



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Estudio poblacional de *Macrobrachium tuxtleense*  
Villalobos & Álvarez, 1999; un langostino con desarrollo  
abreviado

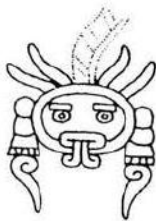
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

JESUS RODOLFO GUERRERO GASTELUM



Colección Nacional  
de Crustáceos

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Fernando Álvarez  
Noguera

2016

México D.F.



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.

1. Datos del alumno

Guerrero  
Gastelum  
Jesús Rodolfo  
21 58 52 17  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
307147527

2. Datos del tutor

Dr.  
Fernando  
Álvarez  
Noguera

3. Datos sinodal 1

Dr.  
José Román  
Latournerié  
Cervera

4. Datos del sinodal 2

Dr.  
Benjamín  
Quiroz  
Martínez

5. Datos del sinodal 3

Dr.  
Carlos  
Pedraza  
Lara

6. Datos del sinodal 4

M. en C.  
José Luis  
Bortolini  
Rosales

7. Datos del trabajo escrito

Estudio poblacional de *Macrobrachium tuxtlaense* Villalobos & Álvarez, 1999;  
un langostino con desarrollo abreviado.

## DEDICATORIA

*A mi familia (papá, mamá y hermano) les dedico este trabajo por su amor incondicional, apoyo, dedicación, estímulo y la infinita paciencia que siempre han tenido conmigo.*

*Los quiero tanto como ustedes a mí.*

*A todos los miembros de la familia Guerrero – Gastelum que me han apoyado desde que empecé esta trayectoria universitaria.*

*Ya todos los que han estado detrás de todo este proyecto de vida y que han sido de gran importancia en este ciclo tan importante.*

## AGRADECIMIENTOS

Le agradezco de manera muy especial al Dr. Fernando Álvarez Noguera, por haberme brindado la oportunidad de trabajar bajo su dirección, por su apoyo, confianza e infinita paciencia. Mil gracias.

Al Dr. José Luis Villalobos, por todos esos consejos que tanto me han servido y por la ayuda que siempre nos ha brindado a todos los que tenemos la suerte de trabajar con él.

A mis revisores de tesis Dr. Benjamín Quiroz, Dr. Carlos Pedraza, Dr. José Latournerié y al M. en C. José Luis Bortolini, por el tiempo que le dedicaron a la revisión de este trabajo.

A todos mis amigos, compañeros y profesores del laboratorio de Carcinología: Janet, la, Gustavo, Olinka, Raquel, Adonis, M. en C. Eduardo Torres y M. en C. Gema Armendáriz. Gracias por la ayuda que me han brindado durante todo este tiempo.

A los amigos de la carrera y de mi vida deportiva en la universidad, que siempre me han apoyado. Cesar, Felipe, Carlos, Ernesto, Tonatiuh, Rodolfo, William y Daniel.

## INDICE

<b>1. RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b>	<b>2</b>
<b>2.1 Crustáceos decápodos dulceacuícolas</b>	<b>2</b>
<b>2.2 Sistemática de los langostinos</b>	<b>4</b>
<b>2.3 Sinopsis de <i>M. tuxtlaense</i></b>	<b>5</b>
<b>2.4 Fecundidad</b>	<b>6</b>
<b>2.5 Ecología de poblaciones</b>	<b>7</b>
2.5.1 Demografía	7
2.5.2 Tablas de vida	8
<b>2. ANTECEDENTES</b>	<b>11</b>
<b>3. HIPOTESIS</b>	<b>14</b>
<b>4. OBJETIVO GENERAL</b>	<b>14</b>
<b>5.1 Objetivos particulares</b>	<b>14</b>
<b>5. ÁREA DE ESTUDIO</b>	<b>15</b>
<b>6.1 Geología y orografía</b>	<b>15</b>
<b>6.2 Hidrografía</b>	<b>15</b>
<b>6.3 Vegetación</b>	<b>16</b>
<b>6.4 Clima</b>	<b>16</b>
<b>6. MATERIAL Y MÉTODO</b>	<b>17</b>
<b>7.1 Trabajo de campo</b>	<b>17</b>
7.1.1 Caracterización del hábitat	17
7.1.2 Colecta de organismos	18
<b>7.2 Trabajo de laboratorio (muestreo junio de 2013)</b>	<b>19</b>
7.2.1 Determinación del sexo	19
7.2.2 Medición de los organismos	19
7.2.3 Peso húmedo	19
<b>7. ASPECTOS DE LA DIANAMICA POBLACIONAL</b>	<b>19</b>
<b>8.1 Distribución de tallas</b>	<b>19</b>
<b>8.2 Diferencias poblacionales en la localidad</b>	<b>19</b>
<b>8.3 Fecundidad</b>	<b>20</b>
<b>8.4 Fertilidad</b>	<b>20</b>
<b>8. RESULTADOS</b>	<b>24</b>
<b>9.1 Aspectos de la dinámica poblacional</b>	<b>24</b>

9.1.1 Distribución de tallas _____	24
<b>9.2 Diferencias poblacionales en la localidad _____</b>	<b>26</b>
<b>9.3 Desarrollo larval de <i>Macrobrachium tuxtlaense</i> _____</b>	<b>30</b>
9.3.1 Hembra 1. _____	30
9.3.2 Hembra 2 _____	31
9.3.3 Hembra 3 _____	32
<b>9.4 Tabla de vida _____</b>	<b>33</b>
<b>9.5 Fecundidad _____</b>	<b>35</b>
<b>9. DISCUSIÓN _____</b>	<b>36</b>
<b>10.1 Aspectos de la dinámica poblacional _____</b>	<b>36</b>
10.1.1 Distribución de tallas y abundancia _____	36
10.1.2 Diferencias poblacionales en la localidad _____	37
<b>10.2 Tiempo de incubación de <i>Macrobrachium tuxtlaense</i> _____</b>	<b>37</b>
<b>10.3 Número de etapas larvales de <i>Macrobrachium tuxtlaense</i> _____</b>	<b>38</b>
<b>10.3 Comparación del desarrollo larval de <i>M. tuxtlaense</i> con otros palemónidos _____</b>	<b>40</b>
<b>10.4 Fecundidad _____</b>	<b>41</b>
<b>10.5 Aportación al conocimiento de la biología de <i>Macrobrachium tuxtlaense</i> _____</b>	<b>41</b>
<b>10. CONCLUSIONES _____</b>	<b>46</b>
<b>11. LITERATURA CONSULTADA _____</b>	<b>48</b>

# 1. RESUMEN

En México el género *Macrobrachium* cuenta con un registro de 20 especies nativas más una especie introducida. Estos organismos ocupan tanto medios lóticos como lénticos y se distribuyen en zonas de climas tropicales. Son organismos típicamente epígeos. La mayoría de estas especies pasan gran parte de su vida en cuerpos de agua dulce, aunque para su ciclo larval requieren de los ambientes salobres, donde encuentran los nutrientes y el refugio para completar su desarrollo, hasta alcanzar los estadios juveniles, para migrar hacia las cuencas fluviales y continuar con su crecimiento hasta alcanzar la etapa adulta. Por otro lado, existen especies que viven completamente alejadas del medio marino, lo cual sugiere que llevan a cabo su desarrollo en ambientes dulceacuícolas. Con base en el tipo de hábitat, número de etapas larvales, tamaño y número de huevos por hembra, se pueden distinguir tres tipos básicos de desarrollo larval: extendido o normal, parcialmente abreviado y completamente abreviado. Para México se tienen reportadas 21 especies, que se han registrado en las vertientes del Pacífico y Atlántico; 12 de ellas con desarrollo larval extendido, mientras que las otras 9 están estrictamente confinadas a cuerpos de agua dulce y muestran dentro de su ciclo de vida un desarrollo larval abreviado. En este trabajo se tuvieron como objetivos observar el desarrollo larval de *Macrobrachium tuxtlaense* en condiciones de laboratorio, determinar su tiempo de incubación, número de etapas larvales y la duración de cada estadio larval. Se siguieron tres desarrollos larvales, de tres hembras diferentes de *Macrobrachium tuxtlaense*, tanto las larvas como las hembras fueron mantenidas durante todo el experimento en condiciones de laboratorio. Con base en las características: tamaño y número de huevos por hembra, grado de desarrollo de las larvas en el momento de la eclosión y el número de etapas larvales, se considera que *M. tuxtlaense* presenta un desarrollo larval parcialmente abreviado. El tiempo de incubación en condiciones de laboratorio fluctuó entre 58 a 60 días. La larva pasa por 5 estadios antes de obtener las características de un organismo juvenil similar a *Macrobrachium* sp., otra especie mexicana con desarrollo de tipo parcialmente abreviado. La duración de los estadios larvales fue la siguiente: estadio I de 1-4 días; estadio II de 3 -8 días; estadio III de 6-13 días; estadio IV de 11-22 días y el estadio V de 20-30 días.



# 1. INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica que existe en el planeta no se encuentra distribuida en forma homogénea, en algunos lugares es mayor que en otros, una de esas regiones con alta riqueza biótica es México; pero incluso dentro del territorio mexicano la distribución de la fauna y flora es heterogénea, encontrándose la diversidad más alta en aquellas áreas que por su aislamiento, tienen un comportamiento similar a islas donde se congregan distintos factores ambientales que favorecen la incorporación de una amplia variedad de grupos biológicos.

Una de las zonas con un comportamiento similar a una isla es la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz, la cual ha sido resaltada en varias publicaciones como un área de alto valor ecológico, en donde convergen una gran cantidad de especies de animales y vegetales, entre las cuales se encuentra un número importante de especies endémicas (Dirzo, 1991; Dirzo *et al.*, 1997).

El grupo de los crustáceos, presenta una distribución muy amplia, habitan tanto en aguas marinas, salobres y dulces y sólo excepcionalmente en la tierra adaptados a un medio húmedo que les permite efectuar su respiración (Vázquez, 1987). Está constituido por una gran diversidad de formas, algunas de ellas muy conocidas por sus nombres vulgares o su importancia económica, como los cangrejos, langostas de mar, camarones, pulgas de agua y acociles.

El orden Decapoda Latreille, 1802, posee el mayor número de especies, ya que se han descrito unas 18,000 especies y está formado por dos subórdenes y 10 infraórdenes (Hendrickx, 2012a), comprende los crustáceos más grandes y conocidos, se caracterizan principalmente por tener un cefalotórax con los tres primeros somitas del pereión unidas a la cabeza, de aquí que presentan tres pares de maxilípedos, lo que hace que el número de pereiópodos queden reducidos a los cinco pares libres, característica que les confiere el nombre de decápodos. El tamaño del cuerpo varía mucho, desde 2-3 mm, hasta más de 40 cm de longitud total. Presentan grandes corazas dorsales (cefalotórax) que se fusionan a los somitas cefálicos y torácicos. Sus hábitos son muy variados, existen formas en agua dulce o terrestre y otras más forman parte del plancton o presentan vida pelágica.

## 2.1 Crustáceos decápodos dulceacuícolas

En el ambiente dulceacuícola de México, los crustáceos integran un grupo heterogéneo en el cual es posible distinguir formas de varios componentes zoogeográficos; los más característicos son los relacionados con las regiones neártica y neotropical de América (Villalobos-Figueroa *et al.*, 1982; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993). Para el orden Decapoda se han registrado cerca de 160 especies que se distribuyen hasta altitudes mayores de los 3,000 metros.

A pesar de la diversidad de crustáceos decápodos que se pueden encontrar en aguas continentales de México, el conocimiento que se tiene de ellos es moderado y está lejos de ser el más completo, lo que aunado a la acelerada pérdida de dichos

ambientes, (debido a que el agua dulce es uno de los recursos no renovables estratégicos para el país), lleva a suponer que la mayoría de la especies se encuentran en riesgo o están amenazadas, en particular las endémicas que constituyen más del 80% para México (Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Villalobos y Álvarez, 2008).

Los miembros de la familia Palaemonidae (Crustacea: Decapoda) se agrupan en 118 géneros y 887 especies (Bauer, 2004). Algunas de ellas han invadido con éxito los ambientes estuarinos y dulceacuícolas dentro de los cuáles han radiado rápidamente (Anger, 2001; Bauer, 2004). Entre los géneros con mayor número de especies y más conocidos se pueden mencionar: *Palaemon*, *Macrobrachium* y *Palaemonetes*.

Existe un consenso general entre los investigadores sobre la hipótesis que postula que los palemónidos tendrían un origen marino, luego habrían colonizado los ambientes salobres y posteriormente los de agua dulce (McNamara, 1987; Augusto *et al.*, 2007). Los miembros de los géneros *Macrobrachium* y *Palaemonetes* exhiben numerosas características biológicas que sugieren que los palemónidos se encuentran aún en un proceso activo de colonización (y/o invasión) de los ambientes de agua dulce. Uno de los rasgos mejor documentado para los palemónidos residentes en ambientes de agua dulce es la marcada tendencia hacia la reducción en el número de estadios larvales necesarios para alcanzar el estadio juvenil (Magalhães, 1986, 1987; Magalhães y Medeiros, 1998). La disminución del número de estadios larvales se ha correlacionado con un incremento del tamaño de los huevos y al contenido de vitelo que debe proveer de alimento al embrión, con valores menores en lo que a la fecundidad se refiere y periodos mayores para que se complete el desarrollo embrionario (Anger, 2001). Jalihal *et al.* (1993), establecieron que dentro del género *Macrobrachium* se pueden distinguir tres tipos básicos de desarrollo larval: extendido o normal, parcialmente abreviado y completamente abreviado.

El desarrollo extendido o normal es característico de la mayoría de las especies del género, las cuales requieren de agua salobre para poder completar su ciclo de vida, se caracteriza por presentar de 8 a 10 estadios larvales, un gran número de huevos relativamente pequeños de los cuales eclosionan larvas en una fase temprana de desarrollo. El ciclo larvario parcialmente abreviado se caracteriza por el incremento en el tamaño de los huevos que es proporcional al decremento en su número, con 2 a 3 estadios larvales; finalmente, en el desarrollo completamente abreviado, el número de huevos disminuye y su talla aumenta significativamente y presenta un solo estadio larval. Se cree que estos dos últimos tipos de desarrollo aparecen como una respuesta a presiones de selección a las que se encuentran expuestos los organismos en su intento por establecerse en los ambientes dulceacuícolas (Jalihal *et al.*, 1993; Pereira *et al.*, 1995; Villalobos y Álvarez, 1999; Signoret *et al.*, 2000).

Hasta hace poco tiempo los patrones de desarrollo de tipo abreviado solo se habían reportado para algunas especies en el continente americano (Fielder, 1970; Pereira, 1986; Samuel *et al.*, 1987), sin embargo en México después de la descripción de *Macrobrachium tuxtlaense*, otras siete especies se han descrito: *M. vicconi* Román, Ortega y Mejía, 2000; *M. totonacum* Mejía, Álvarez y Hartnoll, 2003; *M. sbordonii* Mejía-Ortíz, Baldari y López-Mejía, 2011; *M. oaxacae* Mejía-Ortíz y López-Mejía, 2011;

*M. mazatecum* Mejía–Ortíz y López-Mejía, 2011; *M. jacatepencense* Mejía–Ortíz y López-Mejía, 2011; *M. cosolapaense* Mejía–Ortíz y López-Mejía, 2011.

Dentro de los palemónidos el género *Macrobrachium*, puede considerarse como el más representativo de la familia, se conocen de manera vernácula como langostinos o camarones de río o agua dulce y son altamente apreciados en la cocina por su sabor y el tamaño que llegan a alcanzar, algunos de sus representantes como *M. americanum* Bate, 1868 y *M. carcinus* (Linnaeus, 1758), alcanzan tallas que superan los 40 cm, considerando el segundo par de quelípedos. Alrededor del mundo se han registrado casi 250 especies y subespecies, que tienen una distribución circuntropical (Chace y Bruce, 1993). Como principales características morfológicas presentan un palpo mandibular con tres secciones, dáctilos de los últimos tres pares de pereiópodos simples, presencia de una espina hepática y ausencia de la espina branquiostegal (Holthuis, 1993).

Con referencia a la diferenciación sexual, los machos de manera general son más grandes que las hembras con quelas o pinzas más desarrolladas; durante los estadios juveniles estas diferencias no son tan marcadas y/o cuando los machos adultos pierden sus quelas, al regenerarlas pueden tener un aspecto de hembras. Para distinguir ambos sexos de manera definitiva, se debe examinar el segundo par de pleópodos, en el que en los machos se ubica un *appendix masculina* entre el apéndice interno y el endopodito (Figura 4). Finalmente, la talla a la que se alcanza la madurez sexual es muy variable dentro de cada especie y depende de la época del año y del medio en que se encuentre (Guzmán, 1987).

## 2.2 Sistemática de los langostinos

La clasificación del género *Macrobrachium* de acuerdo con Ahyong (2011) es la siguiente:

- Phylum **Arthropoda Von Siebold, 1848**
- Subphylum **Crustacea Brünnich, 1772**
- Clase **Malacostraca Latreille, 1802**
- Subclase **Eumalacostraca Grobben, 1892**
- Superorden **Eucarida Calman, 1904**
- Orden **Decapoda Latreille, 1802**
- Suborden **Pleocyemata Burkenroad, 1963**
- Infraorden **Caridea Dana, 1852**
- Superfamilia **Palaemonoidea Rafinesque, 1815**
- Familia **Palaemonidae Rafinesque, 1815**
- Subfamilia **Palaemoninae Rafinesque, 1815**
- Genero ***Macrobrachium* 248 spp**

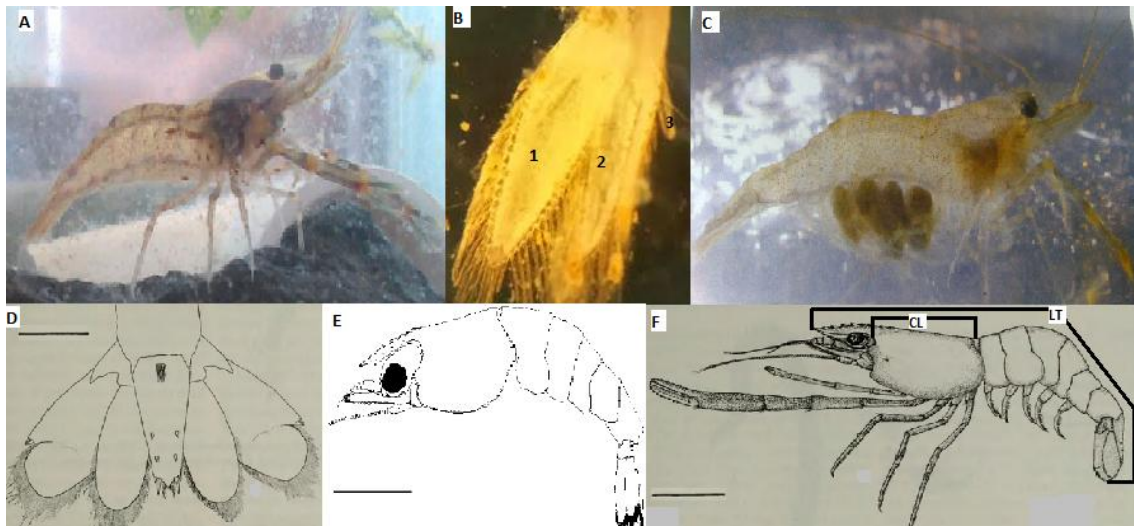
**Tabla 1.** Especies con desarrollo abreviado, distribuidas en las vertientes del Pacífico y del Atlántico mexicano.

<b>Especies de <i>Macrobrachium</i></b>	<b>Autores</b>	<b>Ubicación</b>
<b>Especies estigobias</b>		
<i>M. villalobosi</i>	Hobbs, 1973	Oaxaca
<i>M. acherontium</i>	Holthuis, 1977	Tabasco
<i>M. sbordonni</i>	Mejía-Ortíz, Baldari y López-Mejía, 2008	Oaxaca
<b>Especies epígeas</b>		
<i>M. tuxtlaense</i>	Villalobos y Álvarez, 1999,	Veracruz
<i>M. vicconi</i>	Román et al., 2000	Chiapas
<i>M. totonacum</i>	Mejía et al., 2003	Veracruz
<i>M. cosolapaense</i>	Mejía-Ortíz y López-Mejía, 2011	Veracruz
<i>M. jacatepecense</i>	Mejía-Ortíz y López-Mejía, 2011	Veracruz
<i>M. mazatecum</i>	Mejía-Ortíz y López-Mejía, 2011	Veracruz
<i>M. oaxacae</i>	Mejía-Ortíz y López-Mejía, 2011	Oaxaca

A los miembros del género *Macrobrachium* se les encuentra en cualquier parte de la zona tropical del planeta, determinada por la isoterma de los 18°C (Guzmán *et al.*, 1982). Estos crustáceos habitan lugares de climas tropicales, distribuyéndose desde el nivel del mar hasta altitudes por encima de los 1,000 msnm (Guzmán, 1987). Para México se tienen reportadas 20 especies (más una exótica), que se han registrado en las vertientes del Pacífico y Atlántico; 10 de ellas con desarrollo larval extendido, mientras que las otras 10, están estrictamente confinadas a cuerpos de agua dulce y muestran dentro de su ciclo de vida un desarrollo larval abreviado (Tabla 1).

### 2.3 Sinopsis de *M. tuxtlaense*

Villalobos y Álvarez (1999), describieron una especie totalmente dulceacuícola, perteneciente al género *Macrobrachium* denominada *M. tuxtlaense* que es endémica de la región de Los Tuxtlas, Veracruz y se relaciona estrechamente con el grupo *M. acherontium*, *M. vicconi* y *M. villalobosi*, en esta publicación se define que *M. tuxtlaense* presenta un desarrollo parcialmente abreviado, el cual coincide con su presencia en aguas oligotróficas semejantes a los pequeños arroyos de montaña o cuerpos de agua dentro de las cuevas. Esto último lo convierte en una forma que resalta desde el punto de vista ecológico-evolutivo, por haber podido adaptarse a aguas pobres en nutrientes. Aunado a esto se considera que *M. tuxtlaense* se encuentra amenazada, ya que posee una capacidad de dispersión muy limitada presentándose únicamente en los arroyos tributarios del lago de Catemaco, un área que está siendo afectada por la deforestación y el incremento del pastoreo de ganado (Álvarez *et al.*, 2002).



**Figura 1.** *Macrobrachium tuxtlaense*, A, vista lateral de un macho; B, appendix masculina en el segundo pleópodo, 1) exopodito, 2) endopodito, 3) apéndice masculino; C, vista lateral de una hembra ovígera; D, vista dorsal de los urópodos y del telson; E, vista lateral donde se observan en el rostro entre 9-11 espinas dorsales, 2 espinas ventrales y los ojos con desarrollo normal; F, largo total (LT) y largo del cefalotórax (CL). Escala 2 mm (D), 5 mm (F), 1 mm (E). (D-F) imágenes tomadas y modificadas de Villalobos y Álvarez 1999 y (E) imagen tomada y modificada de Álvarez *et al.*, 2002.

Los organismos de *M. tuxtlaense* se distinguen por presentar ojos con desarrollo normal, el rostro alcanza el margen distal del escafocerito y se encuentra armado con 9 a 11 dientes dorsales y 2 ventrales, el telson es tan largo como 1.2 veces la longitud de la sexta somita abdominal, el primer par de pereiópodos con el carpo tan largo como 1.54 veces la longitud de la quela, el segundo par de pereiópodos está cubierto con gránulos y espinas pequeñas, el isquio es tan largo como el mero y el carpo, y la longitud del último 0.53 de la quela (Villalobos y Álvarez, 1999) (Figura 1D-F).

En lo que respecta a la biología de este crustáceo, sólo se sabe que su desarrollo larval está integrado por 5 etapas larvales antes de alcanzar su etapa juvenil. El juvenil es considerado aquel estadio en que todos los apéndices, así como los patrones de espinulación y de segmentación están completos (Álvarez *et al.*, 2002).

## 2.4 Fecundidad

De acuerdo con Mayr (1968), la fecundidad es el potencial reproductivo medido por la cantidad de gametos producidos, en particular ovocitos. Mientras que Santos (1978), define la fecundidad como el número de huevos puestos por una hembra en cada desove. De acuerdo con Bond y Buckup (1982), la fecundidad es el número de huevos puestos por desove, encontrados y adheridos en los pleópodos de la hembra, definición que hasta hoy se utiliza. Lobão *et al.* (1986), observaron que no todos los huevos incubados por una hembra son viables, y a veces el número de larvas eclosionadas es inferior al número de huevos producidos, por esta razón es importante evaluar la fertilidad de la hembra, esto es, el número de larvas producidas en la misma

puesta. Por lo tanto, la fecundidad y la fertilidad son dos parámetros de importancia para comprender la dinámica de una población.

## 2.5 Ecología de poblaciones

Se entiende por población a un grupo de organismos de la misma especie que ocupan un espacio particular en un momento dado (Krebs, 1994). Las poblaciones presentan un conjunto de características que son medidas estadísticas colectivas y que no pueden ser aplicadas a los individuos que las componen, estas características, conocidas como propiedades emergentes de las poblaciones, son de tres tipos generales:

- a) Descriptores de la abundancia. Es común que se utilice alguna medida de densidad (individuos por unidad de área).
- b) Descriptores de la dinámica numérica interna. En este rubro se encuentran principalmente las tasas de natalidad y mortalidad y las de inmigración y emigración.
- c) Estructura poblacional. Se refiere a la proporción de individuos de distintas categorías y pueden ser descritas en diferentes términos;
  - Estructura de edades o tallas (Krebs, 1994)
  - Estructura genética (Silvertown y Lovett-Doust, 1993)
  - Estructura espacial (Krebs, 1994).
  - Proporción de sexos (Smith, 1996)
  - Estructura de estadios. Describe el número relativo de individuos en los diferentes estadios en que está dividido el ciclo de vida de un organismo (Krebs, 1994)

### 2.5.1 Demografía

La demografía constituye una herramienta de trabajo fundamental para la ecología de poblaciones, pues comprende una serie de métodos que permiten analizar y describir de manera numérica la estructura y dinámica de las poblaciones a través del tiempo, a partir del conocimiento de las tasas de nacimiento, crecimiento y mortalidad, las cuales describen el desarrollo de los individuos durante el ciclo de vida (Soberón, 1987; Franco, 1990). La respuesta de estas tasas al ambiente particular en el que se desarrollan los organismos determina la dinámica poblacional en un tiempo ecológico (Caswell, 1989), mientras que en un contexto evolutivo, las predicciones acerca de estas respuestas permiten analizar la intensidad de la selección natural sobre algunas características de la historia de vida de las especies estudiadas (Stearns, 1992).

Los estudios demográficos permiten conocer no sólo el número de individuos de una población, sino cómo y por qué este número cambia a través del tiempo. Este estudio de la dinámica de una población nos lleva al conocimiento de tres aspectos fundamentales a nivel poblacional:

- a) La tasa de cambio de la población como resultado de la eclosión, muertes, inmigración y emigración.
- b) Algunos atributos de la historia de vida de los organismos, por ejemplo la edad de la primera reproducción, el número de eventos reproductivos a través del ciclo de vida, el número de descendientes en cada evento reproductivo y la longevidad máxima.
- c) Proyecciones sobre el futuro de la población asumiendo que las condiciones iniciales permanecen constantes (Franco, 1990; Stearns, 1992).

### 2.5.2 *Tablas de vida*

En una tabla de vida se incluyen los datos de sobrevivencia, mortalidad y reproducción de los individuos de una población, generalmente clasificados por categorías de edad o talla; esto permite, entre otras cosas, ubicar las edades más vulnerables o en las que se da una mortalidad más significativa y cuantificar el crecimiento de la población. La primera tabla de vida que se construyó para una población humana es atribuida a Aemilius Macer (225 a. C.), de la Roma antigua, y en ella se presentaba un estimación de la esperanza de vida de un individuo a una edad particular (Larson, 1992; Ricklefs, 1996). Dada la importancia que adquirió el uso de tablas de vida en poblaciones humanas, esta herramienta se extendió a poblaciones animales y vegetales. La primera tabla de vida empleada para una población animal fue la de Pearl y Parker (1921), calculada a partir de un estudio de laboratorio en la mosca de la fruta, *Drosophila melanogaster* (Ricklefs, 1996), en tanto que para poblaciones vegetales su uso es más reciente *Phlox drmmondii* (Leverich y Levin, 1979). A partir de esas fechas, los análisis demográficos en plantas utilizando las tablas de vida se han vuelto relativamente frecuentes, sobre todo en poblaciones forestales (Leverich y Levin, 1979).

Una tabla de vida considera las diferencias demográficas que existen entre los individuos de los distintos estadios del ciclo de vida mediante la clasificación de la población según su estructura de edades y es posible utilizar este tipo de análisis aun cuando hay sobreposición de generaciones (Begon y Mortimer, 1986). El hecho de que los individuos de una población presenten heterogeneidad, puede ser un factor importante para el crecimiento poblacional. Los factores que determinan estas diferencias son diversos e inherentes a cada especie. Tradicionalmente se ha supuesto, generalmente en poblaciones animales, que las diferencias entre los individuos de una misma población están dadas principalmente por la edad. De este modo, resulta útil dividir a la población en grupos de edad, con el objeto de calcular las tasas de sobrevivencia y fecundidad específicas para cada clase.

Hay dos tipos de tablas de vida en ecología de poblaciones; su diferencia radica en la forma en cómo los datos son obtenidos. En las tablas de vida de “cohorte” (dinámicas u horizontales) se estudia una sola cohorte de individuos (es decir, un grupo de individuos nacidos en un mismo intervalo de tiempo) desde su nacimiento hasta la muerte del último sobreviviente y a partir de éstos se calculan las tasa de sobrevivencia y mortalidad por categoría.

El segundo tipo de tabla de vida llamada “estática” (llamada específica en el tiempo o vertical), es comúnmente utilizada para organismos iteróparos de vida larga

con generaciones superpuestas, incluso cuando los organismos son sésiles. En las tablas de vida estáticas los datos de sobrevivencia y mortalidad por categoría de edad son obtenidos a partir del análisis de la estructura de edades de la población (Odum, 1985; Begon *et al.*, 1986; Krebs, 1994).

La tabla de vida está compuesta por una serie de columnas que están encabezadas por la designada como  $x$ , la cual indica (y numera) las diferentes edades o etapas del ciclo de vida. La segunda columna,  $n$ , incluye la mayor parte de los datos brutos obtenidos de la población e indica el número de individuos sobrevivientes observados en el intervalo de edad  $x$ . La columna  $l$ , indica la proporción de la cohorte original que sobrevive al inicio de la edad  $x$ . Ésta columna está encabezada por un valor estandarizado  $l_0$  de 1,000, o en ocasiones de 1.00 o 100, y todos los valores siguientes son calculados a partir de éste (Begon *et al.*, 1986; Krebs, 1989; Smith, 1996).

La columna  $l_x$  es la base para la construcción de una curva de sobrevivencia, a través de la cual se puede comparar la sobrevivencia entre sexos, entre cohortes originados en diferentes años, entre poblaciones y entre especies. Una curva de sobrevivencia muestra los cambios en el número de individuos de la cohorte a través del tiempo, desde el momento en que nacen hasta que mueren. Ésta se obtiene graficando la proporción de sobrevivientes a través del tiempo. Con el objeto de facilitar los análisis comparativos las curvas de sobrevivencia siempre se realizan calculando el logaritmo de  $l_x$ , o bien graficando  $l_x$  en una escala logarítmica en el eje de las ordenadas contra la edad (Krebs, 1994; Smith, 1996).

Las curvas de sobrevivencia son modelos conceptuales y suelen ser clasificadas de acuerdo a tres tipos hipotéticos propuestos por Pearl (1928) y retomados por Deevey (1947); curvas de tipo I, II y III., de acuerdo con el patrón de mortalidad de los individuos, es decir, si la mortalidad se encuentra concentrada hacia el final de la esperanza de vida, se mantiene más o menos constante o se concentra en las edades iniciales, respectivamente. Su validez depende de la veracidad de la tabla de vida y particularmente de los datos de la columna  $l_x$ . Aunque la tabla de vida y respectiva curva de sobrevivencia representan el comportamiento típico de la población bajo estudio, no siempre se ajustarán a los modelos hipotéticos establecidos. La tabla de vida describe el comportamiento de la población en un lugar y tiempo específico, bajo condiciones ambientales específicas y asumiendo que presenta una distribución estable de edades (Smith, 1996).

La mortalidad se registra en la columna  $d_x$ , que corresponde a la proporción de la cohorte original que muere durante cada intervalo  $x$  a  $x+1$  y se calcula como la diferencia entre  $l_x$  y  $l_{x+1}$ . La tasa de mortalidad específica de cada categoría de edad,  $q_x$ , puede ser considerada como la "probabilidad" media de morir que tiene un individuo de la categoría  $x$ . La variable  $q_x$  es equivalente a  $1-p_x$ , donde  $p$ , indica la probabilidad de sobrevivencia de los organismos de la categoría  $x$  (Begon *et al.*, 1986; Krebs, 1989; Smith, 1996).

El conocimiento de la biología y el potencial de crecimiento de una población de crustáceos resultan cruciales para el estudio de su dinámica y para definir procedimientos de manejo. La determinación de la capacidad de reproducción de una o varias especies constituye un aspecto fundamental en el estudio de poblaciones de organismos vivos. La elaboración de tablas de vida permite la estimación de los estadísticos necesarios para caracterizar dichas poblaciones (Rabinovich, 1980).



El análisis de las tablas de vida demográficas permiten obtener el máximo aprovechamiento de los estudios de dinámica poblacional, pues a partir del registro específico de la mortalidad y reproducción que ocurre en una población se puede calcular la supervivencia y los valores de la frecuencia y cantidad de reproducción que, junto con las características de crecimiento poblacional y morfología, reflejan las estrategias de la historia de vida de una población que presenta como respuesta a los factores bióticos y abióticos del medio en que se desarrolla (Begon *et al.*, 1990).

Debido a que gran parte de los estudios sobre el género *Macrobrachium* son de tipo monográfico, enfocados principalmente a su distribución y taxonomía (Holthuis, 1952, 1955; Villalobos, 1967), existe la necesidad de realizar trabajos que aporten conocimientos sobre aspectos como: el tamaño y número de huevos por hembra por evento reproductivo, duración del periodo del desarrollo embrionario, así como la demografía de la especie, como son las tasas de mortalidad y natalidad.

El presente estudio fue realizado en el laboratorio de la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR), en el Instituto de Biología, UNAM, con el propósito de contribuir con aspectos demográficos y del desarrollo embrionario de *M. tuxtlaense* (Villalobos y Álvarez, 1999), ya que esta especie dentro de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), está catalogada como vulnerable por su estrecha distribución en un pequeño afluente, se estima que de menos de 10 km de largo, del río Las Margaritas a 20 km al oeste de la ciudad de Catemaco, Veracruz. Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN, 2014).

## 2. ANTECEDENTES

La familia Palaemonidae se encuentra entre los grupos de decápodos dulceacuícolas mejor estudiados, la mayoría de los trabajos que se han realizado sobre palemónidos son de tipo taxonómico, ecológico, distribución y aspectos generales de su biología (Holthuis, 1952, 1955; Villalobos, 1967, 1982; Villalobos *et al.*, 1993; Camacho *et al.*, 1997).

Sollaud (1923), asumió el origen marino de la familia Palaemonidae y describió tres tipos básicos de desarrollo larval: marinos y estuarino con un desarrollo extendido (10-13 estadios), estrictamente dulceacuícolas (1-3 estadios) y dulceacuícolas con sólo un estadio larval (Fielder, 1970).

Holthuis (1952) publicó una monografía sobre los Palaemonidae de América, donde incluyen las especies del género *Macrobrachium*, tanto en la vertiente del Atlántico como para la del Pacífico de América y aportó información acerca de aspectos de su biología, fecundidad y hábitat.

Rodríguez de la Cruz (1965, 1968), realizó contribuciones sobre el conocimiento de los palemónidos de México como especies de importancia económica; incluyendo las especies del Atlántico y vertiente oriental de México, con descripción de dos nuevas y las especies del Golfo de California con notas sobre la biología de *M. americanum*.

Villalobos (1967), describió a *M. acanthochirus* al sur-oeste de México, y en 1969, escribió sobre problemas de especiación de un grupo de organismos del género *Macrobrachium*, pertenecientes al complejo Olfersii.

Fielder (1970), estudió el desarrollo larval de *Macrobrachium australiense* en condiciones de laboratorio. Observó que esta especie tiene un desarrollo de tipo abreviado y pasa por tres estadios durante 10 días antes de llegar a la etapa juvenil, reportó que la hembra ovígera presenta de 97 a 197 huevos grandes y concluyó que todo el desarrollo se lleva a cabo en agua dulce.

Choudhury (1970), publicó la descripción detallada del desarrollo larvario extendido (estuarino) de *Macrobrachium acanthurus* en condiciones de laboratorio, el cual tiene un total de 12 estadios en un periodo de 66 días; en 1971, presentó las observaciones de apareamiento, fecundación, incubación y eclosión de las larvas de la misma especie.

Williamson (1972), describió por primera vez 8 estadios larvales de la que se consideraba única especie marina: *Macrobrachium intermedium* y lo comparó con el ciclo larvario de especies de desarrollo extendido.

Greenwood *et al.*, (1976), analizaron el desarrollo de tipo extendido de *Macrobrachium novaehollandiae* en condiciones de laboratorio, determinaron que la hembra producía 3,740 huevos pequeños, así como la observación de los 10 estadios larvales en 42 días.

Guest (1979), evaluó los efectos de la salinidad y la temperatura en *Macrobrachium amazonicum*, durante el desarrollo reportó que la especie pasa por 9 estadios larvales en 26 días y que tuvo un mayor porcentaje de sobrevivencia a una salinidad de 10‰ a una temperatura de 24 °C.

Holtschmit y Feiler (1984), establecieron los valores de las salinidades óptimas para la sobrevivencia durante el desarrollo de las larvas de *M. americanum*, haciendo una comparación con trabajos anteriores.

Pereira (1986), describió seis especies de *Macrobrachium* para Venezuela, posiblemente todas de desarrollo abreviado pero solo registró 4 hembras ovígeras.

Samuel *et al.* (1987), obtuvieron en condiciones de laboratorio el desarrollo abreviado de *M. malayanum*, reportaron que este langostino pasa por 3 estadios larvales y lo compararon con otras especies con el mismo tipo de desarrollo.

Magalhães y Walker (1988), documentaron el desarrollo larval de algunas especies de palemónidos amazónicos e identificaron los posibles factores ecológicos que pueden influir en el desarrollo, además de cuantificar las diferencias de la biología larval y morfología entre las especies.

Joseph (1989), describieron el desarrollo larval de *Macrobrachium hainanense* en condiciones de laboratorio. El tiempo de incubación fue de 37 días y presentó 3 estadios larvales en sólo 4 días, concluyendo que el tipo de desarrollo es abreviado.

Graziani *et al.* (1993), desarrollaron un estudio sobre el comportamiento reproductivo y fertilidad en *Macrobrachium carcinus*, el cual indicó que la fecundidad es muy grande y está relacionada con la edad de la hembra, lo cual indica que va aumentando conforme la hembra llega a su madurez.

Jalihal *et al.* (1993), describieron 3 patrones básicos de desarrollo larval para el género *Macrobrachium*: extendido o normal (8-20 estadios), parcialmente abreviado (2-3 estadios) y completamente abreviado con 1 sólo estadio larval.

Pereira y García (1995), postularon que en Sudamérica existen por lo menos 29 especies de langostinos con desarrollo abreviado y describe este tipo de desarrollo para la especie venezolana *Macrobrachium reyesi*. Realizaron la descripción morfológica de 5 estadios larvales durante 27 días y observaron que las hembras producen de 15 a 25 huevos.

Molinero-Vargas (1996), realizó un estudio sobre la biología del langostino *Macrobrachium hobbsi* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

Signoret *et al.* (2000), describieron por primera vez para México el desarrollo de tipo abreviado de una especie no descrita del género *Macrobrachium* del estado de Chiapas, realizaron la caracterización morfológica de los tres estadios por los que pasa en un lapso de 24 días, las hembras de esta especie presentaron un promedio de 25 huevos.

Villalobos y Álvarez (1999), realizaron la descripción de una nueva especie: *Macrobrachium tuxtlaense* y reportaron que ésta presenta un desarrollo de tipo parcialmente abreviado y describieron la morfología del primer estadio.

Román *et al.* (2000), realizaron la descripción de *M. vicconi*, especie epigea con desarrollo parcialmente abreviado reportando datos de fecundidad y hábitat.

Mejía-Ortiz *et al.* (2001), contribuyeron al conocimiento de tres aspectos de la biología reproductiva como: fecundidad, talla de hembras ovígeras y tamaño de huevo de tres especies de langostinos en el río Huitzilapan, Veracruz.

Álvarez *et al.* (2002), describieron el desarrollo larval de *Macrobrachium tuxtlaense* en condiciones de laboratorio; reportaron que las hembras presentan de 2 a 20 huevos, las larvas pasan por cinco estadios en 47 días en condiciones estrictamente dulceacuícolas. Concluyeron que el desarrollo es de tipo parcialmente abreviado ya que en el estadio 5 se observan características de un juvenil.

González-Ramírez (2002), hizo la descripción del desarrollo larval de *Macrobrachium sp.* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) en condiciones de laboratorio. Reportó que las hembras presentan de 6-21 huevos. Las larvas pasan por 5

estadios en un intervalo de 21-33 días en condiciones estrictamente dulceacuícolas. Concluyó que el desarrollo es de tipo parcialmente abreviado ya que después del estadio 5 presentan características de un organismo juvenil, similar a *M. tuxtlaense*.

Mejía *et al.* (2003), describen una nueva especie epigea con desarrollo abreviado (*M. totonacum*) en el río San Antonio al norte de Oaxaca, México.

Da Silva *et al.*, (2004) realizaron un estudio de fecundidad y fertilidad de *Macrobrachium amazonicum*, que analizaron por clases de peso y la cual indicó que esta especie tiene una fecundidad menor, de alrededor de 1,550 huevos, que la de otras especies comerciales.

### **3. HIPOTESIS**

En los sistemas acuáticos interactúan factores bióticos y abióticos que propician un ambiente dinámico, por lo que se presupone que tal variabilidad influirá en la distribución poblacional de *Macrobrachium tuxtleense*.

### **4. OBJETIVO GENERAL**

Describir las principales características demográficas de *Macrobrachium tuxtleense* a través de un estudio poblacional en campo y laboratorio.

#### **5.1 Objetivos particulares**

- a. Determinar la duración del desarrollo embrionario.
- b. Describir los principales parámetros demográficos a través de la construcción de tablas de vida.
- c. Calcular la tasa de crecimiento durante la etapa larval.
- d. Determinar la distribución de *M. tuxtleense* en los dos principales ríos donde se distribuye: río Cuetzalapan y río Las Margaritas.

## 5. ÁREA DE ESTUDIO

La región de Los Tuxtlas se localiza en la porción centro-oriental del estado de Veracruz, constituye un complejo de volcanes y pequeñas sierras que sobresalen de la planicie costera veracruzana. Se sitúa entre los 18° 10' y 18° 45' de latitud Norte y los 95° 42' y 95° 27' de longitud Oeste, limitada al norte y al este por el Golfo de México y al oeste y sur por la planicie costera. Topográficamente presenta una gran heterogeneidad pues su altitud puede modificarse abruptamente desde el nivel del mar hasta niveles que superan los 1,000 msnm. (Andrle, 1964).

### 6.1 Geología y orografía

Geológicamente, la región de Los Tuxtlas forma parte de la extensión más oriental del eje Neovolcánico transversal (Dirzo *et al.*, 1997). Está integrada por un grupo de montañas que abarcan una extensión de 40 km de ancho. El suelo se encuentra cubierto por material volcánico que data del Oligoceno reciente (inicia hace 33.9 millones de años y acaba hace 28.4 millones de años), y que se compone principalmente por arenas y cenizas (Ríos, 1952). Los volcanes más conocidos por su altura son el volcán San Martín con 1,700 msnm, el volcán Santa Marta con 1,600 msnm y el volcán San Martín Pajapan con 1,145 msnm (Lot, 1976). En lo que respecta a la costa, dominan ambientes de dunas que se interrumpen ocasionalmente por acantilados rocosos (Coll de Hurtado, 1970).

### 6.2 Hidrografía

La sierra de Los Tuxtlas se encuentra entre zonas fluviales formadas por las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos (Lot, 1976). La heterogeneidad topográfica de Los Tuxtlas, permite la existencia de una gran variedad de ambientes acuáticos, litoral rocoso, litoral arenosos, manglar, ríos y lagos (Andrle, 1964). Los ríos varían de arroyos de montaña, formados en ojos de agua como el río Agua Fría, que es perenne y desemboca en la Laguna Escondida, hasta caudalosos ubicados en la planicie costera, como es el caso del río Maquinas. Existe también, una gran cantidad de lagunas formadas en conos volcánicos o en depresiones entre las montañas, tal es el caso de laguna Escondida, laguna Encantada, laguna Zacatal y el lago de Catemaco (Andrle, 1964; Coll de Hurtado, 1970; Dirzo, 1991), este último, tercero en dimensión en nuestro país, es el más importante en la región, además de que da origen a ríos caudalosos como es el río Grande de San Andrés, ubicado en la vertiente sureste (Lot, 1976).

Los ríos Las Margaritas y Cuetzalapan se encuentran dentro de la subcuenca del lago de Catemaco, el cual se localiza en el Macizo Volcánico de Los Tuxtlas, en el sureste del estado de Veracruz, México, formando parte de la cuenca del río Papaloapan (Figura 2).



**Figura 2.** Área de estudio. Lago de Catemaco (ríos Cuetzalapan y Las Margaritas), Veracruz, México.

### 6.3 Vegetación

El tipo de vegetación que caracteriza a Los Tuxtlas está definido por la existencia de nueve biotipos típicos de la región siendo estos: bosque caducifolio, encinar, manglar, sabana, selva alta perennifolia, selva baja perennifolia, selva mediana subcaducifolia, pinar y vegetación costera (Sousa, 1968).

### 6.4 Clima

El clima de la zona es húmedo cálido, la precipitación pluvial promedio anual es de 1,935.3 mm, cuyo mínimo (25.6 mm) ocurre en marzo y el máximo (445.9 mm) en septiembre, la temperatura promedio anual es de 24.1 °C con un mínimo de 16.2 °C y un máximo de 34.3 °C. De noviembre a enero dominan los vientos del norte y el resto del año los del noreste. Los ríos Las Margaritas y Cuetzalapan, son algunos de los principales que abastecen de la precipitación pluvial al lago de Catemaco (Pérez y Torres, 1992).

## 6. MATERIAL Y MÉTODO

### 7.1 Trabajo de campo

Para llevar a cabo este estudio se realizaron cuatro muestreos: mayo y septiembre del 2012, junio del 2013 y enero del 2014 en los ríos de Las Margaritas y Cuetzalapan correspondientes a la subcuenca del lago de Catemaco en la región de Los Tuxtlas, Veracruz (figura 2); con la finalidad de coleccionar lotes de organismos (machos, hembras y hembras grávidas), para analizar aspectos de su dinámica poblacional, caracterizar la dinámica hidrológica del hábitat de la especie.

**Tabla 2.** Estaciones de muestreo del río Cuetzalapan

Río Cuetzalapan	Coordenadas	
	Latitud Norte	Longitud Oeste
1	18°22'35.16",	95° 0'55.34"
2	18°22'45.24",	95° 1'9.25"
3	18°23'15.37",	95° 0'57.94"
Río Las Margaritas		
4	18°22'15.72"	95° 1'3.72"
5	18°22'18.90"	95° 1'23.66"

#### 7.1.1 Caracterización del hábitat

Para analizar las posibles diferencias en temporalidad en el hábitat de *M. tuxtlaense* se establecieron 5 estaciones de las cuales tres se ubican en el río Cuetzalapan a 20 km al oeste de la Ciudad de Catemaco, Veracruz, desde el puente carretero hasta la desembocadura del río en el lago de Catemaco y dos estaciones más en el río Las Margaritas a 21 km de la misma manera (Figura 3; Tabla 2).





**Figura 3.** Estaciones de muestreo en el área de estudio.

### *7.1.2 Colecta de organismos*

Las capturas se realizaron durante el día, entre la hojarasca del fondo y la vegetación riparia de los ríos, utilizando redes de cuchara con apertura de malla de 3 mm y de forma manual.

Todo el material recolectado fue transportado vivo a la CNCR del Instituto de Biología (IB) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) en la Ciudad de México, en una cubeta de plástico de 20 lt con aireación constante y plantas acuáticas, que sirvieron como sustrato y refugio para los langostinos, en los muestreos mayo-septiembre de 2012 y enero de 2014.

Para el muestreo de junio de 2013, los organismos fueron preservados y transportados a la CNCR del IB, en algodón con alcohol al 70% y en bolsas de plástico. En el laboratorio fueron separados por sexo; los machos, hembras y juveniles fueron colocados en frascos con alcohol al 70%, mientras que las hembras ovígeras se conservaron en Buffer PBS con Formol al 2.5%

## **7.2 Trabajo de laboratorio (muestreo junio de 2013)**

### *7.2.1 Determinación del sexo*

Los organismos recolectados se les determinó sexualmente por la presencia de un *appendix masculina* localizado en el margen interno del endópodo del segundo pleópodo de los machos (Figura 1B).

### *7.2.2 Medición de los organismos*

Los langostinos colectados fueron divididos en tres grupos: machos, hembras y hembras ovígeras. Para la medición de cada organismo, se utilizó un vernier con precisión de 0.05 cm para obtener datos de su morfometría básica. Para la totalidad de los organismos se tomaron dos medidas del cuerpo: longitud total, que va de la punta del rostro a la punta del telson, y la longitud del cefalotórax, del margen posterior de la órbita ocular al margen posterior del caparazón (Figura 1F).

### *7.2.3 Peso húmedo*

Para los organismos que se conservaron en alcohol al 70 % se procesaron para obtener su peso húmedo; fueron puestos los ejemplares en charolas con la caída de agua corriente por 1 hora hasta alcanzar una rehidratación para ser pesados en una balanza ( $\pm 0.01$  gr) TPM-HZT-B5000.

## **7. ASPECTOS DE LA DIANAMICA POBLACIONAL**

### **8.1 Distribución de tallas**

De los dos ríos de colecta (Cuetzalapan y Las Margaritas, 2013). Se determinó la distribución de tallas de los organismos por río y sexo. Considerando las 2 medidas morfométricas utilizadas (LT y LC). Se hicieron pruebas de ajuste de normalidad por diferencias entre localidad de muestro, localidad y sexo y diferencias intersexuales, con los valores agrupados de cada colecta, por medio de la prueba de Kolmogorov Smirnov ( $p=0.05$ ), empleando el software JMP 10.0.

### **8.2 Diferencias poblacionales en la localidad**

Con el propósito de generar información que no permitiese diferenciar las poblaciones en los ríos colectados, se calcularon diferentes relaciones morfométricas de *Macrobrachium tuxtleense*. Con los registros de Longitud Total, Longitud Cefalotórax y Peso Húmedo, se determinaron a partir de modelos de regresión potencial las siguientes relaciones: LC-LT y LT-PH, para los organismos colectados en los dos ríos, además se tomó en consideración la agrupación de los sexos y por separado.

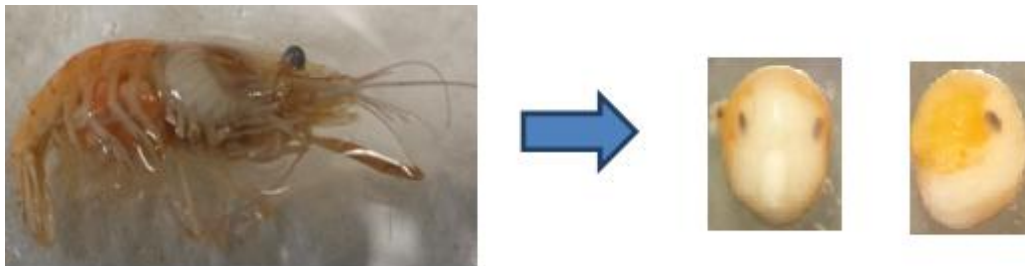
También se determinó si había diferencias en la estructura de la población de los langostinos que se colectaron en los diferentes ríos por el posible efecto de diferencias en el hábitat. Para ello se agruparon los langostinos colectados por río y sexo, para contrastarlos con las variables de LT y LC, por medio de un análisis factorial y comparando las distribuciones de talla correspondientes.

### 8.3 Fecundidad

A las hembras ovígeras se les separó la masa ovígera (Figura 4). La fecundidad fue calculada para cada una de ellas. Para la biometría de los huevos, se midió el largo (L) y el ancho (A)

### 8.4 Fertilidad

Las hembras ovígeras de los muestreos de mayo-septiembre de 2012 y enero de 2014, fueron separadas individualmente en frascos de plástico de 350 ml cerrados con malla nylon con una abertura de 1.7mm, que se encontraban en un acuario de 20 l, a una temperatura de  $22 \pm 2$  °C, con aireación y filtración constante; se alimentaron diariamente con alimento (TetraMin; TROPICAL GRANULES; 47.5% de proteína) Premium, para peces tropicales bocados pequeños “pellets” hasta que las larvas eclosionaran. Los acuarios se monitorearon 2 veces por día con el fin de observar la sobrevivencia de las hembras, finalmente se llevó registro del tiempo de incubación en cada una de las hembras ovígeras.



**Figura 4.** Obtención de los huevecillos.



**Figura 5.** Acuario en donde se mantuvieron los organismos (machos y hembras), con vegetación acuática.



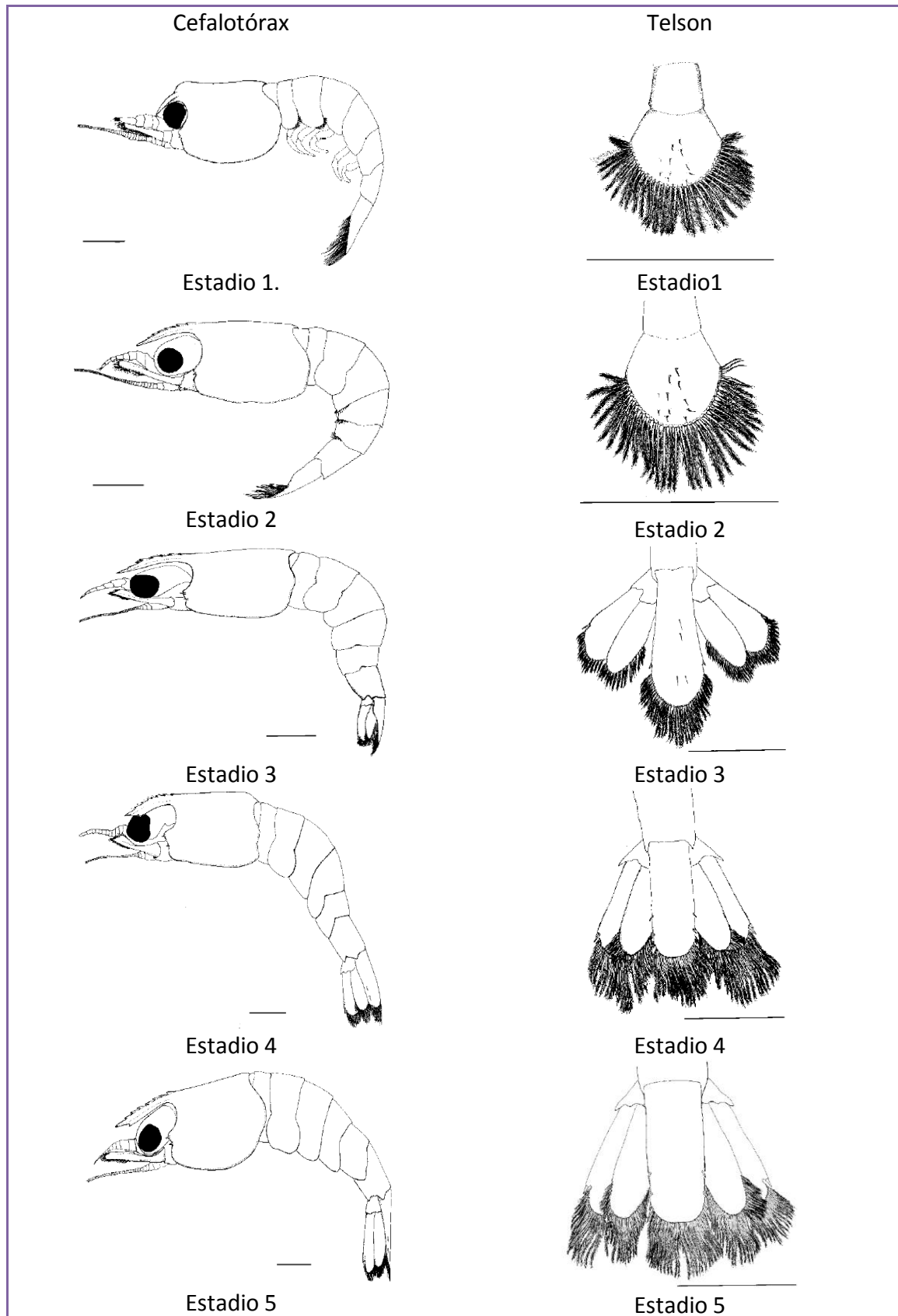
**Figura 6.** Acuarios individuales en donde se cultivaron las larvas eclosionadas.

Las larvas recién eclosionadas fueron separadas en acuarios individuales bajo las mismas condiciones de cultivo en las que se encontraban las hembras ovígeras (Figura 6). Se llevó a cabo una revisión diaria de los acuarios en busca de exuvias y organismos muertos.

En un tercer acuario, se encontraban los organismos machos y hembras que quedaban de cada lote, estos se mantuvieron con las mismas condiciones físico-químicas que los otros dos acuarios, pero en éste se encontraban plantas acuáticas, que funcionarían para protección y para generar un ambiente similar al natural y poder obtener hembras ovígeras en el laboratorio (Figura 5).

Los datos obtenidos se registraron en hojas de cálculo de Excel®. Los organismos muertos y las exuvias fueron preservados en viales con alcohol al 70% (Álvarez *et al.*, 2002).

**Tabla 3.** Características más representativas de cada uno de los estadios de *Macrobrachium tuxtlaense* como son el cefalotórax y el telson (Tomado y modificado de Álvarez *et al.*, 2002).



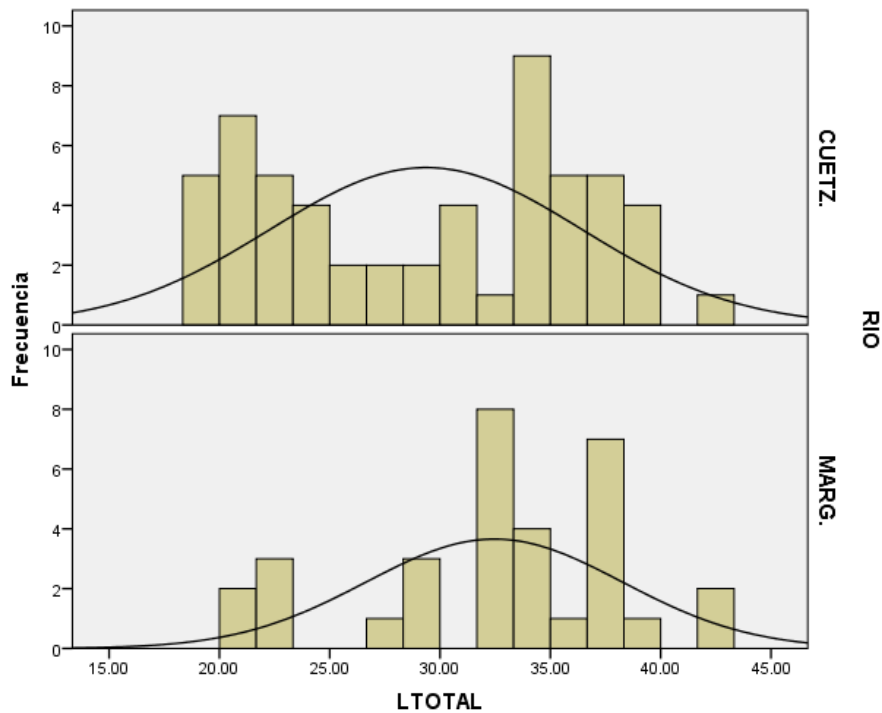
Los estadios fueron numerados progresivamente, correspondiendo cada muda a una etapa del desarrollo de la larva. Se reconoció cada estadio a través de las imágenes presentadas en el Tabla 3 hasta llegar al estadio 5, que de acuerdo con Álvarez *et al.*, (2002), los organismos son muy parecidos en su morfología entre ellos hasta la estadio 7 salvo por la diferencia de talla; usualmente la morfología del telson es el mejor indicador de los diferentes estadios (Pereira y García, 1995; Álvarez *et al.*, 2002) (Tabla 3).

## 8. RESULTADOS

### 9.1 Aspectos de la dinámica poblacional

#### 9.1.1 Distribución de tallas

Del muestreo que se realizó en los ríos Cuetzalapan y Las Margaritas en junio del 2013 se colectaron 88 organismos: 56 en el río Cuetzalapan y 32 en Las Margaritas. Estos langostinos se encontraron en la sección de los ríos asociados con la vegetación riparia y la hojarasca del fondo. En base a la prueba de normalidad, se rechaza la prueba de normalidad, se denota que la distribución de tallas es de tipo bimodal en la población del río Cuetzalapan, el rango de LT varió de 28.42 a 31.93 mm con una media de 30.17, mientras que en el río Las Margaritas se acepta la distribución normal de tallas de la población, el intervalo varió de 31.07 a 35.82 con una media de 33.45 (Tabla 4; Figura 7).



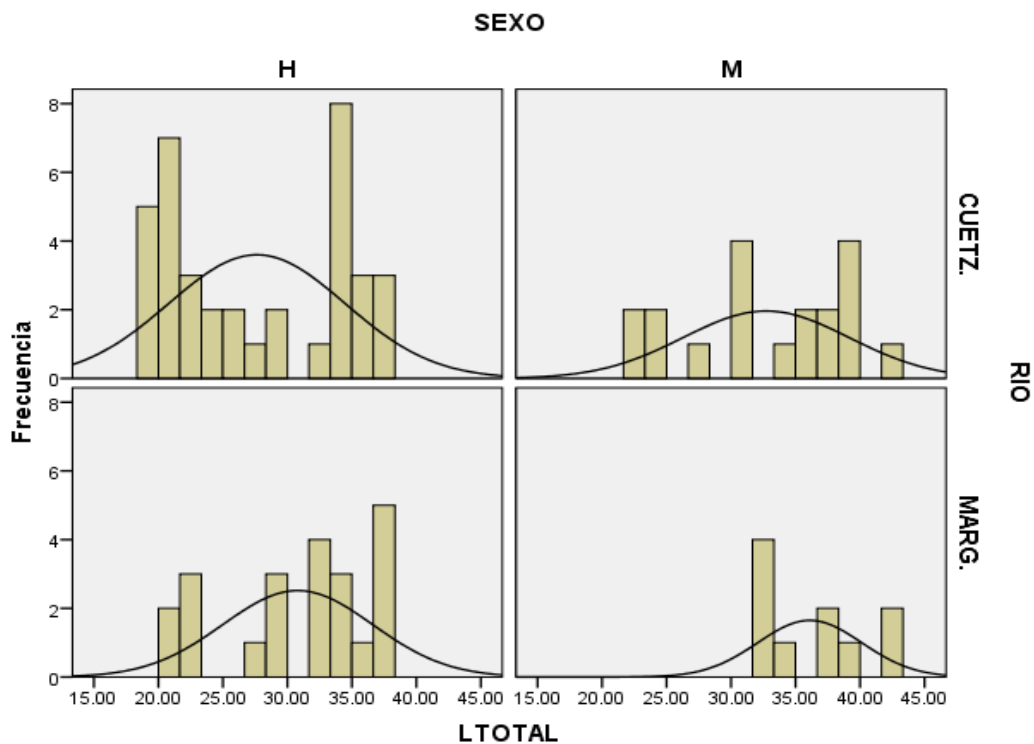
**Figura 7.** Distribuciones de frecuencias de talla por localidades muestreadas, con respecto al parámetro morfológico (LTOTAL).

Las hembras colectadas en el río Cuetzalapan presentaron una distribución de frecuencias bimodal en Longitud Total (LT). El intervalo de talla en la Longitud Total fue de 25.59 a 29.68 con una talla media de 27.63. Los machos no presentan una distribución normal en las tallas para el mismo parámetro morfométrico. Ellos midieron entre 29.86 a 35.56 mm de LT, con una media de 32.71 mm (Tabla 4; Figura 8)

**Tabla 4.** Parámetros merísticos y análisis de distribuciones de *M. tuxtlaense* en los ríos Cuetzalapan y Las Margaritas, Lago de Catemaco, Veracruz junio del 2013.

Río	Sexo	n	LT (mm)	LC (mm)	Prueba de Normal
Cuetzalapan	Hembras	37	27.63 ± 6.83 (25.59 – 29.68)	6.74 ± 1.88 (6.18 – 7.29)	Se rechaza Ho en LT y LC
	Machos	19	32.71 ± 6.43 (29.86 – 35.56)	7.65 ± 1.98 (6.87 – 8.42)	Se rechaza Ho en LT y LC
	Agrupados	56	29.35 ± 7.07 (28.42 - 31.93)	7.05 ± 1.95 (6.72 – 7.67)	Se rechaza Ho en LT y LC
Las Margaritas	Hembras	22	30.80 ± 5.81 (28.14 - 33.45)	7.79 ± 1.25 (7.07 – 8.51)	Se rechaza Ho en LT y LC
	Machos	10	36.10 ± 4.02 (32.16 – 40.03)	8.56 ± 1.10 (7.49 – 9.62)	Se rechaza Ho en LT y LC
	Agrupados	32	32.45 ± 5.81 (31.07 – 35.82)	8.03 ± 1.24 (7.53 – 8.82)	LT acepta normalidad, LC rechaza Ho

\*Media ± D. E., en paréntesis Intervalo de Confianza (IC) del 95%: Limite inferior/Limite superior.



**Figura 8.** Distribuciones de frecuencias de tallas por localidad y sexo, con respecto al parámetro morfométrico (LTOTAL).



En el río Las Margaritas las hembras no presentan una distribución normal en la medida morfométrica (LTOTAL). El intervalo de talla en LT fue de 28.14 a 33.45 mm con una talla promedio de 30.80 mm. En el caso de los machos de igual forma no presentan una distribución normal en el mismo parámetro morfométrico, presentando un intervalo de talla en LT de 32.16 a 40.03 mm con una media de 36.10 mm (Tabla 4; Figura 8).

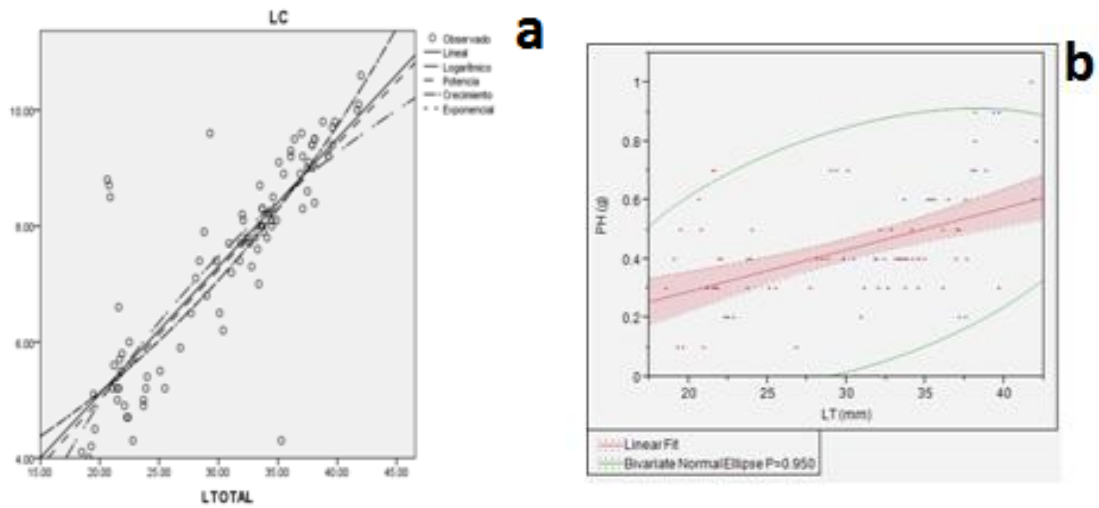
## **9.2 Diferencias poblacionales en la localidad**

En el cálculo de las relaciones de los modelos de LC-LT (lineal) y PH-LT (potencial) para ambos ríos en los datos agrupados y por separado, el modelo de regresión que mejor se ajustó fue el de tipo factorial, en las relaciones del peso húmedo con la longitud total y cefalotórax los valores obtenidos dan a conocer que el crecimiento de *M. macrobrachium* es de tipo alométrico positivo para ambas localidades y sexos (Figura 9).

Se analizó si había diferencias en la distribución poblacional de los langostinos en los dos ríos muestreados por medio de un análisis de varianza, utilizando las dos medidas morfométricas (LT y LC). En este análisis se encontró diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en ambos parámetros para ambas localidades (Figura 10).

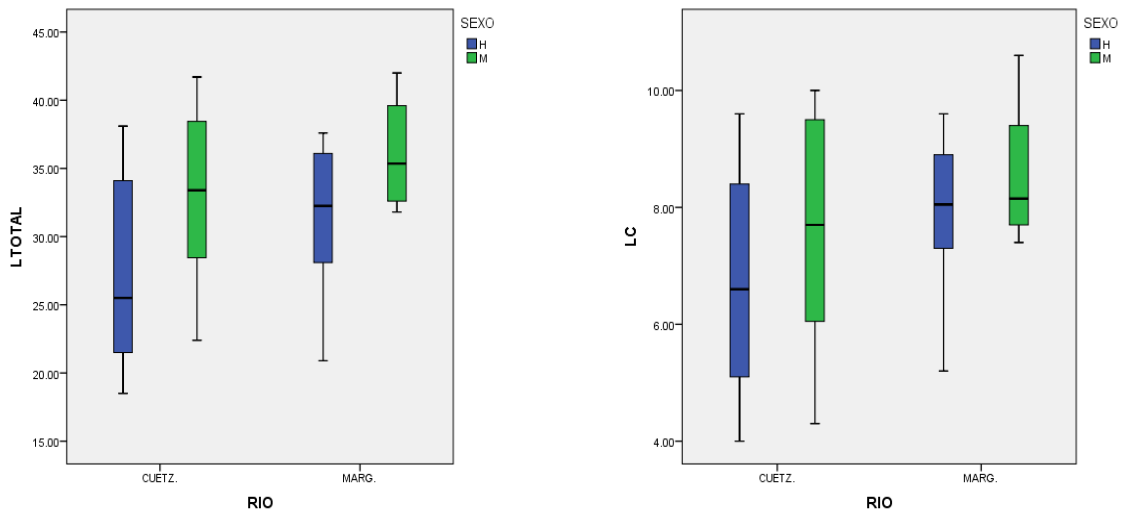
Al realizar el análisis multifactorial concatenando el sexo con la localidad, utilizando la medida morfométrica LT, se determinó que hay diferencias significativas en la distribución de tallas de las poblaciones de langostinos en los dos ríos Cuetzalapan y Las Margaritas en junio del 2013, ( $p < 0.05$ ), (Figura 11).

En este caso la prueba de Tukey detectó la discrepancia entre los organismos de cada sexo, siendo los machos, los que resultaron ser diferentes de las hembras, al presentar una mayor talla.

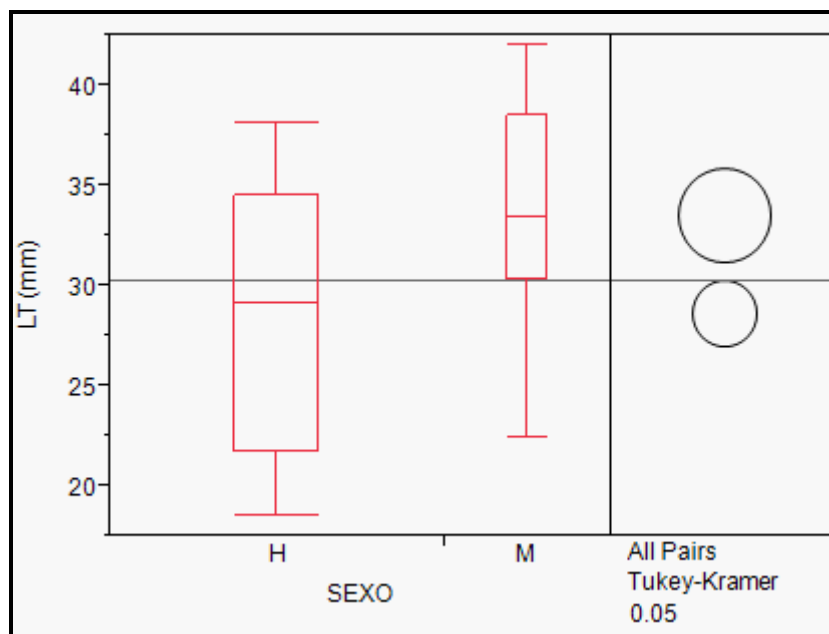


**Figura 9.** Relaciones alométricas: **a)** entre LC-LT (lineal); **b)** entre PH-LT (potencial) de *M. tuxtleense* en los dos ríos Cuetzalapan y Las Margaritas, Lago de Catemaco, Veracruz en junio del 2013.

**Figura 10.** Diferencias de las distribuciones poblacionales de LT y LC en *M. tuxtleense*



en las dos localidades ríos Cuetzalapan y Las Margaritas, Lago de Catemaco, Veracruz.



**Figura 11.** Diferencias en el estimador merístico de *M. tuxtlaense* en las dos localidades Cuetzalapan y Las Margaritas, Lago de Catemaco, Veracruz en el mes de junio 2013.



**Figura 12.** Huevo de *Macrobrachium tuxtlaense* 24 horas antes de eclosionar. Se puede apreciar la mancha ocular y una gran cantidad de vitelo en la parte inferior.

La media del largo total (LT) de 20 hembras ovígeras fue de  $32.25 \pm 5.7$  mm y el largo del caparazón (LC) fue  $8.0 \pm 1.51$  mm. El tamaño medio de 19 huevos antes de eclosionar fue de  $2.30 \pm 0.12$  mm de largo y el tamaño medio del ancho de  $1.51 \pm 0.08$  mm. El intervalo de incubación fue de 58 a 62 días (Tabla 5), a una temperatura de  $22 \pm 2$  °C. Se observó que cuando las larvas están a punto de eclosionar la hembra comienza a mover los pleópodos vigorosamente. Los huevos que al comienzo del desarrollo eran de color negro a medida que se acercaba el momento de la eclosión se tornaban grises y en algunos casos blanquecinos (Figura 12). El proceso de desove duró 24 horas. El número de huevos en las hembras fue de 18-24 (Tabla 5). Se hizo un seguimiento de 3 desoves de *Macrobrachium tuxtlaense* hasta el quinto estadio larval. El primer desarrollo duró 22-31 días, el segundo de 21-30 días, el tercer desarrollo larval fue de 23-31 días (Tabla 5).

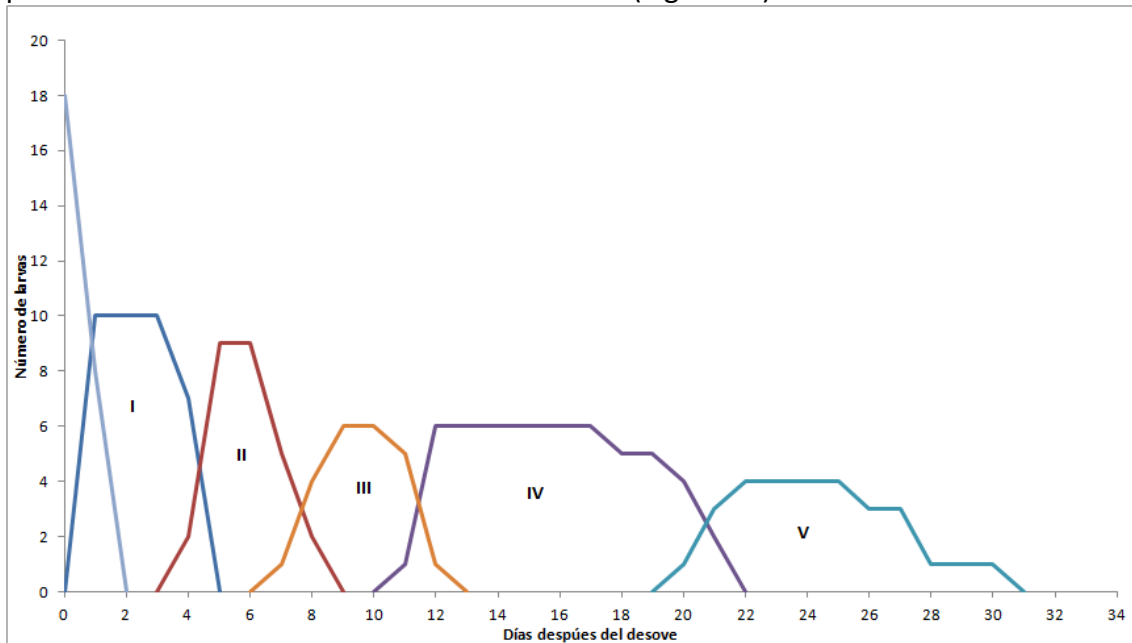
**Tabla 5.** Tiempo de incubación, número de larvas, duración de cada estadio, medidas de las larvas en cada estadio (LT, longitud total) y duración del desarrollo de *Macrobrachium tuxtlaense* en tres desarrollos larvales.

	<b>Desarrollo larval I</b>	<b>Desarrollo larval II</b>	<b>Desarrollo larval III</b>
<b>Tiempo de incubación</b>	62 días	60 días	58 días
<b>No. De larvas Eclosionadas</b>	18 larvas	19 larvas	23 larvas
<b>Estadio I</b>	Días 1-4 L.T. $\bar{X}$ = 7 ± 0.11 N= 10	Días 1-3 L.T. $\bar{X}$ = 7.01 ± 0.11 N= 10	Días 1-3 L.T. $\bar{X}$ = 7.06 ± 0.05 N= 11
<b>Estadio II</b>	Días 4-8 L.T. $\bar{X}$ = 7.44 ± 0.09 N= 9	Días 3-8 L.T. $\bar{X}$ = 7.38 ± 0.08 N= 8	Días 4-7 L.T. $\bar{X}$ = 7.37 ± 0.07 N= 7
<b>Estadio III</b>	Días 7-12 L.T. $\bar{X}$ = 7.51 ± 0.04 N= 6	Días 6-12 L.T. $\bar{X}$ = 7.45 ± 0.1 N= 6	Días 6-13 L.T. $\bar{X}$ = 7.52 ± 0.05 N= 4
<b>Estadio IV</b>	Días 11-19 L.T. $\bar{X}$ = 7.76 ± 0.05 N= 5	Días 11-20 L.T. $\bar{X}$ = 7.74 ± 0.08 N= 5	Días 12-22 L.T. $\bar{X}$ = 7.73 ± 0.05 N= 3
<b>Estadio V</b>	Días 20-30 L.T. $\bar{X}$ = 8.7 ±0.11 N= 4	Días 20-29 L.T. $\bar{X}$ = 8.75 ±0.05 N= 4	Días 20-30 L.T. $\bar{X}$ = 8.95 ±0.07 N= 2
<b>Juvenil</b>	Días 26 L.T.	Días 28 L.T.	Días 29 L.T.
<b>Duración desarrollo larval</b>	<b>del</b> 22- 31 días	21-30 días	23-31 días

## 9.3 Desarrollo larval de *Macrobrachium tuxtleense*

### 9.3.1 Hembra 1.

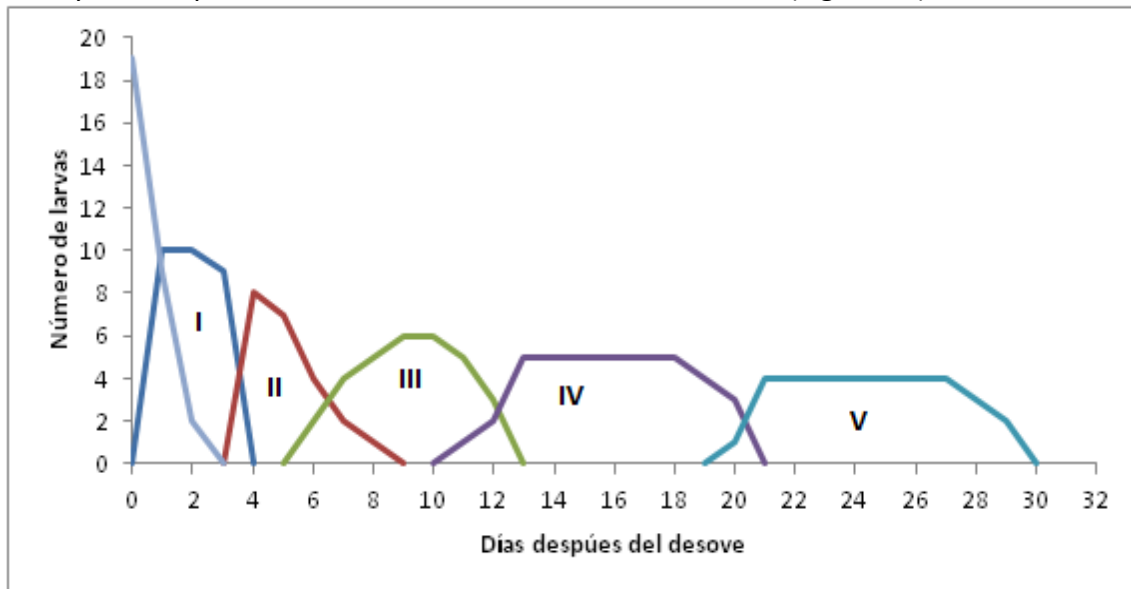
El tamaño de la hembra ovígera fue de LT= 37.4 mm y LC= 9.2 mm. El tamaño de los huevos fue de 2.34 x 1.86 mm. El tiempo de incubación fue de 62 días (Tabla 5). La eclosión de la primera a la última larva duró 23 horas. El desove fue de 18 huevos, 8 organismos murieron al primer día después de la eclosión (44% de mortalidad). El primer estadio duró 3 días para 2 larvas y 4 días para 7 larvas, 1 larva murió en el proceso de muda (5% de mortalidad). El segundo estadio duró 2 días para 1 larva, 3 días para 3 larvas y 4 días para 1 larva y 5 días para 1 larva; 3 larvas murieron en el proceso de muda (16% de mortalidad), para el tercer estadio duró 3 días para 2 larvas, 4 días para 1 larva y 5 días para 2 larvas, 1 larva murió en el proceso de muda (5% de mortalidad). El cuarto estadio duró 8 días para 2 larvas, 10 días para 1 larva y 11 días para 1 larva, 2 larvas murieron en el proceso de muda (5% de mortalidad) (Tabla 6). El quinto estadio duró 6 días para 3 larvas y 10 días para 1 larva, 1 larva murió en el proceso de muda. El desarrollo duró 22- 31 días (Figura 13).



**Figura 13.** Comportamiento del desarrollo larval y la duración de los estadios I, II, III, IV y V en el desarrollo larval de la Hembra 1 de *Macrobrachium tuxtleense*.

### 9.3.2 Hembra 2

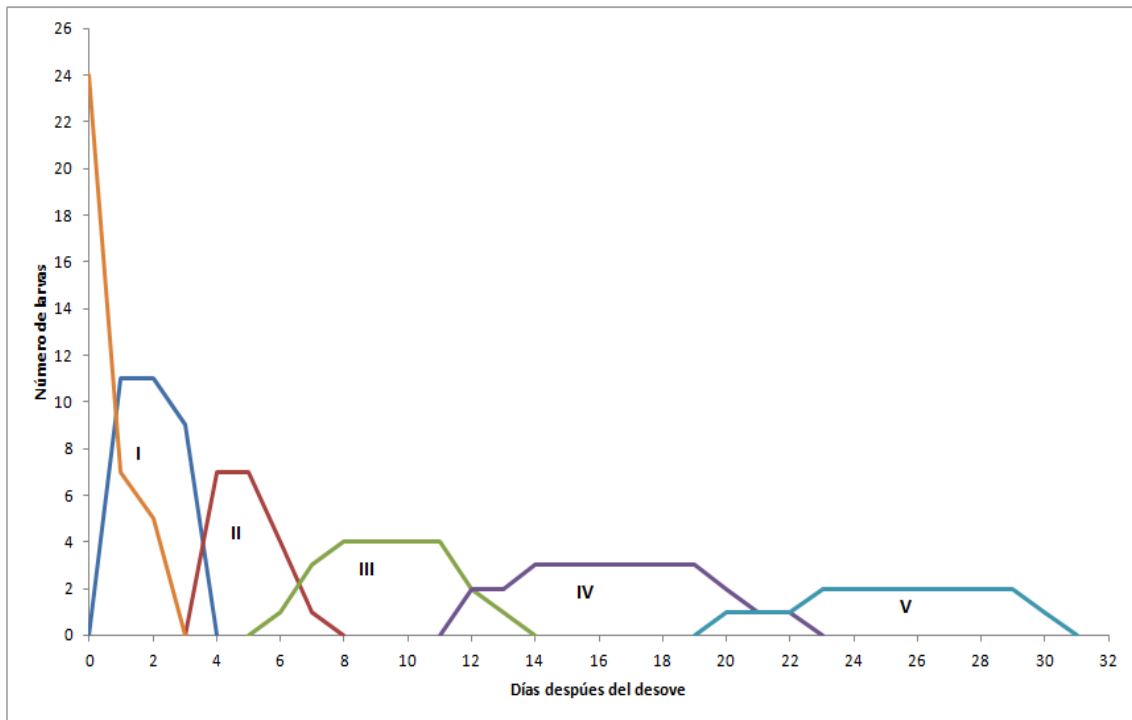
El tamaño de la hembra ovígera fue de LT= 29 mm y LC= 6.8 mm. El tamaño de los huevos fue de 2.26 y 1.77 mm. El tiempo de incubación fue de 60 días (Tabla 5). La eclosión duró 24 horas. El desove fue de 19 huevos, 9 larvas murieron al segundo día después de la eclosión (47% de mortalidad). El primer estadio larval dura 3 días para las 10 larvas, 2 larvas murieron en el proceso de muda (10% de mortalidad). El segundo estadio larval duró 3 días para 3 larvas, 4 días para 2 larvas y 5 días para 1 larva, 2 larvas murieron en el proceso de muda (10% de mortalidad). El tercer estadio larval duró 5 días para 2 larvas, 6 días para 2 larvas, 7 días para 1 larvas, 1 larva murió en el proceso de muda (5% de mortalidad). El cuarto estadio larval duró 8 días para 2 larvas y 9 días para 2 larvas, 1 larva murió en el proceso de muda (5% de mortalidad) (Tabla 6). El quinto estadio larval duró 7 días para 1 larva, 8 días para 1 larva, 9 días para 1 larva y 10 días para 1 larva. El desarrollo duró de 21- 30 días (Figura 14).



**Figura 14.** Comportamiento del desarrollo larval y la duración de los estadios I, II, III, IV y V, en el desarrollo larval de la Hembra 2 de *Macrobrachium tuxtilaense*.

### 9.3.3 Hembra 3

El tamaño de la hembra ovígera fue de LT= 33.7 mm y LC= 8.3 mm. El tamaño de los huevos fue de 1.88 mm x 1.36 mm. El tiempo de incubación fue de 58 días (Tabla 5). La eclosión duró 24 horas. El desove fue de 24 huevos, 13 larvas murieron al primer día después de la eclosión (54% de mortalidad). El primer estadio larval duró 3 días para 7 larvas, 4 larvas murieron en el proceso de la muda (16% mortalidad). El segundo estadio larval duró 2 días para 1 larva, 3 días para 2 larvas y 4 días para 1 larva; 3 larvas murieron en el proceso de muda (12% mortalidad). El tercer estadio larval duró 4 días para 1 larva, 5 días para 1 larva y 8 días para 1 larva; 1 larva murió en el proceso de muda (4% de mortalidad). El cuarto estadio larval duró 8 días para 1 larva y 9 días para 1 larva; 1 larva murió en el proceso de muda (4% de mortalidad) (Tabla 6). El quinto estadio larval duró 8 días para 1 larva y 10 días para 1 larva; 1 larva murió en el proceso de muda. El desarrollo duró de 23- 31 días (Figura 15)



**Figura 15.** Comportamiento del desarrollo larval y la duración de los estadios I, II, III, IV y V en el desarrollo larval 3 de *Macrobrachium tuxtlaense*.

## 9.4 Tabla de vida

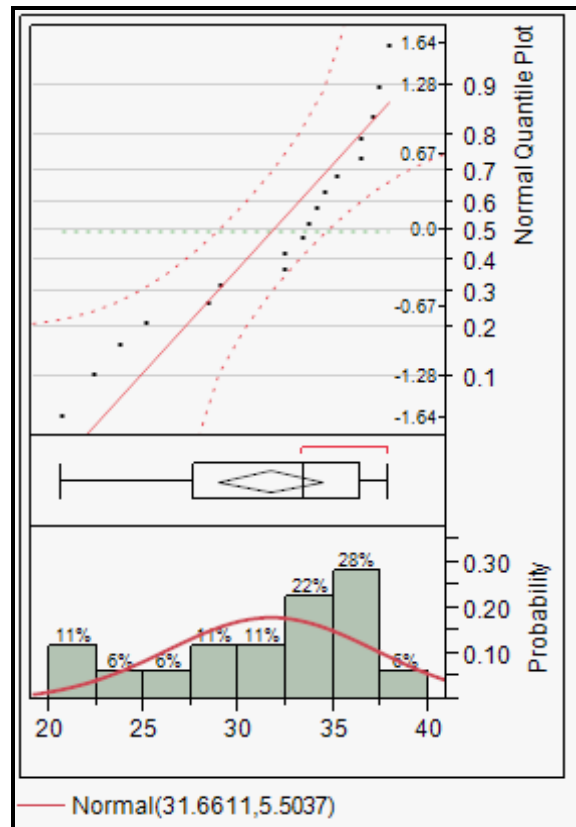
**Tabla 6.** Fases del desarrollo de las larvas de *M. tuxtlaense* hasta la etapa juvenil. Estadio 0=fecundidad (total de huevos puestos).

<b>Hembra 1</b>						
estadio(x)	número de organismos observados al inicio de cada fase (ax)	proporción de sobrevivientes al inicio de cada fase (lx)	fecundidad (m x)	proporción de muertes durante cada fase (dx)	tasa de mortalidad (qx)	tasa bruta de natalidad
0	18	1	18	$0.44 \times 10^{-6}$	$0.44 \times 10^{-6}$	1
1	10	$0.56 \times 10^{-7}$		$0.056 \times 10^{-6}$	0,1	$0.56 \times 10^{-6}$
2	9	0.5		$0.167 \times 10^{-6}$	$0.33 \times 10^{-6}$	0.5
3	6	$0.33 \times 10^{-7}$		$0.056 \times 10^{-6}$	$0.167 \times 10^{-6}$	$0.33 \times 10^{-7}$
4	5	$0.278 \times 10^{-6}$		$0.056 \times 10^{-6}$	0.2	$0.278 \times 10^{-6}$
5	4	$0.22 \times 10^{-7}$		0	0	$0.22 \times 10^{-7}$
<b>Hembra 2</b>						
estadio(x)	número de organismos observados al inicio de cada fase (ax)	proporción de sobrevivientes al inicio de cada fase (lx)	fecundidad (m x)	proporción de muertes durante cada fase (dx)	tasa de mortalidad (qx)	tasa bruta de natalidad
0	19	1	19	0.473684211	0.473684211	1
1	10	0.526315789		0.105263158	0.2	0.526315789
2	8	0.421052632		0.105263158	0.25	0.421052632
3	6	0.315789474		0.052631579	$0.167 \times 10^{-6}$	0.315789474
4	5	0.263157895		0.052631579	0.2	0.263157895
5	4	0.210526316		0	0	0.210526316



estadio(x)	número de organismos observados al inicio de cada fase (ax)	proporción de sobrevivientes al inicio de cada fase (lx)	Hembra3			
			fecundidad (m x)	proporción de muertes durante cada fase (dx)	tasa de mortalidad (qx)	tasa bruta de natalidad
0	24	1	23	$0.54167 \times 10^{-4}$	$0.54167 \times 10^{-4}$	$0.9583 \times 10^{-5}$
1	11	$0,4583 \times 10^{-5}$		$0,167 \times 10^{-6}$	$0.364 \times 10^{-6}$	$0.4583 \times 10^{-5}$
2	7	$0.29167 \times 10^{-4}$		0.125	0.428571429	$0.29167 \times 10^{-4}$
3	4	$0,167 \times 10^{-6}$		$0.04167 \times 10^{-4}$	0.25	$0.167 \times 10^{-6}$
4	3	0.125		$0.04167 \times 10^{-4}$	$0.33 \times 10^{-7}$	0.125
5	2	$0.083 \times 10^{-6}$		0	0	$0.083 \times 10^{-6}$

## 9.5 Fecundidad



**Figura 16.** Distribución de tallas (longitud total) de 18 hembras ovígeras de *M. tuxtleense* con respecto a la fecundidad (número de huevos).

Se observó una relación positiva altamente significativa entre la fecundidad y la longitud total ( $p=0.032$ ), con un coeficiente de determinación 0.88 indicando que el 88% de la variación de la fecundidad es explicada por la longitud total (Figura 16). Mientras que la distribución de tallas (LT) con respecto a la fecundidad (# de huevos) resultó con que la distribución es asimétrica con un poco de sesgo a la izquierda.

## 9. DISCUSIÓN

### 10.1 Aspectos de la dinámica poblacional

#### 10.1.1 Distribución de tallas y abundancia

A pesar de la diversidad de crustáceos decápodos que se pueden encontrar en aguas continentales de México, el conocimiento que se tiene de ellos es moderado y está lejos de ser el más completo, lo que aunado a la acelerada pérdida de dichos ambientes, (debido a que el agua dulce es uno de los recursos no renovables estratégicos para el país), lleva a suponer que la mayoría de la especies se encuentran en riesgo o están amenazadas, en particular las endémicas que constituyen más del 80% para México (Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Villalobos y Álvarez, 2008).

Los miembros de la familia Palaemonidae (Crustacea: Decapoda) se agrupan en 118 géneros y 887 especies (Bauer, 2004). Algunas de ellas han invadido con éxito los ambientes estuarinos y dulceacuícolas dentro de los cuáles han radiado rápidamente (Anger, 2001; Bauer, 2004). Entre los géneros con mayor número de especies y más conocidos se pueden mencionar: *Palaemon*, *Macrobrachium* y *Palaemonetes*.

Existe un consenso general entre los investigadores sobre la hipótesis que postula que los palemónidos tendrían un origen marino, luego habrían colonizado los ambientes salobres y posteriormente los de agua dulce (McNamara, 1987; Augusto *et al.*, 2007). Los miembros de los géneros *Macrobrachium* y *Palaemonetes* exhiben numerosas características biológicas que sugieren que los palemónidos se encuentran aún en un proceso activo de colonización (y/o invasión) de los ambientes de agua dulce.

Los cambios ecológicos en todas las especie están en función de los factores ambientales como el clima, nivel del agua, concentraciones de oxígeno disuelto en el hábitat, disponibilidad de alimento y de los factores internos relacionados con la fisiología de los organismos, que en combinación pueden causar grandes variaciones en la dinámica poblacional de las especies (Adão y Marques, 1993; Anastacio y Marques, 1995), lo cual es observable en la especie de este estudio.

La dinámica poblacional se modifica tanto por los factores ambientales como por las propiedades de la población (crecimiento, periodo reproductivo, tamaño poblacional, proporción de sexos y densidad) (Gutiérrez y Montes, 1998). Por ende, existe una clara necesidad de entender lo patrones de distribución de tallas y abundancia de los langostinos endémicos como en el caso de *M. tuxtlaense* y el posible impacto de las actividades humanas sobre las poblaciones de esta especie silvestre.

El tamaño poblacional está influenciado por la presencia de refugios como los arbustos, vegetación riparia o árboles de los cuales sus raíces se extienden al cuerpo de agua, en esos sitios es común encontrar organismos de diferentes tallas, viéndose reflejado en este estudio donde encontramos en mayor cantidad tallas intermedias (Smith *et al.*, 1995).

### 10.1.2 Diferencias poblacionales en la localidad

Al encontrar diferencias entre las localidades en el cuerpo de agua en esta época, esperaríamos encontrar diferencias en la distribución Poblacional de *M. tuxtlaense*. Al analizar las relaciones morfométricas de las 2 localidades agrupando a todos los organismos en los modelos de PH-LT, se observa un crecimiento de tipo alométrico positivo muy disperso para ambas localidades con un coeficiente de correlación de 0.49. De igual forma al analizar las relaciones morfométricas de las dos localidades pero ahora para LC-LT, se observa de igual manera un crecimiento alométrico positivo esta vez con un coeficiente de correlación de 0.697 (69%) de la correlación de LC es explicada por la Longitud Total, respectivamente ( $p < 0.0001$ ).

De acuerdo con Gould (1966), al aumentar la talla de un organismo se presentan cambios en la forma del animal, que corresponden a nuevas adecuaciones para responder a ajustes en el desempeño de las respuestas fisiológicas del organismo. Estas compensaciones requieren de cambios en la proporción del crecimiento de las diferentes partes del cuerpo del organismo para expresar su máxima potencialidad. En los crustáceos el crecimiento ocurre durante el proceso de muda, donde los organismos pueden crecer de una forma que el individuo se incrementa más en peso que en longitud, este patrón es considerado crecimiento alométrico, o bien el individuo crece en proporción similar en ambas características merísticas, lo que es denominado como crecimiento isométrico. En el caso de los langostinos, se describe que las larvas y los juveniles crecen de una forma isométrica, mientras que los adultos presentan dimorfismo sexual debido a que las quelas de los machos y los abdómenes de las hembras crecen más en relación con el resto del cuerpo (Reynolds, 2002).

## 10.2 Tiempo de incubación de *Macrobrachium tuxtlaense*

En este estudio se consideró que la etapa de incubación abarca desde el momento del desove hasta el momento en que las larvas eclosionan, durante este periodo los huevos permanecen adheridos a los pleópodos de la hembra (Cabrera y Jiménez, 1979; Álvarez *et al.*, 2002).

De acuerdo a los resultados obtenidos durante el desarrollo larval de *M. tuxtlaense* en condiciones de laboratorio, se determinó que el tiempo promedio de incubación de esta especie es de 60 días ( $n=3$ ) a una temperatura de  $22 \pm 2^\circ\text{C}$  en condiciones estrictamente dulceacuícolas (Tabla 4). Este tiempo de incubación es similar al de otra especie epigea mexicana con este tipo de desarrollo larval, *Macrobrachium* sp. Este tiempo no difiere mucho del reportado para *Macrobrachium petronioi*, especie brasileña que tiene un periodo de incubación de 50 días a una temperatura de  $26^\circ\text{C}$  en condiciones de laboratorio (Graça *et al.*, 1999). Sin embargo, este tiempo de incubación contrasta con lo reportado para otras especies del género con el mismo patrón de desarrollo, como *Macrobrachium hainanense*, especie japonesa que presentó un tiempo de incubación de 37 días a una temperatura de  $26-28^\circ\text{C}$  (Wong, 1989). Esta diferencia en la reducción del tiempo de incubación puede deberse a que la temperatura en condiciones de laboratorio es uno de los factores más importantes en la prolongación o reducción del periodo de incubación, por lo que a temperaturas mayores de  $24^\circ\text{C}$  hasta  $28^\circ\text{C}$  podrían reducir este periodo (Figueroa, 1994).

Por otra parte, el tiempo de incubación de *Macrobrachium tuxtleense* es de 58 a 62 días, periodo más amplio que en la mayoría de los casos de especies con desarrollo extendido o normal (Graça *et al.*, 1999; Álvarez *et al.*, 2002), *Macrobrachium acanthurus*, presenta un periodo de incubación de 16-18 días (Choudury 1971), *Macrobrachium tenellum* con 12-14 días (Cabrera *et al.*, 1979) y *Macrobrachium americanum* 15-16 días (Granados, 1982) estas diferencias en tiempo se deben al grado de desarrollo con que eclosionan las larvas (Jalihal *et al.*, 1993).

### 10.3 Número de etapas larvales de *Macrobrachium tuxtleense*

El desarrollo larval de *M. tuxtleense* se dividió en 5 estadios larvales antes de alcanzar el estadio juvenil (Tabla 6). De acuerdo a la descripción hecha por Jalihal *et al.*(1993), las especies con desarrollo parcialmente abreviado presentan de 2 a 3 estadios larvales (Tabla 7), no obstante especies como *Macrobrachium reyesi* y *Macrobrachium sp.*, se han ubicado dentro de esta clasificación a pesar de tener 5 etapas larvales, ya que presentan la mayoría de las características reportadas por Jalihal *et al.* (1993), para poder ubicarlas dentro de esta clasificación (Tabla 7). Como ya se ha establecido, Villalobos y Álvarez (1999) clasificaron a *M. tuxtleense* como una especie con un tipo de desarrollo parcialmente abreviado a pesar de presentar más tres estadios larvales. No podemos decir que la variante que tiene *M. tuxtleense* sobre el desarrollo abreviado sea la más común, ya que la mayoría de las especies reportadas con este tipo de desarrollo presentan de 2 a 4 estadios larvales, como en el caso de *M. vicconi* (Roman *et al.*, 2000).

**Tabla 6.** Diferencias de los tamaños y fecundidad de las hembras de 3 especies epígeas mexicanas con desarrollo abreviado, así como el número de los estadios larvales y la duración de los mismos. \* **Actual estudio realizado 2014**

Características	<b><i>Macrobrachium tuxtleense*</i></b> (Villalobos y Álvarez, 1999)	<i>Macrobrachium tuxtleense</i> (Villalobos y Álvarez, 1999)	<i>Macrobrachium. vicconi</i> (Roman <i>et al.</i> , 2000)	<i>Macrobrachium sp.</i> (Gonzalez, 2002)
Talla de la hembra ovígera	<b>32.5±5.6mm</b>	35±2 mm	32.2-46.6 mm	35.1 mm
Talla de huevos	<b>2.26x1.77mm</b>	2.23x1.53 mm	2.4±0.2 mm	2.26x1.86 mm
Fecundidad	<b>15-33 huevos</b>	2-20 huevos	20-25 huevos	6-21 huevos
No. de estadios larvales	<b>5 estadios larvales</b>	5 estadios larvales	3 estadios larvales y 1 juvenil	5 estadios larvales
Periodo de desarrollo	<b>21-31 días</b>	41-47 días	18-29 días	21-33 días

**Cuadro 8.** Comparación del tamaño de los huevos y la fecundidad de las hembras de algunas especies americanas con desarrollo abreviado. **\*Incluidos los datos obtenidos en el presente trabajo.**

<b>Especies</b>	<b>Tamaño del huevo (mm)</b>	<b>No. de huevos eclosionados</b>	<b>Localidad</b>
<i>*Macrobrachium tuxtlaense</i> (Álvarez y Villalobos, 1999)	2.26x1.77	15-33	América del Norte
<i>Macrobrachium tuxtlaense</i> (Álvarez y Villalobos, 1999)	2.23 x 1.53	2-20	América del Norte
<i>Macrobrachium vicconi</i> (Roman, 2000)	2.5	20-25	América del Norte
<i>Macrobrachium borelli</i> (Nobili, 1896)	1.6	120	Sudamérica
<i>Macrobrachium brasiliense</i> (Heller, 1862)	2.0 x 1.5	64	Sudamérica
<i>Macrobrachium cortezi</i> (Rodríguez, 1982)	2.5 x 1.5	30	Sudamérica
<i>Macrobrachium ferrierai</i> (Kensley & Walker, 1982)	3.6 x 2.4	25-35	Sudamérica
<i>Macrobrachium iheringi</i> (Ortman, 1897)	2.2 x 1.6	20-80	Sudamérica
<i>Macrobrachium nattereri</i> (Heller, 1862)	2.5 x 2.1	150	Sudamérica
<i>Macrobrachium reyesi</i> (Pereira, 1986)	2.0 x 2.2	15-25	Sudamérica
<i>Macrobrachium rodriguezi</i> (Pereira, 1986)	1.3	22	Sudamérica
<i>Macrobrachium sp.</i> (Gonzalez, 2002)	2.2 x 1.86	6-21	América del Norte

Esta especie epigea mexicana tiene desarrollo parcialmente abreviado, la cual pasa por sólo 3 estadios antes de la metamorfosis a la etapa juvenil (Signoret *et al.*, 2000). La variación en este número de etapas, también puede deberse a que en algunos casos se

toma como juvenil a la larva que tiene urópodos desarrollados del telson, los quelípedos y pereiópodos funcionales y la mayoría de las partes bucales desarrolladas lo suficiente como para empezar a alimentarse (Bueno, 1995; Graça *et al.*, 1999; Signoret *et al.*, 2000).

Por otra parte, la comparación del número de estadios larvales de *Macrobrachium tuxtlaense* con las especies del género que presentan desarrollo completo o normal, es difícil ya que los organismos llegan a presentar de 4 a 7 estadios más (Tabla 7), dependiendo de las condiciones de temperatura y salinidad a las que se encuentren sometidos. Estos organismos llegan a prolongar su desarrollo a ciertas salinidades, aumentando el número de etapas larvales y de mudas por estadio (Lewis *et al.*, 1965; Choudhury, 1970; Dobkin, 1974). En estas especies, los estadios larvales van relacionados con pequeños cambios en la morfología y en el comportamiento de la larva, ya que estas etapas no están relacionadas con el número de mudas. *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) presenta 12 estadios larvales con más de 12 mudas. En este caso se estima que podrían ser más etapas larvales, dado que en algunas ocasiones después del estadio 12 todavía no presenta las características de un organismo en la fase juvenil (Granados, 1982).

### **10.3 Comparación del desarrollo larval de *M. tuxtlaense* con otros palemónidos**

El tamaño y número de huevos de *Macrobrachium tuxtlaense* es similar al de otras especies americanas con desarrollo abreviados como *M. ferreira*, *M. iheringi*, *M. nattereri*, *M. reyesi*, *Macrobrachium sp.* y *M. vicconi* (Cuadros 6 y 8), es muy distinto al tamaño y número de los huevos que presentan las especies con desarrollo extendido o normal (Cuadro 6) como *M. acanthurus*, *M. americanum* y *M. tenellum*.

El tamaño de las larvas de *Macrobrachium tuxtlaense* en su primer estadio (6.97 mm de LT), llega a ser intermedia en comparación con las larvas de las especies de *M. iheringi* (4.7 mm), *Macrobrachium sp.* (5.26 mm) y *M. vicconi* (7.2 mm).

Si comparamos los tamaños de las larvas de *Macrobrachium tuxtlaense* (6.97 mm), de *Macrobrachium sp.* (5.26 mm) y de *M. iheringi* (4.7 mm), con las larvas de las especies con desarrollo extendido (1.5 mm), la diferencia de tamaños es significativa. Esta diferencia se debe a que el tiempo de incubación en la mayoría de las especies con desarrollo abreviado es más prolongado y por lo tanto alcanzan un mayor grado de desarrollo en el periodo embrionario (Fielder, 1970; Jalihal *et al.*, 1993).

La variación en el desarrollo larval que exhiben los miembros del género *Macrobrachium*, en numerosas características biológicas, sugieren que los palemónidos se encuentran aún en un proceso activo de adaptación (y/o invasión) a los ambientes de agua dulce. Uno de los rasgos mejor documentados para los palemónidos residentes de ambientes agua dulce es la marcada tendencia hacia la reducción en el número de estadios larvales para alcanzar el estadio juvenil (Magalhães, 1986, 1987; Magalhães y Medeiros, 1998). La disminución del número de estadios larvales se ha correlacionado con un incremento del tamaño de los huevos y al contenido de vitelo, que debe proveer de

alimento al embrión, con valores menores en lo que a la fecundidad se refiere y periodos mayores para que se complete el desarrollo embrionario (Anger, 2001).

## 10.4 Fecundidad

La fecundidad de *M. tuxtlaense* se afecto positivamente con la variable de longitud total, sugiriendo que el estado reproductivo aumenta con el tamaño de los langostinos.

Da Silva *et al.*, 2004 y Parra *et al.* 2010 afirman que en los crustáceos, la fecundidad puede variar de acuerdo a las condiciones fisiológicas de las hembras, a las estaciones del año, a la altitud, a las condiciones ambientales, la cantidad y calidad del alimento y a la temperatura. Estudios realizados han establecido que el rango de fecundidad promedio para *M. tuxtlaense* en la localidad río Las Margaritas, Lago de Catemaco, Veracruz fluctúa entre 2-20 huevos para hembras entre 22-37 mm de longitud total. Para este estudio se obtuvo una fecundidad mayor que vario entre 15-33 huevos para hembras entre 20.6 y 41.8 mm (LT).

La fecundidad es un aspecto reproductivo que depende, entre otros aspectos del tamaño de las hembras ya que en el espacio físico abdominal disponible para portar los huevos es un factor limitante (Lucena-Frédou, 2010). En el presente estudio se observó un rango de fecundidad (15-33 huevos) mayor a lo reportado por Álvarez *et al.* (2002), quienes observaron una fecundidad entre 2-20 huevos. Esta diferencia puede deberse a tallas menores de las hembras que Álvarez *et al.* (2002),

El valor de la fecundidad depende de factores internos y externos a la hembra como el éxito durante la ovoposición e incubación, ya que hay pérdida de huevos en el proceso. Adicionalmente, deben de contemplarse factores ambientales que afectan la producción de huevecillo, como temperatura, fotoperiodo, salinidad, alimento y calidad del agua (Lowe y Provenzano, 1990) o la limitación física del abdomen, puesto que solamente una porción de huevecillos son retenidos por los pleópodos (Reinsel *et al.*, 2001).

## 10.5 Aportación al conocimiento de la biología de *Macrobrachium tuxtlaense*

Existen reportadas para México 21 especies, en las vertientes del Pacífico y Atlántico; 12 de ellas con desarrollo larval prolongado, mientras que las otras 9, son estrictamente confinadas a cuerpos de agua dulce y muestran dentro de su ciclo de vida un desarrollo larval abreviado; todas las especies con desarrollo larval abreviado poseen las características descritas por Jalihal *et al.* (1993) para considerar que presentan este tipo de desarrollo.

Por otra parte algunos autores plantean que el género *Macrobrachium*, pudo tener su origen en un ancestro marino del Pleistoceno temprano y a partir de ese momento haber ocupado casi toda clase de cuerpos de agua (Jalihal *et al.*, 1993; Pereira *et al.*, 1995), pero la ocupación de los medios estrictamente dulceacuícolas es más reciente, en el Mioceno temprano (Villalobos, 1982; Malgalhaes, 1988).



Estos autores sugieren que el origen del desarrollo abreviado es un fenómeno de convergencia múltiple sobre el nivel de género, debido a presiones provocadas por ambientes con niveles bajos en plancton (Malgalhaes, 1988; Jalihal *et al.*, 1993), por lo tanto se asume que el desarrollo abreviado es una condición derivada del desarrollo extendido o normal.

Por otra parte, Pereira (1995) postula que el desarrollo abreviado puede considerarse como un carácter plesiomórfico, dado que existen palemónidos primitivos como los géneros de la familia *Euryrhyngidae*, *Troglocubanus*, *Palemonetes* y *Pseudopalaemon*. El mismo autor, argumenta que es más probable que el desarrollo abreviado pudo haberse originado debido a eventos evolutivos ocurridos en los orígenes de la familia *Palaemonidae*, que atribuir este carácter a un fenómeno de convergencia múltiple sobre el nivel de género; sin embargo, no postula una hipótesis evolutiva del posible origen de este patrón de desarrollo y tampoco sugiere cual sería la relación y en qué momento surgiría el tipo de desarrollo extendido o normal.

**Tabla 7.** Muestra las características de los diferentes tipos de desarrollo del género *Macrobrachium*. Tomado de (Jalihal *et al.*, 1993).

	TIPOS DE DESARROLLO LARVAL				
	Tipo I: Prolongado/normal		Tipo II: Parcialmente abreviado		
Características	Grupo I-A: Con más de 10 estadios larvales	Grupo I-B: Con menos de 10 estadios larvales	Grupo II-A: Con 3 estadios larvales	Grupo II-B: Con 2 estadios larvales	Con solo un estadio larval
1) Huevos					
A) Tamaño (mm)	0.40 a 0.65 x 0.55 a 0.95	0.70 a 0.90 x 0.80 a 1.20	0.80 a 1.40 x 1.0 a 1.90	1.30 a 1.70 x 1.60 a 2.35	1.45 a 1.70 x 1.80 a 2.40
B) Fecundidad	400 a 150000	125 a 300	50 a 275	15 a 116	25 a 105
C) Color	Café en su mayoría	Verdoso	Grisáceo	¿?	Café
2) Larvas					
A) Primer zoea					
1. Tamaño (mm)	1.70 a 2.50	3.30 a 3.80	3.15 a 4.90	4.7 a 4.92	6.8 dentado
2. Rostro	Desnudo	Desnudo	Desnudo	Desnudo	Sésil
3. Ojos	Sésil	Sésil	Sésil	Sésil	Los 5 pares presentes en forma unirrámea funcional completamente desarrollados.
4. Pereiópodos	Solo 1 y 2 representados como brote	1, 2, 3, 4 y 5 siempre presentes	Los 5 pares presentes representados forma birrámea o unirrámea	Los 5 pares presentes representados en forma unirrámea no funcional	
5. Pleópodos	Ausente	Ausente	Brotos birrámeos	Bien desarrollados con cerdas	Desarrollados en cerdas y funcionales

	Tipo I: Prolongado/normal		Tipo II: Parcialmente abreviado		Tipo III: Completamente abreviado
<b>Características</b>	<b>Grupo I-A: Con más de 10 estadios larvales</b>	<b>Grupo I-B: Con menos de 10 estadios larvales</b>	<b>Grupo II-A: Con 3 estadios larvales</b>	<b>Grupo II-B: Con 2 estadios larvales</b>	<b>Con solo un estadio larval</b>
6. Telsón a) Forma  b) Formula del proceso	Triangular  7 + 7(=14)	Triangular  7+7(=14)	Triangular forma de abanico 7+7(=14)ó 18 a 28	Forma de abanico 33 a 35	Forma redonda  22 a 24
7. Realmente se alimentan	NO	NO	NO	NO	SI
B) Segunda Zoea 1. Espina Supraorbital	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente
III) Desarrollo larval A) Número de estadio larvales	10-12 estadios (23-30 mudas)	8 en condiciones de salinidad normales	3 estadios larvales	2 estadios larvales	1 estadio larval

<b>TIPOS DE DESARROLLO LARVAL</b>			
-----------------------------------	--	--	--

	<b>Tipo I: Prolongado/normal</b>		<b>Tipo II: Parcialmente abreviado</b>		<b>Tipo III: Completamente abreviado</b>
<b>Características</b>	<b>Grupo I-A: Con más de 10 estadios larvales</b>	<b>Grupo I-B: Con menos de 10 estadios larvales</b>	<b>Grupo II-A: Con 3 estadios larvales</b>	<b>Grupo II-B: Con 2 estadios larvales</b>	<b>Con solo un estadio larval</b>
B) Salinidad	8.0 a 35.5	1.0 a 13.0	No necesaria	No necesaria	No necesaria
C) Alimento sugerido	Larvas nauplios de <i>Artemia</i>	Larvas nauplios de <i>Artemia</i>	No necesario	No necesario	No necesario
D) Duración aproximada del desarrollo	15-90 días	16-21 días	4-11 días	1-2 días	3-4 días
IV) Adultos					
A) Rango de tamaño (mm)	50-320 mm	25 a 55 mm	25 a 70 mm	25 a 45 mm	30 65 mm
B) Hábitat	Estuarios desembocaduras y de ríos	Río arriba	Ríos sin conexión al mar	Nacientes de ríos	Nacientes de ríos

## 10. CONCLUSIONES

- Se determino algunos aspectos de la dinámica poblacional de *M. tuxtlaense* de los ríos Cuetzalapan y Las Margaritas , Lago de Catemaco, Veracruz, comparándose las dos localidades en un mes (Junio), analizándose: la distribución de tallas, la proporción de sexos y la abundancia a partir de la captura.
- Se detecto un efecto de localidad en la distribución de tallas y proporción de sexos de los langostinos, reflejado en el río Cuetzalapan donde se capturó más organismos, por una mayor superficie de muestreo.
- Con base en las características; tamaño y número de huevos por hembra, grado de desarrollo de las larvas en el momento de la eclosión y el número de etapas larvales, se considera que *Macrobrachium tuxtlaense* presenta un desarrollo larval de tipo parcialmente abreviado.
- El tiempo de incubación de *M. tuxtlaense* en condiciones de laboratorio fue de 60 días, periodo similar al de otras especies de este género con el mismo tipo de desarrollo.
- *M. tuxtlaense* presentó 5 estadios larvales antes de obtener las características de un organismo juvenil, similar a *Macrobrachium sp.*, otra especie mexicana con desarrollo de tipo parcialmente abreviado.
- La relación que existe entre el tamaño de las hembras con el número de huevos adheridos a los pleópodos y el ambiente, sugieren que hay una relación entre los tres factores, debido a la reducción de los estadios larvales en el huevo por el medio en el que habita la especie.
- Los intervalos de las etapas larvales obtenidas en condiciones de laboratorio para *M. tuxtlaense* fueron: estadio I de 1-4 días; estadio II de 3 -8 días; estadio III de 6-13 días; estadio IV de 11-22 días y el estadio V de 20-30 días. La duración de estos estadios fue similar a la reportada para *Macrobrachium sp.* y *Macrobrachium reyesi*.

- La distribución de la especie se extiende a lo reportado por (Villalobos y Álvarez, 1999), a un afluente del lago de Catemaco, 2.5 km al sur de Las Margaritas, Veracruz.

## 11. LITERATURA CONSULTADA

ADÃO, H. y J. C. Marques. 1993. Population biology of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in Southern Portugal. *Crustaceana*, 63(3): 336-345.

ANASTACIO, P. y J. Marques. 1995. Population biology and production of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in the lower Mondego river valley, Portugal. *J. Crust. Biol.*, 15: 156-168.

AHYONG, T. S. (2011). Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. *In*: Zhang, Z-Q. (Ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification survey of taxonomic richness.. *Zootaxa*. 3148: 165-184.

ÁLVAREZ, F., J. L. Villalobos y R. Robles. 2002. Abbreviated larval development of *Macrobrachium tuxtlaense* (Villalobos y Álvarez, 1999), reared in the laboratory. *Crustaceana* 75: 717-730

ANDRLE, R. F. 1964. A biogeographical investigations of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, México. A dissertation for the degree of Doctor of Philosophy. University of Buffalo, USA.

ANGER, K. 2001. *The Biology of Decapod Crustacean Larvae*. Crustacean Issues, Vol. 14., A. A. Balkema, Lisse, The Netherlands. 419 pp.

AUGUSTO, A., L. J. Greene, H. J. Laure y J. C. McNamara. 2007. The ontogeny of isosmotic intracellular regulation in the diadromus, freshwater palaemonid shrimps *Macrobrachium amazonicum* and *M. olfersi* (Decapoda). *Journal of Crustacean Biology*, 27: 626-634.

BAUER, R. T. 2004. *Remarkable Shrimps: Adaptations and Natural History of the Carideans*. University of Oklahoma Press, Norman. 282 pp.

BEGON, M. y Mortimer, M. 1986. Population ecology: A unified study of animal and plants. 2ª. Edi. Blackwel Scientific Publications. U.S.A. 220 pp.

BOND, G. y L. Backup. 1982. O ciclo reproductor de *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896) e *M. potiuna* (Müller, 1880) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) e sus relações com a temperatura. *Rev. Brasil. Bol.*, 42(3): 473-483.

BUENO, S. S. 1995. Abbreviated larval development of the freshwater prawn, *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897) (Decapoda, Palaemonidae) reared in the laboratory. *Crustaceana* 68 (6): 665-686.

CABRERA, A., y C. M. Jiménez. 1979. Fecundidad y cultivo de *Macrobrachium tenellum* (Smith) en el laboratorio. Anales del Instituto de Biología, UNAM. México 50. Serie Zoología (1):127-152.

CAMACHO, M. E., F. Álvarez y J. L. Villalobos. 1997. Palaemonidae (camarones de agua dulce, langostinos).- En: E. González Soriano, R. Dirzo, and R. C. Vogt, eds., Historia Natural de los Tuxtlas. 433-438 pp. Instituto de Biología-UNAM, Instituto de Ecología-UNAM y CONABIO, México D.F.

CASWELL, H. 1989. *Matrix Populations Models*. Sinauer Associates Inc. Publishers. Sunderland. MA.

CHACE, F. A., JR. y A. J. Bruce. 1993. The caridean shrimp (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition 1907-1910. Part 6. Superfamily Palaemonidae. *Smithsonian Contributions to Zoology* 543: 1-152.

CHOUDURY, P. C. 1970. Complete larval development of the palaemonid shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann), reared in the laboratory. *Crustaceana* 18(2):55-61

CHOUDURY, P. C. 1971. Laboratory rearing of larvae of palaemonid shrimp *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann), reared in the laboratory. *Crustaceana* 21(2):113-120.

COLL DE HURTADO, A. 1970. Carta geomorfológica de la región costera de los Tuxtlas, Estado de Veracruz. *Boletín del Instituto de Geografía*, UNAM, 3:23-28.

DA SILVA, R. R., C. M. Sampaio y J. A. Santos. 2004. Fecundidade e fertilidade de *Macrobrachium amazonicum* (Crustacea, Palaemonidae). *Brazilian Journal of Biology*. Vol. 64 No. 3a São Carlos, August 2004.

DEEVEY, E. S. (1947). Life tables for natural populations of animals. *Quarterly Review of Biology*, 22, 238-314.

DIRZO, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo* 17:33-45.

DIRZO, R., E. González y R. C. Vogt. 1997. Introducción general Pp. 36, En: E. González, R. Dirzo & R. C. Vogt (eds). *Historia Natural de los Tuxtlas*. CONABIO-Instituto de Biología, UNAM. 647 p.

DOBKIN, S. 1974. A contribution to the knowledge of the larval development of *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann, 1983) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 21(3): 7-294.



FIELDER, D. R. 1970. The larval development of *Macrobrachium australiense* Holthuis, 1950 (Decapoda, Palaemonidae) reared in the laboratory. *Crustaceana* 18:60-74

FIGUEROA, L. G. 1994. Aspectos básicos para el cultivo de larvas del langostino nativo *Macrobrachium acanthurus* (Wiegmann) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). Tesis de Maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN. 50 pp

FRANCO, M. 1990. Ecología de poblaciones. Ciencias. No. Especial 4; 4-9.

GONZALEZ-RAMIREZ, L. 2002. Desarrollo larval de *Macrobrachium sp.* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae, Caridea) en condiciones de laboratorio. Tesis Profesional, Facultad de Estudios Superiores-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Páginas.

GRAÇA, M., y A. L. Brossi. 1999. Postembryonic development of *Macrobrachium petronioi* (Caridea, Palaemonidae) in the laboratory. *Journal of Crustacean Biology* 19(3): 633-642.

GRANADOS, B. A. 1982. Biología y ecología y pesquería de los langostinos de México. Memorias VI Congreso Nacional de Zoología, Mazatlán, Sinaloa 12-32

GRAZIANI, C. A., S. C. Kyung y M. De Donato 1993. Comportamiento reproductivo y fertilidad de *Macrobrachium carcinus* (Decapoda: Palaemonidae) en Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 41(3):657-665.

GREENWOOD, J. G., D. R. Fielder y M. J. Thorne 1976. The larval life history of *Macrobrachium novaehollandiae* (de Man 1908) (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. *Crustaceana* 30:252-286.

GUEST, W. C. 1979. Laboratory life history of the palaemonid shrimp *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, Leiden, 37(2):141-152.

GUZMÁN, A. M. 1987. Biología, ecología y pesca del langostino *Macrobrachium tenellum* (Smith 1971), en lagunas costeras del Estado de Guerrero, México. Tesis Doctoral, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México.

GUZMÁN A. M., J. G. Rojas y L. G. Gonzáles. 1982. Ciclo anual de maduración y reproducción del "chacal" *Macrobrachium tenellum* (Smith) y su relación con factores ambientales en las lagunas costeras de Mitla y Tres Palos, Guerrero, México (Decapoda, Palaemonidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 9(1): 67-80.

HENDRICKX, M. E. 2012a. Operaciones oceanográficas en aguas profundas: de los retos del pasado, del presente y del proyecto TALUD en el Pacífico mexicano (1989-2009). Pp.

23-104. En: P. Zamorano, M. E. Hendrickx y M. Caso (eds). *Biodiversidad y comunidades deltalud continental del Pacifico mexicano*. Instituto de Ecología, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT).

HOLTHUIS, L. B. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Natantia) of the Americas. II. Subfamily Palaemonidae. Allan Hancock Foundation Publications. Occasional Paper 12, University of Southern California 12:1-396.

HOLTHUIS, L. B. 1955. The recent genera of the caridean and stenopodidean shrimps (Crustacea, Decapoda, Natantia) with keys of their determination. *Zoologische Verhandelingen Uitgegeven door het Rijksmuseum van Natuurlike Historie te Leiden* 26:1-147.

HOLTHUIS, L. B. 1993. *The recent genera of caridean and stenopodidean shrimps (Crustacea: Decapoda)*. National Natuurhistorisch Museum, Leiden. Páginas.

HOLTSCHMIT, K. H. y E. P. Feiler. 1984. Effect of salinity on survival and development of larvae and post-larvae of *Macrobrachium americanum* Bate (Decapoda: Palaemonidae). *Crustaceana* 46: 23-28

JALIHAI, D.R. K. N. SankowI y Shenoy. 1993. Evolution of larval developmental patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868. (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 65: 365-376.

JOSEPH T. Y. W. 1989. Abbreviated Larval Development of *Macrobrachium hainanense* (Parisi, 1919) reared in the Laboratory (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Crustaceana* 56(1): 18-30

KREBS, J.C. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers. New York U.S.A. Páginas 654.

KREBS, J. C. 1994 *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Addison-Wesley Educational. Publisers, Inc. U.S.A. Páginas.

LARSON, G. J. 1992. Estudio demográfico de *Echeveria gibbiflora* DC. (Crassulaceae) en el Pedregal de San Ángel. Tesis de Licenciatura (biólogo). Facultad de Ciencias, UNAM. Páginas.

LEVERICH, W. L. y O. A. Levin. 1979. Age-Specific survivorship and reproduction in *Phlox drummondii*. *The American Naturalist* 113(6):881-903.

LEWIS, J. B. y J. Ward. 1965. Developmental stages of the palaemonid shrimp *Macrobrachium carcinus* (L). *Crustaceana* 9(2): 137-148.

LOBÃO, V. L., N. E. Rojas, y W. C. Valenti. 1986. Fecundidade e fertilidade de *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Crustacea, Decapoda) em laboratório. Bol. Inst. Pesca, 13(2): 15-20.

LOT, A. 1976. Estación de Biología Los Tuxtlas: pasado presente y futuro. Pp. 31-70, En: A. Gómez, C. Vázquez, S. Del Alamo y A. Butanda (eds.), Regeneración de selvas, CNEB. Páginas.

LOWE, B. T. y A. J. Provenzano. 1990. Survival and reproduction of *Palaemonetes paludosus* (Gibbes, 1850) (Decapoda, Palaemonidae) in saline water. Journal of Crustacean Biology 10:639–647.

LUCENA-FREDOU F., J. S. R. Filho, M. C. N. Silva, y E. F. Azevedo. 2010. Population Dynamics of the River Prawn, *Macrobrachium Amazonicum* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) on Combu Island (Amazon Estuary). Crustaceana; 83(3):277-290.

MAGALHÃES, C. 1986. The larval development of palaemonid shrimps from the Amazon Region reared in the laboratory. IV. The abbreviated development of *Palaemonetes ivonicus* Holthuis, 1950 (Crustacea: Decapoda). *Amazoniana*. 10: 67-78.

MAGALHÃES, C. 1987. The larval development of palaemonid shrimps from the Amazon Region reared in the laboratory. V. The abbreviated development of *Pseudopalaemon chryseus* Kensley y Walker, 1982 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Acta Amazonica*, 16: 95-108.

MAGALHÃES, C. 1988. The larval development of palaemonid shrimps from the Amazon Region reared in the laboratory. II. Extremely abbreviated larval development in *Euryrhynchus miers*, 1877 (Decapoda, Euryrhynchinae). *Crustaceana*, 55: 39-52.

MAGALHÃES, C. y N. Medeiros. 1998. The larval development of palaemonid shrimps from the amazon region reared in the laboratory. VII. Abbreviated development of *Pseudopalaemon amazonensis* Ramos-Porto, 1979 (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Acta Amazonica*, 28: 433-448.

MAGALHÃES, C. y I. Walker. 1988. Larval development and ecological distribution of central Amazonian palaemonid shrimps (Decapoda, Caridea). *Crustaceana*, 55: 279-292.

MAYR, E. 1968. *Especies animales y evolución*. Editorial de la Universidad de Chile, Chile, 808 p.

MCNAMARA, J. C. 1987. The time of osmotic regulation in the freshwater shrimp *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann) (Decapoda, Palaemonidae). *Journal of Experimental Biology and Ecology*, 107: 245-451.

MEJÍA, L. M., F. Álvarez y R. G. Hartnoll. 2003. A new species of freshwater prawn, *Macrobrachium totonacum* (Decapoda: Palaemonidae), with abbreviated development from Mexico. *Crustaceana* 76:77-86.

MEJÍA-ORTÍZ, L. M., F. Álvarez, R. Román y J. A. Viccon-Pale. 2001. Fecundity and distribution of freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* in the Huitzilapan river, Veracruz, Mexico. *Crustaceana*, 74(1):69-77

MEJÍA-ORTÍZ, L. M. y M. López-Mejía. 2011. Freshwater prawns of genus *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) with abbreviated development from Papaloapan River Basin, Veracruz, Mexico: Distribution and new species *Crustaceana* 84 (8): 949-973.

MOLINERO, J. C. 1996. Biología del langostino *Macrobrachium hobbsi* (Nates y Villalobos-Hiriart, 1990) de la región de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis. Facultad de Ciencias Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 54 pp.

ODUM, E. P. 1985 *Fundamentos de Ecología*. Interamericana. México, D. F. Páginas 434.

ORDIANO, A., F. Álvarez y G. Alcaraz. 2005. Osmoregulation and oxygen consumption of the hololimnetic prawn, *Macrobrachium tuxtlaense* at varying salinities (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 78: 1013-1022.

PARRA, M. J. C., S. Y. García, A. Ferrer y H. Severeyn. 2010. Aspectos reproductivos del camarón *Macrobrachium amazonicum* (HELLER) en la zona de Nazaret, San Rafael de El Mojón, Lago de Maracaibo, Venezuela. *Ciencia* 16(4):402-408.

PEARL, R. 1928. "*The Rate of Living: Being an Account of Some Experimental Studies on the Biology of Life Duration.*" University of London Press, London.

PEARL, R. y S. L. Parker. 1921. Experimental studies on the duration of life. II. Hereditary differences in duration of life in line-breed strains of *Drosophila* *Am. Nat.* 56, 174-187.

PEREZ R. A. y R. Torres Orozco. 1992. Geomorfología y batimetría del Lago de Catemaco, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México, 19 (1):19-24.

PEREIRA, G. 1986. Freshwater shrimps from Venezuela I: seven new species of Palaemoninae (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 106:339-345.

PEREIRA, G. A. y J. V. García. 1995. Larval development of *Macrobrachium reyesi* Periera (Decapoda: Palaemonidae), with a discussion of the origin of the abbreviated development in Palaemonids. *Journal of Crustacean Biology*, 15: 117-133.

RABINOVICH J. E. 1980. *Introducción a la Ecología de Poblaciones Animales*. Compañía Editorial Continental, S.A. México. 313 Páginas.

- REINSEL, K. A., P. S. Glas, J. R. Rayburn, M. K. Pritchard y W. S. Fisher. 2001. Effects of food availability on survival, growth, and reproduction of the grass shrimp *Palaemonetes pugio*: a laboratory study. *Marine Ecology Progress Series* 220:231–239.
- REYNOLDS, J. D. 2002. Growth and Reproduction (152-191 p.), In: D. M. Holdich (Ed.). *Biology of Freshwater Crayfish*. Chapter 4, Blachwell Science, Ltd. UK, 683
- RICKLEFS, R. E. 1996. Avian energetic, ecology, and evolution. In C. Carey (Ed). *Avian Energetics*. Chapman and Hall New York, U.S.A. Páginas 1-30.
- RÍOS, M. F. 1952 Estudio geológico de la región de los Tuxtlas, Veracruz. *Asociación Mexicana de Geología Petrolera* 4: 325-376.
- RODRÍGUEZ DE LA CRUZ, M. C. 1965. I. Contribución al conocimiento de los Palemónidos de México II. Palemónidos del Atlántico y vertiente oriental de México con descripción de dos especies nuevas. *Anales del Instituto de Investigaciones Biológico Pesqueras* 1: 71-112.
- RODRÍGUEZ DE LA CRUZ, M. C. 1968. Contribución al conocimiento de los palemónidos de México III. Palemónidos del Golfo de California, con notas sobre la biología de *Macrobrachium americanum*. *FAO Fisheries Report* 2(57): 373-380.
- ROMAN, R., A. L. Ortega, y L. M. Mejía. 2000. *Macrobrachium vicconi*, new species, a fresh-water shrimp from a rain forest in southeast Mexico, and comparison with congeners (Decapoda, Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology*. 20(1): 186-194.
- SAMUEL, S. C., C. Chong y H. W. Khoo. 1987. The abbreviated larval development of the freshwater prawn, *Macrobrachium malayanum* (Roux, 1934) (Decapoda, Palaemonidae) reared in laboratory. *Crustaceana* 53(1):31-42.
- SANTOS, E. P., 1978. Dinâmica de populações aplicada à piscicultura. Hucitec/Edusp, São Paulo, 130 p.
- SIGNORET, G., A., L. Ortega y D. Brailovsky, 2000. Partially abbreviated larval development in an underscribed freshwater palaemonid prawn of genus *Macrobrachium* from Chiapas, México, *Crustaceaa*, 73: 273-282.
- SILVERTOWN, J. W. y J. Lovett-Doust. 1993. *Introduction to Plant Population Biology* Blackwell Scientific Publication, Oxford, U.K. Páginas.
- SMITH, L. R. 1996. *Ecology and Field Biology*. Harper Collins College Publishers. New York. U.S.A. Páginas.

SMITH, G. R., M. Learner, F. Slater y J. Foster. 1995. Habitat features important for the conservation of the native crayfish *Austropotamobius pallipes* in the Britain. *Biological Conservation* 75: 239-246.

SOBERON, J. 1987. *Ecología de Poblaciones*. Fondo de Cultura Económica Serie La Ciencia desde México. No. 82.

SOULLAD, M. E. 1923. Le developpement larvaire des "palaemoninae" I. Partie descriptive. La condensation progressive de L'ontogenése. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique* 57: 509-603.

SOUZA, M. A., 1968. Ecología de las leguminosas de los Tuxtlas, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Botánica* 39(2):121-161.

STEARNS, S. C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, U.K. Páginas 1-249.

INTERNATIONAL UNION FOR CONSERVATION OF NATURE (IUCN)., 2015. Global Species Programme Red List Unit, IUCN UK Office, Sheraton House, Castle Park Cambridge CB3 0AX, United Kingdom.

VÁZQUEZ, G. L. 1987. Zoología del *Phyllum Arthropoda*. Editorial Interamericana S.A. de C.V. México. 1 - 381.

VILLALOBOS, F. A. 1967. Estudio de los Palaemonidae de México I. *Macrobrachium acanthochirus* n. sp., del Suroeste de México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoología* 27(1,2): 167-174.

VILLALOBOS, F. A. 1982. Decapoda (215-239p) En: Hulberts, S. H. y A. Villalobos, F. (Eds.), *Aquatic Biota of Mexico, Central America and West Indies*, San Diego State University, San Diego, California. 529 pp.

VILLALOBOS-FIGUEROA, A., M. E. Zamora-Sánchez, J. J. Correa-López, J. I. Espinosa-Aranda y M. L. Nieto-Applebaum. 1982. Evaluación de la disponibilidad de postlarvas de *Macrobrachium tenellum* (Smith) y determinación de sus posibilidades de semicultivo en las microrregiones PIDER Costa Grande y Atoyac del estado de Guerrero, Chilpancingo, Gro. Inédito.

VILLALOBOS, J. L. y F. Álvarez. 1999. A new species of *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae), with abbreviated development, from Veracruz, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 112: 746-753.

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 el 2006. *In* Crustáceos de México: estado actual de su conocimiento, F. Álvarez y G. Rodríguez (eds.) PROMEP-UANL, Secretaria de Educación Pública/Dirección General de Publicaciones Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey. p. 239-299.

VILLALOBOS-HIRIART, J. L., A. Cantú-Díaz Barriga y E. Lira-Fernández. 1993. Los crustáceos de agua dulce de México.-Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, volumen especial, 44:267-290.

WILLIAMSON, D. I. 1972. Larval development in a marine and fresh water species of *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 23:282-298.

WONG T. y T. Joseph. 1989. Abbreviated larval development of *Macrobrachium hainanense* (Parisi, 1919) reared in the laboratory (Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Crustaceana* 56: 19-30.