



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA
SITEMÁTICA

**SISTEMÁTICA Y BIOGEOGRAFÍA DE LOS CANGREJOS DE AGUA DULCE DE MÉXICO DE
LA FAMILIA PSEUDOTHELPHUSIDAE (CRUSTACEA: DECAPODA)**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

JUAN CARLOS OJEDA ESCOTO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA

INSTITUTO DE BIOLOGIA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA

INSTITUTO DE GEOLOGIA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS

INSTITUTO DE BIOLOGIA, UNAM

MÉXICO, CD. MX.

MAYO, 2017



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.

Lic. Ivonne Ramirez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de febrero de 2017, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **OJEDA ESCOTO JUAN CARLOS** con número de cuenta **96260900** con la tesis titulada: **"Sistemática y biogeografía de los cangrejos de agua dulce de México de la familia Pseudothelphusidae (Crustacea: Decapoda)"**, realizada bajo la dirección de **DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA**:

| | |
|------------|----------------------------------|
| Presidente | DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPÍ |
| Vocal | DR. JAVIER ALCOCER DURAND |
| Secretario | DR. ATILANO CONTRERAS RAMOS |
| Suplente | DR. JOSÉ LUIS VILLALOBOS HIRIART |
| Suplente | DR. FRANCISCO JAVIER VEGA VERA |

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 27 de abril de 2017.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, el haberme permitido realizar mis estudios de posgrado, cuya culminación es el presente trabajo de tesis.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología el otorgamiento de la beca 23129, sin la cual no hubiera sido posible financiar mis estudios de posgrado.

Agradezco a los miembros de mi comité tutor, cuyos consejos, correcciones y enseñanzas fueron guiándome a lo largo de este proyecto:

Dr. Fernando Álvarez Noguera

Dr. Atilano Contreras Ramos

Dr. Francisco Javier VegaVera

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la Universidad Nacional Autónoma de México, porque dentro de sus aulas no solamente adquirí el tan preciado conocimiento que me va a acompañar por siempre, sino que además me dio la oportunidad de conocer gente maravillosa que, aunque no sean de mi sangre, puedo considerar mi familia.

Por Ti, Universidad.

A la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología (UNAM) por el apoyo brindado en infraestructura y atenciones de las personas que ahí laboran.

Al Dr. Fernando Álvarez, quién me ha guiado a través de este sinuoso camino llamado posgrado, por haberme brindado la confianza para desempeñarme libremente en aras de poder llevar a cabo mi investigación; por los agradables momentos vividos dentro de la Colección y fuera de ella durante las salidas al campo, gracias por todo Doc.

Al Dr. José Luis Villalobos, por las a veces interminables charlas acerca de los complicados cangrejos de agua dulce; porque siempre había un tema de debate en torno a ellos y que en ocasiones nos hacían pensar más de la cuenta, por todos tus amenos comentarios, gracias Pepe.

Al Dr. Atilano Contreras y al Dr. Francisco Vega por haber conformado mi comité tutor, cuyos comentarios (en los a veces angustiantes tutorales) fueron de gran utilidad y apoyo para el desarrollo de mi proyecto.

Al Dr. Juanjo Morrone y al Dr. Javier Alcocer, cuyas sugerencias mejoraron indudablemente la calidad de este escrito.

Agradezco también a Laura Márquez, responsable del Laboratorio de Biología Molecular y de la Salud (IB UNAM) por sus enseñanzas y a Andrea Jiménez del Laboratorio de Biología Molecular del Departamento de Zoología por todo el apoyo brindado durante mis largas estancias dentro de ambos laboratorios en mi época de adicción a las PCR's.

A toda la banda de la Colección de Crustáceos: Faby, Eric, Ia, Manuel, Janet, Chavita, Adán, Sergio, Olinka, Leo, Dona, Raquel, Sharif, Viry, Mafer, Gus, Monse, por hacer que mi estancia fuera más que amena, un especial reconocimiento a mis estimados Sobrinillos, por los gratos momentos vividos durante todo este tiempo, gracias por su amistad.

A mis estimados amigos David, Alex, Jorge, Carlos y el resto de la banda bohemia cuyas reuniones para discutir importantes asuntos académicos, sobre la banalidad de la vida y otros temas epistemológicos, hicieron que el doctorado fuera más interesante.

Agradezco y brindo un reconocimiento a todos aquellos que con su apoyo, ayuda y comprensión participaron de forma importante en mi formación académica, prometiendo seguir siempre adelante.

La curiosidad es la lujuria de la mente.

–Thomas Hobbes

La mente que se abre a una nueva idea, jamás volverá a su tamaño original.

–Albert Einstein

- Seamos felices ahora, disfrutemos la vida que hemos creado.

DEDICATORIAS

Lilia

Porque has demostrado tener la suficiente fortaleza
para poder hacer frente a cualquier adversidad,
eres un ejemplo a seguir,
con toda mi admiración.

A mi familia

A mis padres, hermanos y sobrinos,
a todas las personas que estimo
y considero parte de mi familia,
que con su apoyo me alientan
a seguir siempre adelante,
gracias por confiar en mi.

A mi Ingenioso

Si alguien esta encaminado a la grandeza, ese eres tú.

ÍNDICE GENERAL

| | |
|---|------|
| RESUMEN | VI |
| ABSTRACT | VIII |
| INTRODUCCIÓN GENERAL | 1 |
| Cangrejos de agua dulce | 2 |
| Cangrejos pseudotelfúsidos | 3 |
| OBJETIVO GENERAL | 4 |
| Objetivos Particulares | 4 |
| CAPÍTULO I “Taxonomía y biogeografía descriptiva de los cangrejos Pseudotelfúsidos de México” | 5 |
| Introducción | 5 |
| Clasificación de la familia Pseudothelphusidae | 7 |
| Objetivos particulares | 9 |
| Material y método | 9 |
| Resultados y Discusión | 10 |
| Cangrejos pseudotelfúsidos de México | 12 |
| Riqueza específica | 13 |
| Distribución de pseudotelfúsidos en México | 16 |
| Género <i>Pseudothelphusa</i> | 17 |
| Género <i>Tehuana</i> | 20 |
| Género <i>Odontothelphusa</i> | 22 |
| Género <i>Potamocarcinus</i> | 23 |
| Género <i>Raddaus</i> | 24 |
| Variedad de géneros | 25 |

| | |
|--|----|
| Límite distribucional | 28 |
| CAPÍTULO II “Sistemática filogenética de cangrejos pseudotelfúsidos” | 29 |
| Introducción | 29 |
| Técnicas moleculares | 30 |
| Genes mitocondriales | 31 |
| Genes nucleares | 31 |
| Límite de especies | 32 |
| Sistemática molecular | 32 |
| Antecedentes | 32 |
| Objetivos particulares | 33 |
| Material y método | 34 |
| Extracción, amplificación y secuenciación de ADN | 34 |
| Alineamiento y análisis filogenético | 35 |
| Resultados | 37 |
| Tiempo de divergencia | 41 |
| Discusión | 41 |
| Relaciones filogenéticas | 42 |
| Tiempo de divergencia | 47 |
| Aspectos geológicos | 48 |
| Congruencia entre filogenias morfológica y molecular | 51 |
| CAPÍTULO III “Relación entre áreas de endemismo” | 52 |
| Introducción | 52 |
| Análisis de parsimonia de endemismos | 53 |
| Pasos para delimitar áreas de endemismo | 53 |
| Cuencas hidrológicas | 55 |

| | |
|------------------------|----|
| Tipos de cuencas | 56 |
| Antecedentes | 56 |
| Objetivo | 56 |
| Objetivos particulares | 57 |
| Material y método | 57 |
| Resultados | 59 |
| Discusión | 64 |
| CONCLUSIONES GENERALES | 68 |
| LITERATURA CITADA | 70 |
| APÉNDICE 1 | 88 |
| APÉNDICE 2 | 90 |
| APÉNDICE 3 | 92 |

ÍNDICE DE TABLAS

| | | |
|-----------|---|----|
| Tabla 1.1 | Historia de las clasificaciones propuestas para los cangrejos pseudotelfúsidos de México. | 11 |
| Tabla 2.1 | Tabla 2.1. Primers utilizados en el análisis filogenético. | 34 |
| Tabla 2.2 | Matriz de distancia genética entre linajes de cangrejos pseudotelfúsidos. | 41 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | | |
|------------|---|---|
| Figura 1 | a) <i>Typhlopseudothelphusa mocinoi</i> , b) <i>Potamocarcinus chajulensis</i> . Tomado de Villalobos y Álvarez (2008). | 4 |
| Figura 1.1 | Clasificaciones propuestas para cangrejos tricodactílidos y pseudotelfúsidos. Los niveles que se presentan son superfamilias y familias. a) Abele (1982), b) Martin y Davis (2001), c) Stevcic (2005), Ng <i>et al.</i> (2008), De Grave <i>et al.</i> (2009); Ahyong <i>et al.</i> (2011). | 6 |
| Figura 1.2 | Esquema que representa la admisión de aire en la cámara branquial de los | 6 |

pseudotelfúsidos. bc, cámara branquial; bc, branquia; e, endostoma; ps, pseudopulmón; sc, escafognatito; mxp2, segundo maxilípedo; mxp3, tercer maxilípedo. Tomado de Rodríguez (1986).

| | | |
|-------------|--|----|
| Figura 1.3 | Mapa de distribución de cangrejos pseudotelfúsidos en México. | 12 |
| Figura 1.4 | Composición de las tribus de pseudotelfúsidos mexicanos por género. | 14 |
| Figura 1.5 | Riqueza específica de pseudotelfúsidos mexicanos por género. | 15 |
| Figura 1.6 | Riqueza específica por estado. Los números representan las especies presentes en cada entidad. | 17 |
| Figura 1.7 | Distribución de las especies del género <i>Pseudothelphusa</i> en México; solamente se indican las localidades tipo para cada especie. | 18 |
| Figura 1.8 | Distribución de las especies del género <i>Tehuana</i> en México. | 21 |
| Figura 1.9 | Distribución de las especies del género <i>Odontothelphusa</i> en México. | 22 |
| Figura 1.10 | Distribución de las especies del género <i>Potamocarcinus</i> en México. | 23 |
| Figura 1.11 | Distribución de las especies del género <i>Raddaus</i> en México. | 24 |
| Figura 1.12 | Distribución de los géneros <i>Ehecatusa</i> , <i>Phrygiopilus</i> , <i>Smalleyus</i> , <i>Spirothelphusa</i> , <i>Sylvathelphusa</i> , <i>Typhlopseudothelphusa</i> , <i>Tzotzilthelphusa</i> , <i>Villalobosius</i> y <i>Zilchia</i> en el sur del país. | 26 |
| Figura 2.1 | Topología derivada de Inferencia Bayesiana para los genes H3, COI, 16S y 12S. Los valores en cada nodo representan los valores de bootstrap para MP, MV y PP para IB respectivamente. Sólo se presentan valores > 50% ó 0.5. | 39 |
| Figura 2.2 | Topología derivada de Inferencia Bayesiana para los genes H3, COI, 16S y 12S. Las barras representan los géneros que integran cada tribu; A, clasificación al inicio de este estudio; B, propuesta de arreglo derivada del análisis filogenético. | 40 |
| Figura 2.3 | Mapa que representa la hipótesis de Rodríguez (1986) sobre la presencia de pseudotelfúsidos en México. Las líneas indican la dirección de la migración. Las áreas sombreadas indican zonas de alta diversidad. | 47 |
| Figura 2.4 | Mapas paleogeográficos que representan la conformación de América del Norte; a, durante el Mioceno medio; b, durante el Plioceno. Tomado de R. Blakey. | 48 |

| | | |
|-------------|--|----|
| Figura 3.1 | Pasos para delimitar áreas de endemismo con PAE: a, superponer la cuadrícula en el mapa; b, matriz de datos; c, cladograma; d, áreas delimitadas. | 54 |
| Figura 3.2. | Mapa de distribución de cangrejos pseudotelfúsidos en América. | 55 |
| Figura 3.3 | Subregiones hidrológicas propuestas por la CONAGUA y utilizadas para el análisis de áreas de endemismos. | 58 |
| Figura 3.4 | Árbol de consenso estricto del análisis de áreas. | 61 |
| Figura 3.5 | Áreas de endemismo identificadas por el PAE. | 62 |
| Figura 3.6 | Áreas de endemismo identificadas por el PAE y regiones hidrológicas prioritarias de la zona. | 62 |
| Figura 3.7 | Trazos individuales (a-g) y trazo generalizado (h) obtenidos a partir del análisis filogenético y áreas de distribución de los pseudotelfúsidos mexicanos. | 63 |

RESUMEN

Los decápodos mexicanos sobresalen por su diversidad en los niveles supraespecíficos (familias y géneros), lo cual es un indicador de la gran antigüedad de las formas ancestrales que dieron origen a la riqueza actual del grupo. Los decápodos que habitan en los ambientes dulceacuícolas mexicanos están representados por seis familias entre la que se encuentra la Pseudothelphusidae, cuyas especies de cangrejos son totalmente independientes del medio marino y desarrollan todo su ciclo biológico en los cuerpos de agua continentales y se los puede encontrar a varios cientos de kilómetros del mar.

Este estudio aborda dos temas principales: la sistemática de los pseudotelfúsidos mexicanos y aspectos de su biogeografía. En primera instancia se realizó una revisión bibliográfica acerca de la familia Pseudothelphusidae en México para analizar el grado de conocimiento que se tiene sobre estos cangrejos dulceacuícolas; pudo notarse que se han realizado numerosos trabajos dirigidos a la descripción de nuevas especies pero el conocimiento sobre su biología es escaso. En el país se tiene la presencia de tres tribus, 15 géneros y 66 especies, tres de las cuales fueron descritas como resultado de esta revisión y fueron asignadas al género *Pseudothelphusa*, debido a la morfología del gonópodo del macho; con estas nuevas descripciones el número de especies reconocidas para dicho género ascienden a 29, consolidándolo como el de mayor riqueza específica en nuestro territorio. En cuanto a diversidad de géneros, la tribu Potamocarcinini es la de mayor variedad con 9, siendo Hypolobocerini la tribu menos representada con solo dos géneros monotípicos. Mediante un análisis sobre la distribución se observó que el sur del país es una zona de alta diversidad, donde es posible encontrar representantes de las tres tribus y los 15 géneros reconocidos para el país. El istmo de Tehuantepec representa el límite distribucional para diversos géneros y especies de las tres tribus.

Para conocer las relaciones filogenéticas que presentan los pseudotelfúsidos mexicanos, se realizó un análisis basado en caracteres moleculares, los genes mitocondriales 16S, 12S, COI y el nuclear H3, obteniendo una matriz concatenada con una extensión de 1,820 pb; tres métodos de inferencia filogenética fueron aplicados a los datos: Máxima Parsimonia, Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana, con los cuales fue posible obtener una hipótesis acerca de las relaciones filogenéticas que presentan estas especies de cangrejos dulceacuícolas. Debido a la variabilidad de formas que integran la tribu Potamocarcinini y con base en los resultados obtenidos, se propone erigir a Mesoamericanini trib. nov. que tentativamente debe incluir a los géneros *Odontothelphusa*, *Phrygiopilus*, *Sylvathelphusa*, *Typhlopseudothelphusa*, *Tzotzilthelphusa*, *Villalobosius* y *Zilchia*; Raddausini trib. nov. que incluirá especies de *Raddaus*; Potamocarcinini quedará exclusivamente conformado por las especies de *Potamocarcinus*. La tribu Pseudothelphusini, endémica de México, conforma un grupo monofilético integrado por los géneros *Smalleyus*, *Tehuana* y *Pseudothelphusa*. Se calcularon los tiempos de divergencia entre las secuencias del gen COI obteniéndose un rango entre los 2.8 y los 11 m.a. durante

el Mioceno y Plioceno, donde los eventos más importantes que influyeron en la diversificación y actual distribución del grupo fueron el surgimiento de barreras naturales tales como la formación de la Faja Volcánica Trans Mexicana, la Sierra Madre del Sur, el evento Chiapaneco y el cierre posterior de las cuencas hidrológicas.

En la tercera parte se realizó un análisis bajo el enfoque de Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE), el cual estuvo basado en la presencia-ausencia de los organismos dentro de 34 subregiones hidrológicas propuestas por la CONAGUA permitió identificar dos áreas que relacionan dos subregiones hidrológicas cada una: (A) Alto Grijalva y Costa de Chiapas, sustentada por las especies *Potamocarinus magnus* y *Raddaus bocourti* y (b) Usumacinta y Grijalva-Usumacinta con la presencia de *Odontothelphusa toninae* y *Avotrichodactylus constrictus*, ambas áreas localizadas al sur del país. Las áreas identificadas concuerdan con lo propuesto con otros grupos de agua dulce como son peces y helmintos parásitos de peces, estos resultados apoyan la propuesta acerca de la existencia de un patrón mesoamericano de distribución. Las áreas identificadas incluyen regiones hidrológicas prioritarias y están incluidas parcialmente dentro de zonas federales de conservación biológica.

ABSTRACT

The Mexican decapods stand out because of their diversity at supraspecific levels (families and genera), which is an indicator of the great antiquity of the ancestral forms that gave origin to the current diversity of the group. The decapods that inhabit Mexican freshwater environments are represented by six families, including the Pseudothelphusidae, whose crab species are totally independent of the marine environment going through their entire biological cycle in inland water bodies and can be found up to several hundred kilometers from the sea.

This study addresses two main issues: the systematics of Mexican pseudothelphusids and aspects of their biogeography. In the first instance a bibliographical review about the family Pseudothelphusidae in Mexico was carried out to analyze the degree of knowledge about these freshwater crabs. It could be noted that numerous studies have been carried out aimed at the description of new species but the ones about their biology are scarce. In Mexico occur three tribes, 15 genera and 66 species, three of which were described as a result of this review and were assigned to the genus *Pseudothelphusa* due to the morphology of the male gonopod. With the new descriptions, the number of species in *Pseudothelphusa* increases to 29 making it the more speciose genus. As far as diversity of genera, the tribe Potamocarinini is the most diverse with 9, and Hypolobocerini the less diverse with only two monotypic genera. An analysis of their distribution showed that the southern portion of Mexico is an area of high diversity, where it is possible to find representatives of three tribes and 15 genera. The Isthmus of Tehuantepec represents the distributional limit for various genera and species of the three tribes.

In order to establish the phylogenetic relationships of Mexican pseudothelphusids, an analysis was made based on molecular characters, using partial sequences of the mitochondrial 16S, 12S, COI and nuclear H3 genes, obtaining a concatenated matrix with an extension of 1,820 bp. Three methods of phylogenetic inference were applied to the data: Maximum Parsimony, Maximum Likelihood and Bayesian Inference, it was possible to obtain a hypothesis about the phylogenetic relationships that these species of freshwater crabs present. Due to the variability of forms that integrate the tribe Potamocarinini and based on the results obtained, it is proposed to create Mesoamericanini trib. nov. which tentatively must include the genera *Odontothelphusa*, *Phrygiopilus*, *Sylvathelphusa*, *Typhlopseudothelphusa*, *Tzotzilthelphusa*, *Villalobosius* and *Zilchia*; Raddausini trib. nov. which will include species of *Raddaus*; Potamocarinini will be exclusively conformed by the species of *Potamocarcinus*. The tribe Pseudothelphusini, endemic to Mexico forms a monophyletic group, composed of the genera *Smalleyus*, *Tehuana* and *Pseudothelphusa*. Divergence times were estimated using COI gene sequences, obtaining a range between 2.8 and 11 million years ago, during the Miocene and Pliocene, where the most important events that influenced the diversification and current distribution of the group were the

emergence of natural barriers such as the formation of the Trans Mexican Volcanic Belt, the Sierra Madre del Sur, the Chiapaneco event and the subsequent closure of the watersheds.

In the third part, an analysis under the Parsimony Analysis of Endemicity (PAE), based on presence-absence data of organisms within 34 hydrological subregions proposed by CONAGUA, allowed us to identify two areas that relate two hydrological subregions each: (A) Alto Grijalva and Costa de Chiapas, supported by *Potamocarinus magnus* and *Raddaus bocourti* and (b) Usumacinta and Grijalva-Usumacinta with the presence of *Odontothelphusa toninae* and *Avotrichodactylus constrictus*, both located to the south of the country. The identified areas are consistent with what is proposed for other freshwater groups such as fish and parasitic helminths of fishes, and support the proposal of a Mesoamerican distribution pattern. The identified areas include priority hydrological regions and are partially included within federal biological conservation zones.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los crustáceos integran uno de los grupos zoológicos de mayor éxito, tanto por el número de especies vivientes registradas como por la diversidad de hábitats que colonizan, desde el litoral somero hasta las cuencas oceánicas profundas. Ningún otro grupo de plantas o animales presenta una diversidad morfológica tan amplia como los crustáceos (Martin y Davis, 2001). Este grupo de organismos varían tanto en su diseño anatómico como en sus dimensiones, sus tallas varían desde unas décimas de mm (algunos copépodos) hasta más de 4 m de longitud (el cangrejo araña) (Simoes *et al.*, 2004). La variedad de estrategias de vida les ha permitido adaptarse a una amplia variedad de ambientes, primariamente marino y secundariamente dulceacuícola y terrestre.

Dentro de los crustáceos, el grupo de los decápodos incluye a las formas más comunes y fáciles de identificar, como son los camarones, los langostinos, las langostas y los cangrejos. Una característica común a todos los decápodos es un caparazón que cubre las branquias, formando cámaras branquiales con diferentes grados de especialización. El cubrir a las branquias con el caparazón y modificar los 3 primeros apéndices torácicos como maxilípedos para regular la pérdida de agua por los canales branquiales eferentes que abren dentro de la cavidad bucal, ha permitido a los cangrejos braquiuros adaptarse a ambientes contrastantes, incluyendo el semiterrestre (Wolvekamp y Waterman, 1960; Alvarez *et al.*, 2014). El orden Decapoda está constituido esencialmente por crustáceos marinos, sin embargo, algunos taxones se han adaptado al medio dulceacuícola donde pasan todo su ciclo de vida (Susanto y Charmantier, 2001).

En relación con los decápodos mexicanos, éstos sobresalen por su diversidad en los niveles supraespecíficos, es decir, en el número de familias y géneros, lo cual es un indicador de la gran antigüedad de las formas ancestrales que dieron origen a la diversidad actual del grupo (Villalobos *et al.*, 1993). La razón de esta gran riqueza se debe básicamente a dos factores: la evolución geológica que ha tenido el territorio nacional desde tiempos pangeicos hasta la conformación de su fisiografía actual y a la confluencia en México de especies provenientes de dos grandes regiones biogeográficas americanas, la neártica y la neotropical (Villalobos, 1982; Villalobos *et al.*, 1993; Álvarez y Villalobos, 1997). Los decápodos que habitan en los ambientes dulceacuícolas mexicanos están representados por seis familias (Alpheidae, Atyidae, Palaemonidae, Cambaridae, Pseudothelphusidae y Trichodactylidae) (Villalobos y Álvarez, 2008). Particularmente en las tres últimas, sus especies son totalmente independientes del medio marino y desarrollan todo su ciclo biológico en los cuerpos de agua continentales y se les puede encontrar varios cientos de kilómetros hacia el interior del continente (Villalobos *et al.*, 1993; Villalobos, 2005).

Por otro lado, la amplia distribución que han alcanzado los cangrejos y camarones de agua dulce a través del territorio nacional, abarcando toda la gama de ambientes epi e

hipocontinentales, desde las llanuras costeras hasta los 3,000 m de altitud, y las adaptaciones fisiológicas y morfológicas que han desarrollado para independizarse totalmente del ambiente marino, apoyan la idea que la presencia de estos artrópodos en México data de épocas muy remotas (Villalobos y Álvarez, 2008).

Cangrejos de agua dulce

De las más de 6,700 especies conocidas de decápodos braquiuros o cangrejos verdaderos, más de 1,300 son cangrejos que habitan el agua dulce, se caracterizan por su capacidad para completar su ciclo de vida independientemente del entorno marino y tienen un patrón pantropical de distribución. Estos cangrejos son asignados actualmente a ocho familias: Pseudothelphusidae y Trichodactylidae (México, Centroamérica y América del Sur), Potamonautidae (África y Madagascar), Deckeniidae y Platythelphusidae (África Oriental), Potamidae (norte de África, Sur de Europa y Asia), Gecarcinucidae (Asia) y Parathelphusidae (Asia y Australasia), y son importantes componentes de la biota acuática en arroyos, ríos, lagos y estanques (Martin y Davis, 2001). La presencia mundial de estos braquiuros podría ser explicada en términos de los movimientos de las placas tectónicas y el desplazamiento de las masas continentales. Ng y Rodríguez (1995) consideran que los cangrejos dulceacuícolas y posiblemente todos los Brachyura son más antiguos de lo que se piensa (Tsang *et al.*, 2014).

Los cangrejos de agua dulce son un componente ecológico importante dentro de los ecosistemas acuáticos (Dobson *et al.*, 2002; Cumberlidge *et al.*, 2009; Marijnissen *et al.*, 2009) porque son procesadores eficientes de materia orgánica, depredadores de pequeños invertebrados y peces, son a su vez, alimento de gran variedad de vertebrados y huéspedes intermediarios de parásitos del hombre (Magalhães, 2003), además, pueden dominar fuertemente la biomasa de invertebrados bénticos (Abdallah *et al.*, 2004; Dobson *et al.*, 2007). En la actualidad existen aproximadamente 1,300 especies descritas de cangrejos de agua dulce que contribuyen sustancialmente a la biodiversidad acuática de los trópicos y subtrópicos (Ng *et al.*, 2008; Yeo *et al.*, 2008), constituyendo uno de los elementos más conspicuos de los invertebrados que habitan en las aguas epicontinentales a nivel mundial.

Una de las características principales de los cangrejos de agua dulce es que presentan desarrollo directo, es decir, sin etapas larvianas; de los huevecillos emergen pequeños cangrejos que permanecen en el abdomen de la hembra hasta alcanzar tallas mayores a 1.6 mm de ancho de caparazón (Álvarez y Villalobos, 1997). El desarrollo abreviado o directo es una respuesta a la necesidad de reducir la dispersión y de permanecer cerca o en el lugar de origen, puesto que mientras más se alejen de éste, las posibilidades de encontrar un lugar apropiado para establecerse disminuyen. Es debido a este tipo de desarrollo, cuando menos parcialmente, que tienen una capacidad limitada de dispersión,

con linajes que pertenecen a una cuenca específica (Ng y Rodríguez, 1995; Daniels *et al.*, 2002, 2006; Daniels, 2003), a una porción de orilla de un lago, una cueva, una cañada, etc. Por lo tanto, se debería esperar menor flujo de genes entre los sistemas hidrográficos, que potencialmente conduce a la especiación alopátrica y en ausencia de evolución morfológica, a especies crípticas.

Cangrejos pseudotelfúsidos

Esta familia de cangrejos se distribuye en el continente americano en un patrón estrictamente neotropical. Hasta el momento se han descrito más de 280 especies pertenecientes a 42 géneros agrupados en dos subfamilias, Epilobocerinae Smalley, 1964, distribuida en Cuba, Puerto Rico, Santa Cruz y Haití y Pseudothelphusinae Ortmann, 1893, cuyos representantes se distribuyen en el continente y está constituida por las tribus Hypolobocerini, Potamocarcinini, Kingsleyini, Pseudothelphusini y Strengerianini.

De acuerdo con Rodríguez (1982, 1986), el patrón de distribución que presentan las diferentes tribus y géneros que integran la familia sigue un patrón de radiación que tiene centros de dispersión ubicados en Colombia y Venezuela, donde las formas ancestrales se dispersaron para extenderse al norte hacia Centroamérica y México, al este y sureste hacia las Guayanas y Surinam, al oeste y suroeste hacia Ecuador, Perú y norte de Chile y al sur hacia la cuenca del Amazonas en el norte de Brasil (Villalobos, 2005).

Los pseudotelfúsidos se caracterizan por presentar la forma típica de un cangrejo. Su morfología externa se mantiene sin grandes modificaciones, excepto quizá, por la presencia de ornamentaciones en algunos de sus miembros que reflejan adaptaciones a un ambiente particular, como sería el caso de las especies que habitan en cavernas que incrementan la longitud de sus apéndices sensoriales (antenas y anténulas) y ambulatorios (Fig. 1a), o aquellas que se localizan en los grandes ríos que han desarrollado espinas en el margen anterolateral del caparazón para anclarse a las rocas o troncos para no ser arrastrados por la corriente (Álvarez y Villalobos, 1994) (Fig. 1b). Debido a la uniformidad en los caracteres somáticos la taxonomía de la familia está basada en la ornamentación que presenta el ápice del primer pleópodo del macho, el cual se ha transformado en un gonópodo encargado de la transferencia del espermátforo a la hembra (Villalobos, 2005).

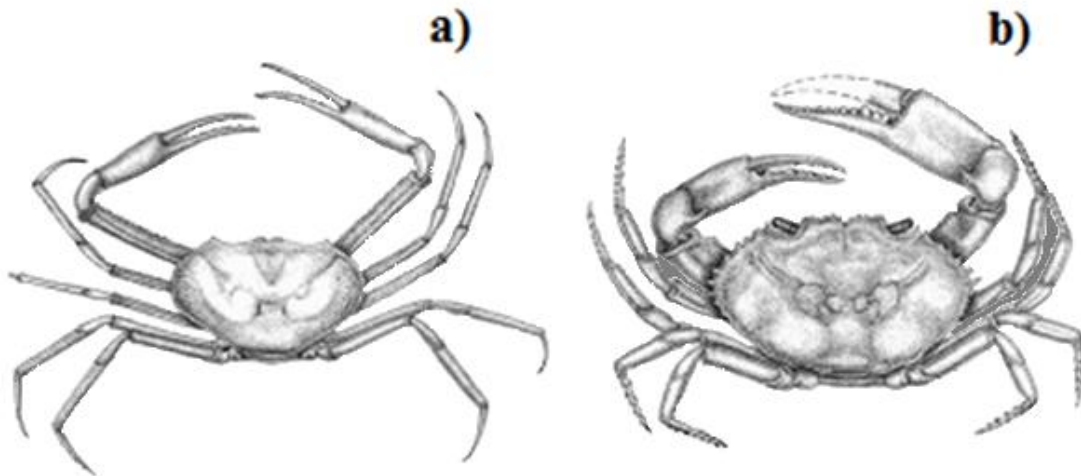


Figura 1. a) *Typhlopseudothelphusa mocinoi*, b) *Potamocarcinus chajulensis*. Tomado de Villalobos y Álvarez (2008).

OBJETIVO GENERAL

Realizar un análisis filogenético basado en caracteres moleculares (los mitocondriales 16S, 12S y COI, y el H3 nuclear), para analizar las relaciones existentes entre los géneros y especies de la familia Pseudothelphusidae en México y poder generar una hipótesis consistente de sus relaciones filogenéticas, apoyada con la historia geológica de la región.

Objetivos Particulares

Serán presentados en cada uno de los apartados en los que se dividió el presente trabajo.

CAPÍTULO I

Taxonomía y biogeografía descriptiva de los cangrejos pseudotelfúsidos de México

(Síntesis del conocimiento de los cangrejos pseudotelfúsidos de México)

INTRODUCCIÓN

Los cangrejos dulceacuícolas de América, representados por las familias Pseudothelphusidae y Trichodactylidae, han sufrido cambios en lo que respecta a su ubicación taxonómica. Bowman y Abele (1982) agruparon a los pseudotelfúsidos y tricodactílicos junto a los otros cangrejos de agua dulce del mundo (e.g., Parathelphusidae, Gecarcinucidae y Potamidae de Asia y Potamonautidae de África) dentro de la superfamilia Potamoidea, puesto que asumieron que los cangrejos de agua dulce del mundo formaban un grupo monofilético. En relación a los tricodactílicos, Martin y Davis (2001) sugirieron que son grupo hermano de los portunoideos. Sin embargo, en clasificaciones recientes (Stevcic, 2005; Ng *et al.*, 2008; De Grave *et al.*, 2009; Ahyong *et al.*, 2011) se aparta a los tricodactílicos y los elevan al nivel de superfamilia, separados de los portunoideos. Por su parte, los cangrejos pseudotelfúsidos a partir de las clasificaciones propuestas por Martin y Davis (2001), Stevcic (2005), Ng *et al.* (2008), De Grave *et al.* (2009) y Ahyong *et al.* (2011) conforman su propia superfamilia (Fig. 1.1).

Por otra parte, los orígenes de los pseudotelfúsidos son difíciles de establecer, puesto que existen diferencias grandes en las estructuras respiratorias con el resto de los grupos de cangrejos y no se han encontrado restos fósiles de formas relacionadas (Álvarez y Villalobos, 1997; Villalobos, 2005). Se ha propuesto un origen pre-cretácico de la familia basado en la distribución actual de las especies y en las relaciones que existen con las familias de cangrejos de agua dulce de África y Asia (Tsang *et al.*, 2014).

Partiendo de la hipótesis de un origen monofilético de los pseudotelfúsidos (Martin y Davis, 2001) basada en la presencia de un pseudopulmón (epitelio que es capaz de llevar a cabo el intercambio de gases y que recubre la cámara branquial; Fig. 1.2) en todas las especies de la familia (Díaz y Rodríguez, 1977), Rodríguez (1982, 1986, 1992) y Rodríguez y Campos (1989) han postulado que estos cangrejos tuvieron su origen en las formas ancestrales de la subfamilia Epilobocerinae, la cual incluye una serie de especies antillanas. En las últimas décadas, los estudios efectuados por Sternberg y Cumberlidge (1999, 2001), para tratar de ubicar filogenéticamente a los cangrejos de agua dulce dentro del infraorden

Brachyura, mantienen a los pseudotelfúsidos neotropicales como un grupo monofilético y resaltan la existencia de una relación del tipo de grupos hermanos entre éstos y un clado de los potamoideos paleotropicales (Villalobos, 2005).

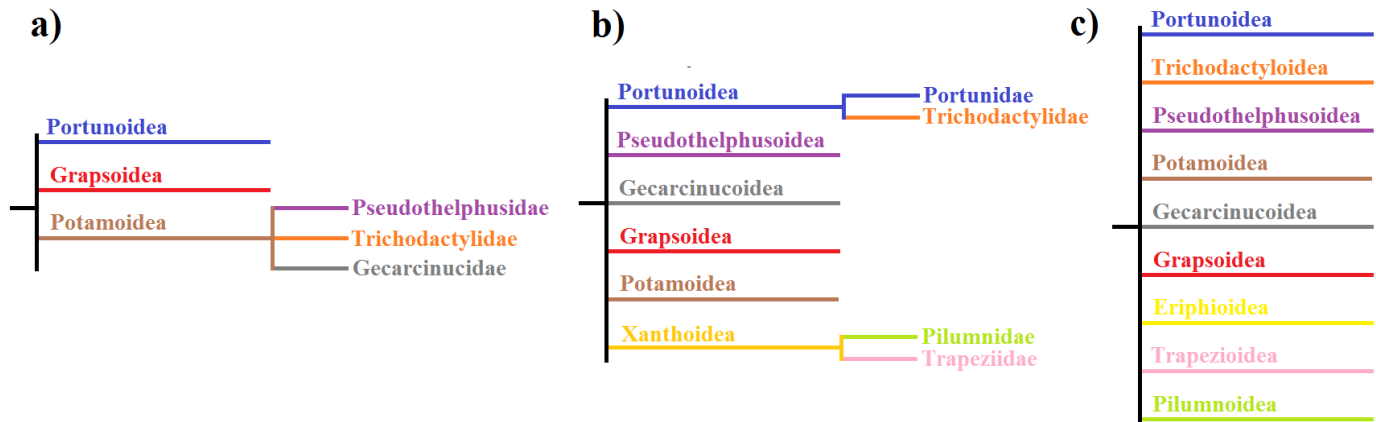


Figura 1.1. Clasificaciones propuestas para cangrejos tricodactílicos y pseudotelfúsidos. Los niveles que se presentan son superfamilias y familias. a) Abele (1982), b) Martin y Davis (2001), c) Stevcic (2005), Ng *et al.* (2008), De Grave *et al.* (2009); Ahyong *et al.* (2011).

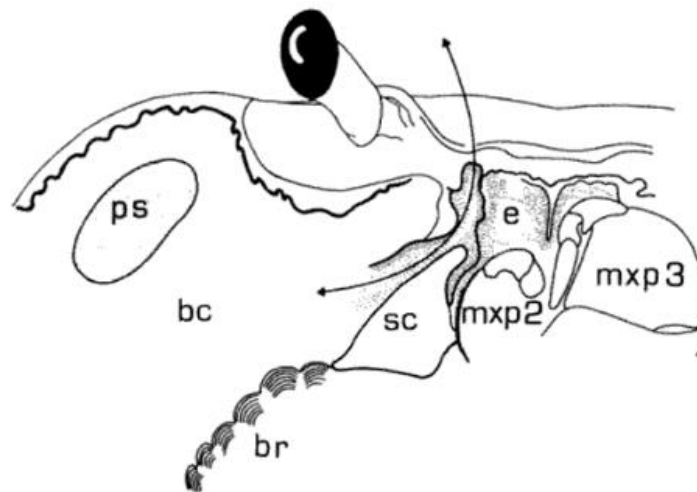


Figura 1.2. Esquema que representa la admisión de aire en la cámara branquial de los pseudotelfúsidos. bc, cámara branquial; bc, branquia; e, endostoma; ps, pseudopulmón; sc, escafnatito; mxp2, segundo maxilípedo; mxp3, tercer maxilípedo. Tomado de Rodríguez (1986).

Clasificación de la familia Pseudothelphusidae

La clasificación que se utiliza actualmente para esta familia es presentada en el listado de Villalobos y Álvarez (2008); para el arreglo de los géneros y especies dentro de las tribus que integran dicha familia se sigue la propuesta de Rodríguez (1982), con las modificaciones sugeridas por el mismo autor en 1992 y en las cuales recomienda seguir el arreglo de Pretzmann (1972) para las tribus Hypolobocerini y Potamocarcinini. Para la tribu Potamocarcinini se considera el arreglo de Rodríguez y Hobbs (1989), quienes elevan a nivel de género el subgénero *Zilchia* Pretzmann, 1965. Para la tribu Pseudothelphusini, actualmente se utiliza la clasificación basada en las recomendaciones de Villalobos (2005), quién sugiere revivir tres especies del género *Pseudothelphusa*, *P. digueti* Rathbun, 1905; *P. dugesi* Rathbun, 1893 y *P. nelsoni* Rathbun, 1905; excluye del género y de la tribu Pseudothelphusini a la especie *P. puntarenas* Hobbs III, 1991, que debe ser asignada al género *Achlidon* de la tribu Hypolobocerini y la especie *P. ayutlaensis* Álvarez y Villalobos, 1997 es sinonimizada a *P. galloi* Álvarez y Villalobos, 1990. Otra de las modificaciones importantes que sugiere Villalobos (2005) es la desaparición del género monotípico *Disparithelphusa* y su especie se integra al género *Pseudothelphusa*, quedando conformada la tribu por los géneros *Pseudothelphusa*, *Smalleyus* y *Tehuana*.

A continuación, se presenta en resumen la clasificación conocida para la familia en la revisión de Villalobos y Álvarez (2008), solo se menciona hasta nivel de género, en el cual se indica el número de especies que incluye cada uno.

Familia Pseudothelphusidae Rathbun, 1893

Subfamilia Epilobocerinae Smalley, 1964

Género *Epilobocera* Stimpson, 1860 (17 especies)

Subfamilia Pseudothelphusinae Ortmann, 1893

Tribu Strengerianini Rodríguez, 1982

Género *Chaceus* Pretzmann, 1965 (nueve especies)

Martiana Rodríguez, 1980 (una especie)

Phallangothelphusa Pretzmann, 1965 (dos especies)

Strengeriana Pretzmann, 1971 (16 especies)

Tribu Hypolobocerini Pretzmann, 1971

Género *Achlidon* Smalley, 1964 (dos especies)

Allacanthos Rathbun, 1898 (una especie)

Camptophallus Smalley, 1965 (una especie)

Elsalvadoria Bott, 1967 (dos especies)

Hypolobocera Ortmann, 1897 (46 especies)

Lindacatalina Pretzmann, 1977 (nueve especies)

Lobithelphusa Rodríguez, 1982 (una especie)

Moritschus Pretzmann, 1965 (seis especies)

Neostrengeria Pretzmann, 1965 (21 especies)

Ptychophallus Smalley, 1964 (16 especies)

- Spirothelphusa* Pretzmann, 1965 (una especie)
- Tribu Potamocarcinini Ortmann, 1897
- Género *Eidocamptophallus* Pretzmann, 1967 (una especie)
- Odonthelphusa* Rodríguez, 1982 (seis especies)
- Phrygiopilus* Smalley, 1970 (seis especies)
- Potamocarcinus* H. Milne Edwards, 1853 (13 especies)
- Raddaus* Pretzmann, 1965 (cinco especies)
- Typhlopseudothelphusa* Rioja, 1952 (cinco especies)
- Villalobosus* Ng y Álvarez, 2000 (dos especies)
- Zilchia* Pretzmann, 1968 (seis especies)
- Tribu Pseudothelphusini Ortmann, 1897
- Género *Pseudothelphusa* De Saussure, 1857 (25 especies)
- Smalleyus* Álvarez, 1989 (una especie)
- Tehuana* Rodríguez y Smalley, 1969 (ocho especies)
- Tribu Kingsleyini Bott, 1970
- Género *Brasiliothelphusa* Magalhães y Türkay, 1986 (una especie)
- Eudaniela* Pretzmann, 1971 (dos especies)
- Fredius* Pretzmann, 1967 (12 especies)
- Guinotia* Pretzmann, 1965 (una especie)
- Kingsleya* Ortmann, 1897 (seis especies)
- Microthelphusa* Pretzmann, 1968 (13 especies)
- Neopseudothelphusa* Pretzmann, 1965 (dos especies)
- Oedothelphusa* Rodríguez, 1980 (una especie)
- Orthothelphusa* Rodríguez, 1980 (tres especies)
- Prionothelphusa* Rodríguez, 1980 (una especie)
- Rodriguezus* Campos y Magalhães, 2004 (cuatro especies)
- Spirocarcinus* Pretzmann, 1971 (una especie)
- Incertae sedis*
- Género *Epithelphusa* Rodríguez y Smalley, 1969 (dos especies)

El presente capítulo consta de dos partes, la primera aborda una revisión sobre el conocimiento que se tiene sobre los pseudotelfúsidos de México en relación a su clasificación, se incluyen generos y especies descritas recientemente. En la segunda, se hace un análisis sobre la distribución de las diferentes especies en territorio mexicano con el objetivo de encontrar algún patrón de distribución.

Objetivos particulares

1. Realizar una revisión de las clasificaciones propuestas para la familia Pseudothelphusidae y documentar posibles actualizaciones.
2. Determinar el grado de conocimiento que se tiene de los cangrejos pseudotelfúsidos de México.
3. Determinar la riqueza de géneros y especies de los pseudotelfúsidos mexicanos.
4. Realizar un análisis descriptivo sobre su distribución y describir la presencia de posibles patrones de distribución.

MATERIAL Y MÉTODO

Se realizó una revisión de los acervos científicos referentes a cangrejos pseudotelfúsidos que incluyeron artículos y capítulos de libros para obtener un panorama sobre el grado de conocimiento actual y de los avances en los estudios de estos cangrejos, particularmente en México.

Para realizar un análisis sobre su distribución, se hizo una consulta de las bases de datos de las colecciones más importantes que existen sobre los crustáceos decápodos de agua dulce de México, la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IB-UNAM) y la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos, conocido como Instituto Smithsonian (USNM).

Se creó una base de datos que contiene a todas las especies cangrejos pseudotelfúsidos que se distribuyen en México; para cada especie se consideraron las localidades georreferenciadas. Otras fuentes importantes de datos fueron: Villalobos (2005) y Villalobos y Álvarez (2008); además se incluyeron los registros obtenidos a partir de las salidas al campo realizadas para fines de este proyecto. La mayoría de los registros fueron revisados mediante el programa Google Earth para asegurarse de que son congruentes con la distribución conocida para cada especie, en algunos casos no fue posible georreferenciar las localidades debido a la falta de información en la etiqueta, esos registros incompletos no fueron incluidos en los análisis posteriores. La base de datos fue analizada y utilizando el programa ArcGIS versión 9.3, se diseñó un mapa de distribución para cada género con sus respectivas especies.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En los últimos años el conocimiento de los pseudotelfúsidos mexicanos se ha actualizado a través de la descripción de géneros (Ng y Álvarez, 2000; Villalobos y Álvarez, 2013) y especies nuevas (Villalobos y Álvarez, 2003, 2010, 2013; Villalobos, García y Velázquez, 2010; Álvarez, Villalobos y Moreno, 2012; Ojeda, Villalobos y Alvarez, 2017) y con la elaboración de listas de especies (Villalobos y Álvarez, 2008), estudios regionales (Álvarez *et al.*, 1996; Álvarez y Villalobos, 1997; Álvarez *et al.*, 1999) y con la integración de una monografía sobre los cangrejos de agua dulce de la tribu Pseudothelphusini, donde se implementó una nueva nomenclatura para la taxonomía del gonópodo del macho (Villalobos, 2005).

En el listado de Villalobos y Álvarez (2008) presentado en la introducción, se tenían identificadas 278 especies en 40 géneros, cinco tribus y dos subfamilias, sin embargo, en los últimos cinco años, la riqueza a nivel de género y por consecuencia de especies también se incrementó. Cumberlidge *et al.* (2014) documentaron la actualización sobre los géneros y especies descritos recientemente en un estudio sobre la evaluación de la conservación global de los cangrejos de agua dulce del continente americano. Particularmente para México se identificaron dos géneros nuevos, *Sylvathelphusa* Villalobos y Álvarez, 2013, que contiene a *S. kalebi* y *S. cavernicola* y el monotípico *Tzotzilthelphusa* Villalobos y Álvarez, 2013, con su especie *T. villarosalensis* y asignados a la tribu Potamocarcinini debido a que presentan semejanzas en la morfología en el primer gonópodo del macho y *Odonthelphusa apicpac* Villalobos, García y Velázquez, 2010, todas distribuidas en Chiapas; también se describió a *Pseudothelphusa zongolicae* Álvarez, Villalobos y Moreno, 2012, de la Sierra de Zongolica, Veracruz. Con estas nuevas descripciones la familia Pseudothelphusidae queda conformada por 42 géneros y 291 especies.

Las actualizaciones para la familia no se han presentado solamente en cuanto a su clasificación, también ha habido cambios en la nomenclatura. El género *Epithelphusa* Rodríguez y Smalley es substituido por *Ehecatusa* Ng y Low (2010), debido a que el nombre *Epithelphusa* ya había sido utilizado para nombrar al oligoqueto *Epithelphusa* Drago (1887). Rodríguez y Smalley (1969) utilizaron el nombre *Epithelphusa* que derivaba de sus observaciones sobre el proceso marginal del primer gonópodo del macho. Ng y Low (2010) proponen el nombre de *Ehecatusa* derivado del Dios Azteca del viento Ehécatl combinado con el nombre genérico común para los cangrejos de agua dulce *Thelphusa*. El género reconocido actualmente como *Villalobosius* (Ng y Low, 2010) fue propuesto para sustituir a *Villalobosus* Ng & Álvarez (2000), debido a que este último ya había sido asignado al subgénero de acociles *Procambarus* (*Villalobosus*) Hobbs, 1972; el cambio se realizó basado en el artículo 53.2 de Nomenclatura Zoológica que establece que el principio de homonimia aplica solamente a todos aquellos nombres utilizados dentro del mismo taxón (ICZN, 1999). Por otro lado, ha habido cambios en cuanto a la clasificación de los

pseudotelfúsidos mexicanos referentes a la ubicación de los géneros dentro de las tribus (Tabla 1.1).

A pesar de que el conocimiento de los cangrejos de agua dulce de México se remonta a mediados del siglo XIX, está lejos de ser completo; el 95% de los estudios realizados sobre los pseudotelfúsidos del país son de carácter taxonómico, entre los que se encuentran los trabajos de De Saussure (1857), Rathbun (1893, 1895, 1897, 1898, 1905, 1933), Milne Edwards (1866), Rioja (1952), Pretzmann (1965, 1968, 1975, 1978), Miles (1967), Rodríguez y Smalley (1969), Hobbs (1980), Smalley y Adkinson (1984), Álvarez (1987, 1989), Rodríguez (1982, 1992), Rodríguez y Hobbs (1989), Álvarez y Villalobos (1990, 1991, 1992, 1994, 1996, 1998), debido a lo cual se desconocen muchos aspectos sobre su biología y ecología. La representación de las especies en las dos colecciones más importantes de este grupo (CNCR y USNM) está soportada en un 38% por los ejemplares que integran la serie tipo y por lo tanto, sólo se conocen para una localidad y casi todo el resto se conoce para menos de cinco localidades.

Tabla 1.1. Historia de las clasificaciones propuestas para los cangrejos pseudotelfúsidos de México.

| Autor | Tribu | Potamocarcinini | Pseudothelphusini | Hypolobocerini | Incertae sedis |
|--|--------------|--|--|--|-----------------------|
| Pretzmann (1972) | | <i>Potamocarcinus</i> <i>Zilchia</i> <i>Raddaus</i> <i>Typhlopseudothelphusa</i> | <i>Pseudothelphusa</i> <i>Spirothelphusa</i> <i>Tehuana</i> <i>Epithelphusa</i> | | |
| Rodríguez (1992) | | <i>Potamocarcinus</i> <i>Zilchia</i> <i>Typhlopseudothelphusa</i> <i>Odontothelphusa</i> | <i>Disparithelphusa</i> <i>Pseudothelphusa</i> <i>Smalleyus</i> , <i>Tehuana</i> <i>Epithelphusa</i> | <i>Phrygiopilus</i> <i>Spirothelphusa</i> <i>Lobithelphusa</i> , <i>Raddaus</i> | |
| Villalobos y Álvarez (2008) | | <i>Potamocarcinus</i> <i>Zilchia</i> <i>Typhlopseudothelphusa</i> <i>Odontothelphusa</i> <i>Phrygiopilus</i> <i>Raddaus</i> <i>Villalobosus</i> | <i>Pseudothelphusa</i> <i>Tehuana</i> <i>Smalleyus</i> | <i>Spirothelphusa</i> <i>Lobithelphusa</i> | <i>Epithelphusa</i> |
| Propuesta de Villalobos (2005, 2010), Villalobos y Álvarez (2013) | | <i>Potamocarcinus</i> <i>Zilchia</i> <i>Typhlopseudothelphusa</i> <i>Odontothelphusa</i> <i>Phrygiopilus</i> <i>Raddaus</i> <i>Villalobosius</i> <i>Sylvathelphusa</i> <i>Tzotzilthelphusa</i> | <i>Pseudothelphusa</i> <i>Tehuana</i> <i>Smalleyus</i> <i>Gen. nov. 1 galloi</i> <i>Gen. nov. 2 sulcifrons</i> | <i>Spirothelphusa</i> <i>Lobithelphusa</i> | <i>Ehecatusa</i> |

Cangrejos pseudotelfúsidos de México

Estos cangrejos se encuentran en varios estados de la República Mexicana, su límite de distribución más norteño se localiza al sur del estado de Sonora, continuando su distribución hacia el sur sobre la vertiente del Pacífico en los estados de Sinaloa, Nayarit, Jalisco hasta alcanzar la Faja Volcánica Trans Mexicana (FVTM), siguiendo su distribución hacia el sur en Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas donde continúan su distribución hacia Centro y Sudamérica; hacia el centro del país su distribución sigue en los estados de Zacatecas, Guanajuato, Querétaro, Estado de México, Morelos, Tlaxcala y Puebla hasta alcanzar la vertiente del Golfo de México en Veracruz y Tabasco (Fig. 1.3). Dado que ocupan una gran porción del occidente, centro y sur del país, los ambientes en los que se encuentran son muy variables, así como la altitud, que va del nivel del mar a zonas montañosas por encima de los 1,000 m snm.



Figura 1.3. Mapa de distribución de cangrejos pseudotelfúsidos en México.

En la CNCR se encuentra cerca del 90% de las especies de la familia Pseudothelphusidae que se han registrado para México; existen un poco más de 800 lotes de cangrejos provenientes de 218 localidades, con lo cual se abarca una gran parte del área de su distribución hasta ahora conocida en el país. En este acervo destaca la representación de la tribu Pseudothelphusini del centro y sur de México. El USNM cuenta con 72 registros

de pseudotelfúsidos mexicanos representados por un poco más de 100 ejemplares, recolectados en 28 localidades. En este acervo resalta la presencia de 35 especies tipo, ya sea como holotipos, alotipos, sintipos y paratipos.

Derivado de la revisión bibliográfica, principalmente del trabajo de Villalobos (2005) y en comunicación personal con el autor sobre formas afines a *Pseudothelphusa belliana*, se revisó el material depositado en la CNCR que corresponde a esas formas y se determinó que se trataba de especies diferentes. Como parte de la revisión se describieron tres especies nuevas; sus diagnósticos son presentados en el artículo: Ojeda-Escoto, J.C., J.L. Villalobos y F. Álvarez. 2017. Three new species of freshwater crabs of the genus *Pseudothelphusa* (De Saussure, 1857) (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) from Mexico. *Zootaxa* 4216 (6): 559–571, anexo al final de la presente tesis.

Con estas descripciones nuevas, el número de especies dentro del género *Pseudothelphusa* asciende a 29, de manera tal que los cangrejos pseudotelfúsidos de México quedan clasificados taxonómicamente en una subfamilia, tres tribus, 15 géneros y 66 especies.

Riqueza específica

De las tres tribus de pseudotelfúsidos presentes en el país, la Pseudothelphusini es endémica de México, ocupa los estados de la vertiente del Pacífico, el centro del país y alcanza la vertiente del Golfo en Veracruz. Se ha propuesto una teoría acerca del origen de esta tribu, Rodríguez (1986), basado en un análisis sobre la morfología del primer gonópodo del macho, propone la existencia de siete patrones estructurales que indican una continuidad de las tribus y géneros que constituyen la subfamilia Pseudothelphusinae; en este análisis destaca la presencia de una multiplicidad de las líneas filéticas en el istmo de Tehuantepec, de las cuáles se derivó la línea que pudo dar origen a los representantes de la tribu Pseudothelphusini (Villalobos, 2005). Esta tribu está representada por tres géneros (Fig. 1.4): *Pseudothelphusa*, *Tehuana* y *Smalleyus*.

Álvarez (1989) menciona que las relaciones entre los géneros de pseudotelfúsidos no son claras, pero considera que *Smalleyus*, *Spirothelphusa* y *Odonthelphusa* constituyen un grupo de géneros que se han dispersado en el istmo de Tehuantepec y aunque pertenecen a tres tribus diferentes, los factores geológicos que influyeron en su origen y distribución geográfica pudieron ser similares (Villalobos, 2005).

Los miembros de la tribu Potamocarcinini presentan una distribución que abarca la parte centro y sur del país, también está presente en Centroamérica y el norte de Sudamérica. En México constituye la primera tribu, en cuanto al número de géneros que la integran con nueve (Fig. 1.4), de los cuales *Villalobosius* alcanza la distribución más

norteña en Zongolica, Veracruz, con el registro de *V. leptomelus* (Rodríguez y Hobbs, 1989).

Hypolobocerini es la tercer tribu, particularmente representa uno de los taxa más complejos de la familia, tanto por el número de géneros y especies que contiene, como por la variedad morfológica que se presenta en el primer gonópodo del macho. Villalobos y Álvarez (2008) mencionan que en su mayor parte este grupo está integrado por formas sudamericanas. En México se encuentra representada por dos géneros monotípicos, cuya morfología del apéndice reproductor del macho es complicada, siendo diferente en varios rasgos del patrón que describen los otros miembros de la tribu, por lo que su ubicación dentro de Hypolobocerini es inestable y en espera de que se realice un análisis filogenético, se podrán reconocer con certeza sus relaciones y su inclusión adecuada dentro de alguna de las tribus de la subfamilia Pseudothelphusinae.

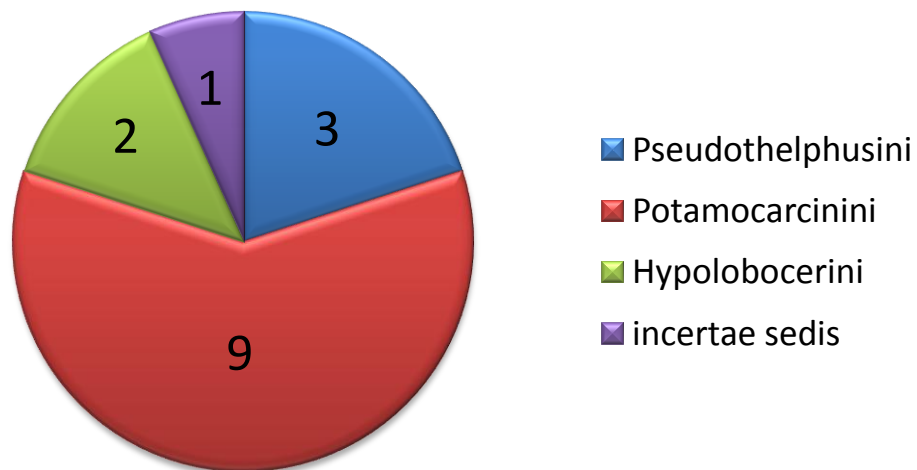


Figura 1.4. Composición de las tribus de pseudotelfúsidos mexicanos por género.

De los géneros presentes en el país, el que presenta una mayor riqueza específica es *Pseudothelphusa* con 29 especies, clasificada dentro de la tribu Pseudothelphusini; incluidos dentro de esta tribu también se encuentra *Tehuana* con ocho especies y el género monotípico *Smalleyus* (Fig. 1.5 barras azules). En la revisión de la tribu reliazada por Villalobos (2005), encontró inconsistencias entre las dos principales propuestas nomenclaturales (Smalley, 1964; Rodríguez, 1982) referente a la designación de los distintos elementos apicales del primer gonópodo. Dichas inconsistencias llevaron a este autor a proponer una nomenclatura que ayudaría al reconocimiento de los elementos terminales del apéndice reproductor del macho. Conforme a lo anterior, la unificación de criterios es de gran importancia para tratar de establecer la existencia de estructuras

homólogas, que constituyen la base para discernir las relaciones de parentesco entre diferentes especies.

La tribu Potamocarcinini está representada en territorio mexicano por los géneros *Odontothelphusa*, que presenta la mayor diversidad con siete especies; *Potamocarcinus* integrada por tres especies al igual que *Raddaus*. Se ha mencionado la existencia de *Raddaus parasilchi mexicanus* (Pretzmann, 1978), sin embargo, Villalobos y Álvarez (2008), consideran que la existencia de esta especie es dudosa, debido a que su descripción está basada en un organismo juvenil y las imágenes que presenta el autor del primer gonópodo del macho no son claras, lo que no permite apreciar con detalle la porción apical ni las ornamentaciones de este apéndice. De acuerdo a Rodríguez (1982), se podría tratar de *Raddaus bocourti*, especie con amplia distribución en el estado de Chiapas. De acuerdo a Villalobos y Álvarez (2008), es necesario efectuar nuevas recolectas en la localidad tipo para poder asegurar que se trata de una forma distinta. También integran la tribu *Sylvathelphusa*, *Zilchia*, *Villalobosius*, *Phrygiopilus* y *Typhlopseudothelphusa* con dos especies cada uno y el género monotípico *Tzotzilthelphusa* (Fig. 1.5 barras rojas). Aún después de la revisión de la tribu que efectuaron Rodríguez y Hobbs (1989) su arreglo taxonómico no está bien definido. Rodríguez (1992) considera que la propuesta de Pretzmann (1972) es la más adecuada para este taxón.

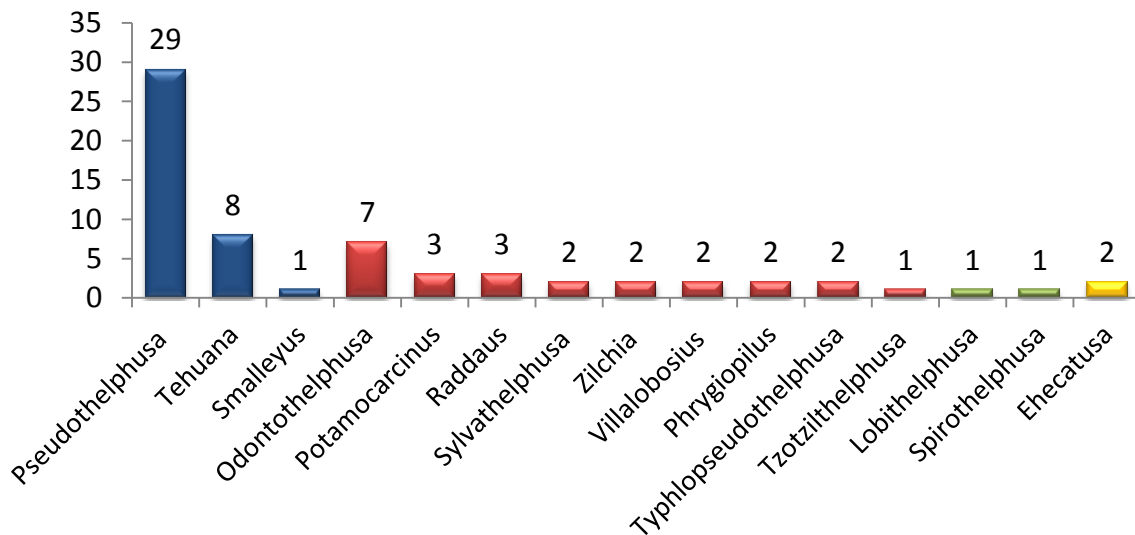


Figura 1.5. Riqueza específica de pseudotelfúsidos mexicanos por género.

La tribu Hypolobocerini es la que tiene menor representación en el país, los géneros que la integran son *Lobithelphusa* y *Spirothelphusa* ambos monotípicos (Fig. 1.5 barras verdes). La ubicación de ambas especies dentro de la tribu es discutible; *L. mexicana* fue

ubicada en esta tribu por la presencia en la superficie mesial del gonópodo del macho de una cresta media, ampliamente curvada. Sin embargo, la forma y las ornamentaciones de la porción distal de este apéndice no guardan una semejanza cercana con los otros miembros de la tribu (Villalobos y Álvarez, 2008), quizá con mayores estudios su posición taxonómica pueda cambiar en un futuro.

Ehecatusa incluye dos especies (Fig. 1.5 barra amarilla), *E. chiapensis* y *E. mixtepeensis*, que estaban clasificadas dentro de la tribu Pseudothelphusini, sin embargo, en un análisis filogenético de esta tribu realizada por Villalobos (2005), el autor propone colocarlas temporalmente como *incertae sedis* debido a que quedaron fuera del grupo que integra la tribu y por el momento se encuentran en espera de una revisión que permita reubicarlas en alguna tribu. Las características morfológicas del primer gonópodo del macho de este género son completamente diferentes al patrón que sigue la mayoría de los pseudotelfusinos, en cierto grado se asemejan a las del género *Spirothelphusa*, así como a las del género centroamericano *Elsalvadoria* (Villalobos y Álvarez, 2008).

Distribución de pseudotelfúsidos en México

La mayor diversidad de la familia se ubica en la región del Istmo de Tehuantepec, donde en un área relativamente pequeña se han registrado 49 especies pertenecientes a 15 géneros y a tres tribus. En esta región convergen Oaxaca, Chiapas, Tabasco y Veracruz, representa uno de los hotspots más importantes de diversidad para toda la familia en el continente (Villalobos y Álvarez 2010, Cumberlidge *et al.*, 2014). Este número de géneros es el más alto que se haya citado para cualquier otro lugar de América (Villalobos y Álvarez, 2008), mas alta incluso que la que se observa en Colombia y Venezuela, considerados como centros de dispersión por Rodríguez (1986), o en la cuenca del amazonas (Álvarez *et al.*, 1996), convirtiéndose en la única región del continente en donde se encuentran representadas tres de las cinco tribus que componen la familia (Villalobos, 2005).

Los estados con mayor riqueza específica son Chiapas, Oaxaca, Veracruz y Guerrero. La representación que se tiene para la mayoría de las especies se conoce para menos de cinco localidades y para varias especies, sólo se conocen para la localidad tipo (Fig. 1.6).

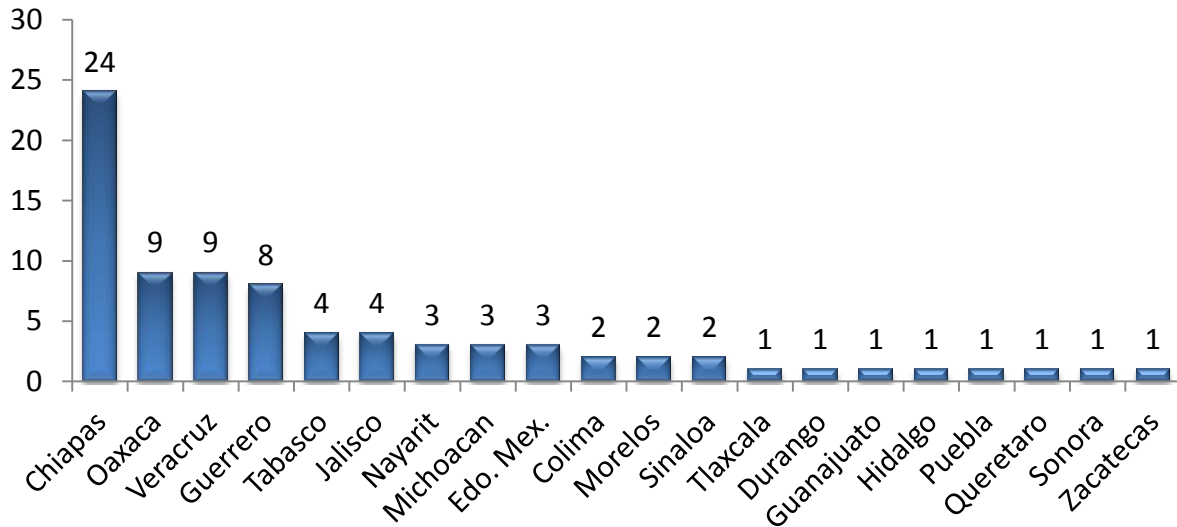


Figura 1.6. Riqueza específica por estado. Los números representan las especies presentes en cada entidad.

Género *Pseudotherphusa*

Las especies de *Pseudotherphusa* abarcan una extensa área del país expandiéndose desde el sur de Sonora, continuando su distribución hacia el sur por la costa del Pacífico hasta los estados de Guerrero y Oaxaca, y a través de la FVTM por los estados del centro hasta llegar a Veracruz (Fig. 1.7).

Pseudotherphusa sonorensis es la especie que marca el límite de distribución hacia el norte, localizándose en dos localidades del sur de Sonora dentro del municipio de Alamos, a una altura entre 445 y 490 m snm. Siguiendo por la franja del Pacífico hacia el sur en Sinaloa en el municipio de Elota se distribuye *P. rechingeri* a una altura de 60 m y *P. lophophallus* cerca de la Concordia a 120 m, misma especie cuya localidad tipo se encuentra en el municipio del Mezquital en Durango, a una altura aproximada de 600 m. En Nayarit en la localidad río el Naranjo se distribuye *P. leiophrys* a unos 1,290 m; *P. nayaritae* en el arroyo el Guayabito a 300 m; *P. peyotensis* en las localidades Sierra Alica, cerro Cangrejos y manantial el Durazno, todas dentro del municipio El Nayar entre 700 y 1,100 m. En Jalisco se distribuyen *P. jouyi* en el lago de Chapala a una altura de 1,530 m; *P. digueti* en las localidades cerritos de Tzenzontle, río Ayuquila y arroyo Manantlán entre 800 y 1,500 m; *P. terrestris* en Atemajac a 2,300 m; *P. seiferti* se localiza en el río Tuxpan, río Ayotitlán, arroyo el Tecolote y las Juntas a altitudes de 360 a 1,300 m y en Colima en el río Cuzalapa y en la localidad La Barragana a 180 y 620 m, en este mismo estado también se encuentra *P. dilatata* en una localidad situada a 500 msnm y *P. leiophrys* dentro del río el Naranjo a 1,290 m de altitud (Fig. 1.7).

Continuando hacia el sur por la vertiente del Pacífico, se distribuye *P. jouyi* en las localidades el Platanal, Ojo de Agua, Rancho Nueva España, sitios cercanos al río Duero y en el lago de Camécuaro, localidades que están entre los 1,500 y 1,900 m; *P. purhepecha* en El Serpentín y Agua Blanca ambas localidades entre 1,450 y 1,950 m y se tiene un registro de *P. dilatata* en Quenchendio, municipio de Huetamo; estas tres especies distribuidas en Michoacán.

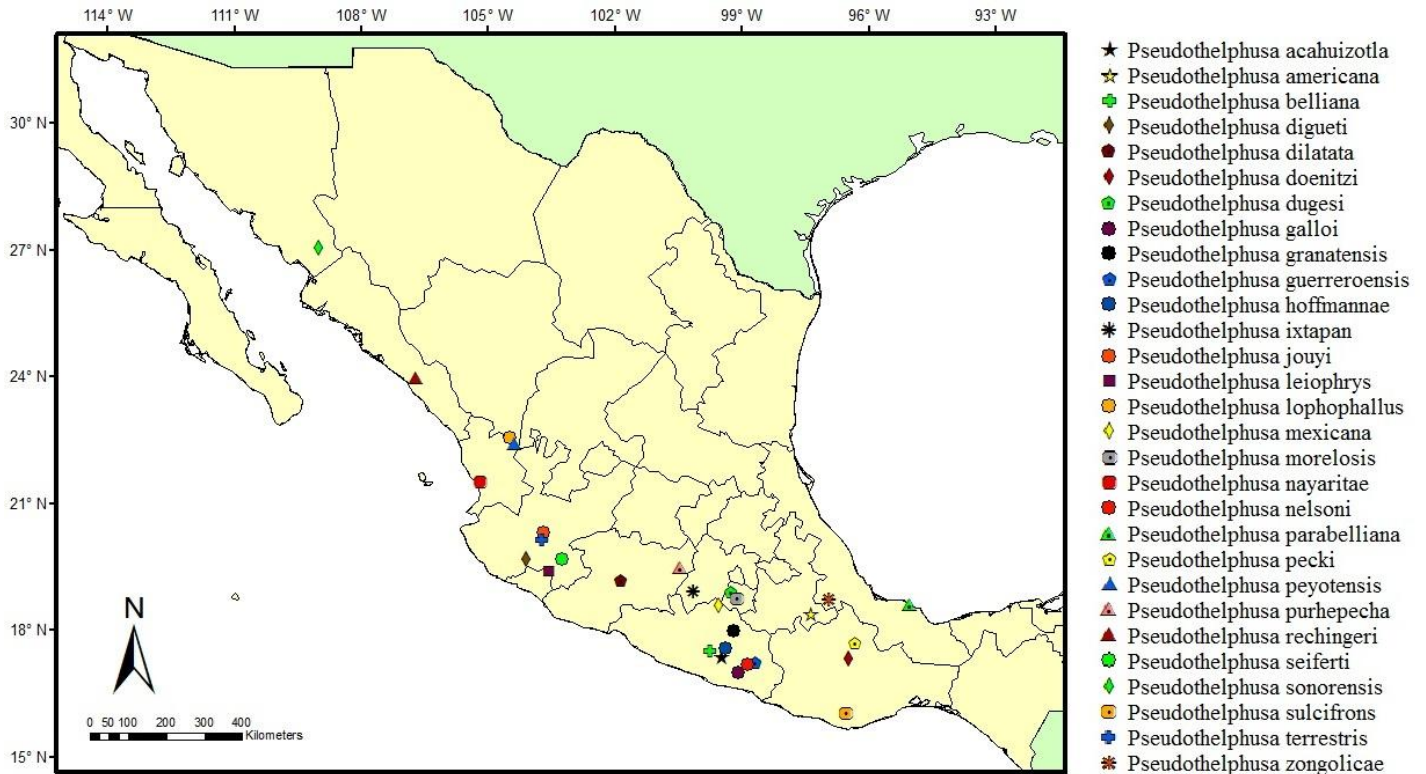


Figura 1.7. Distribución de las especies del género *Pseudothelphusa* en México; solamente se indican las localidades tipo para cada especie.

El estado de Guerrero representa la entidad con el mayor número de especies de este género con ocho, *P. acahuizotla* recientemente descrita se localiza en un arroyo pequeño en Acahuizotla a unos 820 m de altitud en el municipio de Chilpancingo de Los Bravo; *P. belliana* se encuentra a una altitud de 1,773 m en Chautipan dentro del mismo municipio que *P. acahuizotla*; *P. galloi* se encuentra a alturas cercanas a las del nivel del mar, en el arroyo La Parota, tributario del río Pinela entre 250 – 409 m de altitud, dentro del municipio de Ayutla de los Libres y hasta el Parque El Veladero, en el Puerto de Acapulco; *P. granatensis*, de las Granadas, municipio de Taxco de Alarcón a 1,560 m; *P. guerreroensis* se ha registrado en Malinaltepec, en arroyos cercanos a Acahuizotla y en un

arroyo tributario a la presa Fernando Galicias, que comprenden alturas entre 740 y 1,500 m snm; *P. hoffmannae* ubicada a 3 km de Tixtla a 1,400 m; *P. mexicana* localizada en la cueva La Joya a 5 km NE del municipio de Taxco a 1,800 msnm; *P. nelsoni* conocida solo para la localidad El Limo a 1,830 m, municipio de La Unión.

La distribución más sureña del género se encuentra en Oaxaca, *P. doenitzi*, ubicada en el río Grande y en un arroyo en el km 162 de la carretera Tuxtepec-Guelatao y en Santa María Yavesia, a una altitud de 2,000 m; *P. pecki*, a 10 km S de Valle Nacional y sobre la carretera Tuxtepec–Oaxaca en los kms 52 y 65, a una altitud de 850 m; y *P. sulcifrons* en el municipio de Villa Hidalgo-Yalag, al norte del estado, completa la representación del género en la entidad. Cabe mencionar que dentro de este estado, en el municipio de Santa María Huatulco y en otras localidades, se encontraron poblaciones cuya morfología es similar a *P. galloi* pero con ligeras diferencias dentro del proceso mesial del gonópodo del macho que pueden sugerir la existencia de un complejo de especies.

En los estados del centro del país, en la región centro-sur de Guanajuato a una altitud de 1,700-2,000 m se localiza *P. juyi*. El complejo de *Pseudothelphusa americana* se distribuye en el sur de Querétaro, en el municipio de Mixquiahuala en Hidalgo y en los municipios poblanos de Chignahuapan, Tehuacán y Zacatlán en el río Ajajalpa, en Tlaxcala se encuentra en un manantial de Apizaco y en un río cercano a la localidad de La Trinidad, todas las localidades donde se distribuye esta especie tienen un intervalo de elevación de 1,420 a 2,300 m. Al sur del Estado de México se distribuyen *P. ixtapan* en Tejupilco, a 1,900 m snm, *P. granatensis* en Malinalco a 1,740 m y *P. mexicana* en Valle de Bravo y Nanchititla a 1,820 m.

Pseudothelphusa morelosis está distribuída a lo largo del estado de Morelos, salvo una región al centro sur de la entidad, puede encontrársele en el balneario Las Estacas, Oaxtepec, Piscifactoria “El Rodeo”, río Yautepec, río Tetlama, río Chalma, barranca de Apapazco, río Tembembe, río Pueblo Nuevo, río en Puente de Ixtla, Lago de Tequesquitengo, río Amacuzac entre otros cuerpos de agua, todos dentro de un rango de elevación de 900-1,800 m. *Pseudothelphusa dugesi* se encuentra al norte de la misma entidad en el municipio de Cuernavaca.

En Veracruz se distribuye *P. zongolicae* localizada en la Sierra de Zongolica, Veracruz en las localidades de Choapa y Macuilca a una altitud de 1,053 m; en el cerro El Vigía, a 160 m de altitud, dentro de los terrenos de la Estación de Biología Tropical de los Tuxtles, del Instituto de Biología, UNAM, se distribuye *P. parabelliana*, esta especie representa el límite oriental de la distribución del género.

Cabe mencionar que la mayoría de las especies de *Pseudothelphusa* se distribuyen en zonas del país cuyos principales cuerpos de agua vierten hacia el Pacífico como son las cuencas de los ríos Lerma, Balsas, Ameca y Armería, que abarcan una gran extensión del

centro-sur y occidente del país, sin embargo, existen especies que presentan una distribución disyunta ya que los cuerpos de agua donde habitan vierten hacia el Golfo de México, dentro la cuenca del Papaloapan como son los casos de *P. parabelliana*, *P. pecki* y *P. zongolicae*; en el caso particular de éstas últimas dos especies, ambas presentan rasgos en el gonópodo que las pueden separar de *Pseudothelphusa*, incluso *P. pecki* originalmente pertenecía al género *Disparithelphusa*, sin embargo, en un análisis filogenético realizado por Villalobos (2005) la especie *D. pecki* quedó inmersa dentro de *Pseudothelphusa*, motivo por el cuál el autor propuso la desaparición provisional de *Disparithelphusa* en espera de efectuar otros análisis que ayuden a confirmar la identidad de este taxón.

El río Papaloapan nace en Valle Nacional, Oaxaca y abarca parte del istmo de Tehuantepec, se tiene la idea de que el ancestro común de los pseudotelfusinos en general pudo estar presente en la zona y derivado de los procesos geológicos que dividieron a las cuencas, como pudo ser la elevación de la Sierra Madre del Sur y de la FVTM, dieron origen al linaje presente a lo largo de la vertiente del Pacífico y al linaje de las llanuras costeras que desembocan en el Golfo de México (Huidobro *et al.*, 2006)

En relación al antepasado que dio origen a las especies que actualmente se distribuyen en cuencas que desembocan en el Pacífico, a su vez estuvo expuesto a acontecimientos geológicos como fue la elevación de la FVTM y otros sistemas montañosos, que separaron al gran mar interior formando las extensas cuencas del río Lerma y río Balsas en el centro-sur del país, cerrando y formando en parte las cuencas hidrológicas presentes a lo largo de la costa del Pacífico.

Como se ha podido observar, son pocas las especies de *Pseudothelphusa* que presentan una amplia distribución, *P. americana* se distribuye en siete estados: Querétaro, Estado de México, Hidalgo, Tlaxcala, Puebla, Guerrero y Oaxaca, se piensa que constituye un complejo de especies debido a que presenta ligeras diferencias en el gonópodo del macho en algunas de sus poblaciones y *P. juyi* localizada en Querétaro, Guanajuato, Michoacán y Jalisco, abarcando una gran porción del centro-sur de la cuenca del río Lerma, son las especies del género con la distribución más amplia.

Género *Tehuana*

Las especies de *Tehuana* se distribuyen en el sur del país (Fig. 1.8). *T. poglayenorum* es una especie muy abundante en los ríos y lagos de la parte central de la Sierra de Los Tuxtlas, en el sur de Veracruz, a altitudes de 40-360 m snm. Debido a la cantidad de cuerpos de agua en los que habita y la topografía muy accidentada de la región, se tiene la idea de que en realidad se trata de un complejo de especies.

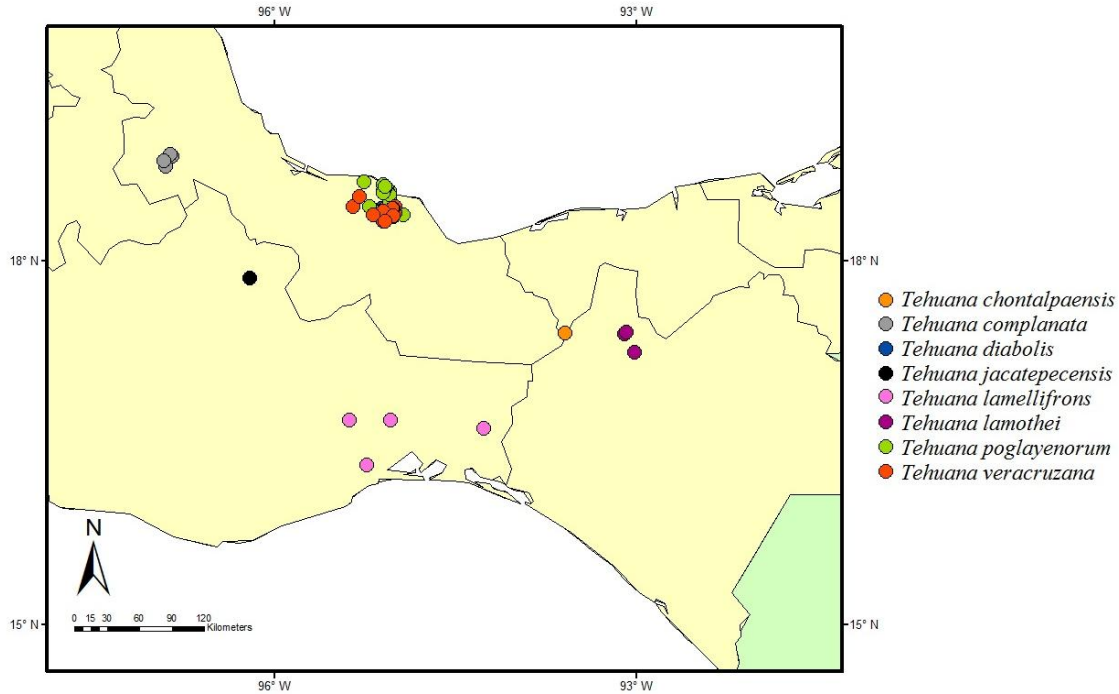


Figura 1.8. Distribución de las especies del género *Tehuana* en México.

En la misma región también se distribuye *T. veracruzana*, en arroyos de Zapoapan de Cabañas (500 msnm), municipio de Catemaco. *Tehuana diabolis* también está presente en la región de los Tuxtlas, se le encuentra en las orillas del lago de Catemaco, que es su localidad Tipo, y en los arroyos tributarios a este cuerpo de agua. Morfológicamente esta especie presenta una forma intermedia entre *T. veracruzana* y *T. poglayenorum* por el tamaño y la apariencia del lóbulo proximal del primer gonópodo del macho (Villalobos y Álvarez, 2008). *Tehuana complanata* es la especie que marca el límite de distribución hacia el norte de este género. Se localiza en la porción central de Veracruz, en los municipios de Córdoba y Amatlán, entre 600 y 900 m.

En Oaxaca se encuentra *T. lamellifrons* dentro del río Tehuantepec y al sur hacia la vertiente del Pacífico en el río Zanatepec y en el Arroyo Naranjo entre los 90 y 160 m de altitud; *T. jacatepecensis* se localiza al norte de Valle Nacional, en el río Jacatepec a 30 msnm; ambas especies presentan estrecha relación en cuanto a la morfología del primer gonópodo. En el sur de Tabasco en el municipio de Huimanguillo en las localidades Arroyo Pueblo Viejo y en un río pequeño tributario del río Pedregal-Tonalá a una altitud de 900 m se distribuye *T. chontalpaensis*. *Tehuana lamothei* está distribuida en la localidad Tapilula, Tabasco y en el Arroyo La Piedra en Ixtacomitán, Chiapas, ambas localidades entre los 300-780 m. Estas dos especies presentan estrecha relación debido a la morfología que presentan en el primer gonópodo del macho.

Género *Odontohelphusa*

Odontohelphusa maxillipes se distribuye en el sur de Veracruz en la región de los Tuxtlas a una altitud de 330 m (Fig. 1.9), esta especie presenta la distribución más norteña del género; al sur de Tabasco en las grutas del Coconá a 3 km de Teapa se distribuye *O. monodontis* a una altitud de 100 m.

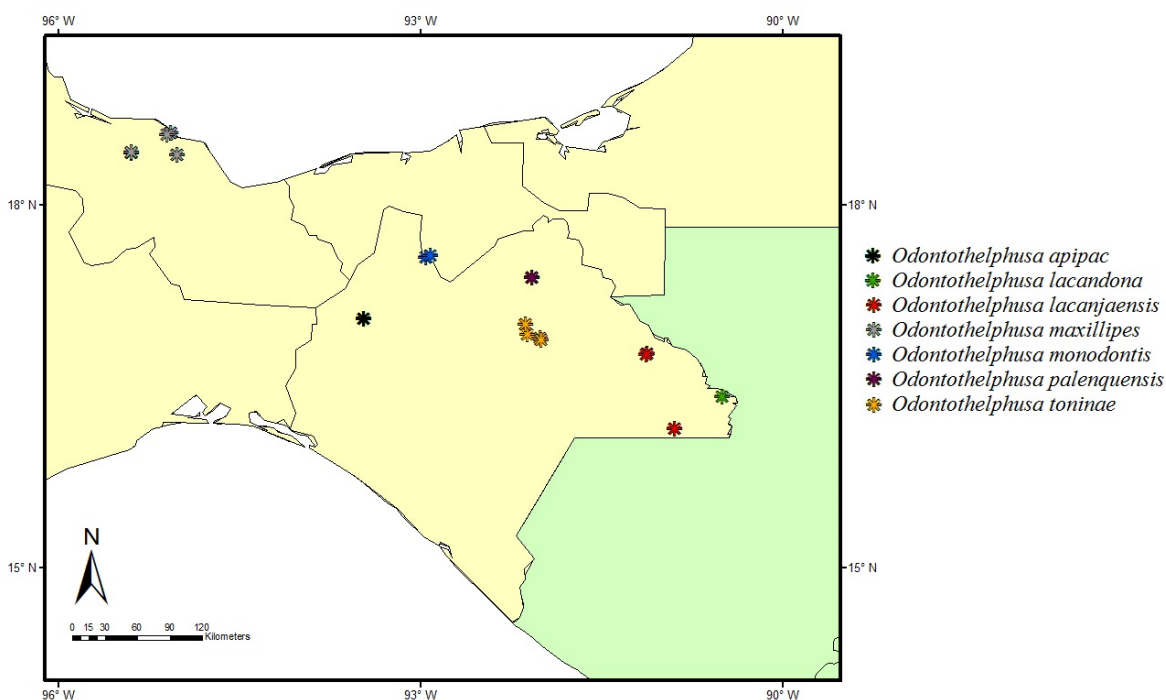


Figura 1.9. Distribución de las especies del género *Odontohelphusa* en México.

Chiapas es el estado que presenta la mayor riqueza en especies del género. *Odontohelphusa apipac* se encuentra al noroeste del estado en el arroyo Apic-Pac a 100 m de la Presa de Malpaso a 176 m; al noreste del estado se distribuye *O. palenquensis* en un arroyo pequeño en la zona arqueológica de Palenque a 60 m; *O. toninae* se distribuye en arroyos dentro de la zona arqueológica de Toniná a una altitud de 1,000 m en el municipio de Ocosingo; *O. lacandona* solo se ha recolectado en un pequeño arroyo a 8 km del municipio Benemérito de las Américas a 200 m; *O. lacanjaensis* distribuida en un arroyo frente a la comunidad de Playón de la Gloria a 200 m, dentro de la Reserva de la Biósfera de Montes Azules, municipio de Marqués de Comillas y en el río Lacanjá a 340 m, en Lacanjá Chansayab, municipio de Ocosingo; siendo estas últimas dos especies las que presentan el límite de distribución del género hacia el sur del país (Fig. 1.9). Todas las

especies del género se localizan dentro de la región biogeográfica Golfo de México y una localidad de *O. toninae* en una porción de la región de los Altos de Chiapas, ambas dentro de la gran cuenca del Grijalva-Usumacinta.

El patrón de distribución de las especies de *Odontothelphusa* es similar a los patrones de distribución y diversificación mostrados por otros decápodos de agua dulce en el sureste de México, como las especies pertenecientes a los géneros *Macrobrachium*, *Procambarus* (*Austrocambarus*) y *Avotrichodactylus* (Álvarez *et al.*, 2010).

Género *Potamocarcinus*

Se distribuye en el sur del país (Fig. 1.10). *Potamocarcinus hartmanni* se localiza en el norte de Tabasco cerca de la desembocadura hacia el Golfo de México y hacia el sur en Teapa cerca de la frontera con Chiapas a 37 m de altitud.

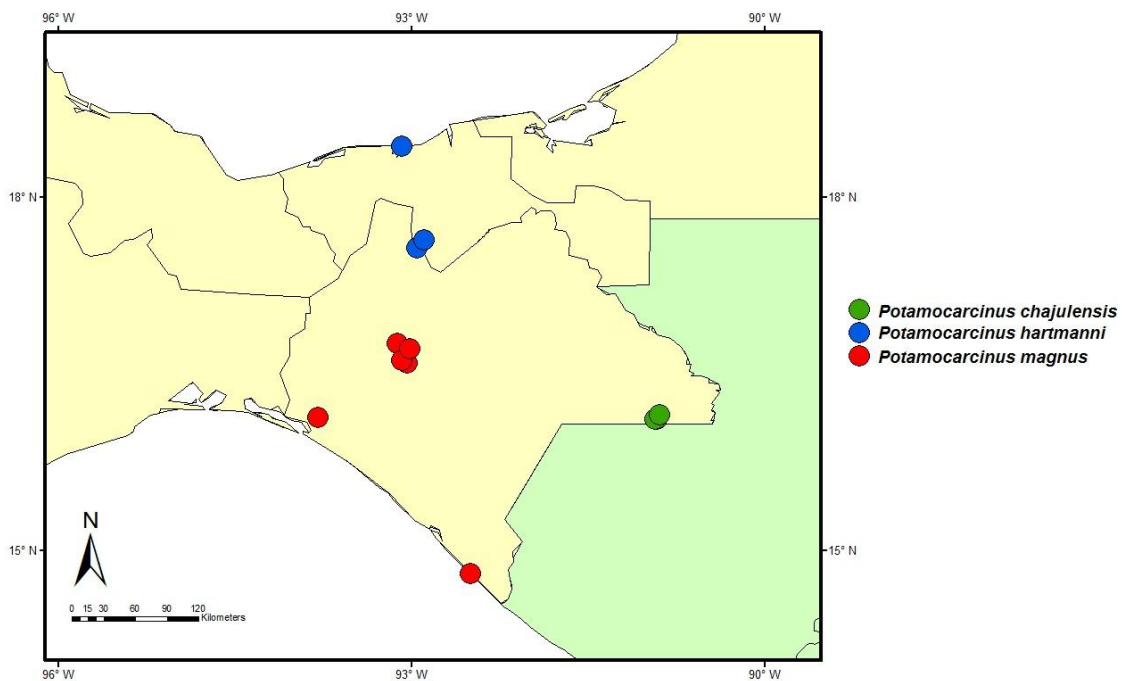


Figura 1.10. Distribución de las especies del género *Potamocarcinus* en México.

Potamocarcinus chajulensis se distribuye en el sur de Chiapas, cerca de la frontera con Guatemala a 160 m, esta especie es muy cercana morfológicamente a *P. hartmanni*, teniendo pequeñas diferencias en la ornamentación apical del primer gonópodo del macho, como la densidad de las cerdas y la orientación de los procesos marginal y mesial (Villalobos y Álvarez, 2008), ambas especies se localizan en la región biogeográfica Golfo

de México. *Potamocarcinus magnus* es la especie que presenta una mayor distribución dentro del estado, localizándose todas las poblaciones hasta ahora conocidas a altitudes menores a 430 m dentro de la región biogeográfica Costa del Pacífico, dentro de la cuenca del Río Grijalva. México representa el límite norteño en la distribución de la especie, misma que continúa hacia Centroamérica.

Género *Raddaus*

Dentro de este género, *Raddaus bocourti* es la especie que presenta una amplia distribución en la franja central y suroeste de Chiapas, desde Tuxtla Gutiérrez y Simojovel hasta San Rafael del Arco en las lagunas de Montebello, cerca de la frontera con Guatemala (Fig. 1.11) donde continúa su distribución hacia Centroamérica, parte de su distribución se localiza en partes bajas además de encontrársele en las regiones de los altos de Chiapas y Sierra del Soconusco, tiene un rango de distribución entre los 620 y 1,650 m.

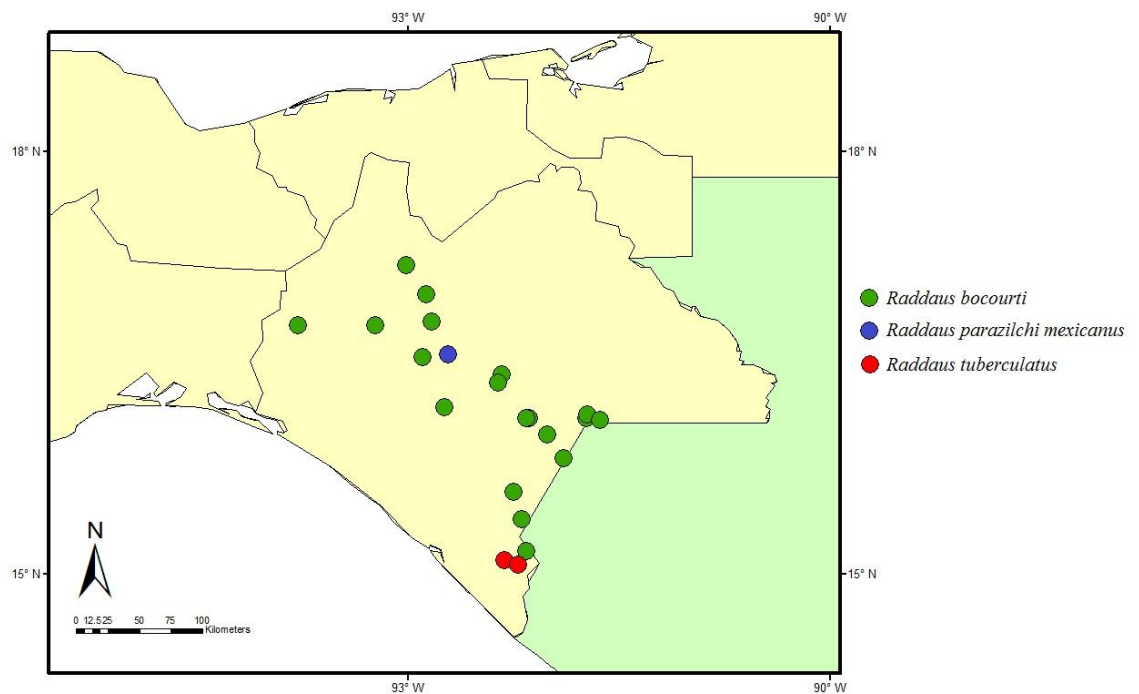


Figura 1.11. Distribución de las especies del género *Raddaus* en México.

Raddaus tuberculatus presenta una distribución restringida en el sur de Chiapas, localizándose en la cuenca del río Suchiate en la región biogeográfica de la Costa del

Pacífico a altitudes entre los 370 y 480 m, la distribución de la especie continua hacia Guatemala.

En lo que respecta a la distribución de *R. parasilchi mexicanus*, sólo se conoce para la localidad tipo dentro del río Frío, en la cuenca del Grijalva a 8 km SE de Villa de Acalá, Chiapas a 400 m de altitud. Villalobos y Álvarez (2008) mencionan que la existencia de esta especie es dudosa debido a que su descripción está basada en un organismo juvenil y la imagen del gonópodo que presenta Pretzmann (1972) no es muy clara, se tiene la idea de que en realidad se trata de un juvenil de *R. bocourti*. Es necesario efectuar nuevas recolectas en la localidad para asegurarse que se trata de una especie diferente.

Variedad de géneros

Dentro de los pseudotelfúsidos mexicanos, existen géneros con sólo dos especies y algunos otros monotípicos, por consecuencia, sus especies presentan una distribución restringida (Fig. 1.12).

Smalleyus tricristatus de la tribu Pseudothelphusini, es endémico de la Sierra de Santa Marta a 800 m de altitud, en la región de los Tuxtlas, Veracruz, lo que la aísla parcialmente de los otros pseudotelfúsidos de los géneros *Tehuana* y *Pseudothelphusa*, también distribuidos en esa región. Como sucede con otras especies de la tribu, el conocimiento que se tiene de *S. tricristatus* es realmente escaso.

El género *Villalobosius* es exclusivamente troglobio, *V. leptomelus* se conoce solo para la sierra de Zongolica, dentro de la cueva del Túknel en Veracruz, mientras que *V. lopezformenti* se localiza en la cueva del Brujo, en el municipio de Valle Nacional, Oaxaca. Ambas especies cavernícolas presentan las adaptaciones morfológicas propias de este estilo de vida, con excepción de los ojos, los cuales son completos y presentan la córnea pigmentada. Geográficamente, las cuevas donde han sido recolectadas se ubican entre los límites de los estados de Veracruz y Oaxaca, una región cárstica y orográficamente compleja (Villalobos y Álvarez, 2008), en donde se localiza un sistema de grutas por donde circulan corrientes subterráneas de gran magnitud y en las que se ha registrado una fauna troglobia diversa; tan sólo en los crustáceos decápodos se ha citado cerca de una decena de especies (Mejía Ortiz, 2005).

Typhlopseudothelphusa hyba y *T. mocinoi*, también son especies que habitan en cavernas localizadas en el estado de Chiapas (Fig. 1.12); *T. hyba* ha sido recolectada en la Cueva de Los Llanos, ubicada 15 km SE de San Cristóbal de los Casas. *Typhlopseudothelphusa mocinoi* se encuentra dentro de la Cueva del Tío Ticho, a 3 km de Comitán. Ambas especies al igual que las que pertenecen a *Villalobosius* presentan

adaptaciones típicas de organismos troglobios, sólo que las *Typhlopseudothelphusa* carecen de ojos, característica por la cuál son conocidos como cangrejos ciegos.

Las especies de *Sylvathelphusa* se distribuyen al noroeste de Chiapas; *S. kalebi* constituye el primer registro de un cangrejo pseudotelfúsido completamente terrestre. Se encontró bajo piedras calizas entre las grietas, en suelo húmedo y con abundante materia orgánica compuesta de hojarasca en diferentes etapas de descomposición, no se observaron corrientes, ríos u otros cuerpos de agua cercanos (Villalobos y Álvarez, 2013). *Sylvathelphusa cavernicola* representa la tercera especie cavernícola de cangrejo dulceacuícola encontrada en Chiapas al igual que *Typhlopseudothelphusa hyba* y *T. mocinoi*. Cabe mencionar que dos linajes cavernícolas diferentes, representados por estos dos géneros, han colonizado el ambiente cárstico en un área relativamente reducida en el centro de Chiapas.

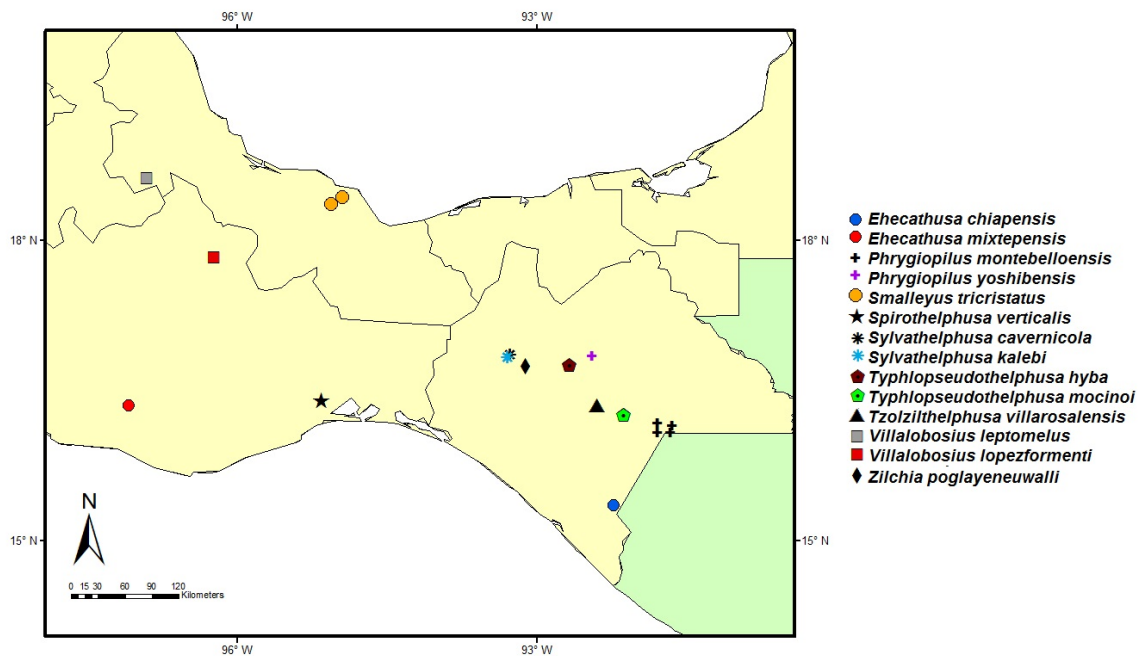


Figura 1.12. Distribución de los géneros *Ehecathusa*, *Phrygiopilus*, *Smalleyus*, *Spirothelphusa*, *Sylvathelphusa*, *Typhlopseudothelphusa*, *Tzotzilthelphusa*, *Villalobosius* y *Zilchia* en el sur del país.

El género *Phrygiopilus* se consideraba exclusivamente Centroamericano, sin embargo, con los registros de *P. montebelloensis* en Tzisco dentro de las Lagunas de Montebello localizadas en el sur de Chiapas y de *P. yoshibensis* en el centro de la entidad en el arroyo Bacgularugum cercano al poblado de Simojovel, se amplió la distribución del género varios cientos de kilómetros al norte, dentro de la zona montañosa del estado a una altitud entre 790-1590 m.

Las especies del género *Zilchia* se distribuyen en el sur del país (Fig. 1.12). *Zilchia poglayenuwalli* se encuentra en el río Sabinal, al oeste de Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. La distribución precisa de *Z. aspoecorum* es desconocida, en la descripción de la especie sólo se menciona que se distribuye en el sur de México, sin embargo, no se especifica la localidad donde fue recolectada.

Tzolzilthelphusa villarosalensis única especie del género, se localiza en un pequeño arroyo a lo largo de la carretera 101 cerca de Villa de las Rosas a 1,152 m de altitud. En la descripción de la especie, los autores mencionan que la morfología del gonópodo de *T. villarosalensis* es similar a la de *Typhlopseudothelphusa hyba*, sin embargo, esta última fue colocada en *Typhlopseudothelphusa* debido a que su morfología externa es muy similar a *T. mocinoi* (Villalobos y Álvarez, 2013). De acuerdo a lo anterior, es necesario realizar una revisión sobre la morfología de estas especies y de ser el caso, proponer un nuevo arreglo taxonómico, problema que habrá de abordarse en el futuro.

Spirothelphusa verticalis, una de las dos especies representantes de la tribu Hypolobocerini en México, se distribuye dentro de Tehuantepec, Oaxaca a 30 m de altitud. Para la otra especie de la tribu, *Lobithelphusa mexicana* se desconoce su ubicación geográfica precisa, sólo se sabe que se localiza en Playa, Veracruz, sin datos de fecha de recolecta ni recolector, es posible que se trate de la localidad de Playa Norte en el puerto de Veracruz; sin embargo, no se han realizado muestreos para verificar esta idea (Villalobos y Álvarez, 2008). De acuerdo con Rodríguez (1986), *Lobithelphusa*, *Spirothelphusa* y los centroamericanos *Elsalvadoria* y *Ptychophallus* integran un grupo de géneros que forman una serie corológica que comparte un patrón estructural en la morfología del primer gonópodo del macho.

El género *Ehecatusa* presenta una distribución disyunta entre las dos especies que lo integran (Fig. 1.12). *Ehecatusa chiapensis* se distribuye en la Finca Victoria, en Motozintla, en el sur de Chiapas cercano a la frontera con Guatemala y *E. mixtepensis* se ubica a 36 km al norte de San Gabriel Mixtepec, en el municipio de San Gabriel Mixtepec, Oaxaca. Ambas especies presentan una morfología compleja del apéndice sexual por lo cual es complicado asignar alguna relación con las tribus existentes, incluso ambas especies presentan diferencias en la forma, composición y alcance de los procesos apicales del primer gonópodo del macho, lo que puede significar su separación a nivel genérico (Villalobos y Álvarez, 2008), aspecto que debe ser revisado a detalle.

Como se ha observado, la tribu Pseudothelphusini, endémica de México, es la que presenta mayor diversidad con 38 especies, sin embargo, la que presenta mayor riqueza en cuanto a número de géneros es la Potamocarcinini con nueve, siendo la menos representada la Hypolobocerini, cuya mayor diversidad se presenta en Centro y Sudamérica. Por otro lado, es notable que la porción sureste del país conformada por el sur de Veracruz, Oaxaca, Tabasco y Chiapas es la que concentra la mayor diversidad de cangrejos pseudotelfúsidos.

Límite distribucional

Debido a la extensa porción del país donde se encuentran distribuidos los cangrejos pseudotelfúsidos, las características de las localidades donde habitan son muy variables; desde ambientes tropicales con selvas altas a zonas más secas con selvas medianas y bajas a zonas de mayor altitud, con bosques de pino y encino. Los estados de las vertientes del Pacífico y del Golfo presentan clima subhúmedo y alturas que van desde nivel del mar hasta los 1,000 m de altura. Las especies que se distribuyen en el centro del país se encuentran en condiciones diferentes debido a la altura, con climas templados a semifríos aunque con altos niveles de humedad. La compleja orografía del país y los procesos morfotectónicos que la originaron, han influido de forma importante en la diversificación y actual distribución de estos cangrejos en el país.

Las especies de *Pseudothelphusa* alcanzan su límite de distribución hacia el sur en la región delimitada por el Istmo de Tehuantepec, misma condición que ocurre con las especies de *Tehuana* y los géneros de Potamocarcinini e Hypolobocerini que tienen como límite de distribución la misma región. Respecto a lo anterior, el Istmo es una zona muy compleja geológicamente hablando (Ferrusquia, 1993), en donde se han desarrollado eventos tectónicos como cambios en el nivel del mar y de elevación continental, quedando pequeñas cuencas aisladas como parte de una gran planicie antigua (De Cserna, 1989). En esta amplia zona continental se presentó una importante oscilación del nivel del mar durante el Mioceno, lo que permitió una comunicación intermitente entre las cuencas hidrológicas y favoreció la distribución de la biota Neotropical en ambas vertientes de México (Huidobro *et al.*, 2006).

La diversidad de potamocarcíninos presente en los estados del sur, indica la singularidad de esta área al tener varios linajes que coexisten como géneros diferentes. Como consecuencia del rango distribucional de la tribu, los pseudotelfúsidos de Chiapas están más estrechamente relacionados morfológicamente con especies de América Central y del Sur, que con especies de la tribu Pseudothelphusini, distribuidas en el centro y el oeste de México (Villalobos y Álvarez, 2013).

Se puede concluir que la diversidad no solamente de especies y géneros sino también de líneas filéticas diferentes en México, hacen de su territorio una zona especial y compleja en cuanto a las relaciones biogeográficas. Se tienen linajes claramente relacionados con especies de Centroamérica, mientras que existen otros que son completamente mexicanos. El istmo de Tehuantepec es una región de confluencia de varios de estos linajes, que debieron establecerse en diferentes momentos, generando una panorámica actual de gran complejidad.

CAPÍTULO II

Sistemática filogenética de cangrejos pseudotelfúsidos

INTRODUCCIÓN

Dos grandes familias son las que integran la diversidad de cangrejos dulceacuícolas en el continente americano: Pseudothelphusidae y Trichodactylidae. Numerosos trabajos han sido publicados en relación a la descripción de nuevas especies, a lo largo de México, el Caribe, Centro y Sudamérica (Ng *et al.*, 2008; Villalobos y Álvarez, 2010). Por el contrario, sólo unos pocos estudios han tratado de desarrollar un análisis filogenético para aclarar las relaciones entre géneros y especies, así como para resolver el estatus taxonómico de varios complejos de especies. Entre ellos se encuentran los de Rodríguez y Pereira (1992), Rodríguez y Campos (1998) y Rodríguez y Magalhães (2005) para pseudotelfúsidos y Rodríguez (1992), Magalhães y Türkay (1996a, b, c), Morrone y Lopretto (1996) y Von Sternberg (1997) para tricodactílidos.

En México, los cangrejos pseudotelfúsidos se encuentran preferentemente en las orillas de los cuerpos de agua bajo rocas, bajo la hojarasca o vegetación presente. Los pseudotelfúsidos, al igual que otros grupos de cangrejos de agua dulce de África y Australia, poseen un epitelio especializado y altamente vascularizado llamado pseudo-pulmón, que recubre la cámara branquial y les permite la respiración aérea mientras ésta se conserve húmeda (Díaz y Rodríguez, 1977; Taylor y Greenaway, 1979; Cumberlidge, 1991). Utilizando las ventajas que les provee esta estructura, los pseudotelfúsidos son capaces de vivir desde las orillas de un cuerpo de agua y zonas adyacentes, hasta en zonas húmedas del suelo de bosques y selvas a cientos de metros de algún cuerpo de agua (Álvarez, 1989, Álvarez *et al.*, 2012b).

La sistemática de la familia se basa en la morfología de los genitales masculinos o gonópodos, que corresponden al primer par de apéndices abdominales o pleópodos modificados como apéndices copuladores. Basados en estas estructuras, se han reconocido más de 270 especies. La clasificación de la familia se justifica más por tradición que por un análisis minucioso de su genealogía (Villalobos, 2005). Biogeográficamente, se desconocen posibles patrones de dispersión o vicarianza, así como los eventos geológicos que influyeron sobre los pseudotelfúsidos ancestrales para alcanzar su actual distribución y diversificación.

Cabe señalar que los estudios de cangrejos pseudotelfúsidos se han centrado en tribus y géneros distribuidos en Sudamérica, mientras que en México, Villalobos (2005), Villalobos y Álvarez (2010), realizaron un análisis filogenético que reflejó las relaciones

entre las especies de la tribu Pseudothelphusini, distribuidas a lo largo del país utilizando caracteres morfológicos.

La morfología ha sido la herramienta tradicional que los sistemáticos hemos empleado para establecer las relaciones filogenéticas entre las especies de un grupo en particular basados en la homología de caracteres. Sin embargo, existe la posibilidad de proporcionar un soporte adicional a nuestra investigación, acerca de las relaciones de parentesco que se presentan en cierto grupo de estudio, mediante el empleo de otras metodologías que brinden mayor robustez a nuestro trabajo. Actualmente, de mano con el avance tecnológico, se han desarrollado un variado número de técnicas moleculares que son utilizadas en estudios de diversidad genética, como genética de poblaciones, sistemática y filogeografía, entre otras (Botello, 2008). De manera tal que, los datos moleculares son un enfoque complementario a la morfología, especialmente cuando se trata de especies crípticas (Knowlton, 1993; Sarver *et al.*, 1998) y en la construcción de relaciones filogenéticas (Avise, 1994).

Las técnicas genéticas pueden brindar información que nos ayude a tomar decisiones sobre el límite que existe entre especies u otros grupos taxonómicos. En muchos casos estas herramientas se emplean en conjunto con otro tipo de datos, como en el caso de los cangrejos porcelánidos del complejo *Petrolisthes galathinus*, donde se revisan las diferencias entre las especies usando secuencias mitocondriales junto con morfología de las larvas, morfometría y patrones de coloración (Hiller *et al.*, 2006), y el caso de la revisión de algunas especies de langostinos del género *Macrobrachium* utilizando isoenzimas, en combinación con microscopía electrónica de ciertos caracteres morfológicos y un análisis morfométrico (Acuña, 2002).

Técnicas moleculares

En la actualidad existe un número considerable de técnicas moleculares que son utilizadas en estudios de diversidad genética, como genética de poblaciones, sistemática y filogeografía, entre otras (Botello, 2008). Dentro de las técnicas más utilizadas para crustáceos se encuentran la electroforesis de proteínas y las basadas en ADN, dentro de ésta última, se debe hacer una extracción de material genético mediante su separación de lípidos y proteínas utilizando solventes orgánicos. Tras la extracción, una región específica es amplificada, lo que es posible gracias a la reacción en cadena de la polimerasa (PCR), a partir de la cual se pueden realizar diferentes análisis genéticos.

En los últimos 30 años se han desarrollado las herramientas metodológicas que permiten obtener la secuencia de nucleótidos de una determinada región, lo que ha tenido como consecuencia un incremento en el número de trabajos que utilizan las secuencias para resolver problemas de diversa índole, entre los que destacan la sistemática y la filogeografía. Esto se debe a las ventajas asociadas a la naturaleza de los datos obtenidos a

partir de estas técnicas, entre las que se pueden mencionar la enorme cantidad de regiones que pueden secuenciarse, tanto en el genoma nuclear como en el mitocondrial.

Genes mitocondriales

Los genes mitocondriales han resultado de gran utilidad en estudios de variación genética donde se usan secuencias de nucleótidos en animales, ya que presentan diferentes características que resultan ventajosas sobre los genes nucleares. En primer lugar se trata de un genoma relativamente corto (alrededor de 16 kb) con 37 genes (dos para ARNr, 13 para proteínas y 22 para ARNt), más la región control, que no se transcribe y es altamente variable, lo que ha permitido que se hayan secuenciado genomas completos en varios grupos incluyendo crustáceos (Botello, 2008); además, el genoma mitocondrial por ser haploide, no es necesario separar las cadenas de ADN después de la primera amplificación (Boore, 1999) y son de herencia materna, lo que disminuye el número efectivo que nos permite obtener la secuencia de nucleótidos de manera directa (Botello, 2007). Aunque cada gen mitocondrial tiene una tasa de mutación diferente, de manera general, las secuencias de la mitocondria son más variables que las del núcleo, al carecer prácticamente de mecanismos de reparación por lo que son ampliamente usados en estudios a niveles taxonómicos bajos, pero al mismo tiempo, el arreglo de tales genes es muy estable en el tiempo evolutivo, sólo existiendo algunas traslocaciones entre grupos relativamente lejanos (Boore, 1999). Por otro lado, al ser marcadores ampliamente utilizados en diversos estudios a nivel molecular, se ha podido calcular la tasa de cambio que presentan, de tal modo que se conoce que para el gen Citocromo Oxidasa I (COI) la tasa de sustitución de nucleótidos está alrededor de 3% por millón de años (Trontelj *et al.*, 2005) mientras que el gen 16S rRNA presenta una tasa de sustitución de 0.9% por millón de años (Murphy y Austin, 2004).

Genes nucleares

El tamaño del genoma nuclear es mucho mayor, aunque es muy variable en todos los grupos incluyendo a los crustáceos, por ejemplo, el tamaño del genoma del langostino *Macrobrachium acanthurus* es de poco más de 63 gigabases (gb) y el del cangrejo *Grapsus grapsus* es de casi 13 gb (Rheinsmith *et al.*, 1974; Gregory, 2006). Sin embargo, mucho del ADN correspondiente al genoma nuclear está en pseudogenes, intrones o familias génicas, que dificultan la comparación de fragmentos análogos. El genoma nuclear es generalmente menos variable que el mitocondrial, de manera que algunos de sus genes se utilizan en estudios filogenéticos a niveles taxonómicos superiores, o en combinación con genes mitocondriales (Botello, 2008).

Se puede acceder al genoma mitocondrial o nuclear utilizando oligonucleótidos y la PCR (Saiki *et al.*, 1988). En el año 1985, Kary Mullis y colaboradores crearon la PCR, que está basada en la actividad de la enzima ADN polimerasa que es capaz de sintetizar una

cadena de ADN complementaria a otra ya existente. Se requieren además de la ADN polimerasa y los oligonucleótidos, un buffer que estabilice la reacción, dNTP's que son los nucleótidos que arman la cadena complementaria y cloruro de magnesio ($MgCl_2$), sin este último componente la ADN polimerasa es inactiva. La PCR es una técnica que se utiliza comúnmente en los laboratorios de investigación para crear copias múltiples de ADN, sin utilizar un organismo vivo. Asimismo, se emplea en una variedad de tareas, tales como la detección de enfermedades hereditarias, detección de patógenos en animales, plantas, y alimentos, e investigación en biología molecular (Saunders *et al.*, 2001).

Límite de especies

Las técnicas genéticas pueden brindar información que nos ayude a tomar decisiones sobre el límite que existe entre especies u otros grupos taxonómicos. En algunos casos, sólo el análisis de la información molecular de uno o varios genes es usado para poner en duda la existencia de una especie o para sugerir la posible división en varios grupos, como en el caso de algunos notostracos del género *Triops* (Murugan *et al.*, 2002) y de camarones del género *Litopenaeus* (Arena *et al.*, 2003). Uno de los campos que más se ha desarrollado, a partir del surgimiento de nuevas técnicas genéticas es la sistemática, pues gracias a la disponibilidad de datos obtenidos a partir del ADN, es posible utilizarlos como caracteres dentro de trabajos que tengan como objeto estudiar las relaciones filogenéticas o de distancia entre diferentes taxa (Botello, 2008).

Sistemática molecular

Dependiendo del problema que se quiera resolver y del nivel taxonómico al que se trabaje, muchas veces es necesario obtener la información genética de las especies de regiones diversas. La sistemática molecular ha servido en algunos casos para describir algún nuevo grupo, como es el caso de Scutocoxifera, donde gracias al sustento proporcionado por la filogenia de un gen nuclear se describe este nuevo suborden de Isopoda (Dreyer y Wägele, 2002) o la nueva familia de cangrejos Glyptograpsidae, sustentada con base en un gen mitocondrial, junto con evidencia morfológica y larval (Schubart *et al.*, 2002).

ANTECEDENTES

Entre los trabajos que incluyen especies mexicanas, se ha estudiado la filogenia de géneros como *Macrobrachium* (langostinos) con secuencias mitocondriales (Murphy y Austin, 2004); de *Callinectes* (jaibas) analizando secuencias de dos genes mitocondriales (Robles *et al.*, 2007); de *Lepidophthalmus* (camarones talasínidos) con aloenzimas (Staton *et al.*, 2000) y del balano del género *Chthamalus* con secuencias de dos genes mitocondriales (Wares, 2001); dos estudios sobre filogenia del género *Typhlatya*, uno

empleando tres genes mitocondriales (Hunter *et al.*, 2008) y otro usando tres nucleares y tres mitocondriales (Botello *et al.*, 2013); Poettinger *et al.* (2016) realizaron un estudio sobre las relaciones filogenéticas de cangrejos de agua dulce de Centro y Sudamérica utilizando cuatro marcadores moleculares, en el cual incluyeron dos especies mexicanas; Botello y Álvarez (2010) estimaron la variación genética del camarón *Creaseria morleyi* de la península de Yucatán, misma región en donde Torres *et al.* (2013) analizaron la variación genética de *Procambarus llamasii*. Torres (2014) estudió la variación genética de los acociles del complejo *Procambarus (Austrocambarus) mirandai* de Chiapas.

A nivel de superfamilia se han estudiado Penaeoidea (camarones) (Vazquez-Bader *et al.*, 2004), Grapsoidea (cangrejos) (Schubart *et al.*, 2000), usando secuencias de un gen mitocondrial; Majoidea (Hultgren *et al.*, 2009) y Gecarcinucoidea (Klaus *et al.*, 2006) usando secuencias de uno o varios genes, por mencionar algunos.

Objetivos particulares

1. Determinar las relaciones filogenéticas de los pseudotelfúsidos mexicanos empleando marcadores moleculares.
2. Determinar la correspondencia en la clasificación de los géneros dentro de las tribus en las que han sido agrupados.
3. Realizar un análisis de las líneas filéticas presentes en México para poner a prueba hipótesis sobre su colonización de México.
4. Identificar los principales eventos geológicos que pudieron haber influido en la diversificación y distribución actual de los géneros y especies.

MATERIAL Y MÉTODO

Extracción, amplificación y secuenciación de ADN

Los cangrejos utilizados en éste estudio fueron obtenidos de la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IB-UNAM), los cuales estaban preservados en etanol al 70% para la mayoría de las muestras. Otros ejemplares fueron recolectados en salidas de campo.

El ADN total fue extraído del músculo del tercer o cuarto pereiópodo y de branquias para algunos individuos; el tejido fue digerido con 20µL de Proteinasa K solución 1.25ml a una temperatura de 56°C durante toda la noche; la extracción se siguió de acuerdo con el protocolo del kit DNeasy® de QIAGEN®. La cantidad y calidad de ADN fue verificada con el uso del NanoDrop 2000 Spectrophotometer de Thermo Scientific. El ADN total fue amplificado por medio de una reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (Saiki *et al.*, 1988). Se amplificó un fragmento de los genes mitocondriales de las subunidades del ribosoma 16S y 12S ARNr, el Citocromo Oxidasa I (COI), y el nuclear H3 mediante el uso de primers específicos para cada región; debido a lo degradado del ADN en algunos ejemplares, se diseñaron los primers internos C1608F3 y C1632R2 para COI y 295F y 492R1 para 16S (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Primers utilizados en el análisis filogenético.

| Gen | Oligo | Secuencia 5'-3' | Autor |
|-----|---------|----------------------------|------------------------------|
| COI | LCO1490 | GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG | Folmer, 1994 |
| | HCO2198 | TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA | |
| COI | C1608F3 | TWATAAGAG GRATAGTWGAAAGAG | Pedraza y Ojeda, 2012 |
| | C1632R2 | ATACAGTTCATCCAGTACCAACT | |
| 12S | 12SF | GAAACCAGGATTAGATACCC | Mokady <i>et al.</i> , 1994 |
| | 12SR | TTTCCCGCGAGCGACGGGCG | |
| 16S | 16Sar | CGCCTGTTTATCAAAAACAT | Daniels <i>et al.</i> , 2006 |
| | 16Sbr | CCGGTCTGAACTCAGATCACGT | |
| 16S | 295F | GATAAGACCCTRTAAARCTT | Pedraza y Ojeda, 2012 |
| | 492R1 | GCTGTTATCCCTAAAGTAAC | |
| H3 | AF | ATGGCTCGTACCAAGCAGACVGC | Colgan <i>et al.</i> , 1998 |
| | AR | ATATCCTTRGGCATRATRGTGAC | |

Las reacciones se realizaron en un volumen de 14 μ l de los cuales 1.5 μ l consistieron de ADN total (concentración 50-90 ng/ μ l), 0.2 ml (10mM) de cada primer, 0.25 ml de deoxinucleótidos trifosfatos (dNTPs), 1.25 μ l de buffer de PCR 10X, 0.5 μ l de cloruro de magnesio (MgCl₂), 0.125 μ l de la polimerasa Taq platinum, 0.5 μ l de bovine serum albumin (BSA) y 9.475 μ l de ddH₂O. La amplificación fue confirmada mediante electroforesis en geles de agarosa al 1% con y RedGel y Loading Buffer (LB) como marcadores de ácidos nucleicos en buffer TBE a 120V por 25 minutos.

El ciclo térmico para los genes H3 y 12S fue: desnaturalización inicial a 94°C durante 5 min, seguido por 30 ciclos de 40 s a 94°C, 40 s a 50°C y 40 s a 72°C, con una extensión final de 7 min a 72°C. Para COI 94°C 5 min, 40 ciclos de 40 s a 94°C, 45 s a 55°C y 1 min a 72°C, con una extensión final de 10 min a 72°C. Para el gen 16S, el programa de amplificación se determinó a partir de pruebas con diferentes temperaturas de alineación y fue 94°C 5 min, 35 ciclos de 40 s a 95°C, 40 s a 48-48.5 °C y 40 s a 72°C, con una extensión final de 10 min a 72°C. Los productos de PCR fueron purificados utilizando las columnas Amicon® Ultra-0.5 mL 30 k de MILLIPORE™ siguiendo las especificaciones del fabricante. Se realizó una reacción de secuencias para cada dirección de la cadena utilizando el kit BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing, que consistieron de 0.5 μ l de BigDye, 2.1 μ l de buffer 5X, 1 μ l de primer a 10 μ M y 2 μ l del producto purificado. El programa utilizado fue 96°C durante 1 min, 30 ciclos de 5 s a 96°C, 10 s a 50°C y 4 m a 60°C, finalmente 5 s a 60°C. La PCR y la reacción de secuencias fueron realizadas en un GeneAmp® PCR System 9700 de Applied Biosystems. Los productos de las reacciones fueron purificadas con columnas de Sephadex CentriSep Spin Columns y secuenciadas utilizando un secuenciador automatizado de ADN 3500xL Genetic Analyzer de Applied Biosystems. Al análisis se incluyeron las secuencias obtenidas de GenBank de *Typhlopseudothelphusa* sp con los accesos: COI (KU578936), 16S (KU578889) y H3 (KU579000); *Guinotia dentata*, H3 (AY803723), COI (AY803593), 16S (AY803567) y 12S (AY803529) (ver Apéndice 1). Como grupos externos se utilizaron los cangrejos pseudotelfúsidos de la subfamilia Epilobocerinae.

Alineamiento y análisis filogenético

Para el análisis de las secuencias obtenidas se utilizó el programa Chromas Lite 2.01 (Technelysium Pty Ltd, Australia), alineadas con MEGA 5.05 (Tamura *et al.*, 2011) utilizando el algoritmo ClustalW (Thompson *et al.*, 1997) y verificadas a ojo. Se utilizó el programa Mesquite 2.75 (Maddison y Maddison, 2011) para concatenar las secuencias obtenidas de los genes.

Tres métodos de inferencia filogenética fueron aplicados al conjunto de datos: Máxima Parsimonia (MP) estimadas con PAUP*4.0b10 (Swofford, 2002), Máxima

Verosimilitud (MV) con RAxML (Stamatakis, 2008) e inferencia Bayesiana (IB), junto con las técnicas de Montecarlo basado en las Cadenas Markov (MCMC) con MrBayes 3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003).

Para el análisis de MP, se realizó una búsqueda heurística en un máximo de 10,000 árboles, con 500 réplicas (número de adición de secuencias) con un intercambio de ramas tipo TBR; los gaps fueron excluidos como caracteres y todos los caracteres fueron tratados como desordenados y con el mismo peso; además se realizó un análisis de apoyo de ramas Bootstrap de 1000 replicas con adición de secuencias al azar.

Para MV, se determinó el modelo evolutivo que mejor se ajustaba a los datos utilizando jModelTest 3.7 (Posada, 2008), bajo el criterio de información de Akaike (AIC) (Akaike, 1973); ésto reduce el número de parámetros innecesarios que contribuyen poco a la descripción de los datos, penalizando modelos más complejos (Bernham y Anderson, 2002; Nylander *et al.*, 2004; Posada y Buckley, 2004).

Para la IB se concatenaron los cuatro genes, el análisis se realizó mediante la ejecución de un algoritmo MCMC para 20,000,000 de generaciones, muestreando un árbol cada 200 generaciones con cuatro cadenas paralelas, empezando con un árbol al azar. Se utilizaron los modelos de sustitución seleccionados por jModelTest para cada gen; los genes fueron particionados para su análisis dentro de la misma corrida. Un análisis preliminar muestra que una distribución estacionaria se alcanzó a las aproximadamente 4,600 generaciones, observado con el programa Tracer v.1.5.0 (Rambaut y Drummond, 2009). Se utilizaron estos valores como burn-in para la construcción del árbol y fueron desechados todos los árboles anteriores. Las probabilidades posteriores (PP) del análisis fueron determinadas por los árboles restantes. En MrBayes se calculó el árbol de consenso del 50%. Los árboles obtenidos fueron visualizados con el programa FigTree v1.3.1 (Rambaut, 2008).

Para calcular el tiempo de divergencia de los taxones se utilizaron los alineamientos del gen COI. Se calcularon las distancias genéticas promedio de los clados y se utilizaron dos tasas de mutación del COI, la que presentan especies hermanas de camarones chasqueadores del istmo de Panamá *Alpheus* spp. de 1.2% por millón de años (Ketmaier *et al.*, 2003) y la que presentan los cangrejos grápsidos del género *Sesarma* en la isla de Jamaica de 2.3% por millón de años (Schubart *et al.*, 1998).

Basado en los resultados obtenidos, se realizó un análisis para observar si existe correspondencia entre la topología obtenida en el análisis filogenético y la distribución geográfica de las especies. Finalmente se realizó una revisión bibliográfica de principales eventos geológicos ocurridos en el país para proponer hipótesis sobre la colonización de estos cangrejos en México.

RESULTADOS

Se obtuvieron 51 secuencias del gen nuclear H3 con una longitud de ~313 pb; 51 secuencias de COI ~623 pb; 49 del 16S de ~496 pb y 49 del mitocondrial 12S de ~388 pb (Apéndice 1).

Para observar las relaciones que se presentan a nivel de especie, se realizó el análisis aplicando tres métodos de inferencia filogenética utilizando la matriz concatenada de los cuatro genes, que resultó en un alineamiento de 1,820 pb. Para el análisis de MP se obtuvieron 28 árboles más parsimoniosos con una longitud de 2,460 pasos, IC = 0.4317, IR = 0.5880. El número de caracteres constantes fue de 1,068, 226 fueron variables no informativas y 526 fueron informativos; la frecuencia de nucleótidos en el alineamiento fue de A = 0.32131, C = 0.16387, G = 0.17817, T = 0.33665.

Para el análisis de MV, se utilizó la matriz combinada y el modelo seleccionado fue GTR+I+G con los siguientes parámetros con una distribución gama = 0.4670, p inv = 0.2940, frecuencia de bases: A = 0.3370, C = 0.1344, G = 0.1582 y T = 0.3705 y tasa de matriz R: R(a) [AC] = 0.6446, R(b) [AG] = 6.3754, R(c) [AT] = 2.2784, R(d) [CG] = 0.4245, R(e) [CT] = 9.5815 y R(f) [GT] = 1.0000. Para la IB; se utilizaron los modelos: GTR+I+G para COI, distribución gama = 1.1360, p-inv = 0.5190, frecuencia de bases: A = 0.2944, C = 0.1849, G = 0.1562, T = 0.3644, tasa de matriz R: R(a) [AC] = 2.8554, R(b) [AG] = 12.7105, R(c) [AT] = 7.6440, R(d) [CG] = 1.0130, R(e) [CT] = 64.4515 y R(f) [GT] = 1.0000. Modelo TIM3+G para 16S, distribución gama = 0.3600, frecuencia de bases: A = 0.3802, C = 0.0905, G = 0.1578, T = 0.3714, tasa de matriz R: R(a) [AC] = 0.2412, R(b) [AG] = 5.0960, R(c) [AT] = 1.0000, R(d) [CG] = 0.2412, R(e) [CT] = 2.4187 y R(f) [GT] = 1.0000. Modelo TIM3+G para 12S, distribución gama = 0.4230, frecuencia de bases: A = 0.4023, C 0.0573, G = 0.1414, T = 0.3990, tasa de matriz R: R(a) [AC] = 0.2776, R(b) [AG] = 5.9543, R(c) [AT] = 1.0000, R(d) [CG] = 0.2776, R(e) [CT] = 3.8240 y R(f) [GT] = 1.0000. Modelo TPM1uf+G para H3, distribución gama = 0.3160, frecuencia de bases: A = 0.2165, C 0.3166, G = 0.2556, T = 0.2113, tasa de matriz R: R(a) [AC] = 1.0000, R(b) [AG] = 2.6523, R(c) [AT] = 0.2384, R(d) [CG] = 0.2384, R(e) [CT] = 2.6523 y R(f) [GT] = 1.0000. Los genes fueron particionados para su análisis dentro de la misma corrida, un análisis preliminar demostró que una distribución estacionaria se alcanzó aproximadamente a las 4,600 generaciones. Se utilizaron estos valores como burn-in para la construcción del árbol y fueron desechados todos los árboles anteriores. Las PP del análisis fueron determinadas por los árboles restantes.

La topología obtenida en los diferentes análisis de inferencia fue similar excepto en algunas ramas colapsadas debido a que los soportes estaban por debajo del 50%, sin embargo, debido a la congruencia en la mayoría de las topologías, se decidió tomar el árbol derivado de la IB como aquel que mejor representa las relaciones filogenéticas entre las especies de pseudotelfúsidos analizadas (Fig. 2.1).

Respecto a la topología obtenida, se identifica un clado basal formado por *Fredius stenolobus* y *Guinotia dentata* ambas pertenecientes a la tribu Kingsleyini que se encuentran como grupos hermanos. Como grupos hermanos también se agruparon *Achlidon agrestis* y *Ptychophallus tristani*, ambas especies distribuidas en Centroamérica.

En relación a las especies mexicanas, se obtuvo una politomía para los géneros de la tribu Potamocarcinini. Dentro de un clado se encuentran las especies del género *Potamocarcinus*, *P. chajulensis* y *P. hartmanni* se relacionan como especies hermanas y cercana a ellas se encuentra *P. magnus*. Dentro de otro clado se agrupan el resto de las especies de Potamocarcinini con excepción de *Raddaus*. Como grupo más basal dentro de este clado, se encuentran las especies *Sylvathelphusa cavernícola* y *S. kalebi* como hermanas y cercana a ellas se encuentra el cangrejo cavernícola *Villalobosius lopezformenti* (Fig. 2.1). Relacionados como grupos hermanos se encuentran *Phrygiopilus montebelloensis* y *Zilchia germani*, cercanas a *Tzotzilthelphusa villarosalensis* y *Typhlopseudthelphusa* sp. Dentro de este clado que relaciona a varias formas de Potamocarcinini, también se encuentran las especies de *Odontothelphusa* como género monofilético dentro de la rama. *Raddaus*, otro género representante de esta tribu quedó alejado de los otros representantes de la misma, con las dos especies presentes en el país relacionadas como hermanas se obtuvo mayor cercanía con las especies de la tribu Pseudothelphusini.

Spirothelphusa verticalis, representante de Hypolobocerini en México queda fuera de cualquier agrupamiento al igual que *Ehecatusa mixtepecensis*. *Smalleyus tricristatus* de Pseudothelphusini, cercano al gran clado que contiene a las especies de *Pseudothelphusa* y *Tehuana*. Agrupadas dentro del mismo clado se encuentran las especies de *Tehuana*; *T. poglayenorum* y *T. veracruzana* como especies hermanas y cercanas a *T. diabolis*; *T. complanata* y *T. jacatepecensis* se relacionan como especies hermanas al igual que *T. chontalpaensis* y *T. lamothei*. Dentro de este clado también se encuentran *Pseudothelphusa zongolicae*, *P. pecki* y *P. parabelliana*; estas especies de *Pseudothelphusa* se distribuyen en la vertiente del Golfo de México.

Las especies de *Pseudothelphusa* se agrupan en tres ramas dentro del mismo clado a excepción de las mencionadas anteriormente. Como basales aparecen *P. seiferti* y *P. aff rechingeri*. En otra rama se encuentran en relaciones anidadas *P. jouyi*, *P. doenitzi*, *P. acahuizotla* y como taxas terminales *P. americana* y *P. belliana* como especies hermanas. En un tercer clado se relacionan *P. galloi* con *P. sulcifrons* y *P. guerreroensis* como hermanas, ambas distribuidas en Oaxaca y Guerrero, respectivamente; las especies distribuidas en el centro-sur *P. morelosis* y *P. purhepecha* como hermanas, misma relación que presentan *P. mexicana* y *P. granatensis*.

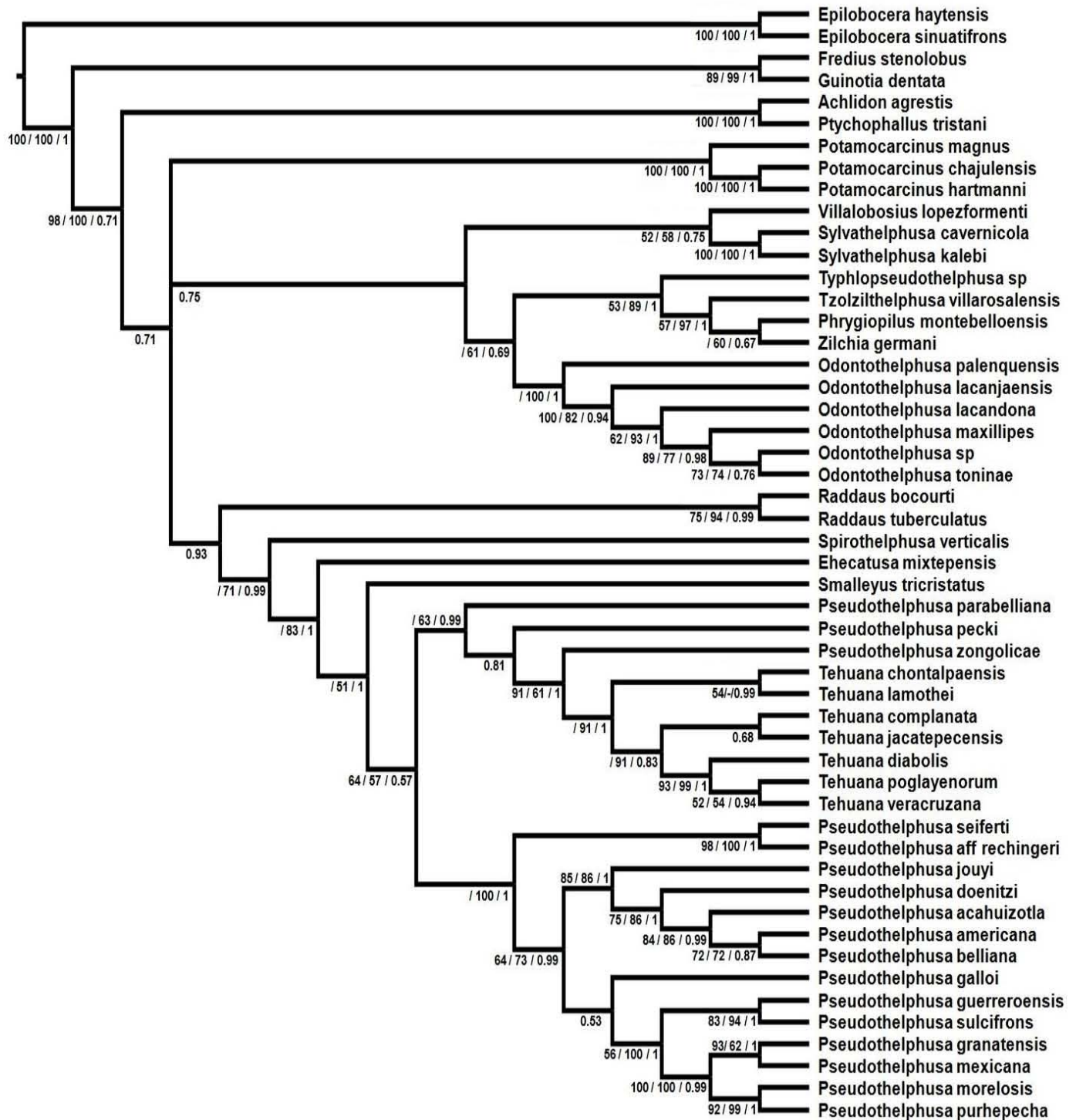


Figura 2.1. Topología derivada de Inferencia Bayesiana para los genes H3, COI, 16S y 12S. Los valores en cada nodo representan los valores de bootstrap para MP, MV y PP para IB respectivamente. Sólo se presentan valores > 50% ó 0.5.

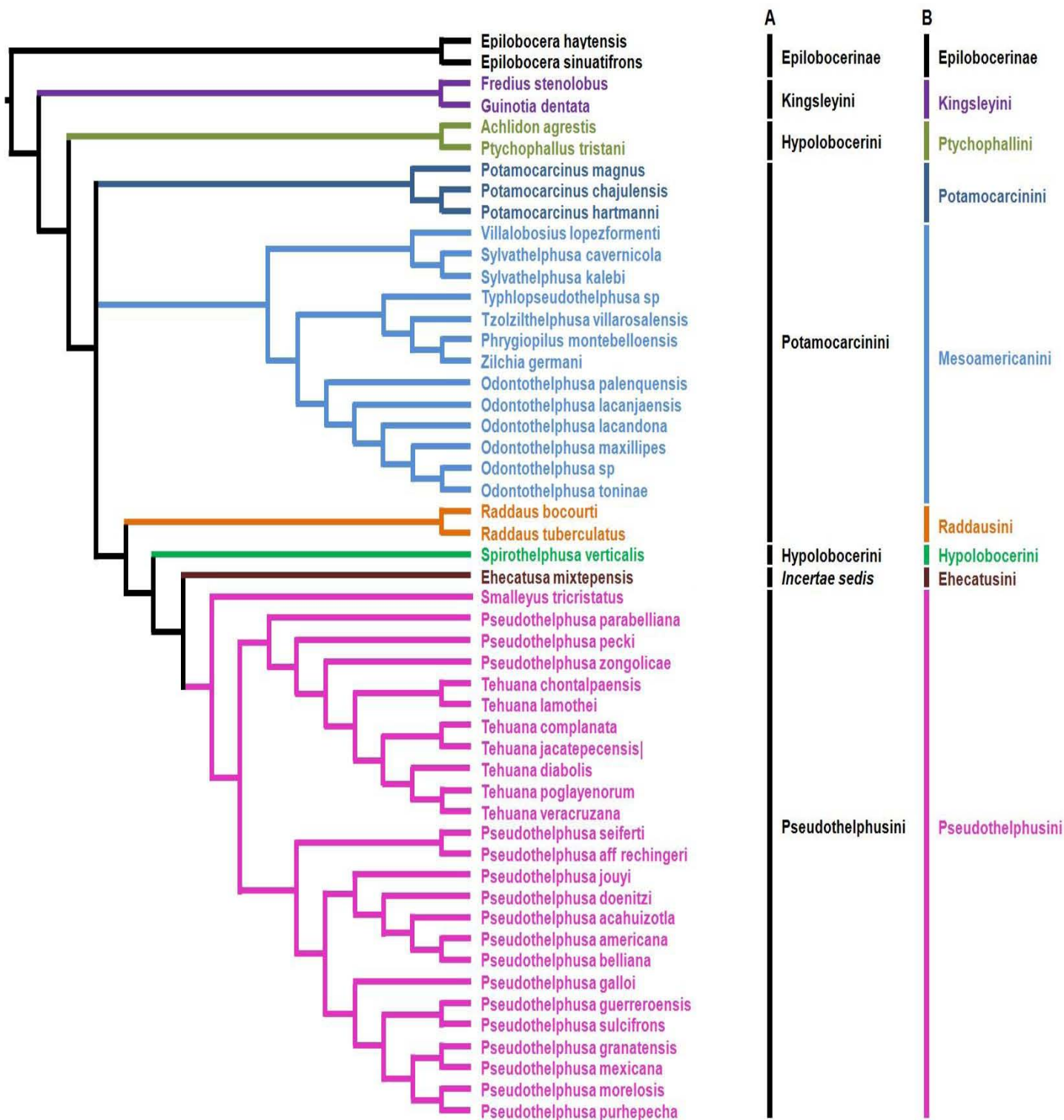


Figura 2.2. Topología derivada de Inferencia Bayesiana para los genes H3, COI, 16S y 12S. Las barras representan los géneros que integran cada tribu; A, clasificación al inicio de este estudio; B, propuesta de arreglo derivada del análisis filogenético.

Tiempo de divergencia

Para calcular los tiempos de divergencia entre los taxa se obtuvieron las distancias genéticas de los géneros utilizando el alineamiento del gen COI (matriz de distancia p , Tabla 2.2) utilizando MEGA 5.05 (Tamura *et al.*, 2011). Con base en dos tasas de mutación para este gen, la que presentan especies hermanas de camarones *Alpheus* sp de 1.2% por millón de años (Ketmaier *et al.*, 2003) y la que presentan los cangrejos grápsidos del género *Sesarma* de 2.3% por millón de años (Schubart *et al.*, 1998), se obtuvieron los periodos de divergencia entre las secuencias de los géneros analizados (Apéndice 2).

Tabla 2.2. Matriz de distancia genética entre linajes de cangrejos pseudotelfúsidos.

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 |
|---------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 1. Pseudothelphusa | | | | | | | | | | | | | |
| 2. Tehuana | 0.078 | | | | | | | | | | | | |
| 3. Smalleyus | 0.099 | 0.086 | | | | | | | | | | | |
| 4. Odonthelphusa | 0.097 | 0.097 | 0.111 | | | | | | | | | | |
| 5. Phygiopilus | 0.094 | 0.084 | 0.113 | 0.086 | | | | | | | | | |
| 6. Potamocarcinus | 0.084 | 0.088 | 0.109 | 0.105 | 0.090 | | | | | | | | |
| 7. Raddaus | 0.078 | 0.078 | 0.111 | 0.078 | 0.074 | 0.086 | | | | | | | |
| 8. Sylvathelphusa | 0.101 | 0.097 | 0.109 | 0.094 | 0.082 | 0.105 | 0.084 | | | | | | |
| 9. Typhlopseudothelphusa | 0.126 | 0.118 | 0.132 | 0.107 | 0.088 | 0.111 | 0.099 | 0.115 | | | | | |
| 10. Tzotzilthelphusa | 0.105 | 0.109 | 0.111 | 0.095 | 0.065 | 0.099 | 0.101 | 0.107 | 0.116 | | | | |
| 11. Zilchia | 0.105 | 0.097 | 0.126 | 0.099 | 0.074 | 0.122 | 0.099 | 0.115 | 0.103 | 0.095 | | | |
| 12. Villalobosius | 0.074 | 0.084 | 0.090 | 0.082 | 0.084 | 0.094 | 0.078 | 0.071 | 0.103 | 0.095 | 0.095 | | |
| 13. Spirothelphusa | 0.101 | 0.101 | 0.109 | 0.103 | 0.094 | 0.105 | 0.092 | 0.095 | 0.128 | 0.116 | 0.113 | 0.101 | |
| 14. Ehecatusa | 0.065 | 0.073 | 0.092 | 0.082 | 0.080 | 0.101 | 0.080 | 0.094 | 0.107 | 0.101 | 0.097 | 0.088 | 0.090 |

Considerando los diferentes linajes (géneros) analizados, se obtuvieron periodos de divergencia que presentan un rango entre los 11 a 2.8 m.a. (Apéndice 2), que nos colocan en la era Cenozoica (65 - 1 m.a.), con mayor precisión durante el Mioceno (23 - 5 m.a.) y Plioceno (5 a 1.8 m.a.) que comprende parte del periodo Neógeno.

DISCUSIÓN

Para el presente estudio se procuró incluir la mayor diversidad de especies reconocidas de esta familia de cangrejos dulceacuícolas de México; se obtuvieron secuencias de 44, de las 66 especies mexicanas (Fig. 2.1, Apéndice 1). El tejido se obtuvo a

partir del material disponible dentro de la CNCR; para otras especies solo se conoce el material tipo depositado en otros lugares como el Museo de Historia Natural de Viena y el Instituto Smithsonian; y para otras más se utilizaron organismos recolectados durante las salidas al campo.

Relaciones filogenéticas

Para seleccionar las especies que conformaron al grupo externo, se consideraron las propuestas de Rodríguez (1982, 1986) sobre el posible origen de los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae en las formas ancestrales de la subfamilia Epilobocerinae (Villalobos, 2005). En cuanto a las relaciones que presentan las especies de pseudotelfúsidos, se observa un clado basal conformado por *Fredius stenolobus* y *Guinotia dentata* (Fig. 2.1), agrupados como géneros hermanos, ambos son representantes de la tribu Kingsleyini, distribuidos en Sudamérica y las Antillas, respectivamente. También se agregaron al análisis las formas centroamericanas *Achlidon agrestis* y *Ptychophallus tristani*, integrantes de la tribu Hypolobocerini.

Respecto a las especies de pseudotelfúsidos mexicanos se obtuvo una politomía para los géneros representantes de la tribu Potamocarcinini; en el primer clado se encuentran las especies de *Potamocarcinus*; *P. hartmanni* y *P. chajulensis* relacionadas como especies hermanas, lo que concuerda con rasgos morfológicos en los que ambas especies tienen pequeñas diferencias en la ornamentación apical del primer gonópodo del macho a pesar de que la distribución de ambas es muy distante; relacionada con estas especies, se encuentra la forma mexicana de *P. magnus* de la que también se conocen poblaciones en Centroamérica, que tienen que ser revisadas en sus relaciones filogenéticas.

En el segundo clado se encuentran agrupadas la mayor cantidad de formas de Potamocarcinini. *Sylvathelphusa kalebi* y *S. cavernicola* distribuidas en el noroeste de Chiapas se relacionan como especies hermanas, cercano a ellas se encuentra el cangrejo troglobio *Villalobosius lopezformenti* distribuido en Veracruz; a pesar de que *S. cavernicola* también es una especie troglobia, el gonópodo de ambas presenta diferencias morfológicas marcadas. Con estrechas relaciones se encuentran *Phrygiopilus montebelloensis* y *Zilchia germani*, cabe mencionar que esta última se distribuye en Guatemala, sin embargo, se decidió incluirla en el análisis con el propósito de tener una representación del género, ya que no se cuenta con los ejemplares mexicanos *Z. aspoekorum* y *Z. poglayeneuwalli*. Cercano a ambos géneros se encuentra *Tzotzilthelphusa villarosalensis* y relacionado a ellos esta *Typhlopseudothelphusa* sp, estas dos últimas presentan una morfología similar en la estructura del gonópodo, sin embargo, presentan diferencias en cuanto a su morfología externa (Villalobos y Álvarez, 2013). El género *Odontothelphusa* se ordenó como un grupo monofilético; cabe mencionar que la

distribución de estas especies es disyunta, la mayor parte de las especies del género se encuentran en Chiapas, con excepción de *O. maxillipes* y *Odontothelphusa* sp., que se localizan en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. La última especie está en proceso de su descripción formal.

Raddaus tuberculatus y *R. bocourti* se agruparon como especies hermanas, dentro de un gran clado que incluye a representantes de las tribus Hypolobocerini y Pseudothelphusini, resultado que genera un poco de controversia ya que muestra que *Raddaus* presenta una relación relativamente más cercana con las especies de otras tribus que con Potamocarcinini a la cual pertenece (Fig. 2.2 A).

Una de las razones por las cuales no se obtuvo un clado que agrupara a los géneros de Potamocarcinini puede ser la extensa cantidad de formas que la integran. Es la tribu, al menos para México, que contiene la mayor diversidad de géneros, caso similar al que ocurre con Hypolobocerini en Centro y Sudamérica, que representa uno de los grupos más complejos por la variedad morfológica que se presenta en el primer gonópodo del macho. Aún después de la revisión de la tribu que efectuaron Rodríguez y Hobbs (1989), el arreglo taxonómico de Potamocarcinini no está bien definido, estos autores mencionan un origen polifilético para el grupo debido a la gran variedad de formas que lo integran, sin embargo, Rodríguez (1992) consideró que la propuesta de Pretzmann (1972) es la más adecuada para la tribu. Basados en evidencia morfológica y los resultados obtenidos en éste análisis, empleando marcadores moleculares, se debe considerar el realizar un arreglo de los géneros que debe contener esta tribu y en su caso, proponer la creación de nuevas tribus o subtribus que incluyan a las diferentes formas.

Con base en lo anterior, se propone la creación de Mesoamericanini trib. nov. que tentativamente debe incluir a las especies de *Odontothelphusa*, *Phrygiopilus*, *Sylvathelphusa*, *Typhlopseudothelphusa*, *Tzotzilthelphusa*, *Villalobosius* y *Zilchia*, distribuidas en el sur de México y parte de Centroamérica, así como erigir la tribu Raddausini para albergar a la diversidad de *Raddaus* (Fig. 2.2 B), quedando por el momento Potamocarcinini integrada exclusivamente por las especies de *Potamocarcinus*, en espera de asignar los caracteres morfológicos que apoyen la identidad de cada una de estas propuestas.

Spirothelphusa verticalis es la única especie mexicana de Hypolobocerini incluida en el análisis, quedando fuera del clado que agrupa a los otros miembros de la tribu, *Achlidon agrestis* y *Ptychophallus tristani* (Fig. 2.2 A). En relación con lo anterior, se debe mencionar que en un estudio realizado por Poettinger *et al.* (2016) acerca de la posición taxonómica de *Ptychophallus* y géneros relacionados, distribuidos en Centroamérica y principalmente en Costa Rica tales como *Achlidon* y *Allacanthos* empleando marcadores moleculares (dos nucleares y dos mitocondriales), proponen la creación de una tribu que incluya a estas formas centroamericanas y proponen el nombre de Ptychophallini o

Ptychophallinae como subfamilia. En el presente estudio se obtuvieron resultados que concuerdan con los obtenidos por Poettinger *et al.* (2016); dada la congruencia entre ambos estudios, se apoya la propuesta de erigir la tribu Ptychophallini (Fig. 2.2 B), quedando pendiente una revisión detallada sobre la morfología de los géneros *Achlidon*, *Allacanthos* y *Ptychophallus* con el objetivo de identificar caracteres que sustenten la identidad de ésta nueva tribu.

El género *Epithelphusa* (= *Ehecatusa*) con dos especies, *E. mixtepenensis* localizada en Oaxaca hacia la costa del Pacífico y *E. chiapensis* del sur de Chiapas, en el municipio de Motozintla, habían sido tradicionalmente incluidas dentro de la tribu Pseudothelphusini (Pretzmann, 1972; Rodríguez, 1992), sin embargo, Villalobos (2005), luego de realizar un análisis cladístico de la tribu y basado en sus resultados, propone a ambas especies como *incertae sedis* (Fig. 2.2 A), con lo cual las dos especies quedan completamente fuera de la tribu.

La exclusión de estas especies de Pseudothelphusini encuentra justificación en la particular morfología de los gonópodos de *E. mixtepenensis* y *E. chiapensis*, los cuales divergen claramente del patrón que siguen los pseudotelfusinos típicos. Entre las características que marcan una diferencia notoria, se pueden mencionar la ausencia de torsión en el tercio apical del gonópodo y la presencia de proyección lateral entre otras más que se presentan en cada una de ellas. Debido a la particular morfología del gonópodo que presentan ambas especies y al arreglo obtenido dentro del análisis filogenético de *E. mixtepenensis* en este estudio, se propone erigir Ehecatusini trib. nov. (Fig. 2.2 B) para albergar a estas especies.

Para el género *Tehuana*, se obtuvo que *T. poglayenorum*, *T. veracruzana* y *T. diabolis* que se distribuyen en la zona de Los Tuxtlas, Veracruz, presentan estrecha relación, al igual que *T. complanata* y *T. jacatepecensis*, ambas dentro de la cuenca del Papaloapan. Como especies hermanas se agruparon *T. chontalpaensis* y *T. lamothei*, distribuidas en el sur de Tabasco y norte de Chiapas, respectivamente. Tres especies de *Pseudothelphusa*, *P. parabelliana*, *P. pecki* y *P. zongolicae* quedaron incluidas como especies hermanas del clado que agrupa al género *Tehuana*. *Pseudothelphusa zongolicae* de la sierra de Zongolica, Veracruz, no encuentra posición dentro del clado que agrupa a las especies de *Tehuana*; el gonópodo del macho tiene rasgos en lóbulo proximal de la proyección caudo-marginal, en el proceso mesial e incluso carece de lóbulo mesocaudal, que la acercan más al género *Pseudothelphusa* y por eso fue incluida en este. Sin embargo, del acuerdo al análisis molecular, está más cercanamente relacionada a *Tehuana*. De la misma forma *P. pecki*, que fue descrita con su propio género *Disparithelphusa* por Smalley y Adkison (1984), fue trasladada al género *Pseudothelphusa* por Villalobos (2005), a pesar de que en su análisis filogenético consideró varios caracteres sinapomórficos que definían al género original; el autor comenta que la nueva ubicación taxonómica de *D. pecki* en *Pseudothelphusa* crea un poco de confusión en cuanto a los caracteres morfológicos que

diagnostican a este último taxón. Finalmente, se encuentra *P. parabelliana* del Cerro el Vigía, en Los Tuxtlas, para la cuál Álvarez (1989) menciona que parece estar cercanamente relacionada a *P. belliana*. Haciendo una revisión de las estructuras del gonópodo se encontró que *P. parabelliana* se relaciona más con *P. nayaritae*, en ambas formas el proceso mesial está bien desarrollado y las dos espinas del margen lateral son fuertes, bien desarrolladas y agudas (Villalobos y Álvarez, 2008).

Cabe mencionar que las especies de *Pseudothelphusa* que se agruparon junto al clado de *Tehuana* se distribuyen en cuerpos de agua que vierten hacia el Golfo de México, principalmente dentro de la cuenca del Papaloapan, es decir coinciden geográficamente, aspecto que no ocurre con el género *Pseudothelphusa*, el cual se restringe a la vertiente occidental del país. Debido a que los soportes de rama que conforman este clado están apoyados por MV e IB (Fig. 2.1), se plantea la posibilidad de realizar una revisión del género *Tehuana* y ampliar su diagnosis para que puedan integrarse estas tres especies al grupo o en su caso, erigir nuevos géneros que contengan a cada una de estas formas, si morfológicamente existen caracteres que sustenten esta decisión.

En otro clado, dividido en tres ramas (Fig. 2.1), se encuentran agrupadas las especies de *Pseudothelphusa* a excepción de las mencionadas anteriormente. En uno se encuentran *P. aff. rechingeri* y *P. seiferti* como especies hermanas con altos soportes de rama por parte de los tres métodos de inferencia filogenética, ambas distribuidas en estados de la costa del Pacífico; dentro de otro subclado, presentando relaciones anidadas, se encuentran *P. juyi* como especie basal, la cual a pesar ser una especie con amplia distribución a lo largo de la cuenca del río Lerma, la morfología de su gonópodo se mantiene constante. Cercanas se encuentran *P. doenitzi*, *P. acahuizotla* y como especies hermanas *P. americana* y *P. belliana*. En el tercer subclado se encuentran *P. morelosis* y *P. purhepecha* como especies hermanas cercanas a las también hermanas *P. mexicana* y *P. granatensis*, cercanas a ellas, *P. sulcifrons* y *P. guerreroensis*, y como especie basal de esta agrupación *P. galloi*. Las especies dentro de esta tercera rama interna están distribuidas en una franja del centro – sur del país entre los meridianos 96° - 100°.

Las especies que conforman el gran clado de *Pseudothelphusa* tienen una distribución cuyo límite se encuentra en la región del istmo de Tehuantepec; *P. juyi* y *P. americana* se distribuyen a altitudes mayores a los 1,000 m dentro de la Faja Volcánica Trans Mexicana (FVTM) en la Zona de Transición Mexicana (ZTM); esta zona se caracteriza por presentar eventos de hibridación biótica y representa un área evolutivamente activa desde una perspectiva histórico-ecológica (Escalante *et al.*, 2004). En el centro-sur del país a elevaciones mayores a los 800 m dentro de la Depresión del Balsas y la Sierra Madre del Sur se encuentran *P. americana*, *P. belliana*, *P. doenitzi*, *P. granatensis*, *P. guerreroensis*, *P. mexicana*, *P. morelosis*, *P. purhepecha* y *P. sulcifrons*, y a altitudes cercanas al nivel del mar (20 - 400 m) se encuentran *P. galloi*, *P. rechingeri* y *P. seiferti*. Cabe mencionar que el patrón de morfología del primer gonópodo que define a la tribu

Pseudothelphusini agrupa sin mayores problemas a los géneros y especies de *Smalleyus*, *Tehuana* y *Pseudothelphusa* (Fig. 2.2 A y B).

Al hacer un análisis, sobre las relaciones entre los cangrejos pseudotelfúsidos incluidos en este estudio, se observó cierta congruencia entre su distribución geográfica, algunos rasgos morfológicos y sus relaciones filogenéticas. Por otro lado, es probable que *P. americana*, *P. jouyi* y *P. seiferti* sean especies muy antiguas, puesto que se encuentran al norte de la FVTM que se formó durante el Oligoceno y Mioceno, posición que debieron alcanzar antes de la orogenia de esta cadena montañosa (Villalobos, 2005). En contraste, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, donde se localizan *Pseudothelphusa parabelliana*, *Tehuana diabolis*, *T. poglayenorum*, *T. veracruzana* y *Smalleyus tricristatus*, el vulcanismo más intenso que moldeó la región empezó hace unos 7 millones de años y ha sido continuo hasta nuestros días (Martín-del Pozzo, 1997).

En referencia a su distribución, se tiene la idea de que los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae pudieron diversificarse a partir de un *stock* ancestral que quedó dividido, con una parte en Sudamérica y otra en Norteamérica, al separarse estas 2 masas de tierra al final del Cretácico. Un centro de diversificación se ha ubicado en el istmo de Tehuantepec y de ahí han radiado varios linajes hacia Centroamérica y hacia el norte de México para alcanzar su conformación actual. La distribución que presentan las especies de la tribu Pseudothelphusini en México se ha tratado de explicar a través de la hipótesis planteada por Rodríguez (1986), que sostiene la idea de que una línea filética de los Hypolobocerini, ancestros supuestos de los pseudotelfúsidos, se dispersó en tiempos del Mioceno, desde el norte de Sudamérica a través de Centroamérica y llegó al istmo de Tehuantepec en México en donde se formó un área de alta densidad de taxa supraespecíficos; a partir de esta región los pseudotelfúsidos migraron hacia el noroeste del país y sufrieron procesos de especiación que dieron como resultado la diversificación actual del grupo (Villalobos, 2005) (Fig. 2.3).

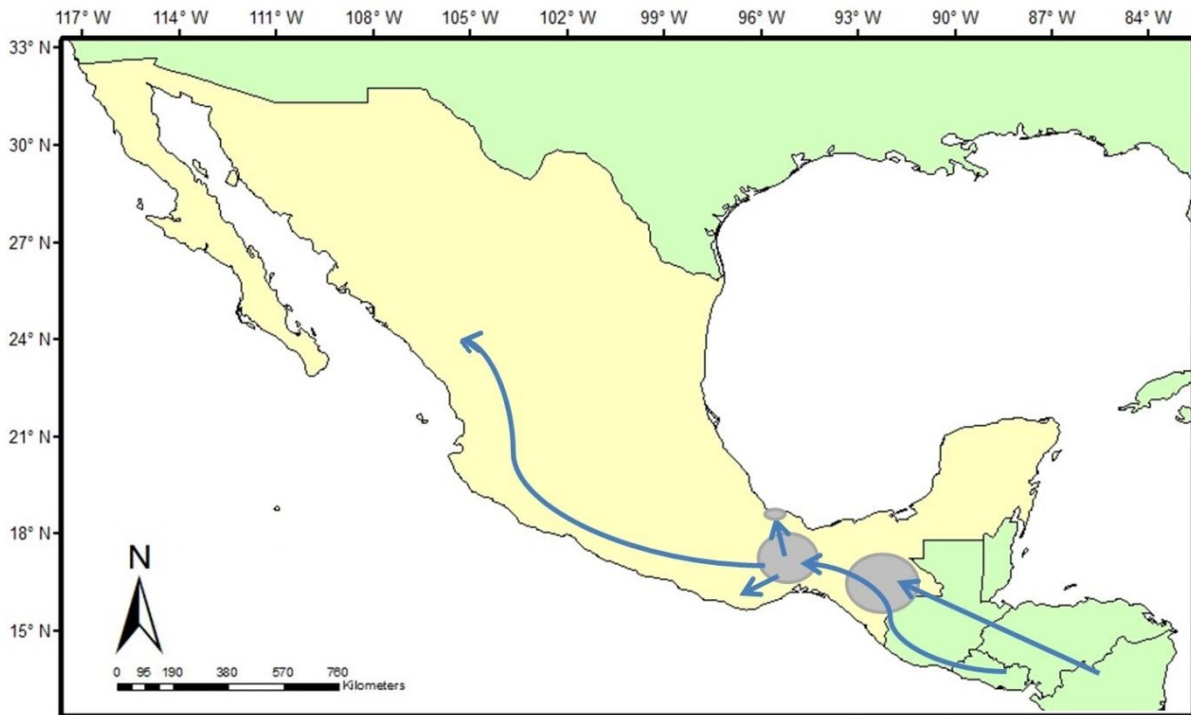


Figura 2.3. Mapa que representa la hipótesis de Rodríguez (1986) sobre la presencia de pseudotelfúsidos en México. Las líneas indican la dirección de la migración. Las áreas sombreadas indican zonas de alta diversidad.

Tiempo de divergencia

Los periodos de divergencia entre las secuencias analizadas del gen COI nos sitúan en el Mioceno y Plioceno. Durante el Mioceno medio (12 m.a.) una porción del istmo de Tehuantepec así como parte de la costa de Veracruz y Tabasco aún no emergía por completo, las cadenas montañosas del centro y sur del país aún se encontraban en formación (Fig. 2.4 a). Millones de años mas tarde, durante el Plioceno, la mayor parte del sur del país ya había emergido, las cadenas montañosas tales como la FVTM, la Sierra Madre del Sur y la sierra de Chiapas que se continúa hacia Guatemala ya presentaban una fisiografía similar a la que tienen en la actualidad (Fig. 2.4 b).

Durante este periodo, los linajes de cangrejos pseudotelfúsidos experimentaron diversos eventos de especiación debido al surgimiento de barreras naturales, que dieron como resultado la separación de los cuerpos de agua en diferentes cuencas hidrográficas y el cierre de algunos lagos, lo que ocasionó el aislamiento de las poblaciones presentes en ellas, dando lugar a la gran variedad de formas que se conocen en la actualidad. Debido a la heterogeneidad topográfica del país, resulta importante conocer varios aspectos sobre la

historia geológica de algunas regiones que nos ayuden a relacionar los procesos que contribuyeron a la actual distribución de esta familia de cangrejos en México.

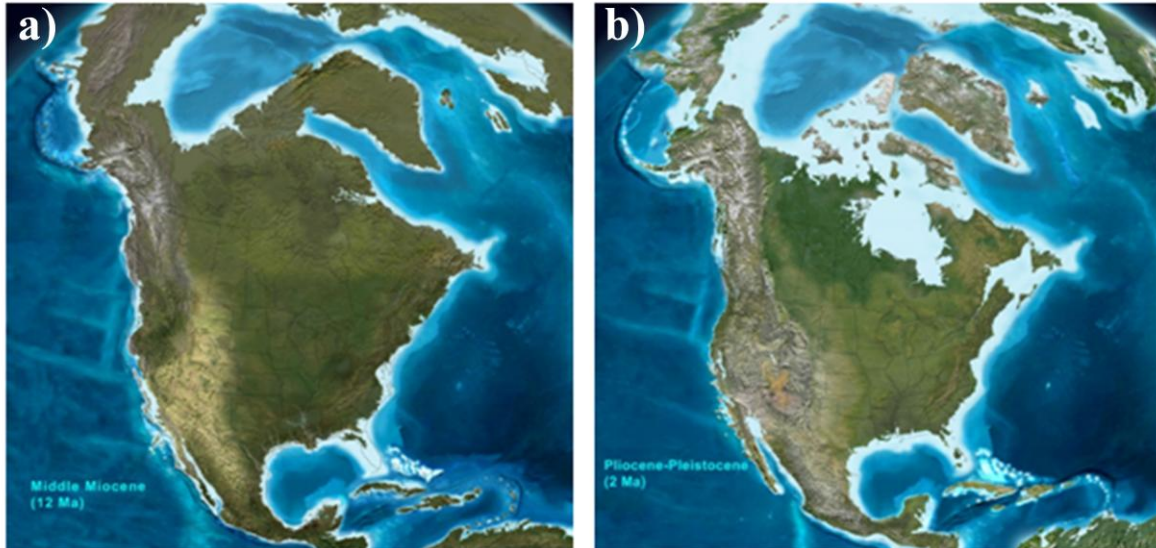


Figura 2.4. Mapas paleogeográficos que representan la conformación de América del Norte; a, durante el Mioceno medio; b, durante el Plioceno. Tomado de R. Blakey.

Aspectos geológicos

La era Cenozoica, hace 65 – 1 m. a. se caracterizó por una intensa actividad orogénica en la cual se formaron o se acabaron de formar los principales accidentes orográficos del país. Durante el Oligoceno-Mioceno (35 a 5 m.a.) se presentó una intensa actividad volcánica, en la cual se elevó la plataforma continental, además de diversos procesos tectónicos que dieron lugar a la formación de la FVTM; es precisamente en esta zona donde el ancestro de las especies de *Pseudothelphusa* se encontraba dentro de una gran cuenca que abarcaba el centro del país producto de actividades orogénicas que cerraron temporalmente la salida de varios ríos incluido el Balsas; derivado del levantamiento de esta cadena montañosa, los cuerpos de agua fueron divididos en diversas cuencas, a consecuencia de lo anterior, las poblaciones de *Pseudothelphusa* se vieron fragmentadas, quedando aisladas dando lugar a una gran diversidad para el género. Se observa que la diversificación de las especies de *Pseudothelphusa* esta estrechamente ligada a la evolución geológica del centro del país, lo que es apoyado por el gran porcentaje de especies que se han citado para las porciones altas de la FVTM y las cordilleras que bordean la depresión del Balsas, a altitudes que van desde los 800 hasta los 2,300 m de altitud. Otros eventos que influyeron en su diversificación fueron el desarrollo del Altiplano

Mexicano y la finalización orogénica de la Sierra Madre del Sur. El Plioceno fue una fase lacustre, las cuencas originadas durante los procesos tectónicos fueron cerradas por invasiones de rocas ígneas, que formaron barreras naturales y cerraron los cursos de agua con su consecuente acumulación. De esta forma se originaron lagos como el de Chapala, en Jalisco, y los de Zirahuén, Pátzcuaro y Cuitzeo en Michoacán (Miller y Smith, 1986; Moncayo *et al.*, 2001).

Cabe mencionar que la FVTM constituye uno de los principales accidentes geológicos que se formaron durante el Cenozoico, su importancia no solo radica en la historia geológica del país, sino que desde su conformación se convirtió en el límite biogeográfico entre las dos provincias bióticas más importantes, que se establecieron en la superficie continental de México, la Neártica y la Neotropical (Cantú *et al.*, 1991).

En otra región del país, en el sur de Veracruz, se presentó una alta actividad volcánica observable desde mediados del Terciario con las formaciones volcánicas, no es hasta fines del Mioceno y fundamentalmente el Plio-Cuaternario, cuando dominaba esta litología volcánica (Martin-Del Pozzo, 1997; Padilla y Sánchez, 2007; Gómez-Tuena, 2005). Los principales movimientos tectónicos que formaron los anticlinales del área ocurrieron a fines del Mioceno (Ríos-Macbeth, 1952). Estos eventos geológicos y los procesos orográficos subsecuentes que formaron la Sierra de Los Tuxtlas integrada por el volcán San Martín, Santa Marta, los cerros El Vigía, El Campanario y Cintepec entre otros, así como la elevación de la Sierra de Zongolica y la formación de ríos y lagos que constituyen las cuencas del Papaloapan y Coatzacoalcos, influyeron en la diversificación de los cangrejos dulceacuícolas dentro de esta área, luego de que varios linajes ancestrales provenientes del sur del país llegaron al istmo de Tehuantepec y alcanzaran el sur de Veracruz en fases tempranas del proceso vulcanológico, entre los que se encontraba un ancestro de la tribu Pseudothelphusini que dio origen a las especies de *Tehuana*, *Pseudothelphusa* y *Smalleyus*, así como el linaje que dio origen a *Odonthelphusa maxillipes*, distribuidos principalmente en la región de Los Tuxtlas y la sierra de Zongolica. Otro género presente en el sur de Veracruz y norte de Oaxaca es *Villalobosius*, con sus dos especies troglobias, cuya historia esta relacionada a la formación de grutas de origen cárstico con corrientes subterráneas de gran magnitud ubicadas entre los límites de ambos estados, donde se ha identificado una fauna troglobia de crustáceos muy diversa (Mejía-Ortiz, 2005).

En Chiapas, donde existe una gran diversidad de linajes, durante el Mioceno medio (Serravaliano 12 m.a.) ocurrió el conocido Evento Chiapaneco (Sánchez-Montes, 1980), proceso geológico que representa la máxima etapa de deformación que plegó y cabalgó las rocas de la cadena de Chiapas-Reforma-Akal hacia finales de este periodo e inicios del Plioceno y acortó el Macizo de Chiapas (Torres, 2014). Este estado representa el punto de entrada de los diferentes linajes que dieron origen a la gran diversidad de géneros de pseudotelfúsidos mexicanos (Rodríguez, 1986). Durante el mioceno temprano antes de que

se conformara la Sierra del Soconusco que se extiende de Guatemala hacia Chiapas, en los cuerpos de agua que conforman la gran cuenca del Grijalva–Usumacinta, se dio una migración importante de líneas filéticas provenientes de Centroamérica. Se tiene la hipótesis de que una línea que dio origen a algunos integrantes de la tribu Potamocarcinini ingresó por el sureste de Chiapas, extendiéndose al norte hacia Tabasco y al oeste alcanzando el istmo de Tehuantepec y Veracruz, a través de la migración de esta línea se originaron *Potamocarcinus hartmanni*, *P. chajulensis* y las especies del género *Odontothelphusa*. Otra línea filética de origen Potamocarcinini, ingresó al país alcanzando un *stock* en el sur y centro de Chiapas, misma que fue fragmentada por los procesos orogénicos mencionados anteriormente, que dieron como resultado la elevación del Soconusco, Los Altos de Chiapas, modificaciones en los cauces de ríos y formación de cavernas, creando gran variedad de ambientes en la región, que influyeron en la diversificación de dicha línea ancestral, que pudo dar origen a especies de *Phrygiopilus*, *Sylvathelphusa*, *Typhlopseudothelphusa*, *Tzotzilthelphusa* y *Zilchia*. Una tercer línea filética de origen Hypolobocerini se extendió por la vertiente del Pacífico mexicano, en Chiapas dio origen a *Ehecatusa chiapensis*, alcanzó el istmo de Tehuantepec donde se diversificó para dar origen a *Spirothelphusa verticalis* y *Ehecatusa mixtepeensis* en Oaxaca y hacia el norte en Veracruz dando origen a *Lobithelphusa mexicana*; el paso de esta línea filética por Centroamérica también dio como resultado el surgimiento del género *Elsalvadoria*.

Cabe mencionar que el sureste del país es una de las áreas más complejas de Norteamérica geológicamente hablando, esto se debe a que los movimientos de las placas tectónicas Norteamericana, del Caribe y de Cocos, convergen en esta región desde el Oligoceno Tardío (Morán-Zenteno *et al.*, 1999). Dentro de esta zona del país se localiza la cuenca del Grijalva-Usumacinta, que comprende las subregiones Alto Grijalva, Costa de Chiapas, Usumacinta y Grijalva-Usumacinta. Esta cuenca es una de las zonas ecológicas con más alta diversidad biológica y cuya fisiografía está integrada por la Sierra Madre de Chiapas o Macizo Cristalino y Granítico de Chiapas al sur; la Sierra Norte de Chiapas al centro; los suaves lomeríos de la sierra de la Lacandona y las sierra bajas del Petén guatemalteco al este y las llanuras costeras del Golfo al norte, lo que permite la conformación de gran variedad de paisajes que descienden desde alturas superiores a los 4,000 msnm hasta el nivel del mar en el Golfo de México y el océano Pacífico. Lo anterior nos da una idea de la complejidad de la región, lo que nos hace pensar en la probabilidad de que la riqueza de pseudotelfúsidos sea mayor a la que se conocemos actualmente.

Como ha podido observarse, durante el periodo de divergencia calculado, existió una gran actividad geológica a lo largo del país que comprendió la formación de depósitos, elevaciones de tierra, cambios en el nivel del mar, apertura y cierre de cuencas y cambios en los cauces de ríos, que dieron como resultado la diversificación de las diferentes líneas filéticas que llegaron a México procedentes del sur.

Congruencia entre filogenias morfológica y molecular

Considerando que se cuenta con un estudio sobre las relaciones filogenéticas que presentan las especies de la tribu Pseudothelphusini basadas en caracteres morfológicos (Villalobos 2005, 2010) y las obtenidas en este estudio empleando marcadores moleculares, se propuso la idea de hacer un análisis sobre la congruencia que presentan ambos tipos de datos para determinar relaciones filogenéticas, sin embargo, esto no ha sido posible debido a que no se cuentan con secuencias para todas las especies incluidas en el estudio morfológico. Los resultados preliminares que se pueden mencionar son las relaciones de especies hermanas que presentan *P. mexicana* y *P. granatensis* al igual que *Tehuana poglayenorum* y *T. veracruzana*.

Por un lado, existe la dificultad de obtener las secuencias de todas las especies. Por otro, varias de las especies en la CNCR, incluido el material tipo, presentan una antigüedad de varias décadas o no fueron preservadas adecuadamente, lo que hace muy difícil la extracción de ADN.

A pesar de que no fue posible realizar un análisis sobre la posible congruencia obtenida a partir de los dos tipos de datos, resulta un buen ejercicio utilizar ambas metodologías con el fin de proponer hipótesis que nos permitan establecer las relaciones filogenéticas de las especies estudiadas, sobre todo cuando se obtiene una alta congruencia entre ambos métodos. Aún cuando existe el análisis combinado de caracteres morfológicos y moleculares, que pueden mejorar la precisión de la reconstrucción filogenética (Huelsenbeck *et al.*, 1996), la combinación de caracteres con diferentes historias filogenéticas subyacentes, puede producir una mala estimación de las relaciones entre especies dentro del árbol (Miyamoto y Fitch, 1995), por lo tanto, es importante llevar a cabo análisis independientes para evaluar los diferentes conjuntos de datos que nos permitan obtener una congruencia evolutiva antes diseñar un análisis combinado (Wiens, 1998), como el de congruencia de caracteres o evidencia total.

Un análisis de este tipo sería de gran importancia para apoyar las relaciones entre géneros, con la finalidad de establecer una organización natural hacia el interior de las diferentes tribus. Por lo menos en los grupos hermanos de la tribu Pseudothelphusini, obtenidos en el presente estudio, es necesario reconocer los caracteres diagnósticos que sustenten el establecimiento de jerarquías nuevas o la ampliación de la tribu para incluir a otros géneros.

CAPÍTULO III

Relación entre Áreas de Endemismo

INTRODUCCIÓN

La biogeografía trata de describir los patrones de distribución de los organismos y de explicar los procesos que los condujeron a habitar esas áreas. La biogeografía fue uno de los elementos decisivos en los que se apoyaron algunas teorías como la evolutiva (Wallace, 1876) y la de tectónica de placas (Condie, 1997). Si bien no todos los trabajos sistemáticos incluyen consideraciones biogeográficas, sí suelen representar los patrones de distribución en un mapa (Roig-Juñent *et al.*, 2002).

A través de la historia, se ha visto que en las distintas regiones del globo hay conjuntos de especies que muestran áreas de distribución coincidentes y que no existen en otras áreas. Estas regiones son conocidas como áreas de endemismo y pueden ser definidas sobre la base de un conjunto de especies pertenecientes a taxones no relacionados que ocupan un hábitat determinado y que no existen en otras áreas (Nelson y Platnick, 1981; Roig-Juñent *et al.*, 2002). En términos de patrones biogeográficos y siguiendo a DeCandolle, el concepto de endemismo está basado no solo en la exclusividad a un área geográfica, sino también en la congruencia de las distribuciones de 2 o más taxones, de manera tal que una especie puede considerarse endémica, sólo si existe otra con la misma distribución (Escalante, 2009).

Existen gran variedad de estudios biogeográficos que nos permiten analizar la distribución de los individuos y en su caso, encontrar la presencia de algún patrón que es determinante en dicha distribución. En biogeografía histórica, el análisis de parsimonia de endemismos también llamado análisis parsimonioso de endemicidad (Vargas, 1992, 2002), análisis de simplicidad de endemismos (Crisci *et al.*, 2000), análisis de parsimonia de distribuciones (Trejo-Torres y Ackerman, 2001) y análisis de parsimonia de conjuntos de especies (Trejo-Torres y Ackerman, 2002), permite construir cladogramas a partir de matrices de presencia-ausencia de especies y taxones supraespecíficos (Rosen, 1988; Cracraft, 1991; Myers, 1991; Morrone, 1994, 1998; Escalante y Morrone, 2003; Trejo-Torres, 2003; Morrone, 2004).

Análisis de Parsimonia de Endemismos

El método biogeográfico de PAE (Parsimony Analysis of Endemicity) (Rosen, 1988; Rosen y Smith, 1988) clasifica a las áreas con base en una analogía en la sistemática filogenética, de acuerdo con sus taxones compartidos, al considerarlos como caracteres, mediante la solución más simple o criterio de simplicidad o parsimonia (Crisci *et al.*, 2000).

Pasos para delimitar áreas de endemismo

El PAE emplea un algoritmo de parsimonia con el propósito de obtener un cladograma de áreas, basado en los taxones que habitan las áreas (Rosen, 1988), el cual ha sido aplicado por varios autores para establecer relaciones entre diferentes unidades biogeográficas. De acuerdo con Morrone (1994, 2014), los pasos básicos del PAE para delimitar áreas de endemismo son los siguientes:

1. Dibujar una cuadrícula sobre un mapa de la región que se desea analizar considerando únicamente aquellos cuadrantes donde exista al menos una localidad para un taxón (Fig. 3.1a). También puede emplearse un sistema de regionalización desarrollado previamente (p.e., provincias, distritos, regiones).

2. Construir una matriz de datos, donde las columnas representen a los taxa y los renglones a las áreas (cuadrantes, provincias, etc.), si el taxón está presente en un área se utiliza un 1 y si está ausente un 0. Para enraizar el árbol, se adiciona un área hipotética codificada con 0 (Fig. 3.1b).

3. Aplicar un análisis de parsimonia a la matriz de datos.

4. Identificar en el cladograma los grupos de áreas definidos por al menos dos taxa (Fig. 3.1c).

5. Sobreponer los grupos delimitados en el cladograma sobre las áreas y el mapa de taxones endémicos a cada grupo de cuadrantes para delinear los límites de cada área de endemismo (Fig. 3.1d).

De las seis familias de crustáceos decápodos de agua dulce, la Pseudothelphusidae resalta como la de mayor riqueza específica en México, con 66 especies. Casi todas las especies de pseudotelfúsidos reconocidas hasta ahora (96%) son endémicas de nuestro país, las cuales se han distribuido siguiendo un patrón estrictamente neotropical. La mayor diversidad de la familia se localiza en la región del istmo de Tehuantepec, donde convergen los estados de Veracruz, Oaxaca, Guerrero y Chiapas, donde se han registrado 49 especies pertenecientes a 15 géneros y a tres tribus (Hypolobocerini, Potamocarcinini y

Pseudothelphusini), siendo esta área un importante hotspot de diversidad específica para esta familia de cangrejos en el continente (Villalobos y Álvarez, 2010; Cumberlidge *et al.*, 2014) y en cuanto a niveles supraespecíficos, es el más alto que se haya citado para cualquier otro lugar de América (Villalobos y Álvarez, 2008).

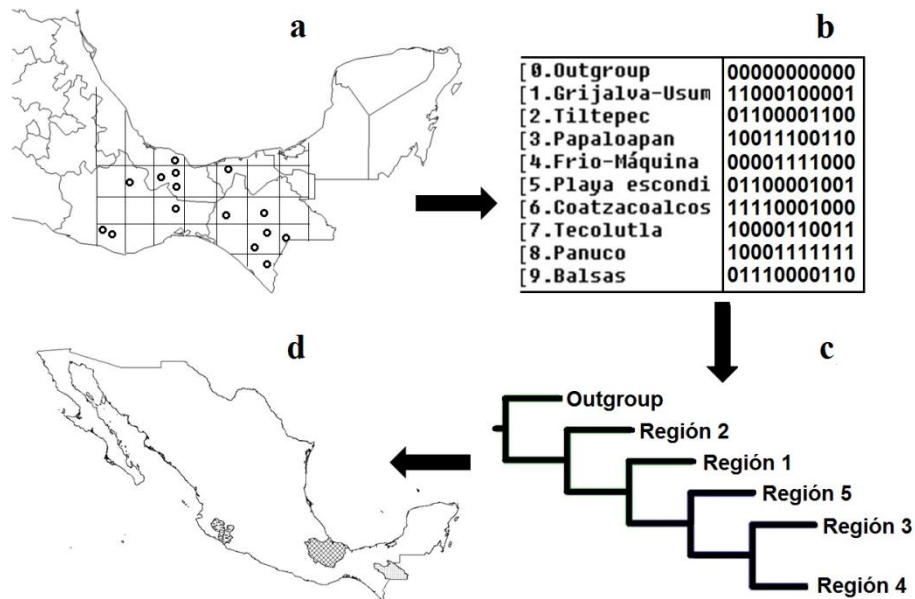


Figura 3.1. Pasos para delimitar áreas de endemismo con PAE: a, superponer la cuadrícula en el mapa; b, matriz de datos; c, cladograma; d, áreas delimitadas.

A lo largo de su área de distribución, los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae presentan altos niveles de endemismo y distribución restringida (Villalobos y Álvarez, 2010). Se distribuyen en el continente americano siguiendo un patrón estrictamente neotropical, que comprende desde el norte del estado de Sonora en México, continuándose hacia el sur por la vertiente del Pacífico hasta la FVTM, a partir del cual alcanza la costa del golfo de México. El resto de la porción sur central de México está ocupada por estos organismos, con excepción de la península de Yucatán. Estos cangrejos ocupan toda Centroamérica y el norte de Sudamérica desde las Guyanas hasta Perú, incluyendo una vasta porción de la cuenca del Amazonas. En el Caribe están presentes tanto en las Antillas Mayores, excepto Jamaica, como en las Menores (Fig. 3.2).

Para sobrevivir en un ambiente muy diferente al marino, los cangrejos dulceacuícolas, tuvieron que desarrollar una serie de conductas y hábitos que les permitieron superar al inicio, los cambios bruscos de temperatura y de exposición a la

deseccación, que presenta el medio semiterrestre. Posteriormente, desarrollaron modificaciones fisiológicas, embriológicas y morfológicas tales como baja producción de huevos lecitotróficos, reducción de la osmolaridad de la hemolinfa en agua dulce y un punto isosmótico bajo, además de una baja concentración total de aminoácidos libres (FAA) intracelulares en comparación con las especies marinas (Claybrook, 1983; Lee y Bell, 1999; Augusto *et al.*, 2007). Todas estas adaptaciones llevaron a los cangrejos dulceacuícolas a sobrevivir y colonizar con gran éxito estos cuerpos de agua, aún en condiciones extremas de baja salinidad y oxígeno. Estas adaptaciones y los factores ambientales adversos, afectaron su habilidad de dispersión, en comparación con los cangrejos marinos, quienes gracias a la existencia de un medio más estable y a la presencia de un ciclo larvario completo, durante el cual, las primeras fases larvarias son arrastradas pasivamente por las corrientes marinas al formar parte del meroplancton, presentan áreas de distribución más extensas a lo largo y ancho de los océanos (Scheltema, 1988; Villalobos, 2005).

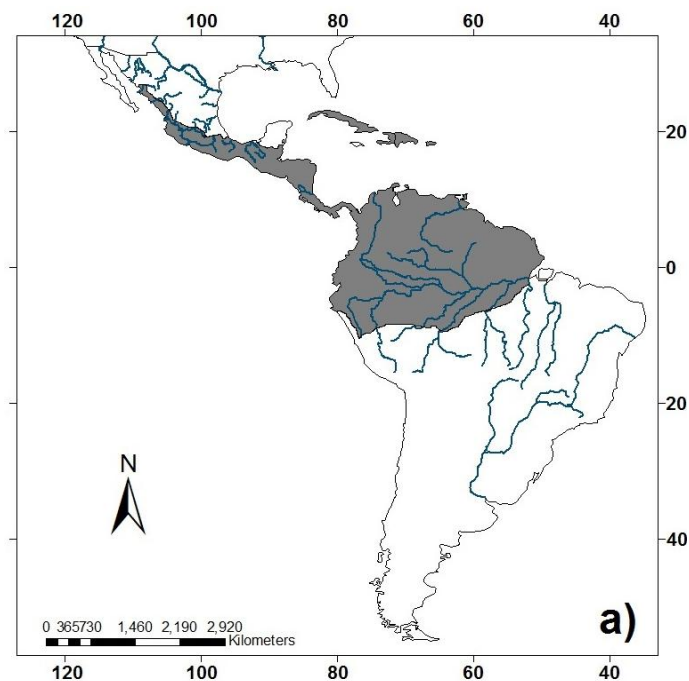


Figura 3.2. Mapa de distribución de cangrejos pseudotelfúsidos en América.

Cuencas hidrológicas

Se entiende por cuenca hidrológica al espacio delimitado por la unión de todas las cabeceras que forman el río principal o el territorio drenado por un único sistema de drenaje natural, es decir, que drena sus aguas al mar a través de un único río, o que vierte sus aguas

a un único lago endorreico. Una cuenca hidrológica es delimitada por la línea de las cumbres, también llamada divisoria de aguas.

Tipos de cuencas

Exorreicas: drenan sus aguas al mar o al océano. Endorreicas: desembocan en lagos, lagunas o salares que no tienen comunicación o salida fluvial al mar. Arreicas: las aguas se evaporan o se filtran en el terreno antes de encauzarse en una red de drenaje. Una cuenca hidrológica es delimitada por la línea de las cumbres, también llamada divisoria de aguas. Las cuencas a su vez son divididas en subcuencas cuando se trata de cuerpos de agua de gran extensión. México cuenta con un gran número de cuencas hidrológicas, que a su vez clasificadas dentro de regiones y subregiones hidrológicas.

ANTECEDENTES

Se han realizado pocos estudios basados en análisis biogeográficos con cangrejos de agua dulce de México, entre los más destacados se puede mencionar el de Villalobos (2005), donde se realizó un análisis basado en la distribución geográfica de las especies de la tribu Pseudothelphusini, encontrando un trazo “individualizado” además de seis patrones de distribución logrando identificar que los cangrejos del género *Pseudothelphusa* se distribuyen preferentemente en zonas altas cercanas a los 1,000 m snm y algunas especies se localizan por encima de los 2,000 m. Huidobro *et al.* (2006) realizaron un estudio sobre distribución de organismos de agua dulce a través de la Zona de Transición Mexicana, en el cual los autores encontraron tres trazos generalizados en la vertiente del Pacífico, que corresponden a áreas previamente identificadas; para el análisis incluyeron cangrejos pseudotelfúsidos, peces y angiospermas acuáticas. Ojeda (2010) realizó un análisis sobre la distribución de cangrejos de la familia Trichodactylidae, identificando un patrón de distribución no mayor a los 1,000 m en las cuencas del sur del país. Álvarez *et al.* (2012) realizaron un estudio sobre una posible exclusión biogeográfica entre acociles de la familia Cambaridae y cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae planteada por Rodríguez (1986), en el cual ubicaron 3 regiones donde ambos grupos entran en contacto: la FVTM, la región de Los Tuxtlas, Veracruz y el estado de Chiapas.

OBJETIVO

Identificar las relaciones que presentan las subregiones hidrológicas donde se distribuyen los cangrejos de agua dulce de México mediante un análisis de parsimonia de endemismos.

Objetivos particulares

1. Determinar la riqueza dentro de cada una de las áreas identificadas.
2. Verificar si las áreas identificadas en este análisis tienen correspondencia con las áreas obtenidas con otros grupos biológicos.
3. Revisar si las áreas identificadas se encuentran catalogadas como zonas de importancia para la conservación y de ser el caso, proponerlas con base en los endemismos de cangrejos dulceacuícolas presentes en ellas.

MATERIAL Y MÉTODO

Se realizó una consulta de las dos colecciones más importantes que existen sobre los crustáceos decápodos de agua dulce de México, la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México y la Colección de Crustáceos del Museo de Historia Natural de Estados Unidos también conocido como Instituto Smithsonian (USNM). Otras fuentes importantes de datos fueron: Villalobos (2005), Villalobos y Álvarez (2008); además se incluyeron los registros obtenidos a partir de las salidas al campo realizadas para fines de este proyecto.

Se construyó una base de datos que contiene todas las especies cangrejos pseudotelfúsidos que se distribuyen en México. Para cada especie se consideraron las localidades georreferenciadas. En ciertos casos no fue posible la georreferenciación de algunos registros debido a lo incompleto de la información proporcionada. Todos los registros fueron revisados en Google Earth para asegurar que son congruentes con la distribución conocida para cada especie.

Se realizó un estudio considerando el enfoque de Análisis de Parsimonia de Endemismos (PAE), el cual se estructuró considerando la presencia / ausencia de cangrejos de agua dulce de México dentro de las subregiones hidrológicas propuestas por la Comisión Nacional de Agua (CONAGUA) en el 2007 (Fig. 3.3) y publicadas dentro de la página electrónica de CONABIO (<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>).

En el análisis también fueron incluidos los cangrejos dulceacuícolas de la familia Trichodactylidae, cuya representación en el país está dada por *Avotrichodactylus bidens*, *A. constrictus*, *A. oaxensis*, *Rodriguezia mensabak* y *R. villalobosi* además de cangrejos de la familia Glyptograpsidae *Glyptograpsus impressus* y *Platychirograpsus spectabilis* para obtener un total de 71 especies. Fueron excluidas del estudio las especies *Zilchia aspoeckorum* y *Lobithelphusa mexicana* debido a que no se conoce su ubicación exacta.

Para *Z. aspoekorum* solo se sabe que se localiza en el sur del país y para *L. mexicana* su ubicación geográfica precisa es desconocida; en la descripción de la especie solo se menciona que la localidad es Playa Veracruz, es posible que se trate de la localidad de Playa Norte en el puerto de Veracruz, sin embargo, no se han realizado muestreos para verificar esta idea.



Figura 3.3. Subregiones hidrológicas propuestas por la CONAGUA y utilizadas para el análisis de áreas de endemismos.

Se siguió la metodología aplicada para estudios de PAE:

1. Utilizando el programa ArcGIS versión 9.3, se agregó la capa de subregiones hidrológicas.
2. Se introdujeron los registros georeferenciados para cada especie considerada en el análisis.
3. Se construyó una matriz de datos, donde las columnas representaron a los taxones y los renglones a las áreas (regiones hidrológicas). Si un taxón estaba presente en un área se utilizó un “1” y si estaba ausente, un “0”. Para enraizar el árbol, se adicionó un área hipotética codificada con “0” en todas las columnas.

4. Se aplicó un análisis de parsimonia utilizando la matriz de datos (Apéndice 3). La matriz fue analizada con el programa NONA 2.0 (Goloboff, 1997), a través de WinClada 1.00.24- IMG BETA (Nixon, 2002), buscando un máximo de 100 árboles, realizando una búsqueda heurística aleatorizando 50 veces el orden de entrada de los datos y usando una estrategia de búsqueda múltiple TBR; se almacenaron todos los árboles igualmente parsimoniosos y posteriormente se calculó el árbol de consenso estricto.
5. Se identificaron en el cladograma los grupos de áreas definidos por al menos dos taxones.
6. Con base en los resultados del análisis de parsimonia, utilizando el programa ArcGIS versión 9.3, se construyó un mapa que relacionaba las áreas de distribución.
7. Se hizo un análisis sobre la relación entre las áreas obtenidas.

Se realizó un análisis biogeográfico a partir de las relaciones filogenéticas obtenidas con marcadores moleculares de cangrejos pseudotelfúsidos del país. Se consideraron las agrupaciones de cada clado para dibujar trazos individuales con el fin de identificar trazos generalizados que den soporte a las relaciones existentes entre estos cangrejos de agua dulce.

RESULTADOS

Se revisó la base de datos de la CNCR, la cual cuenta con un poco más de 800 lotes de cangrejos psudotelfúsidos, de los cuales siete, corresponden a cangrejos distribuidos en Nicaragua; tres de Brasil, dos de Costa Rica y uno de Venezuela, Cuba y Belize; el resto contiene cangrejos distribuidos a lo largo del territorio nacional en unas 218 localidades. De los 800 lotes de pseudotelfúsidos mexicanos, 644 se han identificado a nivel de especie, los 156 restantes han sido identificados a nivel de género. El 90% de las especies de la familia Pseudothelphusidae que se han registrado para México están representadas dentro de la CNCR. El USNM cuenta con 72 registros representados por poco más de 100 ejemplares, recolectados en 28 localidades. La familia Glyptograpsidae cuenta con 52 registros en ambas colecciones distribuidos en unas 22 localidades y los tricodactílicos cuentan con 76 registros en 38 localidades.

Como resultado del análisis, se obtuvieron un total de 100 árboles mas parsimoniosos con una longitud de 88 pasos y con un valor de 0.80 en el índice de consistencia (IC) y 0.57 en el índice de retención (IR) de los cuales se calculó un árbol de consenso estricto (Fig. 3.4). En el árbol consenso se observa una politomía de 18 áreas cuya relación no alcanza a resolverse, cinco clados, de los cuales, solamente dos son útiles para determinar áreas de endemismo de acuerdo a los criterios del PAE, las dos áreas obtenidas son representadas en la figura 3.5.

El área A se localiza al sur del país, partiendo del centro de Chiapas hacia su costa con el Pacífico y abarca una franja del este de Oaxaca; está conformada por las subregiones Alto Grijalva y Costa de Chiapas; esta área se identifica por la presencia de los cangrejos pseudotelfúsidos *Potamocarinus magnus* y *Raddaus bocourti*. El área B, que también se encuentra en el sur del país, comprendiendo el centro de Chiapas, centro de Tabasco y sur de Campeche, conformada por las subregiones Usumacinta y Grijalva-Usumacinta, las especies que dan soporte a esta área son *Odontothelphusa toninae* y *A. constrictus*. Las áreas obtenidas del PAE coinciden con varias zonas hidrológicas prioritarias determinadas por Arriaga *et al.* (2002) (Fig. 3.6).

Dentro del árbol de consenso, además se obtuvieron clados que relacionaron a dos o más áreas (Fig. 3.4), como fueron Río Tehuantepec y Resto de la Región localizadas en sur de Oaxaca en la costa del Pacífico y cercanas a la frontera con Chiapas, que son relacionadas por la presencia de *Tehuana lamellifrons*; Río Mayo y Río Fuerte localizadas al norte del país en el sur de Sonora y Chihuahua apoyadas por *Pseudothelphusa sonorensis*; Medio Balsas y Tepalcatepec localizadas en Michoacán, suroeste del Estado de México y norte de Guerrero, relacionadas por la presencia de *Glyptograpsus impressus*; dentro de una politomia fueron agrupados Río Ameca, y las subregiones Baja, Media y Alta del río Lerma, por la presencia de *P. jouyi* que es la especie de la tribu Pseudothelphusini con la distribución más amplia localizada en la cuenca del río Lerma. Sin embargo, debido a que las relaciones entre ellas estaban sustentadas por una sola especie, no pueden considerarse para proponer áreas de endemismo.

Del análisis biogeográfico basado en las relaciones filogenéticas que presentan los pseudotelfúsidos (Fig. 2.1), se obtuvieron 7 trazos individuales. El primero corresponde al agrupamiento que se obtuvo de las especies del género *Potamocarcinus* (Fig. 3.7a); el segundo corresponde a los cangrejos cavernícolas *Sylvathelphusa kalebi*, *S. cavernicola* y *Villalobosius lopezformenti* (Fig. 3.7b); el tercero corresponde a diferentes especies de Mesoamericanini trib. nov. *Typhlopseudothelphusa* sp, *Tzotzilthelphusa villarosalensis*, *Phrygiopils montebelloensis* y *Zilchia germani* (Fig. 3.7c); el cuarto trazo esta conformado por especies del género *Odontothelphusa* (Fig. 3.7d); un quinto trazo esta conformado por *Raddaus bocourti* y *R. tuberculatus* (Fig 3.7 e); las especies de *Tehuana*, *Pseudothelphusa parabelliana*, *P. pecki* y *P. zongolicae* integran el sexto trazo (Fig 3.7f); para el séptimo trazo se consideró al clado que agrupa a las especies del género *Pseudothelphusa*, en el cual se encuentran *P. seiferti*, *P. aff rechingeri*, *P. jouyi*, *P. doenitzi*, *P. acahuizotla*, *P. americana*, *P. belliana*, *P. galloi*, *P. sulcifrons*, *P. guerreroensis*, *P. morelosis*, *P. purhepecha*, *P. mexicana* y *P. granatensis* (Fig 3.7g). Con base en los trazos individuales solamente pudo obtenerse un trazo generalizado resultado de la superposición de los trazos individuales 3 y 5 en el sur de Chiapas (Fig. 3.7h).

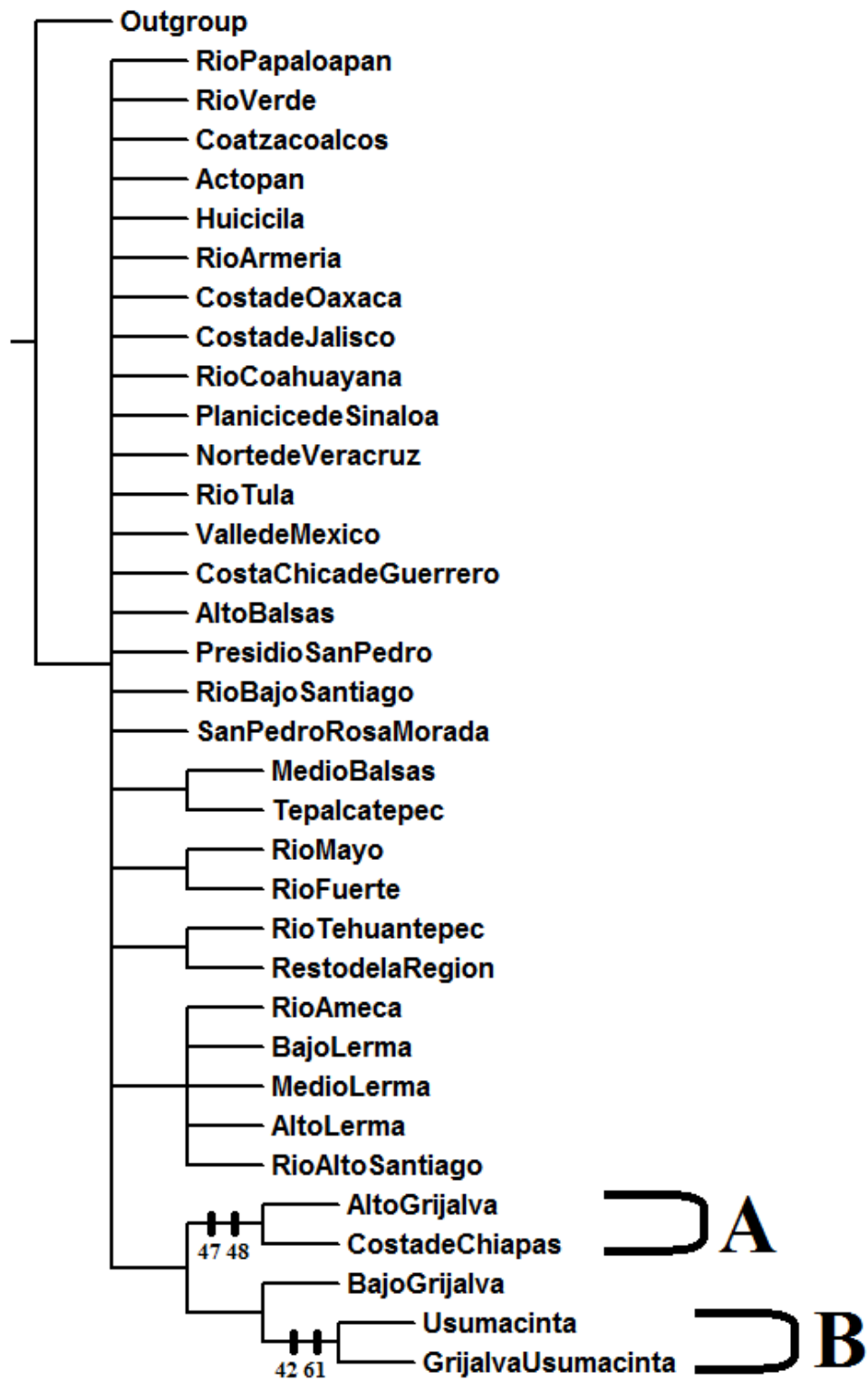


Figura 3.4. Árbol de consenso estricto del análisis de áreas.

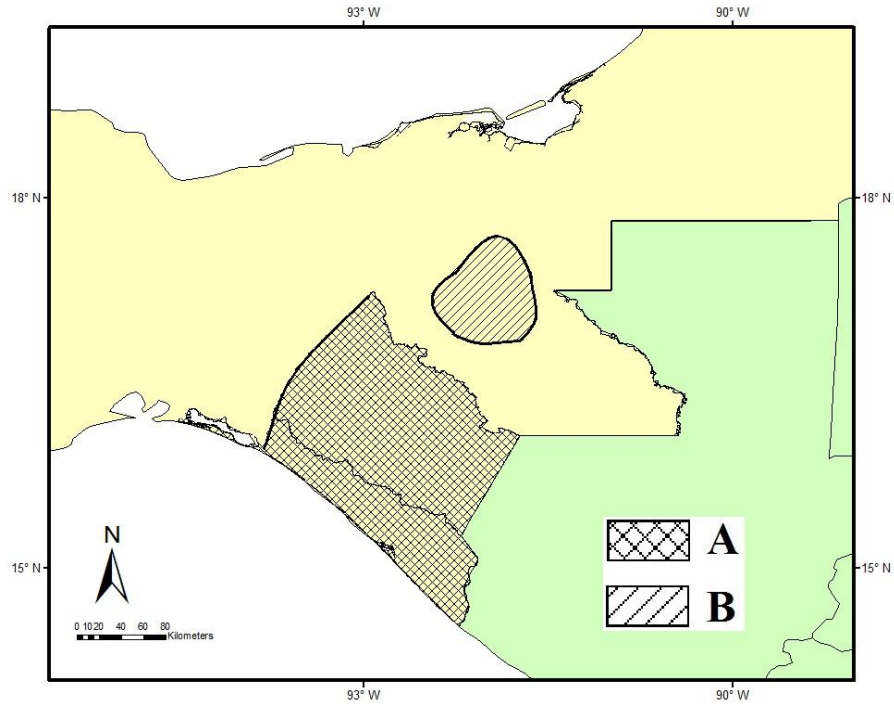


Figura 3.5. Áreas de endemismo identificadas por el PAE.

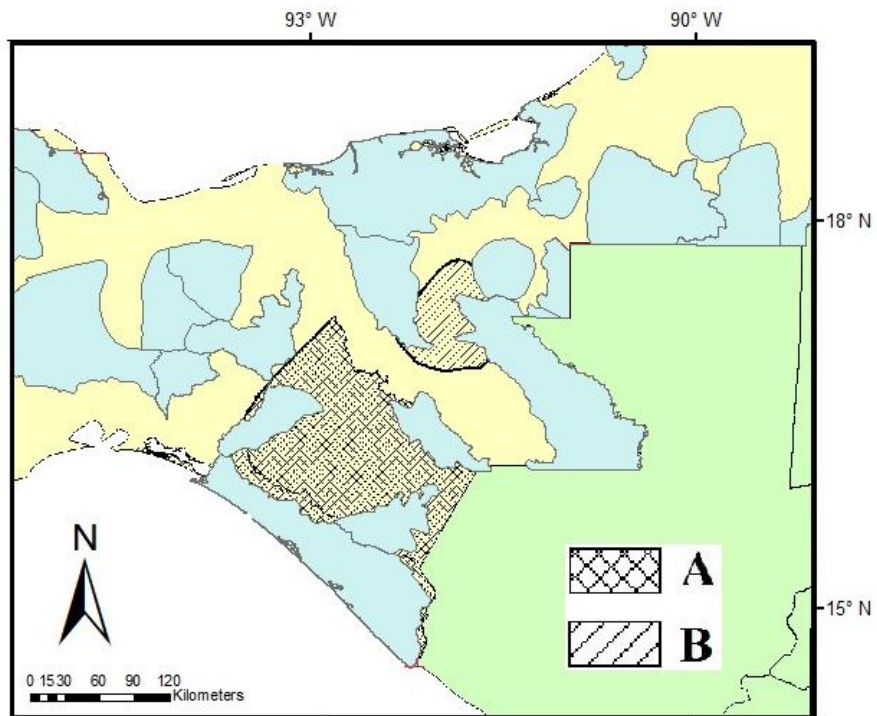


Figura 3.6. Áreas de endemismo identificadas por el PAE y regiones hidrológicas prioritarias de la zona.

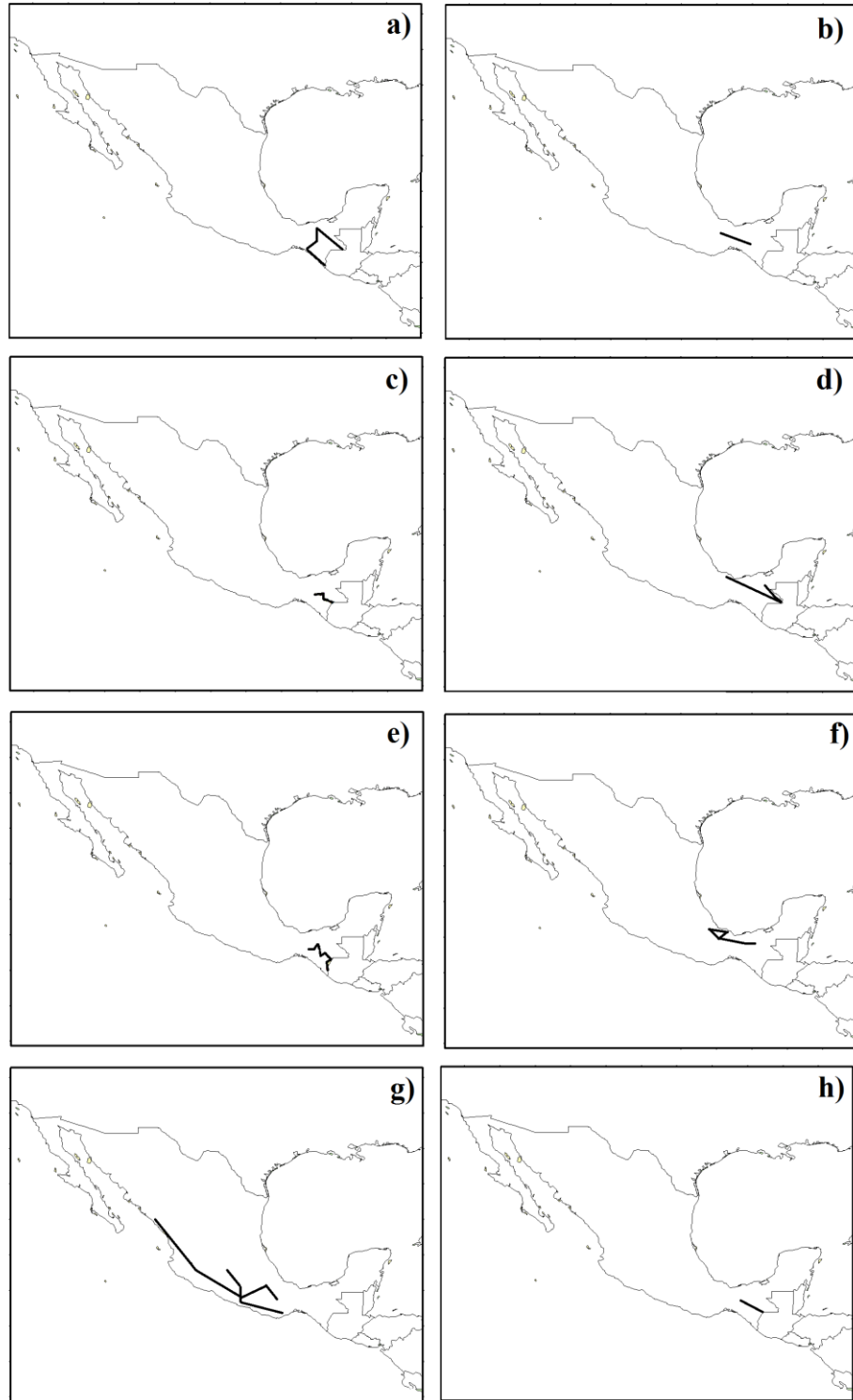


Figura 3.7. Trazos individuales (a-g) y trazo generalizado (h) obtenidos a partir del análisis filogenético y áreas de distribución de los pseudotelfúsidos mexicanos.

DISCUSIÓN

El árbol de consenso estricto obtenido al aplicar el análisis de parsimonia, representa una hipótesis de relación entre los diferentes sistemas hidrológicos de México. Los clados resultantes agrupan áreas que involucran diferentes subregiones. Las relaciones en el cladograma están basadas en la base de datos generada a partir de la consulta de los registros disponibles de la CNCR y el USNM.

Las áreas presentes dentro del cladograma se localizan en el sur de la República Mexicana, dentro de la región Neotropical propuesta por Morrone *et al.* (1999, 2002). En el árbol de consenso estricto (Fig. 3.3) se obtuvo una politomía que no resuelve las relaciones que pudieran existir entre las subregiones hidrológicas Río Verde, Huicicila, Río Armeria, Costa de Oaxaca, Costa de Jalisco, Río Coahuayana, Planicie de Sinaloa, Medio Balsas, Costa Chica de Guerrero, Alto Balsas, Presidio San Pedro, Río Bajo Santiago, San Pedro – Rosa Morada y Tepalcatepec, que se localizan de Sinaloa hacia el sur de Oaxaca sobre la vertiente del Pacífico y hacia el golfo las subregiones Río Papaloapan y Río Coatzacoalcos, ésto se debe a que para la mayoría de las especies de la familia Pseudothelphusidae, su distribución se restringe a unas pocas localidades y en algunas, su presencia se limita a una sola localidad. Las especies que se distribuyen en la mayor parte de las subregiones mencionadas, corresponden exclusivamente al género *Pseudothelphusa*.

Se obtuvieron además cuatro clados que relacionaban a dos áreas o más, pero no pueden ser consideradas para proponer áreas de endemismo debido a que solamente una especie es la que sustenta estos agrupamientos.

Cabe mencionar que para las áreas identificadas al aplicar el PAE, la riqueza específica que presenta cada una es mayor. En relación a lo anterior se puede mencionar que para el área A, además de *Potamocarcinus magnus* y *Raddaus bocourti*, especies que la sustentan también se encuentran *Odontothelphusa apicpac*, *Phrygiopilus montebelloensis*, *Raddaus tuberculatus*, *Typhlopseudothelphusa hyba*, *T. mocinoi*, *Spirothelphusa verticalis*, *Ehecatusa chiapensis*, *Sylvathelphusa kalebi*, *S. cavernicola*, *Tzolzilthelphusa villarosalensis* y *Zilchia poglayeneuwalli*. Dentro del área B también se distribuyen *Odontothelphusa lacanjaensis*, *O. lacandona*, *O. palenquensis*, *Phrygiopilus yoshibensis*, *Potamocarcinus chajulensis* y los tricodactílicos *Rodriguezia villalobosi* y *R. mensabak*.

El PAE ha sido aplicado para identificar zonas de endemismo en México basado en otros grupos biológicos como mamíferos terrestres (Morrone y Escalante, 2002); plantas, insectos y aves (Morrone *et al.*, 1999; Rojas-Soto *et al.*, 2003; Luna *et al.*, 1999; Katinas *et al.*, 2004), helmintos parásitos de peces en sistemas hidrológicos del país (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003), peces, crustáceos y plantas dulceacuícolas (Huidobro *et al.*, 2006).

En cuanto al análisis de distribución basado en las relaciones filogenéticas de los pseudotelfúsidos mexicanos, se obtuvieron siete trazos individuales (Fig. 3.7a – g), para

realizar este análisis se consideraron las áreas de distribución de las especies incluidas en el estudio, sin embargo, un porcentaje alto de las especies de pseudotelfúsidos mexicanos se distribuyen en pocas localidades, debido a ésto solamente se pudo obtener un trazo generalizado en el sur de Chiapas (Fig. 3.7 h) resultado de la superposición de los trazos individuales conformados por un lado por *Typhlopseudothelphusa* sp, *Tzotzilthelphusa villarosalensis*, *Phrygiopils montebelloensis* y *Zilchia germani* (Fig. 3.7c) y por otro lado el trazo conformado por *Raddaus bocourti* y *R. tuberculatus* (Fig 3.7e). La característica para que un trazo generalizado pueda ser identificado se necesita de la superposición estadísticamente significativa de trazos individuales que conectan áreas de distribución (Zunino y Zullini, 1995).

Cabe mencionar que el trazo generalizado se localiza en el área A obtenida a partir del análisis de PAE. Hay que resaltar que tanto las áreas como el trazo obtenidos coinciden con otros estudios, como el de Aguilar-Aguilar *et al.* (2003) basado en parásitos de peces donde encontraron un clado neotropical que incluye a las áreas aquí identificadas; Huidobro *et al.* (2006) realizaron un análisis de PAE considerando diferentes organismos de agua dulce (peces, crustáceos y angiospermas acuáticas) en el cual obtuvieron un trazo generalizado México-Guatemala en el sur del país que incluye entre otras a la cuenca del Grijalva-Usumacinta, misma que incluye a las subregiones Alto Grijalva, Usumacinta y Grijalva-Usumacinta; que conforman las áreas A y B obtenidas en este estudio así como los estudios basados en plantas e insectos (Rojas-Soto *et al.*, 2003; Luna *et al.*, 1999) que identifican áreas que apoyan la existencia de un patrón mesoamericano integrado por grupos que se originaron, diversificaron y dispersaron en el sur de México y Centroamérica. Respecto a la existencia de dicho patrón, existen varios géneros de pseudotelfúsidos compartidos en el sur del país y Centroamérica, como son *Raddaus*, *Potamocarcinus*, *Typhlopseudothelphusa*, *Zilchia* y *Phrygiopilus*.

Las áreas obtenidas se localizan en subregiones hidrológicas que se encuentran en la gran cuenca del Grijalva-Usumacinta ubicada en el sureste de mexicano, que se caracteriza por poseer una gran diversidad de relieves, climas y ecosistemas debido a su geoforma e historia geológica (CONAGUA, 2014). La historia geológica de Chiapas ayuda a explicar la alta diversidad específica de la zona. Durante el Oligoceno tardío, convergieron las placas tectónicas del Caribe, Cocos y Norteamericana, que originaron una alta complejidad en la región (Padilla y Sánchez, 2007), las elevaciones y depresiones de la zona producto de dicho evento que se continuó hasta el Mioceno con el Evento Chiapaneco (Sánchez-Montes de Oca, 1980) originó la gran variedad de ecosistemas y como consecuencia, una alta diversidad biológica.

Las áreas identificadas dentro de este estudio son de importancia debido al endemismo de cangrejos dulceacuícolas que contienen, motivo por el cuál se realizó una revisión sobre las regiones incluidas en programas de conservación y se encontró que las áreas identificadas en este análisis incluyen regiones hidrológicas prioritarias de Mexico

propuestas por Arriaga *et al.* (2002) conocidas como Sureste; Costa de Chiapas y Pacífico tropical.

Cabe mencionar que varias de las especies distribuidas en las dos áreas de endemismo identificadas se localizan en zonas sujetas a conservación por parte de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP) y que están bajo decreto federal para la conservación de distintas especies de flora y fauna. Dentro del área A se encuentran la Selva el Ocote, el Cañón del Sumidero, El Triunfo, La Sepultura, Volcán Tacaná y la Encrucijada. Dentro del área C se encuentran los Pantanos de Centla, Laguna de Términos, Cañón del Usumacinta, Palenque, Cascada de Agua Azul, Metzabok, Naha, Yaxchilán, Chan-Kin, Bonampak, Lacantún, Montes Azules y Lagunas de Montebello. Se espera que las especies que se distribuyen dentro de las tres áreas identificadas de endemismo en este estudio estén lejos de verse amenazadas debido a que se localizan en zonas que son identificadas como prioritarias para la conservación, tanto acuática como terrestre.

Si bien para algunos autores el método aquí utilizado no es considerado bajo el enfoque de la biogeografía histórica (Humphries y Parenti, 1999; Brooks y van Veller, 2003), otros lo incluyen bajo esta subdivisión de la biogeografía y consideran que puede emplearse para generar una hipótesis preliminar de las relaciones entre las áreas bajo estudio. De acuerdo con Morrone (1994), Posadas (1996) y Posadas y Miranda-Esquivel (1999) sólo se consideran áreas de endemismo aquellos grupos monofiléticos sustentados por la presencia de dos o más especies. El cladograma resultante representa un conjunto de áreas anidadas que comparten taxones en común y donde las dicotomías terminales representan los cambios bióticos más recientes (Posadas y Miranda-Esquivel, 1999).

Da Silva y Oren (1996) sugieren que el PAE puede emplearse como una técnica para identificar áreas de endemismo a escala intracontinental y para hacer inferencias históricas. El cladograma de PAE en ésta última aplicación siempre debería evaluarse posteriormente a través de la congruencia con cladogramas de áreas construidos mediante procedimientos de la biogeografía cladística (Luna-Vega *et al.*, 1999).

Las áreas identificadas en este estudio sugieren que sus taxones comparten una historia biogeográfica común, basada además en la historia de las cuencas donde se distribuyen. Las dos áreas se localizan en Chiapas, un estado que cuenta con una gran riqueza biológica y los crustáceos no son la excepción, es en este estado en donde se encuentra la mayor riqueza genérica de pseudotelfúsidos en el país, debido a lo accidentado del relieve y a la cantidad cuerpos de agua dulce tanto lenticos como loticos que se encuentran en sur del país, es muy probable que la riqueza de cangrejos dulceacuícolas sea aún mayor.

A pesar de la gran diversidad de cangrejos dulceacuícolas presentes en el país, el conocimiento que se tiene de ellos es moderado y está lejos de ser completo, lo que aunado a la acelerada pérdida de dichos ambientes debido a actividades antropogénicas, lleva a suponer que la mayoría de las especies se encuentran en riesgo o están amenazadas debido a su alta endemividad, por lo que resulta de vital importancia definir áreas que puedan ser sujetas a conservación para preservar en la medida de lo posible la pérdida de la alta diversidad presente en ellas.

Basados en los resultados de este análisis proponemos que las dos áreas localizadas en Chiapas deben integrarse a planes de estudio y de conservación debido a su alta riqueza e importancia. Como se ha mencionado en los capítulos anteriores, no solo se presenta una alta diversidad de especies sino también de géneros pertenecientes a diferentes tribus, lo que indica que diferentes linajes convergen en estas zonas.

CONCLUSIONES GENERALES

1. Se han realizado numerosos trabajos sobre taxonomía, pero el conocimiento sobre la biología de estos cangrejos es escasa.
2. Las clasificaciones empleadas actualmente presentan problemas en el acomodo de algunas formas.
3. La tribu Pseudothelphusini presenta la mayor riqueza a nivel de especie con 38.
4. Las especies *Raddaus parasilchi mexicanus* y *Zilchia poglayeneuwalli* son dudosas, debido a que su descripción se basa en organismos juveniles, se deben hacer recolectas en las localidades tipo y verificar que se trate de formas distintas.
5. El sur de México es una zona de alta diversidad, donde es posible encontrar a los 15 géneros reconocidos para el país.
6. *Pseudothelphusa jowyi* y *Raddaus bocourti* son las especies que presentan una amplia distribución a lo largo de la cuenca del Lerma y en el estado de Chiapas, respectivamente.
7. El istmo de Tehuantepec representa el límite distribucional para diversos géneros y especies.
8. La tribu Pseudothelphusini conforma un grupo monofilético integrado por los géneros *Smalleyus*, *Tehuana* y *Pseudothelphusa*.
9. Se erigieron nuevas tribus para albergar las diferentes formas que integraban a Potamocarcinini, en espera de asignar los caracteres morfológicos que apoyen la identidad de cada una de ellas.
10. Mesoamericanini trib. nov. tentativamente debe incluir a los géneros *Odontothelphusa*, *Phrygiopilus*, *Sylvathelphusa*, *Typhlopseudothelphusa*, *Tzotzilthelphusa*, *Villalobosius* y *Zilchia*.
11. Raddausini trib. nov. debe albergar las especies de *Raddaus*.
12. Potamocarcinini queda integrada exclusivamente por especies de *Potamocarcinus*.
13. Existe congruencia entre la distribución de las especies y sus relaciones filogenéticas.

14. Se debe revisar cuidadosamente el estatus de *Pseudothelphusa parabelliana*, *P. pecki* y *P. zongolicae* y reasignarlas a otros géneros de ser necesario.
15. Los tiempos de divergencia entre los géneros datan de entre el Mioceno tardío y el Plioceno (2.8 - 11 m.a.).
16. El surgimiento de barreras naturales tales como la formación de la FVTM, el evento Chiapaneco y el cierre posterior de las cuencas hidrológicas, fueron fundamentales para la actual distribución y diversificación de los pseudotelfúsidos en el país.
17. En el análisis de parsimonia de endemismos (PAE) se identificaron dos áreas que relacionan dos subregiones hidrológicas cada una: A - Alto Grijalva y Costa de Chiapas y B – Usumacinta y Grijalva-Usumacinta.
18. Existen áreas con un alto valor de endemismo para cangrejos de agua dulce.
19. Las dos áreas localizadas en Chiapas deben integrarse a planes de estudio y de conservación debido a su alta riqueza.
20. Las dos áreas identificadas en el análisis de endemismos se ubican dentro del patrón Mesoamericano propuesto para el sur de México y Centroamérica.
21. Las dos áreas identificadas en el PAE están incluidas en regiones hidrológicas prioritarias para la conservación.
22. Las especies distribuidas en las dos áreas identificadas en el PAE se localizan en zonas sujetas a conservación por parte de la CONANP.

LITERATURA CITADA

- Abdallah, A.H., C. de Mazancourt, M. Elinge, B. Graw, M. Grzesiuk, K. Henson, M. Kamoga, I. Kolodziejska, M. Kristersson, A. Kuria, P. Leonhartsberger, R.B. Matamba, M. Merl, B. Moss, C. Minto, E. Murfit, S.N. Musila, J. Ndayishiniye, D. Nuhu, D.J. Oduro, S. Provvedi, R.V. Rasoma, F. Ratsoavina, R. Trevelyan, N. Tumanye, V.N. Ujoh, G. van de Wiel, T. Wagner, K. Waylen, y M. Yonas. 2004. Comparative studies on the structure of an upland African stream ecosystem. *Freshwater Forum* 21: 27-47.
- Acuña, E.P. 2002. Estructura genética, variación isoenzimática y morfología de tres poblaciones de *Macrobrachium* spp de Veracruz, Tabasco y México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 187 pp.
- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina y G. Salgado-Maldonado. 2003. Parsimony Analysis of Endemicity (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 30: 1861-1872.
- Ahyong, S.T., K. Baba, E. MacPherson y G.C.B. Poore. 2010. A new classification of the Galatheaidea (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Zootaxa* 2676:57-68.
- Akaike, H. 1973. Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle. En: B.N. Petrov and F. CSAKI, (eds.), *Second International Symposium on Information Theory*. Budapest: Akademiai Kiado. pp. 267-281.
- Álvarez, F. 1987. *Pseudothelphusa mexicana*, a new freshwater crab from the State of Guerrero, Mexico (Brachyura: Pseudothelphusidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 100(1): 1-4.
- Álvarez, F. 1989. *Smalleyus tricristatus*, new genus, new species, and *Pseudothelphusa parabelliana*, new species (Brachyura: Pseudothelphusidae) from Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 102(1): 45-49.
- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1990. *Pseudothelphusa galloi*, a new species of freshwater crab (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) from southwestern México. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103(1):103-105.
- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1991. A new genus and two new species of freshwater crabs from Mexico, *Odonthelphusa toninae* and *Stygothelphusa lopezformenti* (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104(2): 288-294.

- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1994a. Biogeography of the Mexican freshwater crabs (Decapoda: Pseudothelphusidae), en Programs and Abstracts, *The Crustacean Society 1994 Summer Meeting*, Walpole, Maine: 46.
- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1994b. Two new species and one new combination of freshwater crabs from Mexico (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 107(4): 729-737.
- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1996. Especie nueva de cangrejo de agua dulce género *Pseudothelphusa* (Brachyura: Pseudothelphusidae) de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 67(2): 297-302.
- Álvarez, F., J.L. Villalobos y E. Lira. 1996. Decapoda, En J. Llorente Bousquets, A.N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*: 123-129. Primera edición. Universidad Nacional Autónoma de México. 660 pp.
- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1997a. Cangrejos de Agua Dulce (Decapoda: Pseudothelphusidae, Trichodactylidae). En: E. González, R. Dirzo y R. Vogt (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*, Instituto de Biología, UNAM. pp. 415-418.
- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1997b. *Pseudothelphusa ayutlaensis*, a new species of freshwater crab (Brachyura: Pseudothelphusidae) from Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 110(3): 388-392.
- Álvarez, F. y J.L. Villalobos. 1998. Six new species of freshwater crabs (Brachyura: Pseudothelphusidae) from Chiapas, México. *Journal of Crustacean Biology* 18(1):187-198.
- Álvarez, F., J.L. Villalobos, Y. Rojas y R. Robles. 1999. Listas y comentarios sobre los crustáceos decápodos de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología Serie Zoología* 70(1): 1-27.
- Álvarez, F., J.L. Villalobos, M. Elias-Gutiérrez y G. Rivera. 2010. Crustáceos dulceacuícolas y terrestres de Chiapas. En: F. Álvarez (ed.), *Chiapas: estudios sobre su diversidad biológica*. Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 209-297.
- Álvarez, F., J.L. Villalobos y E. Moreno, 2012a. *Pseudothelphusa zongolicae* (Decapoda, Pseudothelphusidae), a new species of freshwater crab from Veracruz, Mexico. *Crustaceana* 85 (12-13) 1541-1547.
- Álvarez, F., J.L. Villalobos, G. Armendáriz y C. Hernández. 2012b. Relación biogeográfica entre cangrejos dulceacuícolas y acociles a lo largo de la zona mexicana de

- transición: reevaluación de la hipótesis de Rodríguez (1986). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1073-1083.
- Álvarez, F., J.L. Villalobos, M.E. Hendrickx, E. Escobar-Briones, G. Rodríguez-Almaraz y E. Campos. 2014. Biodiversidad de crustáceos decápodos (Crustacea: Decapoda) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 208-219.
- Arena, L., M. Montalván, G. Espinosa, G. Gaxiola, A. Sánchez, A. van Wormhoudt, D. Hernandez, R. Diaz y C. Rosas. 2003. Genetic relationship between *Litopenaeus setiferus* (L.) and *L. schmitti* (Burkenroad) determined by using 16S mitochondrial sequences and enzymatic analysis. *Aquaculture Research* 34: 981-990.
- Arriaga, L., J.M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (coords.). 2002. Regiones terrestres prioritarias de México. Conabio, México. pp. 433-457.
- Augusto, A., L.J. Greene, H.J. Laure y J.C. McNamara. 2007. Adaptive shifts in osmoregulatory strategy and the invasion of freshwater by brachyuran crabs: evidence from *Dilocarcinus pagei* (Trichodactylidae). *Journal of Experimental Zoology* 307(A): 688-698.
- Avise, J.C. 1994. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Chapman & Hall, New York. 511 pp.
- Bernham, K.P. y D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inferences, a practical information-theoretic approach, second ed. Springer, New York.
- Boore, J.L. 1999. Animal mitochondrial genomes. *Nucleic Acids Research* 27: 1767-1780.
- Botello, A. 2007. Variación morfológica y genética en *Creaseria morleyi* (Decapoda: Palaemonidae) de la península de Yucatán. Tesis doctoral, Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 93 pp.
- Botello, A. 2008. Estudios de variación genética en crustáceos de México. En: F. Álvarez y G. A. Rodríguez (eds.), *Crustáceos de México, estado actual de su conocimiento*. Dirección de Publicaciones UANL. pp. 459-487.
- Botello, A. y F. Álvarez. 2010. Genetic variation in the stygobitic shrimp *Creaseria morleyi* (Decapoda: Palaemonidae), evidence of bottlenecks and re-invasions in the Yucatan Peninsula. *Biological Journal of the Linnean Society* 99: 315-325.
- Botello, A., T. Iliffe, F. Álvarez, J.C. Pons y D. Jaume. 2013. Historical biogeography and phylogeny of *Typhlatya* cave shrimps (Decapoda: Atyidae) based on mitochondrial and nuclear data. *Journal of biogeography* 40: 594-607.

- Bowman, T.E. y L.G. Abele. 1982. Classification of the recent Crustacea. *En: L.G. Abele (ed.), Systematics, the fossil record and biogeography. The Biology of Crustacea. Vol. 1: Systematics, the Fossil Record and Biogeography.* Academic Press, New York, U.S.A. 319 pp.
- Brooks, D.R. y M.G.P. van Veller. 2003. Critique of parsimony analysis of endemism as a method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 30: 819-825.
- Cantú, A., F. Eccardi, E. Lira, J. Ramírez, M. Serrato y A. Zavala. 1991. México diverso. Un encuentro con su naturaleza. ISSSTE. 255 pp.
- Claybrook, D.L. 1983. Nitrogen metabolism. *En: Bliss D.E. (ed.). The biology of Crustacea, Vol. 5. Internal anatomy and physiological regulation.* Mantel LH, editor. New York: Academic Press. pp. 163-212.
- Colgan, D.J., C. McLauchlan, G.D.F. Wilson, S.P. Livingston, G.D. Edgecombe, J. Macaranas, G. Cassis y M.R. Gray. 1998. Histone H3 and U2 snRNA DNA sequences and arthropod molecular evolution. *Australian Journal of Zoology* 46: 419-437.
- Comisión Nacional del Agua. 2014. Programa de medidas preventivas y de mitigación de la sequía en el Consejo de Cuenca de los ríos Grijalva y Usumacinta. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. 301 pp.
- Condie, K.C. 1997. Plate Tectonics and Crustal Evolution, 4th ed. Butterworth-Heinemann. 282 pp.
- Cracraft, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: Hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Australian Systematic Botany* 4: 211-227.
- Cumberlidge, N. 1991. The respiratory system of *Globonantes macropus* (Rathbun, 1898), a terrestrial freshwater crab from Liberia (Gecarcinucoidea, Gecarcinucidae). *Crustaceana* 61:69-80.
- Cumberlidge N, P.K.L. Ng, D.C.J. Yeo, C. Magalhães, M.R. Campos, F. Alvarez, T. Naruse, S.R. Daniels, L.J. Esser, F.Y.K. Attipoe, F.L. Clotilde-Ba, W. Darwall, A. McIvor, J.E.M. Baillie, B. Collen y M. Ram. 2009. Freshwater crabs and the biodiversity crisis: Importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Conservation* 142: 1665-1673.
- Cumberlidge, N., F. Álvarez y J.L. Villalobos. 2014. Results of the global conservation assessment of the freshwater crabs (Brachyura, Pseudothelphusidae and

- Trichodactylidae): The Neotropical region, with an update on diversity. *ZooKeys* 457: 133-157.
- Cunningham, C.W., N.W. Blackstone y L.W. Buss. 1992. Evolution of King crabs from hermit crab ancestors. *Nature* 355: 539-542.
- Crisci, J.V., L. Katinas y P. Posadas. 2000. Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica. *Sociedad Argentina de Botánica*. Buenos Aires.
- Da Silva, J.M.C. y D.C. Oren. 1996. Application of parsimony analysis of endemism in Amazonian biogeography: An example with primates. *Biological Journal of the Linnean Society* 39: 427-437.
- Daniels, S.R., 2003. Examining the genetic structure among populations of the common Cape River crab, *Potamonautes perlatus* from river systems in South Africa reveals hydrographic boundaries. *Journal of Crustacean Biology* 24: 936-950.
- Daniels, S.R., B.A. Stewart, G. Gouws, M. Cunningham y C.A. Matthee. 2002. Phylogenetic relationships of the southern African freshwater crab fauna (Decapoda: Potamonautidae: *Potamonautes*) derived from multiple data sets reveal biogeographic patterning. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 511-523.
- Daniels, S.R., G. Gouws y K.A. Crandall. 2006. Phylogeographic patterning in a freshwater crab species (Decapoda: Potamonautidae: *Potamonautes*) reveals the signature of historical climatic oscillations. *Journal of Biogeography* 33: 1538-1549.
- De Cserna, Z. 1989. An outline of the geology of Mexico. *En: A.W. Baily y A.R. Palmer (eds.), The geology of the North America. An overview*. The Geological Society of America, Vol. A. pp. 223-264.
- De Grave, S., N.D. Pentcheff, S.T. Ahyong, Tin-Yam Chan, K.A. Crandall, P.C. Dworschak, D.L. Felder, R.M. Feldmann, C.H.J.M. Fransen, L.Y.D. Goulding, R. Lemaitre, M.E.Y. Low, J.W. Martin, P.K.L. Ng, C.E. Schweitzer, S.H. Tan, D. Tshudy y R. Wetzer. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology Supplement* No. 21: 1-109.
- De Saussure, H. 1857. "Diagnosis de quelques Crustacés nouveaux des Antilles et du Mexique". *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée*, series 2, 9: 304-306.
- Díaz, H. y G. Rodríguez. 1977. The branchial chamber of some terrestrial and semiterrestrial crabs. *Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory* 153: 485-504.

- Dobson, M. K., A. Magana, J.M. Mathooko y F.K. Ndegwa. 2002. Detritivores in Kenyan highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics?. *Freshwater Biology* 47: 909-919.
- Dobson, M.K., A. Magana, J.M. Mathooko y F.K. Ndegwa. 2007. Distribution and abundance of freshwater crabs (*Potamonautes* spp.) in rivers draining Mt Kenya, East Africa. *Fundamental and Applied Limnology. Archiv fuer Hydrobiologie* 168: 271-279.
- Dreyer, H. y J.W. Wägele. 2002. The Scutocoxifera tax. nov. and the information content of nuclear SSU rADN sequences for reconstruction of isopod phylogeny (Peracarida: Isopoda). *Journal of Crustacean Biology* 22: 217-234.
- Drago, U. 1887. Un parassita della *Telphusa fluviatilis*, l'*Epithelphusa catanensis*, nuovo genere d'oligochete. *Bulletino della Società Entomologica Italiana* 19(1-2): 81-83.
- Escalante, T. y J.J. Morrone. 2003. ¿Para qué sirve el análisis de parsimonia de endemismos? En: J.J. Morrone y J. Llorente (eds.), *Una perspectiva latino-americana de la biogeografía*. pp. 167-172. Las Prensas de Ciencias, UNAM, Mexico City.
- Escalante, T., G. Rodríguez y J.J. Morrone. 2004. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 327-339.
- Escalante, T. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 551- 560.
- Ferrusquia, I. 1993. Geology of Mexico: A Synopsis. En: T. P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Oxford University Press. New York. pp. 3-107.
- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz y R. Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3: 294-299.
- Gregory, T.R. 2006. Animal genome Size Database. <http://www.genomesize.com>
- Goloboff, P. 1997. *NONA (no name) version 2.0*. Publicado por el autor. Tucumán.
- Gómez-Tuena, A., M.T. Orozco-Esquivel y L. Ferrari. 2005. Petrogénesis ígnea de la Faja Volcánica Transmexicana. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 57(3): 227-283.
- Hiller, A., K. Holger, A. Marc y W. Bernd. 2006. The *Petalishes galathinus* complex: Species boundaries based on color pattern, morphology and molecules, and

- evolutionary interrelationships between this complex and other Porcellanidae (Crustacea: Decapoda: Anomura). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 547-569.
- Hobbs, H. H., Jr. 1980. A new pseudothelphusid crab from the state of Jalisco, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 93(2): 357-361.
- Huelsenbeck, J.E., J.J. Bull y C.W. Cunningham. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 152-158.
- Huidobro, L., J.J. Morrone, J.L. Villalobos y F. Álvarez. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* 33: 731-741.
- Hultgren, K. M.G. Guh Rao, F.P.L Marques y F.P. Palero. 2009. Assessing the Contribution of Molecular and Larval Morphological Characters in a Combined Phylogenetic Analysis of the Superfamily Majoidea. *En: Joel W. Martin, Keith A. Crandall, Darryl L. Felder (eds.), Decapod crustacean phylogenetics* CRC Press, USA. pp. 437-456.
- Humphries, C.J. y L.R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography*. Oxford University Press, Nueva York.
- Hunter, R.L., S.M. Webb, T.M. Iliffe y J.R. Alvarado. 2008. Phylogeny and historical biogeography of the cave-adapted shrimp genus *Typhlatya* (Atyidae) in the Caribbean Sea and western Atlantic. *Journal of biogeography* 35: 65-75.
- ICZN, International Commission on Zoological Nomenclature. 1999. *International Code of Zoological Nomenclature 4th Edition*. The International Trust for Zoological Nomenclature and The Natural History Museum, London, I-XXIX + 1-306 pp.
- Katinas, L., J.V. Crisci, W.L. Wagner y P.C. Hoch. 2004. Geographical diversification of tribes Epilobieae, Gongylocarpeae, and Onagreae (Onagraceae) in North America, based on Parsimony Analysis of Endemicity and track compatibility analysis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 91: 159-185.
- Ketmaier, V., R. Arango y A. Caccone. 2003. Phylogeography and molecular rates of subterranean aquatic stenasellid isopods with a peri-Tyrrhenian distribution. *Molecular Ecology* 12: 547-555.
- Klaus, S., C.D. Schubart y D. Brandis. 2006. Phylogeny, biogeography and a new taxonomy for the Gecarcinucoidea Rathbun, 1904 (Decapoda: Brachyura). *Organisms, Diversity and Evolution* 6: 199-217.

- Knowlton, N. 1993. Sibling species in the sea. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 189–216.
- Lee, C.E., y M.A. Bell. 1999. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 284-288.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara Ayala, D. Espinosa Organista y J.J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26: 1299-1305.
- Maddison, W.P. y D.R. Maddison. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 2.75 <http://mesquiteproject.org>
- Magalhães, C. y M. Türkay. 1996a. Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae. I. The generic system with description of some new genera (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Senckenbergiana Biologica* 75: 63-95.
- Magalhães, C. y M. Türkay. 1996b. Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae. II. The genera *Forsteria*, *Melanocarcinus*, *Sylviocarcinus* and *Zilchiopsis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Senckenbergiana Biologica* 75: 97-130.
- Magalhães, C. y M. Türkay. 1996c. Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae. III. The genera *Fredilocarcinus* and *Goyazana* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Senckenbergiana Biologica* 75: 131-142.
- Magalhães, C. 2003. Famílias Pseudothelphusidae e Trichodactylidae. En: Melo, G. A. S. (ed.), *Manual de Identificação dos Crustacea Decapoda de Agua Doce do Brasil*. Editora Loyola, São Paulo. pp. 143–287.
- Marijnissen, S.A., E. Michel, D.F.R. Cleary y P.B. McIntyre. 2009. Ecology and conservation status of endemic freshwater crabs in Lake Tanganyika, Africa. *Biodiversity and Conservation* 18: 1555-1573.
- Martin-Del Pozzo, A.L. 1997. *Geología*. En: E. González, R. Dirzo y R. Vogt (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*, Instituto de Biología, UNAM. pp. 25-31.
- Martin, J.W. y G.E. Davis. 2001. *An Updated Classification of the Recent Crustacea*. Contribution in Science 39. Natural History Museum of Los Angeles County. USA. 124 pp.
- Mejía-Ortiz, L.M. 2005. Adaptations to cave life in decapods from Oaxaca. *Association for Mexican Cave Studies, Bulletin* 15: 1-169.

- Miles, P.S. 1967. A new species of fresh water crab from northwestern Mexico (*Pseudothelphusa*, Potamonidae). *Journal of Arizona Academy of Science* 4: 231-233.
- Miller, R.R. y M.L. Smith. 1986. Origin and geography of the fishes of central Mexico (p. 491-517) *En*: C.H. Hocutt y E.O. Wiley (eds.), *The zoogeography of North American freshwater fishes*. John Wiley & Sons, New York. 866 pp.
- Milne Edwards, A. 1866. Descriptions de trois nouvelles espèces du genre *Boscia*, Crustacés Brachyures de la tribu des Telphusiens. *Annals de la Societe entomologique*. Fr. series 4, 6: 203-205.
- Miyamoto, M.M. y W.M. Fitch. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology* 44: 64-76.
- Mokady, O., S. Rozenblatt, D. Graur y Y. Loya. 1994. Coral-host specificity of Red Sea *Lithophaga* bivalves: interspecific and intraspecific variation in 12S mitochondrial ribosomal RNA. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 3(3): 158-164.
- Moncayo, E., I. Israde y V.H. Garduño. 2001. La cherehuita *Hubbsini turneri* De Buen (1941) (Pises: Goodeidae). Origen, distribución y su uso en la regionalización de la cuenca del Lerma. *Hidrobiológica* 11(1): 1-18.
- Morán-Zenteno, D. J., G. Tolson, R.G. Martínez-Serrano, B. Martiny, P. Schaaf, G. Silva-Romo, C. Macías-Romo, L. Alba-Aldave, M.S. Hernández-Bernal y G.N. Solís-Pichardo. 1999. Tertiary arc magmatism of the Sierra Madre del Sur, Mexico, and its transition to the volcanic activity of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of South American Earth Sciences* 12: 513-535.
- Morrone, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone, J.J. 1998. On Udvardy's Insular Antarctica province: A test from the weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of Biogeography* 25: 947-955.
- Morrone, J.J. y E.C. Lopretto. 1996. Cladistics of the family Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda): a reappraisal. *Journal of Comparative Biology* 1: 65-72.
- Morrone, J.J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Llorente. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *The Southwestern Naturalist* 44(4): 507-514.
- Morrone, J.J., D. Espinosa y J. Llorente. 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 85: 83-108.

- Morrone, J.J. y T. Escalante. 2002. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* 29: 1095-1104.
- Morrone, J.J. 2004a. *Homología Biogeográfica: Las Coordinadas Espaciales de la Vida*. Cuadernos del Instituto de Biología 37, Instituto de Biología, UNAM, México, DF.
- Morrone, J.J. 2004b. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología* 48(2): 149-162.
- Morrone, J.J. 2014. Parsimony analysis of endemism (PAE) revisited. *Journal of Biogeography* 41: 842-854.
- Murphy N.P. y C.M. Austin. 2004. Phylogenetic relationships of the globally distributed freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae): biogeography, taxonomy and the convergent evolution of abbreviated larval development. *Zoologica Scripta* 34: 187-197.
- Murugan, G., A.M. Maeda Marínez, H. Obregón Barboza y N.Y. Hernández Saavedra. 2002. Molecular characterization of the tadpole shrimp *Triops* (Branchiopoda: Notostraca) from the Baja California Peninsula, Mexico: New insights on species diversity and phylogeny of the genus. *Hydrobiologia* 486: 101-113.
- Myers, A.A. 1991. How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. *Global Ecology and Biogeography Letters* 1: 24-29.
- Nelson, G y N. Platnick. 1981. Systematics and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York, New York, USA. 567 pp.
- Ng, P.K.L. y G. Rodríguez. 1995. Freshwater crabs as poor zoogeographical indicators: a critique of Banarese (1990). *Crustaceana* 68(5): 636-645.
- Ng, P.K.L. y F. Alvarez. 2000. *Villalobosus*, a replacement name for *Stygothelphusa* Alvarez and Villalobos, 1991 (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae), preoccupied by *Stygothelphusa* Ng, 1989 (Crustacea: Brachyura: Gecarcinucidae). *Raffles Bulletin of Zoology* 48(2): 337.
- Ng, P.K.L., D. Guinot y P.J.F. Davie. 2008. Systema Brachyurorum: Part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. *The Raffles Bulletin of Zoology* 17: 1-286.
- Ng, P.K.L. y M.E.Y. Low. 2010. On the generic nomenclature of nine brachyuran names, with four replacement names and two *nomina protecta* (Crustacea: Decapoda) *Zootaxa* 2489: 34-46.

- Nixon, K.C. 2002. *WinClada, version 1.00.24*. Publicado por el autor. Cornell University, Ithaca, Nueva York.
- Nylander, J.A.A.A., F. Ronquist, J.P. Huelsenbeck y J.L. Nieves-Aldrey. 2004. Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology* 53: 47-67.
- Ojeda, J.C. 2010. Patrón de distribución de las especies de la familia Trichodactylidae en México. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 72 pp.
- Ojeda-Escoto, J.C., J.L. Villalobos y F. Álvarez. 2017. Three new species of freshwater crabs of the genus *Pseudothelphusa* (De Saussure, 1857) (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) from Mexico. *Zootaxa* 4216 (6): 559-571.
- Padilla y Sánchez, R.J. 2007. Evolución geológica del Sureste Mexicano desde el Mesozoico al Presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 59 (1): 19-42.
- Poettinger, T.S., S. Klaus y C.D. Schubart. 2016. Phylogenetic relationships among neotropical freshwater crabs of the pseudothelphusidae (Decapoda, Brachyura) and the taxonomic position of *Ptychophallus* and related genera. *Crustaceana* 89 (14): 1717-1728.
- Posada, D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. *Molecular Biology and Evolution* 25: 1253-1256.
- Posada, D. y T.R. Buckley. 2004. Model selection and model averaging in phylogenetics: advantages of the AIC and Bayesian approaches over likelihood ratio tests. *Systematic Biology* 53: 793-808.
- Posadas, P. 1996. Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: a study applying parsimony analysis of endemism. *Biogeographica* 72: 161-177.
- Posadas, P. y Miranda-Esquível. 1999. El PAE (parsimony analysis of endemism) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 539-546.
- Pretzmann, G. 1965. Vorläufiger Bericht über die Familie Pseudothelphusidae. *Anzeiger der Mathematisch Naturwissenschaftlichen Klasse der Österreichische Akademie der Wissenschaften* 1965(1): 1-10.
- Pretzmann, G. 1968. Mexikanische Süßwasserkrabben der Gattung *Pseudothelphusa*. *Entomologisches Nachrichten Blatt, Wien* 15(2): 6-8.

- Pretzmann, G. 1972. Die Pseudothelphusidae (Crustacea Brachyura). *Zoologica* 42(120) pt. 1: 1-182.
- Pretzmann, G. 1975a. Die bedornten Arten der Gattung *Potamocarcinus* Milne Edwards, 1853. *Annalen Naturhistorischen Museum Wien* 79: 615-621.
- Pretzmann, G. 1975b. Zur systematik der Pseudothelphusidae (Decapoda, Brachyura). *Crustaceana* 27(3): 294-302.
- Pretzman, G. 1978. Neue Potamocarcinini, Poglayen Neuwall leg, 1975 (Vorläufige Mitteilung). *Sitzung der Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse Österreichische Akademie der Wissenschaften (I)* 187(2): 1-4.
- Rambaut A. 2016. FigTree v1.4.3: Tree figure drawing tool. Available: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>.
- Rambaut, A. y A.J. Drummond. 2009. MCMC Trace Analysis Tool. Version 1.5.0, Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh.
- Rathbun, M.J. 1893. Descriptions of new species of American freshwater crabs. *Proceedings of the United States National Museum* 16(959): 649-661.
- Rathbun, M.J. 1898. A contribution to a knowledge of the fresh-water crabs of America. The Pseudothelphusinae. *Proceedings of the United States National Museum* 21(1158): 507-537.
- Rathbun, M.J. 1905. Les Crabes d'eau douce (Potamonidae). *Nouvelles Archives du Museum d'Histoire naturelle*, París, series 4, 7: 159-321.
- Rathbun, M.J. 1933. A new species of *Pseudothelphusa* from México. *Journal of the Washington Academy of Science* 23(7): 359-360.
- Rheinsmith, E.L., R. Hinegardner y K. Bachmann. 1974. Nuclear DNA amounts in Crustacea. *Comparative Biochemistry and Physiology* 48: 343-348.
- Rioja, E. 1952. Descripción de un nuevo género de potamónidos cavernícolas y ciegos de la Cueva del Tío Ticho, Comitán, Chis. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 23: 217-225.
- Ríos Macbeth, F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros* 4: 315-377.
- Robles, R., C.D. Schubart, J.E. Conde, C. Carmona-Suárez, F. Álvarez, J.L. Villalobos y D.L. Felder. 2007. Molecular phylogeny of the American *Callinectes* Stimpson,

- 1860 (Brachyura: Portunidae), based on two partial mitochondrial genes. *Marine Biology* 150: 1265-1274
- Rodríguez, G. 1982. Les crabs d'eau douce d'Amérique. Famille des Pseudothelphusidae. *Faune Tropicale* 22:1-223.
- Rodríguez, G. 1986. Center of radiation of freshwater crabs in the Neotropics. *En: R.H. Gore y K.L. Heck (eds.), Crustacean Biogeography*. Crustacean Issues 4. Balkema, Rotterdam. pp 51-67.
- Rodríguez, G. 1992. The freshwater crabs of America. Family Trichodactylidae and supplement to the family Pseudothelphusidae. *Faune Tropicale* 31: 1-189.
- Rodríguez, G. y A.E. Smalley. 1969. Los cangrejos de agua dulce de México de la familia Pseudothelphusidae (Crustacea, Brachyura). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (40) Serie Ciencias del Mar y Limnología* (1): 69-112.
- Rodríguez, G y M.R. Campos. 1989. Cladistic relationships of fresh-water crabs of the tribe Strengerianini (Decapoda: Pseudothelphusidae) from the northern Andes, with comments on their biogeography and descriptions of new species. *Journal of Crustacean Biology* 9(1): 141-156.
- Rodríguez, G. y H.H. Hobbs, Jr. 1989. A new cavernicolous crab, *Zilchia falcata*, from Guatemala with notes on the genera of the Potamocarcinini (Crustacea, Decapoda, Pseudothelphusidae). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle, París, 40. Serie, 11, Sección A*, 1: 183-192.
- Rodríguez, G. y G. Pereira. 1992. New species, cladistic relationships, and biogeography of the genus *Fredius* (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae) from South America. *Journal of Crustacean Biology* 12: 298-311.
- Rodríguez, G. y M.R. Campos. 1998. A cladistic revision of the genus *Fredius* (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) and its significance to the biogeography of the Guianan lowlands of South America. *Journal of Natural History* 32: 763-765.
- Rodríguez G. y C. Magalhães. 2005. Recent advances in the biology of the Neotropical freshwater crab family Pseudothelphusidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura). *Revista Brasileira de Zoologia* 22: 354-365.
- Roig-Juñent, S., J. Crisci, P. Posadas y S. Lagos. 2002. Áreas de distribución y endemismos en zonas continentales. *En: Costa C, SA Vanin, JM Lobo & A Melic (eds.), Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomológica Sistemática*. pp

- 247-266. Monografías del Tercer Milenio, Volumen 2. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, España.
- Rojas-Soto, O.R., O. Alcántara-Ayala y A.G. Navarro. 2003. Regionalization of the avifauna of the Baja California Peninsula, Mexico: a parsimony analysis of endemism and distributional modeling approach. *Journal of Biogeography* 30: 449-461.
- Ronquist F. y J.P. Huelsenbeck. 2003. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19: 1572-1574.
- Rosen, B.R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. by A.A. Myers and P.S. Giller). pp. 437-481.
- Rosen, B.R. y A.B. Smith. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from late Cretaceous to Recent, using a new method. *En: Audley-Charles M. G. y A. Hallam (eds.), Gondwana and Tethys*, Special Publication of the Geological Society of London 37, Londres. pp. 275-306.
- Saiki, R., D. Gelfand, S. Stoffel, S. Scharf, R. Higuchi, G. Horn, K. Mullis y H. Erlich. 1988. Primer directed enzymatic amplifications of DNA with thermostable DNA polymerase. *Science* 239: 487-491.
- Sánchez-Montes de Oca, R. 1980. Geología petrolera de la Sierra de Chiapas. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros* 31 (1-2): 67-77.
- Sarver, S.K., J.D. Silberman, y P.J. Walsh. 1998. Mitochondrial DNA sequence evidence supporting the recognition of two subspecies or species of the Florida spiny lobster *Panilurus argus*. *Journal of Crustacean Biology* 18: 177-186.
- Saunders, G.C., D. Juliet, C.P. Helen, y H.C. Johanne. 2001. Interlaboratory Study on Thermal Cycler Performance in Controlled PCR and Random. Amplified Polymorphic DNA Analyses. *Clinical Chemistry* 47 (1): 47-55.
- Scheltema, R.S. 1988. Initial evidence for the transport of teleplanic larvae of benthic invertebrates across the East Pacific Barrier. *Biological Bulletin* 174: 145-152.
- Schubart C.D., R. Diesel y S. Hedges. 1998. Rapid evolution to terrestrial life in Jamaican crabs. *Nature* 393: 363-365.
- Schubart C.D., J.A. Cuesta, R. Diesel y D.L. Felder. 2000. Molecular phylogeny, taxonomy and evolution of nonmarine lineages within the American grapsoid crabs (Crustacea: Brachyura). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 15: 179-190.

- Schubart C.D., J.A. Cuesta y D.L. Felder. 2002. Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea. *Journal of Crustacean Biology* 22: 28-44.
- Simões, N., M. Mascaró, U. Ordoñez y P.L. Ardisson. 2004. *Crustáceos*. Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán. pp. 223-225.
- Smalley, A.E. y D.L. Adkison. 1984. *Disparithelphusa pecki*, a new genus and species of fresh-water crab from Mexico (Brachyura: Pseudothelphusidae). *Journal of Crustacean Biology* 4(1): 127-133.
- Stamatakis, A. 2014. RAxML Version 8: A tool for Phylogenetic Analysis and Post-Analysis of Large Phylogenies. *Bioinformatics* 10.1093/bioinformatics/btu033
- Staton, J.L., D.W. Foltz y D.L. Felder. 2000. Genetic variation and systematic diversity in the ghost shrimp genus *Lepidophthalmus* (Decapoda: Thalassinidea: Callianassidae). *Journal of Crustacean Biology* 20(special number 2): 157-169.
- Sternberg, R. v. y N. Cumberlidge. 1999. A cladistic analysis of the genus *Platythelphusa* A. Milne-Edwards, 1887 from Lake Tanganyika, East Africa (Decapoda: Potamoidea: Platythelphusidae) with comments on the phylogenetic position of the group. *Journal of Natural History* 33: 493-511.
- Sternberg, R. v. y N. Cumberlidge. 2001. Notes on the position of the true freshwater crabs in the brachyrhynchan Eubrachyura (Crustacea: Decapoda). *Hydrobiologia* 449(1/3): 21-39.
- Stevcic, Z. 2005. The reclassification of brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Nat. Croat.* 14 (1): 1-159.
- Susanto, G.N. y G. Charmantier. 2001. Crayfish freshwater adaptation starts in eggs: ontogeny of osmoregulation in embryos of *Astacus leptodactylus*. *Journal of Experimental Zoology* 289: 433-440.
- Swofford, D.L. 2002. PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (* and other methods)*. Versión 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Taylor, H.H. y P. Greenaway. 1979. The structure of the gills and lungs of the arid-zone crab, *Holthuisana (Austrothelphusa) transversa* (Martens) (Sundathelphusidae: Brachyura) including observations on arterial vessels within the gills. *Journal of Zoology* 189:359-384.
- Tamura K, D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei y S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood,

- Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.
- Technelysium Pty Ltd 2007. [cited 2009 Oct 10]. Chromas lite version 2.01. Available from: http://www.technelysium.com.au/chromas_lite.html.
- Thompson, J.D., T.J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin y D.G. Higgins. 1997. The CLUSTAL/X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 25: 4876-4882.
- Torres, E., F. Álvarez y A. Botello. 2013. Variación genética de *Procambarus llamasi* (Decapoda: Cambaridae) en la península de Yucatán: evidencia de conectividad en un paisaje fragmentado. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41(4): 762-772.
- Torres, E. 2014. Sistemática y variación genética de los acociles del complejo *Procambarus (Austrocambarus) mirandai*. Tesis de Maestría. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 55 pp.
- Trejo-Torres, J.C. y J.D. Ackerman. 2001. Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography* 28: 775-794.
- Trejo-Torres, J.C. y J.D. Ackerman. 2002. Composition patterns of Caribbean limestone forests: are parsimony, classification, and ordination analysis congruent? *Biotropica* 34: 502-515.
- Trejo-Torres, J.C. 2003. Biogeografía ecológica de las Antillas: Ejemplos de las orquídeas y las selvas cársticas. En: Morrone, J.J. y J. Llorente Bousquets (eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. pp. 199-208. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Trontelj, P., Y. Machino y B. Sket. 2005. Phylogenetic and phylogeographic relationships in the crayfish genus *Austropotamobius* inferred from mitochondrial COI gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 212-226.
- Tsang, L.M., C.D. Schubart, S.T. Ahyong, J.C.Y. Lai, E.Y.C. Au, T.Y. Chan, P.K.L. Ng y K.H. Chu. 2014. Evolutionary History of True Crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) and the Origin of Freshwater Crabs. *Molecular Biology and Evolution* 31(5): 1173-1187.
- Vargas, J.M. 1992. Escuelas y tendencias en biogeografía histórica. *Mon.Herpetol.* 2: 107-136.
- Vargas, J. M. 2002. *Proyecto docente de zoogeografía*. Presentación para concurso de plaza de Catedrático, Universidad de Málaga, Málaga, España.

- Vázquez-Bader, A.R., J.C. Carrero, M. García Varela, A. Gracia y J.P. Lacleste. 2004. Molecular phylogeny of the superfamily Penaeoidea Rafinesque-Schmaltz, 1815, based on mitochondrial 16S partial sequence analysis. *Journal of Shellfisheries Research* 23: 911-917.
- Villalobos, A. 1982. Decapoda. En: S.H. Hulbert y A. Villalobos (eds.), *Aquatic Biota of Mexico, Central America and the West Indies*, San Diego State University, San Diego California. pp 215-239.
- Villalobos, J.L., A. Cantú Díaz y E. Lira. 1993. Los crustáceos dulceacuícolas de México En R. Gío Argáez y E. López Ochotrene (eds.), *Diversidad biológica de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, Volumen especial XLIV: 267-290.
- Villalobos, J.L. y F. Álvarez. 2003. Two new species of freshwater crabs of the genus *Tehuana* (Brachyura: Pseudothelphusidae) from southern Mexico. *Journal of Crustacean Biology* 23(1): 223-229.
- Villalobos, J.L. 2005. Sistemática de los cangrejos de agua dulce de México, tribu Pseudothelphusini Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). Análisis filogenético, biogeográfico y descripción de especies nuevas. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 394 pp.
- Villalobos-Hiriart J.L. y F. Álvarez. 2008. Los cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae (Decapoda: Brachyura: Eubrachyura) de México, con un apéndice de las especies citadas para América hasta 2006. En: F. Álvarez y G. A. Rodríguez (eds.), *Crustáceos de México, estado actual de su conocimiento*. Dirección de Publicaciones UANL. pp. 239-299.
- Villalobos, J.L. y F. Álvarez. 2010. Phylogenetic analysis of the Mexican freshwater crabs of the tribe Pseudothelphusini (Decapoda, Brachyura, Pseudothelphusidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 160: 457-481.
- Villalobos, J.L., A.J. García y E. Velázquez, 2010. A new species of freshwater crab of the genus *Odonthelphusa* Rodríguez, 1982, (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) from Chiapas, Mexico. *Zootaxa* 2414: 52-58.
- Villalobos, J.L. y F. Álvarez. 2013. Two new genera and three new species of freshwater crabs (Crustacea: Pseudothelphusidae: Potamocarcinini) from Chiapas, Mexico. *Zootaxa* 3599 (5): 457-470.
- von Sternberg, R. 1997. Cladistics of the family Trichodactylidae (Crustacea: Decapoda): Appraising the reappraisal. *Journal of Comparative Biology* 2(1): 49-62.

- Wallace, A.R. 1876. The geographical distribution of animals; with a study of the relations of living and extinct faunas as elucidating the past changes of the Earth's surface. Macmillan and Company, London, United Kingdom. 1,110 pp.
- Wares, J.P. 2001. Patterns of speciation inferred from mitochondrial DNA in North American *Chthamalus* (Cirripedia: Balanomorpha: Chthamaloidea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 18: 104-116.
- Wiens, J.J. 1998. Combining data sets with different phylogenetic histories. *Systematic Biology* 47: 568-581.
- Wolvekamp, H.P. y T.H. Waterman. 1960. Respiration. *En: The Physiology of Crustacea*, T.H. Waterman (ed.), Volume I. New York: Academic Press. pp. 35-100.
- Yeo, D.C.J.; P.K.L. Ng; N. Cumberlidge; C. Magalhães; S.R. Daniels y M.R. Campos. 2008. Global diversity of crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 275-286.
- Zunino, M. y A. Zullini. 1995. Biogeografía: La dimensión espacial dell'evoluzione. Milán, Casa Editrice Ambrosiana. (Traducción al español: 2003, Biogeografía: La dimensión espacial de la evolución. México, D. F., Fondo de Cultura Económica).

Apéndice 1. Especies incluídas en el estudio filogenético, se especifica el número de registro de la CNCR; Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA); Universidad de Costa Rica (UCR); entrada de GenBank; genes amplificados.

| Especie | 12S | 16S | COI | H3 | Registro |
|---|------------|------------|------------|-----------|--|
| <i>Epilobocera haytensis</i> | | X | X | X | INPA 1529 |
| <i>Epilobocera sinuatifrons</i> | X | X | X | X | INPA 1532 KJ 132409 |
| <i>Achlidon agrestis</i> | X | X | X | X | UCR 3214-01 |
| <i>Phrygiopilus montebelloensis</i> | X | X | X | X | CNCR 33789 |
| <i>Ptychophallus tristani</i> | X | X | X | X | CNCR 27311 |
| <i>Raddaus bocourti</i> | X | X | X | X | CNCR 25488 |
| <i>Raddaus tuberculatus</i> | X | X | X | X | CNCR 26863 |
| <i>Spirothelphusa verticalis</i> | X | X | X | X | CNCR 25444 |
| <i>Fredius stenolobus</i> | X | X | X | X | CNCR 26496 |
| <i>Guinotia dentata</i> | X | X | X | X | KU 579014 KU 578961 KU 578854 AY 803529 |
| <i>Odontothelphusa lacandona</i> | X | X | X | X | CNCR 11204 |
| <i>Odontothelphusa lacanjaensis</i> | X | X | X | X | CNCR 25447 |
| <i>Odontothelphusa maxillipes</i> | X | X | X | X | CNCR 7026 |
| <i>Odontothelphusa palenquensis</i> | X | | X | X | CNCR 2943 |
| <i>Odontothelphusa toninae</i> | X | X | X | X | CNCR 5770 |
| <i>Potamocarcinus chajulensis</i> | X | X | X | X | CNCR 27158 |
| <i>Potamocarcinus hartmanni</i> | X | X | X | X | CNCR 27067 |
| <i>Potamocarcinus magnus</i> | X | X | X | X | CNCR 25531 |
| <i>Sylvathelphusa cavernicola</i> | X | X | X | X | CNCR 27210 |
| <i>Sylvathelphusa kalebi</i> | X | X | X | X | CNCR 26180 |
| <i>Typhlopseudothelphusa sp</i> | | X | X | X | KU 579000 KU 578936 KU 578889 |
| <i>Tzotzilthelphusa villarosalensis</i> | X | X | X | X | CNCR 27339 |
| <i>Villalobosius lopezformenti</i> | X | X | X | X | CNCR 10034 |
| <i>Zilchia germani</i> | | X | X | X | INPA 1528 |
| <i>Ehecatusa mixtepensis</i> | X | | X | X | CNCR 309 |
| <i>Pseudothelphusa acahuizotla</i> | X | X | X | X | CNCR 31708 |
| <i>Pseudothelphusa americana</i> | X | X | X | X | CNCR 25527 |
| <i>Pseudothelphusa belliana</i> | X | X | X | X | CNCR 19228 |
| <i>Pseudothelphusa doentzi</i> | X | X | X | X | CNCR 26190 |

| | | | | | |
|---------------------------------------|---|---|---|---|------------|
| <i>Pseudothelphusa galloi</i> | X | X | X | X | CNCR 25523 |
| <i>Pseudothelphusa granatensis</i> | X | X | X | X | CNCR 12882 |
| <i>Pseudothelphusa guerreroensis</i> | X | X | X | X | CNCR 24772 |
| <i>Pseudothelphusa jouyi</i> | X | X | X | X | CNCR 27316 |
| <i>Pseudothelphusa mexicana</i> | X | X | X | X | CNCR 27068 |
| <i>Pseudothelphusa morelosis</i> | X | X | X | X | CNCR 25599 |
| <i>Pseudothelphusa parabelliana</i> | X | X | X | X | CNCR 13283 |
| <i>Pseudothelphusa pecki</i> | X | X | X | X | CNCR 16776 |
| <i>Pseudothelphusa purhepecha</i> | X | X | X | X | CNCR 27310 |
| <i>Pseudothelphusa aff rechingeri</i> | X | X | X | X | CNCR 25058 |
| <i>Pseudothelphusa seiferti</i> | X | X | X | X | CNCR 7650 |
| <i>Pseudothelphusa sulcifrons</i> | X | X | X | X | CNCR 28922 |
| <i>Pseudothelphusa zongolicae</i> | X | X | X | X | CNCR 26643 |
| <i>Smalleyus tricristatus</i> | X | X | X | X | CNCR 7034 |
| <i>Tehuana chontalpaensis</i> | X | X | X | X | CNCR 25445 |
| <i>Tehuana complanata</i> | X | X | X | X | CNCR 11957 |
| <i>Tehuana diabolis</i> | X | X | X | X | CNCR 12956 |
| <i>Tehuana jacatepecensis</i> | X | X | X | X | CNCR 11920 |
| <i>Tehuana lamothei</i> | X | X | X | X | CNCR 8812 |
| <i>Tehuana poglayenorum</i> | X | X | X | X | CNCR 25665 |
| <i>Tehuana veracruzana</i> | X | X | X | X | CNCR 12952 |

Apéndice 2. Tiempo de divergencia calculado para secuencias del gen COI entre diferentes géneros de pseudotelfúsidos mexicanos; rango de tiempo en millones de años (m.a.).

| Géneros | Rango de tiempo |
|--|------------------------|
| <i>Pseudothelphusa - Tehuana</i> | 6,500,000 - 3,391,304 |
| <i>Pseudothelphusa - Smalleyus</i> | 8,250,000 - 4,304,347 |
| <i>Pseudothelphusa - Odontothelphusa</i> | 8,083,333 - 4,217,391 |
| <i>Pseudothelphusa - Phrygiopilus</i> | 7,833,333 - 4,086,956 |
| <i>Pseudothelphusa - Potamocarcinus</i> | 7,000,000 - 3,652,173 |
| <i>Pseudothelphusa - Raddaus</i> | 6,500,000 - 3,391,304 |
| <i>Pseudothelphusa - Sylvathelphusa</i> | 8,416,666 - 4,391,304 |
| <i>Pseudothelphusa - Typhlopseudothelphusa</i> | 10,500,000 - 5,478,260 |
| <i>Pseudothelphusa - Tzotzilthelphusa</i> | 8,750,000 - 4,565,217 |
| <i>Pseudothelphusa - Zilchia</i> | 8,750,000 - 4,565,217 |
| <i>Pseudothelphusa - Villalobosius</i> | 6,166,666 - 2,312,500 |
| <i>Pseudothelphusa - Spirothelphusa</i> | 8,416,666 - 4,391,304 |
| <i>Pseudothelphusa - Ehecatusa</i> | 5,416,666 - 2,826,086 |
| <i>Tehuana - Smalleyus</i> | 7,166,666 - 3,739,130 |
| <i>Tehuana - Odontothelphusa</i> | 8,083,333 - 4,217,391 |
| <i>Tehuana - Phrygiopilus</i> | 7,000,000 - 3,652,173 |
| <i>Tehuana - Potamocarcinus</i> | 7,333,333 - 3,826,086 |
| <i>Tehuana - Raddaus</i> | 6,500,000 - 3,391,304 |
| <i>Tehuana - Sylvathelphusa</i> | 8,083,333 - 4,217,391 |
| <i>Tehuana - Typhlopseudothelphusa</i> | 9,833,333 - 5,130,434 |
| <i>Tehuana - Tzotzilthelphusa</i> | 9,083,333 - 4,739,130 |
| <i>Tehuana - Zilchia</i> | 8,083,333 - 4,217,391 |
| <i>Tehuana - Villalobosius</i> | 7,000,000 - 3,652,173 |
| <i>Tehuana - Spirothelphusa</i> | 8,416,666 - 4,391,304 |
| <i>Tehuana - Ehecatusa</i> | 6,083,333 - 3,173,913 |
| <i>Smalleyus - Odontothelphusa</i> | 9,250,000 - 4,826,086 |
| <i>Smalleyus - Phrygiopilus</i> | 9,416,666 - 4,913,043 |
| <i>Smalleyus - Potamocarcinus</i> | 9,083,333 - 4,739,130 |
| <i>Smalleyus - Raddaus</i> | 9,250,000 - 4,826,086 |
| <i>Smalleyus - Sylvathelphusa</i> | 9,083,333 - 4,739,130 |
| <i>Smalleyus - Typhlopseudothelphusa</i> | 11,000,000 - 5,739,130 |
| <i>Smalleyus - Tzotzilthelphusa</i> | 9,250,000 - 4,826,086 |
| <i>Smalleyus - Zilchia</i> | 10,500,000 - 5,478,260 |
| <i>Smalleyus - Villalobosius</i> | 7,500,000 - 3,913,043 |
| <i>Smalleyus - Spirothelphusa</i> | 9,083,333 - 4,739,130 |
| <i>Smalleyus - Ehecatusa</i> | 7,666,666 - 4,000,000 |
| <i>Odontothelphusa - Phrygiopilus</i> | 7,166,666 - 3,739,130 |
| <i>Odontothelphusa - Potamocarcinus</i> | 8,750,000 - 4,565,217 |
| <i>Odontothelphusa - Raddaus</i> | 6,500,000 - 3,391,304 |
| <i>Odontothelphusa - Sylvathelphusa</i> | 7,833,333 - 4,086,956 |
| <i>Odontothelphusa - Typhlopseudothelphusa</i> | 8,916,666 - 4,652,173 |
| <i>Odontothelphusa - Tzotzilthelphusa</i> | 7,916,666 - 4,130,434 |
| <i>Odontothelphusa - Zilchia</i> | 8,250,000 - 4,304,347 |

| | |
|---|------------------------|
| <i>Odontothelphusa - Villalobosius</i> | 6,833,333 - 3,565,217 |
| <i>Odontothelphusa - Spirothelphusa</i> | 8,583,333 - 4,478,260 |
| <i>Odontothelphusa - Ehecatusa</i> | 6,833,333 - 3,565,217 |
| <i>Phrygiopilus - Potamocarcinus</i> | 7,500,000 - 3,913,043 |
| <i>Phrygiopilus - Raddaus</i> | 6,166,666 - 2,312,500 |
| <i>Phrygiopilus - Sylvathelphusa</i> | 6,833,333 - 3,565,217 |
| <i>Phrygiopilus - Typhlopseudothelphusa</i> | 7,333,333 - 3,826,086 |
| <i>Phrygiopilus - Tzotzilthelphusa</i> | 5,416,666 - 2,826,086 |
| <i>Phrygiopilus - Zilchia</i> | 6,166,666 - 2,312,500 |
| <i>Phrygiopilus - Villalobosius</i> | 7,000,000 - 3,652,173 |
| <i>Phrygiopilus - Spirothelphusa</i> | 7,833,333 - 4,086,956 |
| <i>Phrygiopilus - Ehecatusa</i> | 6,666,666 - 3,478,260 |
| <i>Potamocarcinus - Raddaus</i> | 7,166,666 - 3,739,130 |
| <i>Potamocarcinus - Sylvathelphusa</i> | 8,750,000 - 4,565,217 |
| <i>Potamocarcinus - Typhlopseudothelphusa</i> | 9,250,000 - 4,826,086 |
| <i>Potamocarcinus - Tzotzilthelphusa</i> | 8,250,000 - 4,304,347 |
| <i>Potamocarcinus - Zilchia</i> | 10,166,666 - 5,304,347 |
| <i>Potamocarcinus - Villalobosius</i> | 7,833,333 - 4,086,956 |
| <i>Potamocarcinus - Spirothelphusa</i> | 8,750,000 - 4,565,217 |
| <i>Potamocarcinus - Ehecatusa</i> | 8,416,666 - 4,391,304 |
| <i>Raddaus - Sylvathelphusa</i> | 7,000,000 - 3,652,173 |
| <i>Raddaus - Typhlopseudothelphusa</i> | 8,250,000 - 4,304,347 |
| <i>Raddaus - Tzotzilthelphusa</i> | 8,416,666 - 4,391,304 |
| <i>Raddaus - Zilchia</i> | 8,250,000 - 4,304,347 |
| <i>Raddaus - Villalobosius</i> | 6,500,000 - 3,391,304 |
| <i>Raddaus - Spirothelphusa</i> | 7,666,666 - 4,000,000 |
| <i>Raddaus - Ehecatusa</i> | 6,666,666 - 3,478,260 |
| <i>Sylvathelphusa - Typhlopseudothelphusa</i> | 9,583,333 - 5,000,000 |
| <i>Sylvathelphusa - Tzotzilthelphusa</i> | 8,916,666 - 4,652,173 |
| <i>Sylvathelphusa - Zilchia</i> | 9,583,333 - 5,000,000 |
| <i>Sylvathelphusa - Villalobosius</i> | 5,916,666 - 3,086,956 |
| <i>Sylvathelphusa - Spirothelphusa</i> | 7,916,666 - 4,130,434 |
| <i>Sylvathelphusa - Ehecatusa</i> | 7,833,333 - 4,086,956 |
| <i>Typhlopseudothelphusa - Tzotzilthelphusa</i> | 9,666,666 - 5,043,478 |
| <i>Typhlopseudothelphusa - Zilchia</i> | 8,583,333 - 4,478,260 |
| <i>Typhlopseudothelphusa - Villalobosius</i> | 8,583,333 - 4,478,260 |
| <i>Typhlopseudothelphusa - Spirothelphusa</i> | 10,666,666 - 5,565,217 |
| <i>Typhlopseudothelphusa - Ehecatusa</i> | 8,916,666 - 4,652,173 |
| <i>Tzotzilthelphusa - Zilchia</i> | 7,916,666 - 4,130,434 |
| <i>Tzotzilthelphusa - Villalobosius</i> | 7,916,666 - 4,130,434 |
| <i>Tzotzilthelphusa - Spirothelphusa</i> | 9,666,666 - 5,043,478 |
| <i>Tzotzilthelphusa - Ehecatusa</i> | 8,416,666 - 4,391,304 |
| <i>Zilchia - Villalobosius</i> | 7,916,666 - 4,130,434 |
| <i>Zilchia - Spirothelphusa</i> | 9,416,666 - 4,913,043 |
| <i>Zilchia - Ehecatusa</i> | 8,083,333 - 4,217,391 |
| <i>Villalobosius - Spirothelphusa</i> | 8,416,666 - 4,391,304 |
| <i>Villalobosius - Ehecatusa</i> | 7,333,333 - 3,826,086 |
| <i>Spirothelphusa - Ehecatusa</i> | 7,500,000 - 3,913,043 |

Apéndice 3. Matriz de datos de presencia-ausencia de cangrejos pseudotelfúsidos dentro de Subregiones Hidrológicas utilizada para el análisis de PAE.

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 | 33 | 34 | 35 | 36 | | |
|-------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|---|
| Outgroup | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Rio Papaloapan | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | | |
| Rio Verde | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| Usumacinta | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| Alto Grijalva | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| Costa de Chiapas | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| Bajo Grijalva | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | |
| Coatzacoalcos | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| Grijalva Usumacinta | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Actopan | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | |
| Rio Tehuantepec | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | |
| Resto de la Region | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | |
| Huicicila | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Rio Armeria | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Costa de Oaxaca | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Rio Mayo | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Rio Fuerte | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Costa de Jalisco | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Rio Coahuayana | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Planicie de Sinaloa | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Norte de Veracruz | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Rio Tula | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Valle de Mexico | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Medio Balsas | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Costa Chica de Guerrero | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| Alto Balsas | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |

Typhlopseudothelphusa hyba; 55. *T. mocinoi*; 56. *Spirothelphusa verticalis*; 57 *Ehecatusa chiapensis*; 58. *E. mixtepens*; 59. *Tzolzilthelphusa*; 60. *Sylvathelphusa kalebi*; 61. *S. cavernicola*; 62. *Avotrichodactylus bidens*; 63. *A. constrictus*; 64. *A. oaxensis*; 65. *Rodriguezia mensabak*; 66. *R. villalobosi*; 67. *Villalobosius leptomelus*; 68. *V. lopezformenti*; 69. *Zilchia poglayenuwalli*; 70. *Glyptograpsus impressus*; 71. *Platychirograpsus spectabilis*.



Three new species of freshwater crabs of the genus *Pseudothelphusa* (De Saussure, 1857) (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) from Mexico

JUAN CARLOS OJEDA-ESCOTO^{1,3}, JOSÉ LUIS VILLALOBOS² & FERNANDO ÁLVAREZ²

¹Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México 04510, México.

²Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, México 04510, México.

³Corresponding author. E-mail: ojeda.escoto@gmail.com

Abstract

Three new species of freshwater crabs of the genus *Pseudothelphusa* (De Saussure, 1857) from south-central Mexico are described: *Pseudothelphusa acahuizotla* n. sp., *P. ixtapan* n. sp., and *P. purhepecha* n. sp. The new species are included in *Pseudothelphusa* due to a male gonopod with torsion and the presence of the characteristic mesial process and caudomarginal projection. *Pseudothelphusa acahuizotla* n. sp. is morphologically similar to *P. belliana* Rathbun, 1898, but can be distinguished by the relative size of the distal lobe of the caudomarginal projection and by the presence of a conical tooth on the caudal surface of the mesial process of the male gonopod. *Pseudothelphusa ixtapan* n. sp. is similar to *P. dilatata* Rathbun, 1898, and *P. morelosis* Pretzmann, 1968, and can be distinguished by a mesial process of the male gonopod with only one lateral tooth and an inferior margin with small teeth. *Pseudothelphusa puerhepechae* n. sp. exhibits a mesial process of the male gonopod with two triangular spines on its lateral margin, a character that with some variations is present in *P. nayaritae* Álvarez & Villalobos, 1994, *P. rechingeri* Pretzmann, 1965, *P. lophophallus* Rodríguez & Smalley, 1969, and *P. parabelliana* Álvarez 1989; but it can be distinguished by the separation and shape of the two spines of the mesial process and the shape of the lobes of the caudomarginal projection. With the new species described herein there are now 29 species in the genus *Pseudothelphusa*.

Key words: Pseudothelphusini, Michoacán, Guerrero

Introduction

The freshwater crabs of the family Pseudothelphusidae Ortmann, 1893, from the Western Hemisphere are distributed from northern Peru and central Brazil to northwestern Mexico, including the West Indies except Jamaica (Rodríguez 1982) and represent an important component of the tropical freshwater ecosystem (Cumberlidge *et al.* 2009). In Mexico, pseudothelphusid crabs have a strictly Neotropical distribution (Villalobos & Álvarez 2008; Álvarez *et al.* 2012), with an intense diversification in central and southern Mexico in the states of Veracruz, Oaxaca, Guerrero, and Chiapas (Villalobos & Álvarez 2003, 2013). In the Isthmus of Tehuantepec, where these four states converge, 49 species in 15 genera belonging to three tribes (Potamocarcinini, Hypolobocerini, and Pseudothelphusini) are present, creating one of the most important hotspots of diversity for the entire family in the continent (Villalobos & Álvarez 2010; Cumberlidge *et al.* 2014).

Among the Mexican pseudothelphusids, *Pseudothelphusa* de Saussure, 1857, has the largest distributional area, which spreads along the Pacific coast from the state of Sonora to Oaxaca and through the Trans Mexican Volcanic Belt to reach southern Veracruz (Álvarez & Villalobos 1996; Villalobos & Álvarez 2010). It is also the most diversified genus with 26 described species. Considering the wide distribution of the genus, in addition to the complex topography and hydrology of the country, it is likely that more new species will be described in the future.

The three species described herein are assigned to *Pseudothelphusa* because they exhibit a gonopod with: torsion of the spermatid channel, the marginal process and caudal surface fused forming a two-lobed caudomarginal projection, and a mesial process as a wide plate directed laterally, all diagnostic characters of the genus (Álvarez & Villalobos 1996; Villalobos 2005; Villalobos & Álvarez 2010).

The new species described herein are distributed in central and southwestern Mexico (Fig. 1). Previously, *P. ixtapan n. sp.* and *P. purhepecha n. sp.* had been considered as *P. belliana* Rathbun, 1898, by Rodríguez (1982). Villalobos (2005) conducted a phylogenetic analysis of the tribe Pseudothelphusini in which the two morphologically distinct forms resulted as being different from *P. belliana*. *Pseudothelphusa ixtapan n. sp.* can be distinguished by the form and ornamentation of the mesial process of the male gonopod, which is subrectangular, with only one lateral tooth and an inferior margin with five small teeth. *Pseudothelphusa puerhepecha n. sp.* exhibits a mesial process of the male gonopod with two triangular spines on its lateral margin, and exhibits a well-developed distal triangular lobe of the caudomarginal projection. *Pseudothelphusa acahuizotla n. sp.* is morphologically similar to *P. belliana*, but can be distinguished by the relative size of the distal lobe of the caudomarginal projection and by the presence of a conical tooth on the caudal surface of the mesial process of the male gonopod.

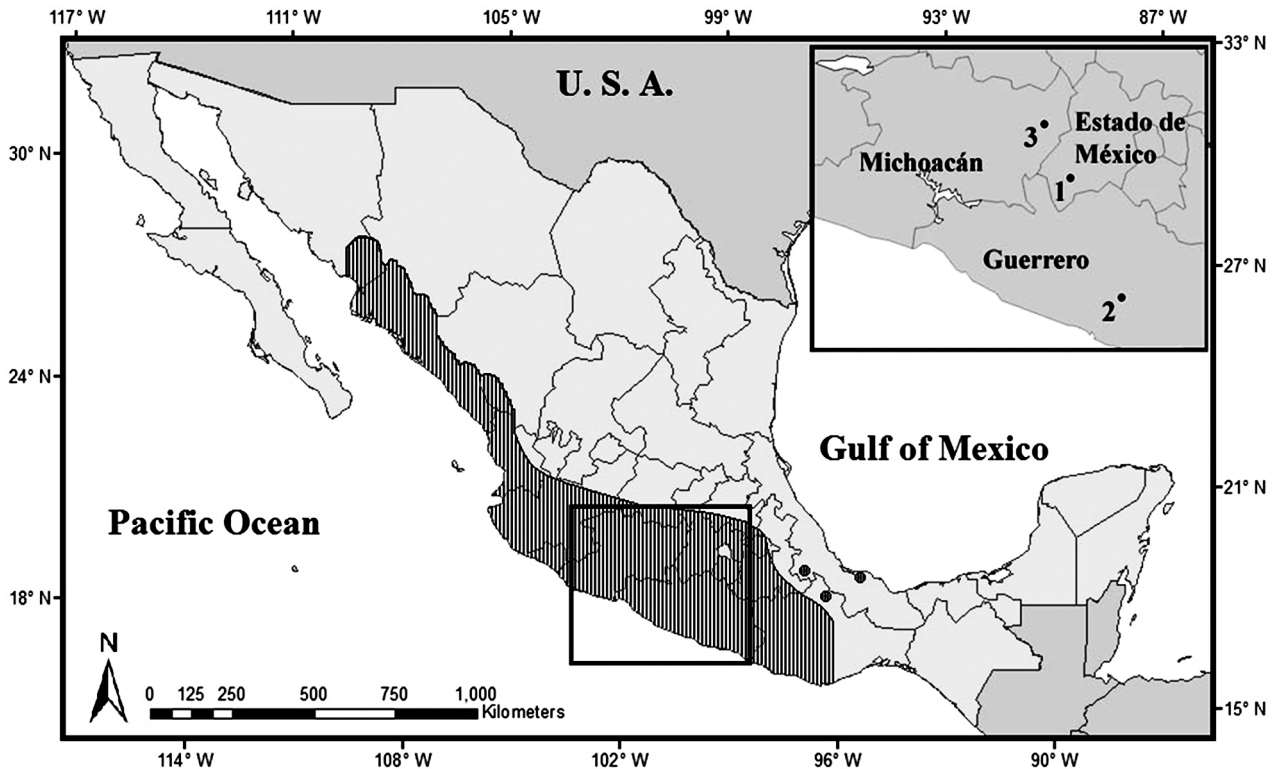


FIGURE 1. Geographic range of the genus *Pseudothelphusa*. Distribution of the type localities (black circles) of the new species being described herein: 1, *P. ixtapan n. sp.*; 2, *P. acahuizotla n. sp.*; 3, *P. purhepecha n. sp.*

Material and methods

All the crabs included in this study were collected manually in different occasions, examined and deposited in the Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) of the Institute de Biology, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Photographs of gonopods were taken with a Leica DFC490 built into a stereoscopic microscope (Leica Z16 APOA); the Leica Application Suite (LAS) software was used for integrating layers. Other abbreviations used are: cb, carapace breadth; cl, carapace length. The terminology used for describing the gonopod morphology is adapted from Smalley (1964) and Villalobos & Álvarez (2010).

Taxonomy

Family Pseudothelphusidae Ortmann, 1893

Tribe Pseudothelphusini Ortmann, 1897

Genus *Pseudothelphusa* De Saussure, 1857

Pseudothelphusa acahuizotla n. sp.

(Figs. 2, 3)

Type material. Male holotype, cl 22.0 mm, cb 35.8 mm; small stream in Acahuizotla (17°21'38" N, 99°28'02" W; 820 m asl), Municipality of Chilpancingo de los Bravo, state of Guerrero, Mexico; 26 July 2014; coll. S.M. Martínez-Zam; CNCR 31708.

Description. Dorsal surface of carapace flat, punctate, with low tubercles on area behind orbits, adjacent to anterolateral margin at branchial region (Fig. 2A). Gastric region inflated, anterior portion slightly curving to reach superior frontal border, marked by acute frontal bend of carapace, inclined towards median groove, with low, rounded tubercles. Front vertically deflexed, smooth, bilobed (Fig. 2D); inferior frontal border visible in dorsal view; ventrally slightly projected, sinuous, with evident middle concavity, slight convexity at antennular fossae level. Postfrontal lobes well formed, without anterior depression (Fig. 2D). Frontal portion between superior frontal border and postfrontal lobes flat. Median frontal groove narrow, deep, anteriorly finished in V-shaped notch, dividing superior frontal border; posteriorly separating postfrontal lobes, becoming obsolete little after. Dorsal area behind orbits concave. Cervical grooves well marked, wide, curved, ending before reaching anterolateral margin. Regions moderately indicated, gastric, branchial swollen, cardiac, intestinal depressed. Anterolateral margin prominent in lateral view, serrated, with subacute granules from cervical groove to middle portion of branchial region; area between orbit and cervical groove with 8–10 granules. Posterior margin of carapace straight (Fig. 2A).

Orbits with external angle faintly developed, granulated, with rounded basal notch; internal angle with high border. Basal article of antenna separated from anterior frontal margin by narrow hiatus. In frontal view, antennules, antennular fossae partially visible, fossae wider in middle; interantennular septum partially covered by inferior surface of frontal border (Fig. 2D). Opercular plate of antennal gland ovoid, with small middle constriction, tuft of setae on external third. Epistome, portions surrounding buccal cavity densely setose; laterally with rounded granules; epistomal tooth triangular, apex directed downwards at same level of interantennular septum, between palps of third maxillipeds when closing buccal cavity (Fig. 2D). Opening of efferent branchial channel subquadrate, ratio width/length 1.26. Third maxilliped with ischium trapezoidal, slightly longer than wide; merus narrower than ischium, anterior margin widely rounded without shallow, rounded notch before insertion of palp; ratio exopod/ischium 0.75 (Fig. 2C).

Chelipeds asymmetrical. Merus of larger cheliped with row of blunt tubercles along internal margin, carpus with strong triangular spine on internal margin. Chela with internal surface smooth, globose; fingers gaping, curved inwards distally, with low, triangular teeth on cutting edges (Fig. 2B). Dactylus rather narrow, dorsal surface with longitudinal rows of small pits.

Male gonopod robust. In mesial view, distal crest of caudomarginal projection moderately curved at same level of lateral crest (Fig. 3A). Distal lobe of caudomarginal projection ending as acute, triangular tooth, rising from superior angle of proximal lobe, separated by narrow V-shaped notch; apex not reaching cephalic margin. Proximal lobe of caudomarginal projection longer than wide, subtriangular, wider distally, cephalo-proximally directed; cephalic margin curved. In cephalic view (Fig. 3B), distal lobe of caudomarginal projection oriented cephalically, at same level as proximal lobe; internal surface flat. Proximal lobe of caudomarginal projection parallel to principal axis of gonopod. Mesial process approximately trapezoidal, wider section perpendicular to longitudinal axis of gonopod; distolateral angle with acute spine, caudo-laterally directed. Superior margin rounded, reaching internal angle forming subtriangular expansion closing apical cavity cephalically, in contact with internal surface of caudomarginal projection; same margin developing into central crest inside apical cavity, delimiting field of spines. Lateral border slightly concave, inferior angle rounded. In lateral view (Fig. 3C), lateral crest rounded, lateral spine, spine on caudal surface of mesial process visible, middle constriction on lateral surface of principal axis, strongly marked. In caudal view (Fig. 3D), distal third of gonopod tilted mesially, caudal crest concave, caudal surface of mesial process armed with well-formed central conical spine. In apical view (Fig. 3E), apical cavity U-shaped, with opening of sperm channel in caudal position; field of spines wide, close to lateral crest, armed with 20–24 terminal pore setae, caudo-cephalically oriented.

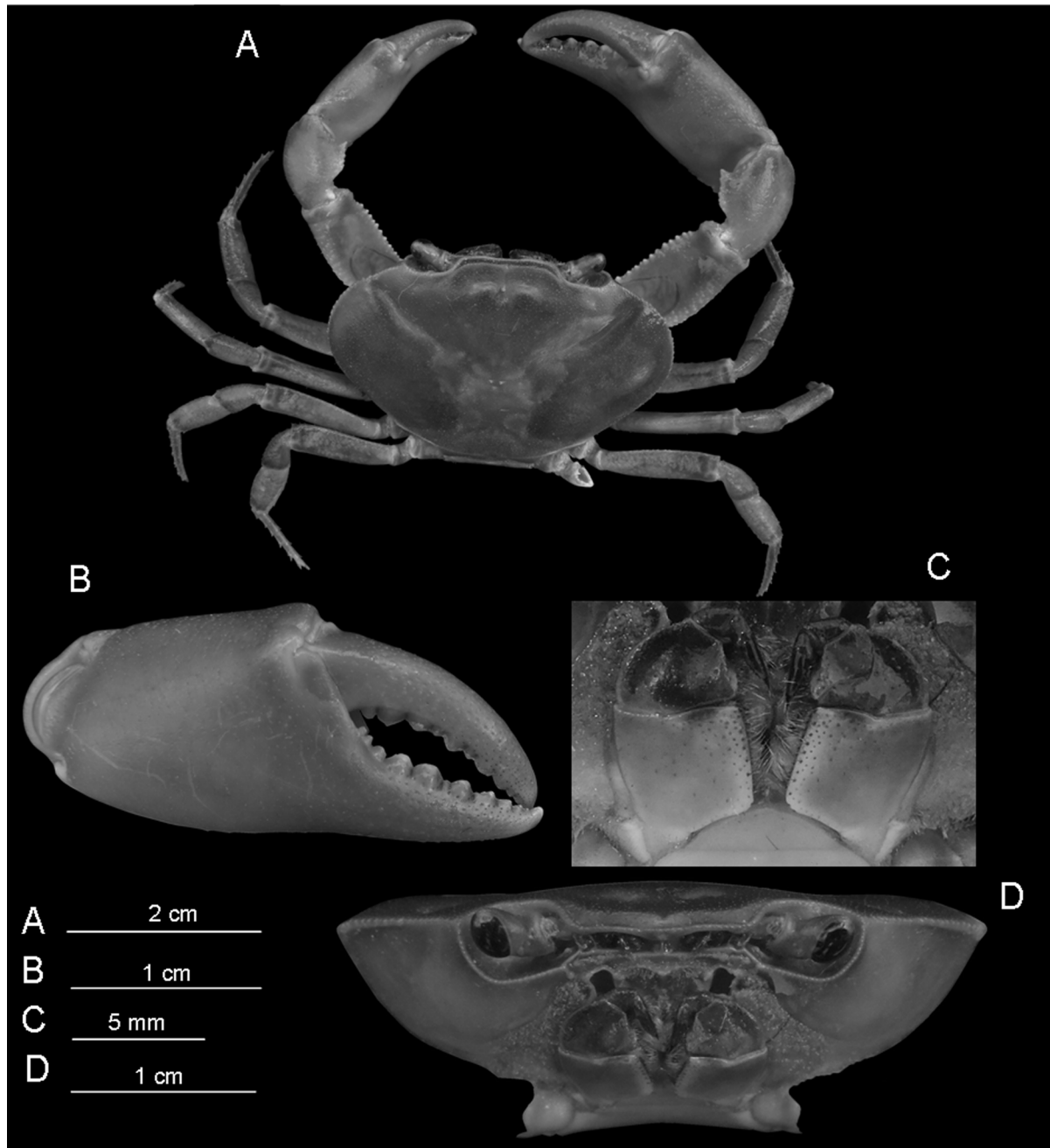


FIGURE 2. *Pseudothelphusa acahuizotla* n. sp., male holotype, CNCR 31708: A, dorsal view; B, major chela; C, third maxillipeds; D, frontal view of carapace.

Geographical distribution. Only known from the type locality.

Etymology. The specific epithet is the name of the type locality, Acahuizotla, in the state of Guerrero, Mexico, used as a noun in apposition.

Remarks. Regarding the external morphology, *Pseudothelphusa acahuizotla* is similar to *P. belliana* Rathbun, 1898, described from Chautipan, Guerrero; both species have a flat and punctate carapace with round granules on the frontal and branchial surfaces; the front is vertical with a well-marked superior frontal border bearing low, rounded tubercles. *Pseudothelphusa acahuizotla* n. sp. differs from *P. belliana* in having the dorsal surface of the carapace smooth, without black and short bristles on the posterolateral regions, and in the following characters of the male gonopod: the size and form of the distal lobe of the caudomarginal projection which is small and triangular, separated from the proximal lobe by a V-shaped narrow notch; and by the shape of the mesial process which is approximately trapezoidal with the lateral spine at the level of the superior margin and in the form of the inferior margin; caudal surface of mesial process with an elongated and rounded spine. *Pseudothelphusa belliana*

(Rathbun, 1898: 515, fig. 4), has a male gonopod with a distal lobe of the caudomarginal projection slender and separated from the mesial process by a narrow incision; the mesial process is subtriangular, and the superior margin is widely curved; the lateral spine is located on the distal half of the lateral margin; below the spine the lateral margin is straight, and continues proximally to end in the principal axis of the gonopod without forming an inferior margin; the caudal surface of the mesial process has a conical tubercle.

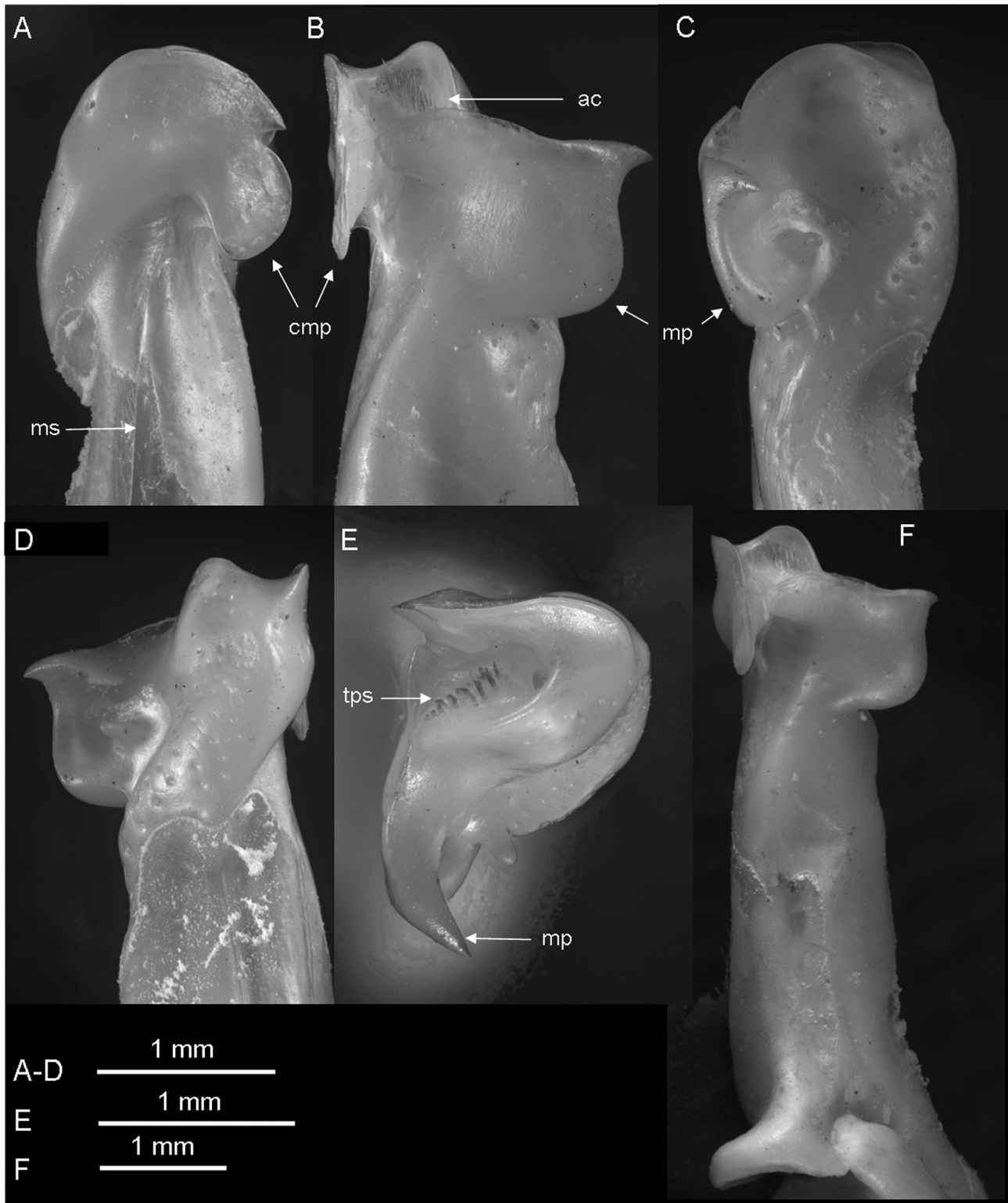


FIGURE 3. *Pseudothelphusa acahuizotla* n. sp., male holotype CNCR 31708, left first gonopod: A, mesial view; B, cephalic view; C, lateral view; D, caudal view; E, apical view; F, total cephalic view. Abbreviations: ac, apex cavity; cmp, caudomarginal projection; mp, mesial process; ms, marginal suture; tps, terminal pore setae.

The new species is distributed in southeastern Guerrero, close to *P. belliana* and *P. hoffmannae*, all occurring in the Papagayo River basin, where *P. galloi*, *P. nelsoni* and *P. guerreroensis* are also distributed. With the description of *P. acahuizotla* **n. sp.** the number of recognized species in the state increases to eight.

***Pseudothelphusa ixtapan* n. sp.**

(Figs. 4, 5)

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) dugesi belliana Rodríguez & Smalley, 1969: 81, fig. 13, pl. 9.

Pseudothelphusa belliana Rodríguez, 1982: 135, fig. 88.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) belliana form Ixtapan de la Panocha, Villalobos, 2005:248, pl. 18.

Type material. Male holotype, cl 24.3 mm, cb 40.1 mm; Aguiagua River near Ixtapan de la Panocha (18°54' N, 100°09' W; 1,018 m asl), San Miguel Ixtapan, Municipality of Tejupilco, state of Mexico, Mexico; 25 April 1961; coll. anonymous; CNCR 343. This individual was considered as *Pseudothelphusa dugesi belliana* and included as part of the material examined by Rodríguez & Smalley, 1969: 81, pl. 9 catalog number UNAM 4 25 61.

Description. Dorsal surface of carapace smooth, central portion flat, punctated (Fig. 4A). Frontal portion lacking superior frontal border, curved downward reaching inferior frontal border, partially visible dorsally (Fig. 4A, D). Front smooth, moderately bilobed, inferior frontal border slightly projected, sinuous, with evident middle concavity, slight convexity at level of antennular fossae (Fig. 4D). Postfrontal lobes well formed with shallow anterior depression. Frontal portion of carapace anterior to postfrontal lobes convex. Median frontal groove shallow, well-marked, dividing front anteriorly reaching inferior frontal border; posteriorly separating postfrontal lobes, becoming obsolete little after. Cervical grooves well marked, wide, straight, not reaching anterolateral margin; posterior end curved. Regions moderately indicated, gastric, branchial swollen; cardiac, intestinal depressed (Fig. 4A). Anterolateral margin moderately prominent in lateral view, serrated, with 19 blunt tubercles on left side, 23 on right side, from cervical groove to mid branchial region; area between orbit, cervical groove depressed with fused granules. Posterior margin of carapace straight (Fig. 4A).

External angle of orbit faintly developed, with shallow basal notch; internal angle extending into interior of orbital cavity as moderate keel (Fig. 4D). Basal article of antennal peduncle separated from inferior frontal margin by narrow hiatus. In frontal view, antennules, antennular fossae, interantennular septum concealed by front (Fig. 4D); internal margin of second antennular article with small distal projection; ventrally antennular fossae wider in middle, inferior frontal margin slightly sinuous. Opercular plate of antennal gland ovoidal, with small central constriction, tuft of setae on external third. Epistome, portions surrounding buccal cavity with dense patch of setae; lateral portions with rounded granules; epistomal tooth triangular, apex directed downward at same level of interantennular septum (Fig. 4D). Opening of efferent branchial channel subquadrangular, ratio wide/length 1.36. Ischium of third maxilliped trapezoidal, slightly longer than wide; merus narrower than ischium, superior margin rounded, with shallow, rounded notch before the insertion of palp; ratio exopod/ischium 0.67 (Fig. 4C).

Chelipeds asymmetrical. Merus of larger cheliped with row of blunt tubercles along internal margin, carpus with triangular spine on internal margin. Chela with internal surface smooth, globose; fingers gaping, curved inward distally, with low, triangular teeth on cutting edges (Fig. 4B). Dactylus rather narrow, widely curved, dorsally ornamented with several longitudinal rows of small pits, black granules.

Male gonopod moderately strong. In mesial view, distal crest of caudomarginal projection curved; distal lobe as triangular subacute tooth, separated from proximal lobe by U-shaped notch, with apex not reaching beyond cephalic margin (Fig. 5A). Proximal lobe longer than wide, oval-shaped, proximally directed; cephalic margin curved (Fig. 5A). In cephalic view, distal lobe of caudo-marginal projection directed cephalically, aligned with proximal lobe; internal border close to inner expansion of mesial process. Proximal lobe slightly oblique with respect to longitudinal axis of gonopod; distal half of internal surface swollen with ill-defined border; cephalic margin straight (Fig. 5B). Mesial process as rectangular laminar expansion, distal margin perpendicular to longitudinal axis of gonopod, lateral margin with acute median tooth, series of small acute teeth on proximal angle (Fig. 5B). Superior margin almost straight, ending internally in rectangular inner expansion, rounded, closing apical cavity; same margin developing into central crest in apical cavity, delimiting field of spines. Inferior margin widely rounded. In lateral, mesial views, apical cavity oriented caudo-cephalically (Fig. 5A, C). In caudal view, distal third straight, tilted mesially, distal crest concave (Fig. 5D). In apical view, cavity U-shaped, opening of

sperm channel in caudal position; field of spines wide, close to lateral crest, more than 60 terminal pore setae, some organized in caudo-cephalic rows; internally cavity armed with hook-shaped spinules along mesial, caudal surfaces (Fig. 5E).

Geographical distribution. Only known from the type locality.

Etymology. The specific epithet is the name of the type locality, Ixtapan, in the state of Mexico; it is used as a noun in apposition.

Remarks. Based on the morphology of the first gonopod, *Pseudothelphusa ixtapan* n. sp. is close to those species of *Pseudothelphusa* with a subrectangular mesial process, like *P. dilatata* Rathbun, 1898, *P. digueti* Rathbun, 1898, and *P. morelosis* Pretzmann, 1968. The differences among these species are in the ornamentation of the mesial process, *P. ixtapan* n. sp. has only one lateral strong tooth and the inferior border is armed with a row of five acute spinules. In *P. dilatata*, *P. digueti* and *P. morelosis* the lateral margin of the mesial process has more than one spiniform tooth; the inferior border is smooth in *P. morelosis* and *P. digueti*, with denticles in *P. dilatata*.

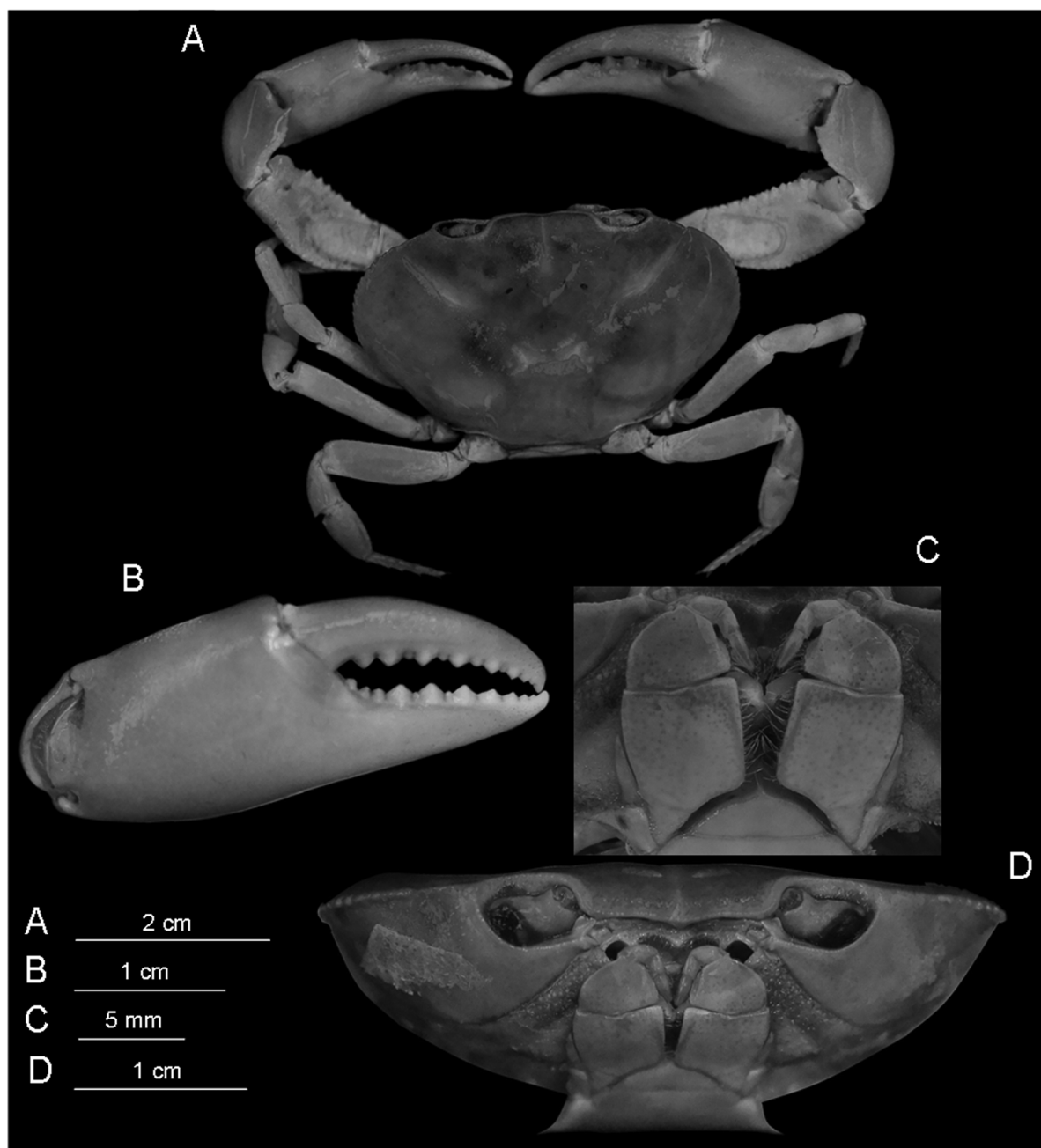


FIGURE 4. *Pseudothelphusa ixtapan* n. sp., male holotype, CNCR 343: A, dorsal view; B, major chela; C, third maxillipeds; D, frontal view of carapace.

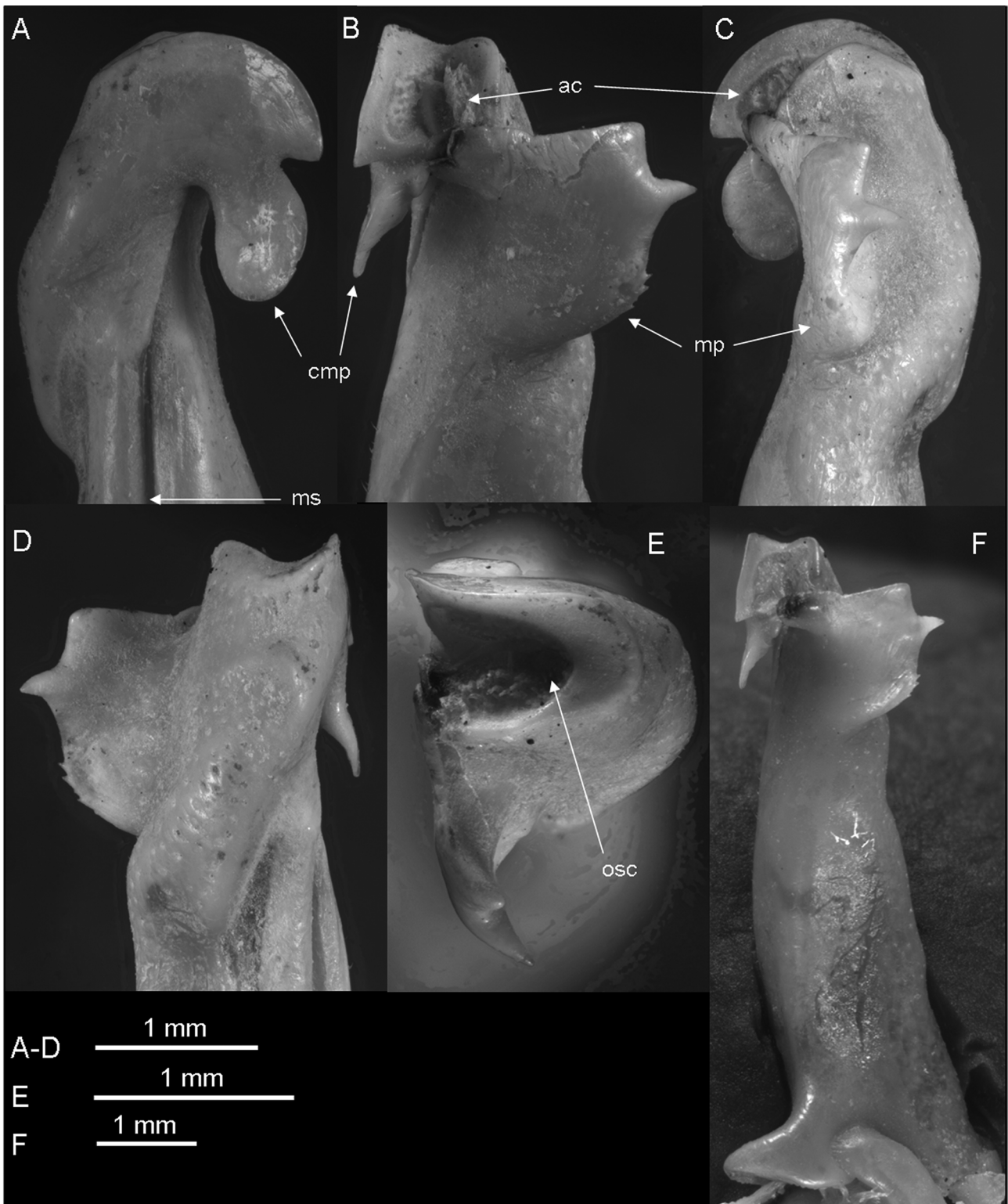


FIGURE 5. *Pseudothelphusa ixtapan* n. sp., male holotype CNCR 343, left first gonopod: A, mesial view; B, cephalic view; C, lateral view; D, caudal view; E, apical view; F, total cephalic view. Abbreviations: ac, apex cavity; cmp, caudo-marginal projection; mp, mesial process; ms, marginal suture; osc, opening of sperm channel.

The new species is distributed in the same area where *P. mexicana* and *P. granatensis* occur, in the border region between the states of Guerrero and Mexico. *Pseudothelphusa morelosis*, is another related species with a geographically close distribution in the Balsas River basin.

***Pseudothelphusa purhepecha* n. sp.**

(Figs. 6, 7)

Pseudothelphusa (*Pseudothelphusa*) *dugesii belliana* Rodríguez & Smalley, 1969: 81 fig. 13, pl. 9.

Pseudothelphusa belliana Rodríguez, 1982: 135, fig. 88. García-Madrigal & Bastida-Zavala, 1999: 921.

Pseudothelphusa belliana form Agua Blanca Villalobos, 2005: 306, pl. 16.

Type material. Male holotype, cl 21.9 mm, cb 36.7 mm; 1 female allotype cl 26.0 mm, cb 41.9 mm; El Serpentin in San José Purúa (19°29' N, 100°29' W; 1,900 m asl), Municipality of Jungapeo, Michoacán, Mexico; 1 January 1957; coll. A. Padilla; CNCR 31746. 4 male paratypes, cl 11.4–17.3 mm, cb 17.3–27.9 mm; 4 female paratypes, cl 15.5–24.9 mm, cb 24.4–41.5 mm, same locality, date and collector as holotype; CNCR 31747. All of these individuals, the holotype, allotype, and paratypes, were considered as *Pseudothelphusa dugesi belliana* and included as part of the material examined by Rodríguez & Smalley (1969: 81, fig. 13a–e), catalog number UNAM 4 25 61.

Other material examined. 7 males, cl 13.2–15.0 mm, cb 21.0–24.2 mm; 11 females, cl 12.4–18.3 mm, cb 19.3–29.2 mm; Agua Blanca (18°57' N, 103°19' W; 500 m asl), Municipality of Coalcomán de Vázquez Pallares, Michoacán, Mexico; 5 July 1986; coll. O. Meade; CNCR 5871. 2 males, cl 20.0, 24.6 mm, cb 32.4, 41.2 mm; 2 females, cl 18.0, 19.8 mm, cb 29.0, 33.7 mm; same locality and date as CNCR 5871; colls. R. Lamothe and L.J. Rangel; CNCR 8362. 2 males, cl 20.0, 24.0 mm, cb 32.4, 41.0 mm; 2 females, cl 18.0, 19.8 mm, cb 29.0, 33.7 mm; same locality as 5871; without collection date; coll. anonymous; CNCR 8816. 7 males, cl 10.8–20.7 mm, cb 16.3–33.2 mm; 7 females, cl 8.3–19.6 mm, cb 11.7–31.9 mm; Tuxpan, near San José Purúa, Municipality of Zitácuaro, Michoacán, Mexico; 1–2 November 2004; coll. F. Álvarez; CNCR 27310.

Description. Dorsal surface of carapace smooth, punctated, central portion flat (Fig. 6A). Front without superior border, curved downward to reach inferior frontal border, visible in dorsal view (Fig. 6D). Front smooth, faintly bilobed. Postfrontal lobes well formed, portion of carapace anterior to postfrontal lobes convex (Fig. 6D). Median frontal groove shallow, well-marked, separating postfrontal lobes, becoming obsolete little after. Cervical grooves well marked, wide, straight, reaching anterolateral margins. Regions moderately indicated, gastric, branchial, intestinal swollen; cardiac depressed (Fig. 6A). Anterolateral margin not prominent in lateral view, serrated, with blunt tubercles, 22–23 in males, 15–17 in females, from cervical groove to branchial region; area between orbit, cervical groove with 6–7 rounded granules. Posterior margin straight in males (Fig. 6A), slightly concave in females.

External angle of orbit faintly developed, granulated, with shallow basal notch; internal angle inside orbital cavity with moderate keel. Antennal basal article, separated from anterior frontal margin by narrow hiatus (Fig. 6D). In frontal view, antennules, antennular fossae concealed by front, in juveniles antennular fossae partially visible; ventrally, antennular fossae wider in middle, inferior frontal margin slightly sinuous; interantennular septum almost completely covered by carapace. Opercular plate of antennal gland ovoidal, with small middle constriction, tuft of setae on external third. Epistome, area surrounding buccal cavity with dense patch of setae; lateral portions with rounded granules; epistomal tooth small, triangular, granulated, with apex directed downwards at same level of interantennular septum, between third maxilliped palps when closing buccal cavity (Fig. 6D). Opening of efferent branchial channel subquadrangular, ratio wide/length 1.19 (range 1.0 to 1.6; n= 40). Third maxilliped with ischium trapezoidal, slightly longer than wide; merus narrower than ischium, anterior margin rounded with shallow, rounded notch next to insertion of palp (Fig. 6C); ratio exopod/ischium 0.66 (range 0.57 to 0.77; n= 40).

Chelipeds asymmetrical. Merus of larger cheliped with row of blunt tubercles along internal margin, carpus with strong triangular spine on internal margin. Internal surface of chela smooth, globose; fingers gaping, curved inward distally, with low, triangular teeth on cutting edges (Fig. 6B). Dactylus rather narrow, widely curved, dorsally ornamented with several longitudinal rows of small pits, black granules.

Male gonopod moderately strong. In mesial view, distal crest of caudomarginal process curved, higher than lateral crest. Distal lobe of caudomarginal projection ending as triangular tooth, separated from mesial process by V-shaped notch, apex reaching beyond cephalic margin of proximal lobe. Proximal lobe longer than wide, reniform, proximally directed (Fig. 7A). In cephalic view, distal lobe of caudomarginal projection directed cephalically, as proximal lobe; internal surface swollen, in contact with internal expansion of mesial process (Fig. 7B). Proximal lobe parallel to principal axis of gonopod; internal surface swollen, cephalic margin straight. Mesial

process as triangular laminar expansion; lateral margin ending in two teeth, latero-caudally directed; distal one small, subacute, proximal one larger, strong, acute. Superior border of process slightly concave, extending internally to close apical cavity cephalically, touching internal surface of caudomarginal projection; same border forming central crest of apical cavity to delimit field of spines (Fig. 7B). Inferior border widely convex. In caudal view, caudal surface of mesial process smooth; distal crest widely concave; caudomarginal crest higher than lateral one (Fig. 7D). In apical view, cavity U-shaped, opening of sperm channel in caudal position; field of spines wide, close to lateral crest, with about 50 terminal pore setae, some organized in central tuft; mesial surface armed with hook-shaped spines, caudal, lateral surfaces with spinules (Fig. 7E).

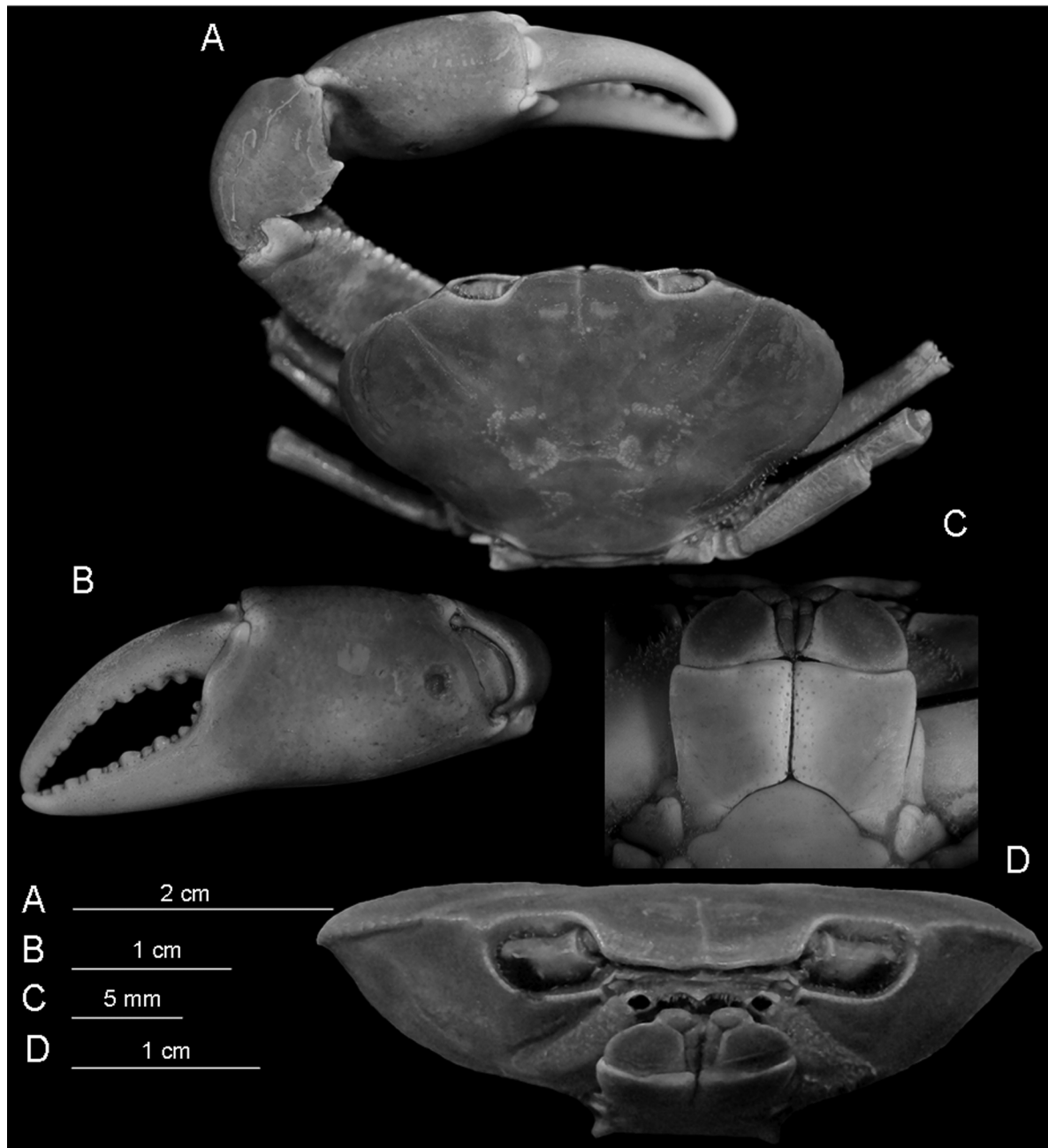


FIGURE 6. *Pseudothelphusa purhepecha* n. sp., male holotype, CNCR 31746: A, dorsal view; B, major chela; C, third maxillipeds; D, frontal view of carapace.

Geographical distribution. Known from several localities in the state of Michoacán: Agua Blanca (19°30'04" N, 100°22'22" W; 1,690 m asl), Municipality of Zitácuaro; El Serpentin in San José Purúa (19°29' N, 100°29' W; 1,460 m asl), Municipality of Jungapeo; Río Frío (19°04'15" N, 101°25' W), Río San José (19°03'30" N, 101°26'01" W), and Río Guayabo (19°04'15" N, 101°26'53" W), Municipality of Turicato; Huiramba (19°32'13" N,

101°26' W), Municipality of Huiramba; 1 km from Tres Palos (18°59' N, 101°41' W), and 1 km from Carámicas (19°02'40" N, 101°38'30" W), Municipality of Ario (García-Madrigal and Bastida-Zavala, 1999). These localities are all part of the Tuxpan River basin, interconnected by small tributaries. The region is characterized by an irregular topography formed principally by the Tuxpan shield and an important number of volcanic cones. The thermal springs in San José Purúa and Agua Blanca are inside aquatic parks, part of the Jungapeo geothermal system (Siebe *et al.* 2007).

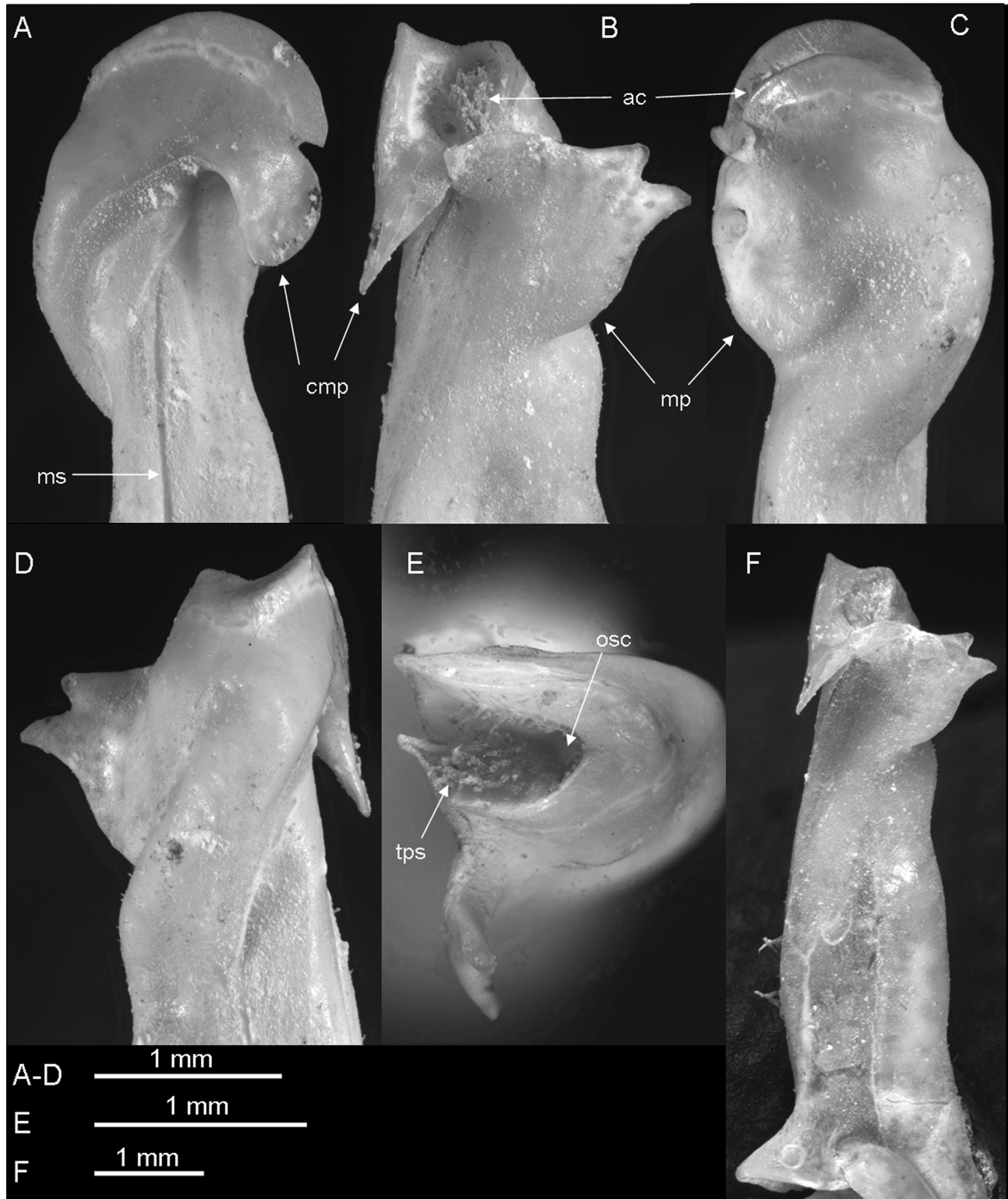


FIGURE 7. *Pseudothelphusa purhepecha* n. sp., male holotype CNCR 31746, left first gonopod: A, mesial view; B, cephalic view; C, lateral view; D, caudal view; E, apical view; F, total cephalic view. Abbreviations: ac, apex cavity; cmp, caudo-marginal projection; mp, mesial process; ms, marginal suture; osc, opening of sperm channel; tps, terminal pore setae.

Etymology. The species name is taken from P'urhepecha, the prehispanic native culture that developed and established through the highlands of NW Michoacán, it is used as a noun in apposition.

Remarks. Few variations were noted among the studied specimens. The shape and number of granules along the anterolateral margin of the carapace varied slightly (22–23 in males, 15–17 in females); the granules vary from rounded to subacute, the latter are more evident in females. The posterior margin of the carapace varies from straight in big adults to slightly concave in smaller crabs, both male and female. The distal tooth of the mesial process of the gonopod appears as a rounded granule in small males, changing to a well-developed tooth in large males.

The mesial process of the gonopod with two teeth on the lateral margin distinguishes the new species from the related *Pseudothelphusa belliana* (Rathbun, 1898: 515, fig. 4). Furthermore, this character relates the new species with *P. nayaritae* Álvarez & Villalobos, 1994, *P. rechingeri* Pretzmann, 1965, *P. lophophallus* Rathbun, 1898, and *P. parbelliana* Álvarez, 1989. It can be distinguished from all of them by the distal lobe of the caudo-marginal projection which is well formed in contrast to the reduction in size seen in *P. parbelliana* or the reduction to a series of small teeth seen in the other three species mentioned. The distribution of morphologically related species to *P. purhepecha* **n. sp.** does not reflect a close geographical distribution; *P. nayaritae*, *P. rechingeri*, and *P. lophophallus* are distributed the states of Nayarit, Durango and Sinaloa, whereas *P. parbelliana* occurs in the Los Tuxtlas region, Veracruz. Instead, *P. purhepecha* **n. sp.** is geographically close to *P. dilatata*, distributed in the Balsas River basin.

Acknowledgements

The first author gratefully acknowledges CONACYT for scholarship 23129 and the Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas (PCB)—UNAM for their support. This contribution is presented in partial fulfillment of the requirements for the PhD degree of JCOE in the PCB-UNAM. The third author thanks CONACYT for funding part of the research presented here through grant 155644 "Processes that create and maintain a high biodiversity in extreme environments: the anchialine systems of Yucatan". We also thank Susana Guzmán Gómez for the technical advice on the photographs of the gonopods, and Eric Moreno and Lilia Millán for taking and editing some of the photographs used in this study. We also thank Martha R. Campos and the Associate Editor for their useful comments on the manuscript.

References

- Álvarez, F. & Villalobos, J.L. (1996) Especie nueva de cangrejo de agua dulce del género *Pseudothelphusa* (Brachyura: Pseudothelphusidae) de Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 67 (2), 297–302.
- Álvarez, F., Villalobos, J.L., Armendáriz, G. & Hernández, C. (2012) Relación biogeográfica entre cangrejos dulceacuícolas y acociles a lo largo de la zona mexicana de transición: reevaluación de la hipótesis de Rodríguez (1986). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 83, 1073–1083.
- Cumberlidge, N., Álvarez, F. & Villalobos, J.L. (2014) Results of the global conservation assessment of the freshwater crabs (Brachyura, Pseudothelphusidae and Trichodactylidae): The Neotropical region, with an update on diversity. *ZooKeys*, 457, 133–157.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.457.6598>
- Cumberlidge, N., Ng, P.K.L., Yeo, D.C.J., Magalhaes, C., Campos, M.R., Álvarez, F., Naruse, T., Daniels, S.R., Esser, L.J., Attipoe, F.Y.K., Clotilde-Ba, F.L., Darwall, W., McIvor, A., Baillie, J.E.M., Collen, B. & Ram, M. (2009) Freshwater crabs and the biodiversity crisis: Importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Conservation*, 142, 1665–1673.
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.038>
- García-Madrugal, M.S. & Bastida-Zavala, J.R. (1998) Variaciones morfométricas de *Pseudothelphusa belliana* (Decapoda: Pseudothelphusidae) en Michoacán, México. *Revista de Biología Tropical*, 46 (4), 921–927.
- Rathbun, M.J. (1898) A contribution to a knowledge of the fresh-water crabs of America. The Pseudothelphusinae. *Proceedings of the United States National Museum*, 21 (1158), 507–537.
<https://doi.org/10.5479/si.00963801.21-1158.507>
- Rodríguez, G. (1982) Les crabes d'eau douce d'Amérique. Famille des Pseudothelphusidae. *Faune Tropicale*, 22, 1–223.

- Rodríguez, G. & Smalley, A.E. (1969) Los cangrejos de agua dulce de México de la familia Pseudothelphusidae (Crustacea, Brachyura). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Ciencias del Mar y Limnología*, 1, 69–112.
- Smalley, A.E. (1964) A terminology for the gonopods of the American river crabs. *Systematic Zoology*, 13, 28–31.
<https://doi.org/10.2307/2411434>
- Villalobos, J.L. (2005) *Sistemática de los cangrejos de agua dulce de México, tribu Pseudothelphusini Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae)*. Análisis filogenético, biogeográfico y descripción de especies nuevas. Ph.D. Dissertation, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 394 pp.
- Villalobos, J.L. & Álvarez, F. (2003) Two new species of freshwater crabs of the genus *Tehuana* (Brachyura: Pseudothelphusidae) from southern Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 23 (1), 223–229.
<https://doi.org/10.1163/20021975-99990329>
- Villalobos, J.L. & Álvarez, F. (2008) Los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae (Decapoda: Brachyura: Eubrachyura) de México, con un apéndice de las especies citadas para América hasta el 2006. In: Álvarez, F. & Rodríguez-Almaraz, G. (Eds.) *Crustáceos de México: Estado Actual de su Conocimiento*, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León, México, pp. 239–300.
- Villalobos, J.L. & Álvarez, F. (2010) Phylogenetic analysis of the Mexican freshwater crabs of the tribe Pseudothelphusini (Decapoda, Brachyura, Pseudothelphusidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 160, 457–481.
<https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2009.00606.x>
- Villalobos, J.L. & Álvarez, F. (2013) Two new genera and three new species of freshwater crabs (Crustacea: Pseudothelphusidae: Potamocarcinini) from Chiapas, Mexico. *Zootaxa*, 3599 (5), 457–470.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3599.5.3>