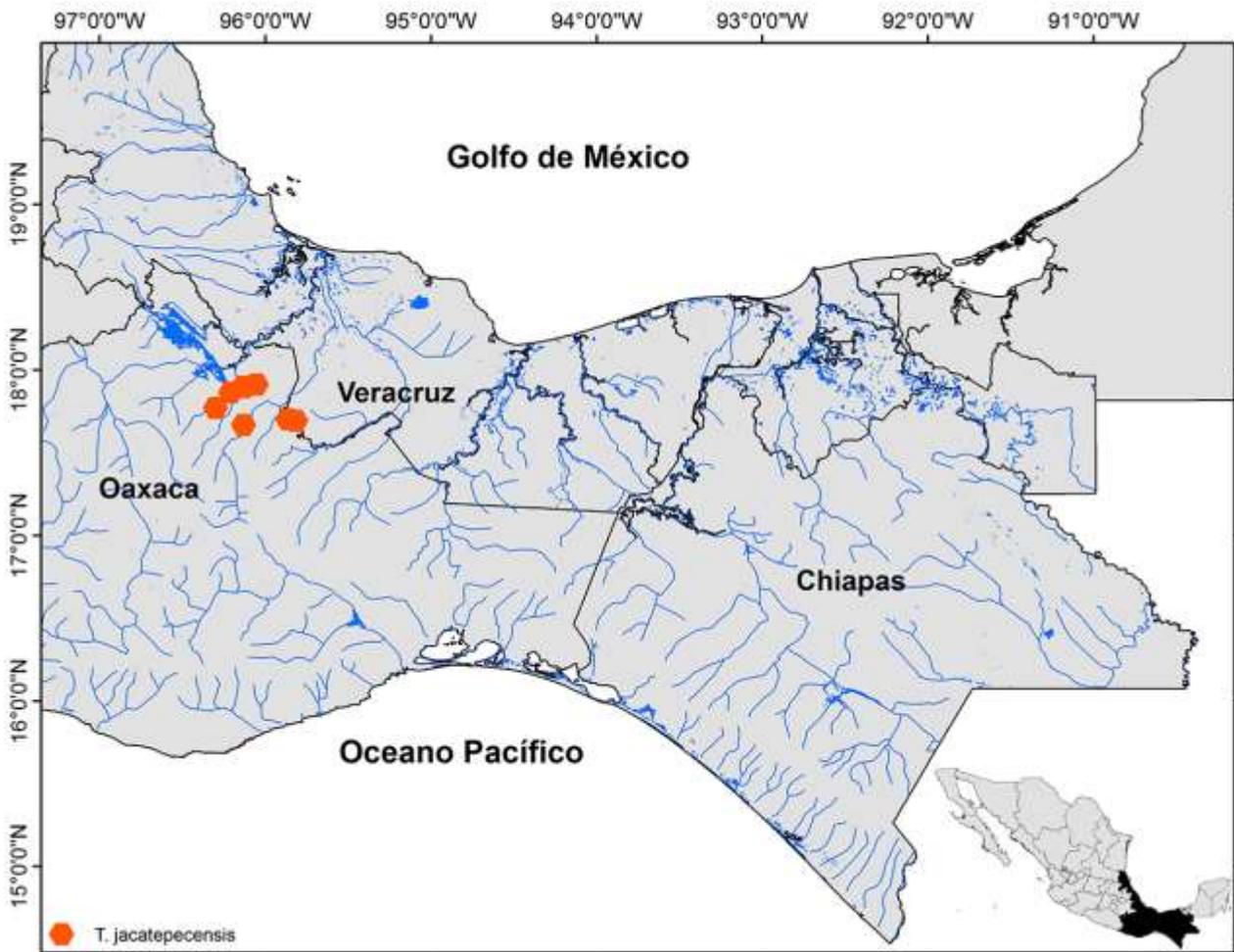


Figura 18. Mapa de la distribución actualizada de la especie *Tehuana jacatepecensis*.

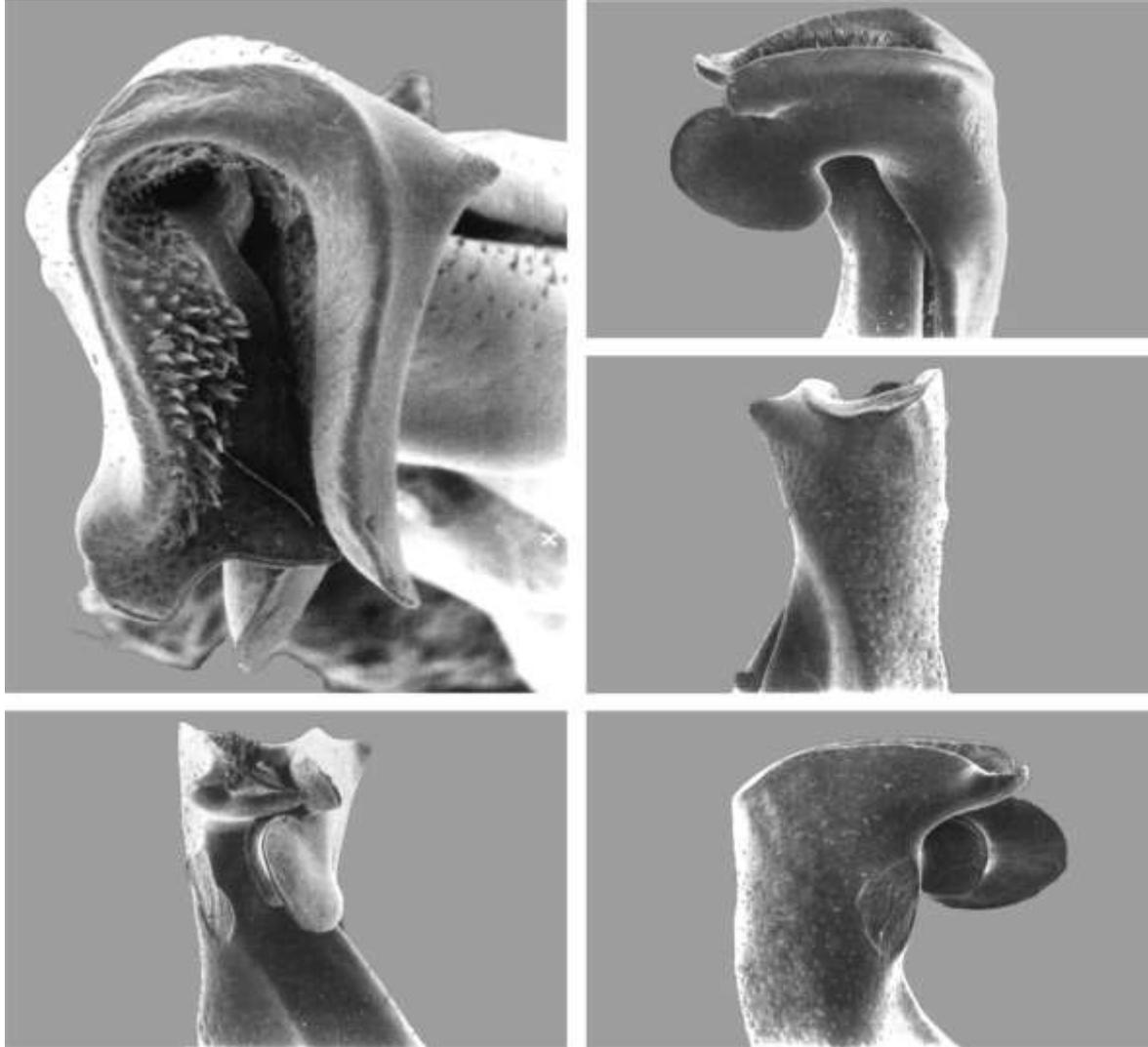


Figura 19. Primer gonópodo del macho de *Tehuana jacatepecensis*; holotipo, Río Jacatepec (ejemplar CNCR 11920). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal (tomado de Villalobos-Hiriart, 2005).

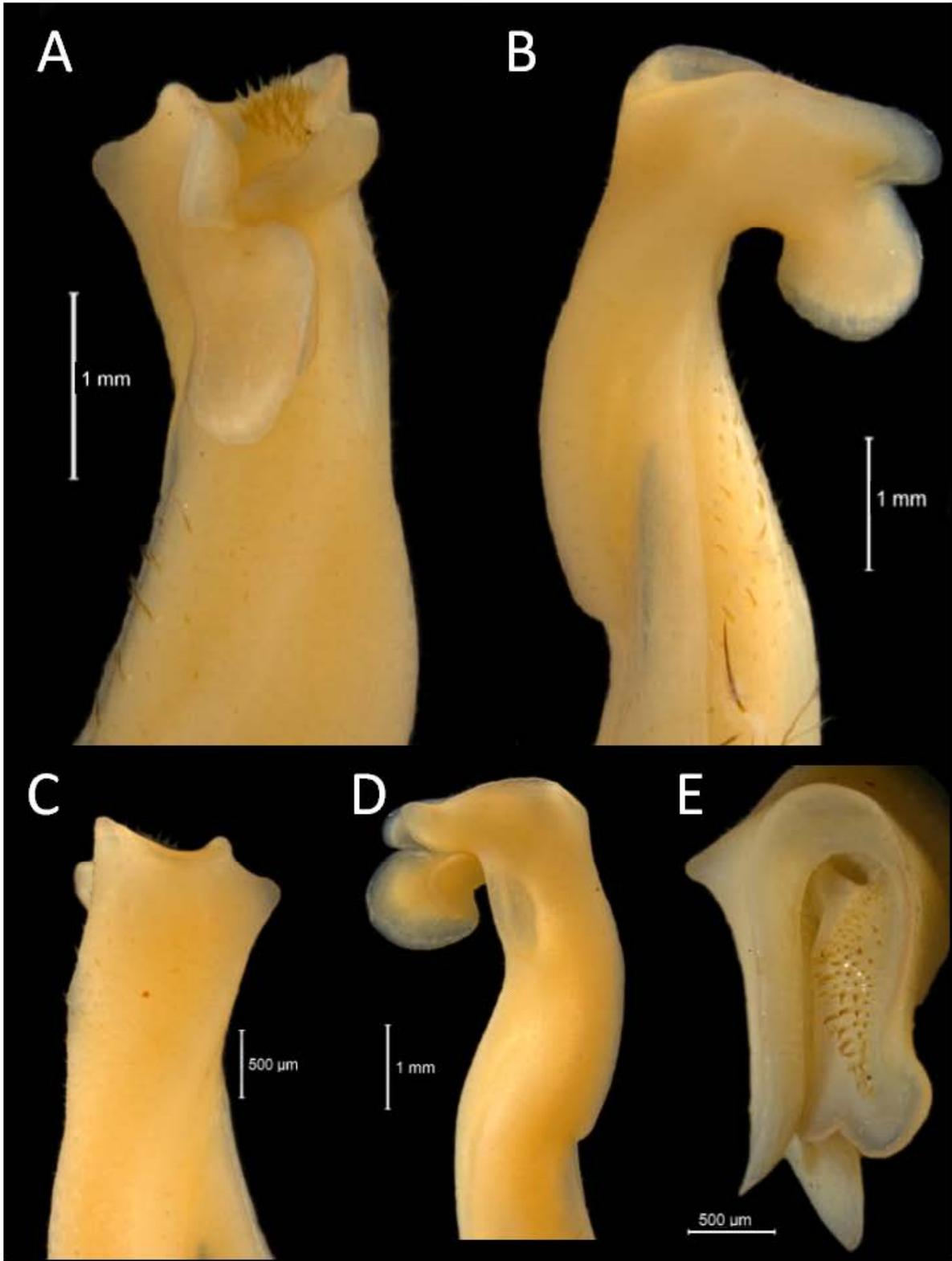


Figura 20. Primer gonópodo del macho de *Tehuana jacatepecensis*; topotipo, Río Jacatepec (ejemplar CNCR 11920). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

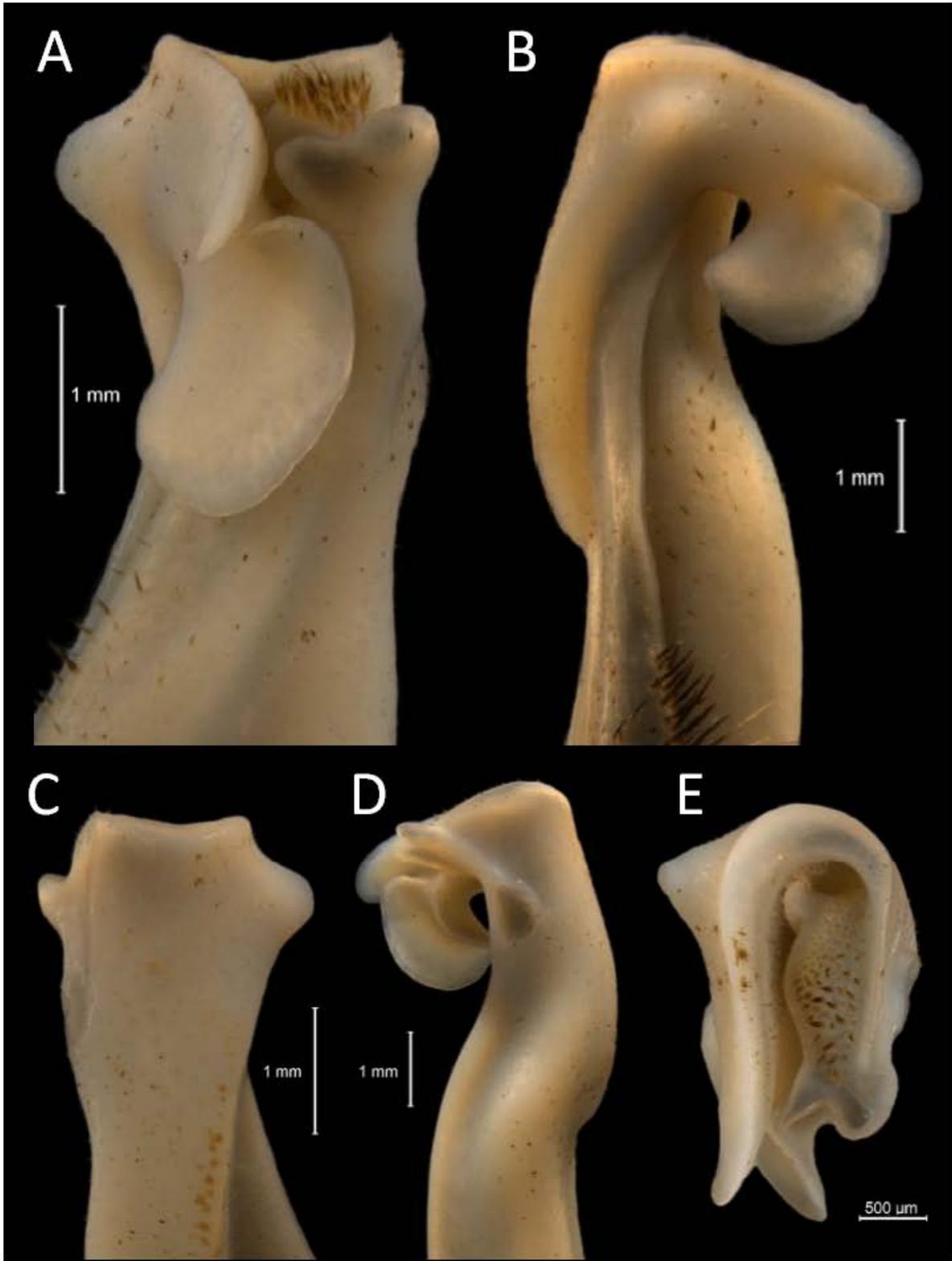


Figura 21. Primer gonópodo del macho de *Tehuana jacatepecensis* fma. Ayotzintepec (ejemplar CNCR 34628). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

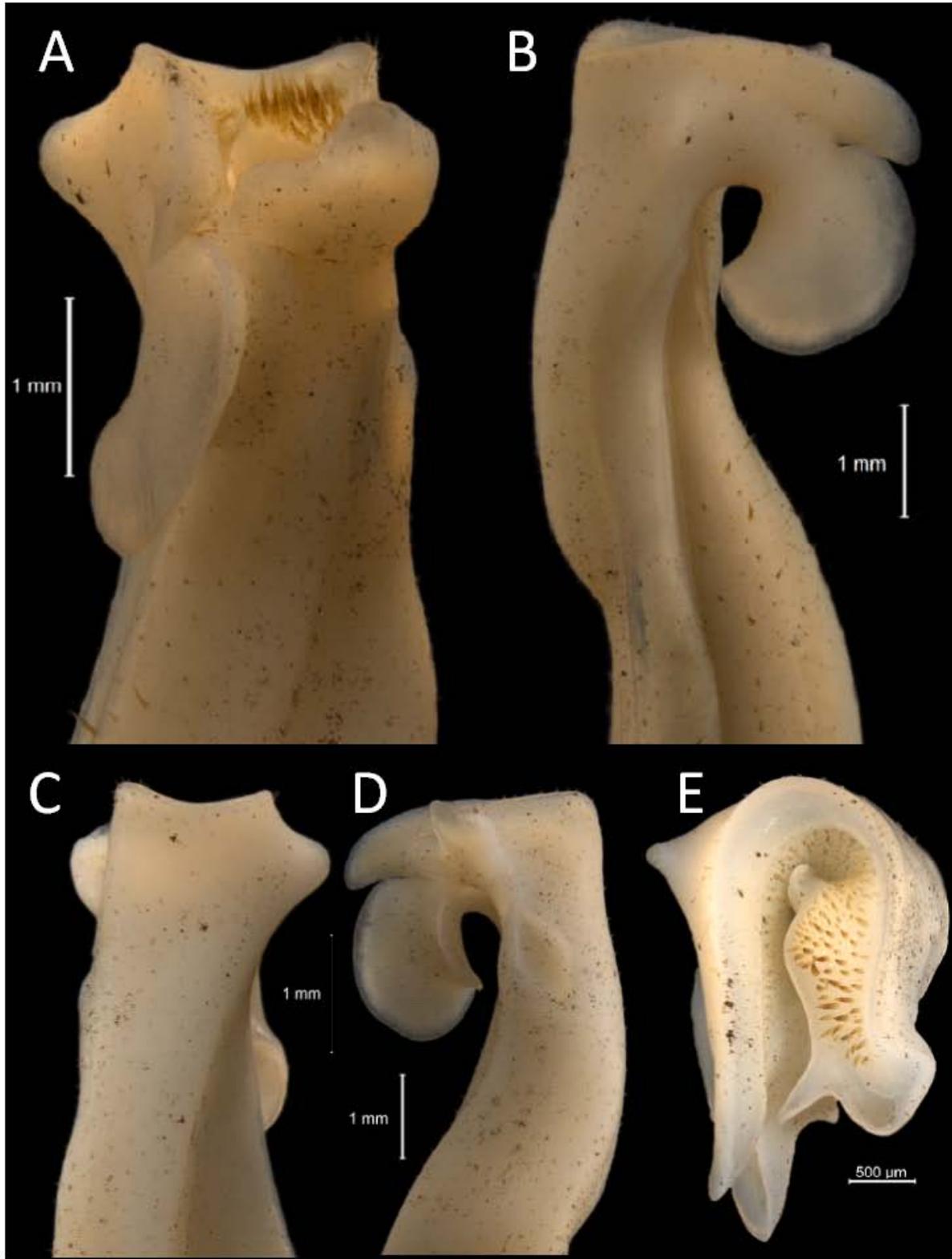


Figura 22. Primer gonópodo del macho de *Tehuana jacatepecensis* fma. Nueva Era (ejemplar CNCR 34624). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

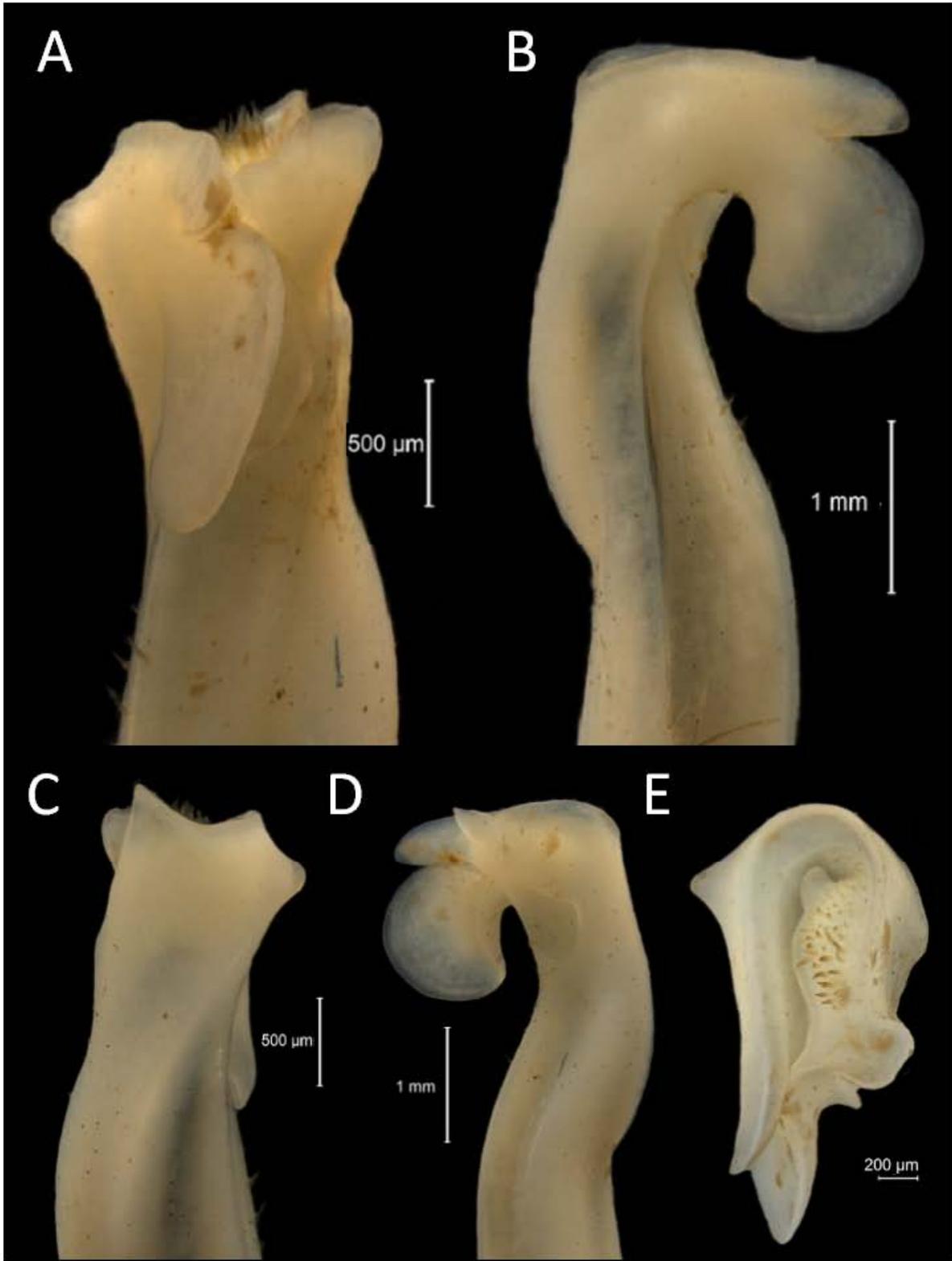


Figura 23. Primer gonópodo del macho de *Tehuana jacatepecensis* fma. El Naranjal (ejemplar CNCR 34620). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

Tabla 1. Diferencias morfológicas en las poblaciones afines a *T. jacatepecensis*; CM) Proyección Caudo-Marginal, PM) Proceso Mesial.

| Caracteres Población | Lóbulo proximal, CM | Carena de la superficie interna del lóbulo proximal, CM | Lóbulo distal, CM | Proceso mesial | Lóbulo interno, PM |
|----------------------|---|---|---|--|---|
| Jacatepec | <ul style="list-style-type: none"> - Una y media veces más alto que largo. - Margen cefálico circular. - Separado del lóbulo distal por una incisión tan larga como el lóbulo distal. | <ul style="list-style-type: none"> - Su longitud es menor a la longitud media del lóbulo proximal. - ligeramente proyectada lateralmente. | <ul style="list-style-type: none"> - Tan largo como alto. - Su alcance es menor a longitud media del lóbulo proximal. | <ul style="list-style-type: none"> - Borde distal proyectado cefálicamente. - Reducido con los márgenes redondeados. | <ul style="list-style-type: none"> - En vista cefálica, grande, robusto, redondeado. - En vista distal, grande, triangular, con el ápice agudo. - Tan grande como el proceso mesial. - Bordes proyectados distalmente. |
| Ayotzintepec | <ul style="list-style-type: none"> - Tan largo como alto. - Margen cefálico circular. - Separado del lóbulo distal por una incisión tan larga como el lóbulo distal. | <ul style="list-style-type: none"> - Su longitud es un tercio de la longitud del lóbulo proximal. - ligeramente proyectada lateralmente. | <ul style="list-style-type: none"> - Tan largo como alto. - Su alcance es menor a longitud media del lóbulo proximal. | <ul style="list-style-type: none"> - Borde distal proyectado distalmente. - Reducido con los márgenes redondeados. | <ul style="list-style-type: none"> - En vista cefálica, grande, robusto, redondeado. - Tan grande como el proceso mesial. - En vista distal, grande, esbelto, triangular, con el ápice semiagudo. - Bordes proyectados distalmente. |
| Nueva Era | <ul style="list-style-type: none"> - Una y media veces más alto que largo. - Margen cefálico circular. - Separado del lóbulo distal por una incisión en forma de V, tan larga como el lóbulo distal. | <ul style="list-style-type: none"> - Su longitud es un tercio de la longitud del lóbulo proximal. - ligeramente proyectada lateralmente. | <ul style="list-style-type: none"> - Tan largo como alto. - Su alcance es menor a longitud media del lóbulo proximal. | <ul style="list-style-type: none"> - Borde distal proyectado distalmente. - Reducido con los márgenes redondeados o irregulares. | <ul style="list-style-type: none"> - En vista cefálica, grande, robusto, redondeado. - Ligeramente más pequeño que el proceso mesial. - En vista distal, agudo, elongado, triangular, con el ápice agudo. - Bordes proyectados distalmente. |
| El Naranjal | <ul style="list-style-type: none"> - Tan largo como alto. - Margen cefálico circular. - Separado del lóbulo distal por una incisión en forma de V, tan larga como el lóbulo distal. | <ul style="list-style-type: none"> - Su longitud es un cuarto de la longitud del lóbulo proximal. - ligeramente proyectada lateralmente. | <ul style="list-style-type: none"> - Tan largo como alto. - Su alcance es menor a longitud media del lóbulo proximal. | <ul style="list-style-type: none"> - Borde distal proyectado distalmente. - Reducido con los márgenes redondeados; salvo el lateral, es recto. | <ul style="list-style-type: none"> - En vista cefálica, grande, robusto, redondeado. - Más pequeño que el proceso mesial. - En vista distal, agudo, elongado, triangular, con el ápice agudo torcido en dirección cefálica. - Bordes proyectados distalmente. |

***Tehuana lamellifrons* (Rathbun, 1893)**

(Figuras 24 y 25)

Pseudothelphusa lamellifrons Rathbun, 1893: 654, figs. 2-5; 1898: 534, 537. Young, 1900: 221. Rathbun, 1905: 304. Coiffman, 1939: 108.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) lamellifrons Pretzmann, 1965: 4.

Pseudothelphusa (Tehuana) lamellifrons lamellifrons Pretzmann, 1971: 22.

Pseudothelphusa (Tehuana) lamellifrons Rodríguez y Smalley, 1972: 78, fig. 10.

Pseudothelphusa (Tehuana) lamellifrons Pretzmann, 1972: 107, figs. 612-614, 662-664.

Tehuana lamellifrons Rodríguez, 1982: 129, fig. 84. Villalobos, 1982: 220. Villalobos *et al.*, 1993: 284. Álvarez y Villalobos, 1997: 416. Villalobos y Álvarez, 2003: 228. Villalobos-Hiriart, 2005: 330. Villalobos y Álvarez, 2008: 282. Villalobos y Álvarez, 2010: 474.

Descripción.- Superficie dorsal del caparazón lisa, plana y cubierta con puntuaciones finas. Región gástrica poco hinchada, se continúa hacia la porción frontal en forma casi horizontal hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista dorsal, borde frontal superior bilobulado con ambas mitades rectas. En vista frontal, borde superior ligeramente inclinado hacia la línea media, poco proyectado y apenas marcado por tubérculos redondeados de tamaño irregular; está dividido por una muesca media somera en forma de V. Borde frontal inferior perceptible en vista dorsal, más proyectado que el borde superior, formado por gránulos planos que están fusionados entre sí; en vista ventral es ondulado, presentando una concavidad media evidente y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales sin depresión anterior. Surco medio angosto y poco profundo entre las dos mitades del borde frontal superior; más somero y ancho posteriormente, terminando un poco más allá de los lóbulos postfrontales. Porción entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales plana. Surcos cervicales amplios, arqueados en la mitad proximal, rectos en la distal, profundos, alcanzando el margen anterolateral y formando una muesca este último. Regiones gástrica y cardiaca un poco elevadas; branquial la más hinchada, intestinal plana. Margen anterolateral iniciando en la muesca de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la región postbranquial, resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 27 gránulos bajos y planos, que se hacen más evidentes posteriormente. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6 gránulos poco perceptibles y en un plano más bajo que el resto del margen anterolateral. Margen posterior recto.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, pero con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantenuar casi cubierto por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal con gránulos bajos; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantenuar y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subrectangular o alargada oblicuamente, más larga que ancha, la relación anchura/longitud es de 0.68 (n= 1). Terceros maxilípedos con el isquio

de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca moderadamente marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípodo es de 0.70 (n= 1).

Quelípedos desiguales en ambos sexos, pero evidente en el macho. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes redondeados desgastados y dejando un hueco estrecho entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa y el margen inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. **En vista caudal**, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera que da la apariencia de estar orientada mesialmente. Proyección caudo-marginal con la cresta distal ligeramente más baja que la cresta de la superficie lateral. Lóbulo meso-distal corto, ligeramente cónico con la base ancha y con el ápice semiredondeado. Proceso mesial visible con los bordes irregulares. **En vista mesial**, tercio distal del gonópodo recto. Lóbulo meso-distal comprimido caudocefálicamente con el ápice redondeado ligeramente dirigido cefálicamente. Proyección caudo-marginal bilobulada; lóbulos divididos por una incisión tan larga como el lóbulo distal. Lóbulo distal digitiforme con el extremo cefálico terminado en forma subaguda; se sobrepone a la porción superior del lóbulo proximal, el borde que está sobrepuesto al lóbulo proximal es recto, su ápice casi alcanza el borde cefálico del lóbulo proximal; tan largo como alto. Lóbulo proximal grande, dirigido cefaloproximalmente, reniforme, su altura es 1.5 veces su longitud, los bordes superior e inferior son circulares. El lóbulo proximal tiene dos veces la longitud del proximal así como tres veces su altura. Proceso mesial con la porción distal parcialmente visible, por encima del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal. **En vista cefálica**, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal recto con el ápice ligeramente orientado mesialmente. Lóbulo proximal inclinado hacia el eje medio del cuerpo principal del gonópodo, con el borde externo fuerte, el distal está dirigido mesialmente y el proximal está dirigido en dirección del eje principal del apéndice, dándole una forma ondulada a la superficie mesial. Carena de la superficie interna del lóbulo proximal proyectada lateralmente; el borde externo bien marcado y circular. Lóbulo meso-distal cónico, corto, con el ápice redondeado y la base es ancha. Proceso mesial reducido, digitiforme y dirigido disto-lateralmente, sin espinas o dientes en su borde lateral; el lóbulo interno con forma subtriangular, cierra cefálicamente la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal. Cresta distal de la proyección caudo-marginal esta ornamentada con granulos pequeños y gruesos, su altura es menor a la de la cresta de la superficie lateral. **En vista lateral**, tercio distal del gonópodo suavemente inclinado en dirección cefálica; cresta distal de la superficie lateral ligeramente curvada y casi al mismo nivel que la cresta distal de la proyección caudo-marginal. Proceso mesial digitiforme con los bordes externos proyectados cefálicamente, haciendo que tome una forma cóncava, lóbulo interno apenas visible. Lóbulos de la proyección caudo-marginal completamente visibles; lóbulo distal con los bordes redondeados. Lóbulo proximal reniforme; carena de la superficie interna como un borde alto, proyectado lateralmente de forma semicircular y limitado por la base de del lóbulo proximal. **En vista distal** cavidad tiene forma de U y con la apertura del canal espermático en posición caudal. Campo de espinas amplio, armado con cerdas con poro terminal, las cuales no forman una franja, sino que se encuentran dispuestas en toda el área entre las crestas central y lateral; algunas cerdas sobrepasan la cresta lateral. La

cresta lateral esta ornamentada con cerdas gruesas en su tercio caudal. Proceso mesial reducido con el borde superior proyectado distalmente, lóbulo interno de forma triangular, el ápice toca la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal cerrando la cavidad del ápice. Lóbulo distal de la proyección caudo-marginal con el ápice ligeramente curvado mesialmente, su alcance es el mismo que el del lóbulo proximal. Lóbulo proximal cóncavo, la carena de la superficie interna imperceptible. Pared interna de las superficies caudal y lateral con espínulas agudas. Lóbulo meso-distal triangular, corto con el ápice subagudamente redondeado.

Distribución.- Vertiente del Pacífico del istmo de Tehuantepec, en las cuencas de los ríos Tehuantepec y Zanatepec, al suroeste del estado de Oaxaca (**Fig. 26**).

Localidad tipo.- Río Tehuantepec (90 msnm), Tehuantepec, Municipio de Santo Domingo Tehuantepec (16° 19' N, 95° 14' W), Oax., México.

Disposición de los Tipos.- Sintipo depositado en la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, Instituto Smithsonian (USNM 3289).

Material examinado.- 1 ♂ LC 79.3 mm, AC 50.5 mm; Río Zanatepec (80 msnm), Municipio de Santo Domingo Zanatepec (16° 37' N, 94° 16' W); sin fecha de recolecta; recol. V. H. Reinoso; CNCR 11920. 1 ♂ LC 79.3 mm, AC 50.5 mm; Arroyo Naranjo (160 msnm), Cerro del Naranjo, cerca del pueblo de Nizanda en la Sierra Mixe, Municipio de Cd. Ixtepec (16° 41' 24" N, 95° 22' 53" W), Istmo de Tehuantepec, Oax.; Septiembre de 1997; recols. D. Barreto y V. H. Reinoso; CNCR 16875. 1 ♂ LC 31.2 mm; AC 48.2 mm; Arroyo Naranjo, Cerro del Naranjo, cerca de pueblo de Nizanda en la Sierra Mixe (16° 41' 24" N, 95° 22' 53" W), Municipio de Cd. Ixtepec, istmo de Tehuantepec, Oax.; 15 de Septiembre de 1997; recol. V. H. Reinoso; CNCR 16875.

Otras localidades registradas en el USNM y la CNCR:

OAXACA

Río Tehuantepec (90 msnm), Tehuantepec, Municipio de Santo Domingo Tehuantepec (16° 19' N, 95° 14' W) (USNM 3289 Sintipo). Santo Domingo (100 msnm), Municipio de San Pedro Teutila (18° 02' N, 96° 32' W) (USNM 19352). Arroyo Naranjo, Cerro del Naranjo, cerca de pueblo de Nizanda en la Sierra Mixe (16°41'24" N, 95°22'53" W), Municipio de Cd. Ixtepec, istmo de Tehuantepec, Oax.; 24 de Marzo de 2017; recols. J.L. Villalobos, I.A. Toledano y E.G. Moreno; CNCR 33939.

Observaciones.- Ver en *T. jacatepecensis*. Existen poblaciones provenientes de áreas cercanas a la Sierra Mixe que presentan variaciones en las formas de los elementos apicales, los cuales deben ser mejor analizados para discernir si se trata de simples variaciones morfológicas o especies diferentes.

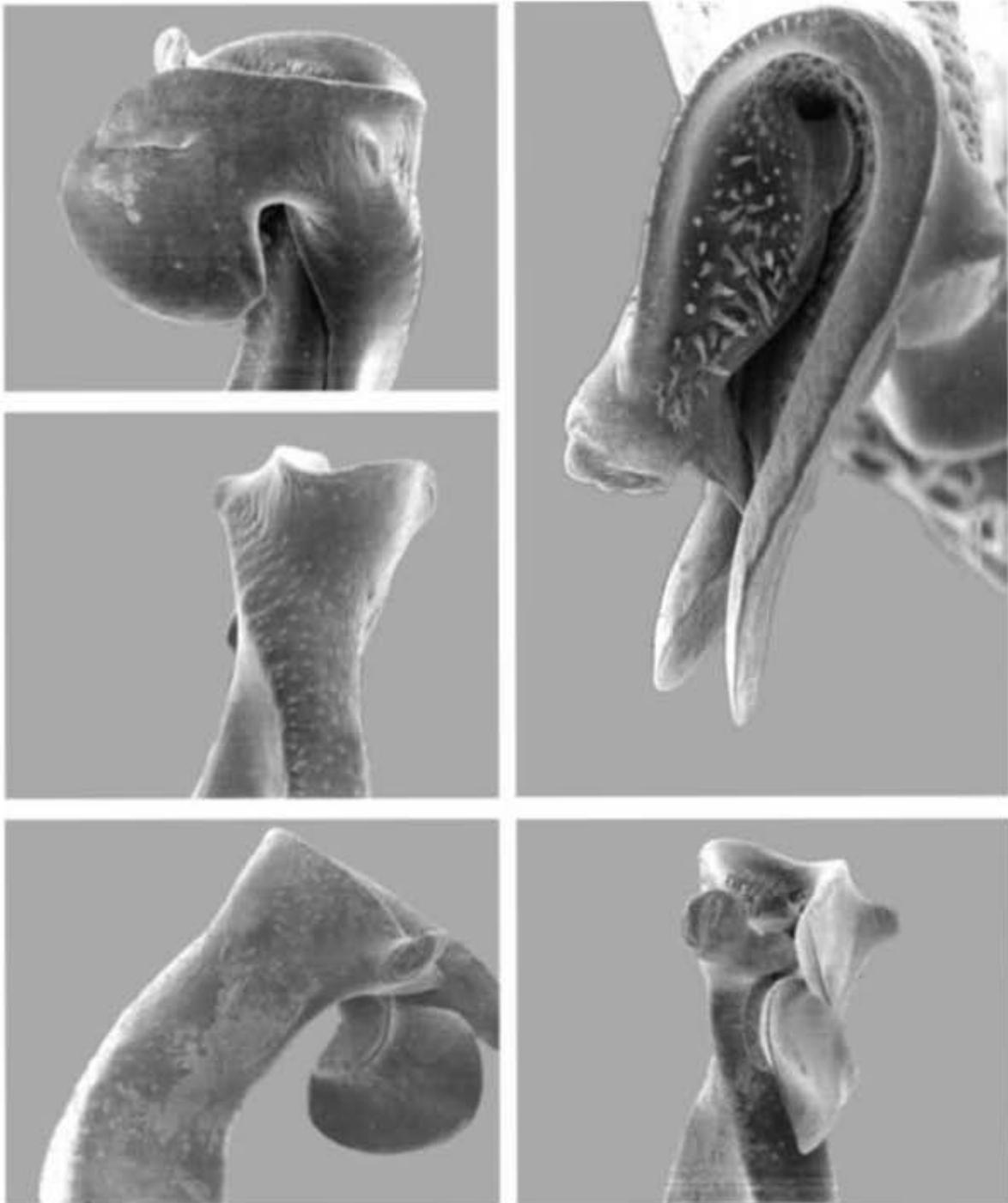


Figura 24. Primer gonópodo del macho de *Tehuana lamellifrons*; topotipo, Arroyo Naranjo (ejemplar CNCR 16875). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal (tomado de Villalobos-Hiriart, 2005).

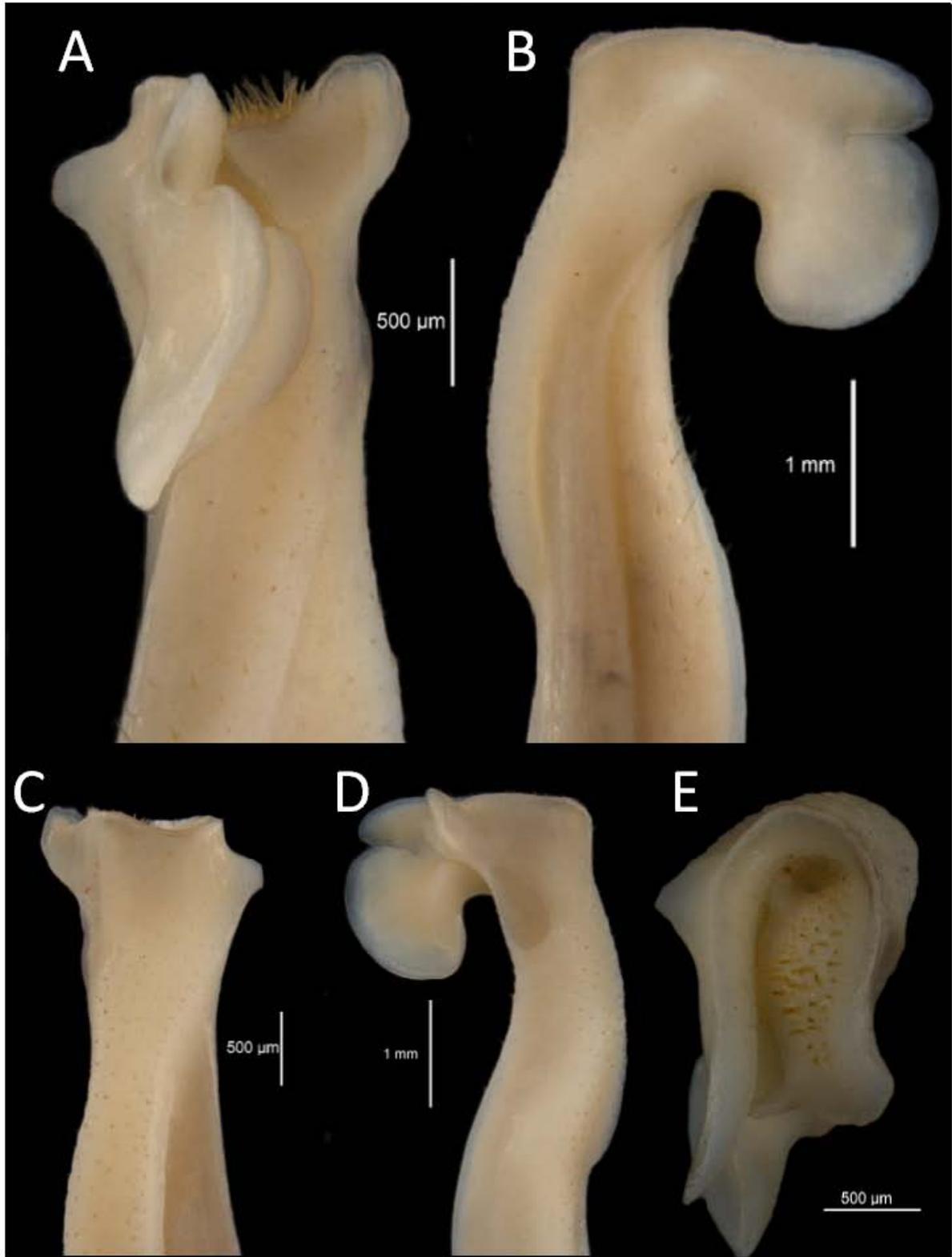


Figura 25. Primer gonópodo del macho de *Tehuana lamellifrons* fma. Nizanda (ejemplar CNCR 33939). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

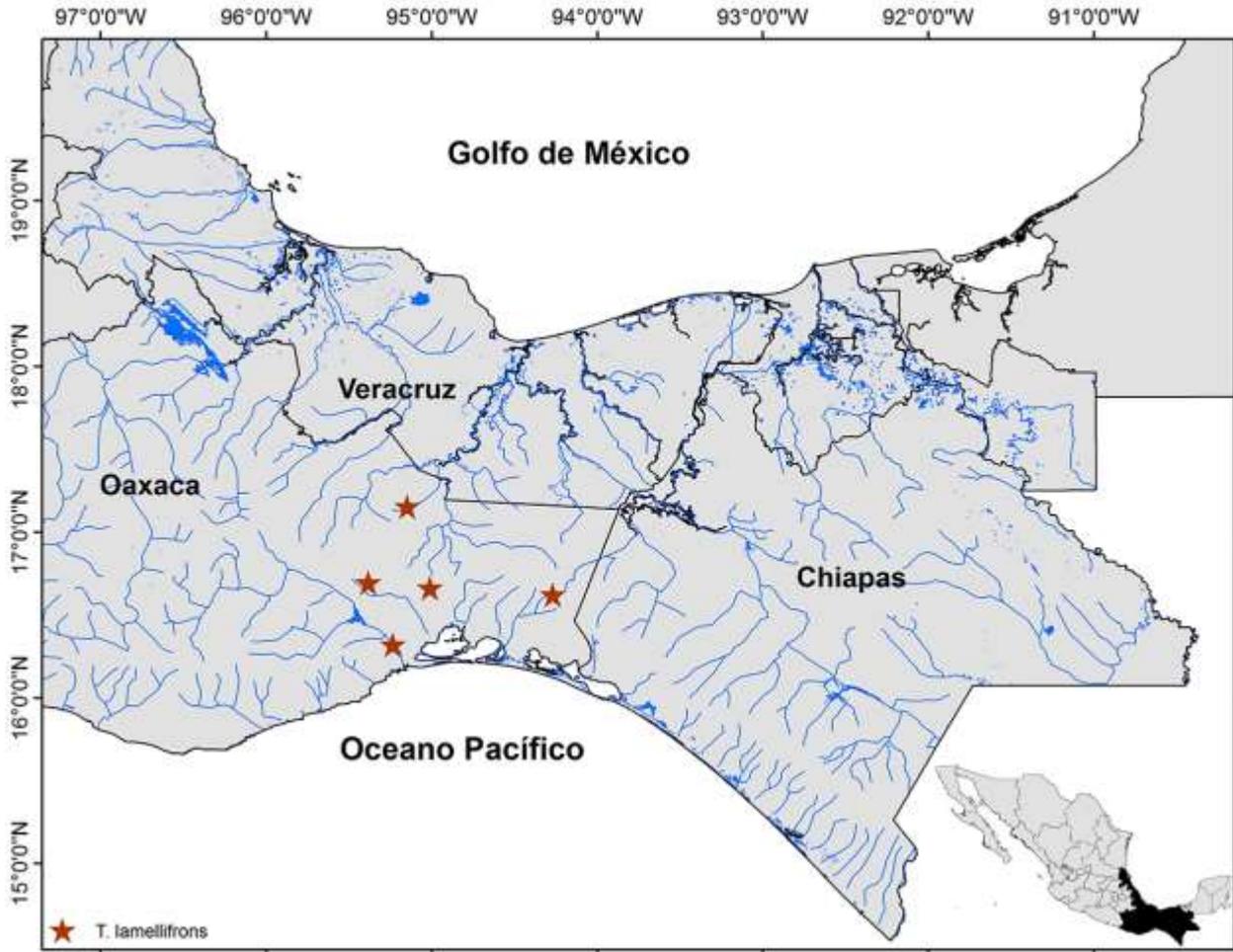


Figura 26. Mapa de la distribución actualizada de la especie *Tehuana lamellifrons*.

***Tehuana lamothei* Álvarez y Villalobos, 1994**
(Figuras 27 y 28)

Tehuana lamothei Álvarez y Villalobos, 1994: 732, figs. 2-4b; Álvarez y Villalobos, 1995: 93. Villalobos y Álvarez, 2003: 228. Villalobos-Hiriart, 2005:331. Villalobos y Álvarez, 2008: 282. 2008a: 289. Villalobos y Álvarez, 2010: 474. Ojeda-Escoto, 2017: 44.

Descripción.-Superficie dorsal del caparazón ligeramente convexa, desnuda, cubierta con puntuaciones diminutas. Región gástrica hinchada, se continúa hacia la porción frontal curvándose suavemente hacia abajo hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista frontal, borde frontal superior está inclinado hacia la línea media, prominente, formado por pequeños tubérculos redondeados, dividido por una muesca media en forma de V y desapareciendo lateralmente detrás de la órbita; en vista dorsal es bilobulado. Borde frontal inferior continuo, sinuoso, más esbelto que el borde superior. Lóbulos postfrontales altos y evidentes, limitados anteriormente por depresiones someras; porción frontal entre el borde superior y los lóbulos postfrontales, deprimida. Surco

medio angosto entre los lóbulos postfrontales; en vista dorsal, profundo y ensanchándose anteriormente para formar en la frente una escotadura en forma de "V". Surcos cervicales profundos, fuertemente curvados, terminando antes del margen anterolateral. Región cardíaca discernible; branquial elevada. Margen anterolateral esbelto y resaltado en vista lateral, con 21 - 23 pequeños dentículos entre el surco cervical y la región epibranquial. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6 gránulos. Margen posterior ligeramente cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso, con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular cubierto parcialmente por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal granulada; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes cuadrangular, la relación anchura/longitud es de 0.80 (intervalo 0.75-0.83, n= 4). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca bien marcada en la base de la articulación con el palpo. Proporción longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo 0.77 (intervalos 0.74-0.81, n= 4).

Quela mayor derecha, palma con la superficie interna globosa, dedos punteados con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes triangulares, sin dejar un hueco entre los bordes cortantes y curvados hacia adentro distalmente. Propodio del quinto par de patas ambulatorias con una costilla con espinas en el margen ventral.

Primer par de gonópodos del macho, esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. **En vista caudal**, con el tercio distal inclinado mesialmente; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad amplia y somera. Cresta apical de la superficie lateral más alta que la de la proyección caudo-marginal y ornamentada con cerdas cortas. Lóbulo meso-distal apenas perceptible, tiene apariencia de un tubérculo triangular. Proceso mesial laminar, semicircular, con la superficie caudal lisa; borde superior redondeado y un poco más elevado que la cavidad del ápice; espina del margen lateral en posición media, triangular, aguda y suavemente dirigida hacia abajo.

En vista mesial, tercio distal del gonópodo recto; cavidad del ápice dirigida distalmente. Lóbulo meso-distal pequeño y comprimido caudocefálicamente. Proyección caudo-marginal está dirigida cefálicamente, formando un ángulo aproximado casi de 90° con respecto al eje longitudinal del apéndice; cresta distal suavemente curvada en toda su longitud; la proyección es bilobulada, lóbulos separados por una muesca en forma de V estrecha, es tan larga como el propio lóbulo distal. Lóbulo distal en forma de diente redondeado, dos veces más alto que largo, su borde cefálico es redondo, proyectado cefálicamente, se extiende sobre el tercio basal del lóbulo proximal. Lóbulo proximal ovalado, ligeramente más largo que alto, proyectado cefálicamente. En relación con el lóbulo distal, su longitud es seis veces la del lóbulo distal y su altura es 1.5 veces la del distal. **En vista cefálica**, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal con el ápice dirigido cefálicamente. Borde inferior del lóbulo proximal ligeramente orientado mesialmente, superficie

mesial ligeramente cóncava, el borde cefálico está proyectado meso-cefálicamente; borde distal de la carena de la superficie interna de forma semicircular. Lóbulo meso-distal apenas perceptible en forma de tubérculo con el ápice redondeado. Proceso mesial bien desarrollado, laminar y extendiéndose de manera adyacente al eje principal del apéndice en posición cefalocaudal; borde superior semicircular, más alto que las crestas distales lateral y de la proyección caudo-marginal; diente del borde lateral poco perceptible, en forma cónica y dirigido caudalmente; lóbulo interno no perceptible, borde mesial cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas y queda en un nivel más bajo que las crestas de la superficie lateral y de la proyección caudo-marginal. **En vista lateral**, tercio distal del gonópodo recto; cavidad del ápice dirigida distalmente. Espina del borde lateral del proceso mesial, triangular y aguda con el ápice suavemente dirigido proximalmente. Borde superior del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, recto, con el borde cefálico redondeado. Lóbulo proximal en forma semirectangular, borde cefálico redondeado; carena de la superficie interna con el borde distal semicircular y borde proximal no perceptible, su extensión alcanza la mitad de la longitud del lóbulo. Cresta distal de la superficie lateral semicircular. **En vista distal**, prominencia meso-distal incipiente con el ápice redondeado; cavidad del ápice en forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas estrecho, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas casi alcanzan la cresta lateral. Superficie mesial del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, cóncava, con el ápice dirigido cefálicamente. Lóbulo proximal con el borde proximal orientado mesialmente; carena de la superficie interna proyectada lateralmente, sus bordes son imperceptibles. Cresta distal de la proyección caudo-marginal, recta. Borde distal del proceso mesial ampliamente curvado, ápice de la espina del cordel latero-caudalmente. Lóbulo interno, apenas perceptible, redondeado.

Distribución.- Restringida a una pequeña sección del noroeste de Chiapas (**Fig. 29**).

Localidad tipo.- Arroyo La Piedra (300 msnm), 1 km de Ixtacomitán, Municipio de Ixtacomitán (17° 24' N, 93° 06' W), Chis., México.

Disposición de los tipos.- Holotipo y paratipos depositados en la Colección de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 5604 Holotipo, CNCR 8812 paratipo).

Material examinado.- 1 ♂ LC 18.2 mm, AC 27.5 mm; Arroyo La Piedra (300 msnm), 1 km de Ixtacomitán, Municipio de Ixtacomitán (17° 24' N, 93° 06' W), Chis.; recol. J. L. Villalobos, J. C. Nates, A. Cantú, D. Valle; CNCR 5604. 2 ♂ LC 21.0 y 24.0 mm, AC 32.0 y 37.2 mm; 1 ♀ LC 32.2 mm, AC 49.3 mm; Arroyo cerca de Tapilula (780 msnm), Municipio de Tapilula (17°15' N, 93°01' W); 20 de Abril de 1981; recol. R. Lamothe; CNCR 8812.

Observaciones.- Ver en *T. chontalpaensis*.



Figura 27. Primer gonópodo del macho de *Tehuana lamothei*; holotipo, Arroyo la Piedra (ejemplar CNCR 5604). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal (tomado de Villalobos-Hiriart, 2005).

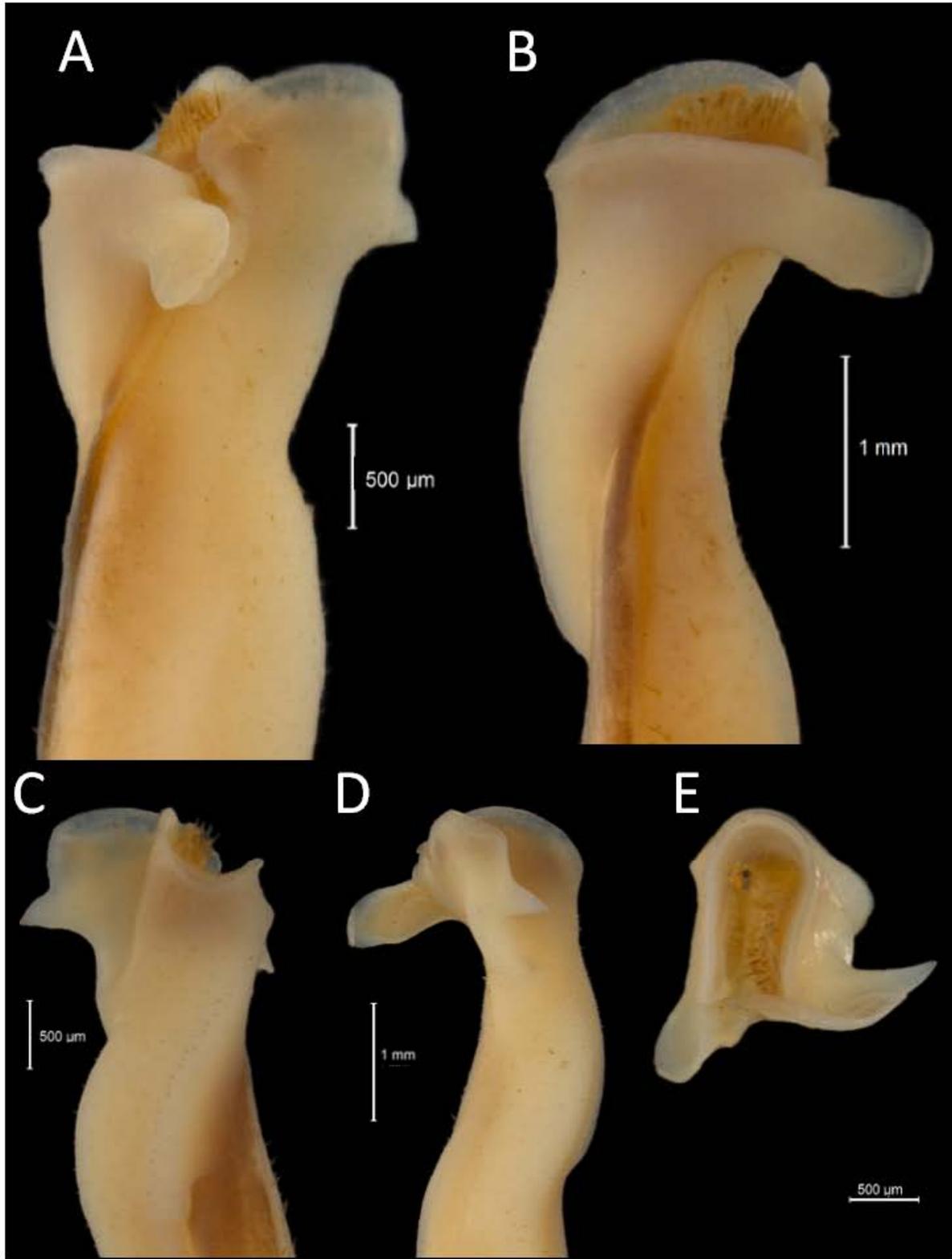


Figura 28. Primer gonópodo del macho de *Tehuana lamothei* fma. *Tapilula* (ejemplar CNCR 8812). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

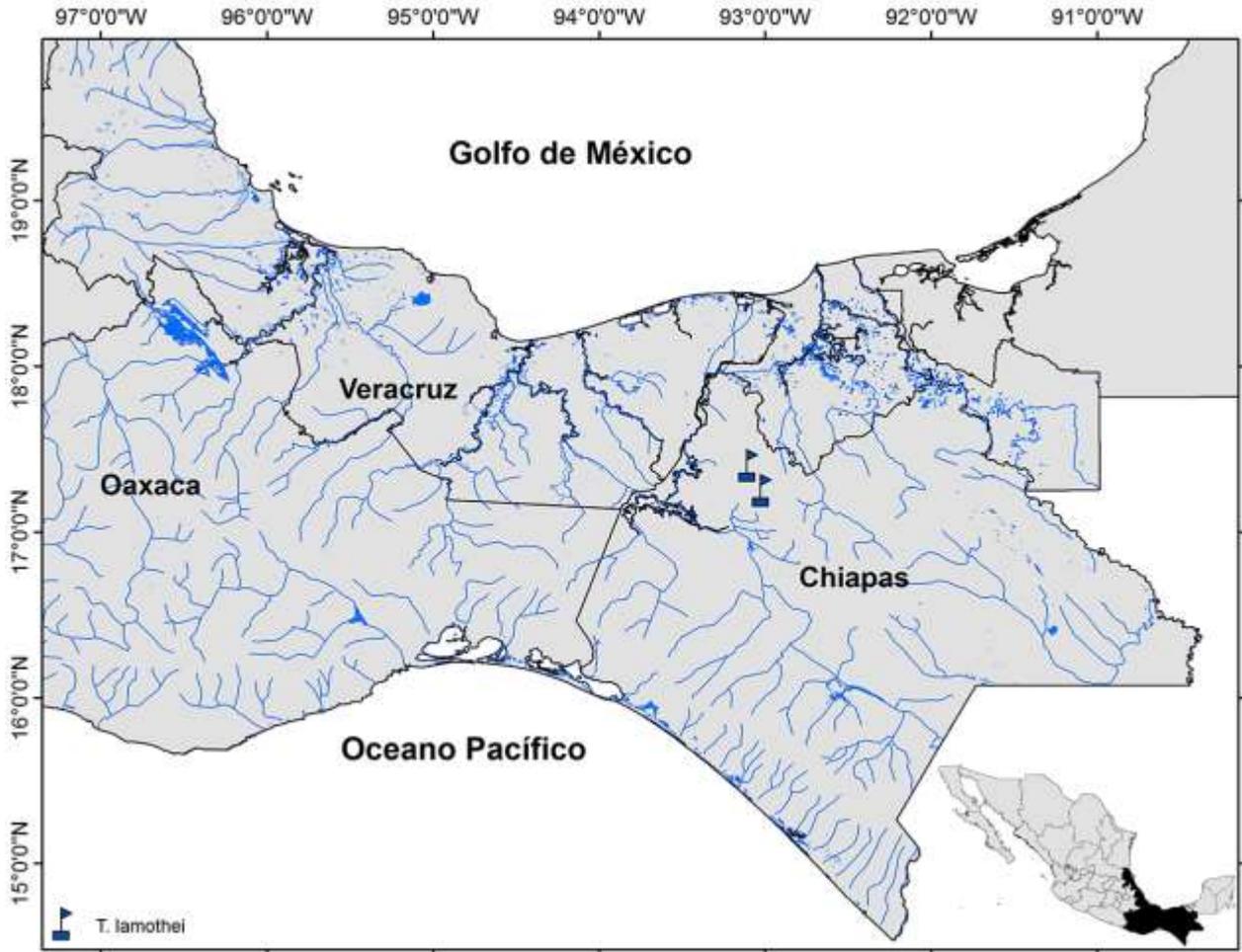


Figura 29. Mapa de la distribución actualizada de la especie *Tehuana lamothei*.

***Tehuana poglayenorum* (Pretzmann, 1980)**

(Figuras 31-38)

Pseudothelphusa (Tehuana) lamellifrons poglayenorum Pretzmann, 1980: 660. Rodríguez, 1982: 210.

Tehuana poglayenorum Villalobos et al., 1993: 284; Álvarez y Villalobos, 1997: 416. Villalobos y Álvarez, 2003: 228. Villalobos-Hiriart, 2005:332. Villalobos y Álvarez, 2008: 283. Villalobos y Álvarez, 2010: 474. Ojeda-Escoto, 2017: 44.

Descripción.- Superficie dorsal del caparazón plana y cubierta con puntuaciones finas; porciones central (excepto la región gástrica) y posterolateral ornamentadas con cerdas cortas de color negro, dispuestas en un gran parche moderadamente denso. Región gástrica poco hinchada, se continúa hacia la porción frontal en forma casi horizontal hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista dorsal, borde frontal superior bilobulado con ambas mitades rectas. En vista frontal, borde superior ligeramente inclinado hacia la línea media, poco proyectado, moderadamente marcado por tubérculos redondeados de tamaño irregular y dividido por una muesca media somera en forma de V. Borde frontal inferior parcialmente perceptible en vista dorsal, un poco más proyectado que

el borde superior, formado por gránulos planos fusionados entre sí; en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media ligera y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales moderados, sin depresión anterior. Surco medio angosto y poco profundo entre las dos mitades del borde frontal superior; más somero y ancho posteriormente, terminando un poco más allá de los lóbulos postfrontales. Porción entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales plana. Surcos cervicales amplios, arqueados, profundos, desvaneciéndose casi en el margen anterolateral y sin formar una muesca este último. Regiones gástrica, branquial y cardiaca un poco elevadas; intestinal plana. Margen anterolateral iniciando en la muesca de la base del diente orbital externo y alcanzando hasta la porción media de la región branquial, poco resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 12 a 17 gránulos bajos y planos, que se desvanecen posteriormente. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 6 gránulos poco perceptibles. Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granulada pero con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares visibles, con los bordes que las definen, ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular casi cubierto por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal con gránulos bajos; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos, cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes semicuadrada o alargada oblicuamente, un poco más larga que ancha, la relación anchura/longitud es de 0.77 (intervalo 0.6-1.0; n= 4). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca moderadamente marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.67 (intervalo 0.64-0.78; n= 4).

Quelípedos desiguales en ambos sexos pero evidente en los machos. Quela mayor derecha, dedos punteados, con algunas granulaciones oscuras, armados con dientes redondeados desgastados, existe un hueco entre los bordes cortantes. Palma con la superficie externa lisa y el margen inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho, esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. **En vista caudal**, con el tercio distal recto; superficie caudal terminada distalmente en una concavidad moderadamente amplia y bien marcada, con los bordes proyectados distalmente. Proyección caudo-marginal con la cresta distal ligeramente más alta que la cresta de la superficie lateral. Lóbulo meso-distal corto, cilíndrico, robusto, con el ápice redondeado; el ápice está dirigido mesodistalmente, forma un ángulo aproximado de 75° con el eje principal del gonópodo. Proceso mesial con una cicatriz circular en la porción proximal de la superficie caudal; diente del margen lateral pequeño triangular con ápice agudo; borde superior redondeado, continuándose lateralmente hasta el diente lateral, el cual queda insertado en la base de la cresta y su ápice queda al nivel del borde; borde inferior ligeramente convexo. **En vista mesial**, el tercio distal del gonópodo está inclinado cefálicamente. Lóbulo meso-distal comprimido caudo-cefálicamente,

cilíndrico con el ápice redondo. Proyección caudo-marginal bilobulada; orientada cefaloproximalmente, formando un ángulo aproximado de 45° con respecto al eje longitudinal del apéndice. Cresta distal recta en los 2/3 cefálicos y curvada en el tercio caudal. Lóbulos separados por una incisión lineal que es tan larga como el lóbulo distal. Éste último, digitiforme, es dos veces más largo que alto; el borde distal del ápice es semicircular mientras que el proximal es recto, además está dirigido proximalmente. Lóbulo proximal pequeño, dirigido cefaloproximalmente, subcuadrangular, ligeramente más alto que largo; con la superficie ondulada y el margen inferior puede ser recto. Longitud del lóbulo distal mayor a la del proximal, éste último es 1.5 veces más alto que el distal. **En vista cefálica**, lóbulo distal de la proyección caudo-marginal ligeramente curvado en dirección mesial; cresta distal de la proyección ornamentada con pequeños dientes apenas perceptibles pero que le dan la apariencia de estar aserrado. Borde proximal del lóbulo proximal orientado mesialmente, otorgándole una inclinación hacia el eje medio del cuerpo principal del gonópodo, casi en posición transversal. Carena de la superficie interna del lóbulo proximal no visible. Lóbulo meso-distal robusto, corto y el ápice redondeado. Proceso mesial moderadamente desarrollado y laminar, extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo; borde distal semicircular; borde lateral con un diente pequeño, cónico y subagudo; muesca que separa al diente del borde distal, triangular. Lóbulo interno pequeño de forma triangular con la punta semiredondeada; ésta cierra la cavidad del ápice y queda en contacto con la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal. Cresta distal lateral ornamentada con cerdas espinosas. El mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas. **En vista lateral**, tercio distal del gonópodo inclinado en dirección cefálica; cresta distal de la superficie lateral suavemente curvada y casi al mismo nivel que la cresta distal de la proyección caudo-marginal. Borde distal del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, redondeado. Borde cefálico del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal circular, carena de la superficie interna semicircular, con los bordes proyectados lateralmente. Proceso mesial laminar, con el diente lateral triangular, dirigido lateralmente y el ápice agudo; porción basal con una cicatriz circular. Borde distal con un doblez en dirección caudal. **En vista distal**, cavidad tiene forma de U, haciéndose más estrecha cefálicamente y con la apertura del canal espermático en posición caudal. Campo de espinas estrecho, armado con cerdas con poro terminal, las cuales no forman una franja sino que se encuentran dispuestas en toda el área entre las crestas lateral y central; superficie interna de las crestas caudal y lateral con algunas cerdas espinosas dirigidas cefálicamente. Lóbulo meso-distal cónico, robusto con el ápice grueso así como redondeado. Mitad cefálica de la cresta distal ornamentada con gránulos agudos dándole una apariencia semiaserrada. Proyección caudo-marginal con el lóbulo distal, suavemente orientado mesialmente, un poco más largo que el lóbulo proximal. Lóbulo proximal apenas visible, carena de la superficie interna oculta por el lóbulo interno de proceso mesial. Proceso mesial con un doblez en dirección caudal en la porción distal; espina del borde lateral, triangular con el ápice agudo; lóbulo interno pequeño y somero en forma triangular con el ápice semiredondeado, borde distal proyectado distalmente. Cresta distal de la superficie lateral ornamentada con cerdas.

Distribución- *T. poglayenorum* se encuentra ampliamente distribuida en los ríos y lagos de la parte central de la Sierra de Los Tuxtlas, Veracruz (**Fig. 30**).

Localidad tipo.- Río Basura (18° 32' N, 95° 03' W), entre Sontecomapan y el río La Palma en Los Tuxtlas, Mpio. de San Andrés Tuxtla, Veracruz, México.

Disposición de los tipos.- Holotipo y paratipos depositados en el Museo de Historia Natural de Viena (Holotipo NHMW 4066 y Paratipos NHMW 4067).

Material examinado.- 4 ♂ LC 11.4-26 .0 mm, AC 17.0-41.2 mm; Río Basura (18° 32' N, 95° 03' W), entre Sontecomapan y el río La Palma en Los Tuxtlas, Mpio. de San Andrés Tuxtla, Ver., México; 19 de Julio de 1998; recols. R. Robles y C. Graham; CNCR 17422.

Otras localidades registradas en la CNCR:

VERACRUZ

Río Tapalapa (300 msnm), Santiago Tuxtla, Municipio de Santiago Tuxtla (18° 32' N, 95° 18' W); CNCR 336, 338, 386; USNM 102217. Nacimiento de Otopan (300 msnm), San Andrés Tuxtla, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 26' N, 95° 12' W); CNCR 337. La Ladrillera (300 msnm), San Andrés Tuxtla, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 27' N, 95° 13' W); CNCR 2138. Laguna Escondida (200 msnm), Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 05' W); CNCR 4473, 4709, 4710, 4746, 5303, 10220, 12908, 12909, 12964, 13138. Arroyo de las Cabañas (100 msnm), Playa Escondida, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 03' W); CNCR 5782, 5788, 5790, 8821. Camino a la Laguna Escondida, Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 04' W); CNCR 10222, 12967, 33927. Arroyo del Ejido Lázaro Cárdenas (50 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 34' N, 95° 06' W); CNCR 12302. Arroyo Cuetzalapan (360 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 24' N, 95° 00' W); CNCR 12555. Río Bastonal, Tres Caminos, Sierra de Santa Marta, (800 msnm), Municipio de Soteapan (18° 23' N, 94° 56' W); CNCR 12556. Arroyo Claro (920 msnm), Sierra de Santa Marta, Municipio de Soteapan (18° 24' N, 95° 0' W); CNCR 12892. Río La Palma (50 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 33' N, 95° 03' W); CNCR 12896, 12902. Río cerca de Balzapote (40 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 36' N, 95° 04' W); CNCR 12906. Río Máquinas (60 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 37' N, 95° 05' W); CNCR 12961, 12963. Laguna Zacatal (200 msnm), Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 35' N, 95° 06' W); CNCR 13188, 13192. Río Basura (30 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 32' N, 95° 3' W); CNCR 13140, 13185, 13187, 33931. Laguna Majahual (18° 39' 11.5" N, 95° 18' 16.6"), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 39' 10.02" N, 95° 15' 21.72"); CNCR 25506, 33929. Arroyo Nueva Victoria (18° 39' 10.4" N, 95° 15' 25.5"), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 39' 10.02" N, 95° 15' 23.07"); CNCR 25501, 25511, 25665, 33930. Río Col (18° 38' 29.3" N, 95° 09' 00.4"), Municipio de San Andrés Tuxtla (18° 38' 29.3" N, 95° 07.8"); CNCR 33928. Río en Dos Amates (350 msnm), Municipio de Catemaco (18° 29' N, 95° 03' W); CNCR 13163, 13168, 33933. Especie cercana a *P. poglayenorum* Río Simapa (300 msnm), Santiago Tuxtla, Municipio de Santiago Tuxtla (18° 27' N, 95° 21' W); CNCR 13346.

Observaciones.- La especie *Tehuana poglayenorum* presenta una amplia distribución en la región de Los Tuxtlas. A través de las diferentes localidades en donde ha sido registrada, se pueden observar variaciones en la forma y el tamaño de los diferentes elementos apicales del primer

gonópodo de los machos. Es posible que estas variaciones representen en realidad la existencia de un complejo de formas que geográficamente han quedado separadas y aisladas, por la compleja topografía que se presenta en esta zona. A pesar de que se hizo el esfuerzo para obtener la mayor información de las diferentes localidades donde se tienen registros de la presencia de *T. poglayenorum*, aún no se tienen evidencias morfológicas contundentes, que indiquen que los cambios en el tamaño y forma de los procesos apicales, son producto de procesos de especiación incipientes o simple variabilidad del apéndice reproductivo. Los resultados del análisis genético realizado en la presente tesis, se discutirán en el segundo capítulo.

En la **tabla 2** se resumen la diferencias morfológicas en los apéndices de los machos, observados a través de las diferentes poblaciones revisadas en este estudio de *T. poglayenorum*.

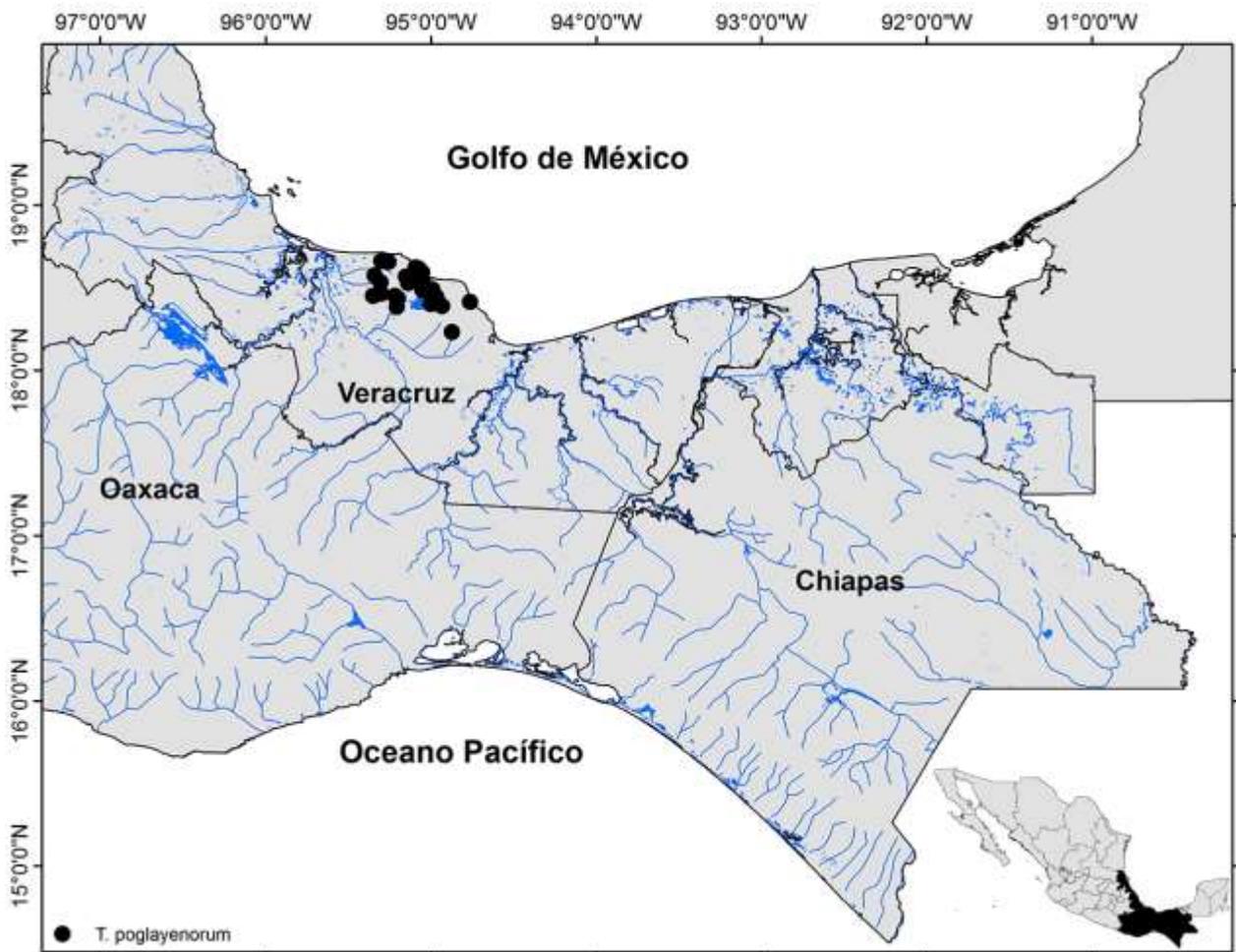


Figura 30. Mapa de la distribución actualizada de la especie *Tehuana poglayenorum*.

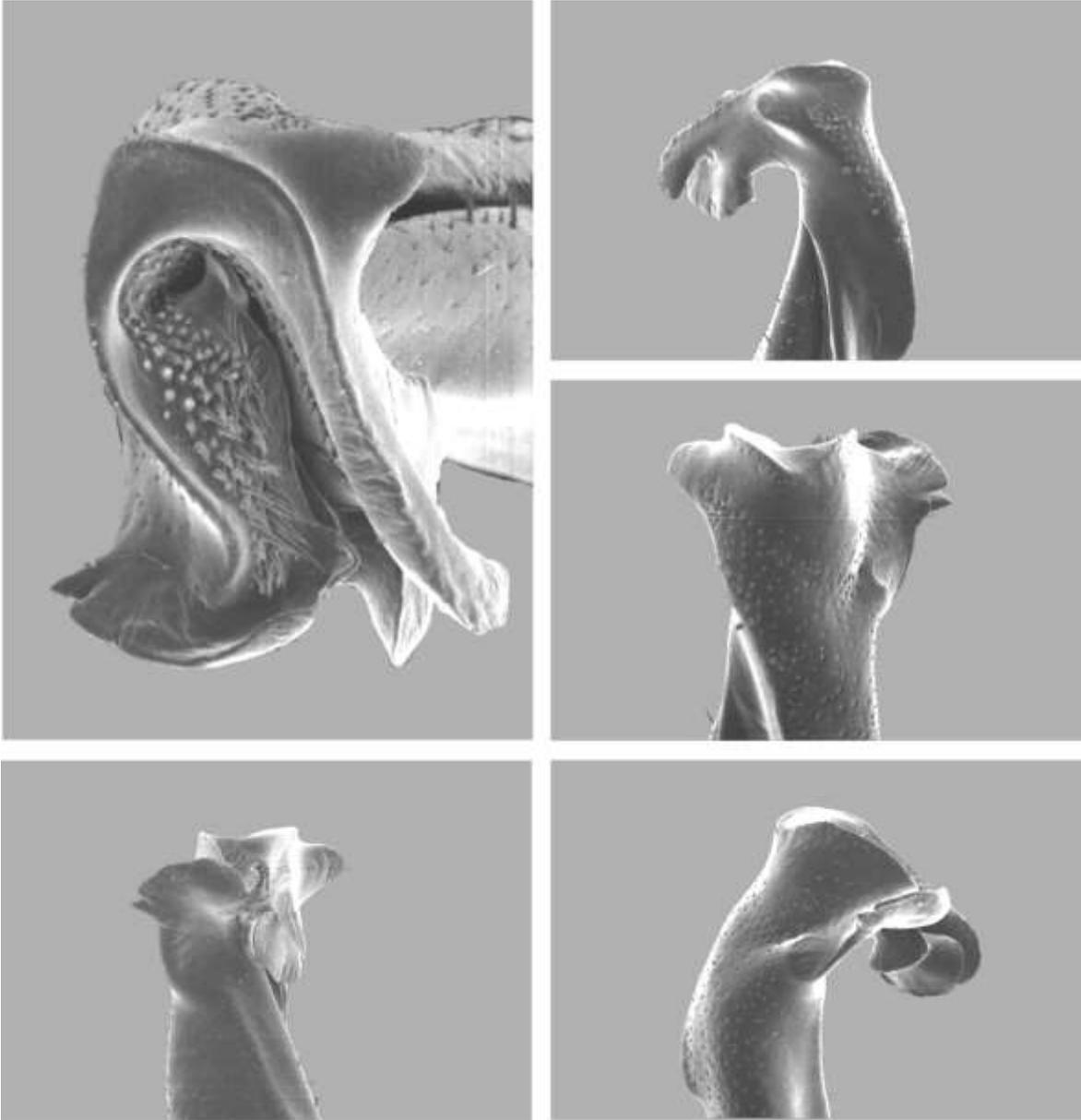


Figura 31. Primer gonópodo del macho de *Tehuana poglayenorum*; topotipo, Río Basura (ejemplar CNCR 17422). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal (tomado de Villalobos-Hiriart, 2005).

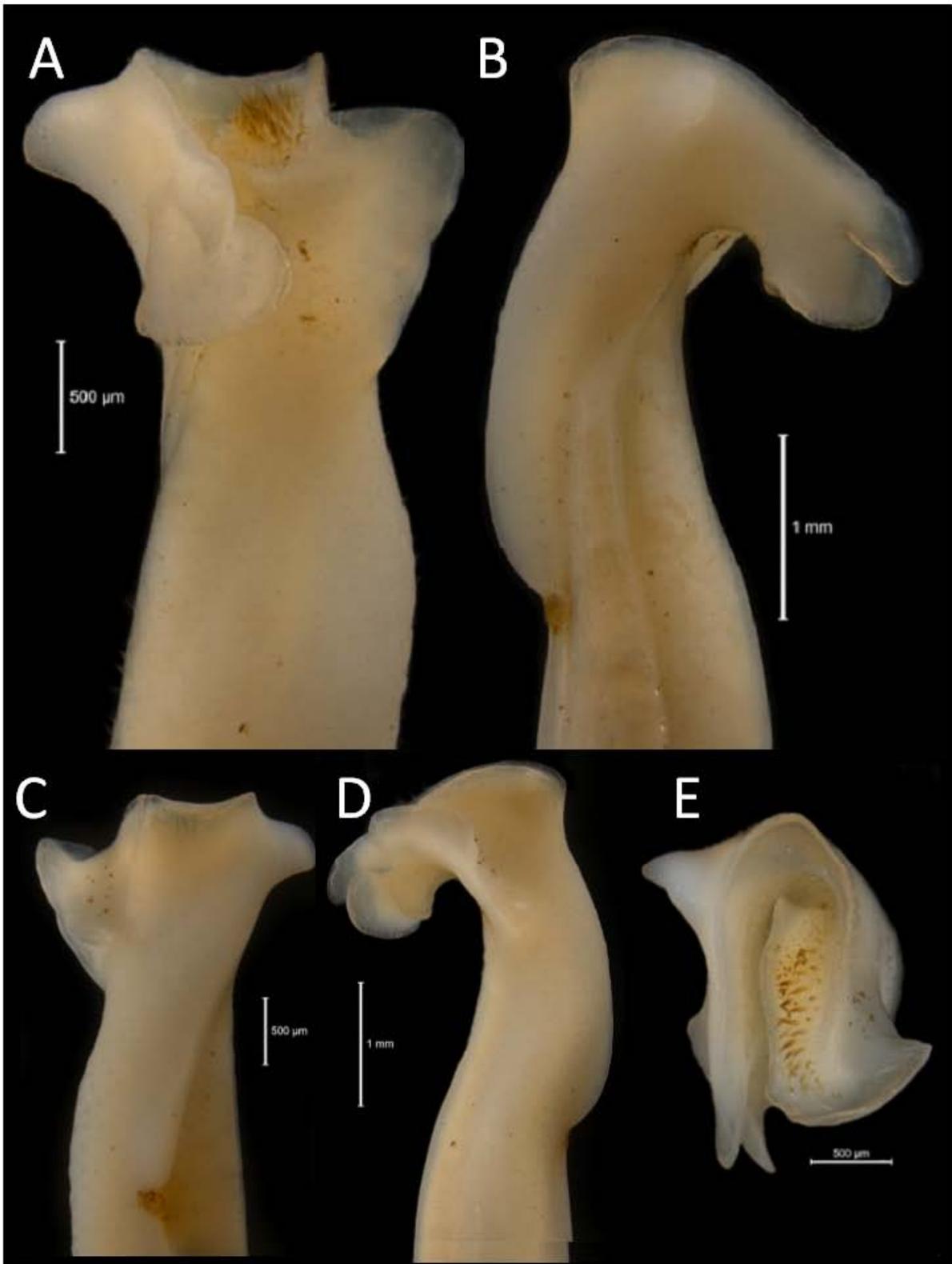


Figura 32. Primer gonópodo del macho de *Tehuana poglayenorum*; topotipo, Río Basura (ejemplar CNCR 33931). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

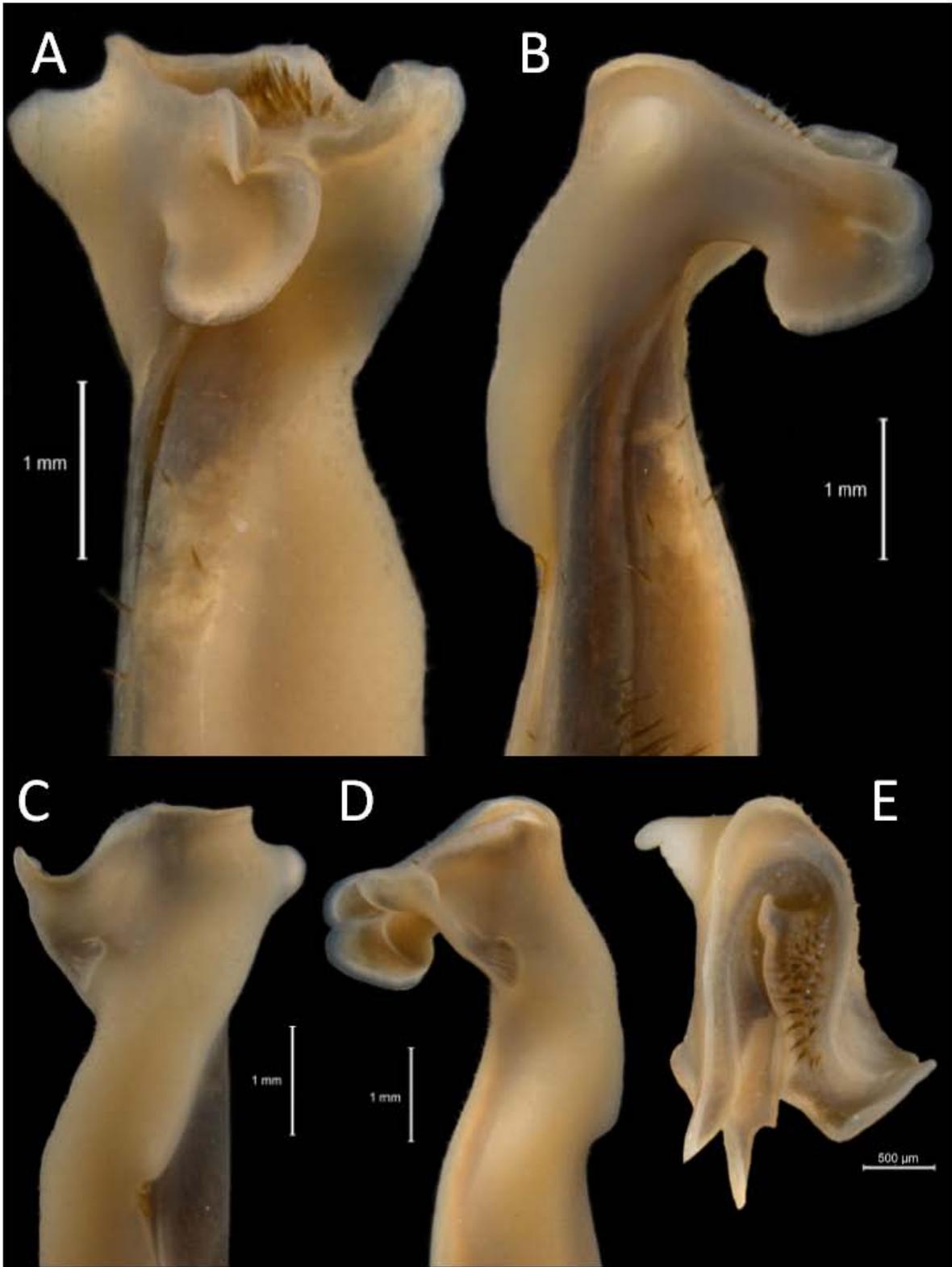


Figura 33. Primer gonópodo del macho de *Tehuana poglayenorum* fma. Río Col (ejemplar CNCR 33928). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

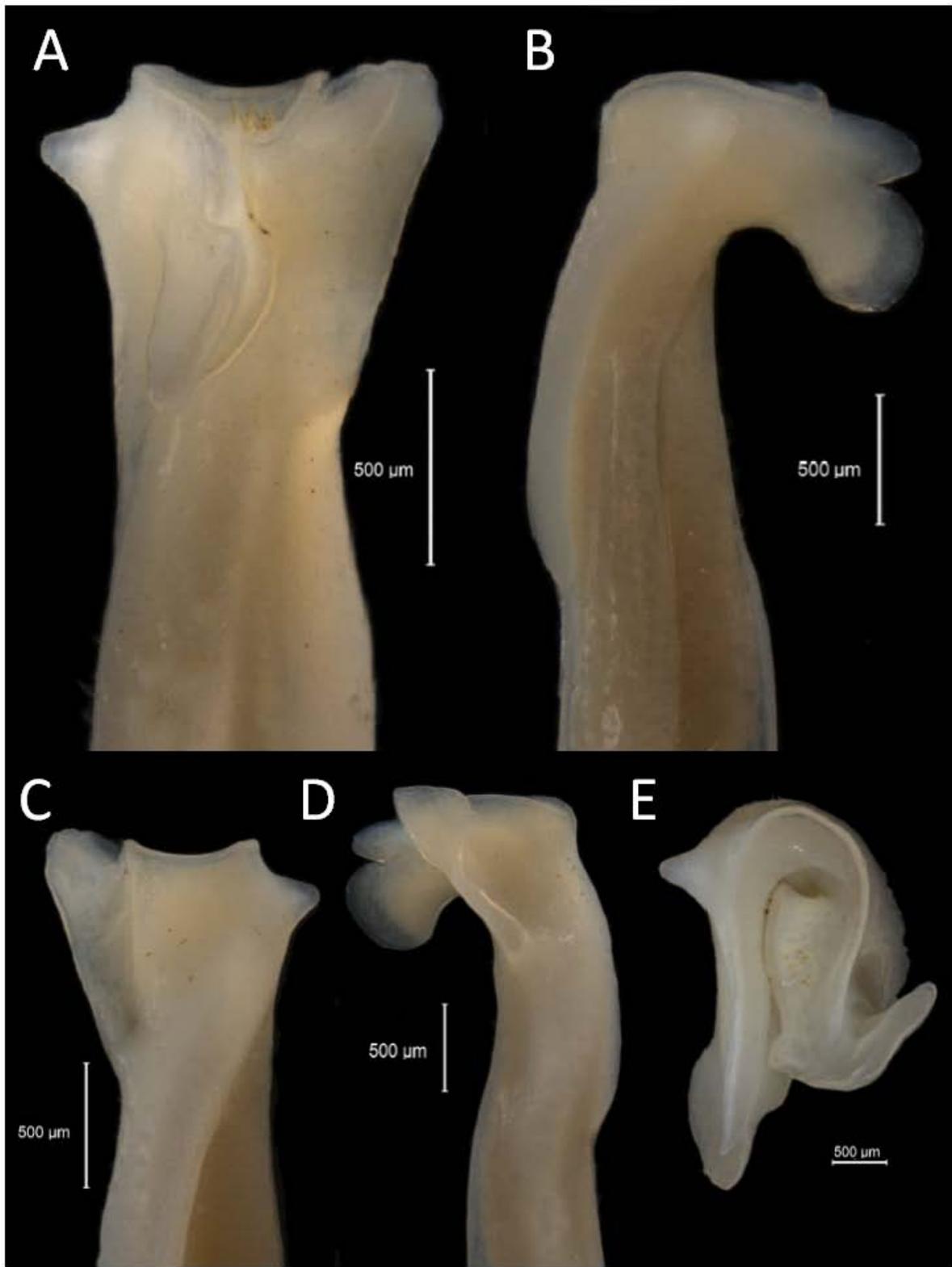


Figura 34. Primer gonópodo del macho de *Tehuana poglayenorum* fma. Laguna Majahual (ejemplar CNCR 33929). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

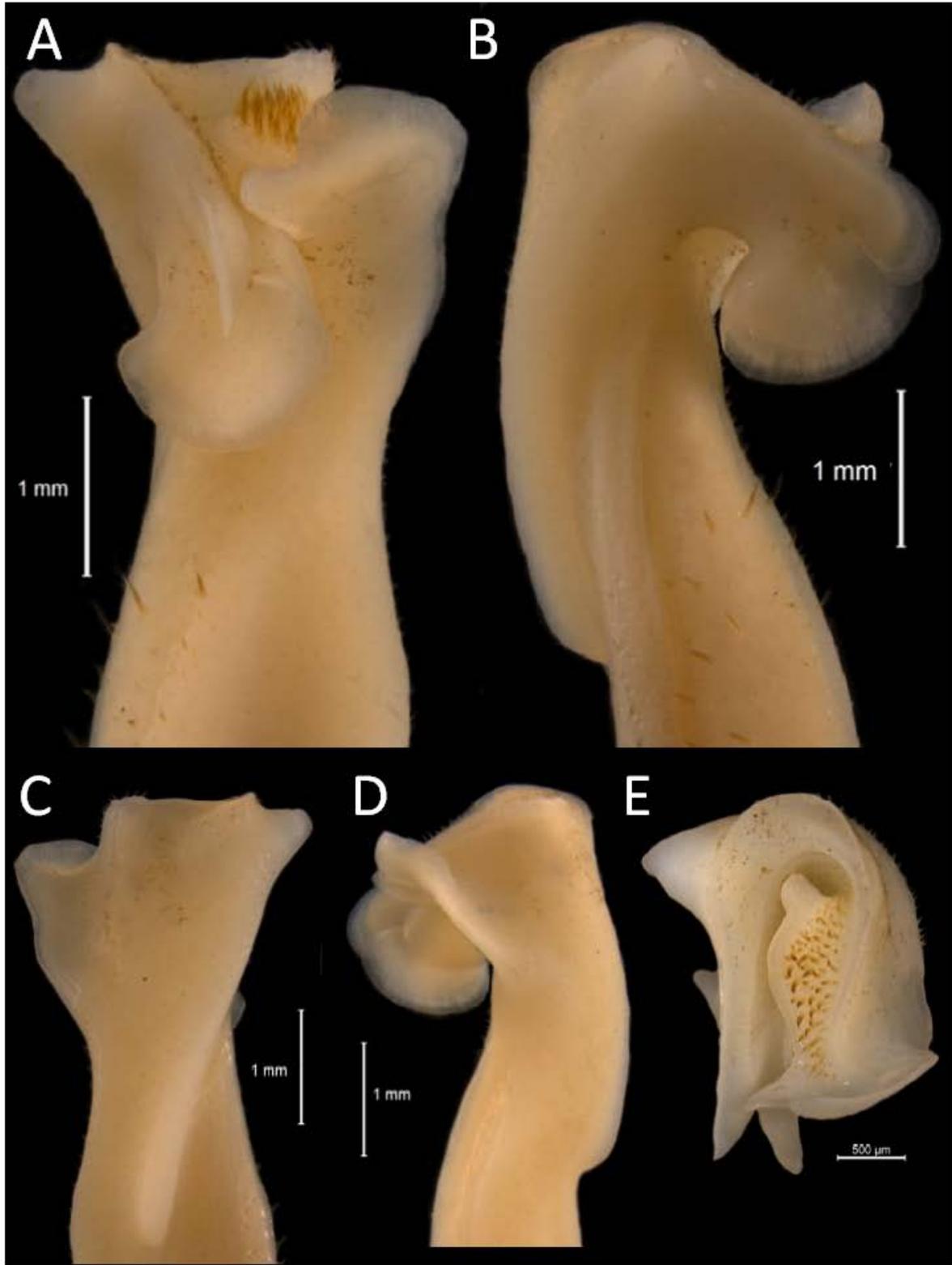


Figura 35. Primer gonópodo del macho de *Tehuana poglayenorum* fma. Nueva Victoria (ejemplar CNCR 33930). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

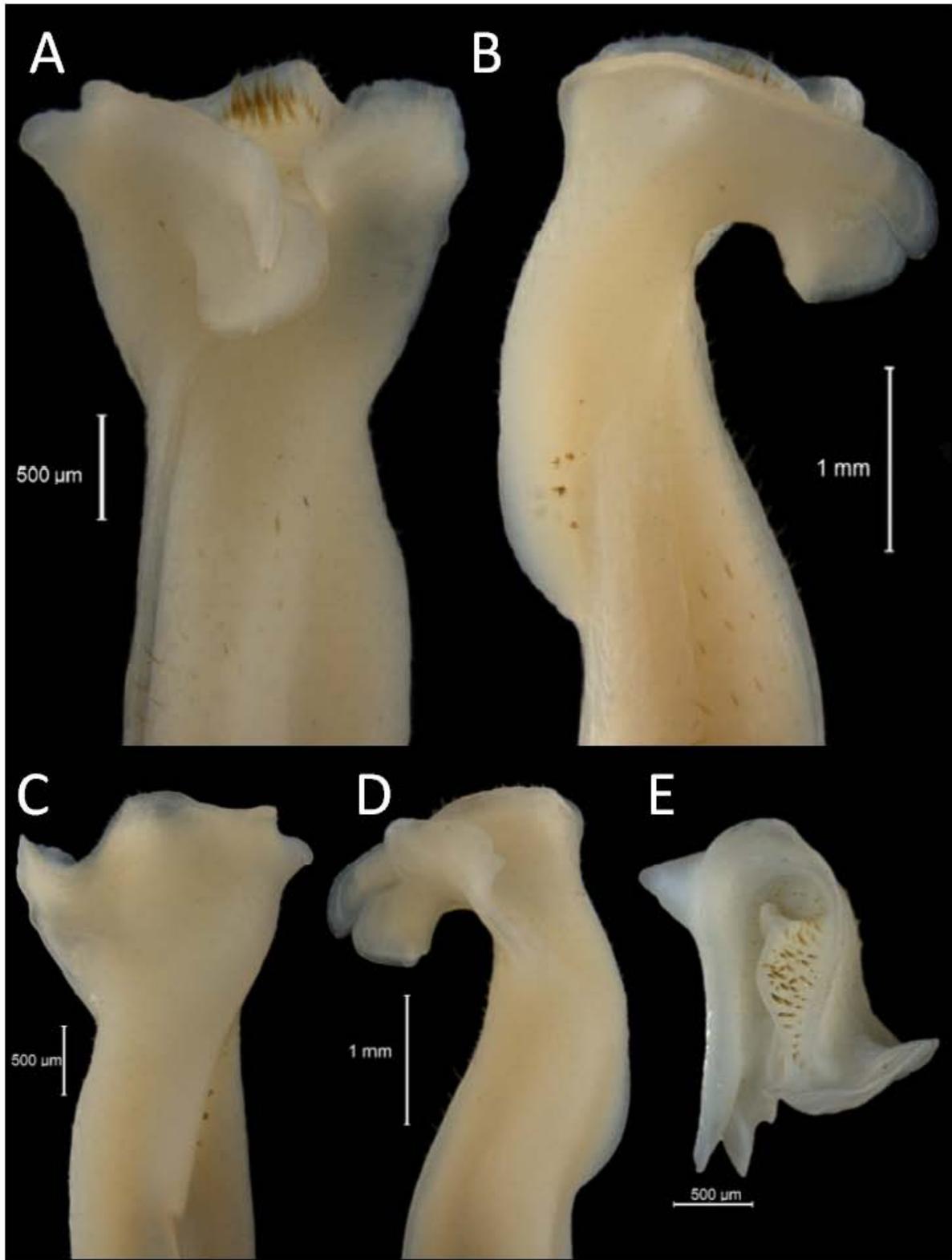


Figura 36. Primer gonópodo del macho de *Tehuana poglayenorum* fma. Dos Amates (ejemplar CNCR 33933). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

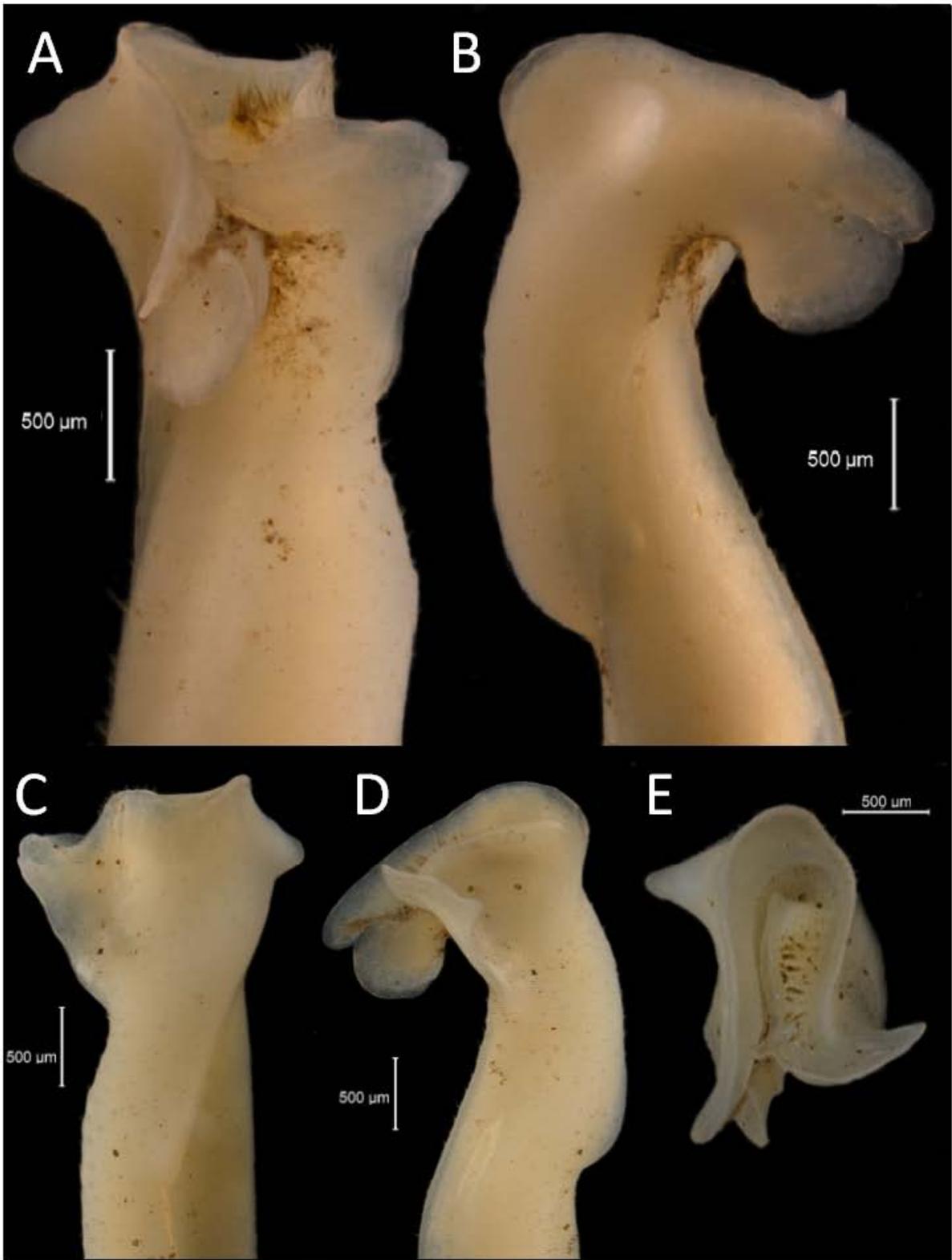


Figura 37. Primer gonópodo del macho de *Tehuana poglayenorum* fma. Cerro del Vigía (ejemplar CNCR 34487). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

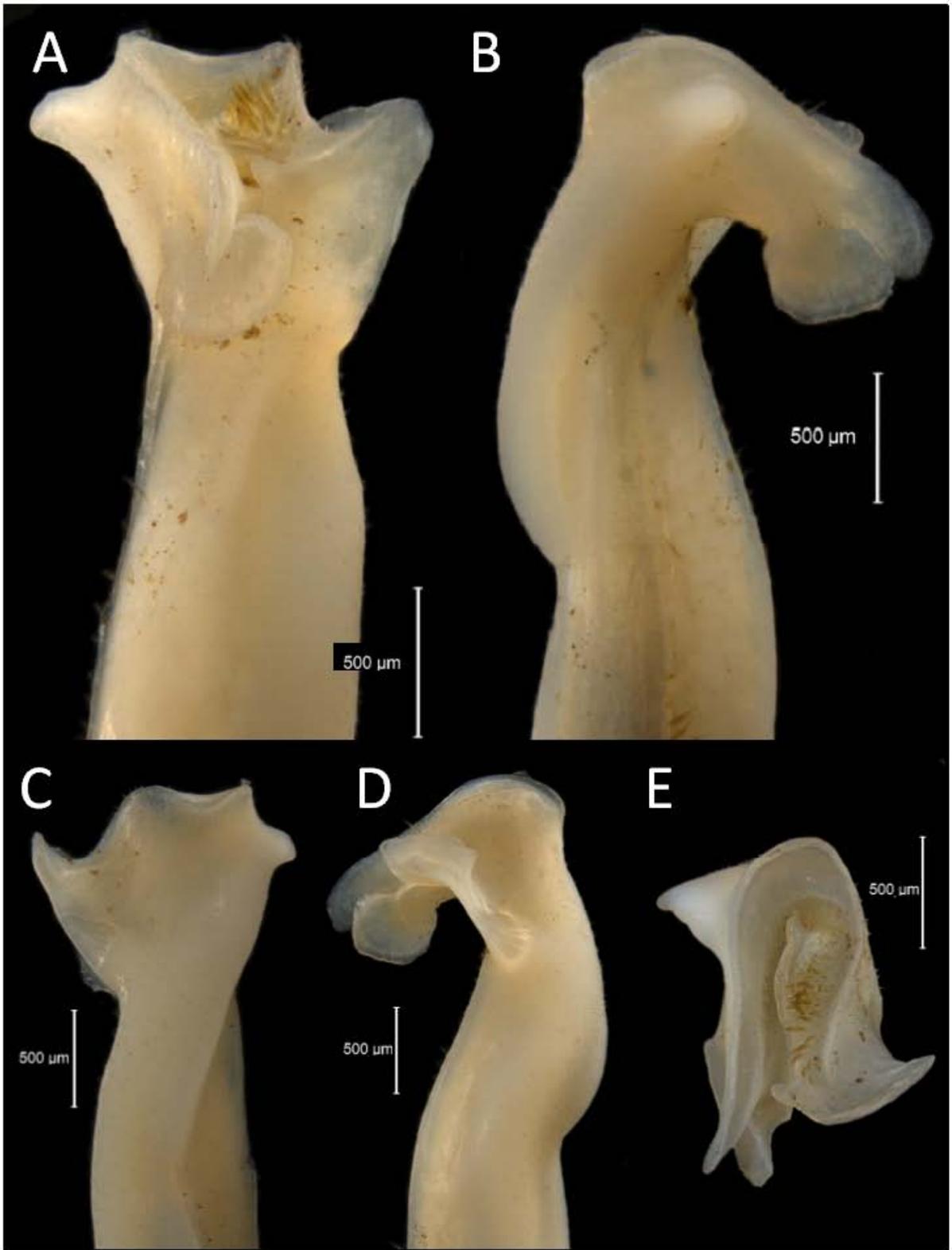


Figura 38. Primer gonópodo del macho de *Tehuana poglayenorum* fma. Vereda camino a Laguna Escondida (ejemplar CNCR 33927). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

Tabla 2. Diferencias morfológicas en las poblaciones afines a *T. poglayenorum*; CM) Proyección Caudo-Marginal; PM) Proceso Mesial.

| Caracteres | Lóbulo proximal, CM | Carena de la superficie interna del lóbulo proximal, CM | Lóbulo distal, CM | Proceso mesial | Lóbulo interno, PM |
|----------------------------------|--|---|--|--|---|
| Población | | | | | |
| Río Basura | - Tan largo como ancho. - Margen cefálico semicircular. - Separado del lóbulo distal por una incisión tan larga como el lóbulo distal. | - Su longitud es menor a la longitud media del lóbulo proximal. - Proyectada lateralmente. | - Dos veces más largo que alto. - Su alcance es mayor al del lóbulo proximal. | - Presenta una espina triangular pequeña, en posición media de su borde lateral. -Borde distal, irregular, semicircular. | - Triangular, pequeño, robusto. -Bordes proyectados distalmente. |
| Cerro del Vigía | - Ligeramente más largo que alto. - Borde cefálico semicircular. - Separado del lóbulo distal por una incisión tan larga como el lóbulo distal. | - Su longitud es menor a la longitud media del lóbulo proximal. - Sin proyección aparente. | - Dos veces más largo que alto. - Su alcance es ligeramente mayor al del lóbulo proximal. | - Presenta una espina triangular pequeña, en posición media de su borde lateral. -Borde distal, irregular, semirrecto. | - lobular, pequeño, ápice circular. -Bordes proyectados distalmente. |
| Dos Amates | - Tan largo como alto. - Borde cefálico subcircular, disyunto en su mitad proximal. - Separado del lóbulo distal por una incisión tan larga como el lóbulo distal. | - Su longitud es igual a la longitud media del lóbulo proximal. - Proyectada lateralmente. | - Más de dos veces más largo que alto. - Su alcance es mayor al del lóbulo proximal. | - Presenta una espina triangular pequeña, en posición media de su borde lateral. -Borde distal, irregular, semicircular. | - Triangular, esbelto, pequeño. -Bordes proyectados distalmente. |
| Laguna Majahual | - Ligeramente más largo que alto. - Borde cefálico circular. - Separado del lóbulo distal por una incisión en forma de V. | - Tan esbelta que no es perceptible. | - Tan largo como alto. - Su alcance es menor al del lóbulo proximal. | - Presenta una espina triangular muy pequeña, en posición media de su borde lateral. -Borde distal, irregular, subcircular. | - Triangular, robusto, pequeño. -Bordes ligeramente proyectados distalmente. |
| Nueva Victoria | - Más alto que largo. - Borde cefálico circular. - Separado del lóbulo distal por una incisión tan larga como el lóbulo distal. | - Su longitud es igual a la longitud media del lóbulo proximal. - Sin proyección aparente. | - Tan largo como alto. - Su alcance es menor al del lóbulo proximal. | -Espina lateral imperceptible. -Borde distal, irregular, subcircular. | - Triangular, esbelto, alargado; ápice agudo. -Bordes ligeramente proyectados distalmente. |
| Río Col | - Más alto que largo. - Borde cefálico subcircular. - Separado del lóbulo distal por una incisión tan larga como el lóbulo distal. | - Su longitud es menor a la longitud media del lóbulo proximal. - Proyectada lateralmente. | - Tan largo como alto. - Su alcance es menor al del lóbulo proximal. | -Espina lateral imperceptible. -Borde distal, irregular. | - Triangular, robusto, pequeño. -Bordes sin proyección distal. |
| Vereda a Laguna Escondida | - Tan largo como ancho. - Margen cefálico subcircular. - Separado del lóbulo distal por una incisión tan larga como el lóbulo distal. | - Su longitud es menor a la longitud media del lóbulo proximal. - Ligeramente proyectada lateralmente. | - Más de dos veces más largo que alto. - Su alcance es mayor al del lóbulo proximal. | - Presenta una espina triangular muy pequeña, en posición media de su borde lateral. -Borde distal, irregular, subcircular. | - Triangular, robusto, pequeño. -Bordes proyectados distalmente. |

***Tehuana veracruzana* (Rodríguez y Smalley, 1972)**

(Figuras 39-41)

Pseudothelphusa (*Tehuana*) *veracruzana* Smalley, 1970: 100, fig.11. Rodríguez y Smalley, 1972: 77, fig. 9. *Tehuana veracruzana* Rodríguez, 1982: 131, fig. 86. Villalobos, 1982: 221. Villalobos *et al.*, 1993: 284. Álvarez y Villalobos, 1995: 93. Álvarez y Villalobos, 1997: 416. Villalobos y Álvarez, 2003: 228. Villalobos-Hiriart, 2005: 333. Villalobos y Álvarez, 2008: 284. Villalobos y Álvarez, 2010: 474. Ojeda-Escoto, 2017: 44.

Descripción.- Superficie dorsal del caparazón plana, cubierta con puntuaciones finas; porciones anterior y lateral ornamentadas con algunos gránulos esparcidos; área postbranquial con cerdas cortas. Región gástrica poco hinchada, se continúa hacia la porción frontal en forma casi horizontal hasta alcanzar el borde superior de la frente, donde se curva bruscamente hacia abajo para formar una frente vertical. En vista dorsal, borde frontal superior recto y bilobulado por la muesca media. En vista frontal, borde superior ligeramente inclinado hacia la porción media, proyectado, marcado por tubérculos redondeados de tamaño irregular y dividido por una muesca media en forma de V. Borde frontal inferior visible dorsalmente, un poco más proyectado que el borde superior y formado por gránulos planos fusionados entre sí; en vista ventral resaltado y ondulado, presentando una concavidad media ligera y una convexidad somera al nivel de las fosas antenulares. Lóbulos postfrontales evidentes, limitados anteriormente por una depresión. Surco medio angosto y poco profundo entre las dos mitades del borde frontal superior; más somero posteriormente, terminando un poco más allá de los lóbulos postfrontales. Porción entre el borde frontal superior y los lóbulos postfrontales ligeramente cóncava. Surcos cervicales profundos, arqueados, éstos se desvanecen casi en el margen anterolateral, no forman una muesca sobre este último. Región gástrica y branquial hinchadas, cardíaca e intestinal planas. Margen anterolateral inicia en la muesca de la base del diente orbital externo y alcanza la porción media de la región branquial, resaltado en vista lateral y ornamentado a partir del surco cervical con 20 a 22 gránulos bajos y planos, que se distinguen más posteriormente, lo que le da una apariencia aserrada. Espacio entre el ángulo orbital externo y el surco cervical con 5 gránulos. Porción posterolateral con cerdas cortas. Margen posterior cóncavo.

Orbitas con el ángulo externo suavemente granuloso con una muesca bien marcada en la base; ángulo interno marcado hacia el interior de la cavidad orbital por una quilla alta. Antenas con el artejo basal separado de la frente por un hueco estrecho. En vista frontal anténulas y fosas antenulares apenas visibles, con los bordes que las definen, ligeramente ensanchados en la porción media por la ondulación de la porción frontal; septo interantennular cubierto por el borde frontal inferior. Opérculo de la glándula antenal como una placa plana y de forma ovoidal, con una ligera constricción y con un mechón de cerdas en el tercio externo. Epistoma y porciones que rodean la cavidad bucal con cerdas cortas; porción pterigostomiana adyacente a la cavidad bucal con gránulos bajos; diente epistomal de forma triangular, dirigido hacia el frente, al nivel del septo interantennular y de los palpos de los terceros maxilípedos cuando estos se encuentran cubriendo la cavidad bucal. Apertura de los canales eferentes subcuadrada o alargada verticalmente, en varios ejemplares fue más larga que ancha, la relación anchura/longitud es de 1.18 (rango 1.0-1.3; n= 3). Terceros maxilípedos con el isquio de forma trapezoidal, ligeramente más largo que ancho; mero con el margen anterior redondeado y con una muesca moderadamente marcada en la base de la articulación con el palpo. Relación longitud del exópodo/longitud del isquio del tercer maxilípedo es de 0.67 (Intervalos 0.61-0.76; n= 3).

Quelípedos desiguales en ambos sexos pero evidente en los machos. Quela mayor derecha, dedos punteados y con algunas granulaciones oscuras, bordes cortantes armados con dientes triangulares, dejando un hueco moderado entre los dedos. Palma con la superficie externa lisa y el margen inferior convexo. Dedo móvil moderadamente esbelto, ampliamente curvado y ornamentado en el dorso con hileras longitudinales de pequeños gránulos negros.

Primer par de gonópodos del macho, esbeltos, cilíndricos en la mitad proximal y comprimidos en la distal. **En vista caudal**, con el tercio distal recto; cavidad del ápice dirigida distalmente; superficie caudal termina en una concavidad amplia y somera. Proyección caudo-marginal con la cresta distal más alta que la cresta de la superficie lateral; mitad proximal del lóbulo proximal evidente. Lóbulo meso-distal bien desarrollado, cónico, con el ápice subagudamente redondeado; el borde distal es ligeramente convexo. Proceso mesial laminar, poco expandido, con la superficie caudal lisa; porción distal terminada en forma de una placa subtriangular con los bordes subdistal redondeado y una espina media triangular pequeña, separados por una concavidad redondeada; el borde lateral después de la espina es recto, paralelo al eje principal del gonópodo y suavemente resaltado de la superficie lateral del gonópodo. **En vista mesial**, tercio distal del gonópodo ligeramente inclinado cefálicamente. Lóbulo meso-distal cónico, con el ápice en forma ovoidal, ligeramente comprimido cefaloproximalmente. Proyección caudo-marginal bilobulada; lóbulos separados por una incisión tan larga como el lóbulo distal. Cresta distal recta en casi toda su longitud, suavemente curvada en la porción caudal. Lóbulo distal en forma de un diente con el borde cefálico redondeado, es ligeramente más alto que largo. Lóbulo proximal dirigido proximalmente, la mitad proximal está un poco dirigida caudalmente de tal forma que sobrepone al eje principal del gonópodo; tiene forma de hacha alargada, su altura es más de dos veces la longitud; margen cefálico liso y ampliamente redondeado hasta alcanzar el borde caudal, el cual es recto; mientras que todo el borde distal es redondeado. Respecto a la relación entre lóbulos el proximal tiene 2.4 veces la longitud y tres veces la altura del distal. **En vista cefálica**, proyección caudo-marginal con el lóbulo distal ligeramente dirigido mesialmente; cresta distal ornamentada con dentículos diminutos que generan estrías en la parte interna distal de la superficie mesial; lóbulo proximal ligeramente orientado mesialmente, con una torsión ligera; carena de la superficie interna, proyectada lateralmente. Lóbulo meso-distal cónico y esbelto, sobresaliendo evidentemente de la superficie mesial. Proceso mesial bien desarrollado, laminar y extendiéndose en posición transversal al eje principal del gonópodo; borde superior semicircular y un poco más alto que las crestas distales lateral y de la proyección caudo-marginal; borde lateral con un lóbulo distal agudamente redondeado, la espina lateral pequeña con la forma de un diente triangular y subagudo; el resto del borde es recto y paralelo con respecto al eje principal del gonópodo. Lóbulo interno proyectado en una saliente esbelta y triangular con una torsión en la porción media, cierra la cavidad del ápice y se sobrepone al borde de la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal; el mismo borde que forma el ángulo interno, se continúa hacia la cavidad del ápice para formar la cresta central que delimita el campo de espinas y queda en un nivel más bajo que las crestas de la superficie lateral y de la proyección caudo-marginal. **En vista lateral**, tercio distal del gonópodo inclinado cefálicamente. Lóbulos de la proyección caudo-marginal apenas visibles, debido a su torsión, el lóbulo proximal es visible sólo en su mitad cefálica; carena de la superficie interna abarcando la mitad de la longitud del lóbulo. Proceso mesial con un doblez ligero en dirección caudal en la porción distal; borde lateral con el lóbulo subdistal semiredondeado, ápice del diente lateral agudo, ambos orientados lateralmente; lóbulo

interno apenas perceptible. **En vista distal**, lóbulo meso-distal evidente, cónico con el ápice subagudo; cavidad del ápice en forma de U y presenta la apertura del canal espermático en posición caudal; campo de espinas estrecho, pegado a la cresta lateral y armado con cerdas con poro terminal dispuestas en una franja caudo-cefálica, varias de ellas casi alcanzan la cresta lateral. Proyección caudo-marginal con la cresta distal ondulada; lóbulo distal más largo que el proximal; carena de la superficie interna del lóbulo proximal oculta por el lóbulo interno del proceso mesial. Proceso mesial con un doblez en dirección caudal en la porción distal; ápices de la ornamentación del borde lateral, orientados lateralmente; lóbulo interno triangular, alargado y agudo, en contacto con la superficie interna del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal.

Distribución. - La distribución de esta especie comprende localidades en la zona sur de la región de Los Tuxtlas en el sur de Veracruz (**Fig. 42**).

Localidad tipo. - Arroyo en Zapoapan de Cabañas, Municipio de Catemaco (18° 20' 00" N, 95° 05' 48" W), Ver., México.

Disposición de los tipos.- Holotipo y paratipo depositados en la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR 315).

Material examinado.- 1 ♂ LC 28.2 mm, AC 47.5 mm; 1 ♀ LC 23.8 mm, AC 37.2 mm; Arroyo de Zapoapan de Cabañas (520 msnm) (18° 20' 00" N, 95° 05' 48" W), Municipio de Catemaco; 15 de Abril de 1957; recols. A. Villalobos y H. H. Hobbs; CNCR 335

Otras localidades registradas en la CNCR:

VERACRUZ

Arroyo en terracería cercana al poblado Zapoapan de Cabañas, Municipio de Catemaco (18° 29' 09" N, 95° 02' 22.05" W); Junio de 2017; CNCR 33934. Arroyo 2 en terracería cercana al poblado Zapoapan de Cabañas, Municipio de Catemaco (18° 20' 32.7" N, 95° 04' 13.3" W); Junio de 2017; CNCR 33932. Arroyo 3 en terracería cercana al poblado Zapoapan de Cabañas, Municipio de Catemaco (18° 19' 18.08" N, 95° 03' 02.08" W); Junio de 2017; CNCR 33937. Arroyo en terracería Zapoapan de Cabañas–Zoteapan, Municipio de Catemaco (18° 17' 52.06" N, 94° 58' 06.06" W); Junio de 2017; CNCR 33955. Salto de Eyipantla (200 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18 0 23' N, 95 0 11' W), Ver.; CNCR 3887, 4425, 12890, 12893, 12899, 12968. 2 km de El Salto de Eyipantla hacia Sinuapan (250 msnm), Municipio de San Andrés Tuxtla (18°25' N, 95° 10' W) (CNCR 12969).

Observaciones.- *Tehuana veracruzana* se distingue de *T. diabolis* y de *T. poglayenorum*, por el tamaño y la forma del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal. Este lóbulo se caracteriza en *T. veracruzana* por estar dirigido céfalocaudalmente, de tal forma que la mitad proximal se sobrepone al eje principal del gonópodo, por su forma de hacha alargada y por su longitud, que es más de dos veces la anchura. Geográficamente marca el límite sur del este grupo de tehuanas, que filogenéticamente se encuentran muy relacionadas y que se distribuyen a lo largo y ancho de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

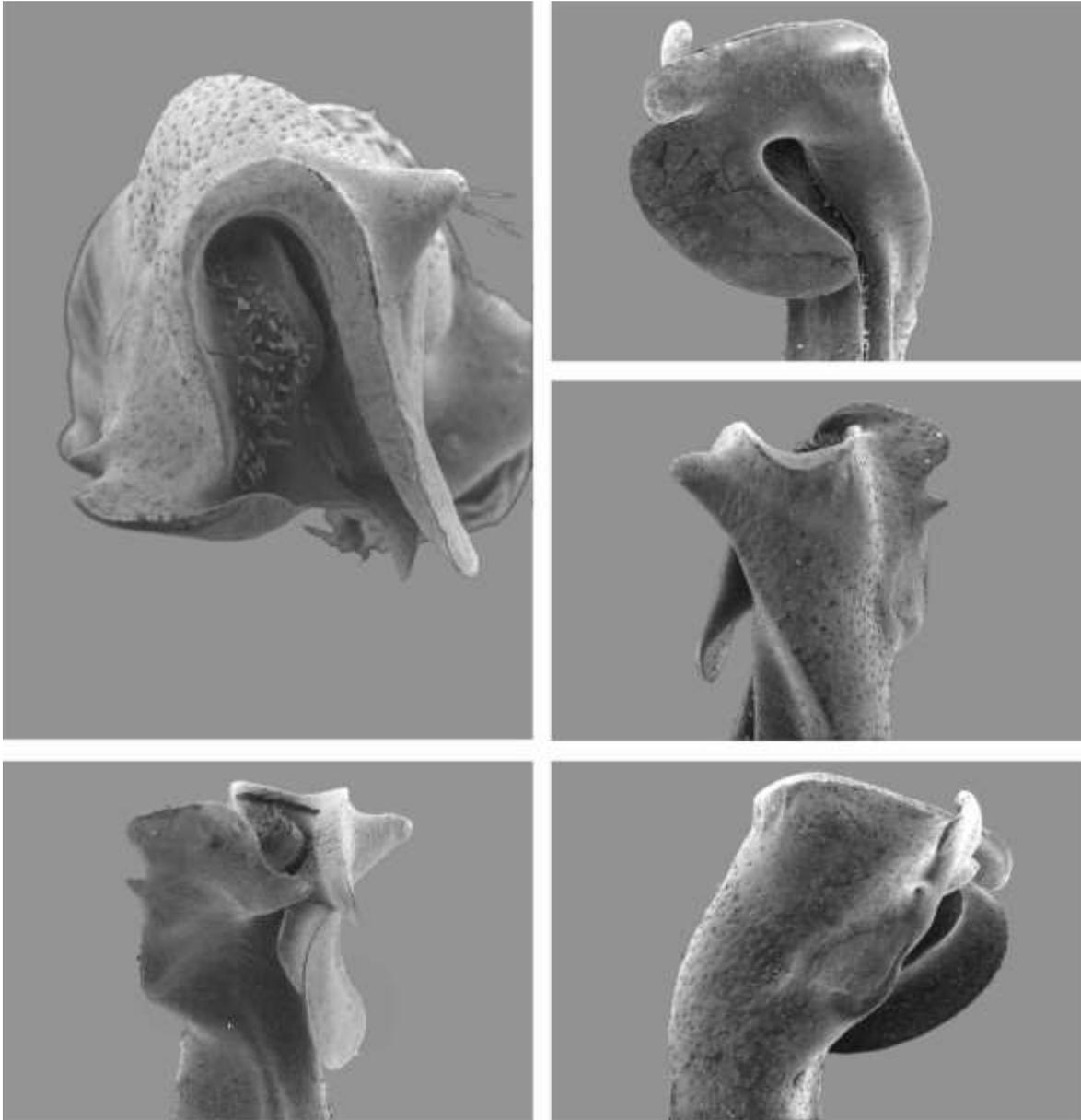


Figura 39. Primer gonópodo del macho de *Tehuana veracruzana*; holotipo, Zapoapan de Cabañas (ejemplar CNCR 315). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal (tomado de Villalobos-Hiriart, 2005).

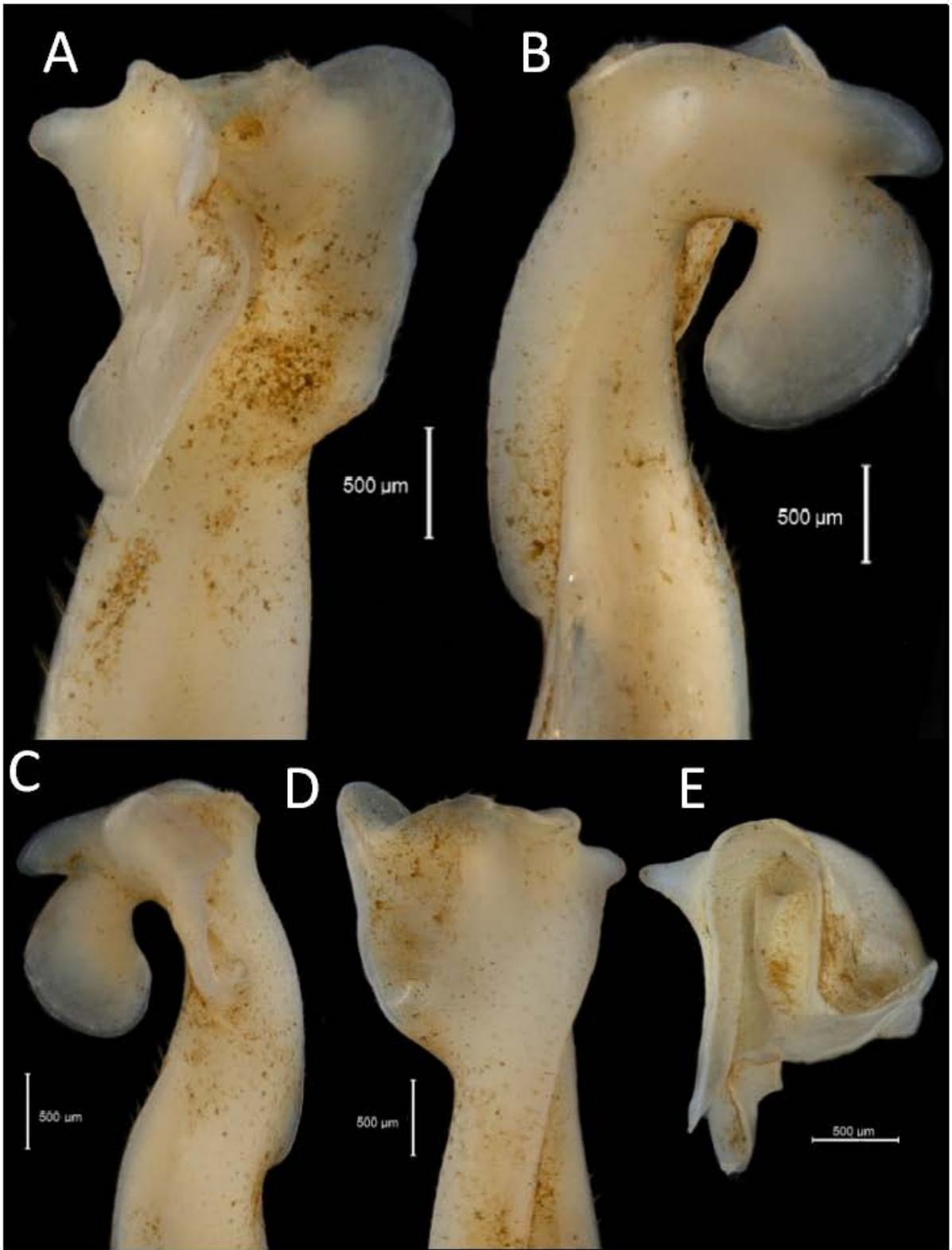


Figura 40. Primer gonópodo del macho de *Tehuana veracruzana* fma. Arroyo 2 terracería Zapoapan de Cabañas (ejemplar CNCR 33932). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

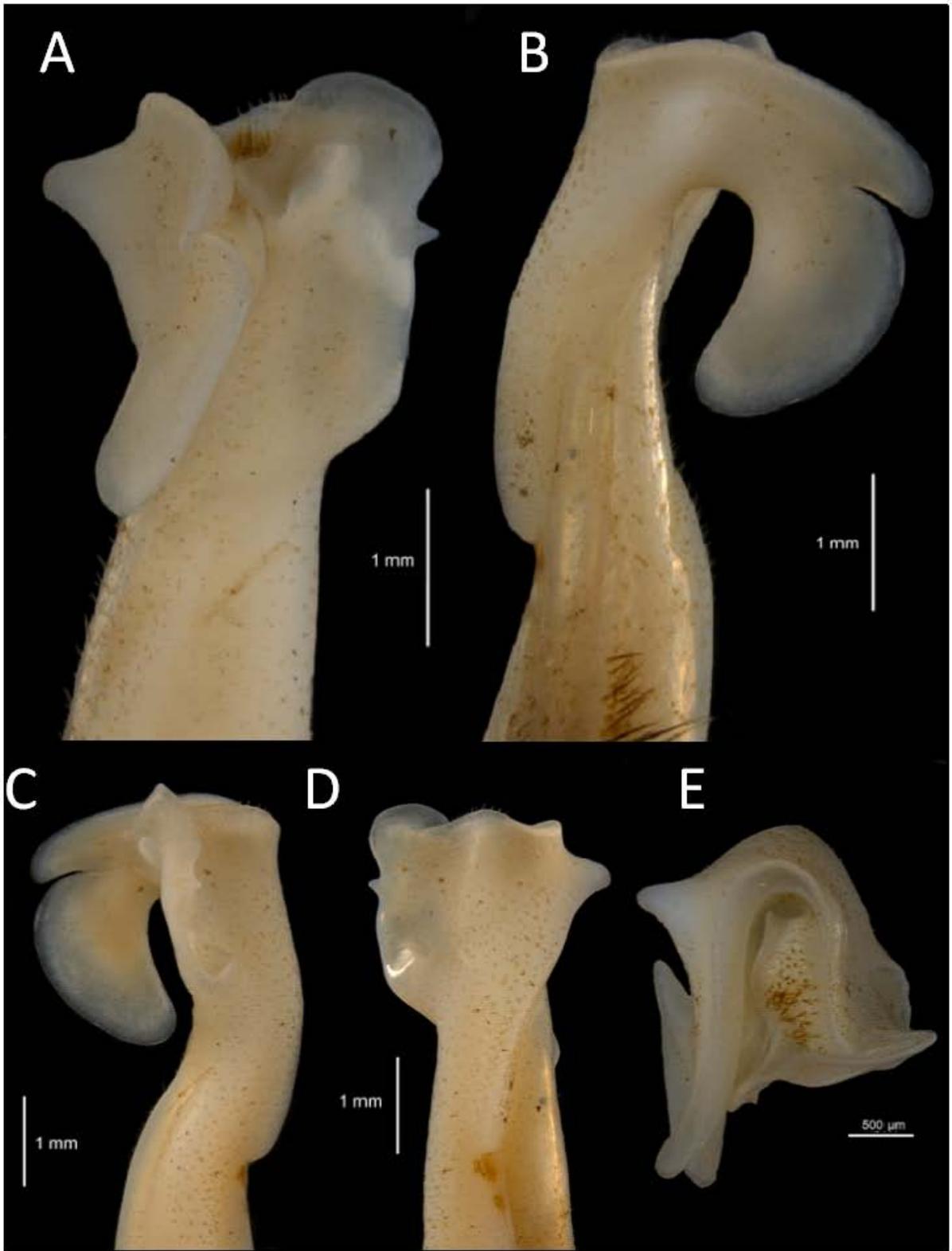


Figura 41. Primer gonópodo del macho de *Tehuana veracruzana* fma. Arroyo 1 terracería Zapoapan de Cabañas (ejemplar CNCR 33934). A) Vista cefálica, B) vista mesial, C) vista caudal, D) vista lateral y E) vista distal.

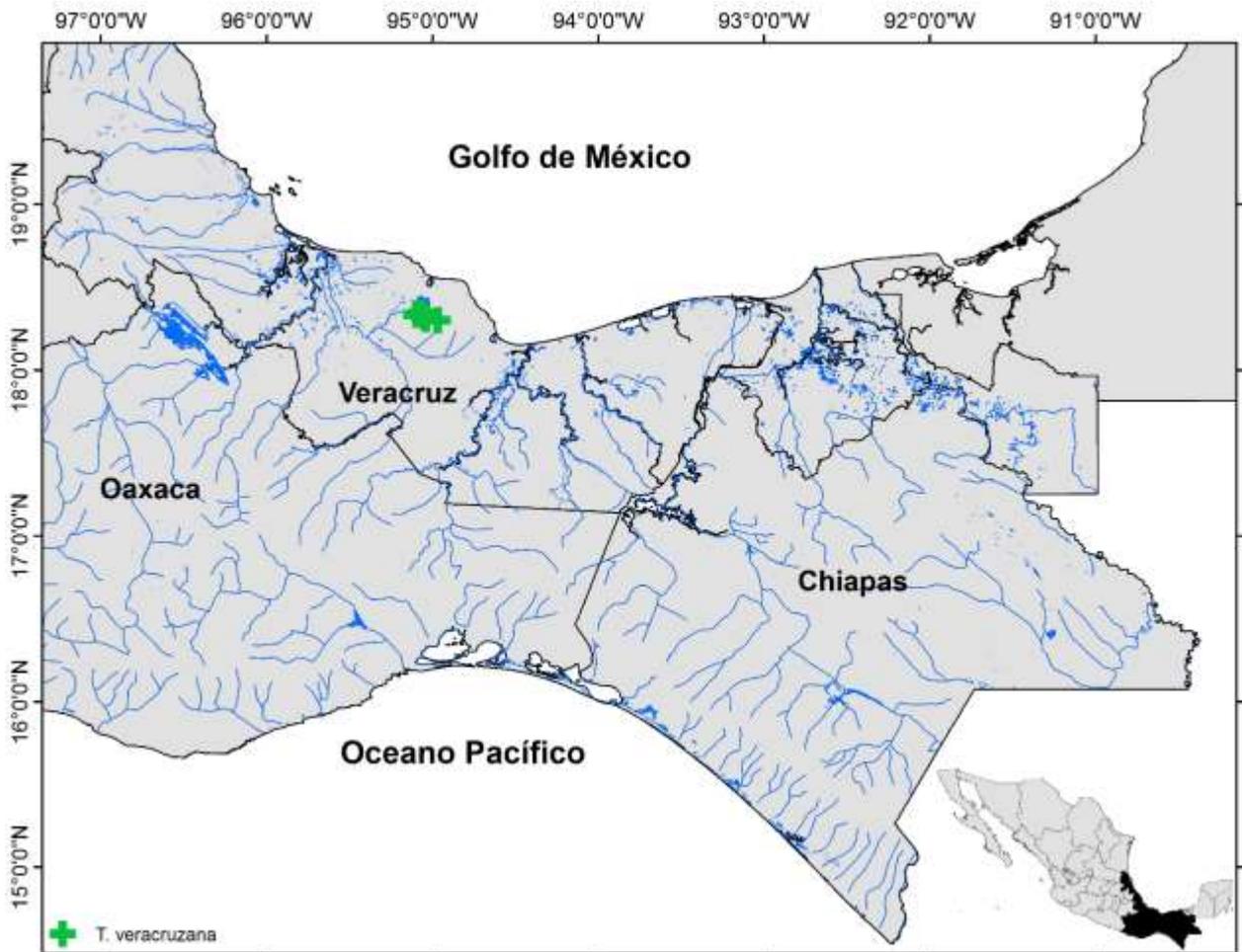


Figura 42. Mapa de la distribución actualizada de la especie *Tehuana veracruzana*

DISCUSIÓN

La revisión de los ejemplares del género *Tehuana* depositados en CNCR, así como la de los provenientes de recolectas, reflejó la variabilidad que existe en la morfología de los gonópodos de los machos, incluso resaltó las diferencias que existen entre las especies del género así como entre sus poblaciones asociadas. A todos los ejemplares les corroborada su determinación taxonómica, revelando que hay errores de identificación; producto de malas interpretaciones de los caracteres morfológicos, inclusive olvidando que existe cierta correspondencia entre la morfología que guarda cada especie y su distribución geográfica (Villalobos-Hiriart, 2005; Villalobos y Álvarez, 2010).

En el caso particular de *T. poglayenorum*, *T. diabolis* y *T. veracruzana* tienen varios problemas taxonómicos, debido a la cercanía geográfica y morfológica que guardan entre sí (Villalobos-Hiriart, 2005; Villalobos y Álvarez, 2010; Ojeda-Escoto, 2017) (Figs. 43 y 44).



Figura 43. Mapa de distribución de *T. poglayenorum*, *T. diabolis* y *T. veracruzana*.

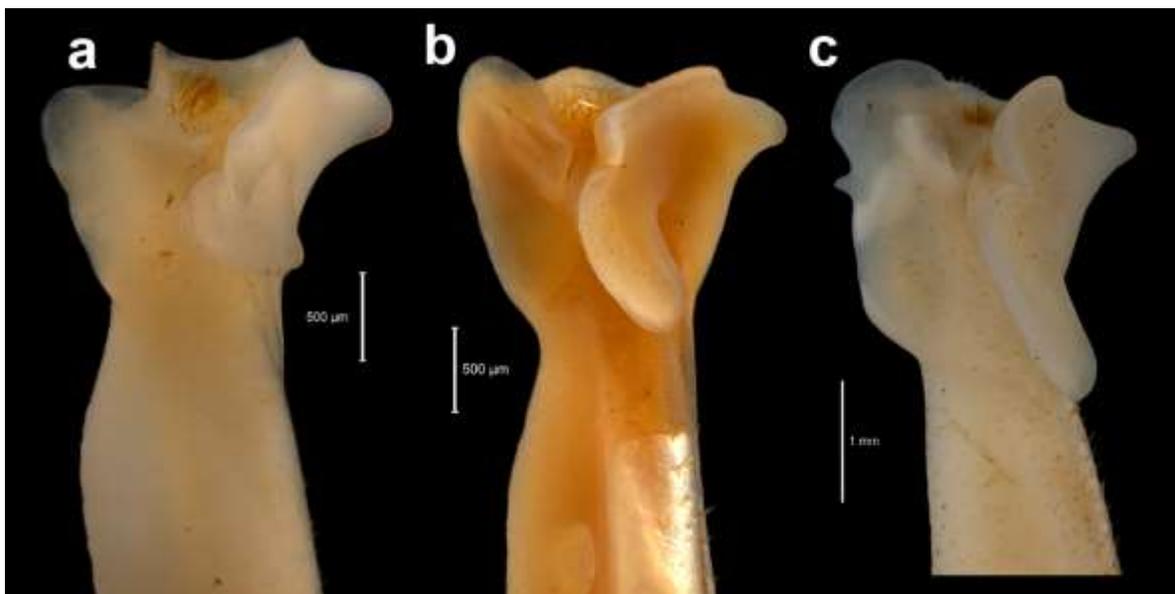


Figura 44. Morfología del gonópodo en vista cefálica de a) *T. poglayenorum*, b) *T. diabolis* y c) *T. veracruzana*.

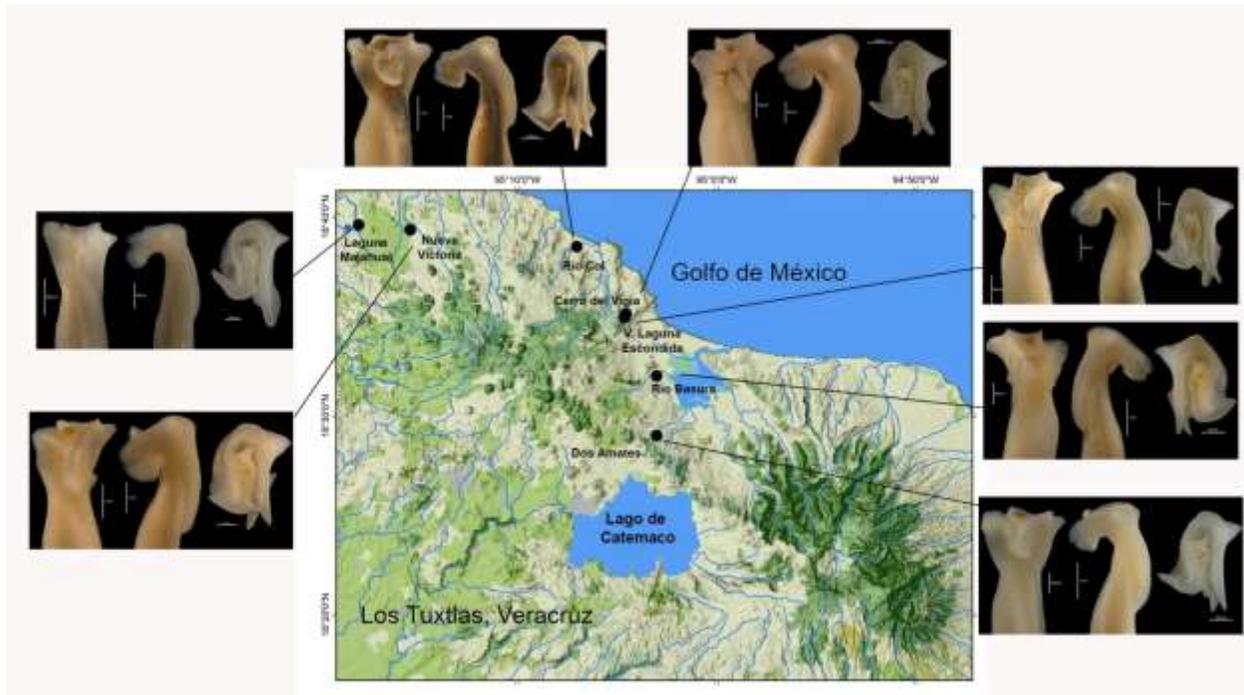


Figura 45. Mapa de la distribución de las poblaciones de *T. poglayenorum* revisadas en este estudio, en la región de Los Tuxtlas.

En algunos casos, las variaciones morfológicas en las ornamentaciones de los gonópodo que presenta cada población han sido mal interpretadas, provocando determinaciones taxonómicas erróneas. En otros casos, simplemente no se han observado correctamente las características morfológicas de los gonópodos. Existen poblaciones que tienen caracteres morfológicos intermedios entre especies; como es el caso de la población del Salto de Eyipantla; la cual, tiene el lóbulo proximal muy parecido a lo que se observa en *T. veracruzana* pero el resto de los elementos apicales son muy similares a lo que se observa con *T. diabolis*. Esto es un problema, ya que con la evidencia morfológica no puede ser reconocida como una especie diferente; por lo que, con fines prácticos se manejará a esta población como afín a *T. veracruzana*, sólo hasta obtener los datos que puedan esclarecer este problema.

En el caso particular de *T. poglayenorum* se observó que hay una gran variedad de formas, en la morfología de los gonópodos de los machos, a través de las distintas localidades en donde ha sido registrada (**Fig. 45**). Sin embargo, cada morfo se mantiene dentro de su población. Esto ha sido problemático, ya que algunas poblaciones poseen una morfología muy diferente a la descrita para la localidad tipo. Esto pone en duda su determinación taxonómica y podría estar indicando que ésta especie comprende a un complejo de especies. Lo cual tiene cierto sentido, ya que su área de distribución ocupa una zona orográficamente accidentada, provocando que cada población ocupe una microcuenca aislada, y que en varios casos éstas no parecen entrar en contacto en toda su trayectoria hacia el mar. Por lo que es necesario revisar a profundidad los caracteres diagnósticos que presenta cada población y evaluar las diferencias detectadas, y con ello delimitar especies nuevas o en el caso contrario ampliar la definición de *T. poglayenorum*.

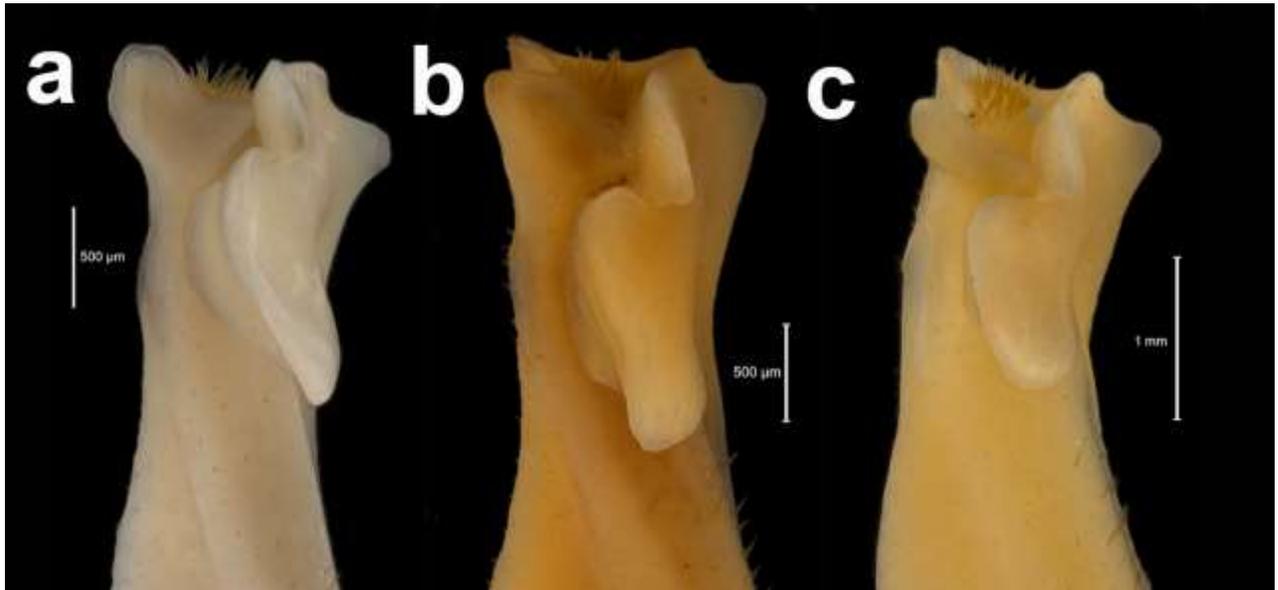


Figura 46. Morfología del gonópodo en vista cefálica de a) *T. lamellifrons*, b) *T. complanata* y c) *T. jacatepecensis*.

Por su parte, las especies *T. lamellifrons*, *T. complanata* y *T. jacatepecensis*, son muy similares en los apéndices reproductores de los machos y aunque difieren en algunos caracteres, éstos no son fácilmente reconocibles si no se lleva a cabo una revisión minuciosa (**Fig. 46**). Ejemplo de esto son las ligeras diferencias en la forma y proporciones de los lóbulos de la proyección caudo-marginal, el proceso mesial así como el lóbulo meso-distal, que si no se revisan a detalle y se empatan con la distribución geográfica, puede llevar a identificaciones erróneas. Aun así, existen casos en donde ambas evidencias aún no son lo suficientemente informativas como para resolver estos problemas. Un ejemplo, es el caso de las poblaciones de la región de Tuxtepec-Palomares en los linderos entre Veracruz y Oaxaca. No tienen una determinación concreta debido a que la morfología de los gonópodos de los machos indican que tienen cierto parecido con *T. jacatepecensis* (**Fig.47**). Incluso al comparar la distribución geográfica de ambas especies con la localidad de esta población, no concuerdan; podría estar más cercana a la zona de distribución de *T. jacatepecensis* relacionándola más con esta especie pero la morfología dice lo contrario. En este sentido es necesario generar información de otra naturaleza para resolver este problema, inclusive los problemas dentro de este clado. De esto último, la aseveración de que estas especies forman un subgrupo dentro de *Tehuana*, está respaldada por la presencia de un proceso mesial reducido como lo mencionan tanto Villalobos-Hiriart (2005) como Villalobos y Álvarez (2010).

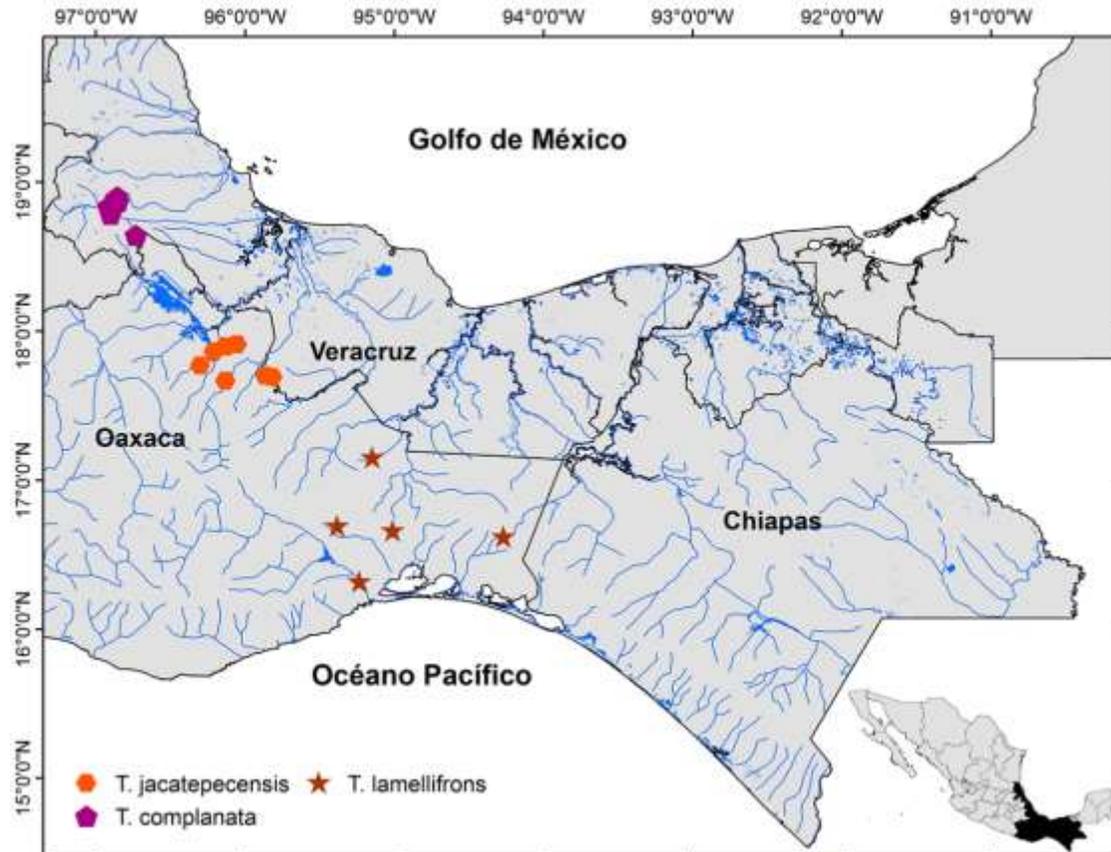


Figura 47. Mapa de distribución de *T. complanata*, *T. jacatepecensis* y *T. lamellifrons*.

La variabilidad morfológica dentro del género *Tehuana* fue reconocida por Villalobos-Hiriart (2005); pero a pesar de ello no determina sus implicaciones taxonómicas y filogenéticas (ver más en Gogfray, 2002). Ahí es donde radica la importancia de tomar en cuenta la variabilidad morfológica, ya que respondería preguntas tales como: ¿Qué caracteres morfológicos tienen mayor peso taxonómico? ¿Qué validez taxonómica tiene la variabilidad morfológica en los caracteres diagnósticos de cada especie? ¿Qué caracteres morfológicos reflejan relaciones de ancestría común? ¿Existen especies crípticas y complejos de especies dentro del género? ¿Qué tanto esta correlacionada la distribución geográfica con los caracteres taxonómicos?

Estas preguntas fueron las que se trataron de responder en el siguiente capítulo, mediante la generación de información molecular, una revisión morfológica exhaustiva y la actualización de los datos de distribución, integrados para formular una hipótesis filogenética robusta que de luz a las preguntas planteadas.

CONCLUSIONES

Se actualizó el registro y corrigió el catálogo de la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) al corroborar la identificación de los ejemplares ahí depositados.

La presencia de lotes mal identificados en el acervo de la CNCR, pertenecientes al género *Tehuana*, puede deberse a la confusión que generan las variaciones morfológicas en los apéndices reproductores de los machos. Para resolver esto debe explorarse con evidencias moleculares y así determinar sus implicaciones taxonómicas.

Es necesario integrar otro tipo de conocimiento, molecular o biogeográfico, a la hora de enfrentarse a variantes morfológicas en caracteres de importancia taxonómica. Inclusive, explorar otro tipo de caracteres morfológicos que ayuden a discernir esta problemática, en este caso, el lóbulo interno del proceso mesial y las proporciones morfométricas de los lóbulos de la proyección caudo-marginal fueron de utilidad para diferenciar a especies e inclusive a detectar poblaciones.

Las especies del género *Tehuana* que se distribuyen en la Región de Los Tuxtlas, Veracruz, tienen problemas taxonómicos, producto de la confusión que genera la presencia de diversas variantes morfológicas y a su fuerte afinidad morfológica así como geográfica. En algunos casos ha llevado a confundir poblaciones de *T. diabolis* con *T. poglayenorum* o poblaciones de *T. veracruzana* con *T. diabolis*. Es necesario entender los procesos que han generado a dichas especies son recientes y ello se ve reflejado en su afinidad morfológica. Además, es necesario saber que ocupan áreas geográficas delimitadas que pueden ayudar a resolver esto.

El tipo de desarrollo que presenta el proceso mesial puede estar indicando subdivisiones dentro del género *Tehuana* y que podría relacionarse con la historia evolutiva del género.

Es necesario seguir compilando información sobre el género, proveniente de diversas fuentes, molecular, ecológica, biogeográfica, etc. para poder realizar una determinación taxonómica robusta; en este sentido es necesario recurrir a una definición integrativa de especie.

Capítulo 2

Filogenia del género *Tehuana*

INTRODUCCIÓN

Relaciones filogenéticas

El término “relación filogenética” se refiere a la agrupación de entidades taxonómicas por medio de sinapomorfías, o caracteres derivados compartidos, que reflejan verdaderas “relaciones de ancestría común” (Cain y Harrison, 1960; Sneath y Sokal, 1973; Morrone, 2000). Estas agrupaciones son representadas gráficamente en cladogramas o diagramas ramificados; y la aplicación de éstos va desde establecer jerarquías taxonómicas así como sistemas de clasificación; hasta la resolución de problemas en campos como la conservación y epidemiología (Morrone, 2013; Morrone y Escalante, 2016).

A lo largo del tiempo se han utilizado diferentes evidencias para establecer relaciones filogenéticas: morfológicas, moleculares, histológicas, ontogénicas, geográficas y hasta etológicas. Los caracteres morfológicos han sido la principal fuente de evidencias y en los inicios de la sistemática filogenética era la principal fuente de evidencia, pero existía una limitada capacidad para estudiarlos y analizarlos, por lo que el entendimiento de su significado evolutivo quedaba incompleto. Posteriormente, la implementación de nuevos avances conceptuales, tecnológicos y metodológicos han permitido entender mejor la biología de los taxones y explorar caracteres que verdaderamente reflejen relaciones de ancestría común (homólogos). En este sentido, los caracteres moleculares han cobrado importancia, en los últimos años, ya que permiten esclarecer relaciones genéticas directas entre grupos hermanos (Schlick-Steiner *et al.* 2007; Vázquez-Domínguez, 2007; San Mauro y Agorreta, 2010).

Métodos de Inferencia Filogenética

Existen diversos métodos de reconstrucción filogenética y han sido clasificados en dos grandes grupos. El primero, incluye a los métodos de distancia, supone que existe una misma tasa de sustitución para todos los genes, así como para todas las posiciones dentro de estos. Bajo este supuesto se construye una matriz de distancias, la cual, calcula cuan “diferentes” o “distantes” son las secuencias entre sí y a partir de esto se construye una hipótesis filogenética. El método más usado de estos es Neighbor Joining. Cabe mencionar que estos métodos son rápidos y relativamente fáciles de realizar, así que son utilizados para hacer una primera reconstrucción filogenética para explorar los datos que se desean analizar pero estos resultados no pueden tomarse como una verdadera hipótesis filogenética debido a que no es un análisis que evalúe relaciones de ancestría común (Felsenstein, 2004; San Mauro y Agorreta, 2010; Yang y Rannala, 2012).

El segundo grupo, métodos basados en caracteres, consideran que existen tasas de sustitución para cada gen o para cada posición dentro de cada codón codificante. Una vez que se seleccionó el mejor modelo que represente a los datos obtenidos, el análisis evaluará cada carácter en todos los

taxones al mismo tiempo a fin de generar un puntaje o “score”; que posteriormente ayudará a encontrar el mejor árbol que refleje la filogenia de los taxones analizados. Los análisis que más se usan de este grupo son: Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana. Cada uno tiene sus propios principios, así como ventajas y desventajas, la elección de alguno dependerá del criterio del autor. A diferencia de los métodos de distancia, estos son más complicados y tardados pero las hipótesis resultantes son más robustas (Felsenstein, 2004; San Mauro y Agorreta, 2010; Yang y Rannala, 2012).

Marcadores moleculares

En las últimas décadas la implementación de marcadores moleculares ha tomado importancia tanto para determinar así como delimitar especies y establecer relaciones filogenéticas. Hay ciertas regiones del ADN o genes que son preferentemente utilizadas debido a su naturaleza variable o estable, según sea la pregunta a responder (Tautz *et al.*, 2003; Botello, 2008).

Marcadores mitocondriales

El genoma mitocondrial es relativamente corto, alrededor de 14 kb, se hereda de manera directa por vía materna, es haploide, la mayoría de sus genes codifican en proteínas funcionales, tiene una mayor abundancia que el ADN nuclear y es altamente variable (Avice, 1994; 2000; Gray *et al.*, 1999; Schubart, 2009; Ballard y Rand, 2005; Sharma y Kobayashi, 2014). Esto último, se debe a que carece de proteínas asociadas a cromosoma, sus mecanismos tanto de replicación como de reparación no son tan precisos como los que hay en el núcleo y en conjunto provocan que el genoma mitocondrial esté bajo una fuerte presión mutagénica (Brown *et al.*, 1979; Bogenhagen, 1999; Gredilla, 2011; Bernt *et al.*, 2013). Por ende, algunas regiones han sido propuestas para analizar variaciones genéticas intrapoblaciones, delimitar especies, determinar especies con evidencia molecular, realizar estudios filogeográficos y reconstrucciones filogenéticas (Avice, 1994; Hebert *et al.*, 2003; Webb, 2003; Trontelj, Machino y Sket, 2005, Botello y Álvarez, 2010). Entre los más utilizados se encuentran el: Citocromo Oxidasa I (COI), 16S, 12S, NADH, Citocromo b (Avice, 1994; Vázquez-Domínguez, 2007). Particularmente, COI ha cobrado importancia en diferentes estudios genéticos, desde que fue propuesto como marcador universal para analizar así como determinar organismos zoológicos (Folmer *et al.*, 1994; Hebert *et al.*, 2003). La razón para esto radica en que presenta una rápida tasa de cambio, aun entre los genes mitocondriales; alrededor de 3% por cada millón de años (Trontelj *et al.*, 2005; Schubart *et al.*, 2008) Debido a que en este gen, la tercera posición de cada codón es altamente variable (Hebert *et al.*, 2003; Derycke *et al.*, 2010; Boehme *et al.*, 2012). La presencia de inserciones y deleciones (indels) es rara; a diferencia de secuencias ribosomales o no codificantes; por lo que el trabajo con estas secuencias es más sencillo, por ejemplo alineamientos (Hebert *et al.*, 2003; Fontaneto, 2015). A pesar de ser tan variable, tiene una tasa de cambio de aminoácidos lenta en comparación con otros genes mitocondriales (Simmons y Weller, 2001). Todas estas características en conjunto, le confieren una buena señal filogenética y lo hacen perfecto para diferenciar tanto taxones cercanamente relacionado como para diferencias haplotipos de una población (Avice, 1994; Hebert *et al.*, 2003; Bottello y Álvarez, 2010; Deagle *et al.*, 2014; Fontaneto, 2015).

En cangrejos dulceacuícolas se ha utilizado como herramienta para diferenciar especies crípticas, identificar especímenes mal preservados o en estadios para los que no hay clave taxonómica, diferenciar haplotipos, construir hipótesis filogenéticas y estimar tiempos de divergencia (Schubart *et al.*, 1998; Daniels *et al.*, 2002; 2006; Buhay Crandall, 2005; Schubart *et al.*, 2008; Mantelatto *et al.*, 2017; 2018).

Marcadores nucleares

Por su parte, el ADN nuclear es de mayor tamaño, diploide, se encuentra en menor proporción que el ADN mitocondrial, está compactado en cromosomas, se presenta alojado en el núcleo y presenta una tasa mutagénica lenta (Botello, 2008). Esto último, se relaciona con la información que alberga, ya que es esencial para el desarrollo así como para la sobrevivencia de los organismos, por lo que es necesario que sea más conservada (Vázquez-Domínguez, 2007). Lo cual se debe en gran medida a que los procesos de replicación así como de reparación son sumamente precisos, disminuyendo la frecuencia con la que se generan cambios en las secuencias (Bernt *et al.*, 2013). Debido a su naturaleza conservada, los marcadores nucleares son empleados para establecer relaciones filogenéticas entre jerarquías supra específicas o para dar mayor soporte tanto a ramas como a nodos basales de los cladogramas (Vázquez-Domínguez, 2007). Entre las regiones nucleares más usadas se encuentran: ITS1, ITS2, H3, 28S (Avisé, 1994; San Mauro y Agorreta, 2010). En cangrejos dulceacuícolas se han utilizado conjuntamente con genes mitocondriales para establecer relaciones filogenéticas entre grupos taxonómicos mayores y grupos internos de taxones supraespecíficos (Klaus *et al.*, 2014; Tsang *et al.*, 2014; Poettinger *et al.*, 2016; Ojeda-Escoto, 2017).

Existe una gran variedad de marcadores moleculares y varias discusiones han surgido a raíz de definir es el mejor para establecer relaciones filogenéticas, delimitar y determinar especies (Tautz *et al.*, 2003; Deagle *et al.*, 2014; Fontaneto, 2015). Tanto Benoît (2005) como San Mauro y Agorreta (2010), abogan por el uso de múltiples marcadores en conjunto con otro tipo de evidencias, morfológicas, biogeográficas, etc., para obtener hipótesis robustas; en el caso concreto de este trabajo se utilizarán caracteres morfológicos reproductivos y moleculares.

ANTECEDENTES

Existen varios trabajos monográficos que trataron taxonómicamente al género Tehuana pero muy pocos exploraron sus relaciones filogenéticas internas, así como su relación con otros géneros de la tribu.

Villalobos y Álvarez (2010) obtuvieron una hipótesis filogenética de la tribu Pseudothelphusini a partir de caracteres morfológicos, somáticos y sexuales. Encontraron que el género Tehuana se resolvió como monofilético y está definido por tres sinapomorfías, alojadas en el primer par de apéndices reproductores de los machos. Por otro lado, encontraron que el género está dividido en dos subgrupos, cada uno definido por la forma y ornamentación del proceso mesial del gonópodo de los machos. También notaron que esta división coincide con la distribución geográfica de cada

subgrupo, uno restringido a la vertiente del Golfo de México y el otro, en un área que atraviesa el país desde la cuenca del Río Blanco hasta la vertiente del Pacífico en el estado de Oaxaca.

Poettinger et al. (2016), realizaron una filogenia preliminar de la familia Pseudothelphusidae, utilizaron cuatro marcadores moleculares (COI, 16S, Enolasa y H3). En este trabajo no se exploraron las relaciones filogenéticas de la tribu Pseudothelphusini, ni las del género Tehuana pero se volvió a exponer su relación con el género Pseudothelphusa. Aunque fueron los únicos representantes de la tribu.

Por último, Ojeda-Escoto (2017) obtuvo una hipótesis filogenética de la tribu Pseudothelphusini a partir de cuatro marcadores moleculares (COI, 16S, 12S y H3) y sugirió varios arreglos tanto taxonómicos como jerárquicos. En cuanto al género Tehuana, se resolvió como monofilético y se registró su división en tres subgrupos. Además, propuso que la tribu tuvo origen en el Miceno Medio.

OBJETIVOS

- Obtener una hipótesis filogenética de las especies del género *Tehuana* a partir de caracteres morfológicos y moleculares, incluyendo a especies nominales así como a poblaciones afines.
- Comparar las hipótesis filogenéticas del género, obtenidas a través de análisis morfológico (Villalobos y Álvarez, 2010) y molecular (Ojeda-Escoto, 2017), con las obtenidas en el presente estudio.
- Evaluar la variación morfológica en las distintas poblaciones de las especies y contrastarla con la evidencia molecular obtenida.
- Contrastar la robustez de los caracteres morfológicos con los resultados de los análisis filogenéticos.

METODOLOGÍA

Se realizó una búsqueda en el acervo de la Colección Nacional de Crustáceos así como recolectas para obtener el material de este estudio. Los organismos utilizados fueron seleccionados dependiendo de su estado de desarrollo, madurez y preservación; con el fin de obtener ADN de calidad así como caracteres taxonómicos bien desarrollados (Villalobos-Hiriart, 2005; Van Houdt *et al.*, 2010; Zuccon *et al.*, 2012; Pedraza-Mendoza, 2017).

Los organismos recolectados en campo fueron capturados a mano y almacenados en hielo; posteriormente se les disectó el quinto apéndice ambulatorio; el cual, fue preservado en alcohol absoluto, mientras que el resto del organismo fue preservado en alcohol al 70% (Prosser *et al.*, 2013).

Recolecta de datos

Todos los organismos utilizados fueron corroborados taxonómicamente para definir las unidades taxonómicas analizadas en este trabajo. La implementación de literatura especializada; Villalobos-Hiriart (2005); fue de vital importancia para esta actividad. Una vez determinados fueron sometidos a análisis.

Datos Morfológicos

Para este análisis se consideró la morfología del primer gonópodo de los machos y se tomó como base el trabajo de Villalobos-Hiriart (2005), así como los caracteres explorados en el apartado morfológico (**capítulo 1**). Los gonópodos fueron disectados para posteriormente ser fotografiados en el microscopio de multicapas, *Leica*, alojado en el Laboratorio de Microscopia y Fotografía de la Biodiversidad del IB, UNAM.

Los caracteres observados fueron codificados dependiendo de su tratamiento, binarios (0 y 1) o multiestado (1, 2, 3, n). Algunos caracteres multiestado representan proporciones morfométricas; por lo que fue necesario medir ciertos elementos apicales y compararlos entre sí. Esto con el fin de encontrar alguna relación que pudiera diferenciar especies y ser útil durante el análisis filogenético.

Los ejemplares empleados provinieron de diversas poblaciones para incluir a las variantes morfológicas observadas durante la revisión taxonómica, por lo que se procuró incluir a más de una población por especie así como revisar al menos a tres organismos de cada población. Los organismos y su procedencia se encuentran organizados en **Tabla 3**.

Caracteres examinados

Como se ha venido mencionando, los caracteres taxonómicos relevantes para la familia Pseudothelphusidae descansan en la morfología del primer par de apéndices reproductores de los machos (Smalley, 1964; Rodríguez y Smalley, 1972; Rodríguez, 1982; 1992; Villalobos-Hiriart, 2005). Además, son de gran importancia filogenética ya que con ellos pueden establecerse relaciones de ancestría común entre los taxones que integran a la familia (Rodríguez y Campos, 1998; Villalobos y Álvarez, 2010; Pedraza-Mendoza, 2017).

Un total de 53 caracteres fueron analizados para explorar las posibles formas presentes en los apéndices sexuales de los machos pertenecientes al género *Tehuana*. Caracteres como las crestas, lóbulos y placas asociadas a la proyección caudo-marginal, el proceso mesial y los elementos de la cavidad del ápice fueron importantes debido a la variabilidad morfológica que presentaron.

1. Complejión del primer par de gonópodos: (0) esbeltos, (1) robustos.

La complejión de los primeros gonópodos se refiere al grado de robustez que presenta este apéndice. Puede decirse que los gonópodos de las especies del género *Pseudothelphusa*, usadas en este análisis, son más robustos que los de las especies de *Tehuana*, excepto en *T. chontalpaensis* (Villalobos-Hiriart, 2005).

Tabla 3. Ejemplares utilizados en el análisis morfológico.

| Especie | Localidad | Codificación en el análisis | Número de catalogo |
|-------------------------------------|--|------------------------------------|---------------------------|
| <i>Potamocarcinus magnus</i> | Pozo Azul, Costa Rica. | Potmagnus | USMN 19048-49 |
| <i>Disparithelphusa pecki</i> | 10 km al sur de Valle Nacional, San Juan Bautista Valle Nacional, Oaxaca. | Dpeck | CNCR 17042 |
| <i>Smalleyus tricristatus</i> | Camino Izquierdo, Sierra Santa Marta, Soteapan, Veracruz. | Stricristatus | CNCR 7029 |
| <i>Pseudothelphusa zongolicae</i> | Choapa, Sierra de Zongolica, Veracruz. | Pzongolicae | CNCR 26641 |
| <i>Pseudothelphusa americana</i> | Chignahuapan, Puebla. | Pamericana | USNM 27857 |
| <i>Pseudothelphusa parabelliana</i> | Cerro de El Vigía, Estación Biológica de Los Tuxtlas, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | Pparabelliana | CNCR 7028 |
| <i>Pseudothelphusa sulcifrons</i> | Yalalag, Villa Hidalgo, Oaxaca. | Psulcifrons | USNM 30327 |
| <i>Pseudothelphusa mexicana</i> | Cueva La Joya, 5 km NE de Taxco, Taxco de Alarcón, Guerrero. | Pmexicana | CNCR 12562 |
| <i>Tehuana complanata</i> | Alta-Veracruz, México. | TcomplanataLC | CNCR 311 |
| <i>Tehuana chontalpaensis</i> | Arroyo Pueblo Viejo, Ejido Carlos A. Madrazo, Huimanguillo, Tabasco. | TchontalpaensisLC | CNCR 18952 |
| <i>Tehuana diabolis</i> | Laguna de Catemaco, Catemaco, Veracruz. | TdiabolisLC | CNCR 12956 |
| <i>Tehuana sp 1</i> | Río Las Margaritas, Catemaco, Veracruz. | TspRM | CNCR 34488 |
| <i>Tehuana jacatepecensis</i> | Río Jacatepec, Santa María Jacatepec, Oaxaca. | Tjacatepecensis LC | CNCR 11920 |
| <i>Tehuana sp 2</i> | Arroyo tributario del Río Cajone, Ayotzintepec, Oaxaca. | TspAyot | CNCR 34628 |
| <i>Tehuana sp 3</i> | La Nueva Era a 1 km de Santa Rosa, Oaxaca. | TspNEr | CNCR 34624 |
| <i>Tehuana sp 4</i> | Arroyo San Isidro, El Naranjal, Oaxaca. | TspNaran | CNCR 34622 |
| <i>Tehuana lamellifrons</i> | Río Tehuantepec, Santo Domingo, Tehuantepec, Oaxaca. | Tlamellifrons | CNCR 16875 |
| <i>Tehuana sp 5</i> | Nizanda, Asunción de Ixtepec, Oaxaca. | TspNz | CNCR 33939 |
| <i>Tehuana lamothei</i> | Arroyo La Piedra, 1km de Ixtacomitán, Ixtacomitán, Chiapas. | TlamotheiLC | CNCR 5604 |
| <i>Tehuana poglayenorum</i> | Río Basura, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpoglayenorumLC | CNCR 17422 |
| <i>Tehuana sp 6</i> | Río Col, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpogRC | CNCR 33928 |
| <i>Tehuana sp 7</i> | Laguna Majahual, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpogLM | CNCR 33929 |
| <i>Tehuana sp 8</i> | Nueva Victoria, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpogNV | CNCR 33930 |
| <i>Tehuana sp 9</i> | Dos Amates, Catemaco, Veracruz. | TpogDA | CNCR 33933 |
| <i>Tehuana sp 10</i> | Cerro de El Vigía, Estación Biológica de los Tuxtlas, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpogCVig | CNCR 34487 |
| <i>Tehuana sp 11</i> | Vereda a Laguna Escondida, Estación Biológica de los Tuxtlas, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpogVLE | CNCR 33927 |
| <i>Tehuana veracruzana</i> | Arroyo Zapoapan de Cabañas, Catemaco, Veracruz. | TveracruzanaLC | CNCR 315 |
| <i>Tehuana sp 12</i> | Terracería Zapoapan de Cabañas, Catemaco, Veracruz. | TverTZC2 | CNCR 33932 |

2. Forma de los gonópodos: (0) cilíndricos, (1) moderadamente comprimidos en toda su longitud, (2) fuertemente comprimidos en toda su longitud, (3) deprimidos proximalmente y comprimidos en la mitad distal, (4) cilíndricos proximalmente y comprimidos en la mitad distal.

Se puede reconocer una gran variedad morfológica a través de los gonópodos de los machos de la familia Pseudothelphusidae que son fundamentales para el reconocimiento de entidades taxonómicas supraespecíficas (Villalobos-Hiriart, 2005).

3. Constricción media de la superficie media de los gonópodos: (0) ausente, (1) presente.

La constricción media es un rasgo común entre los miembros de la tribu Pseudothelphusini, aunque también se pueden encontrar en algunas otras especies cercanas como Hypolobocerini. La ausencia de este carácter como en los géneros *Epilobocera* y *Potamocarcinus* puede ser considerado un estado ancestral (Villalobos-Hiriart, 2005).

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

Dentro de la tribu Pseudothelphusini, la ubicación de la constricción media se utiliza para diferenciar al género *Tehuana* (Villalobos-Hiriart, 2005).

5. Posición de la cavidad del ápice de los gonópodos, en vista caudal: (0) lateral, (1) distal, (2) caudo-distal.

La cavidad del ápice se localiza en el extremo distal del gonópodo. En la tribu Pseudothelphusini se encuentra delimitada por las crestas distales de la superficie caudal, caudo-marginal, lateral y del proceso mesial; su porción central se encuentra excavada, en ella se presenta el campo de cerdas con poro apical y la apertura del canal espermático. La dirección de esta cavidad está relacionada con la estructura interna del receptáculo seminal de la hembra (Villalobos-Hiriart, 2005).

6. Forma de la cavidad del ápice: (0) triangular, (1) subcircular, (2) en forma de U, (3) estrecha y alargada, (4) forma de ojal.

La forma de la cavidad del ápice tiende a ser constante a nivel de género en los pseudotelfúsidos. La mayoría de los miembros de la tribu Pseudothelphusini presentan una cavidad en forma de U, con excepción de algunos géneros como lo es *Disparithelphusa* (Villalobos-Hiriart, 2005).

7. Cresta central de la cavidad del ápice: (0) ausente, (1) presente.

Como se ha mencionado, los miembros de la tribu Pseudothelphusini presentan la cavidad del ápice delimitada por las crestas lateral y caudo-marginal; además, internamente presentan una cresta central formada por uno de los bordes del proceso mesial que se interna a la cavidad apical y delimita el campo de cerdas. En conjunto estas tres crestas consideran un carácter único de la tribu (Villalobos-Hiriart, 2005).

8. Forma de la cresta central de la cavidad del ápice; (0) ausente, (1) recta, (2) en forma de semicírculo.

La forma de la cresta central a través de la tribu Pseudothelphusini se mantiene recta en casi todos sus miembros, únicamente el género *Disparithelphusa* presenta una cresta diferente, de manera semicircular. La ausencia de este rasgo es considerado una característica ancestral (Villalobos-Hiriart, 2005).

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

A través de las especies estudiadas en este trabajo la posición se mantuvo caudalmente; aunque se observaron ligeras variaciones, en algunos casos podría considerarse cado-mesial. Aun así esta posición en la mayoría de los Pseudotelfusinos es caudal (Villalobos-Hiriart, 2005).

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

En este trabajo se utiliza el carácter debido a una de las especies utilizadas como grupo externo *Potamocarcinus magnus*. En esta especie, las suturas marginal y lateral delimitan a la placa marginal en toda su extensión. En el caso de las especies de la tribu Pseudothelphusini, la sutura lateral se pierde por la fusión de las placas caudal y marginal para formar la proyección caudo-marginal (Villalobos-Hiriart, 2005).

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

La ornamentación con espínulas, espinas o ambas depende del grupo que se esté hablando. En general, los machos más longevos presentan las características morfológicas sexuales desarrolladas y en este sentido, existen casos en los que algunos presentan espínulas en las crestas apicales a manera de ornamentación. Una hipótesis presentada por Villalobos-Hiriart, 2005 es que esta ornamentación puede ser una estrategia para fijar el gonópodo al receptáculo espermático y asegurar la transferencia del espermatóforo.

12. Tercio distal de la sutura marginal del gonópodo: (0) torsión hacia el eje medio del gonópodo, (1) recto.

Esta torsión se aprecia en dirección de la sutura marginal en la porción apical del gonópodo. La sutura inicia en una posición meso-caudal y se extiende hacia el ápice, con forme va acercándose a la superficie cefálica su dirección va cambiando y al llegar al tercio distal, se curva para ubicarse en posición meso-cefálica y terminar cubierta por los lóbulos de la proyección caudo-marginal (Villalobos-Hiriart, 2005).

13. Placa marginal: (0) fusionada con la placa caudal, (1) presente como una placa independiente.

La placa marginal independiente es una autapomorfía para las especies del género *Potamocarcinus* a diferencia de las especies de la tribu Pseudotelfusini que se fusiona con la placa caudal.

14. Alcance de la placa marginal: (0) llegando al ápice del gonópodo, (1) sobrepasando el ápice del gonópodo, (2) llegando antes del ápice del gonópodo.

En las especies de la tribu Pseudothelphusini, ésta se fusiona con la placa caudal y no llega al ápice, a diferencia de otras tribus. En el género *Potamocarcinus*, la placa marginal es independiente y sobrepasa el ápice del gonópodo, doblándose sobre la cavidad del ápice (Villalobos-Hiriart, 2005).

15. Porción distal de la placa caudo-marginal: (0) unilobulada, (1) bilobulada forma Pseudothelphusini, (2) trilobulada forma *Disparithelphusa*, (3) ausente.

La porción distal de la fusión entre las placas caudal y marginal, forma una lámina en posición mesial que se proyecta con diferentes formas en sentido cefálico. El borde cefálico de dicha lámina puede terminar en uno, dos o tres lóbulos y puede estar armado de espinas agudas como en el caso de *Smalleyus tricristatus* (Villalobos-Hiriart, 2005).

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

La proyección caudo-marginal unilobulada puede presentarse en diferentes formas, estas formas también pueden suponer géneros diferentes (Villalobos-Hiriart, 2005).

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

El lóbulo distal de la proyección caudo-marginal bilobulada presenta varias formas, incluyendo su presencia como lóbulo redondeado de buen tamaño hasta una hilera de dientes pequeños que sobresalen del ángulo disto-cefálico del lóbulo proximal (Villalobos-Hiriart, 2005).

18. División de la proyección caudo-marginal: 0) Proyección ausente, 1) unilobulada, 2) en forma de una línea delgada, 3) en forma de muesca amplia y profunda.

En los cangrejos de la tribu Pseudothelphusini, la forma en que se separan o no los dos de la proyección caudo-marginal es relevante para determinar taxonómicamente géneros y/o especies.

19. Longitud de la incisión que separa entre sí a los lóbulos distal y proximal, de la proyección caudo-marginal bilobulada: (0) ausente, (1) abarca solo el principio del lóbulo proximal, (2) abarca más de la mitad de la anchura del lóbulo proximal.

Cuando los lóbulos de la proyección están separados por una incisión es, ésta puede abarcar sólo el principio de la anchura del lóbulo proximal o puede ser más larga y extenderse más allá de la mitad de la anchura del lóbulo proximal.

20. Lóbulo distal parcialmente fusionado de la placa caudo-marginal bilobulada: (0) ausente, (1) con la punta dirigida cefálicamente, (2) con la punta dirigida meso-proximalmente, (3) con la punta curvada en dirección proximal.

El lóbulo distal de la proyección caudo-marginal presenta varias formas, incluyendo su presencia como lóbulo redondo de buen tamaño hasta una hilera de dientes pequeños que sobresalen del ángulo disto-cefálico del lóbulo proximal. La ausencia de una proyección caudo-marginal bilobulada como en *Potammocarcinus magnus* se podría considerar como un carácter ancestral (Villalobos-Hiriart, 2005).

21. En vista mesial, alcance del lóbulo distal de la proyección caudo-marginal: 0) proyección ausente, 1) más pequeña a la del lóbulo proximal, 2) de igual tamaño a la del lóbulo proximal 3) de mayor tamaño al del lóbulo proximal, 4) lóbulo distal ausente, 5) forma *Disparithelphusa*, trilobulada.

Como en otros caracteres, la forma y tamaño de los elementos apicales son importantes taxonómicamente hablando. En el caso de los lóbulos de la proyección caudo-marginal la relación que guarden entre sí es una característica importante, ignorada hasta el momento, si es determinante para diferenciar especies.

22. Lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, relación de su longitud con respecto a su altura: 0) ausente, 1) altura dos veces la longitud, 2) altura y longitud casi la misma o la misma, 3) longitud dos veces la altura, 4) forma *Disparithelphusa* (trilobulado), 5) longitud 1.5 veces la altura.

Las formas que se observan en los lóbulos de la proyección caudo-marginal a través de las especies de la tribu Pseudothelphusini pueden ser difíciles de describir, una manera de tener alguna referencia más exacta puede ser relacionando su altura y longitud.

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

El lóbulo proximal de la proyección de la proyección caudo-marginal puede presentar diferentes inclinaciones con respecto al eje principal del gonópodo, generalmente se encuentra dirigido proximalmente (paralelo al eje principal), oblicuo o formando un ángulo de 90° (Villalobos-Hiriart, 2005).

24. En vista caudal dirección del margen cefálico del lóbulo proximal de la placa caudo-marginal bilobulada: (0) ausente, (1) dirigido cefálicamente, (2) dirigido mesialmente.

La orientación del lóbulo proximal por lo general se mantiene en dirección cefálica, en algunas especies de *Pseudothelphusa*, como *P. granatensis* y *P. mexicana* este lóbulo se ubica en posición transversal con respecto al eje principal del gonópodo, de tal forma que margen cefálico queda dirigido mesialmente (Villalobos-Hiriart, 2005).

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

El margen cefálico del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal bilobulada puede presentar dentaciones de manera aserrada. La ausencia de proyección caudo-marginal puede tomarse como una condición ancestral (Villalobos-Hiriart, 2005).

26. Relación de altura y longitud del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal: 0) longitud ligeramente mayor a la altura, 1) tan largo como alto, 2) altura 1.5 veces la longitud, 3) altura dos veces la longitud; 4) proyección caudo-marginal ausente, 5) forma *Disparithelphusa* (trilobulado); 6) lóbulo proximal ausente; 7) altura 1.8 veces la longitud.

Las formas que se observan en los lóbulos de la proyección caudo-marginal a través de las especies de la tribu Pseudothelphusini pueden ser difíciles de describir, una manera de tener alguna referencia más exacta puede ser relacionando su altura y longitud.

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

En la mayoría de las especies de la tribu Pseudothelphusini la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, se presenta un borde moderadamente a bien marcado, incluso puede llegar a formar una carena fuerte como sucede en el género *Tehuana* (Villalobos-Hiriart, 2005).

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

Con excepción de algunas especies, la forma del borde o carena de la superficie interna, está relacionada con las proporciones del lóbulo proximal (Villalobos-Hiriart, 2005).

29. En vista distal, carena de la superficie interna del lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal: 0) ausente; 1) borde cefálico perceptible, carena ligeramente más larga que el proceso mesial; 2) cubierta por el proceso mesial; 3) cubierta por el lóbulo interno del proceso mesial; 4) el lóbulo interno del proceso mesial no la cubre por completo; 5) alcance mayor al del proceso mesial haciéndola totalmente perceptible; 6) forma *Disparithelphusa*, carena no proyectada; 7) totalmente perceptible pero su alcance es menor al del proceso mesial.

Como se mencionó en el carácter anterior la forma de la carena está relacionada con la forma del lóbulo proximal pero su proyección en dirección cefálica o lateral es particularmente evidente en el género *Tehuana*.

30. Longitud del lóbulo distal con respecto a la del proximal de la proyección caudo-marginal: 0) lóbulo distal ausente, 1) longitud del lóbulo distal más corta que la del proximal, 2) longitud del lóbulo proximal 1.6 veces la longitud del distal, 3) longitud del lóbulo proximal 1.8

veces la longitud del distal, 4) longitud del lóbulo proximal 2 veces la longitud del distal, 5) longitud del lóbulo proximal 2.4 veces la longitud del distal, 6) longitud del lóbulo proximal 3 veces la longitud del distal, 7) forma *Disparithelphusa* (trilobulado), 8) longitud del lóbulo proximal 5 veces la longitud del lóbulo distal, 9) longitud de ambos lóbulos es casi la misma.

Las proporciones que guardan los lóbulos de la proyección caudo-marginal pueden ser fundamentales para determinar especies, incluso para diferencias entre géneros. Hay especies del género *Pseudothelphusa* que el tamaño del lóbulo distal es una pequeña fracción del lóbulo proximal, mientras que en el género *Tehuana* esto no así.

31. Altura del lóbulo proximal con respecto a la del distal, proyección caudo-marginal: 0) lóbulo distal ausente, 1) altura del lóbulo proximal mayor a 1.5 veces la altura del distal, 2) altura del lóbulo proximal mayor a dos veces la altura del distal, 3) altura del lóbulo proximal tres veces la altura del distal, 4)) forma *Disparithelphusa* (trilobulado), 5) altura del lóbulo proximal 1.2 veces la altura del lóbulo distal, 6) altura del lóbulo proximal 9 veces la altura del lóbulo distal, 7) altura del lóbulo proximal mayor a 10 veces la altura del lóbulo distal 8) altura del lóbulo proximal mayor a 2.5 veces la altura del lóbulo distal.

Las proporciones que guardan los lóbulos de la proyección caudo-marginal pueden ser fundamentales para determinar especies, incluso para diferencias entre géneros. En el género *Tehuana* existen especies que esta relación es importante para diferenciar especies; por ejemplo, en *T. veracruzana* y *T. diabolis* presentan un lóbulo proximal tres veces más alto que el distal, a diferencia de *T. poglayenorum* donde la relación es igual a 1.5 veces.

32. Forma de la cresta distal de la placa caudo-marginal o superficie lateral: (0) ampliamente curvada en toda su longitud, (1) recta, (2) curvada solamente en la porción caudal y el resto de su longitud recto, (3) ausente.

La curvatura de la cresta distal de la proyección caudo-marginal puede variar desde recta hasta ampliamente curvada en toda su extensión. La ausencia de esta proyección es considerada como un estado ancestral (Villalobos-Hiriart, 2005).

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

En la mayoría de las especies de la tribu *Pseudothelphusini*, la cresta distal de la proyección caudo-marginal es lisa y sin ornamentaciones. La presencia de ornamentación, como se ha discutido anteriormente, está relacionada con procesos mecánicos de fijación que ayudan al macho a afianzar el gonópodo en el gonoporo de la hembra. La presencia de espinas en la cresta de la proyección caudo-marginal es considerada una condición ancestral (Villalobos-Hiriart, 2005).

34. Lóbulo meso-distal: (0) presente, (1) ausente.

La presencia de algunos elementos apicales con determinantes para identificar grupo taxonómicos supraespecíficos, como tribus y géneros. En el caso del género *Tehuana* la presencia de éste carácter es determinante para agrupar a sus integrantes (Villalobos-Hiriart, 2005).

35. Ubicación del lóbulo meso-distal 0) ausente; 1) en la porción distal de la superficie marginal; 2) en la cresta distal de la superficie caudal, situado en posición caudolateral como una proyección cónica del borde.

Así como en el género *Tehuana* existen otros géneros que presentan un lóbulo parecido que podría relacionarlos filogenéticamente pero la posición de dicho lóbulo puede determinar una relación verdadera o no.

36. Forma del lóbulo meso-distal de los gonópodos: (0) ausente, (1) cónico, (2) comprimido caudo-cefálicamente.

La forma del lóbulo meso-distal cambia en las diferentes especies del género. Se observaron dos apariencias principales: 1) un lóbulo bien formado, cónico, fuerte y con el ápice redondeado; por otro lado, puede ser 2) una prominencia redondeada en vista caudal y comprimida caudo-cefálicamente en vista mesial (Villalobos-Hiriart, 2005).

37. Proceso mesial: 0) ausente 1) presente.

El proceso mesial es un carácter presente en todos los miembros de la familia Pseudothelphusidae, la presencia de este carácter puede ser considerado como un estado ancestral.

38. En vista cefálica forma del proceso mesial: 0) ausente, 1) pequeño con forma de cuchara, 2) grande con forma de oreja de elefante, 3) forma *Smalleyus*, 4) forma *Disparithelphusa* (forma de placa transversal subromboidal que termina lateralmente en una espina aguda, no), 5) Forma *Potamocarcinus*, 6) Forma *Raddaus*, 7) forma *Pseudothelphusa mexicana* (pseudolaminar el margen proximal lateralmente orientado).

En los grupos que subdividen a la tribu Pseudothelphusini la forma de sus elementos apicales son indispensables para distinguirlos entre sí. En los géneros *Pseudothelphusa* y *Tehuana* este proceso es muy similar, por lo que la forma así como la longitud de sus bordes son determinantes para distinguirlos.

39. En vista lateral, orientación del borde lateral del proceso mesial: 0) caudo-lateral, 1) lateralmente, 2) céfalo-distalmente, 3) cefálicamente, 4) forma *Smalleyus*, 5) céfalo-proximalmente, 6) caudalmente, 7) Forma *Disparithelphusa* (distalmente).

Así como en el carácter anterior la forma y disposición de los procesos apicales son determinantes para comprender la forma general del gonópodo, en su porción distal. La

orientación del proceso mesial puede observarse en dirección lateral como en los géneros *Tehuana* y *Pseudothelphusa* o distalmente como en *Disparithelphusa*.

40. En vista cefálica, forma del margen distal del proceso mesial: 0) Redondo y pequeño, 1) desarrollado, 2) ampliamente redondeado, 3) irregular (forma *Smalleyus*), 4) cóncavo y alargado lateralmente, 5) ligeramente convexo y alargado lateralmente, 6) En forma triangular convexa, 7) convexa, 8) laminar (forma *Disparithelphusa*), 9) laminar con una ligera torsión en dirección lateral (forma *Pseudothelphusa mexicana*).

Este carácter puede ser determinante para diferenciar especies de los géneros *Pseudothelphusa* y *Tehuana*, ya que existen diferencias en este carácter que podían ser determinantes taxonómicamente hablando.

41. En vista cefálica, margen lateral del proceso mesial: 0) redondo y pequeño 1) formando un ángulo de 45° que se extiende en una línea continua, 2) semiredondeado con una muesca a media longitud, 3) recto, 4) pequeño y terminando en un ápice en su porción proximal, 5) irregular (forma *Smalleyus*) 6) amplio lateralmente curvado proximalmente, 7) cóncavo terminando cefálicamente en un ápice semiagudo (forma *Disparithelphusa*), 8) no perceptible.

Al igual que el carácter anterior la forma de éste margen puede ser determinante para la diferenciación de especies. Inclusive entre géneros existen formas como las de los géneros *Smalleyus* y *Disparithelphusa* que difieren

42. Ornamentación del borde lateral del proceso mesial: 0) sin borde lateral, 1) sin ornamentación, 2) una espina, 3) dos espinas, 4) tres espinas, 5) borde aserrado, 6) espinas grandes, 7) una espina y un lóbulo circular.

La ornamentación de este borde puede jugar un papel muy importante para determinar géneros, como *Smalleyus*, o para discernir entre especies como es en el caso de los Tehuanos. Particularmente la especie *T. veracruzana* la ornamentación de su borde lateral es uno de los caracteres que le otorgan su identidad. Por otro lado, la falta de ornamentación en éste borde, es uno de los que determina al clado de *T. lamellifrons*.

43. Posición de la ornamentación del borde lateral del proceso mesial: 0) sin ornamentación, 1) posición media, 2) porción media superior, 3) porción media inferior, 4) borde proximal, 5) en todo el margen.

En la tribu Pseudothelphusini se ha observado que la ornamentación o falta de esta en el borde lateral del proceso mesial es determinante para reconocer especies y géneros. Por otro lado la posición de esta ornamentación también puede ser determinante para reconocer algunos géneros; por ejemplo, el género *Disparithelphusa* presenta una espina en el borde proximal. Por su parte el género *Pseudothelphusa* presenta una espina que

generalmente forma parte del borde distal. En cuanto al género *Tehuana*, presentan espinas a lo largo del borde lateral y su posición es particular para cada especie.

44. Tamaño y forma de la ornamentación del borde externo del proceso mesial: 0) sin ornamentación; 1) 1 pequeña con el ápice semicircular; 2) grande, fuerte y con el ápice agudo; 3) espina grande y alargada con el ápice agudo; 4) un lóbulo redondeado y una espina pequeña, separados por una muesca amplia; 5) múltiples espinas con el mismo tamaño; 6) múltiples espinas de diferente tamaño.

Así como el carácter pasado existen diferencias entre el tamaño y forma de la ornamentación del borde lateral del proceso mesial. En el caso del género *Tehuana* la forma y tamaño de sus espinas tiene importancia taxonómica para diferenciar especies. Por ejemplo, en el caso de *T. chontalpaensis* y *T. lamothei* la forma, posición y orientación es crucial para diferenciarlos de las demás especies e inclusive de otros clados internos.

45. Alcance del borde distal del lóbulo interno del proceso mesial con respecto a la cresta distal lateral: 0) el mismo que la cresta distal, 1) ligeramente por debajo de la cresta distal, 2) por arriba de la cresta distal, 3) muy por debajo de la cresta.

El lóbulo es diferente a través de las especies de los géneros *Pseudothelphusa* y *Tehuana*; en éste último, el tamaño y proyección de dicho lóbulo es mayor al de otros géneros de la tribu Pseudothelphusini.

46. Alcance del borde distal del lóbulo mesial con respecto a la cresta distal de la superficie mesial: 0) el mismo que la cresta distal, 1) ligeramente por debajo de la cresta distal, 2) por arriba de la cresta distal, 3) muy por debajo de la cresta.

El alcance del borde distal del proceso mesial con respecto a la cresta distal en las especies de los géneros *Pseudothelphusa* y *Tehuana* puede ser determinante para diferenciar especies. Particularmente en el género *Tehuana* se observan diversos alcances, los cuales pueden ser tomados para diferenciar especies.

47. En vista cefálica el lóbulo interno del proceso mesial: 0) ausente, 1) forma redondeada casi del mismo tamaño del proceso, 2) pequeño con forma redondeada de una fracción del tamaño del proceso, 3) pequeño de forma triangular, de una fracción del tamaño del proceso, 4) pequeño y oculto por la proyección caudo-marginal, 5) ornamentado en todo el borde interno (forma *Smalleyus*), 6) redondo grande, oculto por la proyección caudo-marginal (forma *P. parabelliana*), 7) forma redondeada casi del mismo tamaño del proceso, en disposición horizontal, 8) redondo y pequeño, más pequeño que el proceso (*Tehuana* sp forma naranjal).

La forma del lóbulo interno del proceso mesial puede ser importante para determinar especies, ya que existe una gran variedad de formas e inclusive disposiciones que pueden ser tomadas en cuenta a la hora de determinar especies. En el género *Tehuana*, las

especies que forman parte del clado de *T. lamellifrons* presentan el lóbulo interno casi del mismo tamaño que al del proceso mesial.

48. En vista distal, forma del lóbulo interno del proceso mesial: 0) ausente, 1) subagudo y alargado, con el ápice redondeado; 2) amplio con el ápice redondeado, grande, sin una diferenciación entre la base y el ápice; 3) pequeño y redondeado, con el ápice subagudo; 4) alargado y agudo, con el ápice ligeramente orientado cefálicamente (forma *T. veracruzana*); 5) alargado, agudo, su ápice es agudo ligeramente orientado cefálicamente, con la mitad de la longitud de *T. veracruzana* (forma *T. diabolis*); 6) pequeño, casi imperceptible, con el ápice redondo, su grosor es casi la base; 7) alargado y esbelto, con el ápice agudo (forma *T. chontalpaensis*); 8) diminuto, en forma circular (forma *P. mexicana*); 9) imperceptible en vista distal (forma *P. sulcifrons*).

En esta vista la forma de este lóbulo difiere a la de la vista caudal, debido a la proyección del ápice así como la del borde distal. Las formas que puede adoptar pueden ser determinantes para identificar taxonómicamente a las especies del género *Tehuana*.

49. En vista distal, disposición del lóbulo interno del proceso mesial con respecto al lóbulo distal del proceso caudo-marginal: 0) ausente; 1) oculto por el lóbulo distal de la proyección caudo-marginal, únicamente la base es perceptible; 2) lóbulo totalmente perceptible, la distancia que hay su ápice y el lóbulo distal de la proyección es mayor a la longitud total; 3) solo una parte del ápice cubierto por el lóbulo distal; 4) lóbulo totalmente perceptible, separado del lóbulo distal a una distancia similar a la de su longitud total; 5) lóbulo totalmente perceptible, el ápice alcanza está en contacto con la superficie interna de lóbulo proximal; 6) lóbulo totalmente perceptible, la distancia que hay entre su ápice y el lóbulo distal es menor a la longitud total; 7) imperceptible en vista distal.

Esta disposición puede ser determinante para diferenciar especies que estén muy relacionada morfológicamente, como en el caso de las especies de los clados de *T. lamellifrons* y *T. poglayenorum*.

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

La existencia de ornamentación en el tercio medio del eje principal del gonópodo, constituye un carácter importante en la diferenciación de tribus. En la tribu Pseudothelphusini, este rasgo solo se presenta de manera reducida en la especie *Ehecatusa chiapensis* (Villalobos-Hiriart, 2005).

51. Proceso lateral: (0) ausente, (1) presente.

De acuerdo al patrón morfológico del primer gonópodo del macho que se presenta en la tribu Pseudothelphusini, el proceso lateral solo se presenta en la especies del género

Ehecatusa Ng y Low, 2010, en las cuales, existen otras características exclusivas que los separa de los demás integrantes de la tribu (Villalobos-Hiriart, 2005).

52. Proceso lateral: (0) ausente, (1) independiente, (2) fusionado al proceso mesial.

El proceso lateral puede estar fusionado al proceso mesial o estar independiente. La fusión con el proceso mesial representa una autapomorfía para *Ehecatusa chiapensis*. En el resto de las especies que tienen proceso lateral se registra como un atributo totalmente independiente de los otros elementos terminales que constituyen la ornamentación apical del gonópodo, lo cual se considera el estado ancestral de carácter (Villalobos-Hiriart, 2005).

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

La forma del proceso lateral fue diferente en los taxones que presentaron éste carácter. Cada una constituye un estado diferente y una autapomorfía que fácilmente ayudaría en la separación de géneros y especies (Villalobos-Hiriart, 2005).

Datos Moleculares

De los tejidos obtenidos (**tabla 4**) se extrajo ADN con la ayuda de kits especializados QUIAJEN y JENA BIOSCIENCE, que funcionan bajo principios diferentes, columnas de purificación y decantación, respectivamente. El primero se utilizó con muestras antiguas, que tuvieran más de cinco años de antigüedad; mientras que el segundo se utilizó con muestras recientes.

La concentración así como el grado de pureza del ADN obtenido fueron cuantificadas en un Nanodrop 2000, Thermo Fisher Scientific; con lo que se estandarizaron los parámetros de la reacción de PCR (Alejo *et al.*, 2014; Serrato *et al.*, 2014). Además, se corroboró su integridad física mediante ensayos de electroforesis en geles de agarosa al 1%, este fue otro método para descartar muestras en mal estado (Alejo *et al.*, 2014; Fierro, 2014). Se amplificaron tres marcadores moleculares, dos mitocondriales COI y 16S así como un nuclear H3 (**tabla 5**). Los programas de PCR utilizados para cada marcador se muestran en la **tabla 6**. La reacción de PCR se realizó con el kit MyTaq, los reactivos y concentraciones están dispuestas en la **tabla 7**.

Los fragmentos obtenidos fueron enviados al Laboratorio de Secuenciación Genómica de la Biodiversidad y de la Salud del IB UNAM, donde fueron purificados en columnas de Sephadex. Posteriormente, en un equipo ADN 3500xL, Genetic Analyzer de Applied Biosystems se secuenciaron por el método Sanger (Márquez *et al.*, 2014). Además, se revisó el acervo de GenBank para encontrar alguna secuencia perteneciente al género para incluirla en el análisis.

Tabla 4. Ejemplares utilizados en el análisis molecular

| Especie | Localidad | Codificación en el análisis | Número de catalogo |
|-------------------------------------|--|-----------------------------|--------------------|
| <i>Potamocarcinus magnus</i> | Puente de Suchiapa, Suchiapa, Chiapas. | Potmagnus | CNCR 25531 |
| <i>Raddaus bocourti</i> | Cañaverales terracería a San Isidro, Municipio de Las Rosas, Chiapas. | | CNCR 25488 |
| <i>Disparithelphusa pecki</i> | km 56 carretera a Tuxtepec, San Juan Bautista Valle Nacional, Oaxaca. | Dpeck | CNCR 16776 |
| <i>Smalleyus tricristatus</i> | Camino Izquierdo, Sierra Santa Marta, Soteapan, Veracruz. | Stricristatus | CNCR 7034 |
| <i>Pseudothelphusa zongolicae</i> | Choapa, Sierra de Zongolica, Veracruz. | Pzongolicae | CNCR 26643 |
| <i>Pseudothelphusa americana</i> | Río Ajajalpa, Zacatlán, Puebla. | Pamericana | CNCR 25527 |
| <i>Pseudothelphusa parabelliana</i> | Laguna Zacatal, Estación Biológica de Los Tuxtles, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | Pparabelliana | CNCR 13283 |
| <i>Pseudothelphusa sulcifrons</i> | San Juan Tabaá, Oaxaca. | Psulfifrons | CNCR 28922 |
| <i>Pseudothelphusa mexicana</i> | Cueva La Joya, 5 km NE de Taxco, Taxco de Alarcón, Guerrero. | Pmexicana | CNCR 27068 |
| <i>Tehuana complanata</i> | Subestación eléctrica, Amatlán de Los Reyes, Veracruz. | TcomplanataLC | CNCR 11957 |
| <i>Tehuana chontalpaensis</i> | Arroyo Pueblo Viejo, Ejido Carlos A. Madrazo, Huimanguillo, Tabasco. | TchontalpaensisLC | CNCR 18952 |
| <i>Tehuana sp 1</i> | Río Las Margaritas, Catemaco, Veracruz. | TspRM | CNCR 34488 |
| <i>Tehuana jacatepecensis</i> | Río Jacatepec, Santa María Jacatepec, Oaxaca. | Tjacatepecensis LC | CNCR 11920 |
| <i>Tehuana sp 2</i> | Arroyo tributario del Río Cajone, Ayotzintepec, Oaxaca. | TspAyot | CNCR 34628 |
| <i>Tehuana sp 3</i> | La Nueva Era a 1 km de Santa Rosa, Oaxaca. | TspNEr | CNCR 34624 |
| <i>Tehuana sp 4</i> | Arroyo San Isidro, El Naranjal, Oaxaca. | TspNaran | CNCR 34622 |
| <i>Tehuana sp 5</i> | Nizanda, Asunción de Ixtepec, Oaxaca. | TspNz | CNCR 33939 |
| <i>Tehuana lamothei</i> | Arroyo cerca de Tapilula, Tapilula, Chiapas. | TlamotheiLC | CNCR 8812 |
| <i>Tehuana poglayenorum</i> | Río Basura, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpoglayenorumLC | CNCR 33931 |
| <i>Tehuana sp 6</i> | Río Col, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpogRC | CNCR 33928 |
| <i>Tehuana sp 7</i> | Laguna Majahual, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpogLM | CNCR 33929 |
| <i>Tehuana sp 8</i> | Nueva Victoria, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpogNV | CNCR 33930 |
| <i>Tehuana sp 9</i> | Dos Amates, Catemaco, Veracruz. | TpogDA | CNCR 33933 |
| <i>Tehuana sp 10</i> | Cerro El Vigía, Estación Biológica de los Tuxtles, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpogCVig | CNCR 34487 |
| <i>Tehuana sp 11</i> | Vereda a Laguna Escondida, Estación Biológica de los Tuxtles, San Andrés Tuxtla, Veracruz. | TpogVLE | CNCR 33927 |
| <i>Tehuana sp 12</i> | Terracería Zapoapan de Cabañas, Catemaco, Veracruz. | TverTZC2 | CNCR 33932 |

Tabla 5. Oligos implementados en este estudio

| Gen | Oligo | Secuencia 5'-3' | Autor | Fragmento |
|-----|--------|----------------------------|------------------------------|-----------|
| COI | ChelF1 | TACTCTACTAATCATAAAGACATTGG | Barrett y Hebert, 2005 | 613 pb |
| | ChelR1 | CCTCCTCCTGAAGGGTCAAAAAATGA | | |
| 16S | 16Sar | CGCCTGTTTATCAAAAACAT | Daniels <i>et al.</i> , 2006 | 539 pb |
| | 16Sbr | CCGGTCTGAACTCAGATCACGT | | |
| H3 | AF | ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC | Colgan <i>et al.</i> , 1998 | 327pb |
| | AR | ATATCCTTRGGCATRATRGTCAC | | |

Tabla 6. Programas de PCR.

| Programa | COI | Programa | 16S | Programa | H3 |
|-----------|-------------------------|-----------|---------------------|-----------|---------------------|
| 1 ciclo | 94° por 3 minutos | 1 ciclo | 94° por 5 minutos | 1 ciclo | 94° por 5 minutos |
| | 94° por 45 segundos | | 95° por 40 segundos | | 94° por 40 segundos |
| 35 ciclos | 48°-50° por 45 segundos | 35 ciclos | 48° por 40 segundos | 40 ciclos | 50° por 40 segundos |
| | 72° por 1 minuto | | 72° por 40 segundos | | 72° por 40 segundos |
| 1 ciclo | 72° por 10 minutos | 1 ciclo | 72° por 10 minutos | 1 ciclo | 72° por 10 minutos |

Tabla 7. Componentes del medio de PCR.

| Reactivo | Concentración | Volumen |
|--------------------|--|------------------|
| ddH ₂ O | | 9.4 µL |
| BSA | 4% | 0.6 µL |
| Buffer | 5x dNTPs 15mM MgCl ₂ 5mM | 3.5 µL |
| Taq Polimerasa | | 0.1 µL |
| Primers | 10x | 0.2 µL 0.2 µL |
| ADN | La concentración de ADN determinó el volumen a usar | µL |

Análisis Filogenéticos

Se procuró que los individuos de ambos análisis fueran los mismos, para poder contrastar las hipótesis resultantes; pero no pudo ser posible en todos los casos. Algunos ejemplares estaban en muy buen estado morfológico pero el material genético que se les extrajo no permitió la amplificación de uno o varios marcadores moleculares. A estos organismos se les excluyó del análisis molecular; debido a que, analizar individuos con información faltante puede afectar negativamente las reconstrucciones filogenéticas moleculares (Som, 2014). Por lo que se procuró utilizar tejidos de organismos que facilitaran la amplificación de los tres marcadores moleculares. Por otro lado, hubo organismos que proporcionaron material genético de calidad pero sus características morfológicas eran inadecuadas: maltratadas, pobremente desarrolladas o ausentes. Este caso, sólo fueron excluidos del análisis morfológico.

Datos morfológicos

Se construyó una matriz contemplando caracteres morfológicos descritos por Villalobos-Hiriart (2005) y los que se proponen en este estudio. Posteriormente, se analizó en Winclada v 1.61 para descartar caracteres no informativos, dejando un total de 53 caracteres y 294 estados de carácter. Se llevó a cabo un análisis de parsimonia en el software Tree analysis using New Technology (TNT) v 1.5. No hubo asignación de peso a algún carácter y tampoco fueron polarizaron; ya que no existe evidencia fósil u ontogenética como para asegurar el orden en que fueron apareciendo los caracteres.

El análisis se inició con un árbol de Wagner y se llevaron a cabo 1000 réplicas. Posteriormente se usó el algoritmo de Tree Bisection and Reconnection (TBR) para la construcción de los árboles. De todos los árboles resultantes se obtuvo un árbol de consenso que posteriormente fue trasladado al programa Winclada para mapearle los caracteres. Finalmente, el árbol fue editado en CorelDraw.

Datos moleculares

Los archivos recibidos del secuenciador fueron procesados en el programa Molecular Evolutionary Genetic Analysis (MEGA) v7.0 con la ayuda del visor FinchTV. v1.4.0 para generar las secuencias consensos o "contig". Las secuencias fueron analizadas en la plataforma en línea Basic Local Alignment Search Tool (BLAST) v1.8.0 para descartar contaminaciones o secuenciaciones erróneas. Adicionalmente, fueron procesadas en el Software Geneious para evaluar su calidad. Por otro lado, se hizo una búsqueda exhaustiva de las secuencias disponibles de los géneros *Tehuana* y *Pseudothelphusa*.

El alineamiento fue realizado en la plataforma en línea del programa MAFFT (Katoh *et al.*, 2017) con un PAM de 200 para poder alinear con los grupos externos (Higgins y Lemey, 2009). En el caso de las secuencias del gen 16S fueron alineadas tomando en cuenta la estructura secundaria ribosomal, a fin de incluir estructuralidad y funcionalidad dentro del análisis (Hofacker, 2003). Las secuencias del género no presentaron indels por lo que no fue necesario eliminarlos.

Los genes codificantes de proteína fueron trabajados en el programa PAUP v 4.10 para ser particionados en codones o tripletes codificante. Debido a que cada posición dentro del triplete tiene una tasa de sustitución diferente (Lanfear *et al.*, 2012). Por lo que fue necesario asignarles una tasa de sustitución a cada posición de lo contrario podría estarse ocultando la verdadera naturaleza variable de cada gen, lo que podría repercutir en el análisis filogenético (Posada y Buckley, 2004; Kumar *et al.*, 2011; Lanfear *et al.*, 2012; Som, 2014). Adicionalmente, el marco de lectura así como la presencia de codones de término fueron corroborados en las plataformas MAFFT y TranslatorX server, así como en el programa MESQUITE v 3.3.1 a fin de no tener secuencias erróneas dentro el análisis (Abascal *et al.*, 2010; Katoh *et al.*, 2017).

Métodos de Inferencia

Los alineamientos resultantes fueron concatenados en una matriz con ayuda del programa MESQUITE v 3.3.1. La cual, fue exportada para ser analizada en dos métodos de inferencia filogenética, Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud.

Inferencia Bayesiana

Para este análisis, los modelos de sustitución fueron seleccionados mediante el programa Jmtdeltest v2.1.7 y se implementó la corrección de Akaike (Akaike, 1974; Posada y Buckley, 2004). Los modelos resultantes se muestran en la tabla (**Tabla 8**).

Tabla 8. Modelos de sustitución utilizados en este trabajo

| Gen | Modelo | Autor |
|------------------|--------|-------------------------------|
| H3 posición 1 | JC | Junkes y Cantor, 1969 |
| H3 posición 2 | JC | Junkes y Cantor, 1969 |
| H3 posición 3 | F81 | Felsenstein, 1981 |
| 16S | HKY | Hasegawa <i>et al.</i> , 1985 |
| COX I posición 1 | JC | Junkes y Cantor, 1969 |
| COX I posición 2 | F81 | Felsenstein, 1981 |
| COX I posición 3 | HKY+I | Hasegawa <i>et al.</i> , 1985 |

El análisis se realizó en Mr Bayes v3.2.6 en la plataforma en línea de CIPRES (Miller *et al.*, 2010). El análisis contempló dos corridas simultáneas de 100 millones de generaciones, muestreos cada 10 mil generaciones y la eliminación del primer 25% de los árboles (burn-in). Se obtuvo un árbol con todas las relaciones resueltas pero únicamente se consideraron los clados con una probabilidad posterior mayor a 90%. Por último, estimaron los valores de estacionalidad del análisis en el programa Tracer v1.3 y se procuró que todos los valores de ESS estuvieran por arriba de 200, con el fin de corroborar que el número de generaciones empleado fuera el adecuado (Drummond y Rambaut, 2009; Ruiz-Vega *et al.*, 2017).

Máxima Verosimilitud

El análisis se realizó en RaxML HPC Black Box v8.2.10 en la plataforma de CIPRES (Miller *et al.*, 2010). Se declararon particiones para la matriz concatenada y tanto el número de bootstrap como los modelos de sustitución fueron asignados automáticamente por el programa. Se calculó un total de 1008 bootstrap y se seleccionó el modelo de sustitución GTR para cada gen (Rodríguez *et al.*, 1990).

Los filogramas resultantes fueron visualizados y se les hizo una primera edición en el programan FigTree. La edición fina fue realizada en el programa Photoshop.

Distancias genéticas

Se analizó la composición nucleotídica de cada gen en programa MEGA. Además, se obtuvieron las distancias genéticas para el gen COI con ayuda del índice Kimura 2 Parámetros en el mismo programa; esto para poder comparar los resultados con otros trabajos.

RESULTADOS

Reconstrucción filogenética

Morfológica

Se obtuvieron 13 árboles con los cuales se obtuvo un árbol de consenso semi estricto, únicamente muestra los clados que se conservan el 90% de las veces (**Figura 48**). Cabe aclarar que se utilizó debido a que el de consenso estricto únicamente mostraba politomias. El árbol constó de 632 pasos y tuvo un índice de consistencia de 34 así como uno de retención de 56.

En cuanto a su topología, solamente se describirá lo obtenido para el grupo de estudio, ya que las relaciones obtenidas con y entre los grupos externos no fueron el objetivo de este trabajo.

En cuanto al género *Tehuana*, se resolvió como monofilético (**Fig. 48 A**) y como el grupo hermano del género *Pseudothelphusa*, similar a lo obtenido por Villalobos-Hiriart (2005) así como Villalobos y Álvarez (2010). Además, se subdividió en dos linajes principales, el primero comprendió a las especies que tienen como sinapomorfía, el proceso mesial reducido (**Fig. 48 B**). El segundo contempló a las especies que presentan el proceso mesial bien desarrollado (**Fig. 48 C**).

Las especies *Tehuana lamellifrons*, *T. complanata*, *T. jacatepecensis* y poblaciones afines a éstas conformaron el clado B (**Fig. 48 B**). En el clado d (**Fig. 48 d**) la especie *T. lamellifrons* quedó agrupada con las poblaciones del Naranjal (Tsp Naran) y Nizanda (TspNz). Como hermanos de este quedaron en el siguiente orden: *T. complanata*, *T. jacatepecensis*, los organismos recolectados en la Nueva Era, Oax (TspNEr) y los provenientes de Ayotzintepec, Oax. (TspAyot). Las relaciones en este clado quedaron totalmente resueltas y puede interpretarse como que cada terminal representa a una especie diferente.

Por otro lado, las especies *T. chontalpaensis*, *T. poglayenorum*, *T. veracruzana*, *T. lamothei* y *T. diabolis* y poblaciones recolectadas en la Región de Los Tuxtlas quedaron agrupadas en el clado C (**Fig. 48 C**). Las especies *T. veracruzana*, *T. diabolis* y *T. lamothei* quedaron agrupadas en el clado g (**Fig. 48 g**), este clado será discutido a detalle más a detalle. En cuanto a las poblaciones asociadas a *T. veracruzana* (**Fig. 48 h**) y *T. diabolis* (**Fig. 48 i**) no se reconocen como especies diferentes. Asociado al clado g quedó la población de Laguna Majahual (TpogLM). El clado e (**Fig. 48 e**) comprende un politomía entre la especie *T. poglayenorum*, las poblaciones de Río Col (TpogRC) y Nueva Victoria (TpogNV) así como los clados f y g. El clado f (**Fig. 48 f**) comprende a las poblaciones de Dos Amates (TpogDA), Cerro del Vigía (TpogCVig) y vereda a Laguna Escondida (TpogVLE). Por último, asociado al clado e se encuentra la especie *T. chontalpaensis*.

Molecular

Los árboles resultantes de los análisis de Inferencia Bayesiana (**Fig. 49**) y Máxima Verosimilitud (**Apéndice 1**) presentaron topologías muy similares, lo cual habla de la robustez de la hipótesis obtenida.

Al igual que en el análisis morfológico no se discutirán las relaciones entre los grupos externos, lo único que se comentará es que en ambos análisis la especie *Pseudothelphusa zongolicae* resultó ser el grupo hermano del género *Tehuana* con soportes de rama 0.99/70 (probabilidad posterior/bootstrap). Esto concuerda con lo obtenido por Ojeda-Escoto (2017), donde postula que el género *Pseudothelphusa* es parafilético.

El género *Tehuana* se recuperó como monofilético con altos valores de soporte de rama 1/91, además quedó subdividido en tres clados principales. El primero conformado por las especies a *T. poglayenorum*, *T. diabolis*, *T. veracruzana* y poblaciones recolectadas en la Región de Los Tuxtlas, con valores de soporte de rama de 0.99/89 (**Fig. 49 A**). El segundo y hermano del clado anterior, albergó a las especies *T. lamellifrons*, *T. complanata*, *T. jacatepecensis* así como a poblaciones afines a estas, con valores de soporte de rama de 0.98/80 (**Fig. 49 B**). El tercer clado quedó conformado por las especies *T. chontalpaensis* y *T. lamothei*, con valores de soporte rama de 0.99/89 (**Fig. 59 C**).

El clado A quedó dividido en varios subclados, el clado f conformado por las especies *T. diabolis* y *T. veracruzana* con valores de soporte de rama de 0.94/66 (**fig. 49 f**). Los individuos pertenecientes a *T. veracruzana* quedaron agrupados en un clado a parte con valores de soporte de rama de 0.99/70, estos valores diferenciaron a las especies del clado f. Por otro lado, el clado f, se resolvió como hermano del clado de la especie *T. poglayenorum* y poblaciones afines a esta. Los representantes del clado *poglayenorum* se restringen a la región de Los Tuxtlas, Veracruz y la topología del clado es particular. Los organismos provenientes de la localidad tipo, Río Basura (RB), Nueva Victoria (NV), Vereda a Laguna Escondida (VLE), Dos Amates (DA) y Cerro del Vigía (CVig) quedaron mezcladas, indicando que se trata de una sola especie. En clados aparte quedaron separadas las poblaciones de Río Col (RC) con valores de soporte de rama de 0.93/66 y Laguna Majahual (LM) con valores de soporte de rama de 0.98/74; estos clados se ven representados en las **figuras 49 d y e**, respectivamente.

El clado B (**Fig. 49 B**) comprende a un grupo de organismos que se distribuyen en un área geográfica amplia; desde la cuenca del Río Blanco, Veracruz, atravesando parte del istmo de Tehuantepec hasta llegar a las estivaciones de la vertiente del Pacífico en Oaxaca. Agrupando a las mismas especies del clado B del análisis morfológico (**Fig. 48 B**). El clado que pertenece a la especie *T. lamellifrons*, está representado por organismos provenientes de la localidad de Nizanda (NZ) y el El Naranjal (Naran), debido a que quedaron mezclados se sugiere que estas poblaciones pertenecen a la misma especie. Además, este clado quedó como grupo hermano del clado g (**Fig. 49 g**), que representa a la especie *T. complanata* así como a una población proveniente de Motzorongo, Veracruz y presentó valores de soporte de 99/85. Como hermano de estos dos quedó la especie *T. jacatepecensis*. En un clado aparte, quedaron los organismos provenientes de Ayotzintepic, Oaxaca (TspAyot) y La Nueva Era, Oaxaca (TspNE), cada población quedó agrupada en su propio clado h (**Fig. 49 h**) e i (**Fig. 49 i**) respectivamente. Con valores de soportes de rama para el clado h de 0.90/74 y para el clado i de 0.99/86.

Por último, como hermano de los clados A y B quedó el clado C (**Fig. 49 C**) quedó conformado por las especies *T. chontalpaensis* y *T. lamothei*, con valores de soporte de rama de 0.99/89.

Distancias genéticas

El alineamiento de los tres genes concatenados tuvo una longitud de 1,479 pares de bases (pb), de las cuales 665 pb pertenecen al gen COI, 487 pb al gen 16S y 327 pb al gen H3.

En cuanto al gen COI tuvo una composición nucleotídica de 35.8% de Timinas (T), 17.2% de Citocinas (C), 31.6% de Adeninas (A) y 15.4% de Guaninas (G). Por otro lado, del total únicamente se reportan 139 sitios variables, 89 sitios informativos y 526 sitios conservados. Por otro lado se evaluó la composición nucleotídica sólo para el género *Tehuana*, reportando 37 sitios variables así como informativos y 628 sitios conservados. En el caso del gen 16S, tuvo una composición nucleotídica de 36.4% de T, 10% de C, 35.5% de A y 18.1% de G. En este caso se obtuvieron 96 sitios variables, 37 sitios informativos y 377 sitios conservados. Por último el gen H3 tuvo una composición nucleotídica de 13% de T, 31.4% de C, 24.6% de A y 31.3% de G. Presentó 16 sitios variables, 8 sitios informativos y 311 sitios conservados.

Se obtuvieron las distancias genéticas que tiene el género *Tehuana* con otros géneros de la tribu, resaltando la distancia con el género *Pseuditelphusa* de 8.6%, mayor a las que presenta con *Disparithelphusa* (3.8%) y *P. zongolicae* (4.2%) (**Tabla 9**). En cuanto a las distancias obtenidas entre los clados principales de la hipótesis filogenética obtenida, se observó que los clados A y B presentan una distancia de 1.9%, mientras que el clado C con cualquiera de los otros clados presentó una distancia mayor al 3.5% (**Tabla 10**). Las distancias genéticas promedio entre las especies del género son de 2.4% (**tabla 11**). También se exploraron las distancias obtenidas entre los integrantes de los clados principales; para el clado A se reporta un promedio de 0.1% (**Tabla 12**), el clado B obtuvo un promedio de 0.28% (**Tabla 13**) y el clado C obtuvo una distancia de 2.7% (**Tabla 11**).

Tabla 9. Distancias genéticas entre los géneros de la tribu Pseufothelphusini

| Género | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1 <i>Tehuana</i> | | | | | | | |
| 2 <i>Smalleyus</i> | 0.091 | | | | | | |
| 3 <i>Raddaus</i> | 0.096 | 0.122 | | | | | |
| 4 <i>P. zongolicae</i> | 0.042 | 0.100 | 0.080 | | | | |
| 5 <i>Pseudothelphusa</i> | 0.086 | 0.115 | 0.098 | 0.082 | | | |
| 6 <i>P. parabelliana</i> | 0.036 | 0.074 | 0.087 | 0.038 | 0.069 | | |
| 7 <i>Potamocarcinus</i> | 0.111 | 0.128 | 0.087 | 0.109 | 0.104 | 0.097 | |
| 8 <i>Disparithelphusa</i> | 0.038 | 0.086 | 0.080 | 0.041 | 0.070 | 0.030 | 0.095 |

Tabla 10. Distancias genéticas entre clados principales

| Clado | 1 | 2 |
|-------|-------|-------|
| 1 A | | |
| 2 B | 0.019 | |
| 3 C | 0.037 | 0.039 |

Tabla 11. Distancias genéticas entre las especies del género *Tehuana*

| Especie | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|------------------------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1 <i>poglayenorum</i> | | | | | | | |
| 2 <i>veracruzana</i> | 0.002 | | | | | | |
| 3 <i>diabolis</i> | 0.002 | 0.000 | | | | | |
| 4 <i>lamellifrons</i> | 0.018 | 0.020 | 0.020 | | | | |
| 5 <i>aff. jactepecensis</i> | 0.017 | 0.019 | 0.019 | 0.003 | | | |
| 6 <i>complanata</i> | 0.021 | 0.023 | 0.023 | 0.003 | 0.005 | | |
| 7 <i>chontalpaensis</i> | 0.031 | 0.033 | 0.033 | 0.033 | 0.032 | 0.034 | |
| 8 <i>lamothei</i> | 0.042 | 0.044 | 0.044 | 0.046 | 0.045 | 0.045 | 0.027 |

Tabla 12. Distancias genéticas entre los representantes del clado A. Las abreviaturas son: RB) Río Basura, NV) Nueva Vistoria, RC) Río Col, DA) Dos Amates, LM) Laguna Majahual, VLE) Vereda a Laguna Escondida y CVig) Cerro del Vigía.

| Población | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|-----------------------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| 1 <i>poglayenorum</i> RB | | | | | | | | |
| 2 <i>poglayenorum</i> NV | 0.000 | | | | | | | |
| 3 <i>poglayenorum</i> RC | 0.002 | 0.002 | | | | | | |
| 4 <i>poglayenorum</i> DA | 0.000 | 0.000 | 0.002 | | | | | |
| 5 <i>poglayenorum</i> LM | 0.000 | 0.000 | 0.002 | 0.000 | | | | |
| 6 <i>poglayenorum</i> VLE | 0.000 | 0.000 | 0.002 | 0.000 | 0.000 | | | |
| 7 <i>poglayenorum</i> CVig | 0.000 | 0.000 | 0.002 | 0.000 | 0.000 | 0.000 | | |
| 8 <i>veracruzana</i> | 0.002 | 0.002 | 0.003 | 0.002 | 0.002 | 0.002 | 0.002 | |
| 9 <i>diabolis</i> | 0.002 | 0.002 | 0.003 | 0.002 | 0.002 | 0.002 | 0.002 | 0.000 |

Tabla 13. Distancias genéticas entre los representantes del clado B.

| Población | 1 | 2 | 3 | 4 |
|---------------------------------|----------|----------|----------|----------|
| 1 <i>lamellifrons</i> NZ | | | | |
| 2 El Naranjal | 0.000 | | | |
| 3 Ayotzintepec | 0.004 | 0.004 | | |
| 4 La Nueva Era | 0.002 | 0.002 | 0.002 | |
| 5 <i>complanata</i> | 0.003 | 0.003 | 0.006 | 0.004 |

DISCUSIÓN

Antes que nada, es necesario explicar algunas consideraciones que se tomaron para discutir los resultados de este trabajo. La distribución y diversidad de los organismos dulceacuícolas depende tanto de su capacidad de dispersión como de la complejidad de las redes hidrográficas que habitan (Avice y Felley, 1979; Humpries y Parenti, 1986; Gascon *et al.*, 2000; Kuchta y Meyer, 2001). A su vez esta complejidad depende de la historia geológica de cada región, cada evento geológico ha dado lugar a procesos vicariantes de aislamiento que inciden en la diversificación de los grupos dulceacuícolas (Gascon *et al.*, 2000; Kuchta y Meyer, 2001; Huidobro *et al.*, 2006; Stutz *et al.*, 2010; Loxterman y Keeley, 2012). En decápodos de agua dulce, se ha probado que hay cierta correspondencia entre la historia geológica de sus hábitats y sus filogenias, incluso moleculares; lo que respalda las ideas antes descritas (Huidobro *et al.*, 2006; Shin *et al.*, 2009, Shin *et al.*, 2011). Es interesante incluir esta información, ya que puede tanto complementar como contrastar los resultados de este trabajo y así generar una hipótesis evolutiva robusta, apoyada por más de una fuente de evidencias (Benoit, 2005).

Comparación con hipótesis filogenéticas previas

Las hipótesis filogenéticas resultantes de este trabajo tuvieron topologías similares a las obtenidas por Villalobos-Hiriart (2005) Villalobos y Álvarez (2010) y Ojeda-Escoto (2017). Esto debido a que se utilizaron las mismas poblaciones, especies tipo, que estos autores y a diferencia de ellos, se incluyeron organismos afines a las especies tipo. De esta manera se pudo evaluar la variación morfológica y genética a través del género.

Análisis morfológico

En este análisis, el género *Tehuana* se resolvió como monofilético (clado A), definido por tres sinapomorfías y subdividido en dos clados principales. La subdivisión del género se debe al tamaño y ornamentación del proceso mesial, desarrollado y reducido. Además, se observó que las especies con el proceso mesial desarrollado tienen una distribución disyunta a lo largo de la vertiente del Golfo de México, mientras que las especies que presentan el proceso mesial reducido se encuentran en un área que atraviesa el país, desde la cuenca de Río Blanco en Veracruz hasta la zona montañosa de la vertiente del Pacífico en Oaxaca. Esto fue reportado tanto por Villalobos-Hiriart (2005) como por Villalobos y Álvarez (2010); sin embargo, estos autores no consideraron la importancia filogenética de este carácter, debido a que sus resultados no lo reflejaron (**Fig. 50**) (ver apartado de “*caracteres morfológicos ¿informativos o no?*”).

El clado B (**Fig. 48 B**), comprende a las especies y poblaciones afines a *T. lamellifrons*, *T. complanata* y *T. jacatepecensis*. El clado se define por la presencia de un proceso mesial reducido en forma de cuchara, con los bordes tanto cefálico como lateral redondeados y un borde lateral carente de ornamentación, congruente con los trabajos antes mencionados.

En cuanto a las relaciones internas del clado no se resolvieron como las que reportaron Villalobos-Hiriart (2005) así como Villalobos y Álvarez (2010), debido a que se incluyeron poblaciones afines a

las especies nominales. Ellos reportaron que *T. lamellifrons* y *T. complanata* resolvían como hermanas, mientras que *T. jacatepecensis* quedaba como hermana de estas.

En este trabajo se obtuvo como hermana de *T. lamellifrons* a la población de Nizanda (Nz) y subsecuentemente la de El Naranjal (Naran), clado g (**Fig. 48 g**), inclusive se resolvieron como especies diferentes. La forma del lóbulo interno del proceso mesial, así como las formas y proporciones morfométricas entre los lóbulos de la proyección caudo-marginal fueron determinantes para distinguir a estas poblaciones. Además, esto tiene congruencia geográfica ya que la localidad tipo de *T. lamellifrons* y Nizanda son cercanas, mientras que El Naranjal se encuentra a kilómetros de distancia (**Fig. 52**). Como hermana del clado g se obtuvo a la especie *T. complanata*; ya que la forma y orientación de su proceso mesial es similar a lo observado en *T. lamellifrons* (**Fig. 56**). *T. complanata* se diferenció por la relación morfométrica de los lóbulos de la proyección caudo-marginal, así como la disposición entre la cresta de la superficie lateral y la de la caudo-marginal. *T. jacatepecensis* se resolvió como la siguiente terminal hermana, tiene una morfología muy similar a lo antes descrito pero se diferenció por la orientación del borde cefálico del proceso mesial, en dirección cefálica. Como hermana de lo antes descrito, resultó la población de la Nueva Era (NEr) y subsecuentemente la población de Ayotzintepec (Ayot), éstas se diferenciaron por las formas que presentaron los márgenes cefálico y lateral del proceso mesial, así como la forma del lóbulo interno del proceso mesial. Este grupo, a traviesa diversos sistemas orográficos complejos, lo cual puede ayudar a vislumbrar la diferenciación de cada población analizada como una especie diferente (**Fig. 59**).

En cuanto al clado C (**Fig. 48 C**) compuesto por *T. poglayenorum*, *T. veracruzana*, *T. diabolis*, *T. chontalpaensis*, *T. lamothei* y poblaciones afines a estas especies, se relacionaron como en el análisis de Villalobos-Hiriart (2005) (**Fig. 50**). Morfológicamente se define por la presencia de un proceso mesial bien desarrollado, el borde lateral redondeado o recto, como *T. veracruzana*, y la presencia de una espina que ornamenta el borde lateral (**Fig. 57 i**).

El clado i (**Fig. 48 i**) compuesto por *T. lamothei* y *T. diabolis* no tiene coherencia morfológica, ya que difieren en cuanto a la forma, proporción así como disposición de los lóbulos de la proyección caudo-marginal, en la ornamentación, orientación y forma del proceso mesial. Además, existe una amplia separación geográfica entre las localidades de ambas especies. Este resultado puede deberse a un error durante el análisis (Yang y Rannala, 2012). Es se discute, ya que la especie *T. chontalpaensis*, que presenta una morfología similar a la de *T. lamothei* quedó excluida del clado e (**Fig. 48 e**). Con respecto a lo obtenido tanto por Villalobos-Hiriart (2005) como Villalobos y Álvarez (2010), este error es el mismo. Se insiste en un error debido a que al mapear los caracteres morfológicos en el cladograma, se observa que *T. lamothei* presenta un número de sinapomorfías mayor al que define a cualquiera de las especies del clado e.

Como grupo hermano (**Fig. 48 h**) tenemos a *T. veracruzana*, esto a es congruente morfológica y geográficamente, si se excluye a *T. lamothei*. Morfológicamente debido a que tanto *T. veracruzana* como *T. diabolis* presentan un lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal alargado (**Fig. 57 f e i**) y geográficamente debido a que las localidades de ambas especies son muy cercanas (**Fig. 54**). Los trabajos de Villalobos-Hiriart y Álvarez (2010), resuelven como hermanas a *T. veracruzana* y *T. poglayenorum*. *T. veracruzana* se define por la presencia del lóbulo proximal alargado de la proyección caudo-marginal, tan largo como la longitud media del gonópodo.

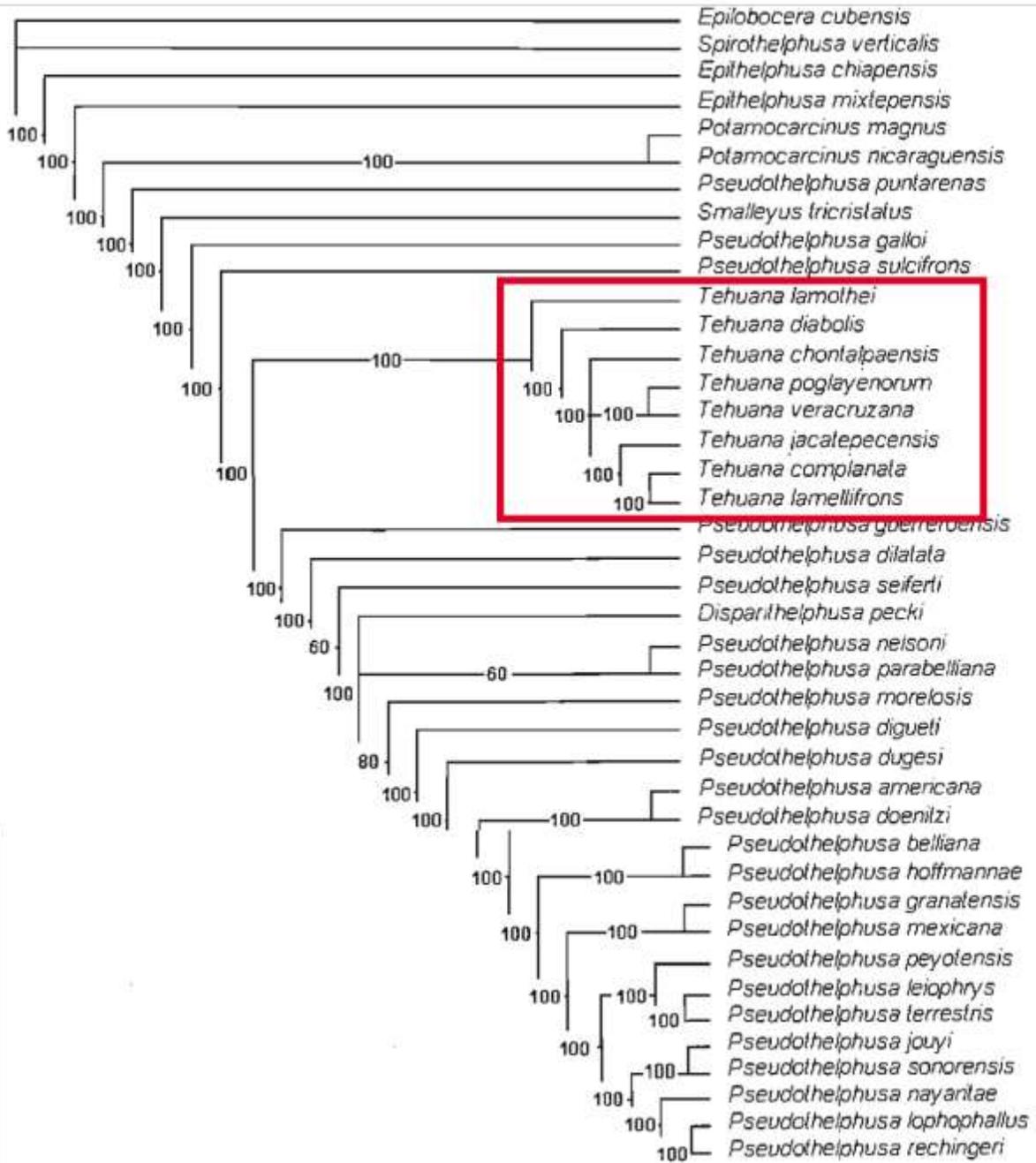


Figura 50. Árbol consenso de mayoría obtenido en el análisis de Villalobos-Hiriart (2005) en rojo se resalta el clado del género *Tehuana*.

Además el proceso mesial presenta el borde lateral recto ornamentado con una pequeña espina triangula; en vista distal, el lóbulo interno del proceso mesial es alargado, en forma de aguja y con el ápice curvado en dirección cefálica; pero las proporciones que guardan los lóbulos de la proyección caudo-marginal son claves para reconocer a esta especie. Particularmente, el lóbulo proximal, ya que presenta una altura mayor a dos veces su propia longitud (**Fig. 57 f**).

Como grupo hermano del clado g (**Fig. 48 g**) se resolvió la población de Laguna Majahual (**LM**), debido a que presenta el lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal más alargado que las otras poblaciones analizadas para el complejo de *T. poglayenorum*. Posteriormente tenemos al complejo *T. poglayenorum* (**Fig. 48 e**); el cual, se resolvió como politomía, salvo por el clado f. Este clado (**Fig. 48 f**), quedó conformado por las poblaciones de Dos Amates (DA), Vereda a Laguna Escondida (VLE) y Cerro del Vigía (CVig); lo que tiene cierto sentido geográfico ya que se ubican en la parte sureste del Volcán San Martín. Aunque si siguiéramos un sentido estricto, en este clado debería estar incluida la población de la localidad tipo de la especie, Río Basura (RB) (**Fig. 55**). De esta distinción morfológica, únicamente se rescata a la población de Laguna Majahual (LM) como probable especie nueva.

Análisis Molecular

El trabajo de Ojeda-Escoto (2017) fue fundamental para verificar las secuencias genéticas, comparar e interpretar los resultados del presente análisis. También se encontraron diferencias entre la hipótesis filogenética obtenida en este análisis y la de Ojeda-Escoto (**Fig. 51**).

En este análisis el género *Tehuana* se resolvió como monofilético y subdividido en tres clados principales (**Fig. 49**). Esta subdivisión fue reportada por Ojeda-Escoto (2017) pero no discutió las implicaciones filogenéticas de esto (ver apartado de “*caracteres morfológicos ¿informativos o no?*”).

En el clado A (**Fig. 49 A**) quedaron agrupadas *T. poglayenorum*, *T. veracruzana*, *T. diabolis* y poblaciones afines a estas especies. Particularmente, *T. veracruzana* y *T. diabolis*, se resolvieron como hermanas, clado f (**Fig. 49 f**). A diferencia del análisis de Ojeda-Escoto (2017), donde reporta a *T. poglayenorum* y *T. veracruzana* como hermanas, en esto hay dos consideraciones. La primera es que el organismo que utilizó como *T. veracruzana* proviene de Coyame, localidad alemana al Lago de Catemaco, localidad tipo de *T. diabolis*, lo indica que este organismo está mal identificado. Lo segundo, es que si usó secuencias pertenecientes a *T. diabolis* se esperaría que se resolvieran en un clado pero no fue así (ver apartado de “*complejidad de las técnicas moleculares*”).

El clado f y el clado que comprende a *T. poglayenorum* así como a sus poblaciones afines (complejo *poglayenorum*) se resolvieron como hermanos. Las relaciones filogenéticas dentro del complejo *poglayenorum* no son claras, se resolvieron como politomía, a excepción de las poblaciones provenientes del río Col (RC) y laguna Majahual (LM), clados e y d respectivamente (**Figs. 49 d y f**). Lo que supondría su distinción como especies diferentes. Geográficamente esto tienen sentido (**Fig. 55**), ya que la población de Laguna Majahual es la más aislada al norte y el río que la alimenta parece no tener conexión alguna con otros arroyos de la zona. Por su parte, la población Río Col parece ocupar una microcuenca aislada; ya que desemboca directamente al mar a través de un río corto que no tiene conexión aparente con algún otro cuerpo de agua. Esto podría indicar que la complejidad fisiográfica de la región está influenciando la diversificación de algunas de las poblaciones del complejo *poglayenorum*.



Figura 51. Árbol resultante del análisis concatenado de Inferencia Bayesiana realizado por Ojeda-Escoto (2017); en rojo se resalta el clado del género *Tehuana*.

En el clado B (**Fig. 49 B**), se agruparon las especies *T. lamellifrons*, *T. complanata*, *T. jacatepecensis* y poblaciones relacionadas a estas especies. Ojeda-Escoto (2017) también reconoció a este clado pero analizó un número menor de terminales y no incluyó secuencias de *T. lamellifrons*. Esto último es importante de mencionar ya que *T. lamellifrons* es la especie tipo del género. Cabe aclarar que para este análisis no se pudo extraer material genético de los especímenes de la localidad tipo debido al tiempo de preservación que tienen (ver apartado “*complejidad de las técnicas moleculares*”). Por lo que se propuso un topotipo, la población de Nizanda en el municipio de Asunción Ixtaltepec, Oaxaca, una localidad cercana a la localidad de *T. lamellifrons*.

Con respecto a las relaciones internas del clado B, no se encuentran resueltas del todo, se puede observar que *T. lamellifrons* y la población del Naranjal (Naran), se obtuvieron como hermanas, reforzando los resultados del análisis morfológico, son poblaciones cercanamente relacionadas. Sin embargo, la distancia geográfica que existe entre dichas localidades, es demasiado amplia como para apoyar esta idea (**Fig. 52**). Estas poblaciones resolvieron como hermanas del clado g (**Fig. 49 g**), donde se agrupó a *T. complanata* y a la población de Motzorongo (Motzo), Tezonapa, Veracruz. Cabe resaltar que el organismo proveniente de Motzorongo no presentaba caracteres taxonómicos para su determinación y con estos resultados pudo ser determinado. Además su localización geográfica reforzó esta determinación, Motzorongo se encuentra cerca de la localidad tipo de *T. complanata*, un ejemplo aplicado de la taxonomía integrativa (Morrone, 2013). *T. jacatepecensis* se mantuvo como hermano del clado que comprende a *T. lamellifrons* y *T. complanata*. Relacionado a este grupo más grande, quedó el clado conformado por las poblaciones de Ayotzintepc (Ayot), Oaxaca, y los de la Nueva Era (NEr), Playa Vicente, Veracruz (**Figs. 49 h e i**). Al igual que en el análisis morfológico, estas poblaciones quedaron separadas, incluso de *T. jacatepecensis*, especie cercana geográficamente (**Fig. 59**). Con este respaldo se propone a ambas poblaciones como especies nuevas.

Por último, en el clado C (**Fig. 49 C**) se resolvieron como hermanas *T. chontalpaensis* y *T. lamothei*, se obtuvo exactamente igual al presentado por Ojeda-Escoto (2017). Relacionado al linaje que conforman los clados A y B. En este caso la distribución geográfica también respalda la información obtenida por los datos moleculares, a diferencia del análisis morfológico donde estas especies se encuentran separadas.

Con respecto a los grupos externos no se discutirá mucho, salvo por los cercanamente relacionados con el género *Tehuana*. La especie *Pseudothelphusa zongolicae* se resolvió como el hermano inmediato del género *Tehuana*. Esto es interesante, ya que a pesar de estar descrita para el género *Pseudothelphusa* presenta características en el gonópodo del macho que la relacionan al género *Tehuana*. Presenta una estructura similar al lóbulo meso-distal, característica diagnóstica del género *Tehuana*, pero en posición y forma diferentes. *P. zongolicae* el lóbulo sobresale de la cresta distal de la unión de las superficies lateral y caudal del gonópodo. Esto tiene que ser revisado a detalle, ya que existe la posibilidad de que *P. zongolicae*, en realidad sea un género monotípico no descrito. A nivel geográfico, siempre ha sido tema de discusión la presencia de especies del género *Pseudothelphusa* en la vertiente del golfo de México, ya que se pensaba que la distribución del género deberían estar restringida a la vertiente del Pacífico y partes del altiplano mexicano (Villalobos, 2005; Huidobro *et al.*, 2006;). Esta idea se ve reforzada por el trabajo de Ojeda-Escoto (2017), donde encuentra cierta organización geográfica entre los géneros de la tribu.

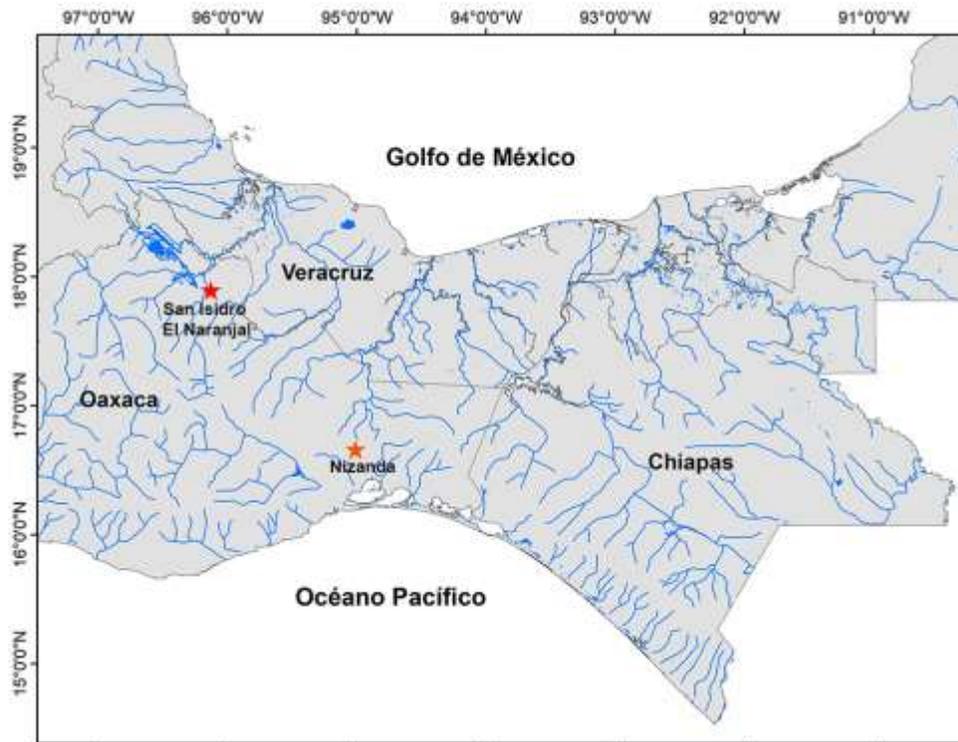


Figura 52. Mapa de la localización de las poblaciones El Naranjal y Nizanda.

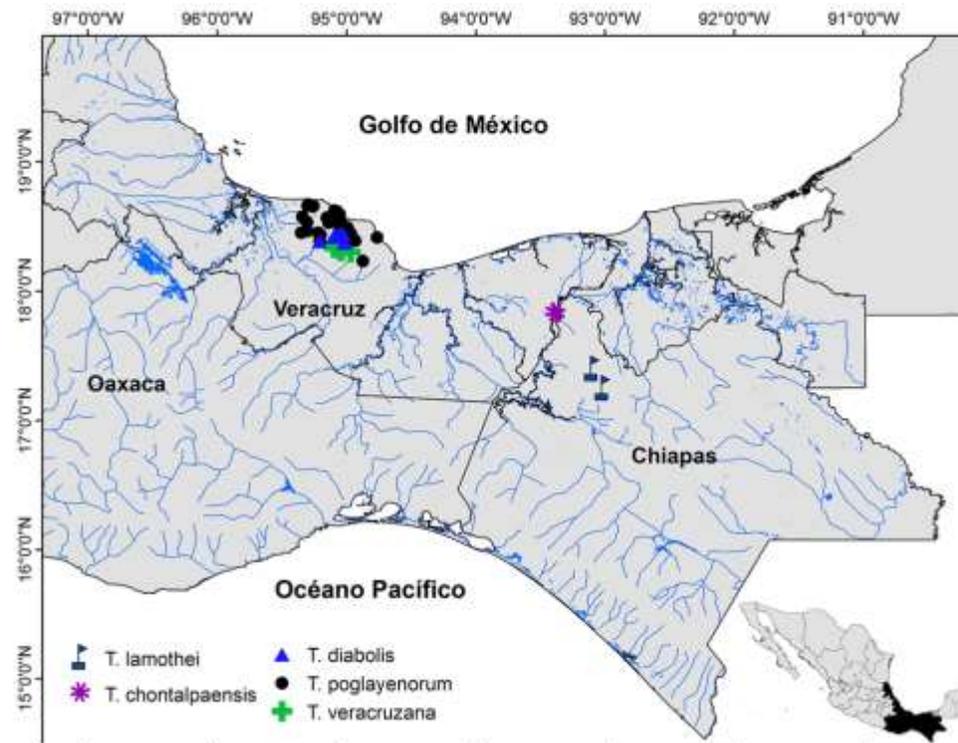


Figura 53. Mapa de distribución de *T. poglayenorum*, *T. diabolis*, *T. veracruzana*, *T. lamothei* y *T. chontalpaensis*.



Figura 54. Mapa de distribución de *T. poglayenorum*, *T. diabolis* y *T. veracruzana*.



Figura 55. Mapa de distribución de las poblaciones analizadas de *T. poglayenorum* en la región de Los Tuxtlas.

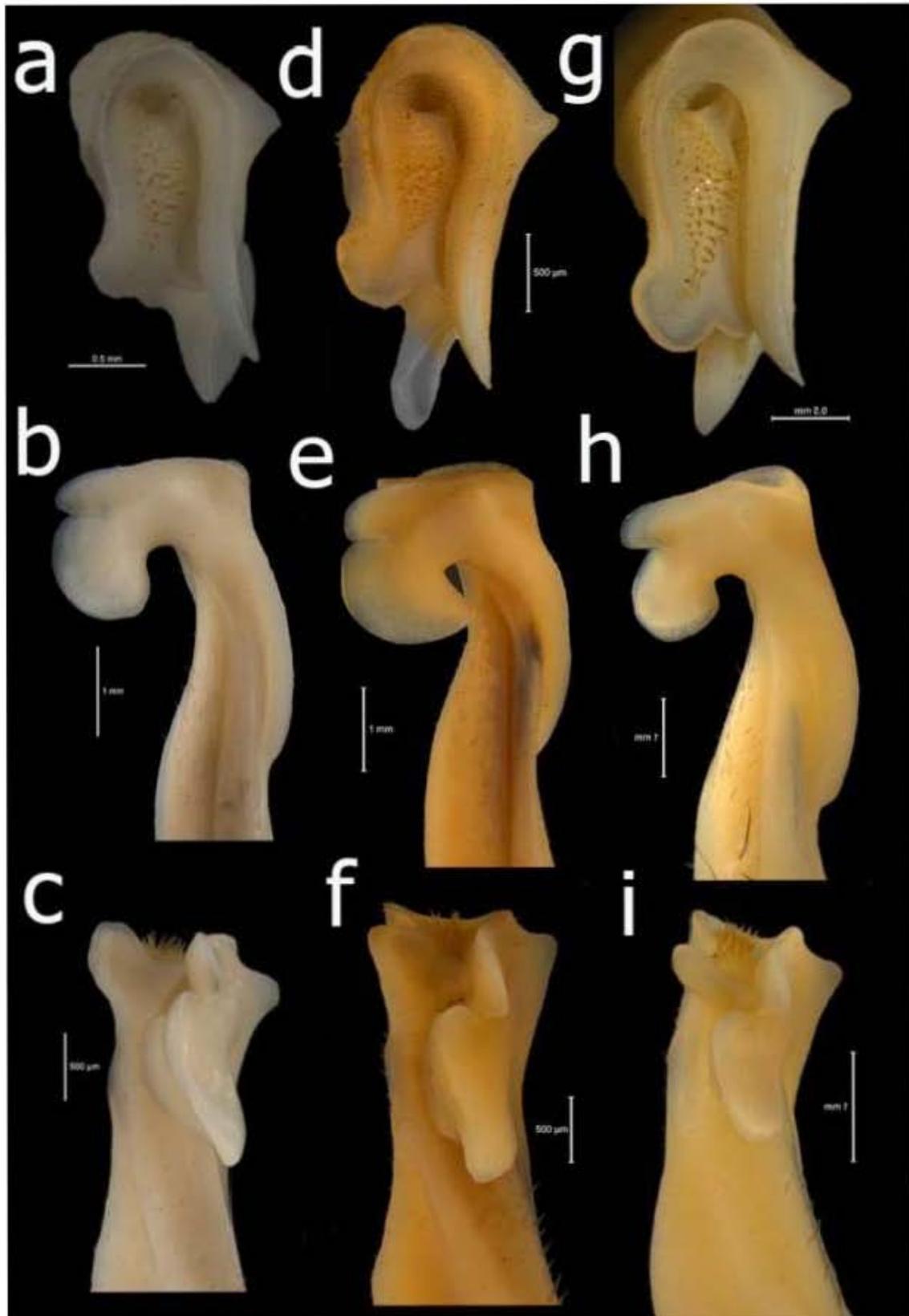


Figura 56. Diferencias entre las especies a-c) *T. lamellifrons*, d-f) *T. complanata* y g-i) *T. jacatepecensis*.

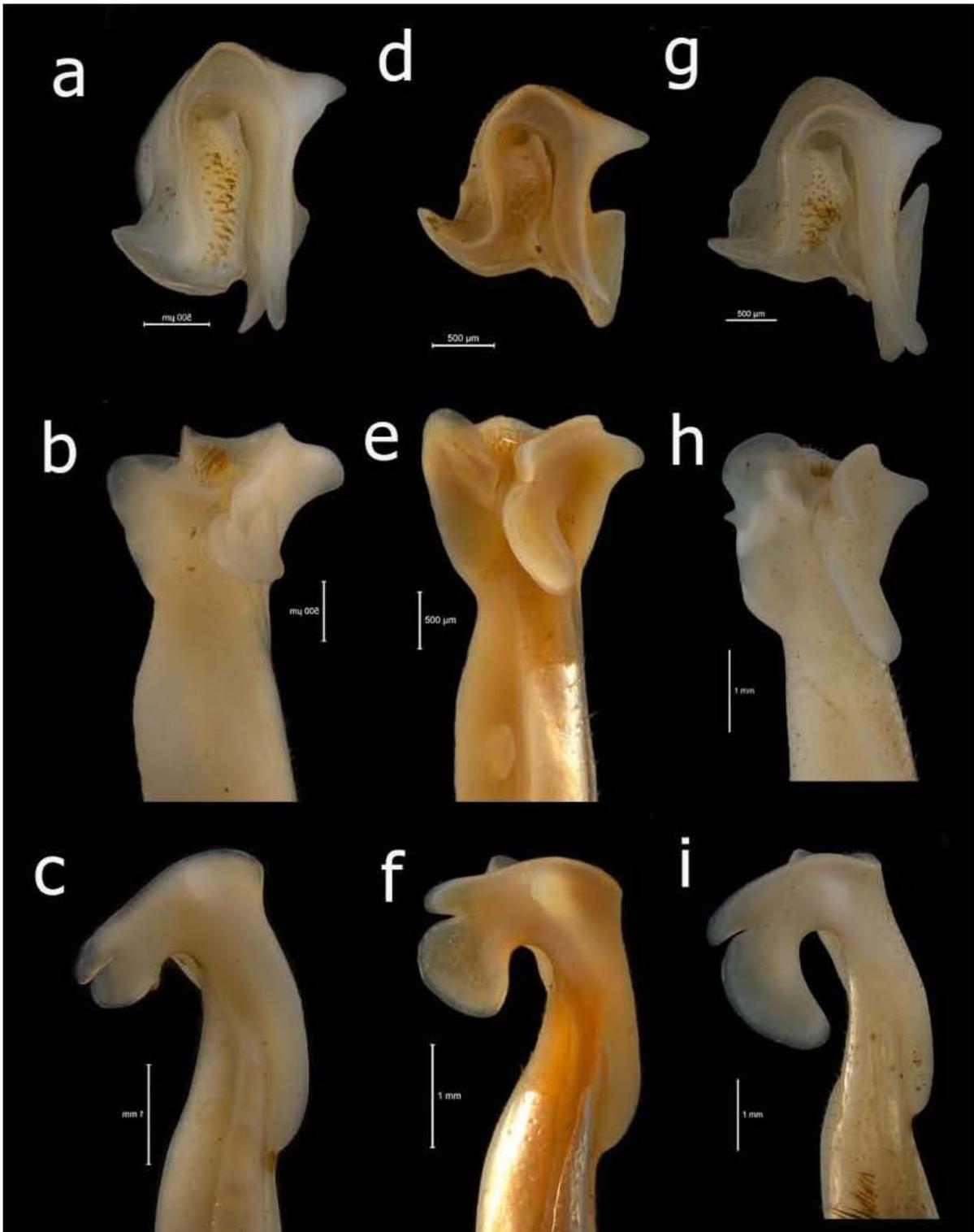


Figura 57. Diferencias entre las especies a-c) *T. poglayenorum*, d-f) *T. diabolis* y g-i) *T. veracruzana*.

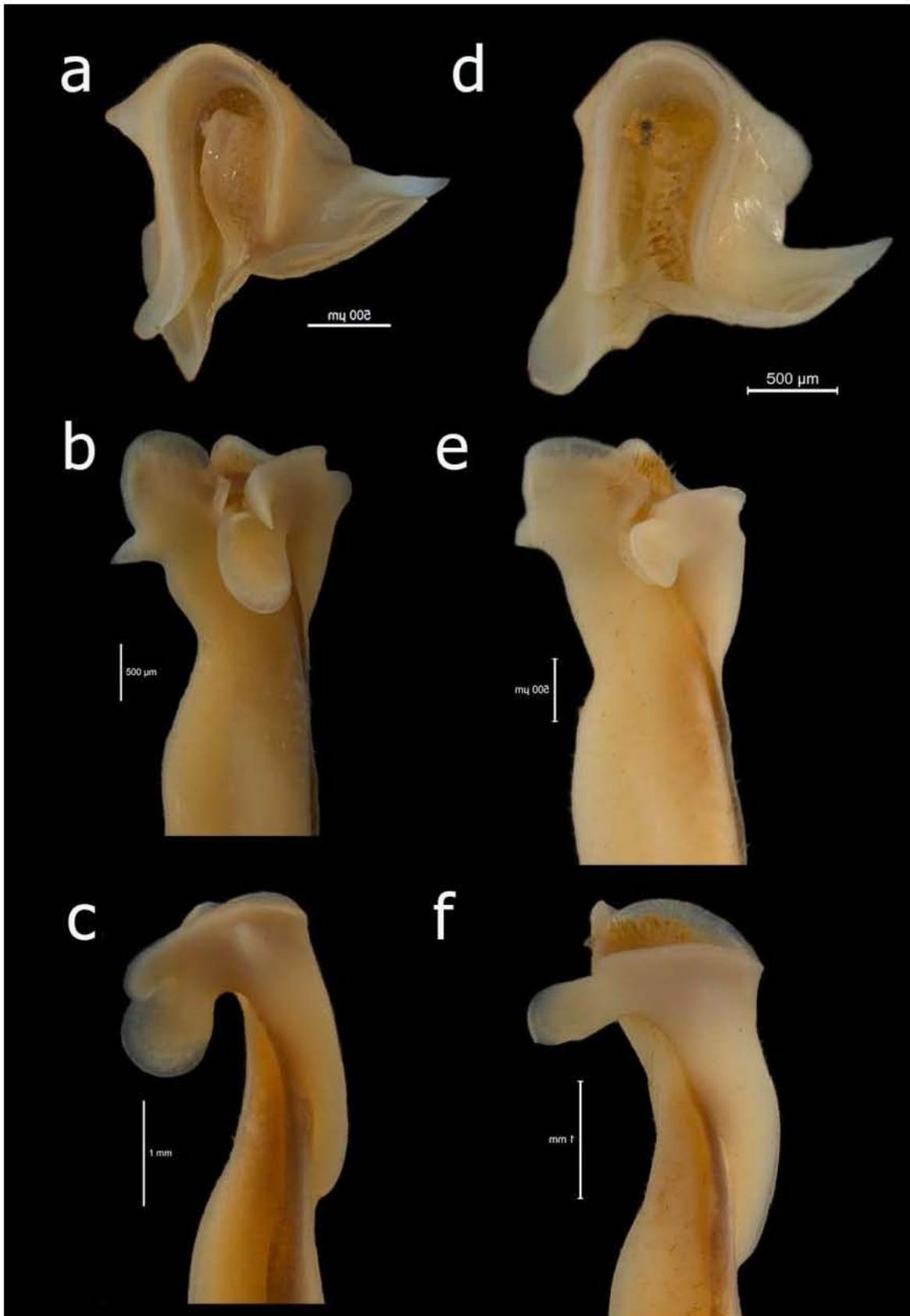


Figura 58 Diferencias entre las especies a-c) *T. chontalpaensis* y d-f) *T. lamothei*.

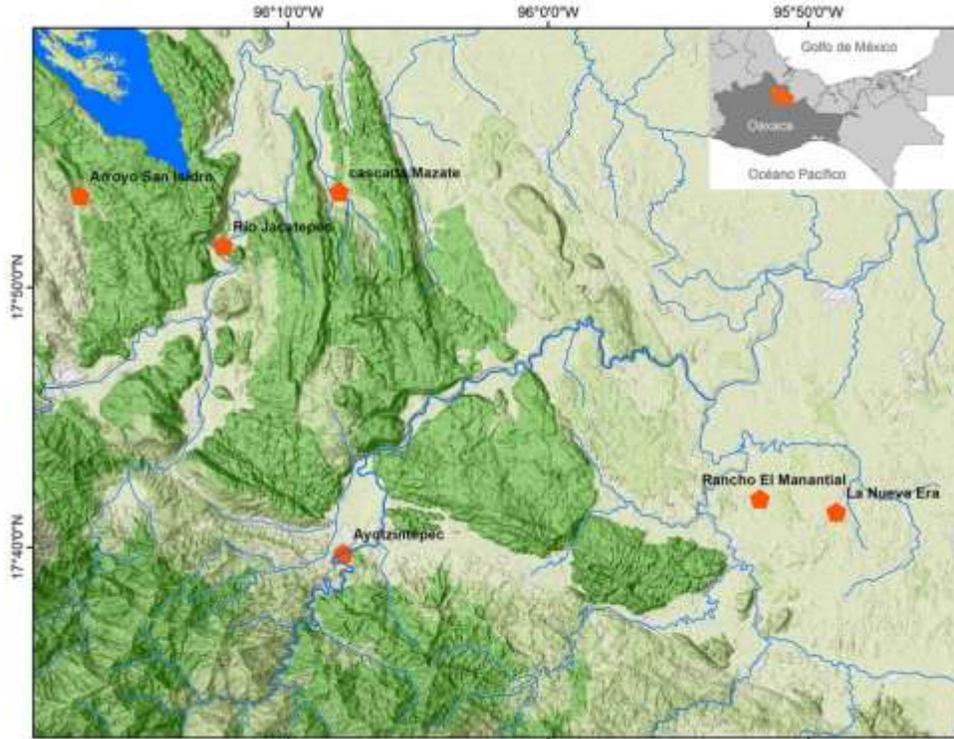


Figura 59. Mapa de distribución de las poblaciones de *T. jacatepecensis*.

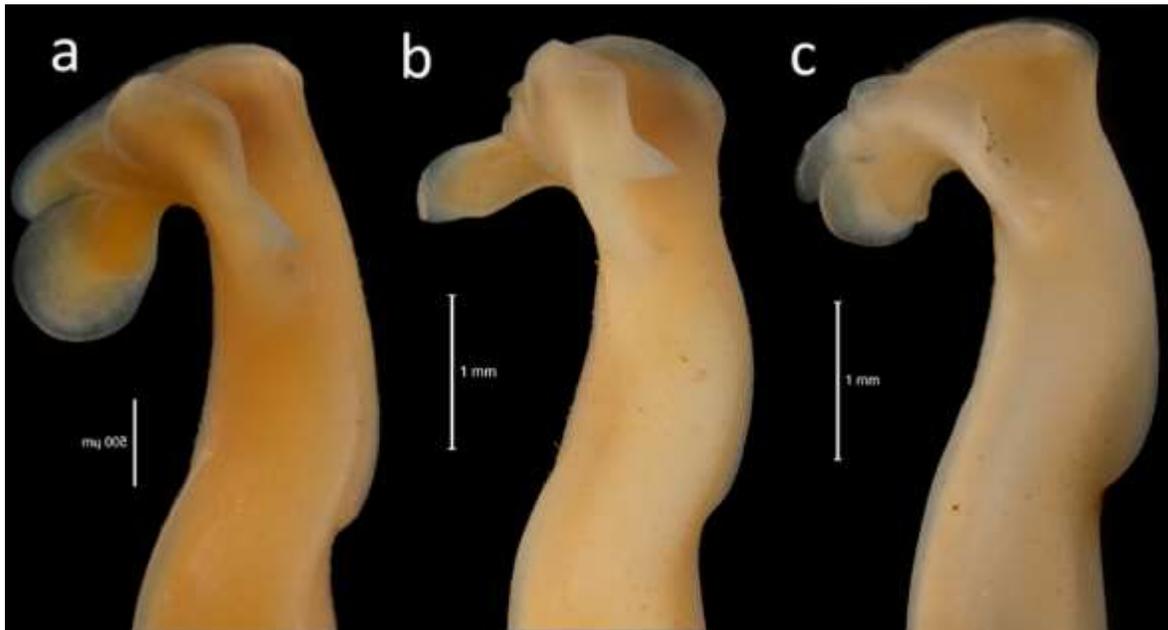


Figura 60. Tipos de espinas del borde lateral del proceso mesial a) y b) grandes y fuertes; c) pequeña apenas perceptible; a) *T. chontalpaensis*, b) *T. lamothei* y c) *T. poglayenorum*.

Caracteres morfológicos ¿informativos o no?

En la tribu Psudotherelphusini, la morfología de los apéndices reproductivos ha jugado un papel fundamental en la formación de sistemas de clasificación e inclusive en el establecimiento de relaciones filogenéticas (Ortmann, 1893; 1897; Smalley, 1964; Bott, 1967, 1968; Pretzmann, 1972, 1973; Rodríguez y Smalley, 1972; Rodríguez, 1982, 1986, 1992; Villalobos-Hiriart, 2005; Villalobos y Álvarez, 2010; Pedraza-Mendoza, 2017). La razón es que la morfología de los gonópodos resguarda la información necesaria para distinguir taxones, mientras que los caracteres externos somáticos son poco informativos (Rodríguez y Campos, 1998; Villalobos-Hiriart, 2005). A ciencia cierta no se sabe qué factores determinan la selección de formas, tamaños y disposición de los procesos apicales. Lo que se ha propuesto es que han aparecido diversas formas a lo largo del tiempo y se han ido seleccionando conforme a la transformación geológica de la región geográfica que ocupan así como a procesos de selección sexual; dando lugar a la diversidad de formas en los gonópodos de los machos. En otros grupos de cangrejos dulceacuícolas se ha demostrado que existe cierta correspondencia entre historia geológica y los caracteres morfológicos que presentan (Schubart y Koller, 2005; Shin *et al.*, 2009, Shin *et al.*, 2011).

Las hipótesis resultantes de los análisis de este trabajo no presentan topologías similares pero hay ciertas conclusiones que pueden obtenerse al comparar ambas topologías. Primero, en ambos análisis el género resultó monofilético; lo cual resalta la importancia de los caracteres que definen al género *Tehuana*; ya que también reflejan verdaderas relaciones de ancestría común. Por lo tanto, la descripción de Villalobos-Hiriart (2005) de estos caracteres como diagnósticos para el género, fue acertada. Por otro lado, ambos análisis concuerdan en la subdivisión del género, el morfológico reconoce dos clados mientras que en el molecular reconoce tres. Pero al contrastar ambas hipótesis con otro tipo de información, se resaltó el hecho de que la hipótesis molecular fue más robusta. Al mapear los caracteres morfológicos en el análisis molecular, se pudo señalar qué caracteres son plesiomórficos, sinapomórficos o inclusive si reflejan verdaderas relaciones de ancestría común (Magallón, 2004; Wirkner y Richter, 2010; Morrone, 2013). Incluso su topología empató mejor con la distribución geográfica de cada clado.

Villalobos-Hiriart (2005) propuso que la forma del proceso mesial es crucial para identificar grupos dentro del género, pero no reconoce su importancia filogenética. Al mapear los caracteres morfológico podemos reconocer que la presencia de un proceso mesial bien desarrollado es un carácter plesiomórfico, ya que lo comparten tanto el clado C como el clado A, mientras que la presencia de un proceso mesial reducido puede ser tomado como un carácter derivado o sinapomórfico (**Fig. 61**). Por otro lado, al darle importancia al proceso mesial, también se le puede atribuir importancia a las formas y ornamentación que presente.

Siguiendo lo anterior, el clado C guarda características plesiomórficas aprecias al grupo ancestral que dio origen al género *Tehuana*, debido a su posición en el cladograma, pero también tiene rasgos que lo definen (**Fig. 58**). Como la amplitud del borde cefálico del proceso mesial y la presencia de una espina de gran tamaño con el ápice agudo, posicionada en la parte proximal del

borde lateral del proceso mesial. La forma, orientación y el tipo de ornamentación que presente el proceso mesial fue determinante para diferencias a las especies de este clado (**Fig. 60**).

El clado C es hermano de los clados A y B, pero guarda una relación mayor con el clado A, debido a que ambos presentan un proceso mesial desarrollado con ornamentación en el borde lateral. A diferencia del clado C, el clado A presenta la mitad proximal del margen lateral del proceso mesial recto; además, presenta una espina pequeña en la parte media distal (**Fig. 60**). La gran variedad de formas que se observan en los lóbulos de la proyección caudo-marginal de este clado, ayudan a diferenciar especies e inclusive poblaciones, aunque no se vea reflejado en el análisis molecular. Evidencia de esto puede tomarse en la relación que guardan *T. diabolis* y *T. veracruzana*, ambas poseen el lóbulo proximal elongado (altura) que representa varias veces su propia longitud e inclusive varias veces la altura del lóbulo distal. Por otro lado, las formas de los lóbulos internos del proceso mesial, en vista distal, puede ser consideradas diagnósticas para cada especie, ya que se ven respaldadas con los resultados moleculares. *T. poglayenorum* presenta un lóbulo pequeño casi imperceptible, *T. veracruzana* por el contrario presenta un lóbulo alargado, esbelto así como agudo y *T. diabolis* presenta lóbulo parecido al de *T. veracruzana* pero con una longitud menor (**Fig. 57**).

En el caso de las poblaciones de *T. poglayenorum* se observó una gran diversidad de formas y el análisis morfológico pudo reconocer a ciertas poblaciones como especies diferentes, siendo la más evidente la población de Laguna Majahual. Sin embargo, en el análisis molecular no se pudo reconocer lo mismo, únicamente las poblaciones de Laguna Majahual y Río Col se resolvieron como diferentes. Por lo que dichas poblaciones son fuertes candidatas para ser declaradas como especies nuevas, ya que su distinción está apoyada en ambos análisis.

Algunos autores plantean que la incongruencia entre la evidencia morfológica y molecular se debe a la plasticidad fenotípica de los organismos. La cual, es desarrollada por la interacción de los organismos con su nicho, llamando a estas variaciones morfológicas "ecomorfos". Schubart y Koller, 2005 describen este fenómeno para cangrejos dulceacuícolas jamaíquinos. En este trabajo se revisaron poblaciones de *Sesarma windsor* Türkay y Diesel, 1994, especie de amplia distribución. Observaron algunas diferencias entre las poblaciones que revisaron, sobre todo en las proporciones morfométricas del caparazón, quelas y el mero de tercer maxilípodo; esto los llevó a pensar que se trataba de un complejo de especies. Pero al contrastar la morfología con la evidencia genética no fue posible diferenciarlas, salvo por una población que fue descrita como especie nueva. En este caso la morfología externa está en contacto directo con el nicho ecológico de cada población y puede ser que ahí la plasticidad fenotípica explique más este fenómeno. En cuanto a los gonópodos de los machos no se conoce si existe en verdad alguna presión por parte del ambiente que esté propiciando la variedad de formas. Los autores también reconocen que el problema se debe tiempo de radiación que tuvo *Sesarma windsor* ya que la consideraron como una especie joven y no descartaron la posibilidad de que estas poblaciones en un futuro puedan especiar, cosa posiblemente esté pasando con las poblaciones de *T. poglayenorum*, dada su baja distancia genética.

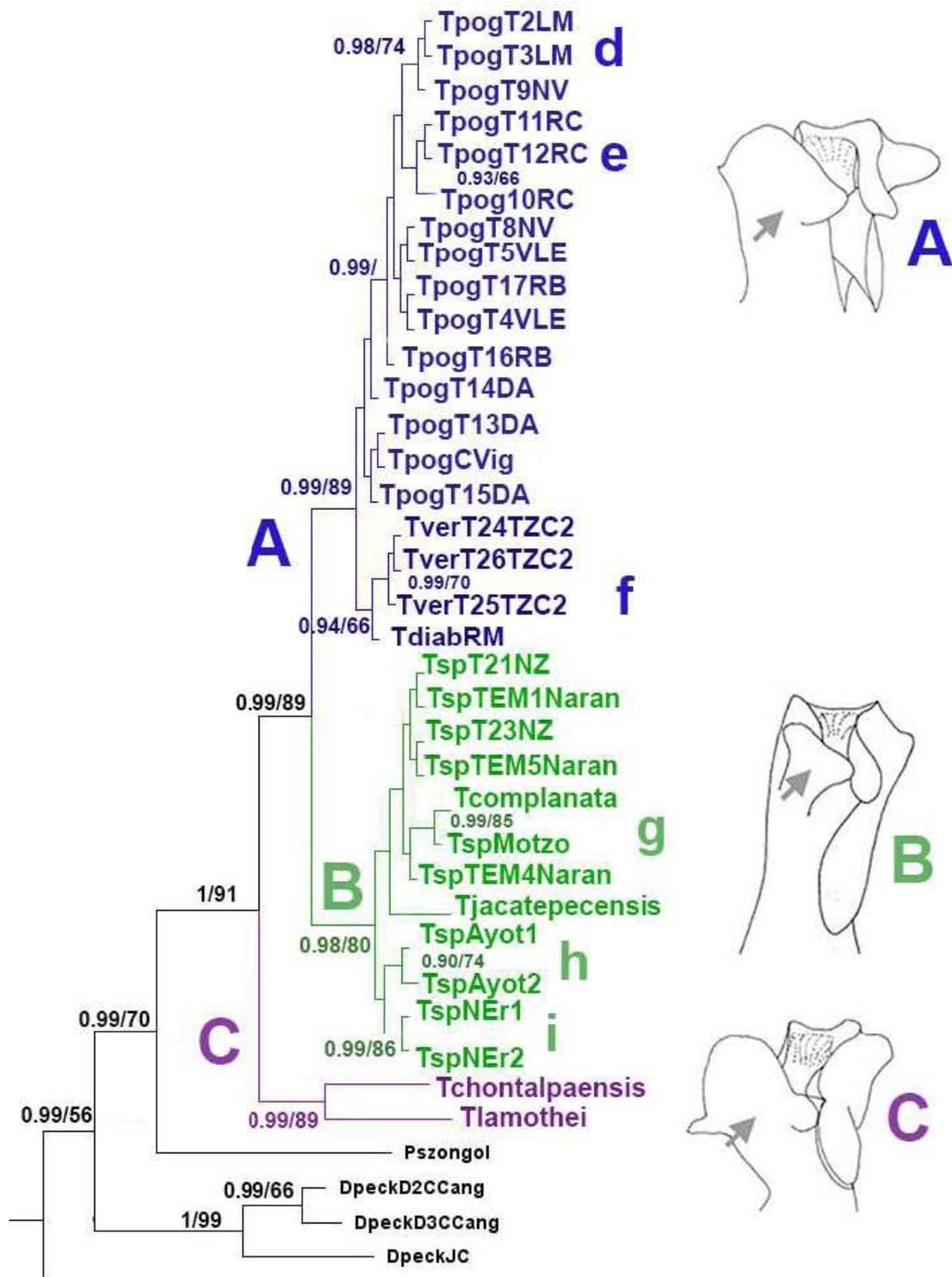


Figura 61. Árbol genético con los principales caracteres morfológicos mapeados.

En el caso del clado B, podemos decir que la presencia de un proceso mesial reducido y la falta de ornamentación en el borde lateral de esta misma estructura, son caracteres cruciales para su reconocimiento. Estas características representan autapomorfias para el clado, respaldadas por ambos análisis. En este clado se observó homogeneidad tanto morfológica como genética, por lo que es difícil tratar de definir caracteres de importancia taxonómica que diferencien especies, salvo por la orientación del borde cefálico y la forma del lóbulo interno del proceso mesial. Una diferencia importante, con el clado A, es que el clado B ocupa un área geográfica mayor y atraviesa diversas formaciones orográficas, restándole cierta importancia a la homogeneidad morfológica. Un caso peculiar es el de la localidad de *T. jacatepecensis* y las poblaciones que se distribuyen en áreas geográficas cercanas, ya que se restringen en un área geográfica pequeña pero conformada por complejos procesos orográficos que aíslan a cada población (**Fig. 59**). En este caso, las poblaciones provenientes de Ayotzintepec y La Nueva Era, se resuelven en ambos análisis como especies diferentes, sumado a su distribución geográfica pueden ser propuestas como especies nuevas.

Variaciones morfológicas

Así como se abordó en apartados anteriores, existen diversas incógnitas con respecto a la selección de la morfología que presentan los gonópodos de los machos; se cree que hay cierta invulnerabilidad de esta estructura con respecto al ambiente y esto tiene que ver con la protección que le otorga el abdomen (Sternberg *et al.*, 1999). Por otro lado, patrones de distribución, eventos de especiación y diversificación de los cangrejos de agua dulce dependen de los eventos geológicos que hayan dado lugar a los cuerpos de agua que habitan (Huidobro *et al.*, 2006; Shin *et al.*, 2009, Shin *et al.*, 2011). Existen varios motivos por los que pueden aparecer variaciones morfológicas que van desde la plasticidad fenotípica, simple variación intraespecífica, variación estacional, hasta la representación de una verdadera adaptación al ambiente (Morrone, 2013; Schubart y Koller, 2005). Por otro lado existen casos en donde la morfología no ayuda a reconocer especies debido a que es homogénea y que puede deberse a varios factores, dentro de los cuales resalta la edad de divergencia de cada clado (Worsham, *et al.*, 2017); esto puede verse reflejado en datos moleculares (Pybus, 2006).

Bajo este amplio contexto, podemos justificar el uso de las variaciones morfológicas dentro de este análisis. Aunque su correcta interpretación así como asignación de peso filogenético aún puede ser puesto a prueba. Lo único que se puede decir es que el uso integrativo de la información es la manera correcta de intentar dar luz a problemas como el que presenta el género *Tehuana* (Benoit, 2005; Negri y Mantelatto, 2017).

El género *Tehuana* presenta diversos problemas con respecto a la congruencia entre las variaciones morfológicas y la evidencia molecular, pero la integración de la distribución geográfica puede dar cierto sentido. El linaje que comprende *T. poglayenorum* presenta una gran diversidad de formas en un área geográfica pequeña pero con un complejo sistema de cuencas así como de redes hidrográficas, aislando a cada población, lo que no concuerda con la baja variabilidad genética que presenta. Por otro lado, el linaje de *T. lamellifrons* presenta una baja variabilidad genética y morfológica pero cubre un área geográfica extensa; las especies que lo conforman pertenece a regiones hidrológicas diferentes (Villalobos-Hiriart, 2005; Ojeda-Escoto, 2017), lo cual

puede contrastar con los resultados del análisis molecular, al homologar ciertas poblaciones con algunas especies. Por último tenemos al clado compuesto por *T. chontalpaensis* y *T. lamothei* el cual presenta el caso ideal para diferenciarlas: tanto caracteres morfológicos como la evidencia genética y la distribución geográfica concuerdan para definir a cada especie.

En el sentido estricto de la evidencia genética, los problemas antes descritos pueden ser solucionados fácilmente argumentando por un lado, ecomorfos (Schubart y Koller, 2005) en el clado de *T. poglayenorum* y por otro, una especie de amplia distribución en el caso del clado de *T. lamellifrons*. Pero en la opinión de este autor no es así, ya que se contrapone a todo lo que se sabe en otros grupos de cangrejos de agua dulce con respecto a los procesos de especiación y diversificación (Huidobro *et al.*, 2006; Shin *et al.*, 2009, Shin *et al.*, 2011; Worsham, *et al.*, 2017). Por desgracia en este momento no cuento con la evidencia suficiente para defender con mayor profundidad o descartar, las hipótesis formuladas con las evidencias compiladas hasta el momento. Considero necesario compilar la información molecular pertinente para que se pueda esclarecer esta problemática, si se trata de un grupo de reciente radiación (**ver apartado de distancias genéticas**).

Distancias genéticas

En cuanto a las distancias genéticas reportadas en este trabajo, podemos decir que las distancias entre las especies del género *Tehuana* son heterogéneas. Las distancias entre los clados principales (A, B y C) son muy similares y oscilan alrededor del 2%. Mientras que las distancias entre las especies de cada clado varían del 0.2% al 0.4%. Salvo por las especies del clado C, la distancia entre ellas es de 2.4%. Esto puede tener varias interpretaciones dependiendo del punto de vista que se aborde, puede deberse a la edad del taxón estudiado, al gen que estamos siguiendo y a su tasa de cambio, así como a la respuesta que tiene cada taxón con su entorno (Magallón, 2004).

Existen diversas discusiones y aplicaciones de las distancias genéticas, entre las que destacan la inferencia filogenética y la datación molecular (Bromham y Penny, 2003; Magallón, 2004; Pybus, 2006; Joly *et al.*, 2015). Lamentablemente en este trabajo no se realizó un ejercicio de datación, pero con base en los principios bajo los que se rige podemos proponer una breve explicación. Muchos autores (Bromham y Penny, 2003; Magallón, 2004; Joly *et al.*, 2015) explican que mientras más pequeñas sean las distancias genéticas entre dos grupos mayor relación filogenética tienen y viceversa. Otra explicación, es que está relacionada con la edad de cada clado; mientras más corta más reciente es y por el contrario, si es grande señala a un grupo antiguo, refiriéndose al momento en el que se separaron de la línea ancestral (Zuckermandl y Pauling, 1965; Hills *et al.*, 1996; Sanderson, 1998; Bromham y Penny, 2003; Magallón, 2004).

En cuanto a la edad de la tribu Pseudothelphusini, Ojeda-Escoto (2017) la sitúa en el Mioceno Medio, una edad más reciente a la que consideró Villalobos-Hiriart (2005), antes del mioceno. Villalobos-Hiriart (2005) propone que la radiación de los Pseudothelphusini debió darse antes de la formación de la Faja volcánica Transmexicana para que pudieran cubrir el área que hoy en día poseen. Los resultados de Ojeda-Escoto (2017) no apoyan esto, al proponer una edad más reciente

y reconoce al género *Tehuana* como uno de los grupos más jóvenes, lo que concuerda con lo anteriormente explicado.

La edad que propone Ojeda-Escoto (2017) no se contrapone a lo que propuso Villalobos-Hiriart; ya que en ese momento el país presentaba una geología particular, aun no se terminaban de formar la Faja Volcánica Transmexicana y varios sistemas montañosos; además, la planicie costera y parte de la vertiente del pacífico estaban inundadas. Esto pudo haber facilitado la migración de la tribu hacia el norte del país si tomamos en cuenta la propuesta de Rodríguez (1986), donde explica que la migración de los cangrejos de agua dulce sobre el territorio nacional fue de Sur a Norte (**Fig. 62**). Villalobos-Hiriart (2005) reconoce esta migración. En el trabajo de Huidobro *et al.* (2006) también se reconoce pero para diversos taxones dulceacuícolas lo relacionan con formación del Istmo de Tehuantepec y la evolución del territorio mexicano. Ojeda-Escoto (2017) también la considera.

Si integramos lo anteriormente explicado a la topología del análisis molecular, podemos proponer una hipótesis con respecto a la actual distribución del género y de cómo fueron dándose eventos de migración, vicarianza y radiación (**Fig. 62**). Tomando en cuenta el patrón de migración (sur-norte) se puede decir que la línea ancestral del género *Tehuana* empezó a migrar desde la porción sur del país por la vertiente del Golfo de México, y a la altura de lo que posteriormente se convirtió en Tabasco y la parte Norte de Chiapas. Donde se produjo un primer evento de divergencia que dio lugar al clado al cual pertenecen *T. chontalpaensis* y *T. lamothei* (clado C). Posteriormente la migración siguió su curso por la planicie costera del golfo de México hasta llegar a lo que serían las estribaciones de la vertiente oriental de la Sierra Madre de Oaxaca, donde se dio un segundo evento de divergencia, entre los clados de *T. lamellifrons* (clado B) y *T. poglayenorum* (clado A). Posteriormente, su migración siguió hacia sus respectivas áreas de distribución; uno por la vertiente oriental de la Sierra Madre de Oaxaca, hasta alcanzar una parte de la vertiente del Pacífico (clado B), mientras que el otro siguió su camino hasta la región de Los Tuxtlas (clado A). Esto en consecuencia, dio lugar a una extensa área de distribución ancestral. Los posteriores eventos orográficos que dieron lugar a la actual geología del país provocaron diversos procesos de migración y radiación que dieron lugar a las especies que alberga cada linaje, consecuentemente también se dieron lugar a diversos procesos de extinción que dieron pie a la actual distribución disyunta del género. En otros cangrejos dulceacuícolas se han relacionado eventos geológicos y la antigüedad de sus clados, algo similar a lo que aquí se propone (Fleischer *et al.*, 1998; Shin *et al.*, 2011).

Por lo que tiene sentido que las distancias genéticas del clado C sean mayores, ya que fueron los primeros en separarse de la línea ancestral. Las distancias que hay entre los clados A y B refuerzan la idea de un evento de divergencia mucho más reciente a la del clado C. Las distancias observadas entre las especies de los clados A y B podrían sugerir una radicación más reciente, como para dar lugar a valores pequeños de divergencia.

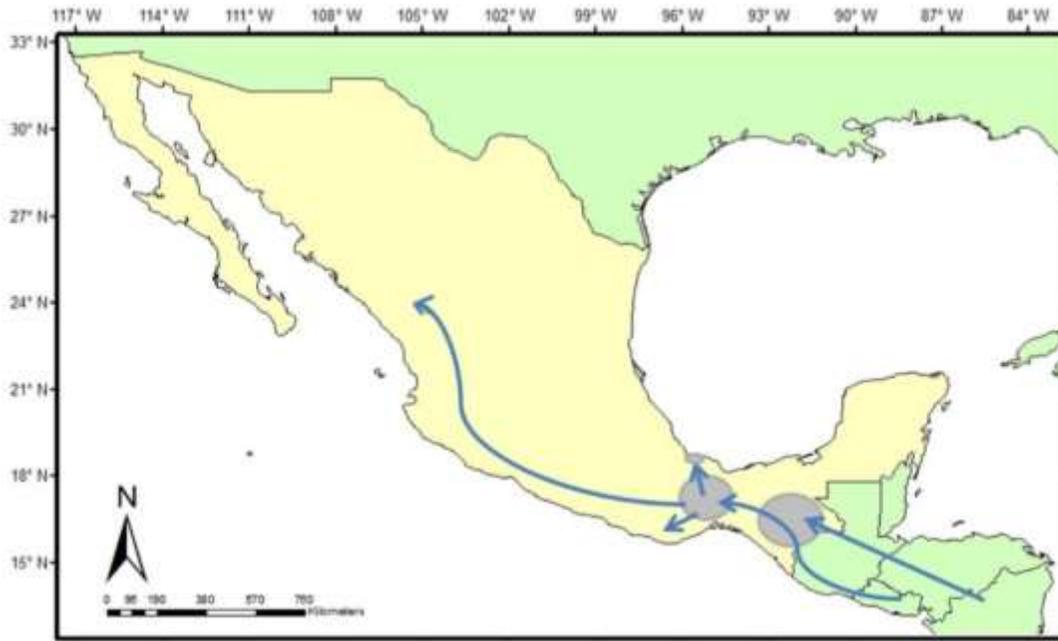


Figura 62. Mapa que representa la hipótesis de Rodríguez (1986), sobre la presencia y migración de los *Pseudotefusinus* en México.

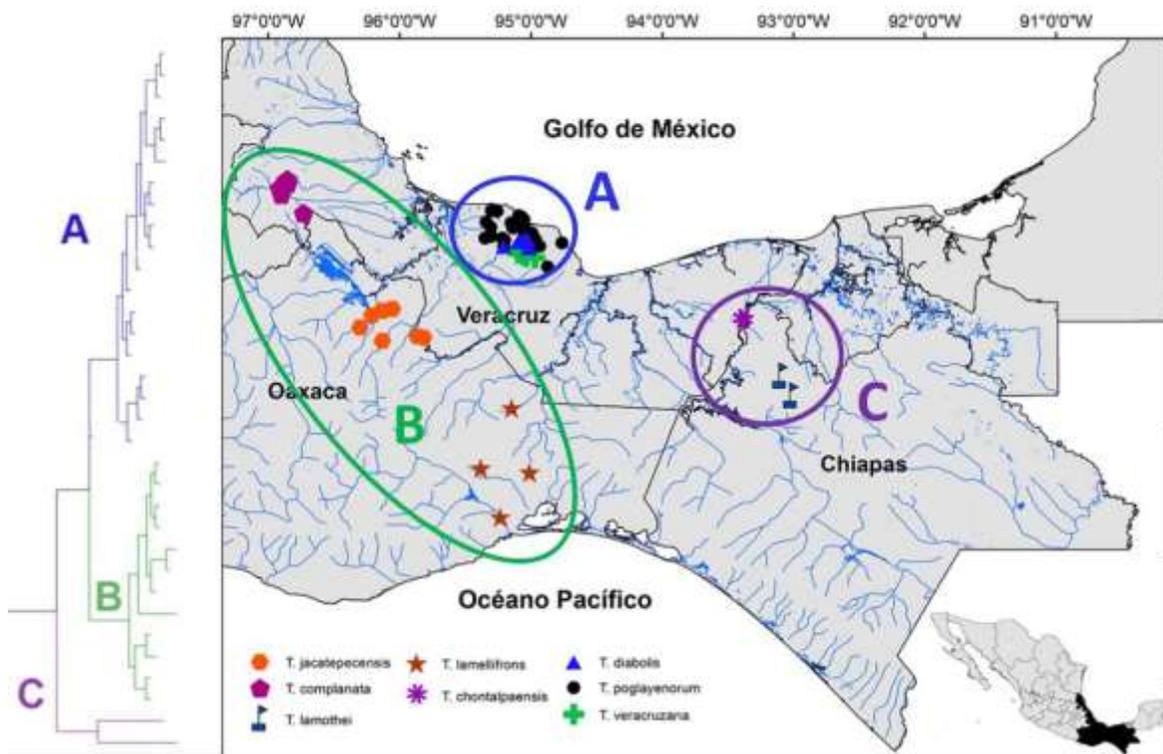


Figura 63. Mapa que representa la propuesta de cómo fueron divergiendo los clados dentro del género *Tehuana*.

Complejidad de las técnicas moleculares

En la realización de este trabajo se presentaron diversos problemas, a pesar de la bibliografía disponible no se pudo seguir un protocolo eficiente para la obtención de secuencias confiables. Tres problemas principales fueron detectados: la utilización de ejemplares de colección, la utilización de primers para la amplificación del gen COI y la naturaleza informativa del mismo.

Utilización de ejemplares de colección

Idealmente, se esperaba utilizar por lo menos cinco poblaciones de cada especie, dependiendo de la disponibilidad de las mismas en la CNCR. Lamentablemente, la mayoría de los lotes revisados poseían tejidos en mal estado, provocando que fueran descartados del análisis, ya que el ADN obtenido era de baja calidad. Tres casos particulares fueron detectados que pudieron propiciar lo anterior. La longevidad, si el lote sobrepasaba los 10 años era muy probable que se encontrara material genético en mal estado. Otro factor, fue el estado de los tejidos musculares, si estos se encontraban “licuados” en una consistencia mucosa era muy difícil extraer ADN de ellos, ya que el tejido había pasado por un proceso de descomposición. Aunado a esto la calidad y tipo de alcohol utilizado para preservar tejidos es de vital importancia para obtener ADN de calidad. Lo cual provocó que hubiera un proceso previo de selección para no gastar recursos. En algunos casos hubo que hacer nuevas recolectas para obtener material genético de calidad. Diversos autores han discutido ampliamente lo anterior, proponiendo diversas técnicas y protocolos a seguir para obtener ADN de buena calidad pero no pudieron puestos a prueba en esta tesis (Crandall *et al.*, 2009; Van Houdt *et al.*, 2010; Bock *et al.*, 2011; Zuccon *et al.*, 2012; Prosser *et al.*, 2013; Poettinger *et al.*, 2016).

Utilización de primers para COI

Este fue un gran problema debido a la importancia de este gen como punto de referencia con otros trabajos y para realizar diversos análisis. Existen algunos primers propuestos en la literatura para su implementación en los Pseudotelphusidos (Schubart, 2009; Mantelatto *et al.*, 2017; Ojeda-Escoto, 2017) pero ninguno fue efectivo. El método propuesto por Ojeda-Escoto (2017) fue la principal referencia, ya que en dicho trabajo se incluyeron especies de este género, pero al implementar los primers que usó, Folmer *et al.*, 1994, estos no dieron buenos resultados. Se exploraron diversos juegos de primers; al final los propuestos Barrett y Hebert (2005) produjeron resultados de buena calidad.

Muy probablemente los primers de Folmer *et al.* (1994) reconocían secuencias similares, conocidas como pseudogenes. Esto se corroboró cuando las secuencias fueron transcritas en aminoácidos, detectando la presencia de codones de término inmersos en las secuencias (Abascal *et al.*, 2010; Katoh *et al.*, 2017).

Informatividad del gen COI

Como se ha mencionado anteriormente, el gen citocromo oxidasa I ha cobrado importancia durante las últimas décadas debido a su implementación en el Consorcio del Código de Barras de la Vida para la determinación y delimitación de especies (Hebert *et al.*, 2003; San Mauro y

Agorreta, 2010), sobre todo en el ámbito de la zoología (Avice, 1994; Vázquez-Domínguez, 2007). Algunos autores suponen que este gen es la clave para la siguiente etapa de la sistemática e inclusive de la taxonomía (Hebert *et al.*, 2003; 2004). Pero aún existen muchas interrogantes alrededor del uso de este gen, ya que en algunos grupos taxonómicos es difícil de amplificar e inclusive no es informativo (Mallet, 2009; Sharma y Kobayashi, 2014; Jose y Harikrishna, 2017). Existen casos en artrópodos en el que el gen no es lo suficientemente informativo como para hacer una clara distinción de especies, como es el caso de algunas especies de las garrapatas, en donde el verdadero gen informativo es 16S (Lv *et al.*, 2014; Paternina *et al.*, 2016). Existen casos en crustáceos donde los primers de Folmer *et al.* (1994) reconocen regiones diferentes del gen, provocando inferencias filogenéticas erróneas (Jose y Harikrishna, 2017). Muy probablemente, para el género *Tehuana*, sea necesario comparar la información de este gen con la de otros genes como como citocromo b o alguna otra subunidad del citocromo c; inclusive indagar en la segunda mitad de COI para validar su normatividad (Moritz y Cisneros, 2004; Sharma y Kobayashi, 2014).

Hoy en día no se pueden realizar inferencias filogenéticas con base a una sola evidencia ya que podría estarse realizando una inferencia errónea. Dichas inferencias deben ponerse a prueba con otro tipo de evidencias para reforzarlas o ponerlas a prueba. En este sentido la taxonomía integrativa es el mejor camino para generar hipótesis filogenéticas robustas que reflejen verdaderamente la historia evolutiva de los grupos taxonómicos.

CONCLUSIONES

El género *Tehuana* es un grupo monofilético compuesto de tres clados principales.

Los caracteres morfológicos que definen al género *Tehuana* son robustos, tanto que reflejan verdaderas relaciones de ancestría común.

La forma y ornamentación del proceso mesial es vital para reconocer a cada clado e inclusive diferenciar clados plesiomórficos o derivados.

Las relaciones internas de los clados A y B pueden quedar no resueltas pero se debe a la falta de información molecular, por lo que es probable que deba ponerse a prueba su validez como especies.

Por consiguiente, la utilización de las formas de los lóbulos de la proyección caudo-marginal no puede aseverarse como lo suficientemente robustas como para diferenciar especies, hasta que se obtenga la información molecular necesaria.

En este grupo la región barcoding del gen mitocondrial COI, la primera mitad, no es lo suficientemente informativa, debido a la homogeneidad que presenta. Reflejado en el bajo número de sitios variable así como las pequeñas distancias genéticas observadas.

La distribución geográfica así como la historia de la distribución del género puede poner a prueba la homogeneidad presentada por el gen COI.

Es necesario indagar en otras regiones de genoma mitocondrial para encontrar el gen que verdaderamente distinga a las especies del género *Tehuana*.

Las distancias genéticas refuerzan la idea de que el género es un grupo joven y que dentro de éste hay clados con diferentes edades.

LITERATURA CITADA

- Abascal, F., R. Zardoya y M.J. Telford. 2010. TanslatorX: multiple alignment of nucleotide sequences guide by amino acid translations. *Nucleic Acids Research*, 38:W7-13.
- Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19(6): 716-723.
- Alejo, L.P., M.C. Aragón y A. Cornejo. 2014. Extracción y purificación de AND. In: A. Cornejo, A. Serrato, B. Rendón y M. G. Rocha (Eds.). Herramienta moleculares aplicadas en ecología: aspectos teóricos y prácticos. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, 1-26.
- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1994. Two new species and one new combination of freshwater crabs from Mexico (Crustacea: Brachyuran: Pseudothelphusidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 104(2): 729-737.
- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1995. Lista anotada de los tipos de la colección de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 1 Cangrejos Verdaderos de infraorden Brachyura. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 46: 87-96.
- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1997. Pseudothelphusidae y Trichodactilydae (cangrejos). In: E. González, R. Dirzo y R.C. Vogt (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México, 415-418.
- Álvarez, F., J.L. Villalobos y R. Robles. 2007. Crustáceos. In: J. Bueno, F. Álvarez y S. Santiago. Biodiversidad del Estado de Tabasco. Instituto de Biología. UNAM-CONABIO. 177-194.
- Álvarez, F., J. L. Villalobos, M. Elías-Gutiérrez y G. Rivera. 2011. Crustáceos dulceacuícolas y terrestres de Chiapas. In: F. Álvarez (Ed.), Estudios sobre la diversidad biológica de Chiapas, 209-298.
- Álvarez, F., J.L. Villalobos, G. Armendáriz y C. Hernández. 2012. Relación biogeográfica entre cangrejos dulceacuícolas y acociles a los largo de la zona mexicana de transición: evaluación de la hipótesis de Rodríguez (1986). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83(4): 1073-1083.
- Álvarez, F., J.L. Villalobos, E. Hendrickx, E. Escobar-Briones, G. Rodríguez-Almaraz y E. Campos. 2014. Biodiversidad de crustáceos decápodos (Crustacea: Decápoda) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* (Supl.), 85: 208-219.
- Avise, J.C. 1994. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Chapman & Hall. New York.
- Avise, J.C. 2000. Phylogeography, the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge.
- Avise, J.C. y J. Felley. 1979. Population structure of freshwater fishes. I. Genetic variation of bluegill (*Lepomis macrochirus*) populations in man-made reservoirs. *Evolution*, 33: 15-26.
- Ballard, J.W. y D.M. Rand. 2005. The population biology of mitochondrial DNA and its phylogenetics implications. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36: 621-642.
- Barrett. D.H. y P.D.N. Hebert. 2005. Identifying spiders through DNA barcodes. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 481-491.
- Benoît, D. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnaean Society*, 85:407-415.

- Bernt, M., A. Braband, B. Schierwater y P.F. Stadler. 2013. Genetic aspects of mitochondrial genome evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 69(2):328-338.
- Boehme, P., J. Amendt y R. Zehner. 2012. The use of COI barcodes for molecular identification of forensically important fly species in Germany. *Parasitol Research*, 110: 2325-2332.
- Bock, D.G., A. Zhan, C. Lejeune, H.J. MacIsaac y M.E. Cristescu. 2011. Looking at both sides of the invasion: patterns of colonization in the violet tunicate *Botrylloides violaceus*. *Molecular Ecology*, 20: 503-516.
- Bogenhagen, D.F. 1999. DNA repair 1999: repair of mtDNA in vertebrates. *The American Journal of Human Genetics*. 64:1276-1281.
- Botello, A. 2008. Estudios de variación genética en crustáceos de México. In: F. Álvarez y G. A. Rodríguez (Eds.). *Crustáceos de México: Estado Actual de su Conocimiento*, Universidad Autónoma de Nuevo León, 459-483.
- Botello, A. y F. Álvarez. 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*. 99:315-325.
- Bott, R. 1967. Fluss-Krabben aus dem westlichen Mittelamerika (Crust., Decap.). *Senckenbergiana Biologica*, 48(5/6): 373-380.
- Bott, R. 1968. Fluss-Krabben aus dem östlichen Mittel-Amerika und von den Grossen Antillen (Crustacea, Decapoda). *Senckenbergiana Biologica*, 19(1):39-49.
- Bott, R. 1970. Betrachtungen über die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Süswasserkrabben nach der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Gen/Schweiz. *Review Suisse Zoologischen*, 77(2): 327-344.
- Brickford, D., D.J. Lohman, N.S. Sodhi, P.K.L. Ng, R. Meier, K. Winker, K.K. Ingram y I. Das. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(3): 148-155.
- Bromham, L. y D. Penny. 2003. The modern molecular clocks. *Nature Reviews, Genetics*, 4:216-224.
- Brown, W.M., M.Jr. George, A.C. Wilson. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States*. 76:1967-1971.
- Buhay, J. y K. Crandall. 2005. Subterranean phylogeography of freshwater crayfishes shows extensive gene flow and surprisingly large population sizes. *Molecular Ecology*, 14: 4259-4273.
- Cain, A.J. y G.A. Harrison. 1960. Phyletic Weighting. *Journal of Zoology*, 135(1):1-31.
- Camacho, E., F. Álvarez y J.L. Villalobos. 1997. PALAEMONIDAE (camarones de río, langostinos). In: E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. 410-415.
- Coifmann, I. 1939. Potamonidi della Guiana Inglese raccolti de Prof. Nello Beccari. *Archivio Zoologico Italiano*, 27: 93-116.
- Colgan, D.J., C. McLauchlan, G.D.F. Wilson, S.P. Livingston, G.D. Edgecombe, J. Macaranas, G. Cassis y M.R. Gray. 1998. Histone 3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. *Australian Journal of Zoology*, 46: 419-437.
- Crandall, K., H.W. Robinson y J.E. Bujay. 2009. Avoidance of extinction through nonexistence: the use of museum specimens and molecular genetics to determine the taxonomic status of an endangered freshwater crayfish. *Conservation Genetics*, 10: 177-189.

- Cumberlidge, N., F. Álvarez y J.L. Villalobos. 2014. Results of the global conservations assessment of the freshwater crabs (Brachyura, Pseudothelphusidae, and Trichodactylidae): The Neotropical region, with an update on diversity. *Zookeys*, 457:133-157.
- Daniels, S.R., B.A. Stewart, G. Gouws, M. Cunningham y C.A. Matthee. 2002. Phylogenetic relationships of the southern African freshwater crab fauna (Decapoda: Potamonautidae: Potamonautes) derived from multiple data sets reveal biogeographic patterning. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 25: 511-253.
- Daniels, S.R., G. Gouws y K. Crandall. 2006. Phylogeographic patterning in a freshwater crabs species (Decapoda: Potamonautidae: *Potamoneutes*) reveals the signature of historical climatic oscillations. *Journal of Biogeography*, 33:1538-1549.
- Deagle, B.E., S.N. Jarman, E. Coissac, F. Pompanon y P. Taberlet. 2018. DNA metabarcoding and the cytochrome c oxidase subunit I marker: not a perfect match. *Biology Letters*. 10:20140562.
- Derycke, S., J. Vanaverbeke, A. Rigaux, T. Backeljau y T. Moens. 2010. Exploring the use of cytochrome oxidase c subunit I (COI) for DNA barcoding of free-living marine nematodes. *Plos One*, 5(10): e13716.
- Drummond, A.J. y A. Rambaut. 2009. Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. In: P. Lemey, M. Salemi y A.M. Vandamme (Eds.). *The phylogenetic handbook a practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*. Cambridge University Press, 564-590.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: a maximum likelihood approach. *Journal of Molecular Evolution*, 17(6): 368-376.
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Sinauer Associates, Inc. U.S.A.
- Fleischer, R.C., C.E. Mclnstosh y C.L. Tarr. 1998. Evolution on a volcanic conveyor belt: using phylogeographic reconstructions and K-Ar based ages of the Hawaiian Islands to estimate molecular evolutionary rates. *Molecular Ecology*, 7:533-545.
- Fierro, F. 2014. Electroforesis de ADN. In: A. Cornejo, A. Serrato, B. Rendón y M. G. Rocha (Eds.). *Herramienta moleculares aplicadas en ecología: aspectos teóricos y prácticos*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, 27-52.
- 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.
- Fontaneto, D., J.F. Flot y C.Q. Tang. 2015. Guidelines for DNA taxonomy, with a focus on the meiofauna. *Marine Biodiversity*, 45:433-451.
- Gascon, C., J.R. Malcom, J.L. Patton, M.N.F. da Silva, J.P. Bogarti. S.C. Loughheed, C.A. Peres, S. Neckel y P.T. Boag. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of sciences*, 97:13672-13677.
- Godfray, H. C. 2002. Challenges for taxonomy the discipline will have to reinvent itself if it is to survive and flourish. *Nature*, 417: 17-19.
- Gray, M., G. Burger y F. Lang. 1999. Mitochondrial evolution. *Science*, 283:1476-1481.
- Gredilla, R. 2011. DNA damage and base excision repair in mitochondria and their role in aging. *Journal of Aging Research*. 257093.

- Hasegawa, M., H. Kishino y T.A. Yano. 1985. Dating of the human-ape splitting by a molecular clock of mitochondrial DNA. *Journal of Molecular Evolution*, 22(2): 160-174.
- Hebert, P., A. Cywinska, S. Ball y J. de Waard. 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *The Royal Society*, 270: 313-321.
- Hebert, P., H. Penton, J.M. Burns, D.H. Jenzen y W Hallawach. 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the Neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proceedings of the Royal Society of London*, B270: 313-312.
- Higgins, D. y P. Lemey. 2009. Multiple sequence alignment. *In: The phylogenetic Handbook: a practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*. P. Lemey, M. Salemi y A. Vandamme (eds.). Cambridge University Press, 68-106.
- Hills, D.M., B.K. Mable y C. Moritz. 1996. Applications of molecular systematics: the state of the field and look to the future. *In: D.M. Hills, C. Moritz y B.K. Mable (eds.). Molecular systematics*. Sinauer, Sunderland, Mass, 515-543.
- Hofacker, I.L. 2003. Vienna RNA secondary structure server. *Nucleic Acids Research*, 31(13): 3429-3421.
- Huidobro, L., J.J. Morrone, J.L. Villalobos y F. Álvarez. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography*, 33: 731-741.
- Humpries, C.J. y L.R., Parenti. 1986. *Cladistics biogeography: second edition. Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford University Press, Oxford.
- Jose, D. y M. Harikrishna. 2017. Non-homologous COI barcode regions: a serious concern in decapod molecular taxonomy. *Mitochondrial DNA Part A*, 28(4): 482-492.
- Joly, S., D. Bryant y P.J. Lockhart. 2015. Flexible methods for estimating genetics distances from single nucleotide polymorphism. *Methods in Ecology and Evolution*, 6:938-948.
- Jukes, T. H. y C. R. Cantor. 1969. Evolution of protein Molecules. *In: H. N. Munro (ed.) Mammalian Protein Metabolism*, Academic Press, New York, 21-123.
- Katoh, K., J. Rozewicki y K.D. Yamada. 2017. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, 1-7.
- Klaus, S., K. Fernandez y D.C.J. Yeo. 2014. Phylogeny of the freshwater crabs of the Western Ghats (Brachyura, Gecarcinucidae). *Zoologica Scripta*, 43(6): 651660.
- Kuchta, S. y D. Meyer. 2001. A genealogical view of geographical variation. *Molecular Ecology*, 10: 2569-2576.
- Kumar, S., A.J. Filipski, F.U. Battistruzzi, S.L. Kosakovsky y K. Tamura. 2011. Statistics and truth in phylogenomics. *Molecular Biology and Evolution*, 29(2): 457-472.
- Lanfear, R., B. Calcott, S.Y.W. Ho y S. Guindon. 2012. PartitionFinder: Combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution*, 29(6): 1695-1701.
- Loxterman, J.L. y E.R. Keeley. 2012. Watershed boundaries and geographic isolation: patterns of diversification in cutthroat trout from eastern North America. *BMC Evolutionary Biology*, 12:38.
- Lv, J. S. Wu, Y. Zhang, Y. Chen, C. Feng, X. Yuan, G. Jia, J. Deng, C. Wang, L. Mei y X. Lin. 2014. Assesment of four DNA fragments (COI, 16S rDNA, ITS2, 12S rDNA) for species identification of the Ixodida (Acari: Ixodida). *Parasites & Vectors*, 7: 82-93.

- Magallón, S.A. 2004. Dating lineages: molecular and paleontological approaches to the temporal framework of clades. *International Journal of plant sciences*, 165(4):7-21.
- Mallet, J. 2009. Are genetic barcodes the magic tools we need to achieve a precise estimation of biodiversity in tropical ecosystems? What are the advantages and problems associated with this methodological proposal? *Ecology Briefs, Informative Bulletin of the Centro Internacional de Ecología Tropical*, 1(2): 3.
- Mantelatto, F.L., F.L. Carvalho, S.M. Simoes, M. Negri, E.A. Souza-Carvalho y M. Terossi. 2017. New primers for amplification of cytochrome c oxidase subunit I barcode region designed for species of Decapoda (Crustacea). *NAUPLIUS The journal of the Brazilian Crustacean Society*, 24: e2016030.
- Mantelatto, F.L., M. Terossi, M. Negri, R.C. Buraneli, R. Robles, T. Magalhaes, A.F. Tamburus, N. Rossi y M.J. Miyazaki. 2018. DNA sequence database as a tool to identify decapod crustaceans on the Sao Paulo costaline. *Mitochondrial DNA Part A*, 29(5):805-815.
- Márquez, L.M., A. Serrato y R. Cerritos. Secuenciación de fragmentos de ADN. In: A. Cornejo, A. Serrato, B. Rendón y M. G. Rocha (Eds.). Herramienta moleculares aplicadas en ecología: aspectos teóricos y prácticos. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, 231-250.
- Miller, M.A., W. Pfeiffer y T. Schwartz. 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. *Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*, 1-8.
- Moritz, C. y C. Cisneros. 2004. DNA barcoding: promise a pitfalls. *Plos Biology*, 2(10): e354.
- Morrone, J.J. 2000. El lenguaje de la cladística. La prensa de ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone, J.J. 2013. Sistemática: Fundamentos, métodos, aplicaciones. Las prensas de ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone, J. J. y T. Escalante. 2016. Introducción a la Biogeografía. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias.
- Negri, M. y F.L. Mantelatto. 2017. Integrative taxonomy reveals the *Charybdis variegata* (Fabricius, 1798) (Brachyura: Portunidae) has not been introduced in the Atlantic Ocean. *Journal of Crustacean Biology*, 37(3): 278-284.
- Ojeda-Escoto, J.C. 2017. Sistemática y Biogeografía de los cangrejos de agua dulce de México de la familia Pseudothelphusidae (Crustacea: Decapoda). Tesis doctoral, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ortmann, A. 1893. Die Decapoden-Krebse de Strasbourg Museums, mit besonderer Berücksichtigung der Von Herr Dr. Döderlein bei Japan und den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum aufbewahrten Formen: Cancroidea, 2. Section: Cancrinea, 1. Gruppe: Cyclometopa. *Zoologische Jahrbücher Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie de Thiere*, 7:411-4995.
- Ortmann, A. 1897. Carcinologische Studien. *Zoologische Jahrbücher Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie de Thiere*, 10:258-372.
- Paternina, L.E., D. Verbel-Vergara y E.E. Bejarano. 2016. Comparación y utilidad de las regiones mitocondriales de los genes 16S y COX1 para los análisis genéticos en garrapatas (Acari: Ixodidae). *Biomédica*, 36:295-302.

- Pedraza-Mendoza, M.E. 2017. Morfología, taxonomía e análise cladística da tribo Kingsleyini (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). Tesis doctoral. Animal, Biodiversidade, Museu de Zoología da Unuversidade de Sao Paulo.
- Poettinger, T., S. Klaus y C.D. Schubart. 2016. Phylogenetic relationships among Neotropical freshwater crabs of the Pseudothelphusidae (Decapoda: Brachyura) and the taxonomic position of *Ptychophallus* and related genera. *Crustaceana*, 89(14): 1717-1728.
- Posada, D. y T.R. Buckley. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of Akaike information criterion and Bayesian approaches over likelihood ratio test. *Systematic Biology*, 53(5): 793-808.
- Pretzmann, G. 1965. Vorläufiger Bericht tuber die Familie Pseudothelphusidae. *Anzeiger der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Klasse der Österreichische Akademie der Wissenschaften*, (1): 1-10.
- Pretzmann, G. 1968. Mexikanische Süßwasserkrabben der Gattung *Pseudothelphusa*. *Ent. NachrBI*, 15(2): 6-8.
- Pretzmann, G. 1971. Fortschritte in der Klassifizierung der Pseudothelphusidae. *Aus den Sitzungsberichten der Österreichische Akademie der Wissenschaften*, 179(8): 15-24.
- Pretzmann, G. 1972. Die Pseudothelphusidae (Crustacea: Brachyura). *Zoological*, 42(120): 1-182.
- Pretzmann, G. 1973. Grundlagen und Ergebnisse der Sitematik der Pseudothelphusidae. *Aus den Sitzungsberichten der Österreichische Akademie de Wissenschaften*, 179(8): 15-24.
- Pretzmann, G. 1980. Von Dr. Ivo-Poglayen 1975 in Mittelamerika gesammelte Krabben. *Annalen Natuhistorischen Museum Wien*, 83: 485-504.
- Prosser S. A. Martínez-Arce y M. Elías-Gutiérrez. 2013. A new set of primers for COI amplification from freshwater microcrustaceans. *Molecular Ecology*, 13: 1151-1155.
- Pybus, O.G. 2006. Model selection and the molecular clock. *Plos Biology*, 4(5):0686-0688.
- Rathbun, M. 1893. Description of new species of American freshwater crabs. *Proceedings of the United States of the National Museum*, 16(959): 649-661.
- Rathbun, M. 1898. A contribution to a knowledge of the freshwater crabs of America. The Pseudothelphusinae. *Proceedings of the United States of the National Museum*, 21(1158): 507-537.
- Rathbun, M. 1905. Les crabs d'eau douce (Potamidae). *Nouvelles Archives du Museum d'Historie naturelle, Paris*, 4(7): 159-321.
- Rodríguez, G. 1982. Les crabes d'eau douce d'Amérique. Famille des Pseudothelphusidae. *Faune Tropical*, 22: 1-223.
- Rodríguez, G. 1986. Center of radiation of freshwater crabs in the Neotropics. In: H. Gore y K.L. Heck (Eds.). *Crustacean Biogeography. Crustacean Issues 4*. Balkema, Rotterdam, 51-67.
- Rodríguez, G. 1992. The freshwater of America. *Faune Tropicale*, 31:1-189.
- Rodríguez, G. y A. Smalley. 1972. Los cangrejos de agua dulce de México de la familia Pseudothelphusidae (Crustacea, Brachyura). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 1: 69-112.
- Rodríguez, G. y M.R. Campos. 1998. A cladistic revision of the genus *Fredius* (Crustacea; Decapoda; Pseudothelphusidae) and its significance to the biogeography of the Guianan lowland of South America. *Journal of Natural History*, 32:763-765.
- Rodríguez, F.J.L.O., J.L. Oliver, A. Marin y J.R. Medina. 1990. The general stochastic model of nucleotide substitution, 142(4): 485-501.

- Rojas, Y., F. Álvarez y J.L. Villalobos. 1997. Cambaridae (camaroncitos reculadores). *In*: E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, 405-409.
- Rosas-Hernández, M.I. 2012. Distribución de los crustáceos decápodos de agua dulce de México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ruiz-Vega, M., Z.A. Ávila-Valle y G. Hernández-Canchola. 2017. Inferencia bayesiana utilizando secuencias de ADN. *In*: R. Mata, A. Castañeda, E. García, M. Honey, M. Mendoza, I. Cervantes. *Sistemática molecular y bioinformática guía práctica*. Universidad Nacional Autónoma de México, 323-326.
- San Mauro, D. y A. Agorreta. 2010. Molecular Systematic: A synthesis of the common methods and the state of knowledge. *Cellular & molecular biology letters*, 15: 311-341.
- Sanderson, M.J. 1998. Estimating rate and time in molecular phylogenetics: beyond the molecular clock? *In*: D.E. Soltis, P.S. Soltis y J.J. Doyle (eds.). *Molecular systematics of plants: DNA sequencing*. Kluwer Academic, Boston. 242-264p.
- Serrato, A., Ll. Flores, J. Aportela y E. Sierra. 2014. PCR: reacción en cadena de la polimerasa. *In*: A. Cornejo, A. Serrato, B. Rendón y M. G. Rocha (Eds.). *Herramienta moleculares aplicadas en ecología: aspectos teóricos y prácticos*. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático, 53-74.
- Sharma, P. y T. Kobayashi. 2014. Are “universal” DNA primers really universal? *Journal of Applied Genetics*, 55: 485-496.
- Schilick-Steiner, B.C., B. Seifert, C. Stauffer, E. Christian, R.H. Croizer y F.M. Steiner. 2007. Without morphology, cryptic species stay in taxonomic crypsis following discovery. *Trends in Ecology and Evolution*, 22(8) 391 -392 p.
- Shin, H.T., G.J.D. Yeo y P.K.L. Ng. 2009. The collision of the Indian plate with Asia: molecular evidence for its impact on the phylogeny of freshwater crabs (Brachyura: Potamidae). *Journal of Biogeography*, 36:703-719.
- Shin, H.T., X.M. Zhou, G.X. Chen, I.C. Chien y P.K.L. Ng. 2011. Recent vicariant and dispersal events affecting the phylogeny and biogeography of East Asian freshwater crab genus *Nanhaipotamon* (Decapoda: Potamidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 58: 427-438.
- Schubart, C.D. 2009. Mitochondrial DNA and decapod phylogenies: the importance of pseudothelphusids and primer optimization. *In*: J.W. Martin, K.A Crandall y D.L Felder (Eds.). *Decapod crustacean phylogenetics*. *Crustacean Issues*, 18: 47-65.
- Schubart, C. D., R. Diesel y B. Hedges. 1998. Rapid evolution of two terrestrial life in Jamaica crabs. *Nature*, 393:363-365.
- Schubart, C.D. y P. Koller. 2005. Genetic diversity of the freshwater crabs (Brachyura: Sesarmidae) from central Jamaica with description of a new species. *Journal of Natural History*, 39(6): 469-481.
- Schubart, C.D., T. Santl y P. Koller. 2008. Mitochondrial patterns of infra-and interespecific differentiation among endemic freshwater crabs of ancient lakes in Sulawesi. *Contributions of Zoology*, 77(2): 83-90.
- Simmons, R.B., y S.J. Weller. 2001. Utility and evolution of cytochrome b in insects. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 20:196-210.

- Smalley, A. 1964. A terminology for the gonopods of the American river crabs. *Systematic Zoology*, 13(1): 28-31.
- Smalley, A. 1970. A new genus of freshwater crabs from Guatemala, with a key to the middle America genera (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae). *American Middle Naturalist*, 83(1): 96-106.
- Sneath, P.H.A. y R.R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification. W. H. Freeman, San Francisco.
- Som, A. 2014. Causes, consequences and solutions of phylogenetic incongruence. *Briefings in bioinformatics*, 16(3): 536-548.
- Sternberg, R., N. Cumberlidge y G. Rodríguez. 1999. On the marine sister groups of the freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Journal of Zoology, Systematic and Evolution Research*, 37: 19-38.
- 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.
- Tautz, D., P. Arctander, A. Menelli, R. Thomas y A. Vogler. 2003. A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(2): 70-74.
- Torres-Orozco, R.E., C. Jiménez-Sierra, J.L. Buen Abad y A. Pérez-Rojas. 1997. Limnología. In: E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.), Historia Natural de Los Tuxtlas. Universidad Nacional Autónoma de México, 33-41.
- Trontelj, P., Y. Machino y B. Sket. 2005. Phylogenetic and phylogeographic relationships in the crayfish genus *Austropotamobius* inferred from mitochondrial COI gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34: 212-226.
- Türkay, M. 1978. Die identität von *Pseudothelphusa complanata* Rathbu, 1905 mit Bemerkungen zu *Pseudothelphusa (Tehuana)* Rodriguez and Smalley, 1969 (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae). *Senckenbergiana Biologica*, 59(172): 143-150.
- Türkay, M. y R. Diesel. 1994. Description of a new species of *Sesarma* from Jamaica with notes on its occurrence and biology (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Senckenbergiana Biologica*, 74: 157-161.
- Tsang, L.M., C.D. Schubart, S.T. Ahyong, J.C.Y. Lay, E.Y.C. Au, T.Y. Chan, P.K.L. Ng y K.H. Chu. 2014. Evolutionary History of true Crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the Origin of the Freshwater Crabs. *Molecular Biology and Evolution*, 31(5) 1173-1187.
- , J.K.J., F.C. Breman, M. Virgilio y M. De Meyer. 2010. Recovering full DNA barcodes from natural history collections of Tephritid fruit flies (Tephritidae, Diptera) using mini barcodes. *Molecular Ecology Resources*, 10(3): 459-465.
- Vázquez-Domínguez, E. 2007. Filogeografía y Vertebrados. In: Eguiarte, L. E., V. Sousa y X. Aguirre (Comps.), Ecología Molecular. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, 441-466.
- Villalobos, A. 1982. Decapoda. In: S.H. Hulbert y A. Villalobos (Eds.). Aquatic Biota of Mexico, Central America and West Indies. San Diego University, San Diego, California. 215-239.

- Villalobos, J.L., A. Cantú-Díaz y E. Lira. 1993. Los crustáceos dulceacuícolas de México. *In*: R. Gó-Agáez y E. López-Ochoterena (Eds.) *Diversidad Biológica de México*. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. Volumen Especial XLIV.
- Villalobos, J.L. y F. Álvarez. 1997. Atyidae (Burrito, camaroncitos). *In*: E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México, 401-404.
- Villalobos, J.L. y F. Álvarez. 2003. Two new species of freshwater crabs of the genus *Tehuana* (Brachyura: Pseudothelphusidae) from southern Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 23(1): 223-229.
- Villalobos-Hiriart, J. L. 2005. Sistemática de los cangrejos de agua dulce de México, Tribu Pseudothelphusini Ortmann, 1897, (Crustacea: Decápoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). Análisis filogenético, biogeográfico y descripción de nuevas especies. Tesis doctoral, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Villalobos, J.L. y F. Álvarez. 2008. Los cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae (Decapoda: Brachyura: Eubrachyura) de México, con un apéndice de las especies citadas para América hasta 2006. *In*: F. Álvarez y G.A. Rodríguez. *Crustáceos de México: Estado Actual de su Conocimiento*. Universidad Autónoma de Nuevo León, 239-300.
- Villalobos, J.L. y F. Álvarez. 2008a. Crustáceos dulceacuícolas y terrestres de Chiapas. *In*: F. Álvarez. *Estudio sobre la diversidad biológica de Chiapas*, 209-298.
- Villalobos-Hiriart, J.L. y F. Álvarez. 2010. Phylogenetic analysis of the Mexican freshwater crabs of the tribe Pseudothelphusini (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 160: 457-481.
- Webb, M.S. 2003. Intraspecific relationships among the stygobitic shrimps, *Typhlatya mitchelli*, by analyzing sequence data from mitochondrial DNA. Tesis de Maestría. Texas A&M University.
- Winker, K. 2005. Sibling species were first recognized by William Derham (1718). *The American Ornithologist Union*, 122(2): 706-707.
- Wirkner, Ch.S. y S. Richter. 2010. Evolutionary morphology of the circulatory system in Peracarida (Malacostraca; Crustacea). *Cladistics*, 26: 143-167.
- Worsham, M.L.D., E.P. Julius, C.C. Nice, P.H. Diaz y D.G. Huffman. 2017. Geographic isolation facilitates the evolution of the reproductive isolation and morphological divergence. *Ecology and Evolution*, 7: 10278-10288.
- Yang, Z. y B. Rannala. 2012. Molecular phylogenetics: principles and practice. *Nature, Reviews, Genetics*, 13: 303-314.
- Young, C.G. 1900. *The stalked-eyed Crustacea of British Guiana, West Indies Bermuda*. London.
- Zuccon, D. J. Brisset, L. Corbari, N. Puillandre, J. Utge y S. Samadi. 2012. An optimized protocol for barcoding museum collections of decapods crustaceans: a case-study for 10-40-years-old collection. *Invertebrate Systematics*, 26: 592-600.
- Zuckerkandl, E. y E.L. Pauling. 1965. Evolutionary divergence and convergence in proteins. *In*: V. Bryson y H.J. Vogel (eds.). *Evolving genes and proteins*. Academic Press, New York, 97-166.

