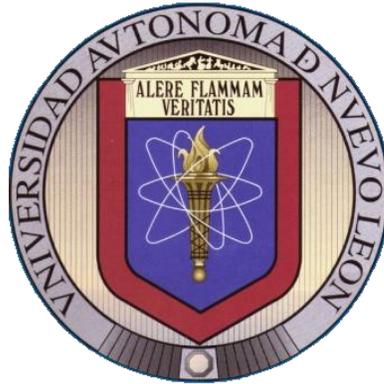


UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



**FILOGEOGRAFÍA DE LOS LANGOSTINOS DEL GÉNERO
MACROBRACHIUM (DECAPODA: PALAEMONIDAE) DE LA PENÍNSULA DE
BAJA CALIFORNIA, MÉXICO.**

POR

HUMBERTO GARCÍA VELAZCO

**Como requisito parcial para obtener el grado de DOCTOR EN CIENCIAS con
especialidad en Manejo de Vida Silvestre y Desarrollo Sustentable**

JULIO DE 2014

APROBACION DE TESIS DOCTORAL POR COMITE DE TESIS
FILOGEOGRAFÍA DE LOS LANGOSTINOS DEL GÉNERO
***MACROBRACHIUM* (DECAPODA: PALAEMONIDAE) DE LA PENÍNSULA DE**
BAJA CALIFORNIA, MÉXICO.

Por

HUMBERTO GARCIA VELAZCO

Comité de tesis

Dr. Gabino A. Rodríguez Almaraz
Director de la tesis interno

Dr. Gopal Murugan
Director de la tesis externo

Dr. Jesús Ángel de León González
Secretario

Dr. Roberto E. Mendoza Alfaro
Vocal

Dr. Alejandro M. Maeda Martínez
Vocal

Dr. Antonio Leija Tristán
Vocal

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi Alma Máter, Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL), Facultad de Ciencias Biológicas, por la oportunidad de realizar mis estudios de doctorado, y al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada No. 1504086.

A mis co-directores de tesis Dr. Gopal Murugan y Dr. Gabino A. Rodríguez Almaraz por su asesoramiento y apoyo permanente para llevar a buen término esta investigación de tesis. Al Comité de Tesis: Dr. Gabino A. Rodríguez Almaraz, Dr. Gopal Murugan, Dr. Jesús Ángel de León González, Dr. Roberto E. Mendoza Alfaro, Dr. Antonio Leija Tristán y Dr. Alejandro M. Maeda Martínez. Al comité tutorial de doctorado: Dra. Susana Favela Lara, Dr. Glafiro Alanís Flores, Dr. José I. González Rojas.

A la Dra. Hortencia Obregón Barboza, responsable del Laboratorio de Carcinología del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. (CIBNOR) por el apoyo técnico brindado en los análisis moleculares, en la construcción de las bases de datos de material de colección, fotografías tomadas, así como sus críticas y comentarios a la presente investigación. A Gopal Murugan y Alejandro Maeda Martínez, por su apoyo incondicional en mi formación profesional, trabajo de campo y laboratorio.

Agradezco a José A. Camacho Durán, Enrique Calvillo Espinoza, Juan C. Sainz Hernández, Francisco Leyva, José I. Camacho Durán, José Moreno García, Ambrosio Hernández de la O., Rosa Hernández Díaz, Jesús Bautista, Lesain Cortes, Jacinto y Ahierzer Hernández Valencia por su asistencia en el campo. A la M.C. Oliva Campos

Torres por su apoyo en la revisión del T4 y T8 en *Macrobrachium* y Gerardo Hernández García del CIBNOR por la edición de las figuras y los mapas.

Al Dr. Fernando Álvarez Noguera y Dr. José Luis Villalobos Hiriart por su autorización para revisar los ejemplares de *Macrobrachium* de la Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Al Dr. Gorgonio Ruiz Campos de la Colección de Vertebrados de la Universidad Autónoma de Baja California, Facultad de Ciencias por facilitar el acceso a los ejemplares de *Macrobrachium* que utilice en este estudio. Al Dr. Ingo S. Wehrtmann y Rita Vargas por el permiso para revisar los ejemplares de *Macrobrachium* durante la visita al Museo de Zoología, Universidad de Costa Rica. Al Dr. Ramiro Román de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por su apoyo bibliográfico.

A la familia Salas Torres por su apoyo y amistad en mis estancias en la ciudad de Monterrey, Nuevo León. Al Dr. Juan Homero López Soto. A mis compañeros y amigos Rodolfo Muñiz Martínez, Rodolfo Garza Flores, Víctor Ortega y Karina Franco. Al estudiante Leonardo García por su apoyo brindado en mi estancia en Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México

A los docentes del doctorado por compartir sus conocimientos.

Este estudio forma parte del Proyecto "Filogeografía de los langostinos del género *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) de la península de Baja California, México". (financiamiento CONACYT No. 62359) bajo responsabilidad del Dr. Gopal Murugan.

ÍNDICE

1.	RESUMEN	1
2.	ABSTRACT	3
3.	INTRODUCCIÓN	4
4.	HIPÓTESIS	6
5.	OBJETIVO	7
	5.1. Objetivo general	7
	5.2. Objetivos particulares	7
6.	ANTECEDENTES	8
	6.1. Sistemática del género <i>Macrobrachium</i> Bate, 1868	8
	6.2. Distribución geográfica de las especies de <i>Macrobrachium</i>	10
	6.3. Filogeografía	12
	6.4. Vicarianza y dispersión	13
	6.5. Marcadores Moleculares	15
	6.6. El uso de marcadores mitocondriales en filogeografía	16
	6.7. Anfidromía	18
7.	MÉTODOS	20
	7.1. Trabajo de campo	20
	7.2. Trabajo de laboratorio y análisis molecular	21
	7.2.1. Revisión taxonómica	21
	7.2.2. Análisis molecular	22
	7.2.2.1. Extracción, amplificación y secuenciación de ADN	22
	7.2.2.2. Diversidad de haplotipos, estructura de la población e historia demográfica	26

7.3.3. Análisis filogenéticos	26
7.4. Definición de especies	27
7.5. Presentación de resultados	29
8. RESULTADOS	30
8.1. <i>M. occidentale</i>	30
8.1.1. Localidad tipo	30
8.1.2. Diagnósis	33
8.1.3. Caracteres morfológicos adicionales	34
8.1.4. Identidad haplotípica	37
8.1.5. Distribución en México	37
8.1.6. Distribución general	39
8.1.7. Material examinado	42
8.2. <i>Macrobrachium americanum</i>	49
8.2.1. Localidad tipo	50
8.2.2. Diagnósis	50
8.2.3. Caracteres morfológicos adicionales	52
8.2.4. Identidad haplotípica	54
8.2.5. Distribución en México	54
8.2.6. Distribución general	58
8.2.7. Material examinado	59
8.3. <i>Macrobrachium digueti</i>	63
8.3.1. Localidad tipo	65
8.3.2. Diagnósis	65

8.3.2.1. Morfotipo <i>digueti</i>	65
8.3.2.2. Morfotipo <i>michoacanus</i>	66
8.3.3. Caracteres morfológicos adicionales	68
8.3.3.1. Morfotipo <i>digueti</i>	68
8.3.3.2. Morfotipo <i>michoacanus</i>	70
8.3.4. Identidad haplotípica	72
8.3.5. Distribución en México	72
8.3.5.1. Morfotipo <i>digueti</i>	72
8.3.5.2. Morfotipo <i>michoacanus</i>	76
8.3.6. Distribución general	79
8.3.6.1. Morfotipo <i>digueti</i>	79
8.3.6.2. Morfotipo <i>michoacanus</i>	80
8.3.7. Material examinado	80
8.3.7.1. Morfotipo <i>digueti</i>	80
8.3.7.2. Morfotipo <i>michoacanus</i>	81
8.4. <i>Macrobrachium olfersii</i>	83
8.4.1. Localidad tipo	85
8.4.2. Diagnósis	85
8.4.2.1 Morfotipo <i>olfersii</i>	85
8.4.2.2. Morfotipo <i>hobbsi</i>	86
8.4.3. Caracteres morfológicos adicionales	88
8.4.3.1. Morfotipo <i>olfersii</i>	88
8.4.3.2. Morfotipo <i>hobbsi</i>	90
8.4.4. Identidad haplotípica	92

8.4.5. Distribución en México	92
8.4.5.1. Morfotipo <i>olfersii</i>	92
8.4.5.2. Morfotipo <i>hobbsi</i>	96
8.4.6. Distribución general	100
8.4.6.1. Morfotipo <i>olfersii</i>	100
8.4.6.2. Morfotipo <i>hobbsi</i>	100
8.4.7. Material examinado	100
8.4.7.1. Morfotipo <i>olfersii</i>	100
8.4.7.2. Morfotipo <i>hobbsi</i>	103
8.5. <i>Macrobrachium tenellum</i>	107
8.5.1. Localidad tipo	109
8.5.2. Diagnósis	109
8.5.3. Caracteres morfológicos adicionales	110
8.5.4. Identidad haplotípica	112
8.5.5. Distribución en México	112
8.5.6. Distribución general	114
8.5.7. Material examinado	117
8.6. Diversidad de haplotipos, estructura de la población e historia demográfica	122
8.6.1. <i>M. occidentale</i>	122
8.6.2. <i>M. americanum</i>	131
8.6.3. <i>M. digueti</i>	135
8.6.4. <i>M. olfersii</i>	139
8.6.5. <i>M. tenellum</i>	146
8.7. Análisis filogenético	152

	8.7.1. <i>M. occidentale</i>	152
	8.7.2. <i>M. americanum</i>	154
	8.7.3. <i>M. digueti</i>	157
	8.7.4. <i>M. olfersii</i>	157
	8.7.5. <i>M. tenellum</i>	160
9.	DISCUSIÓN	163
	9.1. Distribución geográfica	163
	9.2. Especies del área de estudio	166
	9.3. Morfología	167
	9.4. Filogeografía	169
10.	CONCLUSIONES	176
11.	LITERATURA CITADA	179
12.	APÉNDICE 1. Material analizado	204
13.	APÉNDICE 2. Publicación	237
15.	APÉNDICE 3. Resumen curricular	260

LISTA DE TABLAS

Tabla	Páginas
<p>I. Distribución geográfica de 17 haplotipos del gen 16S ADNr (479 pb de longitud) de <i>Macrobrachium occidentale</i> Holthuis, 1950, obtenidos de 71 individuos, 30 de cuatro cuencas hidrológicas de la Península de Baja California y 41 de nueve cuencas del continente de la vertiente del pacífico mexicano distribuidas en los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero, y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la Península son: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, y PEC = Plutarco E. Calles. Las cuencas hidrológicas del continente son: RM = Río Mayo 3, RS = Río Sinaloa 2, RE = Río Elota, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2, y RV = Río Verde. El número de individuos encontrados para cada haplotipo en las cuencas se indica entre corchetes.</p>	124
<p>II. Distribución geográfica de 49 haplotipos del gen COI (564 pb de longitud) de <i>Macrobrachium occidentale</i> Holthuis, 1950 obtenidos de 71 individuos, 30 de cuatro cuencas de la Península de Baja California y 41 de nueve cuencas de la vertiente del pacífico mexicano distribuidas en los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la península son: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, y PEC = Plutarco E. Calles. Las cuencas hidrológicas del continente son M = Río Mayo 3, RS = Río Sinaloa 2, RE = Río Elota, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2, and RV = Río Verde. El número de individuos de cada haplotipo encontrado en las cuencas está indicado entre corchetes.</p>	126
<p>III. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de secuencias parciales de los genes 16S y COI de individuos de <i>Macrobrachium occidentale</i> Holthuis, 1950 de cuatro cuencas hidrológicas de la Península de Baja California como un grupo, y de nueve cuencas de la vertiente del pacífico mexicano como otro grupo, realizado con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier <i>et al.</i>, 2010).</p>	129
<p>IV. Distribución geográfica de 15 haplotipos del gen 16S (491 pb de longitud) de <i>Macrobrachium americanum</i> Bate, 1868 obtenidos de 70 individuos, 22 de siete cuencas de la Península de Baja California y 48</p>	

de 12 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano distribuidas en los estados de Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la península son: TS = Todos Santos, PES = Pescaderos, PEC = Plutarco E. Calles, SJC = San José del Cabo, SAN = Santiago, LAP = La Paz, MUL = Mulegé. Las cuencas hidrológicas de la vertiente continental mexicana son: RF = Río Fuerte 2, RS = Río Sinaloa 2, RCU = Río Culiacán, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RBB = Río Bajo Balsas, RCO = Río Coyuca 2, LC = Laguna de Coyuca, RV = Río Verde y RTO = Río Tonameca 2. El número de individuos de los haplotipos encontrados en las cuencas están indicados entre corchetes.

132

V. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de secuencias parciales del gen 16S de individuos de *Macrobrachium americanum* Bate, 1868 de siete cuencas hidrológicas de la Península de Baja California como un grupo, y de 12 cuencas hidrológicas del la vertiente continental del pacífico mexicano como otro grupo, realizado con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010).

134

VI. Distribución geográfica de 15 haplotipos del gen 16S (491 pb de longitud) de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) obtenidos de 79 individuos, 37 de siete cuencas de la Península de Baja California, y 42 de siete cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano, distribuidas en los estados de Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la península son: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, STS = Todos Santos, PES = Pescaderos, PEC = Plutarco E. Calles, LAP = La Paz, SJC = San José del Cabo. Las cuencas hidrológicas de la vertiente continental mexicana son: RPIA = Río Piaxtla 2, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2, RV = Río Verde. El número de individuos de los haplotipos encontrados en las cuencas están indicados entre corchetes.

136

VII. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de las secuencias parciales del gen 16S de individuos de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) de siete cuencas hidrológicas de la Península de Baja California como un grupo, y de siete cuencas hidrológicas del la vertiente continental del pacífico mexicano como otro grupo, realizado con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010).

138

VIII. Distribución geográfica de 54 haplotipos del gen 16S (480 pb de longitud) de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) obtenidos de 193 individuos, 64 de nueve cuencas de la Península de Baja California, y 132 de 16 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano. Distribuidas en los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco,

Guerrero y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la península son: LPU = La Purísima, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, PES = Pescaderos, PEC = Plutarco E. Calles, MUL = Mulegé, LP = La Paz, SJC = San José del Cabo Las cuencas hidrológicas de la vertiente continental mexicana son: RM = Río Mayo 3, RS = Río Sinaloa 2, MOC = Río Mocorito, RC = Río Culiacán, RE = Río Elota, RPIA = Río Piaxtla 2, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RCA = Río Cañas 2, RSP = Río San Pedro-Desembocadura, RH = Río Huaynamota, RAI Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2 y RV = Río Verde. El número de individuos de los haplotipos encontrados en las cuencas está indicado entre corchetes.

141

IX. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de secuencias parciales del gen 16S de individuos de *Macrobrachium olfersii* (Wiegman, 1836) de nueve cuencas hidrológicas de la Península de Baja California como un grupo, y de 16 cuencas hidrológicas de la vertiente continental del pacífico mexicano como otro grupo, realizado con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010).

145

X. Distribución geográfica de 11 haplotipos del gen 16S (491 pb de longitud) de *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871), obtenidos de 103 individuos, 39 de ocho cuencas de la Península de Baja California, y 64 de 13 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano, distribuidas en los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la península son: LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, PES = Pescaderos, SA = Santa Águeda, MUL = Mulegé, LOR = Loreto, CP = Cabo Pulmo, SJC = San José del Cabo Las cuencas hidrológicas de la vertiente continental mexicana son: RY = Río Yaqui 3, RM = Río Mayo 3, RS = Río Sinaloa 2, RE = Río Elota, RPIA = Río Piaxtla 2, RB = Río Baluarte 2, RCA = Río Cañas 2, RSP = Río San Pedro-Desembocadura, RAI Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RSN-C = Río Cuitzmala, RCO = Río Coyuca 2 y RV = Río Verde. El número de individuos de los haplotipos encontrados en las cuencas está indicado entre corchetes.

148

XI. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de secuencias parciales del gen 16S de individuos de *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) de ocho cuencas hidrológicas de la Península de Baja California como un grupo, y de 13 cuencas hidrológicas de la vertiente continental del pacífico mexicano como otro grupo, realizado con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010).

151

LISTA DE FIGURAS

Figuras	Páginas
<p>1. <i>Macrobrachium occidentale</i> Holthuis, 1950. A, Macho de la región del continente de México, El Colomo, cuenca, Río Ameca Ixtapa B, Nayarit (CIB 1016), escala de la barra = 9 mm; B, Macho de la Península de Baja California, San Pedro de la Presa, cuenca Santa Rita, Baja California Sur, México (CIB 1020), escala de la barra = 14.5 mm</p>	31
<p>2. Macho adulto de <i>Macrobrachium occidentale</i> Holthuis, 1950 de la península de Baja California, Rancho Las Cuevas, cuenca Las Pocitas-San Hilario, Baja California Sur, México (CIB1004). A, parte anterior del cuerpo en vista dorsal; B, quela mayor del segundo par de pereopodos en vista lateral; C, quela mayor del segundo par de pereopodos en vista ventral; D, quela menor del segundo par de pereopodos en vista lateral izquierda. Escala de las barras = 14 mm.</p>	32
<p>3. Macho y hembra de <i>Macrobrachium occidentale</i> Holthuis, 1950 de la península de Baja California, San Pedro de la Presa, cuenca Santa Rita, Baja California Sur, México (CIB 1020). A, pico interocular con el ápice truncado de un macho en vista anterior; B, vista aumentada de A; C, esternito torácico 8 (T8) de un macho mostrando los lóbulos unidos en vista ventral; D, 8 T8 de una hembra mostrando los lóbulos ampliamente separados en vista ventral; E, esclerito inter-uropodal de un macho con una bien desarrollada carina preanal en vista ventral; F, carina preanal, carina en vista lateral izquierda mostrando la seta dorsal.</p>	35
<p>4. Fotografías tomadas en microscopio estereoscopio del esternito torácico 4 de machos de las siete especies de <i>Macrobrachium</i> de México. A, C, E, G, I, K, M y O, en vista anterior; B, D, F, H, J, L, N y P, en vista posterior. A-D, <i>M. occidentale</i> Holthuis, 1950. A-B, <i>M. occidentale</i> de Santa María Toris, cuenca de Santa Rita, Baja California Sur (CIB 1007, CL = 24.9 mm); C-D, <i>M. occidentale</i> de La Huerta, cuenca Río Purificación, Jalisco (CIB 1018, CL = 20.8 mm). E-F, <i>M. americanum</i> Bate, 1868 de Rancho Huatamote, cuenca Las Pocitas-San Hilario, Baja California Sur (CIB 1024, CL = 27.5 mm). G-H, <i>M. tenellum</i> (Smith, 1871) de cuenca La Poza, Todos Santos, Baja California Sur (CIB 1028, CL = 50.3 mm). I-J, <i>M. digueti</i> (Bouvier, 1895) de La Poza, cuenca Todos Santos, Baja California Sur (CIB 1027, CL = 19.3 mm). K-L, <i>M. michoacanus</i> Nates y Villalobos, 1990 de Rancho Huatamote, cuenca Las Pocitas-San Hilario, Baja California Sur (CIB 1026, CL = 24.4 mm). M-N, <i>M. olfersii</i></p>	

- (Wiegmann, 1836) de Villa Unión 2, cuenca Río Presidio 2, Sinaloa (CIB 1029, CL = 25.2 mm). O-P, *M. hobbsi* Nates y Villalobos, 1990 de Rancho Huatamote, cuenca Las Pocitas-San Hilario, Baja California Sur (CIB 1025, CL = 19.2 mm). Escala de barra = 0.25 mm. 36
5. Distribución geográfica de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950. Las esferas solidas representan los registros de las especies en América Central. Los cuadrados sólidos representan los registros de las especies en México. Los cuadrados vacios representan áreas muestreadas sin registro de especies. El área sombreada muestra la distribución disyunta del género *Macrobrachium* a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés). 40
6. *Macrobrachium americanum* Bate, 1868. A, Macho de la península de Baja California, Canales Todos Santos, cuenca Todos Santos, Baja California Sur (CIB-1039), escala de la barra = 8.6 mm. B, Hembra de la vertiente del pacífico mexicano, río Viejo, cuenca Río Verde, Oaxaca (CIB-1063), escala de la barra = 15.6 mm. 50
7. Macho (B, C, E y F) y hembra (A y D) *M. americanum*, Bate, 1868, de río Viejo, cuenca de Río Verde, Oaxaca, de la vertiente continental del pacífico mexicano. A, ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular en vista lateral. C, esternito torácico 8 (T8) de un macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, T8 de una hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados. E y F, esclerito inter-uropodal en vista ventral con carina pre-anal bien desarrollada. 53
8. Distribución geográfica de *Macrobrachium americanum* Bate, 1868. Las estrellas representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos sólidos representan los registros previos de la especie en México. El área sombrada muestra la distribución disyunta del género *Macrobrachium* a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés). 56
9. *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895), morfotipo *digueti*. A, Macho de la península de Baja California, San Pedro de la Presa, cuenca Santa Rita, Baja California Sur (CIB-1103), escala de la barra = 14.2 mm. B, Macho de la vertiente continental del pacífico mexicano, Aguas Blancas, cuenca Río Coyuca 2, Guerrero (CIB-1130), escala de la barra = 9.3 mm. 64
10. *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) morfotipo *michoacanus*. A, Hembra de la península de Baja California; Poza Todos Santos, cuenca

Todos Santos, Baja California Sur (CIB-1117), escala de la barra = 7.4 mm. B, Macho de la vertiente continental del pacífico mexicano, Aguas Blancas, Cuenca Río Coyuca 2, Guerrero (CIB-1130), escala de la barra = 7.1 mm.

67

11. Machos y hembra de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895), morfotipo *digueti*. Macho (A,B, E, y F) de Boca de La Sierra, de la cuenca San José del Cabo en la Península de Baja California. Macho (C) y hembra (D) de El Colomo, cuenca Río Ameca Ixtapa B, Nayarit, en la vertiente continental del pacífico mexicano. A, Ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular de un macho en vista lateral. C y E, esternito torácico 8 (T8) de un macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, T8 de una hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados. F, esclerito inter-uropodal de macho en vista ventral con carina pre-anal bien desarrollada.

69

12. Macho y hembra de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) morfotipo *michoacanus*. Macho (C) de San Pedrito, cuenca Pescaderos y hembra (A, B, D, E y F) de La Poza Todos Santos, cuenca Todos Santos, Baja California Sur de la Península de Baja California. A, ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular de una hembra en vista lateral. C, esternito torácico 8 (T8) de un macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, T8 de una hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados. E y F, esclerito inter-uropodal de hembra en vista ventral con carina pre-anal bien desarrollada.

71

13. Distribución geográfica de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895), morfotipo *digueti*. Los pentágonos representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos representan los registros previos en México. El área sombreada muestra la distribución disyunta del género *Macrobrachium* a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés).

74

14. Distribución geográfica de *Macrobrachium digueti*, morfotipo *michoacanus*. Las estrellas representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos vacíos representan los registros previos en México. El área sombreada muestra la distribución disyunta del género *Macrobrachium* a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés).

77

15. *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), morfotipo *olfersii*. A, Macho de la península de Baja California, Poza Todos Santos, cuenca

- Todos Santos, Baja California Sur (CIB-1133), escala de la barra = 12.9 mm. B, Macho de la vertiente continental del pacífico mexicano, río Viejo, cuenca Río Verde, Oaxaca (CIB-1098), escala de la barra = 8.7 mm. 84
16. *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), morfotipo *hobbsi*. A, Macho de la península de Baja California, San Pedro de la Presa, cuenca Santa Rita, Baja California Sur (CIB-821), escala de la barra = 6.9 mm. B, Macho de la vertiente continental del pacífico mexicano, El Colomo, Cuenca Río Ameca Ixtapa B, Nayarit (CIB-1183), escala de la barra = 8.0 mm. 87
17. Macho y hembra de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), morfotipo *olfersii*. Macho (B, C, y E) y hembra (A y D) de Todos Santos, cuenca Todos Santos, Baja California Sur, en la Península de Baja California. A, ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular de un macho en vista lateral. C, esternito torácico 8 (T8) de un macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, T8 de una hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados. E, esclerito inter-uropodal de macho en vista ventral con carina pre-anal bien desarrollada. 89
18. Machos y hembra de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), morfotipo *hobbsi*. Macho (A, B, y C) de San Isidro, cuenca La Purísima, BCS, en la Península de Baja California. Macho (E) de río Viejo, cuenca Río Verde, Oaxaca, y hembra (D) de Echoropo, cuenca Río Mayo 3, Sonora, en la vertiente continental del pacífico mexicano. A, ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular de un macho en vista lateral. C, esternito torácico 8 (T8) de un macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, T8 de una hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados, esclerito inter-uropodal de macho en vista ventral con carina pre-anal bien desarrollada. 91
19. Distribución geográfica de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), morfotipo *olfersii*. Los triángulos representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos vacíos representan los registros previos en México. El área sombreada muestra la distribución disyunta del género *Macrobrachium* a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés). 94
20. Distribución geográfica de *Macrobrachium olfersii*, morfotipo *hobbsi*. Los círculos sólidos representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos vacíos representan los registros previos en México. El área sombreada muestra la

- distribución disyunta del género *Macrobrachium* a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés). 98
21. *Macrobrachium tenellum* Smith, 1871. A, Macho de la península de Baja California, Santa Rosalía, cuenca Santa Águeda, Baja California Sur (CIB-1068), escala de la barra = 16.5 mm. B, Macho de la vertiente continental del pacífico mexicano, Laguna de Coyuca, cuenca Laguna de Coyuca, Guerrero (CIB-1096), escala de la barra = 14.9 mm. 108
22. Macho y hembra de *M. tenellum* (Smith,1871). Macho (C) de río Viejo, cuenca de Río Verde, Oaxaca, y hembra (F) de los Salazares, cuenca Río Huaynamota, Nayarit, en la vertiente continental del pacífico mexicano. A, ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular de un macho en vista lateral. C, esternito torácico 8 (T8) de un macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, esternito torácico 8 (T8) de una hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados. E y F, esclerito inter-uropodal de hembra y macho en vista ventral con carina pre-anal ausente. 111
23. Distribución geográfica de *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871). Los rombos representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos representan los registros previos en México. El área sombreada muestra la distribución disyunta del género *Macrobrachium* a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés). 115
24. Red de haplotipos (método Median-joining) de 16S DNAr de *Macrobrachium occidentale*. Haplotipos derivados de 13 cuencas están presentados por colores, el tamaño del nodo es proporcional al número de individuos con cada haplotipo. Los pasos mutacionales son indicados por puntos negros a lo largo de las ramas de la red y la red del programa inferidos en puntos blancos. Las cuencas hidrológicas de la península: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, y PEC = Plutarco E. Calles. Las cuencas hidrológicas del continente: RM = Río Mayo 3, RE = Río Elota, RS = Río Sinaloa 2, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2, y RV = Río Verde. 125
25. Red de haplotipos (método Median-joining) basado en los haplotipos del gen COI de *Macrobrachium occidentale*. Los haplotipos derivados de 13 cuencas están representados por colores, el tamaño del nodo es proporcional al número de individuos de cada haplotipo. Los pasos

mutacionales son indicados por puntos negros a lo largo de las ramas de la red y la red del programa inferidos en puntos blancos. Las cuencas hidrológicas de la península: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, y PEC = Plutarco E. Calles. Las cuencas hidrológicas del continente: RM = Río Mayo 3, RE = Río Elota, RS = Río Sinaloa 2, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2, y RV = Río Verde.

128

26. Curva de distribución observada (Obs) del análisis de desajuste (raggedness index) frecuencia de diferencia de parejas entre haplotipos y la esperada (Exp) bajo la hipótesis de una población en expansión.

130

27. Red de haplotipos de 70 individuos de *Macrobrachium americanum* con 15 haplotipos de 16S, de los cuales 22 secuencias se presentan en siete cuencas, de la península de Baja California y 48 se presentan en 12 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano. Las mutaciones se indican con puntos negros a lo largo de las ramas de la red de haplotipos. Las cuencas de la Península de Baja California: TS = Todos Santos; PES = Pescadores; PEC = Plutarco E. Calles; MUL = Mulegé; LP = La Paz; SAN = Santiago; SJC = San José del Cabo. Las cuencas de la vertiente continental del Pacífico mexicano: RF = Río Fuerte 2; RS = Río Sinaloa 2; RC = Río Culiacán; RP = Río Presidio 2; RB = Río Baluarte 2; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RPU = Río Purificación; RBB = Río Bajo Balsas; RCO = Río Coyuca 2; LC = Laguna de Coyuca; RV = Río Verde y RTO = Río Tonameca 2. Cada círculo representa un haplotipo único. El tamaño de cada círculo se relaciona con el número de frecuencias de cada haplotipo. Hay un nódulo central y las puntas de la red señalan haplotipos únicos y recientes. Existe un solo paso mutacional entre los haplotipos, excepto en el haplotipo 2 donde hay dos pasos mutacionales.

133

28. Red de haplotipos de 79 individuos de *Macrobrachium digueti*, morfotipo, *digueti* y morfotipo *michoacanus* con 15 haplotipos de 16S, de los cuales 37 secuencias están presentes en siete cuencas, de la Península de Baja California y 42 secuencias en siete cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano. Las mutaciones se indican con puntos negros a lo largo de las ramas de la red de haplotipos. Las cuencas de la Península de Baja California: SR = Santa Rita; LP-SH = Las Pocitas-San Hilario; TS = Todos Santos; PES = Pescadores; PEC = Plutarco E. Calles; La Paz; SJC = San José del Cabo. Las cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano: RPIA = Río Piaxtla 2; RP = Río Presidio 2; RB = Río Baluarte 2; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RPU = Río Purificación; RCO = Río Coyuca 2 y RV = Río Verde. Cada círculo representa un haplotipo único. El tamaño de cada círculo se relaciona con el número de frecuencias de cada haplotipo. Hay un

nódulo central y las puntas de la red señalan haplotipos únicos y recientes. Existe un solo paso mutacional entre los haplotipos, excepto en el haplotipo 6 donde hay dos pasos mutacionales.

137

- 29.** Red de haplotipos de 193 secuencias de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) morfotipo *olfersii* y morfotipo *hobbsi* con 54 haplotipos del gen 16S, de los cuales 64 secuencias están presentes en nueve cuencas de la Península de Baja California y 132 se presentan en 16 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano. Las mutaciones se indican con puntos negros a lo largo de las ramas de la red de haplotipos. Las cuencas de la Península de Baja California: LPU = La Purísima; SR = Santa Rita; LP-SH = Las Pocitas-San Hilario; TS = Todos Santos; PES = Pescadores; PEC = Plutarco E. Calles; MUL = Mulegé; La Paz; SJC = San José del Cabo. Las cuencas de la vertiente continental del Pacífico mexicano: RM = Río Mayo 3; RS = Río Sinaloa 2; MOC = Río Mocorito; RC = Río Culiacán; RE = Río Elota; RPIA = Río Piaxtla 2; RP = Río Presidio 2; RB = Río Baluarte 2; RCA = Río Cañas 2; RSP = Río San Pedro-Desembocadura; RH = Río Huaynamota; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RPU = Río Purificación; RCO = Río Coyuca 2 y RV = Río Verde. Cada círculo representa un haplotipo único. El tamaño de cada círculo se relaciona con el número de frecuencias de cada haplotipo. Hay un nódulo central y las puntas de la red señalan haplotipos únicos y recientes. Existe un solo paso mutacional entre los haplotipos. Excepto en H19, H34, y H47.

144

- 30.** Red de haplotipos de 103 individuos de *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) con 11 haplotipos del gen 16S, de los cuales 39 están presentes en ocho cuencas, de la Península de Baja California y 64 individuos en 13 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano. Las mutaciones se indican con puntos negros a lo largo de las ramas de la red de haplotipos. Las cuencas de la Península de Baja California: LP-SH = Las Pocitas-San Hilario; TS = Todos Santos; PES = Pescadores; SA = Santa Águeda; MUL = Mulegé; LOR = Loreto; CP = Cabo Pulmo; SJC = San José del Cabo. Las cuencas de la vertiente continental del Pacífico mexicano: RY = Río Yaqui 3; RM = Río Mayo 3; RS = Río Sinaloa 2; RE = Río Elota; RPIA = Río Piaxtla 2; RB = Río Baluarte 2; RCA = Río Cañas 2; RSP = Río San Pedro-Desembocadura; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RPU = Río Purificación; RSN-C = Río Cuitzmala, RCO = Río Coyuca 2 y RV = Río Verde. Cada círculo representa un haplotipo único. El tamaño de cada círculo se relaciona con el número de frecuencias de cada haplotipo. Hay un nódulo central y las puntas de la red señalan haplotipos únicos y recientes. Existe un solo paso mutacional entre los haplotipos, excepto en el haplotipo 11, con dos pasos mutacionales.

150

31. Relaciones filogenéticas de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950 con otras especies de *Macrobrachium* presentado en un árbol de MrBayes del análisis de las secuencias parciales de 16S–COI. El número encima de los nodos representan bootstrap valores de máxima parsimonia y máxima verosimilitud; los números abajo de los nodos representan la probabilidad posterior de MrBayes. Bootstrap, los valores < 50 están indicados como “-”. RCO = Río Coyuca 2, RM = Río Mayo 3, RE = Río Elota, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RB = Río Baluarte 2, RP = Río Presidio 2, RPU = Río Purificación, RV = Río Verde, SR = Santa Rita, PEC = Plutarco E. Calles. BCP = Península de Baja California y MM = Continente de México. 153
32. Relaciones filogenéticas de las especies de *Macrobrachium* de la vertiente del pacífico mexicano con otras especies de *Macrobrachium* presentado en un árbol de Máxima Parsimonia de 21 secuencias parciales del gen 16S. El número encima de los nodos representan los valores de repeticiones. Las secuencias del haplotipo dominante son: *M. americanum* hap 1 (representado por 64.2% de individuos); *M. digueti* hap 1 (representado por 72.1% de individuos); *M. occidentale* hap 13 (representado por 71.8% de individuos); *M. olfersii* hap 2 (representado por 65% de individuos); *M. tenellum* hap 1 (representado por 28% de individuos). Como grupos internos secuencias del Gen Bank del continente americano: *M. acanthurus*, *M. amazonicum* *M. americanum*, *M. brasiliense*, *M. borellii*, *M. carcinus*, *M. crenulatum* *M. digueti*, *M. faustinum*, *M. hancocki* *M. heterochirus* y *M. jelskii*. Como grupo externo *Exopalaemon carinicaudata*, *E. modestus* y *E. orientis*. 153
33. Relaciones filogenéticas de las especies de *Macrobrachium* de la vertiente del pacífico mexicano con otras especies de *Macrobrachium* presentado en un árbol de Máxima verosimilitud de 21 secuencias parciales del gen 16S. El número encima de los nodos representan los valores de repeticiones. Las secuencias del haplotipo dominante son: *M. americanum* hap 1 (representado por 64.2% de individuos); *M. digueti* hap 1 (representado por 72.1% de individuos); *M. occidentale* hap 13 (representado por 71.8% de individuos); *M. olfersii* hap 2 (representado por 28% de individuos); *M. tenellum* hap 1 (representado por 65% de individuos). Como grupos internos secuencias del Gen Bank del continente americano: *M. acanthurus*, *M. amazonicum* *M. americanum*, *M. brasiliense*, *M. borellii*, *M. carcinus*, *M. crenulatum* *M. digueti*, *M. faustinum*, *M. hancocki* *M. heterochirus* y *M. jelskii*. Como grupo externo *Exopalaemon carinicaudata*, *E. modestus* y *E. orientis*. 158
34. Relaciones filogenéticas de las especies de *Macrobrachium* de la vertiente del pacífico mexicano con otras especies de *Macrobrachium*

presentado en un árbol de Inferencia Bayesiana de 21 secuencias parciales del gen 16S. El número encima de los nodos representan los valores de repeticiones. Las secuencias del haplotipo dominante son: *M. americanum* hap 1 (representado por 64.2% de individuos); *M. digueti* hap 1 (representado por 72.1% de individuos); *M. occidentale* hap 13 (representado por 71.8% de individuos); *M. olfersii* hap 2 (representado por 28% de individuos); *M. tenellum* hap 1 (representado por 65% de individuos). Como grupos internos secuencias del Gen Bank del continente americano: *M. acanthurus*, *M. amazonicum*, *M. americanum*, *M. brasiliense*, *M. borellii*, *M. carcinus*, *M. crenulatum*, *M. digueti*, *M. faustinum*, *M. hancocki*, *M. heterochirus* y *M. jelskii*. Como grupo externo *Exopalaemon carinicaudata*, *E. modestus* y *E. orientis*.

1. RESUMEN

La Península de Baja California es la segunda más grande y la más geográficamente aislada del mundo. En los últimos cuatro a cinco millones de años se originó tectónicamente esta península, sufriendo a lo largo de su historia importantes transformaciones ecológicas. El Golfo de California (Mar de Cortés) es un largo y estrecho mar que se formó hace tres millones de años, sin embargo las actuales condiciones ambientales de la península se formaron durante el Plioceno tardío al Pleistoceno. Siete especies morfológicas de langostinos de *Macrobrachium* han sido registradas en las costas del pacífico continental mexicano, mientras que en la Península de Baja California han sido reportadas seis de ellas. *M. americanum*, *M. digueti*, *M. hobbsi*, *M. michoacanus*, *M. olfersii* y *M. tenellum*. El objetivo de esta investigación es contribuir a la sistemática de estas especies del pacífico mexicano, primero, a través de una revisión de la morfología taxonómica y de su distribución geográfica, segundo, por medio de análisis genéticos de fragmentos de los genes mitocondriales 16S ARN ribosomal y Citocromo Oxidasa I determinar si las poblaciones de la península forman linajes genéticos particulares o pertenecen a la misma identidad de la vertiente continental del pacífico mexicano. Los resultados sustentan el primer registro de *M. occidentale* para la península. Así mismo, los análisis morfológicos confirman la presencia de las siete especies morfológicas, sin embargo los resultados moleculares demuestran la presencia de sólo cinco linajes genéticos nivel especie en ambas regiones. Las poblaciones estudiadas de las cinco especies comparten haplotipos en ambas regiones, por lo tanto la filogeografía de los langostinos de la península de Baja

California se explica mejor por procesos de dispersión oceánica que por eventos de vicarianza.

2. ABSTRACT

The Baja California Peninsula is the second largest and most geographically isolated peninsula in the world. It has undergone unique tectonic and ecological transformations in the last four to five million years. The peninsula is separated from the mainland of Mexico by the Gulf of California which is a long, narrow sea and was formed three million years ago. However the current environmental conditions of the peninsula were formed during the late Pliocene to Pleistocene. Seven morphological species of freshwater shrimp *Macrobrachium* have been recorded in the continental Mexican Pacific coast whereas six of them have been reported in the Baja California peninsula: *M. americanum*, *M. digueti*, *M. hobbsi*, *M. michoacanus*, *M. olfersii* and *M. tenellum*. The objective of this study is to contribute to the systematics of the genus *Macrobrachium*, first by carrying out a review of the taxonomic morphology and geographical distribution of the species in the Pacific Coast of Mexico. Second, through genetic analysis of fragments of 16S ribosomal RNA and Cytochrome Oxidase I determine if populations of *Macrobrachium* occurring in the peninsula belong to the same genetic identity of those found in the Pacific continental slope of Mexico. The first record of *M. occidentale* in the peninsula. Similarly, morphological analyzes confirmed the presence of only five genetic lineages of species in both regions. This study also showed that five species in the both regions, share haplotypes, therefore, the phylogeography of freshwater shrimps in the Baja California peninsula is best explained by the processes of dispersion rather than vicariance events.

3. INTRODUCCIÓN

Los langostinos del género *Macrobrachium* son de los crustáceos de agua dulce más conocidos no sólo por el número de especies, sino también por su amplia distribución geográfica e importancia comercial (Murphy y Austin, 2005). El grupo comprende más de 200 especies que se distribuyen preferentemente en cuerpos de agua dulce y cerca de los estuarios (Murphy y Austin, 2005). En México, 22 especies del género *Macrobrachium* están presentes, de las cuales seis están registradas para la península de Baja California (Hernández *et al.*, 2007). Esta península está situada en el noroeste del país y es considerada mundialmente como la segunda más larga y la más aislada geográficamente (Grismer, 2000). A la fecha, no existen estudios sobre la biogeografía histórica de los langostinos del género *Macrobrachium* que ocurren en la península de Baja California.

Los langostinos pertenecen a la familia Palaemonidae y se encuentran entre los camarones más abundantes y diversos que habitan en agua dulce y salobre, tanto en aguas templadas como tropicales (Wicksten, 1983). La presencia de los langostinos del género *Macrobrachium* en la península de Baja California fue reportado desde 1780, pero el primer reporte formal fue publicado por Lockington (1878) quién registró a *M. tenellum* del oasis de Mulegé. Posteriormente, Bouvier (1895) reportó a *M. americanum*, *M. digueti* y *M. tenellum* también de Mulegé, y señaló a este oasis como localidad tipo de *M. digueti*. Las hipótesis de la presente investigación plantean que la presencia de poblaciones de *Macrobrachium* en la península de Baja California puede explicarse bajo dos escenarios históricos. Uno de ellos, por un proceso de vicarianza, las poblaciones de las especies llegaron a estar separadas de las formas ancestrales por la separación física

de la península, así las poblaciones actuales representan linajes particulares. El otro escenario por un proceso de dispersión, la distribución actual de las poblaciones podría ser debido a la dispersión de individuos de uno o más sitios ancestrales ubicados en la parte continental de México. El objetivo del presente trabajo es estudiar la biogeografía histórica de las especies del género *Macrobrachium* de la península de Baja California con base en el examen de las hipótesis de vicarianza y de dispersión utilizando aproximaciones moleculares y morfológicas, para lo cual: 1. Se realizaron recolectas en cuencas hidrológicas y zonas costeras de la península de Baja California y de la vertiente continental del pacífico mexicano. Los ejemplares recolectados fueron determinados taxonómicamente. 2. Se obtuvo ADN mitocondrial y se amplificaron fragmentos de los genes 16S y COI. 3. Se determinaron los haplotipos, las distancias genéticas y se infirieron las relaciones filogenéticas.

4. HIPÓTESIS

La presencia de poblaciones de *Macrobrachium* en la península de Baja California puede explicarse por dos escenarios históricos:

4.1 Proceso de vicarianza: las poblaciones de la península son relictos y representan linajes genéticamente diferenciados.

4.2 Proceso de dispersión: las poblaciones de la península son extensiones recientes o actuales de las poblaciones presentes en la vertiente continental del pacífico mexicano, por lo tanto no representan linajes genéticamente diferenciados.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Establecer la biogeografía histórica de las especies del género *Macrobrachium* de la península de Baja California con base en el estudio de las hipótesis de vicarianza y de dispersión utilizando aproximaciones moleculares y morfológicas.

5.2 Objetivos particulares

5.2.1 Realizar una revisión sistemática con base en un análisis taxonómico y el estudio de la distribución geográfica de las especies del género *Macrobrachium* en la vertiente del pacífico mexicano.

5.2.2 Establecer el origen probable de la distribución actual contrastando las hipótesis de vicarianza y de dispersión.

5.2.3 Analizar las probables relaciones filogenéticas intra e inter especies como indicadores de la historia de las poblaciones e inferir los niveles de conectividad.

6.0 ANTECEDENTES

6.1. Sistemática del género *Macrobrachium* Bate, 1868

El género *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonidae) es bien conocido debido al número de especies que presenta y a su amplia distribución geográfica e importancia comercial (Holthuis, 1952; Murphy y Austin, 2005). Se distribuye en las regiones tropicales y subtropicales y comprende alrededor de 246 especies (Jayachandran, 2001; De Grave y Fransen, 2011). La diversidad más grande se encuentra en la región del indo-pacífico, en particular en India, Sureste de Asia y América Central (Murphy y Austin, 2005). Bate (1868) describió el género *Macrobrachium* con las siguientes características: el caparazón presenta un rostro desarrollado y armado con dientes, espinas hepáticas y antenular, con canal branquiestegal, telson con dos pares de espinas dorsales y dos pares de espinas posteriores, mandíbulas con palpo triarticular, exópodos en todos los maxilípedos, pleurobranquias en el tercer maxilípedo y en todos los periopodos, patas de los tres últimos pares con dáctilos simples, palma del quinto par de patas provisto de numeroso surcos transversales con setas en margen posterior distal, y el primer pleópodo sin apéndice interna. Se distingue de otros palaemonidos por las siguientes características: caparazón con rostro saliente, mandíbulas presentan un proceso molar provisto con un palpo triarticular, primer par de periópodos quelados y finos tan largos como el caparazón, segundo par de periópodos quelados y a menudo más largos que el cuerpo total del ejemplar, los tres pares de periópodos restantes son simples, telson triangular, terminando en punta (Holthuis, 1952; Hernández *et al.*, 2007). La taxonomía vigente del género *Macrobrachium* se basa principalmente en la morfología tradicional revisada por

Holthius (1950, 1952). Los caracteres morfológicos más utilizados son rostro y segundo par de periópodos (Liu *et al.*, 2007).

En México se han registrado 22 especies, siete de las cuales ocurren en la vertiente del pacífico mexicano. La especie *Macrobrachium acanthochirus* Villalobos, 1967 fue propuesta por Hernández *et al.* (2007) como sinónimo de *M. digueti*. Las siete especies morfológicas actualmente aceptadas son: *Macrobrachium americanum* Bate, 1868, *M. digueti* (Bouvier, 1895), *M. hobbsi* Nates y Villalobos, 1990, *M. michoacanus* Nates y Villalobos, 1990, *M. occidentale* Holthuis, 1950, *M. olfersii* (Wiegmann, 1836) y *M. tenellum* (Smith, 1871) (Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Román *et al.*, 2000; Wicksten y Hendrickx, 2003). Para la vertiente del atlántico se aceptan las siguientes especies: *M. acanthurus* (Wiegmann, 1836), *M. acherontium* Holthuis, 1977, *M. carcinus* (Linnaeus, 1758), *M. cosolapaense* Mejía-Ortiz, 2011, *M. heterochirus* (Wiegmann, 1836), *M. hobbsi* Nates y Villalobos, 1990, *M. jacatepecense* May-Cua, López-Mejía, A. González y Mejía-Ortiz, 2011, *M. mazatecum* Mejía-Ortiz, 2011, *M. nattereri* (Heller, 1862), *M. olfersii* (Wiegmann, 1836), *M. oaxacae*, Mejía-Ortiz y Mejía-López, 2011, *M. quelchi* De Man, 1900, *M. shordonii*, Mejía, Baldari y López, 2008, *M. totonacum* Mejía, Álvarez y Hartnoll, 2003, *M. tuxtlaense* Villalobos y Álvarez 1999, *M. vicconi* Román, Ortega y Mejía, 2000, y *M. villalobosi*, Hobbs, 1973 (Rodríguez de la Cruz, 1968; New, 1980; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Álvarez *et al.*, 1996; Villalobos y Álvarez, 1999; Román *et al.*, 2000; Acuña, 2002; Mejía *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Mejía, Baldari y López, 2008; Mejía-Ortiz y Mejía-López, 2011).

6.2. Distribución geográfica de las especies de *Macrobrachium*

En el noroeste de México, el primer registro del género *Macrobrachium* se reportó por Lockington (1878) con la especie *M. tenellum* procedente del oasis de Mulegé en la península de Baja California. Del mismo sitio, Bouvier (1895) reportó *M. americanum*, junto con *M. tenellum* y una nueva especie descrita como *M. digueti*. Holthuis (1952), reportó a *M. americanum* en la península en las localidades de La Paz y San José del Cabo y en la vertiente continental del pacífico mexicano en Guaymas, Sonora, río Quelite, Mazatlán, río Presidio y río Rosario en el estado de Sinaloa. Posteriormente *M. tenellum* fue reportado en La Paz, Baja California Sur (Rodríguez de la Cruz, 1968). Esta especie también se registró junto con *M. americanum* y *M. digueti* en el río Yaqui y río Mayo en el estado de Sonora, así como en los ríos Coco, Fuerte y Presidio en el estado de Sinaloa (Rodríguez de La Cruz, 1968). Arana (1974) capturó ejemplares de *M. americanum* en el río Baluarte, Sinaloa. Kensler *et al.* (1974) reportó a *M. americanum* en las localidades de Caleta de Campos, Chuta, San Rafael y La Villita en el estado de Michoacán, La Unión en el estado de Guerrero, así como Cacalótan y El Rosario en el estado de Sinaloa. Monaco (1975) realizó estudios sobre desarrollo larval con dos ejemplares, un macho y una hembra de *M. americanum* procedentes de Mazatlán, Sinaloa. Román-Contreras (1978) realizó un estudio poblacional de *M. tenellum* en las Lagunas de Chautengo, Mitla y Tres Palos, en el estado de Guerrero. Hendrickx (1984) capturó ejemplares de *M. tenellum* en el Estero Verde, Sinaloa y menciona que las especies de *M. americanum*, *M. digueti*, *M. occidentale* y *M. acanthochirus* ocurren en otros esteros de Sinaloa. En un estudio sobre desarrollo larval a diferentes concentraciones de salinidad se utilizaron ejemplares adultos de *M. americanum*

recolectados en el río Fuerte, Sinaloa (Holtzman y Pfeiler, 1984). Villalobos-Hiriart y Nates-Rodríguez (1990) publicaron el rango de distribución geográfica de la especie *M. michoacanus* que va desde el río Cuitzmala, Jalisco hasta el río Valdeflores, en Oaxaca, mientras que la distribución geográfica de *M. hobbsi* va del río Murga, Guerrero al río Cintalapa, en Chiapas y por la vertiente del atlántico desde el río Chacamax, Chiapas hasta el río La Palma, en Veracruz. Román-Contreras (1991) en estudio ecológico en la Laguna de Coyuca, Guerrero reportó la presencia de otros decápodos que comparten el hábitat junto a *M. tenellum* como *M. americanum*, *M. occidentale*, *M. acanthochirus* y *M. digueti*. Hernández *et al.* (2007) reportaron a *M. hobbsi* en el río Huaynamota en el estado de Nayarit. En un estudio sobre el desarrollo embrionario de *M. americanum* García-Guerrero y Hendrickx, (2009) recolectaron ejemplares del río Naranjo, Sinaloa. Villalobos-Hiriart *et al.* (2010) reportaron las especies de *M. americanum*, *M. michoacanus* y *M. occidentale* como las más abundantes en los ríos Coyula, Copalita y Zimatán en el estado de Oaxaca y en menor proporción *M. hobbsi*, aunque también estuvieron presentes *M. digueti* y *M. tenellum*, este último presente en las planicies costeras.

En un estudio sobre los langostinos de la península de Baja California, Hernández *et al.* (2007) reportaron por primera vez las especies morfológicas de *M. hobbsi*, *M. michoacanus* y *M. olfersii* incrementando el registro a seis especies (*M. americanum*, *M. digueti*, *M. hobbsi*, *M. michoacanus*, *M. olfersii* y *M. tenellum*) para la península. La séptima especie morfológica de langostino *M. occidentale* para la península de Baja California se reporta en la presente investigación (García-Velazco *et al.*, 2014).

6.3. Filogeografía

La definición más utilizada del concepto filogeografía señala que es “el campo de estudio relacionado con los principios y procesos que gobiernan la distribución geográfica de los linajes genéticos, sobre todo aquellos que se llevan a cabo entre y dentro de especies estrechamente relacionadas" (Avice, *et al.*, 1987, 1998; Vázquez-Domínguez *et al.*, 2009). Avice (1998) señala que la filogeografía es considerada como una subdisciplina de la biogeografía que enfatiza en comprender la distribución histórica y actual de los linajes genealógicos. La filogeografía trabaja con componentes históricos, filogenéticos de la distribución espacial de linajes genéticos y considera como ejes al tiempo y el espacio en los cuales se mapean las genealogías de estudio (Riddle, 2009; Vázquez-Domínguez *et al.*, 2009). También los estudios filogeográficos permiten identificar patrones que señalan la existencia de barreras antiguas al flujo génico (Roderick, 1996; Avice, 2000). Se tiene en cuenta el flujo genético histórico y la fragmentación poblacional en un contexto filogenético. Por ejemplo cuando se interrumpe el flujo genético entre dos poblaciones, éstas comenzarán a diferenciarse genéticamente hasta que todos los alelos de cada población lleguen a tener un ancestro común más cercano entre sí, que con los alelos de otra población. De tal manera que al comparar las relaciones evolutivas de los linajes con su distribución geográfica, es posible tener una mejor comprensión de cuales factores han influido más en la distribución de la variación genética. De ahí que la filogeografía engloba aspectos temporales (relaciones evolutivas) así como espaciales (distribución geográfica). De igual manera, enfatiza aspectos históricos de la distribución espacial actual de linajes genéticos, utilizando información temporal (histórica) que ha sido posible obtener a partir

del uso y análisis de la información contenida en las moléculas de ácido desoxirribonucleico (ADN). Por lo tanto, la filogeografía trata de interpretar el modo y la extensión en que los procesos históricos demográficos pudieron dejar marcas evolutivas en la distribución geográfica actual (Avice, 2000; Freeland, 2005; Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez, 2009). Murphy y Austin (2004) realizaron estudios filogeográficos utilizando secuencias mitocondriales de 16S y ATPasa para tratar de explicar la distribución histórica de *M. australiense* dentro y entre dos grandes cuencas hidrológicas de Australia y encontraron que no existe ninguna relación biogeográfica entre las dos cuencas. de Bruyn *et al.*, (2004) por medio del gen mitocondrial COI, realizaron estudios filogeográficos en *M. rosenbergii* de Australia para tratar de explicar la influencia que tuvo el Lago Carpinteria en la distribución actual de la especie y encontraron que el Lago Carpinteria jugó un importante papel en la historia evolutiva de la especie durante el pleistoceno. Liu *et al.* (2011) utilizaron fragmentos mitocondriales de los genes 16S y CO y estudiaron los patrones filogeográficos de *M. asperulum* de Taiwan, encontrando cuatro linajes distribuidos en tres regiones geográficas.

6.4. Vicarianza y dispersión

Las poblaciones nativas a menudo no están distribuidas homogéneamente, pero están subdivididas en varios niveles por factores bióticos y abióticos. Para entender por qué las especies no están distribuidas al azar es necesario analizar los procesos que generan su distribución geográfica y estructura poblacional. Dentro del estudio de la biogeografía existen dos categorías de procesos que pueden explicar la distribución y la estructura de las poblaciones: la vicarianza y la dispersión (Zink *et al.*, 2000; McDowall, 2004; Sanmartín, *et al.*, 2007).

El proceso de vicarianza ocurre cuando la distribución de una población es interrumpida por una barrera geográfica que evita la dispersión de sus individuos, como las cadenas montañosas, separación continental por movimiento de placas tectónicas e inundaciones (Bohonak, 1999). Cuando la distribución de una especie es interrumpida esta se puede diferenciar en poblaciones discretas (Page *et al.*, 2005; Sanmartín *et al.*, 2007). Aunque el aislamiento por barreras físicas, no siempre funciona como tal, debido a la habilidad de algunos organismos de poder cruzarlas (dispersión) (Slatkin, 1981; Mathias *et al.*, 2001; Pole, 2001). Debido a la habilidad de dispersión las especies pueden incrementar su rango natural de distribución (Slatkin, 1987; Mathias *et al.*, 2001). El proceso de vicarianza afecta la continuidad de una población, de ahí que los procesos de dispersión permiten que poblaciones disyuntas interactúen con otras poblaciones de las cuales en un momento histórico fueron aisladas geográficamente (Slatkin, 1987; Bohonak, 1999; Mathias *et al.*, 2001). Los procesos de dispersión son importantes ya que influyen en la estructura de las poblaciones en la mayoría de los organismos (Bohonak, 1999). Los mecanismos de dispersión son diversos y pueden llevarse a cabo en cualquiera

de los estadios, además pueden ser activos y pasivos (Bohonak, 1999). La dispersión activa requiere de cierto grado de disponibilidad energética para desplazarse (migración). En tanto la dispersión pasiva requiere poco o nada de gasto energético para desplazarse, ya que utilizan algunos vectores para llevarlo a cabo como puede ser hojas de mangle (Wehrtmann y Dittel, 1990). Aspectos meteorológicos y oceanográficos como las corrientes oceánicas y vientos prevalecientes pueden actuar como factores importantes en los procesos de dispersión (Stephan, 2004; Sanmartín *et al.*, 2007). de Bruyn *et al.* (2005) realizaron un estudio filogeográfico poniendo a prueba las hipótesis de vicarianza y dispersión utilizando el gen mitocondrial COI, para demostrar la existencia de un antiguo canal el Istmo de Kra que pudo aislar a las poblaciones de *M. rosenbergii*.

6.5. Marcadores moleculares

En la actualidad la mayor parte de los estudios filogeográficos se basan en el estudio de secuencias de ADN. El genoma mitocondrial (ADNmt) de los Metazoa, está compuesto por una doble cadena molecular circular de 12 a 20 kb (kilobases) con un contenido genético altamente conservado que incluye un total de 37 genes (13 ARN mensajeros, 2 ARN ribosomales (12S ARNr y 16S ARNr) y 22 ARN de transferencia), además de una región conocida como región control o D-loop (Wolstenholme, 1992; Avise, 2009). En los decápodos, por ejemplo en *Pseudocarcinus gigas* y *Macrobrachium rosenbergii* el genoma mitocondrial es una molécula de 15,515 y 15,772 pb de longitud respectivamente y es muy parecida su composición genética a la encontrada en otros metazorios (Miller *et al.*, 2005). Así como el genoma mitocondrial de *Macobrachium nipponense* de 15,806 pb de longitud y muy similar a la longitud encontrada en *Macrobrachium lanchesteri* con 15,694 pb (Keyi *et al.*, 2011). También en *Cherax*

destructor el genoma mitocondrial es una molécula de 15,895 pb de longitud (Miller *et al.*, 2004). En la mayoría de los animales, el ADNmt es heredado por vía materna, pues todas las mitocondrias las aporta el gameto femenino (Awise, 2009). Entre las características moleculares que hacen que el ADNmt sea un marcador particularmente útil para estudios filogeográficos, se encuentran las siguientes: el ADNmt exhibe un extenso polimorfismo y una alta tasa de mutación; la tasa de evolución es hasta 10 veces más que el ADN nuclear (Brown *et al.*, 1979). La mayoría de las variantes involucran sustituciones nucleotídicas. Se ha demostrado la utilidad del gen 16S ARN ribosomal (16S) en estudios filogenéticos de un gran número de grupo de crustáceos (Crandall *et al.*, 2000; Schubart *et al.*, 2000; Daniels *et al.*, 2002; Austin *et al.*, 2003; Munasinghe *et al.*, 2003, 2004; de Bruyn y Mather, 2007; Page *et al.*, 2007a,b; Page *et al.*, 2008). La filogenia molecular puede ser utilizada para probar si poblaciones en áreas comunes de una misma historia geológica proceden del mismo sitio o se derivan de otras regiones (de Bruyn *et al.*, 2004).

6.6. El uso de marcadores mitocondriales en filogeografía

En un estudio sobre diversidad genética de poblaciones de *M. rosenbergii* distribuidas en el sur y sureste de Asia así como de la región del pacífico, se encontraron dos grandes clados o linajes en la línea biogeográfica de Huxley, los del "este" y "oeste" con un porcentaje de divergencia de 6.2 % en 16S y entre 15 y 16% en citocromo oxidasa subunidad I (COI) (Mather y de Bruyn, 2003). De Bruyn *et al.* (2004) realizaron análisis filogeográficos con fragmentos del gen COI, con el objetivo de determinar si el lago Carpintería funcionó como un dispersor del rango de distribución de *M. rosenbergii* o existió un proceso de vicarianza por el aumento y disminución del nivel del mar en el

Pleistoceno tardío, encontraron que al parecer el lago Carpintería facilitó el flujo genético donde actualmente se encuentran las poblaciones aisladas. Murphy y Austin (2004) llevaron a cabo una investigación para conocer la estructura filogeográfica de *Macrobrachium australiense* con la finalidad de conocer los eventos históricos entre las conexiones en las cuencas hidrológicas dentro y entre en el norte y este de Australia, utilizando secuencias mitocondriales de los fragmentos 16S. De Bruyn *et al.* (2005) probaron las hipótesis filogeográficas de dispersión y vicarianza para *M. rosenbergii* sobre la existencia de una barrera antigua entre las biotas de Sundai e Indochina localizada al norte del sureste de Asia, encontrando que los análisis moleculares de los fragmentos del gen COI indican que el Istmo de Kra funcionó como una antigua barrera evitando la dispersión de *M. rosenbergii*. Liu *et al.* (2007) utilizaron fragmentos mitocondriales 16S y COI en un estudio filogenético y encontraron que las especies de *Macrobrachium* del este de Asia tienen un origen monofilético y la evolución de este grupo estuvo marcada por una rápida radiación. Los resultados moleculares obtenidos, combinados con datos morfológicos pueden ser una herramienta útil para reorganizar la taxonomía de varios grupos de especies. En estudios sobre sistemática del género *Macrobrachium* de América, Pileggi y Mantelatto (2010) utilizaron marcadores mitocondriales del 16S y COI, y confirmaron que el género es monofilético. Liu *et al.* (2011) realizaron estudios filogeográficos del langostino de Taiwan, utilizando fragmentos de 16S y COI con la finalidad de explicar los patrones filogeográficos y la estructura genética de *M. asperulum* (Von Martens, 1868), una especie de desarrollo larval abreviado que ocurre en Taiwan. Vergamini *et al.* (2011), encontraron variabilidad

genética a nivel intraespecífica en las poblaciones de *M. amazonicum* (Heller, 1862) del Brasil utilizando fragmentos de los genes mitocondriales (16S y COI).

6.7. Anfidromía

La anfidromía es una forma de diadromía que la presentan algunos peces, decápodos crustáceos y gasterópodos (McDowall, 2003, 2007; Crandall *et al.*, 2010). Un organismo anfídromo se caracteriza por reproducirse en agua dulce, y migra hacia agua marina, permaneciendo ahí por algunos meses, alimentándose y creciendo en estuarios para luego retornar como juveniles al agua dulce y seguir alimentándose y creciendo antes de madurar y desovar (McDowall, 2007). La anfidromía es un ciclo de vida común en camarones tropicales y subtropicales de agua dulce, en que los adultos viven, se aparean y desovan embriones pequeños en agua dulce, pero tienen un extenso desarrollo larval (EDL) en aguas marinas (Bauer, 2013). Especies con embriones grandes tienen un desarrollo larval abreviado (DLA) o directo, y pasan toda su vida en agua dulce. En especies anfídromas como las del género *Macrobrachium*, los individuos se dirigen hacia el mar, inmediatamente después de eclosionar (March *et al.*, 1998; Benstead *et al.*, 2000), tal es el caso de *Macrobrachium ohione* en el Río Atchafalaya en el estado de Louisiana, Estados Unidos de Norteamérica (Bauer y Delahoussaye, 2008). Permanecen en estuarios como larvas planctónicas alimentándose por un periodo de algunos meses, y algunas pasan al menos seis meses antes de recolonizar el agua dulce como juveniles (McDowall, 1997, 2007; Bauer, 2011). Un beneficio importante de la anfidromía es la dispersión en los ríos por medio de larvas marinas. Por eso, las especies anfidrómicas tienen distribuciones geográficas más amplias que las especies de agua dulce con desarrollo larval abreviado (Bauer, 2013).

7.0 MÉTODOS

7.1. Trabajo de campo

Se realizó una prospección de campo para obtener material de langostinos. La prospección incluyó las dos vertientes de la Península de Baja California y la vertiente continental del Pacífico mexicano, desde el estado de Sonora hasta el estado de Guerrero. Se estudiaron 239 sitios (Apéndice TS1) distribuidos en 66 cuencas hidrológicas en los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, y Guerrero.

La captura de los ejemplares se realizó en arroyos, ríos, pozas, manantiales, canales, estanques y presas. Se utilizaron diversas artes de pesca como atarraya, chinchorro y redes de mano. Al momento del muestreo se registró la temperatura del agua, sólidos totales disueltos (STD)(YSI/EC300), oxígeno disuelto (YSI/DO200) y pH (YSI/pH100). En cada sitio estudiado se registraron las coordenadas geográficas y la altitud utilizando un geoposicionador (12XL, Garmin Internacional, Olathe, KS). Los ejemplares recolectados se fijaron con alcohol etílico absoluto y se etiquetaron con los siguientes datos: fecha de recolecta, localidad, municipio y estado y nombre de recolectores. El material fue depositado en la Colección de Crustacea del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, México.

7.2. Trabajo de laboratorio y análisis molecular

7.2.1. Revisión taxonómica

La revisión taxonómica se realizó con el material recolectado en campo y con material depositado en cinco colecciones científicas, Colección Carcinológica de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL), Colección Nacional de Crustáceos de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC), Colección de Crustacea del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste S.C. (CIB), y la Colección de Crustáceos, Museo de Zoología de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica (MZUCR). La identificación taxonómica se realizó utilizando las revisiones morfológicas de Holthuis (1950, 1952), Wicksten (1989), Hendrickx (1995) y Hernández *et al.* (2007) y utilizando también las descripciones originales de las especies involucradas. El sexo fue determinado de la siguiente manera: los machos se distinguen por la presencia del apéndice masculino que se localiza en cada endopodito del segundo par de pleopodos, mientras que las hembras carecen de dicho apéndice. El sexo se confirmó observando el área del esternito torácico 8 (T8), el cual en los machos se presenta con opérculos en las coxas del quinto par de periópodos, y los bordes ventrales del esternito se encuentran completamente separados; solamente en *M. tenellum* los bordes ventrales se encuentran completamente separados en ambos sexos (García-Velazco *et al.*, 2014). Se midió la longitud total (desde la punta del rostro hasta la punta del telson), longitud del cefalotórax (desde la punta del rostro hasta el margen posterior dorsal del caparazón); longitud y altura del mero, carpo y palma del mayor de los segundos periópodos. El dácilo fue

medido en su longitud. La nomenclatura anatómica utilizada en esta investigación es de acuerdo a McLaughlin (1980) y Hernández *et al.* (2007). En la revisión morfológica se incluyeron características adicionales propuestas por Short (2004) órbita inferior, "bec ocellaire" (pico interocular), epistoma, esternitos torácicos 4 (T4) y 8 (T8), y carina preanal sobre el esclerito inter-uropodal. En el estudio de las características merísticas se utilizó un microscopio estereoscópico (Leica Zoom 2000) para determinar el número de dientes dorsales y ventrales del rostro, y el número de dientes ubicados detrás del margen orbital. Las imágenes digitales de los ejemplares de las siete especies de *Macrobrachium* fueron obtenidas con un Scanner HP-0470.

7.2.2. Análisis molecular

7.2.2.1. Extracción, amplificación y secuenciación de ADN

Para la obtención de ADN total (ADNt) se seleccionaron individuos machos de las especies morfológicas *M. americanum*, *M. digueti*, *M. hobbsi*, *M. michoacanus*, *M. occidentale*, *M. olfersii* y *M. tenellum* tratando de cubrir la mayor extensión geográfica posible. Se realizó la disección del ejemplar para tomar parte del músculo del quinto segmento abdominal. La extracción de la muestra del músculo se realizó generalmente por la parte ventral del individuo, para evitar sustraer parte del tracto digestivo. Los materiales utilizados (navaja y pinzas) se esterilizaron previamente. La muestra del músculo fue colocada en tubos Eppendorf con capacidad de 1.5 ml con alcohol etílico al 90%.

Para la obtención de ADNt se utilizó el paquete comercial Gentra Puregen Kit (Qiagen), con algunas modificaciones. Primero en el proceso de lisis celular se retiró el

alcohol de la muestra y se agregó un volumen de 400 μ l de solución de lisis, 7 μ l de Proteinasa K (20 mg/ml). Enseguida los tubos fueron colocados en baño maría durante 15 minutos a 56°C. Después con pistilos de vidrio se maceró la muestra (previamente los pistilos se esterilizaron). Al terminar de macerar, las muestras se colocaron en baño maría y se dejaron más de 12 horas a 56°C. Posteriormente, a los tubos con las muestras se les agregó 3 μ l de proteinasa K y se dejaron en baño maría por 1 o 2 horas a 56°C. Después, en cada uno de los tubos con las muestras se agregó 3 μ l de la enzima de ARNasa. Las muestras se mezclaron y se colocaron a 37°C durante un tiempo mínimo de 30 minutos. A los tubos con las muestras se agregó 100 μ l de solución de precipitación de proteínas, se agitaron con vortex durante 20 segundos y las muestras fueron colocadas en el congelador durante 4 minutos. Después las muestras se centrifugaron (21,000 g) durante 5 minutos. El sobrenadante se transfirió a un tubo nuevo (evitando tocar el precipitado (pellet)). Los tubos conteniendo el sobrenadante, nuevamente fueron colocados en el congelador por 4 minutos. Las muestras se retiraron del congelador y se centrifugaron otra vez a 21,000 g por 5 minutos. Luego se recuperó el sobrenadante y se pasó a los tubos nuevos. Se agregó 500 μ l de isopropanol para precipitar el ADN. Luego se centrifugaron a 21,000 g por 7 minutos, se vació el sobrenadante, evitando que el ADN salga del tubo. Los tubos conteniendo el ADN se les agregó 500 μ l de alcohol etílico al 70%. Otra vez se centrifugaron a 21,000 g por 7 minutos, se vació el sobrenadante, evitando que el ADN salga del tubo. Las muestras se dejaron a temperatura ambiente para eliminar los restos de alcohol y de ahí se secaron en una estufa (horno) a 45°C, durante 15 minutos o más en caso de ser necesario. En el proceso de hidratación del ADNt se agregó 50 μ l de solución para hidratar el ADN. Para la verificación del ADNt

extraído por electroforesis en el mismo día, las muestras fueron hidratadas en el baño maría a 55°C durante 15 minutos.

La electroforesis se realizó en un gel de agarosa 0.8% preparado con TBE 1X (Trisma base y ácido bórico y EDTA (ácido etilen diamino tetra acético y 1.5 µl del colorante de Bromuro de etidio (BrEt)). Se cargaron 4 µl de muestra mezclada con de 1.5 µl de LB (buffer de carga) y se realizó la electroforesis a 70 voltios durante 40 minutos. Una vez que finaliza la electroforesis, se visualizó la presencia o ausencia de ADNt en la cámara de luz ultravioleta (Transluminador) y se tomó una imagen digital. La cuantificación de ADN extraído se realizó en el Biofotómetro.

Las muestras de ADNt, fueron amplificadas con la reacción en cadena de la polimerasa (PCR). Para la amplificación de fragmentos del gen 16S, se utilizaron las siguientes concentraciones, en un volumen final de 50 µl.

ADNt	10 µl (75 – 100 ng)
Agua destilada	23.3 µl
10X bufer	5 µl
MgCl ₂ 50 mM	2 µl
1471b 20 pMol	3 µl
1472b 20 pMol	3 µl
dNTP 10 mM	0.5 µl
Taq	0.2 µl (una unidad)

El fragmento 16S fue amplificado usando los iniciadores 1471b (5'-CCTGTTTANCAAAAACAT-3') y 1472b (5'-AGATAGAAACCAACCTGG-3') (Liu *et al.*, 2007), con las condiciones siguientes: se desnaturalizó a una temperatura inicial de

94°C durante 4 minutos, seguido de 40 ciclos con una desnaturalización a 94°C por 30 segundos, un templado (fusión) a 53°C durante 30 segundos y una extensión a 72°C por 40 segundos. La amplificación se terminó con una extensión final a 72°C durante 5 minutos. El fragmento del gen COI se amplificó utilizando los iniciadores COI-a (5'-AGTATAAGCGTCTGGGTAGTC-3') y COI-f (5'-CCTGCAGGAGGAGGAGACCC-3') (Palumbi y Benzie, 1991) en un volumen de 50 µl con las siguientes concentraciones:

ADNt	10 µl (75 – 100 ng)
Agua destilada	26.1 µl
10X bufer	5 µl
MgCl ₂ 50 mM	2 µl
COI-f 20 pMol	3 µl
COI-a 20 pMol	3 µl
dNTP 10 mM	0.7 µl
Taq	0.2 µl (una unidad)

En general los productos amplificados fueron secuenciados con los mismos iniciadores en dirección “adelante” (forward) y sólo en algunos ejemplares fueron secuenciados en ambas direcciones (forward y reverse) con la finalidad de verificar la precisión de las secuencias.

La secuenciación de los productos amplificados se realizó utilizando los servicios de las compañías Macrogen, Inc. (Corea) y Genewiz (EUA). Las secuencias obtenidas fueron editadas usando el paquete informático DNA Baser v2. La alineación de las secuencias se realizó con el programa Clustal X (Thompson *et al.*, 1997) en condiciones estándares recomendadas (default).

7.2.2.2. Diversidad de haplotipos, estructura de la población e historia demográfica

Los valores sobre el número de sitios polimórficos (s), diversidad de nucleótidos (π), número de haplotipos (h) y la diversidad de haplotipos (HD) se obtuvieron usando el paquete informático Dnasp v5.10 (Librado y Rozas, 2009). La distancia genética (distancia no corregida (p) entre los haplotipos) fue calculada usando el paquete informático MEGA 5 (Tamura *et al.*, 2011). Para examinar la distribución de los haplotipos entre la población se construyó la red filogenética de haplotipos ("median joining") para cada gen con el paquete informático Network v4.6 (Fluxus Technology Ltd.) (Bandelt *et al.*, 1999). Con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010) se realizó un análisis de varianza molecular (AMOVA) entre el grupo peninsular y el grupo continental utilizando secuencias parciales de 16S en las seis especies morfológicas y de secuencias de 16S-COI en la especie *M. occidentale*. La historia demográfica de las poblaciones fue examinada con una distribución basada entre las diferencias observadas y simuladas entre haplotipos con el programa Arlequin y Dnasp (Slatkin y Hudson, 1991; Roger y Harpending, 1992).

7.3.3. Análisis filogenéticos

Para inferir las relaciones filogenéticas se realizaron análisis moleculares con base en las secuencias parciales del 16S de las siete especies morfológicas. Para estos análisis se utilizó el haplotipo más frecuente. Adicionalmente usando secuencias parciales de 16S-COI se revisó la relación filogenética de *M. occidentale*. Los análisis incluyeron aproximaciones de máxima parsimonia (MP) y máxima verosimilitud (ML), ambos

métodos ejecutados con el programa PAUP*4 beta 10 (Swofford, 2002) y la aproximación de inferencia bayesiana (BI) con el programa Mr Bayes 3.2 (Ronquist *et al.*, 2012). Secuencias parciales de 16S y COI de especies del género *Macrobrachium* del continente americano depositadas en el GenBank fueron incluidas como grupos internos, y tres especies del género *Exopalaemon* como grupos externos. El modelo de sustitución de nucleótidos se determinó con jModelTest 2.1.1 (Guindon y Gascuel, 2003 y Darriba *et al.*, 2012) y el modelo del mejor ajuste basado en el criterio de información bayesiana (BIC) fue seleccionado para implementar en ML y BI. El soporte de la rama en ML fue evaluado con 200 pseudoréplicas, mientras que para BI se corrieron cinco millones de generaciones. En BI, los árboles fueron seleccionados cada 1000 generaciones. Al 50% de consenso se seleccionó un árbol de probabilidad posterior después de la eliminación de 25% de muestras por la opción default. En el análisis de MP, la opción de búsqueda heurística con un árbol de ramas de bisección y reconstrucción intercambiado con 5000 repeticiones con 100 adiciones del taxón al azar en cada repetición usadas para generar los árboles. Para el MP y ML, se generaron un árbol consenso por la regla de la mayoría del 50%.

7.4. Definición de especies

La definición de las especies involucradas en esta investigación se sustenta en un análisis en el que se adopta el concepto de Sistemática definido por Whitehead (1990) como la "disciplina científica que no sólo clasifica y nombra a la diversidad del mundo orgánico (a través de la taxonomía) sino que busca entender los procesos que producen y sostienen dicha diversidad. Sus resultados son clasificaciones que tienen la finalidad de mostrar las relaciones derivadas históricamente entre los organismos a todos los niveles

taxonómicos señalando los linajes genéticos". Para ello, como se describió en los renglones anteriores, primero se realizó un estudio de taxonomía morfológica (identidad morfológica) y en segundo lugar se llevó a cabo un estudio sobre la identidad molecular de las especies. La identidad morfológica permitió establecer una pre-identificación taxonómica, mientras que la identidad molecular permitió, por un lado, aportar conocimientos sobre la constitución haplotípica de los langostinos que ocurren en las cuencas de estudio, y por otro lado definir el número de especies presentes. En esta tesis se adopta el concepto general de especie por linaje propuesto por de Queiroz (1998) que indica que las especies son segmentos de linajes evolutivos de nivel poblacional.

Para el análisis de la identidad molecular se obtuvieron un total de 587 secuencias útiles. Los dos pares de especies morfológicas *M. digueti*-*M. michoacanus* y *M. olfersii*-*M. hobbsi* mostraron, dentro de su variación de secuencias parciales de 16S, haplotipos idénticos compartidos dentro de cada par. Con base en esta información se decidió considerar en esta tesis que los dos pares de especies nominales mencionados anteriormente representan respectivamente, una sola entidad o linaje a nivel especie. Por lo tanto, y con base en la Ley de Prioridad del Código de Nomenclatura Zoológica vigente (International Commission on Zoological Nomenclature, 1999), tales especies se nombrarán en este trabajo como sinónimos válidos (*senior synonyms*) a *M. digueti* y a *M. olfersii*. Así mismo, se reconocen dos morfotipos de *M. digueti*, el morfotipo *digueti* y el morfotipo *michoacanus* y dos de *M. olfersii*, el morfotipo *olfersii* y el morfotipo *hobbsi*. Por lo tanto, las especies de *Macrobrachium* reconocidas en la presente tesis son cinco *M. americanum*, *M. digueti*, *M. occidentale*, *M. olfersii* y *M. tenellum*.

7.5. Presentación de resultados

El capítulo de Resultados se presenta y organiza de la siguiente manera. En primer lugar se expone la Sistemática de las cinco especies con un tratamiento taxonómico tradicional que incluye el nombre científico y su autoridad, sinonimia (nombres y autoridad) (limitada a material mexicano), localidad tipo, diagnóstico morfológica, caracteres morfológicos adicionales, identidad haplotípica, distribución en México, distribución general y material examinado. La diagnóstico morfológica se basa en la revisión de Holthuis (1952), y en la variación morfológica encontrada en el material mexicano analizado. El material examinado se presenta de acuerdo al país, los estados políticos, cuenca hidrológica, nombre del sitio, fecha de recolecta, nombre del recolector principal, código del catálogo, número de machos y hembras revisadas, número de individuos usados para los análisis de ADN (entre paréntesis), y longitud total. Se inicia la presentación de resultados con la especie *M. occidentale* por ser el primer registro formal de esta especie para la península de Baja California.

La nomenclatura de las cuencas hidrológicas es de acuerdo a la Clasificación Federal Mexicana, publicada por la Comisión Nacional del Agua ([www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/.../TM_\(Cuenca_Hidrológicas\).xls](http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/.../TM_(Cuenca_Hidrológicas).xls)). En el Apéndice TS1, se proporciona la información geográfica sobre todos los sitios estudiados que incluyen los registrados en las prospecciones de campo como los reportados en las colecciones científicas revisadas. Aquí se incluye la información disponible sobre la calidad del agua de los sitios. Posteriormente, se presentan los resultados sobre la diversidad de haplotipos, estructura de la población e historia demográfica y finalmente se exponen los resultados sobre la relación filogenética de las especies estudiadas.

8. RESULTADOS

Palaemonidae Rafinesque, 1815

Macrobrachium Bate, 1868

8.1. *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950

(Figuras 1, 2 y 3)

Macrobrachium occidentale Holthuis, 1950; Hendrickx *et al.*, 1983; Wicksten, 1983, 1989; Wicksten y Hendrickx, 1992, 2003; Román-Contreras, 1991; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993, 2010; Hendrickx, 1994, 1995; Martínez-Guerrero, 2007; Guzmán-Arroyo *et al.*, 2009.

8.1.1. Localidad tipo

Río de los Esclavos, S de Cuilapa, Guatemala (Hothuis, 1950); holotipo y tipo depositado en el U.S. National Museum (U.S.N.M. Cat. No. 84151) (Holthuis, 1952).



Figura 1. *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950. A, Macho de la región del continente de México, El Colomo, cuenca, Río Ameca Ixtapa B, Nayarit (CIB 1016), escala de la barra = 9 mm; B, Macho de la Península de Baja California, San Pedro de la Presa, cuenca Santa Rita, Baja California Sur, México (CIB 1020), escala de la barra = 14.5 mm

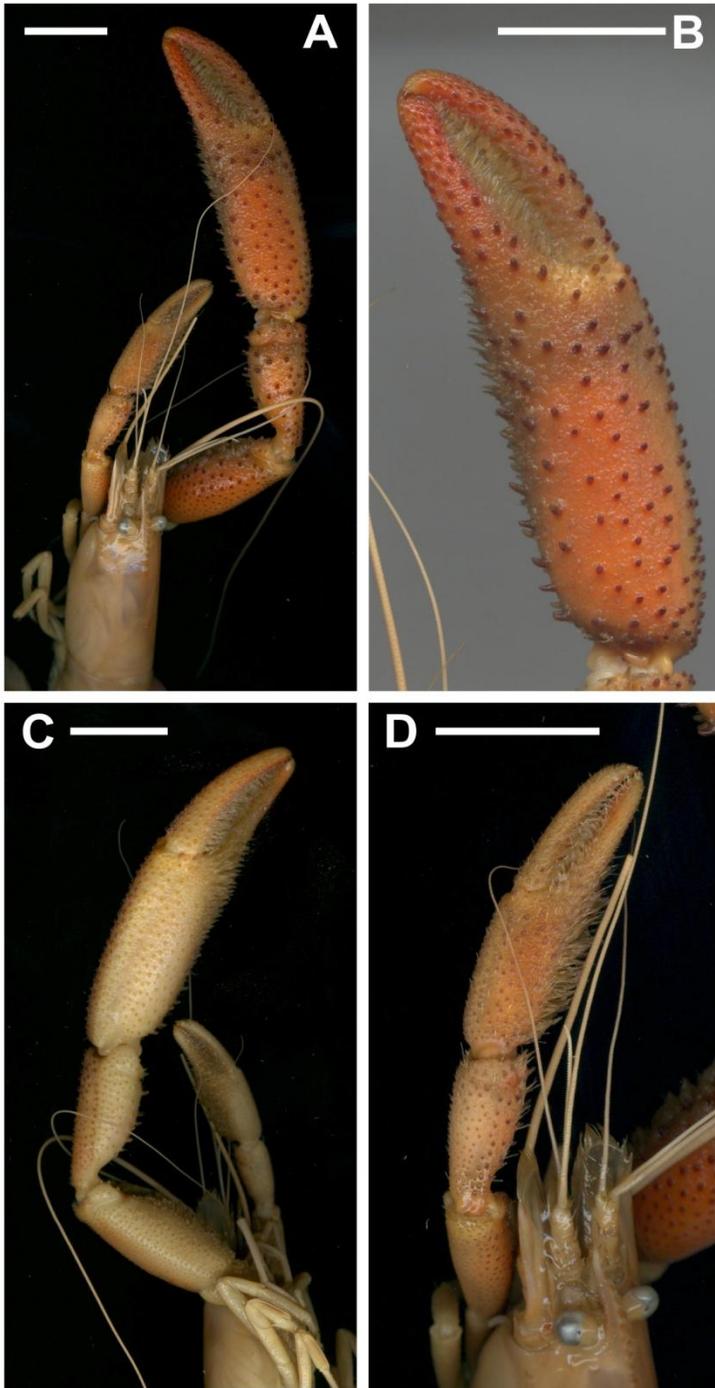


Figura 2. Macho adulto de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950 de la península de Baja California, Rancho Las Cuevas, cuenca Las Pocitas-San Hilario, Baja California Sur, México (CIB1004). A, parte anterior del cuerpo en vista dorsal; B, quela mayor del segundo par de periopodos en vista lateral; C, quela mayor del segundo par de periopodos en vista ventral; D, quela menor del segundo par de periopodos en vista lateral izquierda. Escala de las barras = 14 mm

8.1.2. Diagnosis

Rostro recto y corto, ligeramente curvado hacia arriba (Fig. 1), alcanza el segundo pedúnculo antenular y algunas veces la parte basal del tercer segmento antenular (Fig. 1 A-B). Rostro con 10 a 14 dientes, de 4 a 7 situados atrás del margen orbital, la parte ventral del rostro con 2 a 4 dientes; anténulas y ojos son de tamaño normal. Segundos periópodos son similares en forma pero desiguales en tamaño en adultos machos (Fig. 2 A-D). Palma alargada, el doble de larga que alta, poco comprimida lateralmente; lado dorsal y lateral derecho de la palma así como el dedo fijo con espinas distintivas (Figs. 1 B y 2 A-B); lado ventral interno de la palma y dactilos con espinas pequeñas y tubérculos (Fig. 1 A); dedos de la quela grande cerrados, borde cortante con bordes llenos de setas y es aproximadamente $2/3$ de la longitud de la palma, algunas veces más corto; borde cortante con una hilera de 5 a 9 dentículos similares en tamaño; alrededor de $1/5$ del borde cortante cerca de la punta de los dedos sin dentículos presentes, pero en su lugar hay una cresta a lo largo del borde (Fig. 1 A-B). Carpo es el doble de largo que alto y aproximadamente $3/4$ de la longitud de la palma y tan largo o más corto que mero, mientras que el mero es aproximadamente dos veces largo que alto, y aproximadamente $3/4$ de la longitud de la palma. Isquio es aproximadamente $2/3$ de la longitud del mero. Pleopodos y uropodo de forma normal. Macho más grande estudiado en este trabajo tiene una medida de 48.9 mm y la hembra tiene 38.2 mm de longitud cefálica.

8.1.3. Caracteres morfológicos adicionales

La forma de la órbita inferior distintivamente convexa, moderadamente producida; pico interocular fuertemente desarrollado con ápice truncado (Fig. 3 A-B); cornea ocular grande y bien pigmentada y con un punto accesorio (Fig. 3 A); epistoma con lóbulos redondeados; T4 con proceso medio bien desarrollado mostrando dos protuberancias posteriores y una pequeña protuberancia central anterior (Fig. 4 A-D); T8 de machos con lóbulos unidos y en hembras ampliamente separadas (Figs. 3 C-D); esclerito inter-uropodal con carina preanal bien desarrollada, normalmente con setas dorsales (Figs. 3 E-F).

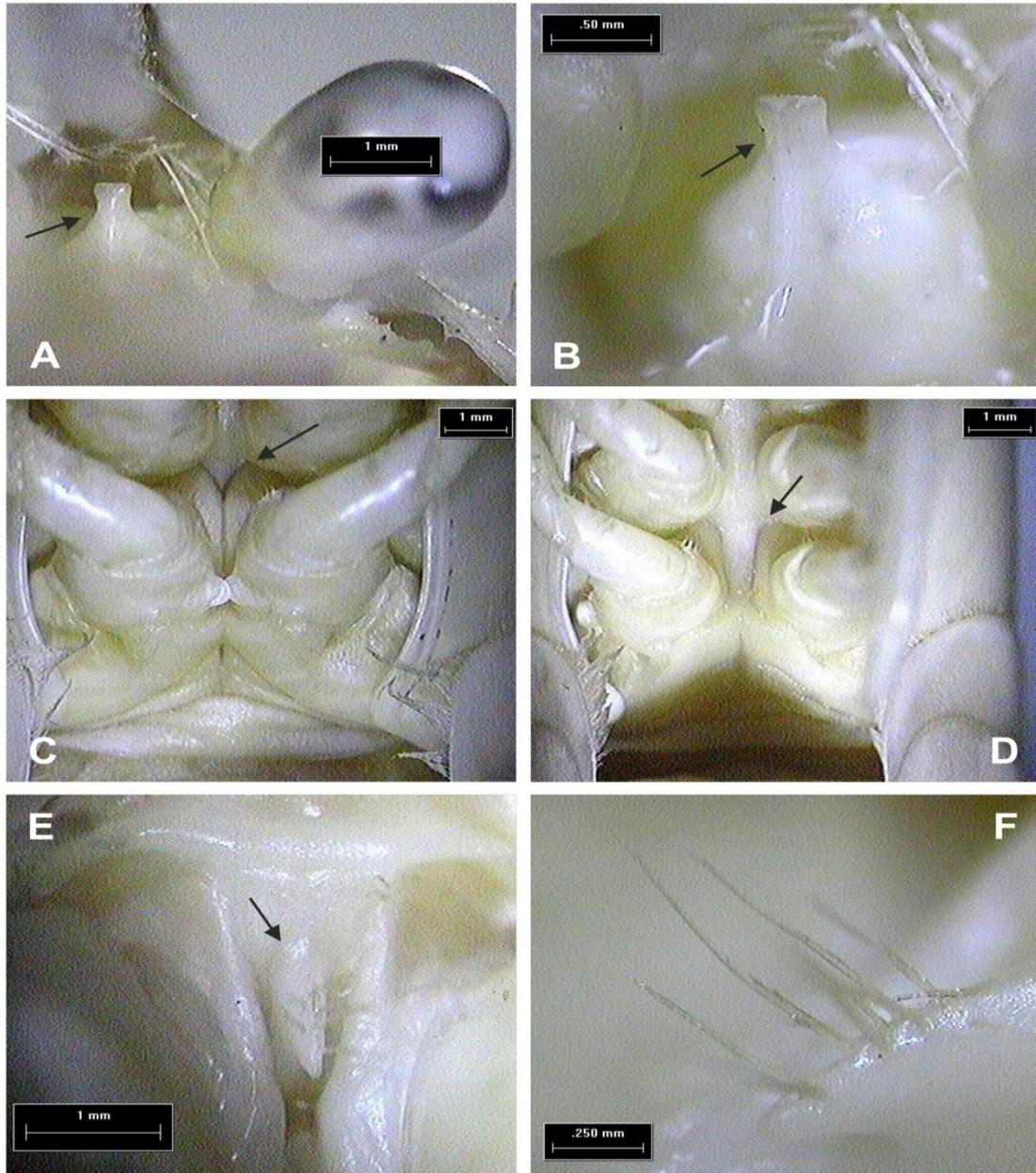


Figura 3. Macho y hembra de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950 de la península de Baja California, San Pedro de la Presa, cuenca Santa Rita, Baja California Sur, México (CIB 1020). A, pico interocular con el ápice truncado de un macho en vista anterior; B, vista aumentada de A; C, esternito torácico 8 (T8) de un macho mostrando los lóbulos unidos en vista ventral; D, 8 T8 de una hembra mostrando los lóbulos ampliamente separados en vista ventral; E, esclerito inter-uropodal de un macho con carina preanal bien desarrollada en vista ventral; F, carina preanal, carina en vista lateral izquierda mostrando la seta dorsal.

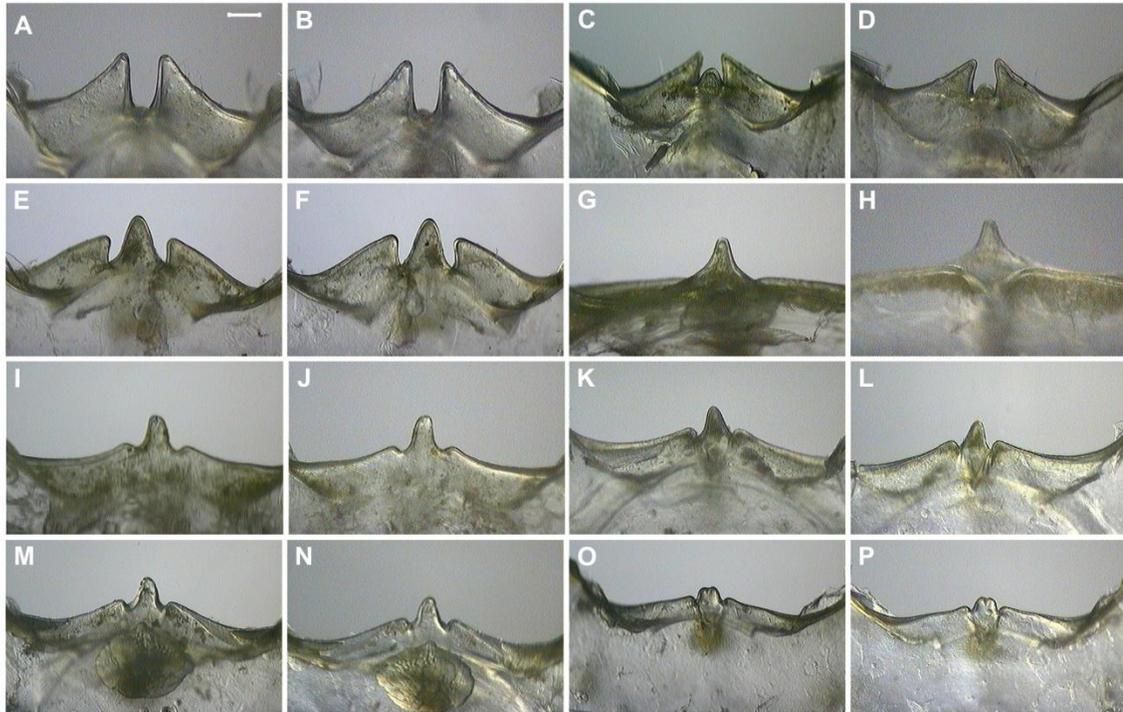


Figura 4. Fotografías tomadas en microscopio estereoscópico del esternito torácico 4 de machos de las siete especies de *Macrobrachium* de México. A, C, E, G, I, K, M y O, en vista anterior; B, D, F, H, J, L, N y P, en vista posterior. A-D, *M. occidentale* Holthuis, 1950. A-B, *M. occidentale* de Santa María Toris, cuenca de Santa Rita, Baja California Sur (CIB 1007, CL = 24.9 mm); C-D, *M. occidentale* de La Huerta, cuenca Río Purificación, Jalisco (CIB 1018, CL = 20.8 mm). E-F, *M. americanum* Bate, 1868 de Rancho Huatamote, cuenca Las Pocitas-San Hilario, Baja California Sur (CIB 1024, CL = 27.5 mm). G-H, *M. tenellum* (Smith, 1871) de cuenca La Poza, Todos Santos, Baja California Sur (CIB 1028, CL = 50.3 mm). I-J, *M. digueti* (Bouvier, 1895) de La Poza, cuenca Todos Santos, Baja California Sur (CIB 1027, CL = 19.3 mm). K-L, *M. michoacanus* Nates y Villalobos, 1990 de Rancho Huatamote, cuenca Las Pocitas-San Hilario, Baja California Sur (CIB 1026, CL = 24.4 mm). M-N, *M. olfersii* (Wiegmann, 1836) de Villa Unión 2, cuenca Río Presidio 2, Sinaloa (CIB 1029, CL = 25.2 mm). O-P, *M. hobbsi* Nates y Villalobos, 1990 de Rancho Huatamote, cuenca Las Pocitas-San Hilario, Baja California Sur (CIB 1025, CL = 19.2 mm). Escala de barra = 0.25 mm.

8.1.4. Identidad haplotípica

Las secuencias de los fragmentos de los genes mitocondriales 16S y COI fueron obtenidas de 71 individuos de *M. occidentale*. El alineamiento de las secuencias fueron inequívocas sin inserciones ni deleciones ("indel") en cada uno de los genes. Las secuencias de 16S de 479 pb de longitud tuvo 17 sitios polimórficos de los cuales solamente 4 fueron parsimoniamente informativos. El análisis resultó en 17 haplotipos para este gen y las bases variables en las secuencias se muestran en el (Apéndice TS2). En COI, las secuencias con 564 pb se obtuvieron 22 sitios parsimoniosamente informativos de 65 sitios polimórficos. El número de haplotipos encontrados para este gen fue de 49, y sus secuencias se muestran en el (Apéndice TS3). Todos los sitios polimórficos en 16S son de transición, mientras que 53 sitios de COI fueron de transición y solamente 7 de los 12 restantes son de transversión. Uno de los dos sitios de transición encontrados en el codón de la primera posición produce sustitución de aminoácido.

8.1.5. Distribución en México

Se estudiaron 139 sitios en la vertiente del pacifico distribuidos en 62 cuencas hidrológicas que incluyen 11 estados de México (Apéndice TS1). Se reporta el primer registro de *Macrobrachium occidentale* para la Península de Baja California. Así, que esta especie exhibe amplia distribución a lo largo de la vertiente del pacífico mexicano, desde la parte sur de la península en el estado de Baja California Sur hasta el estado de Chiapas, en el sur de México en la frontera con Guatemala. A lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California, esta distribución no es continua, dado que existe un intervalo de registros que se extiende alrededor de 2000 kilómetros (Fig. 5).

M. occidentale ocurre en 10 estados de México distribuidos en 34 cuencas hidrológicas (cinco en la península y 29 a lo largo de la vertiente continental del pacífico de México): BAJA CALIFORNIA SUR: primer registro estatal; los especímenes fueron colectados en cinco cuencas hidrológicas: Santa Rita, Las Pocitas-San Hilario, Todos Santos, y Plutarco E. Calles, en la vertiente peninsular del pacífico (lado oeste de la península) y San José del Cabo en la vertiente del Golfo de California (lado este de la península). SONORA: Cuenca Río Mayo 3, primer registro estatal. SINALOA: Cuenca Río Baluarte (Hendrickx *et al.*, 1983; Wicksten, 1983, 1989; Wicksten y Hendrickx, 1992, 2003), y el primer registro en las cuencas de Río Sinaloa 2, Río Elota, Río Quelite 2, y Río Presidio 2. NAYARIT: Cuenca de Río Santiago (Guzmán-Arroyo *et al.*, 2009) y el primer registro en las cuencas de Río Huaynamota y Río Ameca Ixtapa B. JALISCO: los primeros registros estatales en las cuencas de Río Cuale, Río Cuitzmala y Río Purificación. COLIMA: el primer registro estatal en la cuenca Río Armería. MICHOACÁN: el primer registro estatal para la cuenca de Río Bajo Balsas. GUERRERO: Cuenca de Río Coyuca (Román-Contreras, 1991) y los primeros registros estatales para las cuencas de Río Petatlán 2, Río Atoyac 2 y Río Papagayo. OAXACA: La Ventosa (Martínez-Guerrero, 2007), Río Coyula, Río Copalita, y Río Zimatán (Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010) y los primeros registros estatales en las cuencas de Río Verde, Río Tequisistlán y Río Tehuantepec 2. CHIAPAS: los primeros registros estatales en las cuencas de Laguna Mar Muerto C, y Río Huixtla.

8.1.6. Distribución general

Macrobrachium occidentale está distribuido a lo largo de la vertiente del pacífico de Norteamérica y América Central desde la Península de Baja California hasta Panamá (Fig. 5). Además de México, *M. occidentale* ha sido reportada en Guatemala en río de los Esclavos (Holthuis, 1950), y río Naranjo y río Guacalate (Holthuis, 1952); El Salvador en río del Desague y río Lempa (Holthuis, 1952); Costa Rica en río Grande de Térraba (Roliér-Lara y Wehrmann, 2011); Panamá en Boca de Pavarando (Holthuis, 1952) y río Santa María, río Cobre, río La Villa y río Parita (Vega *et al.*, 2006).

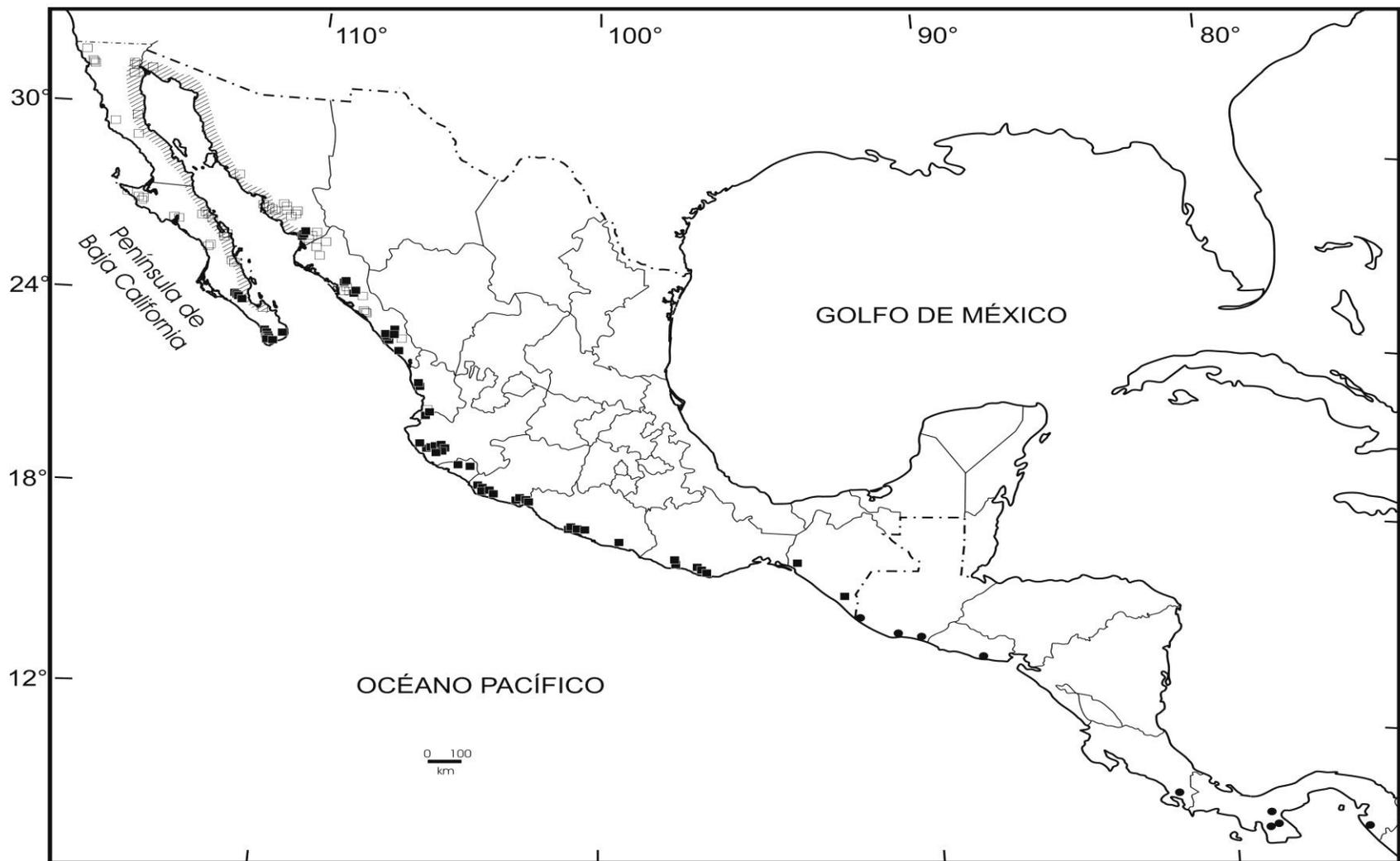


Figura 5. Distribución geográfica de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950. Las esferas sólidas representan los registros de la especie en América Central. Los cuadrados sólidos representan los registros de la especie en México. Los cuadrados vacíos representan áreas muestreadas sin registro de especies. El área sombreada muestra la distribución disyunta de *Macrobrachium occidentale* a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés).

8.1.7. Material examinado

BAJA CALIFORNIA SUR: Cuenca Santa Rita: Oasis Santa María de Toris, 03.07.2011, A. Maeda, CIB 1007, 3 (2) machos (55.9 a 59.3 mm); San Pedro de la Presa, 13.06.2011, A. Maeda, CIB 1020, 5 (2) machos (44.6 a 67.9 mm), 2 hembras (47.0 y 67.3 mm); Cuenca Las Pocitas-San Hilario: Rancho Las Cuevas, 26.06.2009, A. Maeda, CIB 1004, 7 (7) machos (68.0 a 91.3 mm); La Cuchilla, 26.06.2011, A. Maeda, CIB 1021, 5 (2) machos (46.9.1 a 53.7 mm), 7 hembras (33.1 a 55.2 mm); Cuenca Todos Santos: Canales Todos Santos, 19.11.2008, H. García, CIB 1003, 1 macho (23.6 mm), 2 juveniles (25.7 mm); Cuenca Plutarco E. Calles: Las Vinoramas, 20.11.2008, H. García, CIB 1008, 2 (2) machos (22.9 y 32.1 mm); El Chucarro, 20.11.2008, H. García, CIB 1006, 8 (3) machos (27.7 a 44.9 mm), 6 (2) hembras (26.1 a 46.9 mm); San Venancio, 20.11.2008, H. García, CIB 1005, 4 (4) machos (24.1 a 41.7 mm); Cuenca San José del Cabo: Oasis Santa Rosa, 17.05.2007, E. Calvillo, CIB 1022, 1 macho (40.76 mm). SONORA: Cuenca Río Mayo 3: Echoropo, Huatabampo, 22.04.2011, G. Murugan, CIB 1009, 2 (2) machos (34.5 y 43.5 mm), 3 (3) hembras (40.2 a 54.8 mm). SINALOA: Cuenca Río Sinaloa 2: Dique, Sinaloa de Leyva, 25.04.2011, G. Murugan, CIB 1010, 1 (1) hembra (16.5 mm), 2 (1) quelas; Vado Guasave, río Sinaloa, 26.04.2011, G. Murugan, CIB 1023, 1 macho (22.2 mm); Cuenca Río Elota: Puente El Roble, La Cruz de Elota, 28.04.2011, G. Murugan, CIB 1011, 2 (2) machos (80.4 y 87.6 mm), 1 quela; Puente La Cruz de Elota, 28.04.2011, G. Murugan, CIB 1012, 1 (1) macho (60.4 mm); Cuenca Río Quelite 2: Arroyo San Pablo, 25.11.2003, A.V. Derheiden, CNCR 25064, 1 macho (59.7 mm); Cuenca Río Presidio 2: Villa Unión 2, 02.05.2011, G. Murugan, CIB 1014, 2 (2) macho (18.2 y 39.3 mm), 1 (1) hembra (17.9 mm), 2 (2) juveniles (14.8 y 25.2 mm); Estero

Colonias Espejos y Urías, Mazatlán, 19.10.1940, D. Peláez, CNCR 247, 2 machos (67.5 y 68.6 mm); Cuenca Río Baluarte 2: El Rosario, Puente río Baluarte, 30.04.2011, G. Murugan, CIB 1015, 12 (1) macho (23.9 a 69.1 mm), 21 (4) hembras (23.2 a 60.3 mm), 2 juveniles (8.6 and 11.3 mm); El Rosario, 03.05.2011, G. Murugan, CIB 1013, 2 (2) machos (30.2 y 31.8 mm). NAYARIT: Cuenca Río Huaynamota: río Huaynamota, Las Adjuntas, 08.06.1991, A. Cantú, CNCR 11472, 7 machos (58.5 a 93.1 mm), 5 hembras (47.1 a 80.2 mm); 19.03.1992, A. Cantú, CNCR 11853: 3 machos (23.3 a 48.1 mm), 6 hembras (35.4 a 68.7 mm); 27.04.1992, P. Cervantes, CNCR 11838, 1 macho (59.5 mm), 2 hembras (28.0 y 47.2 mm); río Huaynamota, 500 m Las Adjuntas, 09.06.1991, A. Cantú, CNCR 13360, 1 macho (74.4 mm), E. Lira, CNCR 11480, 1 macho (90.4 mm); 19.11.1991, J. L. Villalobos, CNCR 11747, 2 machos juveniles; 20.03.1992, J. L. Villalobos, CNCR 11855, 2 machos (51.8 y 77.0 mm), 1 hembra (46.2 mm); 28.04.1992, A. Cantú, CNCR 11840, 1 macho (55.0 mm), 3 hembras (43.9 a 71.3 mm); río Huaynamota, Los Sabinos, 01.04.1991, J. L. Villalobos, CNCR 11212, 2 machos (67.6 y 77.9 mm), 2 hembras (51.9 y 63.8 mm); 10.04.1991, J. L. Villalobos, CNCR 11215, 4 machos (40.9 a 83.9 mm); 11.04.1991, J. L. Villalobos, CNCR 11211, 3 hembras (38.5 a 42.4 mm); 11.06.1991, A. Cantú, CNCR 11476, 1 macho (55.5 mm), 4 hembras (58.6 a 65.7 mm), CNCR 13358, 1 macho (56.4 mm), CNCR 13359, 4 hembras (44.6 a 54.4 mm); 19.01.1992, A. Cantú, CNCR 11756, 1 macho (76.7 mm), CNCR 11923, 1 hembra (14.4 mm); 17.03.1992, J. L. Villalobos, CNCR 11832, 5 machos (35.3 a 81.4 mm), 5 hembras (47.7 a 69.6 mm); 22.04.1992, A. Cantú, CNCR 11837, 1 macho (90.6 mm); río Huaynamota, Los Sabinos, 300 m Carrito Aforador, 18.03.1992, J. L. Villalobos, CNCR 11852, 1 macho (85.6 mm), 1 hembra (58.7 mm); Playa de Golondrinas, 12.04.1991, H.

Espinoza y C. Rosales, CNCR 11207, 1 macho (110.1 mm); Cuenca Río Santiago 4: Colorado de La Mora, 12.04.1991, A. Cantú, CNCR 11206, 2 machos (61.8 y 72.6 mm), 3 hembras (36.1 a 46.0 mm); 21.05.1991, C. Rosales, CNCR 11500, 2 machos (68.0 y 82.9 mm); 25.09.1991, A. Cantú, CNCR 11549, 1 macho (82.1 mm); 21.11.1991, J. L. Villalobos, CNCR 11932, 1 macho (31.2 mm), 3 hembras (26.2 a 31.5 mm). 15.06.2009, C. Galicia, CNCR 11483, 1 hembra (74.6 mm); Cuenca Río Ameca Ixtapa B: Canal El Colomo, Bahía Banderas, 05.05.2011, G. Murugan, CIB 1016, 3 (3) machos (40.1 a 47.4 mm), 2 (2) hembras (33.9 y 58.2 mm). JALISCO: Cuenca Río Cuale: río Horcones, 20 km S Puerto Vallarta, Tuito, 03.1992, A. Novelo, CNCR 13374, 2 machos (34.8 y 38.9 mm), 1 hembra (37.2 mm); Cuenca Río Cuitzmala: río Cuitzmala, Chamela, 02.04.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3544, 1 macho (73.7 mm); río Ayotitlán, Sierra de Manantlán, 03.04.1987, P. Schmidtsdorf, CNCR 7659, 2 machos (40.7 y 70.7 mm); río Ayotitlán, Las Juntas, río Agua Mala, Sierra de Manantlán, 03.04.1987, P. Schmidtsdorf, CNCR 7819, 4 machos (67.4 a 92.0 mm), 2 hembras (46.3 a 51.9 mm); río Cuitzmala, km 43 Melaque-Puerto Vallarta, 30.01.1984, J. L. Villalobos, CNCR 20712, 6 hembras (38.0 a 59.8 mm); 31.01.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3126, 5 machos (37.1 a 54.9 mm), 20 hembras (34.1 a 59.5 mm); J. C. Nates, CNCR 3128, 6 machos (33.0 a 43.5 mm), 16 hembras (38.5 a 58.1 mm); 02.04.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3487, 8 machos (31.1 a 43.0 mm), 12 hembras (30.6 a 60.6 mm); 29.01.1986, J. C. Nates, CNCR 13054, 1 hembra (48.5 mm); San Nicolás, Melaque-Puerto Vallarta, La Huerta, 07.04.1987, J. C. Nates, CNCR 13308, 1 macho (25.8 mm), 1 hembra (36.2 mm); río Cuitzmala, 04.02.1983, J. L. Villalobos, CNCR 22270, 5 machos (33.5 a 52.0 mm), 2 hembras (43.2 a 51.0 mm); 06.04.1987, E. Lira, CNCR 7678, 1 macho (91.6 mm), 2 hembras (54.9 y

64.1 mm); río Cuitzmala, 3 km Venustiano Carranza, La Huerta, 06.04.1987, P. Schmidtsdorf, CNCR 7641, 1 macho (37.3 mm), 1 hembra (34.9 mm); Cuenca río Purificación: Zenzontla, Sierra de Manantlán, 02.04.1987, P. Schmidtsdorf, CNCR 7651, 1 macho (46.4 mm). río Purificación, La Huerta, 07.05.2011, G. Murugan, CIB 1017, 9 (5) machos (58.9 a 72.6 mm); CIB 1018, 2 (1) machos (45.3 y 65.9 mm), 4 (4) hembras (30.2 a 37.4 mm); COLIMA: Cuenca Río Armería: Potrero Las Juntas, 3 km SE Pueblo Juárez, 23.06.1986, R. Navarro, CNCR 5898, 1 macho (89.8 mm), 1 hembra (91.4 mm); Presa El Seis, 9 km W Colima, 15.12.1973, S. Contreras, UANL, 14 machos juveniles. MICHOACÁN: Cuenca Río Bajo Balsas: río Popoyuta, 30.07.1984, J. C. Nates, CNCR 3553: 1 macho (39.9 mm); 30.12.1989, J. C. Nates, CNCR 3551, 6 machos (33.2 a 44.3 mm); La Villita, Michoacán-Guerrero, 30.07.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3546: 1 macho (81.4 mm); río Chucutitán, 25.07.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3577, 1 macho (45.3 mm); río Mexcaltitlán, junto Barra, 31.07.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3576, 3 machos (30.2 a 41.9 mm), 1 hembra (38.7 mm). GUERRERO: Cuenca Río Petatlán 2: río Murga, Murga, 17 km NE Petatlán, 19.08.1980, J. L. Villalobos, CNCR 2653, 1 hembra (53.7 mm), J. L. Villalobos, CNCR 2683, 2 machos (74.2 y 75.5 mm); 11.09.1981, J. L. Villalobos, CNCR 13032, 1 hembra (54.5 mm); 28.07.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3539, 15 machos (40.2 a 75.7 mm), 4 hembras (43.0 a 49.1 mm), J. L. Villalobos, CNCR 13396: 1 macho (54.8 mm); Cuenca Río Atoyac 2: río Verde, Vallecito de Zaragoza, Pueblito, 03.08.1984, Pepe y Paramillo, CNCR 3542, 2 machos (42.0 y 42.6 mm), 6 hembras (32.8 a 66.9 mm); río Atoyac, Atoyac de Álvarez, 07.04.2007, C. Ortiz, UANL, 2 males (70.3 mm); Cuenca Río Coyuca 2: río Coyuca, Vado Aguas Blancas, Coyuca de Benítez, 11.05.2011, G. Murugan, CIB 1019, 2 (1) periopodos; Aguas Blancas, 15 km

NW Aguas Blancas, 20.08.1980, J. L. Villalobos, CNCR 2621, 2 hembras (48.2 y 60.4 mm), J. L. Villalobos, CNCR 2630, 1 macho (72.2 mm), 3 hembras (50.9 a 56.4 mm); Cuenca Río Papagayo 3: río Papagayo, CFE La Venta, 24.06.1988, L. Márquez, CNCR 10112, 2 machos (82.6 y 84.4 mm), 1 hembra (59.6 mm), L. Márquez, CNCR 10117, 3 machos (45.3 a 48.4 mm), 2 hembras (49.7 and 73.1 mm), M. Gómez, CNCR 10126, 3 machos (35.1 a 44.1 mm), 9 hembras (33.2 a 61.4 mm); río Pinola y río Tonalá, 18.12.1987, J. P. Gallo, CNCR 8778, 1 macho (42.0 mm); Cuenca Río Papagayo 4: Tres Palos, Acapulco, 28.07.1984, CNCR 13646, 3 machos (48.6 a 57.3 mm), 1 hembra (62.9 mm). OAXACA: Cuenca Río Verde: El Carnero, Chatañu, 24.11.2007, J. Bautista, CIB 1001, 1 (1) macho (48.8 mm), 5 (2) juveniles (8.7 a 11.5 mm); río Viejo, 05.2008, J. Bautista, CIB 1002, 1(1) hembra (82.3 mm); Cuenca Río Zimatán 1: río Grande antes de entronque a río Jícara, Merced del Potrero, San Miguel del Puerto, 15.01.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24734, 1 macho (67.9 mm), 12.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24798, 2 hembras (50.9 y 61.5 mm); Cuenca Río Zimatán 2: río Zimatán, Santa María Petatengo, Huatulco, 07.09.2000, M. A. Casariego, CNCR 18891, 1 macho (69.8 mm), 1 hembra (84.6 mm); río Zimatán, puente Huatulco-Salina Cruz, San Miguel del Puerto, 13.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24810, 1 macho (32.8 mm), 26.10.2007, J. L. Villalobos, CNCR 25098, 1 macho (26.9 mm); Cuenca Río Copalita 2: río Ayuta, Huatulco, 07.09.2000, M. A. Casariego, CNCR 18892, 2 hembras (34.8 y 48.3 mm); río Copalita, Las Hamacas, puente Huatulco-San Miguel del Puerto, 10.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24777, 1 macho (40.7 mm); 24.10.2007, J. L. Villalobos, CNCR 25031, 2 machos (45.2 y 48.3 mm), 2 hembras (26.2 y 34.7 mm); 12.06.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24964, 14 machos (67.1 a 95.2 mm), 5 hembras (79.2 a 89.5 mm); río

Copalita, puente Huatulco-Salina Cruz, Santa María Huatulco 17.01.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24758, 1 macho (39.5 mm), 1 hembra (44.5 mm), 13.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24820, 3 machos (32.9 a 34.7 mm), 6 hembras (31.6 a 51.8 mm); Cuenca Río Copalita 1: intersección río Copalita-río Yuviaga, San Miguel del Puerto, 16.01.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24744, 1 macho (83.3 mm); río Yuviaga, San Miguel del Puerto, 13.06.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24978, 4 machos (67.4 a 88.1 mm), 3 hembras (69.5 a 76.5 mm); Las Brisas de Copalitilla, río Copalita, San Miguel del Puerto, 10.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24783, 1 hembra (54.2 mm); Cuenca Río Tequisistlán: río Tequisistlán, 74.5 km Tehuantepec, 28.12.1955, A. Villalobos Figueroa, CNCR (IB/CC) 246, 1 macho (32.5 mm), 4 hembras (17.2 a 22.4 mm); Cuenca Río Tehuantepec 2: Presa de Mistequilla, Tehuantepec, 19.12.1955, A. Villalobos Figueroa, CNCR (IB/CC) 253, 7 machos (23.1 a 29.9 mm), 27 hembras (23.0 a 29.9 mm); Cuenca Río Coyula: río Coyula, Arroyo Magdalena, Rancho Hagia-Sophia, Santa María Huatulco, 13.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24838, 2 hembras (38.5 y 47.6 mm); 15.06.2007, J. L. Villalobos, CNCR 25022, 2 machos (51.1 y 57.1 mm), 1 hembra (48.9 mm); río Coyula, puente Huatulco-Salina Cruz, Santa María Huatulco, 17.01.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24765, 3 hembras (40.9 a 59.1 mm), 13.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24829, 1 macho (39.2 mm), 15.06.2007, J. L. Villalobos, CNCR 25013, 3 machos (25.1 a 39.9 mm), 1 hembra (31.0 mm). CHIAPAS: Cuenca Laguna Mar Muerto C: río Lagartero, Arriaga, 30.07.1983, J. L. Villalobos, CNCR 13050, 1 hembra (54.6 mm); Cuenca Río Huixtla: río Vado Ancho, Villa de Colmaltitlán, 20.12.1971, C. Martínez Palacios, CNCR (IB/CC) 248, 4 males (15.2 a 31.7 mm), 2 hembras (20.6 a 21.2 mm), 24.07.1971, C. Martínez Palacios, CNCR (IB/CC) 249, 1 macho (27.2 mm); Poza Silva,

río Vado Ancho, Villa de Colmaltitlán, 29.07.1971, C. Martínez Palacios, CNCR 255, 2 machos (34.9 y 73.9 mm).

8.2.

***Macrobrachium americanum* Bate, 1868**

(Figuras 6 y 7)

Palaemon jamaicensis Bouvier, 1895

Macrobrachium americanum Bate, 1868; Holthuis, 1952; Rodríguez de La Cruz, 1968; New, 1980; Hendrickx *et al.*, 1983; Wicksten 1983, 1989, 1991; Ríos, 1989; Wicksten y Hendrickx, 1992, 1994, 2003; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Astudillo-Sebastián *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Martínez-Guerrero, 2007; Valencia y Campos, 2007; García y Hendrickx, 2009; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010; De Grave y Fransen, 2011; Anger, 2013.

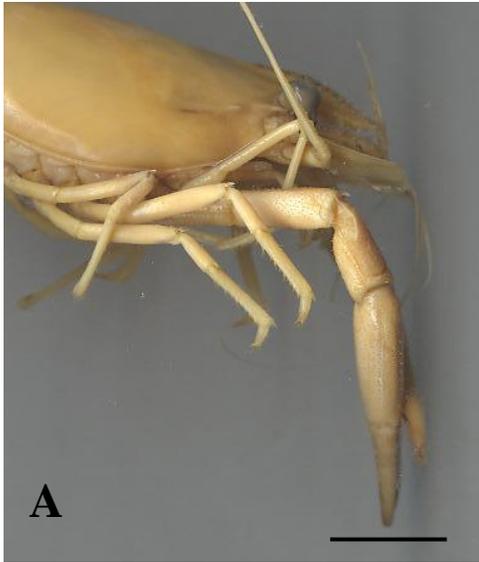


Figura 6. *Macrobrachium americanum* Bate, 1868. A, Macho de la península de Baja California, Canales Todos Santos, cuenca Todos Santos, Baja California Sur (CIB-1039), escala de la barra = 8.6 mm. B, Hembra de la vertiente del pacífico mexicano, río Viejo, cuenca Río Verde, Oaxaca (CIB-1063), escala de la barra = 15.6 mm.

8.2.1. Localidad Tipo

Lago Amatitlán, Guatemala. El tipo esta preservado en el Museo Británico de Londres, como un espécimen seco (Reg. No. 68,41) (Holthuis, 1952).

8.2.2. Diagnosis

Rostro fuerte y arqueado en la base del margen orbital y ápice del rostro curvada hacia arriba (Fig. 6), alcanza el borde final del segmento antenular. Margen dorsal con 10 a 12 dientes, de los cuales tres a cuatro están atrás del margen orbital. Margen ventral presenta de dos a cuatro dientes. Segundo par de periópodos con quela subigual y dedos cerrados. Carpo tan largo como alto y más corto que el mero. Quela completamente cubierta de espínulas. Palma alargada, dedos ligeramente más cortos que palma. Dedos con un diente fuerte en el borde cortante; dedo fijo con un diente fuerte en el primer tercio del borde cortante, diente del dácilo está colocado a la mitad del borde cortante. En ambos dedos de dos a cuatro dientes proximales. En este estudio el número de dientes dorsales del rostro oscila de 9 a 14 dientes, de los cuales dos a cuatro son posteriores al margen orbital; borde ventral con dos a cinco dientes.

Los especímenes examinados de mayor talla fue un macho recolectado en la cuenca La Purísima, Baja California Sur y tiene una medida de 112.9 mm de longitud cefálica y la hembra más grande revisada fue colectada en la cuenca Río Culiacán, Sinaloa y tuvo una medida de 87.0 mm de longitud cefálica.

8.2.3. Caracteres morfológicos adicionales

La forma de la órbita inferior marcadamente convexa, moderadamente producida; pico interocular con ápice fuertemente desarrollado (Fig. 7 B); córnea ocular grande y bien pigmentada con una mancha de pigmento accesorio (Fig. 7 A); T4, con proceso medio bien desarrollado y mostrando dos protuberancias posteriores separadas y una protuberancia anterior central bien desarrollada, tan grande que el ápice sobrepasa las dos protuberancias posteriores (Fig. 4 E-F); T8 en los machos, presenta lóbulos unidos y hembras presenta lóbulos separados (Fig. 7 C-D); esclerito inter-uropodal con una carina preanal bien desarrollada, sin presencia de setas dorsales (Fig. 7 E-F).

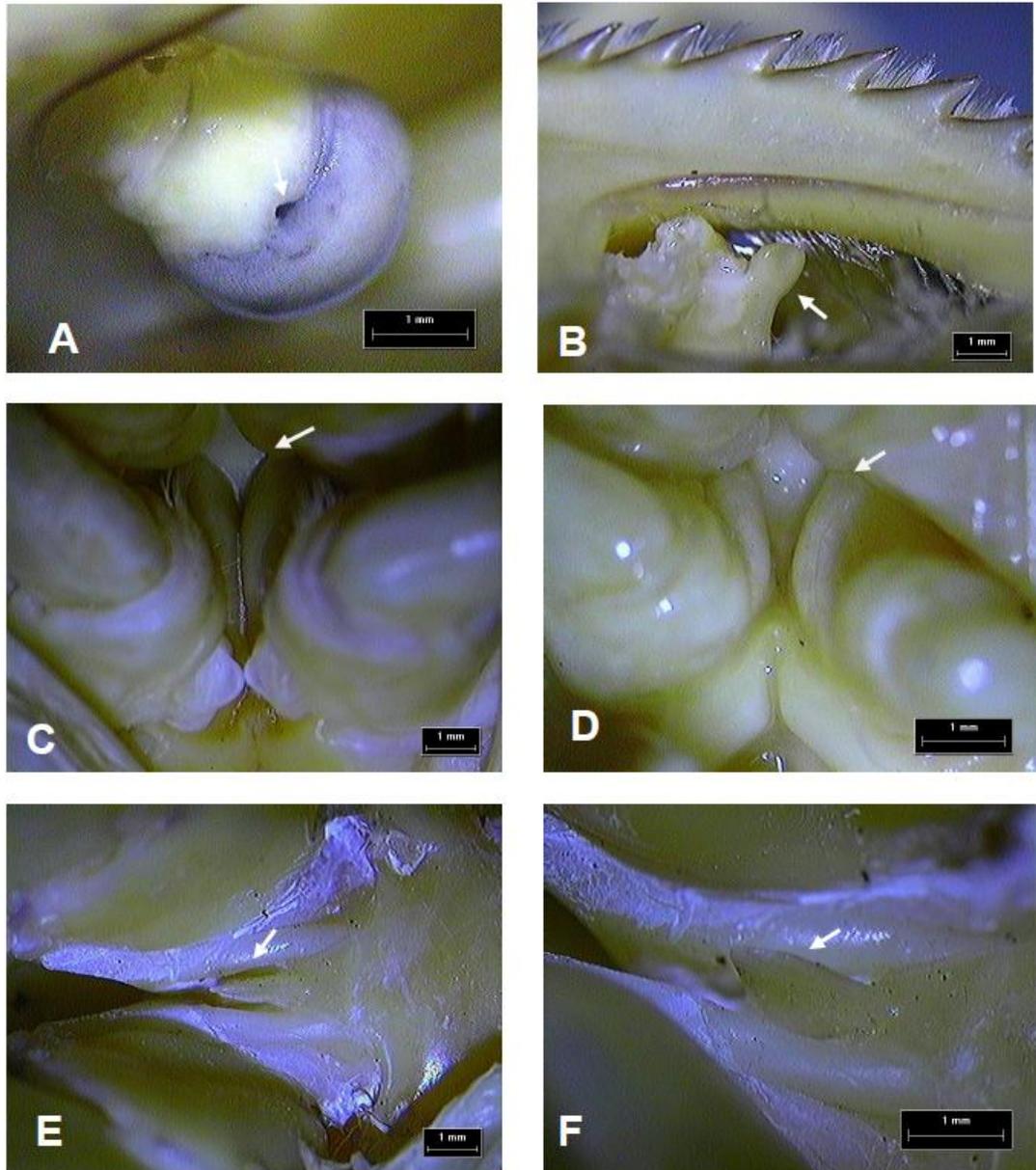


Figura 7. Macho (B, C, E y F) y hembra (A y D) *M. americanum*, Bate, 1868, de río Viejo, cuenca de Río Verde, Oaxaca, de la vertiente continental del pacífico mexicano. A, ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular en vista lateral. C, esternito torácico 8 (T8) en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, T8 en vista ventral mostrando lóbulos separados. E y F, esclerito inter-uropodal en vista ventral con carina pre-anal bien desarrollada.

8.2.4. Identidad haplotípica

Las secuencias *M. americanum* de los fragmento del gen 16S, se obtuvieron de 70 individuos. El alineamiento de las secuencias son inequívocas sin presentar inserciones y deleciones en el gen. Las secuencias de 16S presentan 491 pares de bases con 15 sitios polimórficos, de los cuales uno fue parsimoniamente informativo. El análisis resultó en 15 haplotipos. Las secuencias específicas se muestran en (Apéndice TS4). Todos los sitios polimórficos son de transición excepto uno que es de transversión.

8.2.5. Distribución en México

Se estudiaron 39 sitios en la vertiente del pacífico mexicano, distribuidos en 26 cuencas hidrológicas, 10 en la península y 16 en el continente en 7 estados (Fig. 8). Se realizó la actualización de la distribución de la especie *M. americanum*, en la vertiente del pacífico mexicano, la cual presenta una distribución discontinua ya que no existen registros de la presencia de la especie en aproximadamente 2000 kilómetros a lo largo de las planicies costeras en la parte norte del Golfo de California (Fig. 8).

M. americanum está presente en: BAJA CALIFORNIA SUR: Esta especie fue previamente registrada en las cuencas de Santa Rita, Todos Santos, Pescaderos, Plutarco E. Calles, San José del Cabo, Santiago, La Paz, y Mulegé y en la región continental en Guaymas, Sonora (Bouvier, 1895; Holthuis, 1952; Hernández *et al.*, 2007), se agrega nuevo registro en cuenca La Purísima. SONORA: cuenca Matapé 2, en Guaymas, en las cuencas Río Yaqui 3 y Río Mayo 3 (Rodríguez de La Cruz, 1968; Wicksten, 1983). SINALOA: cuencas: Río Fuerte 2 , Río Quelite 2, Río Presidio 2, en el Río Coco y Río Baluarte 2 (Rodríguez de La Cruz, 1968; Arana, 1974; Wickstens, 1983; Hernández *et*

al., 2007; García y Hendrickx, 2009); se agregan nuevos registros de localidades estatales en las cuencas del Río Culiacán, Río Tamazula, Río Piaxtla 2. NAYARIT: Islas Marías (Holthuis, 1952), en la cuenca de Río Ameca Ixtapa B (Hernández *et al.*, 2007). Se agrega nuevo registro de localidad estatal en la cuenca Huicicila, en Compostela. JALISCO: cuencas de Río Santiago, Río Ameca, Chamela, Cuitzmala y Cuenca Pitillal (Holthuis, 1952; Hernández *et al.*, 2007). Se agregan nuevo registro de localidad estatal en cuenca Río Purificación. MICHOACÁN: cuenca Río Bajo Balsas (Hernández *et al.*, 2007). GUERRERO: cuenca de Petatlán 2 y Río Coyuca 2 (Holthuis, 1952; Román-Contreras, 1991; Hernández *et al.*, 2007); se agregan nuevos registros de localidades estatales en las cuencas, Río Atoyac 2, Laguna de Coyuca. OAXACA: Laguna del Palmar a 35 km al sureste de Puerto escondido (Martínez-Guerrero, 2007), en las cuencas de río Coyula, río Copalita y río Zimatán, Pochutla, Salina Cruz, río Valdeflores, Tuxtepec y Mixtequita (Hernández *et al.*, 2007; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010); se agregan nuevos registros de localidades estatales en las cuencas de Río Verde, Tehuantepec 2 y Tonameca 2.

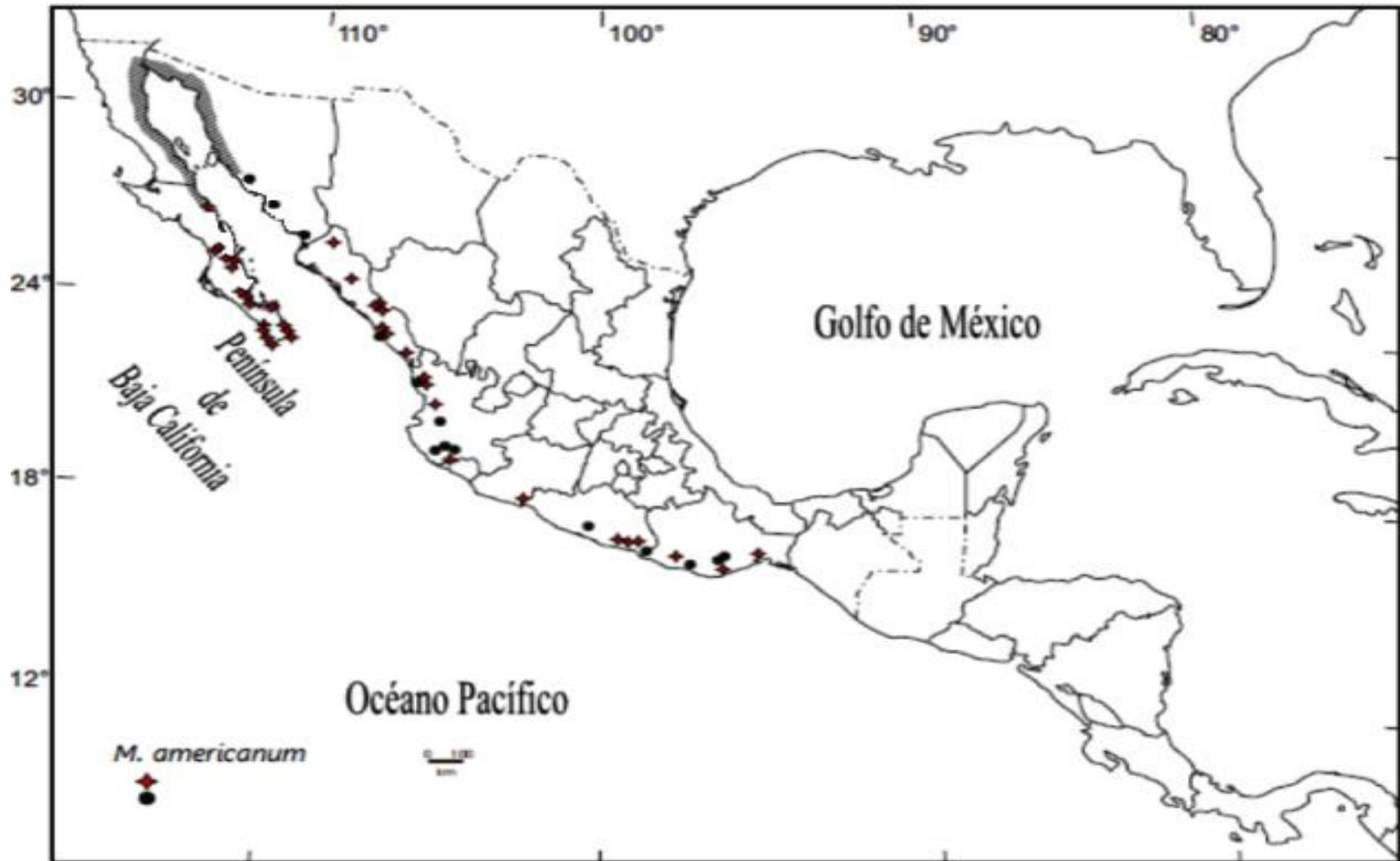


Figura 8. Distribución geográfica de *Macrobrachium americanum* Bate, 1868. Las estrellas representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos representan los registros previos de la especie en México. El área sombrada muestra la distribución disyunta de la especie a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés).

8.2.6. Distribución general

De acuerdo a la literatura revisada, la distribución de *M. americanum* se restringe únicamente a la vertiente del pacífico en el Continente Americano desde La Península de Baja California hasta el norte de Perú (Holthuis, 1952; Wicksten 1983, 1989, 1991; Astudillo-Sebastián *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2007; De Grave y Fransen, 2011; Anger, 2013). Además de México, la especie se ha reportado en. GUATEMALA: río Las Morenas (Holthuis, 1952), Lago Amatitlán (Bate, 1868; Holthuis, 1952; De Grave y Fransen, 2011). EL SALVADOR: río La Paz, río Santo Tomás, La Libertad, río Huiza, río Jiboa (Holthuis, 1952, 1954). HONDURAS: río Cobre (Holthuis, 1952). NICARAGUA: Polvón, Realejo, Fonseca (Holthuis, 1952). COSTA RICA: Bahía Wafer, Islas Coco, Bahía Chatham, Quebrada Chavarría, río Platanales, Golfo Dulce, río Grande de Térraba (Holthuis, 1952; Abele y Kim, 1984; Vargas y Wehrtmann, 2009; Roliér-Lara y Wehrtmann, 2011). PANAMÁ: río Chico, (Atenaga del río Balsas, Darien), Isla Secas, Bahía Honda, David, Chiriqui, río Capira, Chorrera, Araján, Culebra, Paraíso, Corozal, Cárdenas, Panamá, río Morte Arnode, río Abaco, río Pacora, río Mamoni, río Jaqué, Isla Taboga, Isla San José, río Chucunaque, río Pedro Miguel, Isla Cañas, Isla Pedro González e isla San José del Archipiélago Perlas, Santa María, río Los Chorros, río Cobre, río La Villa, río Parita (Holthuis, 1952; Abele y Kim, 1989; Abele y Blum, 1977; Vega *et al.*, 2006). COLOMBIA: Bahía Malága, Punta Alta, La Muerte, Estero Valencia (La Quebrada), isla Gorgona, Buenaaventura, Puerto Utria, Gorgona Cauca, Malpelo Valle de Cauca (Holthuis, 1952; Lazarus-Agudelo y Cantera-Kintz, 2007; Valencia y Campos 2007). ECUADOR: islas Galápagos, San Cristóbal, Santa Cruz, islas Chatham, Guayaquil (Holthuis, 1952; Wicksten, 1991; Tirado *et al.*, 2012). PERÚ: río Pariñas,

Quebrada, río Zarumilla Estación Palma, río Tumbes E. Bocana, río Chira E. de Lancones (Holthuis, 1952; Amaya y Guerra, 1976).

8.2.7. Material examinado

BAJA CALIFORNIA SUR: Cuenca La Purísima: La Purísima, 25.01.2009, Federico Arvizu, CIB-1030, 2 machos (225.0 mm); Cuenca Santa Rita: Puente Santa Rita, 30.09.2012, A. Maeda, CIB-1031, 1 hembra ovígera (221.6 mm); Oasis Santa María Toris, S/F, Colector S/D, CIB-1032, Macho (231.3 mm); San Pedro de La Presa, 19.04.2002, G. Ruiz, UABC, 1 macho (230.9 mm), 2004, A. Maeda, CIB-1033, 2 machos (238.8 y 240.1 mm), 02.08.2009. A. Maeda, CIB-1034, 3 machos (218.2 a 231.6 mm), 1 hembra (183.3 mm); Arroyo Merecuaco, 16.05.1998, G. Ruiz-Campos, UABC, 1 macho (125.1 mm); Cuenca Las Pocitas-San Hilario: Las Cuevas, 12.06.2011, A. Maeda, CIB-1035, 2 Quelas; Arroyo Las Pocitas, Rancho El Caracol, 05.08.2005, G. Ruiz, UABC, 1 macho (76.2 mm); Cuenca Todos Santos: La Poza-Todos Santos, 11.12.2007, G. Murugan, CIB-1036, 1 (1) macho, (185.9 mm) y 2 (2) hembras (131.1 y 135.9 mm); 18.11.2008, H. García, CIB-1037, 1 hembra (1), (167.1 mm); Canales Todos Santos, 28.10.2006, J. Salcido, CIB-1038, 1 (1) macho (95.1 mm); 18-19.11.2008, H. García, CIB-1039, 2 (2) machos (190.3 y 190.5 mm); Cuenca Pescaderos: San Pedrito, cerca de La Playa, 19.11.2008, H. García, CIB-1040, 1 (1) hembra ovígera (28.8 mm); San Pedrito, 28.10.2006, J. Salcido, CIB-1041, 1 (1) macho (88.6 mm). Cuenca Plutarco E. Calles: Las Vinoramas a un lado de San Venancio, 28.12.2010, G. Murugan, CIB-1042, 1(1) hembra, (1) quela (63.4 mm); San Venancio cerca del Chucarro, 28.12.2010, G. Murugan, CIB-1043, 2 (2) quelas, 1 (1) telson; Arroyo Los Potreros cerca del Chucarro, 06.10.2002, A. Maeda, CIB-814, 3 (3), hembras ovígeras (109.9 a 154.4 mm); El

Chucarro, 20.11.2008, H. García, CIB-1044, 1 macho (29.1 mm), 1 hembra (39.9 mm); Cuenca Mulegé: entre presa y puente de Mulegé, 17.01.2009, A. Maeda, CIB-1047, 1 (1) hembra (47.2 mm); Cuenca La Paz: Las Vinoramas Arroyo El Rosario, 21.11.2003, A. Maeda, CIB-809, 1 (1) hembra (69.8 mm); 03.12.2003, L. Hernández, CIB-810, 1 (1) macho (69.9 mm) 4 (4) hembras (29.0 a 66.2 mm); Arroyo Las Cruces 12.3 km arriba desde el Rancho Las Cruces, 05.11.2013, Jon Lagranje, UABC, 1 hembra (184.6 mm); Cuenca Santiago: Agua Caliente, 13.12.2003, L. Hernández, CIB-812, 1 (1) hembra (59.3 mm); Cuenca San José del Cabo: San Antonio Miraflores, 09.09.2004, L. Hernández, CIB-813, 2(2) hembras (131.4 y 133.7 mm); Poza de Santa Rosa, 14.12.2003, A. Maeda, CIB-816 1(1) hembra (66.2 mm); Poza de Santa Rosa, 15.05.2007, A. Maeda, CIB-1046, 2 machos (86.3 y 99.4 mm), 1 hembra ovígera (94.4 mm); Las Adjuntas, San José del Cabo, 13.12.06. A. Maeda y Murugan, CIB-1045, 2 (2) machos (19.7 mm) 3 (3) hembras (19.5 mm). SINALOA: Cuenca El Fuerte 2: El Fuerte, 24.04.2011, G. Murugan, CIB-1048, 15 (2) machos, (141.2 a 209.8 mm) 13 (3) hembras (129.8 a 178.6 mm); Cuenca Río Sinaloa 2: río Petatlán, Sinaloa de Leyva, 25.04.2011, G. Murugan, CIB-1049, 2 (2) machos (116.3 a 138.1 mm), 3 (3) hembras (84.9 a 149.9 mm); Cuenca Río Culiacán, Canal de Bacurimi, río Culiacán, 16.07.2009, Camacho, CIB-1050, 1 (1) macho (165.0 mm); Canal Recurso, Culiacán, 01.08.2009, Camacho, CIB-1051, 1 (1) macho (152.7 mm), 2 (2) hembras, (1 ovígera) (194.9 y 200.4 mm); río Tamazula, en el Rincón, Culiacán, 26.09.2009, G. Ruiz, UABC, 4 hembras (1 ovígera) (149.9 a 164.6 mm); Cuenca Río Piaxtla 2: río Piaxtla Estación Dimas, San Ignacio, 27.10.2009, G. Ruiz, UABC, 2 hembras (53.5 y 64.4 mm); 29.04.2011, G. Murugan, CIB-1052, 1 (1) hembra (61.2 mm); Cuenca Río Presidio 2: Playa Brujas, Mazatlán, 21.07.2012, Ana María

Escalante Alfonso, UANL-FCB, 1 macho (124.0 mm), 1 hembra (124.0 mm); El Tecomate, Mazatlán, 13.09.1978, R. Osuna, UANL-FCB-C17-00278, 4 machos (161.2 a 194.7 mm); Cuenca Río Baluarte 2: El Rosario, 26.01.1974, R. Osuna, UANL-FCB-C17-00266, 2 machos (207.6 y 243.7 mm); 31.04.2011, G. Murugan, CIB-1053, 1 hembra (96.2 mm); 03.05.2011, G. Murugan, CIB-1054, 7 (5) machos (50.2 a 101.6 mm), 5 hembras (83.4 a 142.2 mm). NAYARIT: Cuenca Huicicila: Compostela, 03.06.1995, V. Luna, UANL-FCB-C17-00373, 2 machos juveniles, 1 hembra juvenil; Cuenca Río Ameca Ixtapa B: Canal El Colomo, 05.05.2011, A. Maeda, CIB-1055, 17 (5) machos (21.9 a 121.3 mm), 34 hembras (30.8 a 119.6 mm). JALISCO: Cuenca Río Purificación: Río Purificación, La Huerta, 07.05.2011, A. Maeda, CIB-1056, 2 (2) machos (96.9 y 100.3 mm), 3 (3) hembras (96.3 a 120.4 mm). MICHOACÁN: Cuenca Río Bajo Balsas: río Balsas, 11.02.2006, A. Maeda, CIB-1057, 1 (1) hembra (64.4 mm). GUERRERO: Cuenca Río Atoyac 2: Río Atoyac, Atoyac de Álvarez, 07.04.2007, J. G. Delgado, FCB-UANL-XX, 2 machos (79.6 y 87.3 mm); Cuenca Laguna de Coyuca: Laguna de Coyuca, 11.05.2011, A. Maeda, CIB-1058, 1 (1) hembra (35.8 mm); Cuenca Río Coyuca 2: Vado Aguas Blancas, río Coyuca, 11.05.2011, A. Maeda, CIB-1059, 6 (6) machos (53.3 a 129.78 mm), 10 hembras (39.4 a 111.0 mm), 3 juveniles (24.6 a 29.1 mm). OAXACA: Cuenca Río Verde: río Viejo, 05.2008, J. Bautista, CIB-1060, 1 (1) hembra ovígera (97.3 mm); 09.07.2008, J. Bautista, CIB-1061, 7 machos (7) (87.5 a 143.3 mm); 23.07.2008, J. Bautista, CIB-1062, 5 (2) machos (98.0 a 140.3 mm) 10 hembras (2 ovígeras) (73.7 a 123.9 mm); 10.10.2008, J. Bautista, CIB-1063, 3 (3) machos (93.7 a 140.4 mm) 2 (1) hembras (1 ovígera) (137.1 y 144.9 mm); Cuenca Río Tonameca 2: Puerto Ángel,

00.10.2011 FCB-UANL-UMAR 1 (1); Cuenca Río Tehuantepec 2: Estuario Mazunte,

13.12.1999, A. Valdez , UANLFCB-C17-04849, 1 macho (154.3 mm).

COSTA RICA: Punta Arenas, 04.01.1967, O. Blanco y W. Bussing, UCR-276, 1 hembra.

8.3.

Macrobrachium digueti (Bouvier, 1895)

(Figuras 9-12)

Palaemon digueti Bouvier, 1895

Macrobrachium digueti Bouvier, 1895; Holthuis, 1952, 1954, 1980; Rodríguez de La Cruz, 1968; Hendrickx *et al.*, 1983; Wicksten 1983, 1989; Abele y Kim, 1989; Ríos, 1989; Román-Contreras, 1991; Wicksten y Hendrickx, 1992, 2003; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Hendrickx, 1994; Hernández *et al.*, 2007; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010; Hendrickx y Wicksten, 2011; De Grave y Franssen, 2011; Anger, 2013.

Macrobrachium acanthochirus Villalobos, 1967; Villalobos, 1968; Villalobos-Hiriart y Nates, 1990; Wicksten, 1989; Wicksten y Hendrickx, 1992; Román-Contreras *et al.*, 2000; Wicksten y Hendrickx, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010.

Macrobrachium michoacanus Villalobos-Hiriart y Nates, 1990; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Wicksten y Hendrickx, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010.



Figura 9. *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895), morfotipo *digueti*. A, Macho de la península de Baja California, San Pedro de la Presa, cuenca Santa Rita, Baja California Sur (CIB-1103), escala de la barra = 14.2 mm. B, Macho de la vertiente continental del pacífico mexicano, Aguas Blancas, cuenca Río Coyuca 2, Guerrero (CIB-1130), escala de la barra = 9.3 mm.

8.3.1. Localidad tipo

Río Mulegé, Baja California Sur, México (Bouvier, 1895); El material tipo esta preservado en el Museo de Historia Natural de París, Francia.

8.3.2. Diagnosis

Rostro recto, alcanzando el último pedúnculo antenular; margen dorsal con 13 a 16 dientes, de cuatro a seis colocados posorbitalmente; margen ventral con tres a cinco dientes; segundo par de periópodos con quela desigual y con dedos cerrados; carpo y mero de forma globosa en la parte media. Quela grande con palma tan larga como alta, con espinas en el margen dorsal y en el lado externo (Fig. 9). Palma con escasa pubescencia, sin setas. Dedo fijo hasta con 4 dientes en la parte proximal del borde cortante. Dáctilo con un diente grueso y hasta con cuatro dentículos en la parte proximal del borde cortante.

8.3.2.1. Morfotipo *digueti* (Fig. 9)

Rostro recto, en su parte distal llega hasta el final del pedúnculo antenular; con 14 a 16 dientes en el margen dorsal, de los cuales seis son posteriores al margen orbital; tres a cinco dientes en la parte ventral. Segundo par de periopodos con las quelas desiguales en forma y tamaño; quela mayor con ornamentaciones espinosas sobre palma y carece de pubescencia ó setas. Carpo y mero son globosos, palma es cuadrado (tan alta como larga) y dáctilo es 1.3 veces más largo que palma. Con dedos huecos y bordes cortantes no presentan más de cuatro dientes, los cuales siempre están colocados cerca del borde proximal (Hernández *et al.*, 2007). En este estudio el margen dorsal presenta de 11 a 17

dientes, de cinco a siete son posteriores del margen orbital; margen ventral presenta de dos a seis dientes. Mero es cerca de 1.5 veces más largo que carpo y ambos son globosos. Palma presenta un espacio interdactilar con dentículos en los dactilos. El macho más grande se capturó en la cuenca de Santa Rita en San Pedro de la Presa, con una talla de longitud cefálica de 40.1 mm y la hembra de 35.8 mm de la cuenca de San José del Cabo de Boca de la Sierra, ambos especímenes de la Península de Baja California.

8.3.2.2. Morfotipo *michoacanus* (Fig. 10)

Rostro recto que alcanza el último segmento del pedúnculo antenular, borde dorsal presenta 14 o 15 dientes de los cuales cinco o seis están por detrás del margen orbital, borde ventral con 3 a 4 dientes. El segundo par de periópodos con quelas desiguales en forma y tamaño. Mero casi 1.5 veces más largo que carpo. Palma con espinas distribuidas en la cara externa y una escasa pubescencia. Palma es menos de dos veces tan larga como alta. Dedos tienen bordes cortantes rectos (Fig. 10) (Hernández *et al.*, 2007). En este estudio el rostro es recto, alto en donde empieza el primer diente ventral, alcanzando el final del pedúnculo antenular; margen dorsal con 12 a 16 dientes, de tres a ocho dientes son posteriores al margen orbital; dos a ocho dientes en la parte ventral. El macho más grande se capturó en la cuenca de Plutarco E. Calles en El Chucarro de longitud cefálica de 27.4 mm y la hembra de 37.3 mm de la cuenca La Paz en las Vinoramas, Río El Rosario, ambos especímenes de la Península de Baja California.



Figura 10. *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) morfotipo *michoacanus*. A, Hembra de la península de Baja California; Poza Todos Santos, cuenca Todos Santos, Baja California Sur (CIB-1117), escala de la barra = 7.4 mm. B, Macho de la vertiente continental del pacífico mexicano, Aguas Blancas, cuenca Río Coyuca 2, Guerrero (CIB-1130), escala de la barra = 7.1 mm.

8.3.3. Caracteres morfológicos adicionales

8.3.3.1. Morfotipo *digueti*

En el morfotipo *digueti*, la forma de la órbita inferior fuertemente convexa, moderadamente producido; pico interocular fuertemente desarrollado con ápice truncado (Fig.11 B). Córnea ocular grande y bien pigmentada con una mancha de pigmento accesorio (Fig. 11 A). Esternito torácico 4 (Fig. 4 I-J), con un proceso medio bien desarrollado, con dos protuberancias posteriores separadas ligeramente desarrolladas y una protuberancia anterior central bien desarrollada más grande que la altura de las protuberancias posteriores (Fig. 4 I-J). Esternito torácico 8 en machos, con lóbulos unidos, mientras que en hembras, están muy separados (Fig. 11 C-D). Esclerito interuropodal con una carina preanal bien desarrollada, sin setas dorsales (Fig. 11 E-F).

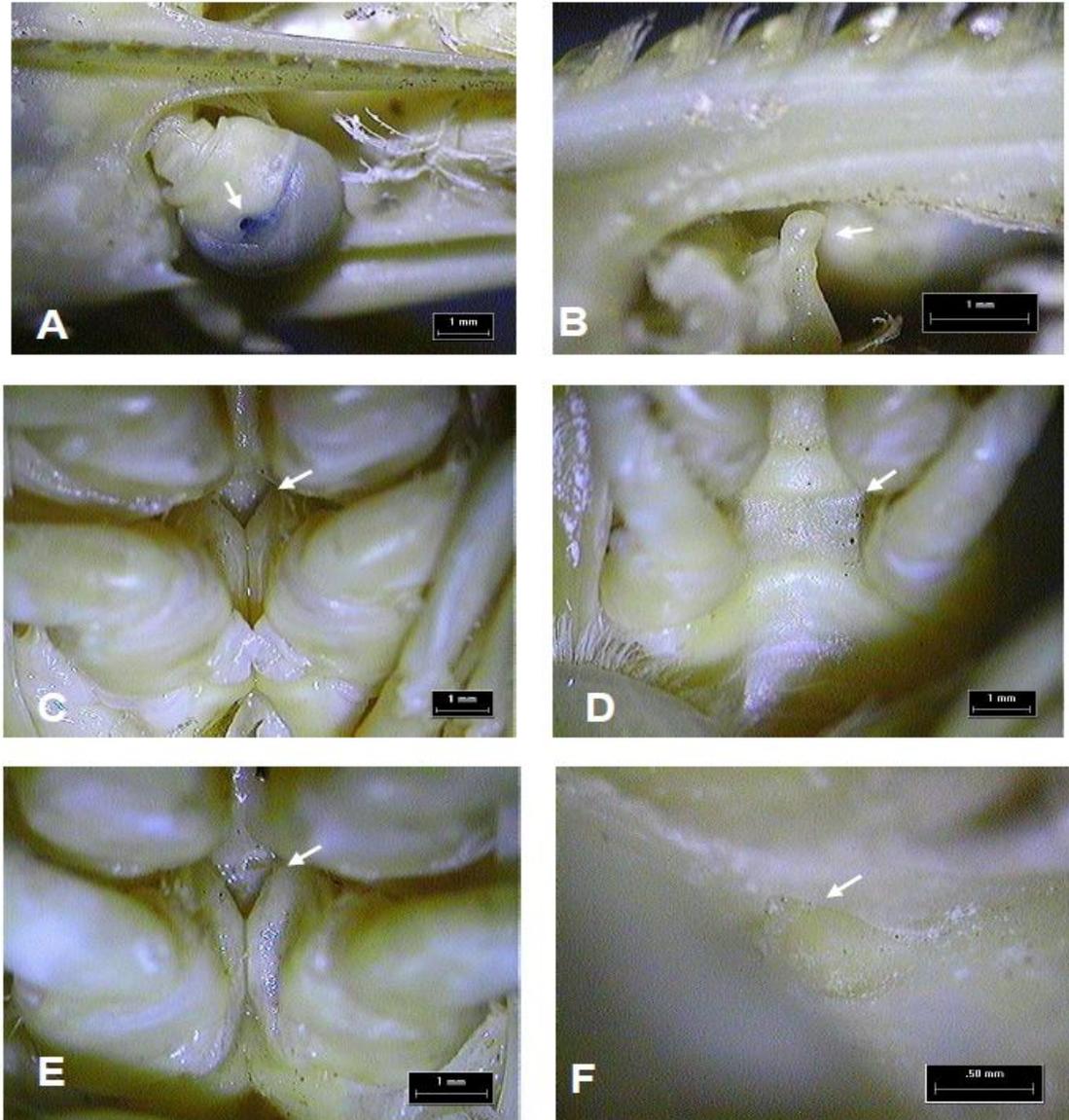


Figura 11. Macho y hembra de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895), morfotipo *digueti*. Macho (A,B, E, y F) de Boca de La Sierra, de la cuenca San José del Cabo en la Península de Baja California. Macho (C) y hembra (D) de El Colomo, cuenca Río Ameca Ixtapa B, Nayarit, en la vertiente continental del pacífico mexicano. A, Ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular de un macho en vista lateral. C y E, esternito torácico 8 (T8) de un macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, T8 de una hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados. F, esclerito inter-uropodal de macho en vista ventral con carina pre-anal bien desarrollada.

8.3.3.2. Morfotipo *michoacanus*

En el morfotipo *michoacanus* la forma de la órbita inferior fuertemente convexa, moderadamente producido; pico interocular fuertemente desarrollado con ápice truncado (Fig. 12 B). Córnea ocular grande y bien pigmentada con una mancha de pigmento accesorio (Fig. 12 A). Esternito torácico 4, con un proceso medio bien desarrollado, con dos protuberancias posteriores separadas ligeramente desarrolladas y una protuberancia anterior central bien desarrollada más grande que la altura de las protuberancias posteriores (Fig. 4 K-L). Esternito torácico 8 en machos, con lóbulos unidos mientras que, en hembras están muy separados (Fig. 12 C-D). Esclerito inter-uropodal con carina preanal bien desarrollada, sin setas dorsales (Fig. 12 E-F).

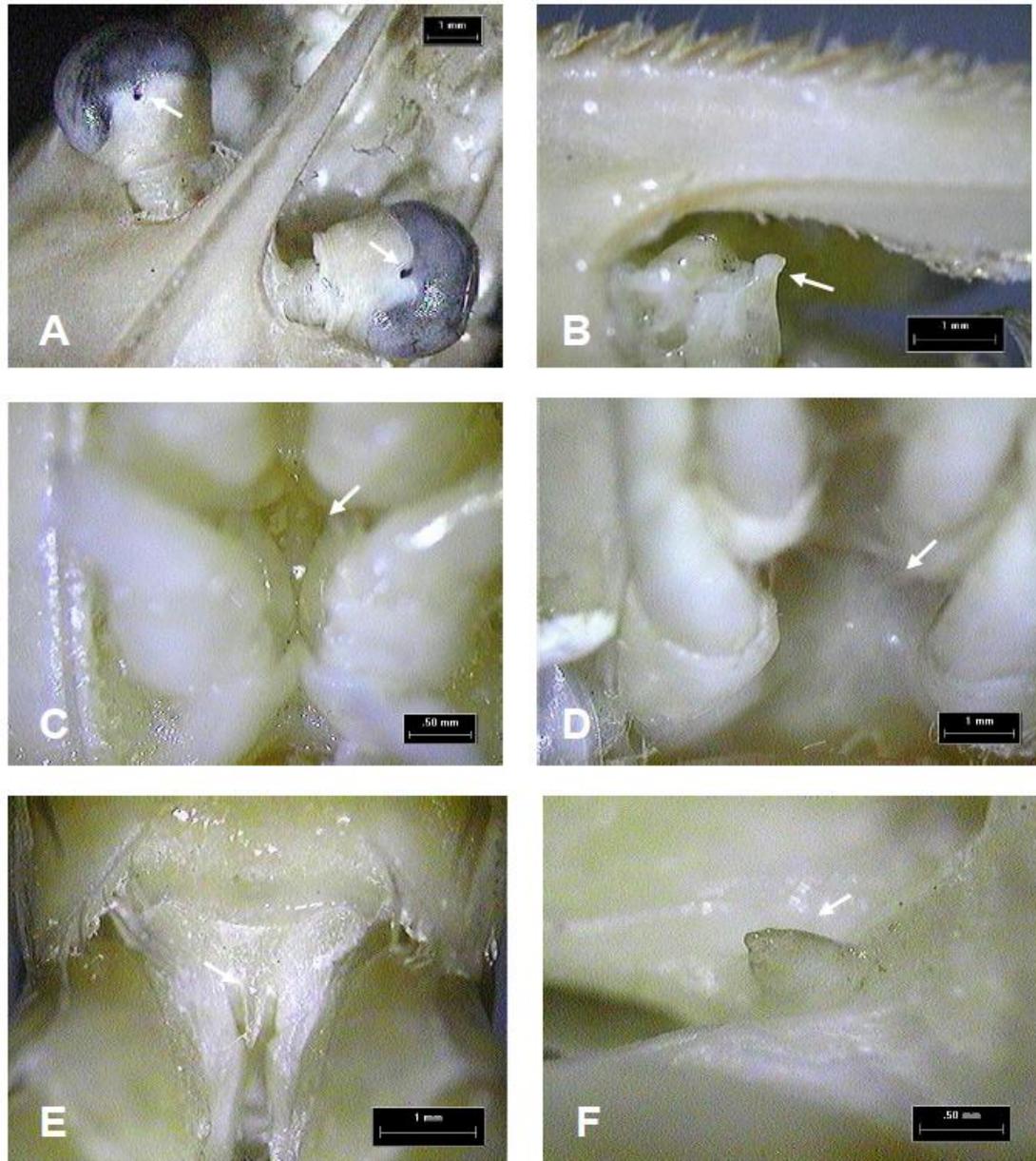


Figura 12. Macho y hembra de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) morfotipo *michoacanus*. Macho (C) de San Pedrito, cuenca Pescaderos y hembra (A, B, D, E y F) de La Poza Todos Santos, cuenca Todos Santos, Baja California Sur de la Península de Baja California. A, ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular de hembra en vista lateral. C, esternito torácico 8 (T8) de macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, T8 de hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados. E y F, esclerito inter-uropodal de hembra en vista ventral con carina pre-anal bien desarrollada.

8.3.4. Identidad haplotípica

Las secuencias de *Macrobrachium digueti* de los morfotipos *digueti* y *michoacanus* del fragmento del gene 16S, se obtuvieron de 79 individuos. El alineamiento de las secuencias son inequívocas sin presentar deleciones e inserciones en el gen. Las secuencias de 16S presentan 491 pares de base de longitud con 13 sitios polimórficos, de los cuales dos fueron parsimoniamente informativos. El análisis resultó en 15 haplotipos. Las secuencias específicas se muestran en la (Apéndice TS5). Todos los sitios polimórficos en 16S son de tipo transición excepto uno que es de transversión.

8.3.5. Distribución en México

8.3.5.1 Morfotipo *digueti*

Se estudiaron 16 sitios en la vertiente del pacífico distribuidas en 5 cuencas en la península y 7 cuencas en el continente distribuidas en 7 estados (Fig. 13): El morfotipo *M digueti*, previamente fue reportada en BAJA CALIFORNIA; Mulegé, La Paz, Santiago, Boca de La Sierra, Cabo San Lucas y Los Potreros (Bouvier, 1895; Holthuis, 1952; Villalobos, 1968; Hendrickx, 1994; Hernández, *et al.*, 2007). Se agregan nuevos registros estatales en San Pedro de la Presa, Todos Santos, San Pedrito y San Venancio. SONORA: río Yaqui, río Mayo (Rodríguez de La Cruz, 1968). SINALOA: río Baluarte, Laguna Caimanero (Hendrickx, Wicksten y Van der Heiden, 1983; Wicksten, 1983; Hernández *et al.*, 2007; Hendrickx y Wicksten, 2011). JALISCO: Cuitzmala, río Los Cuartones (Hernández *et al.*, 2007). Se agrega nuevo registro estatal en La Huerta. COLIMA: Tecomán y Puerto Juárez (Hernández *et al.*, 2007). MICHOACÁN: Mexcaltitlán, río Murga y La Villita (Hernández *et al.*, 2007). Se anexan nuevos registros

estatales en La Angostura, río Balsas. GUERRERO: Acapulco (Holthuis, 1952; Wicksten y Hendrickx, 2003; Hernández *et al.*, 2007). Se agregan nuevos registros estatales en Vado Aguas Blancas y río Atoyac de Álvarez. OAXACA: Valdeflores (Hernández *et al.*, 2007). Se agrega nuevo registro estatal en río Viejo.

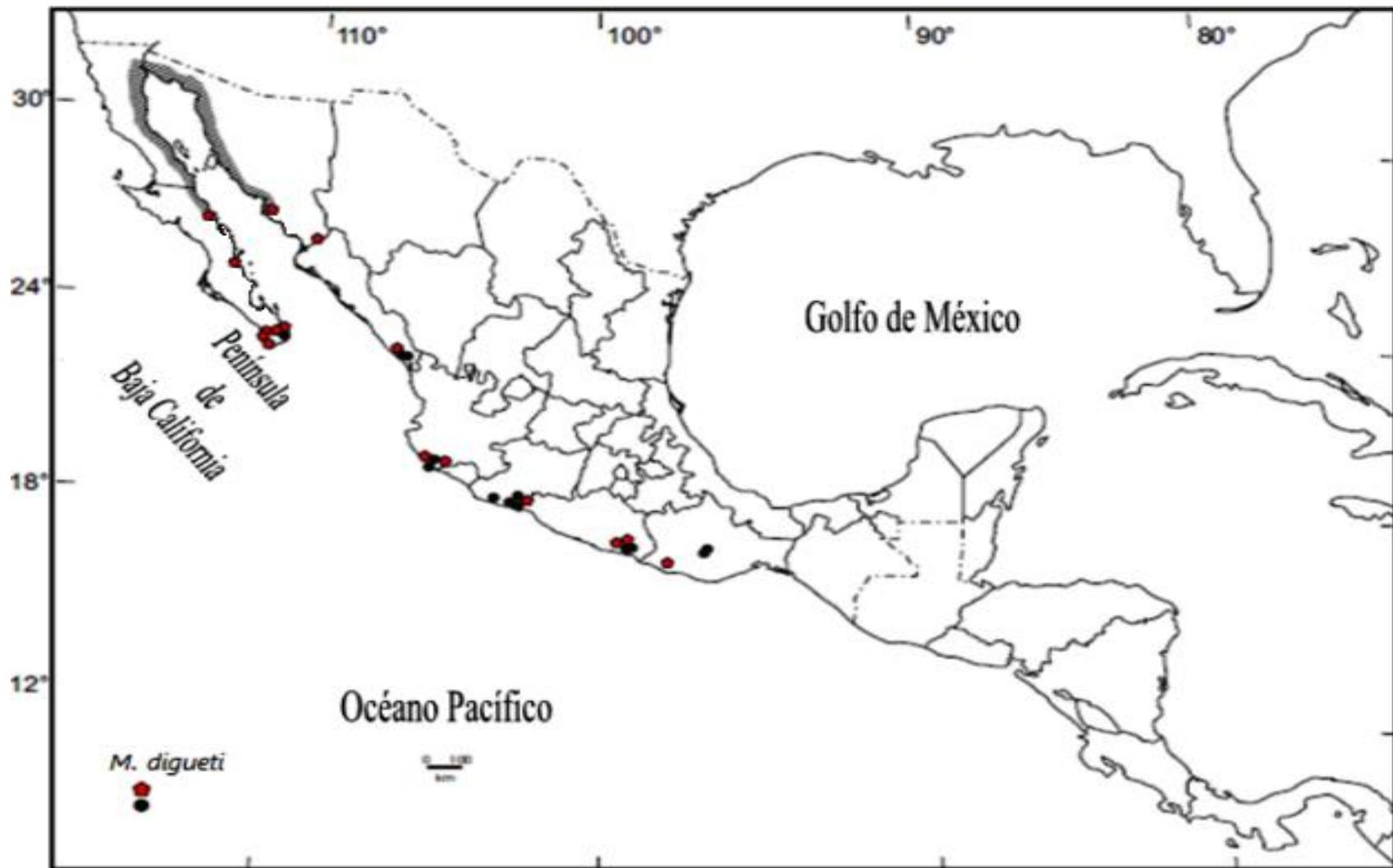


Figura 13. Distribución geográfica de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895), morfotipo *digueti*. Los pentágonos representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos representan los registros previos en México. El área sombreada muestra la distribución disyunta del morfotipo a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés).

8.3.5.2. Morfotipo *michoacanus*

En el morfotipo *michoacanus*, se estudiaron 18 sitios en la vertiente del pacífico mexicano distribuidos en 7 cuencas en la península y 7 en el continente en 5 estados (Fig. 14). BAJA CALIFORNIA SUR: se encuentran en cuenca Santa Rita: San Basilio, Paso Iritú; cuenca Las Pocitas-San Hilario: Rancho Las Cuevas, El Cardalito; cuenca Plutarco E. Calles: Los Potreros (Hernández *et al.*, 2007). Se agregan nuevos registros de sitios estatales en la cuenca de Santa Rita: Las Paredes; cuenca de Todos Santos: Todos Santos; cuenca Pescadores: San Pedrito; cuenca Plutarco E. Calles: Las Vinoramas, cerca de San Venancio, El Chucarro, San Pedro de La Soledad; cuenca San José del Cabo: Boca de La Sierra y Poza de Santa Rosa; cuenca La Paz: Las Vinoramas río El Rosario. SINALOA: Se agregan nuevos registros de sitios estatales: cuenca Río Elota: El Roble, La Cruz de Elota; cuenca Río Piaxtla 2: Estación Dimas; cuenca Río Baluarte 2: El Rosario. NAYARIT: Se agrega primer registro estatal en la cuenca del Río Ameca Ixtapa B; El Colomo. JALISCO: río Cuitzmala, Chamela y río Las Aletas (Hernández *et al.*, 2007). MICHOACÁN: Presa Morelos (La Villita), río Mexcalhuacán, río Chucatlán, río Papoyutla (Villalobos y Nates, 1990; Hernández *et al.*, 2007; De Grave y Fransen, 2011). GUERRERO: río Murga, río Aguas Blancas, Mexcalhuacán, río Salitrera, La Villita (Villalobos y Nates, 1990; Hernández *et al.*, 2007). OAXACA: río Valdeflores, río Copalita, río Coyula, río Zimatán (Villalobos y Nates, 1990; Wicksten y Hendrickx, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Villalobos *et al.*, 2010). Se agrega un nuevo registro de sitio estatal en la cuenca Río Verde en río Viejo.

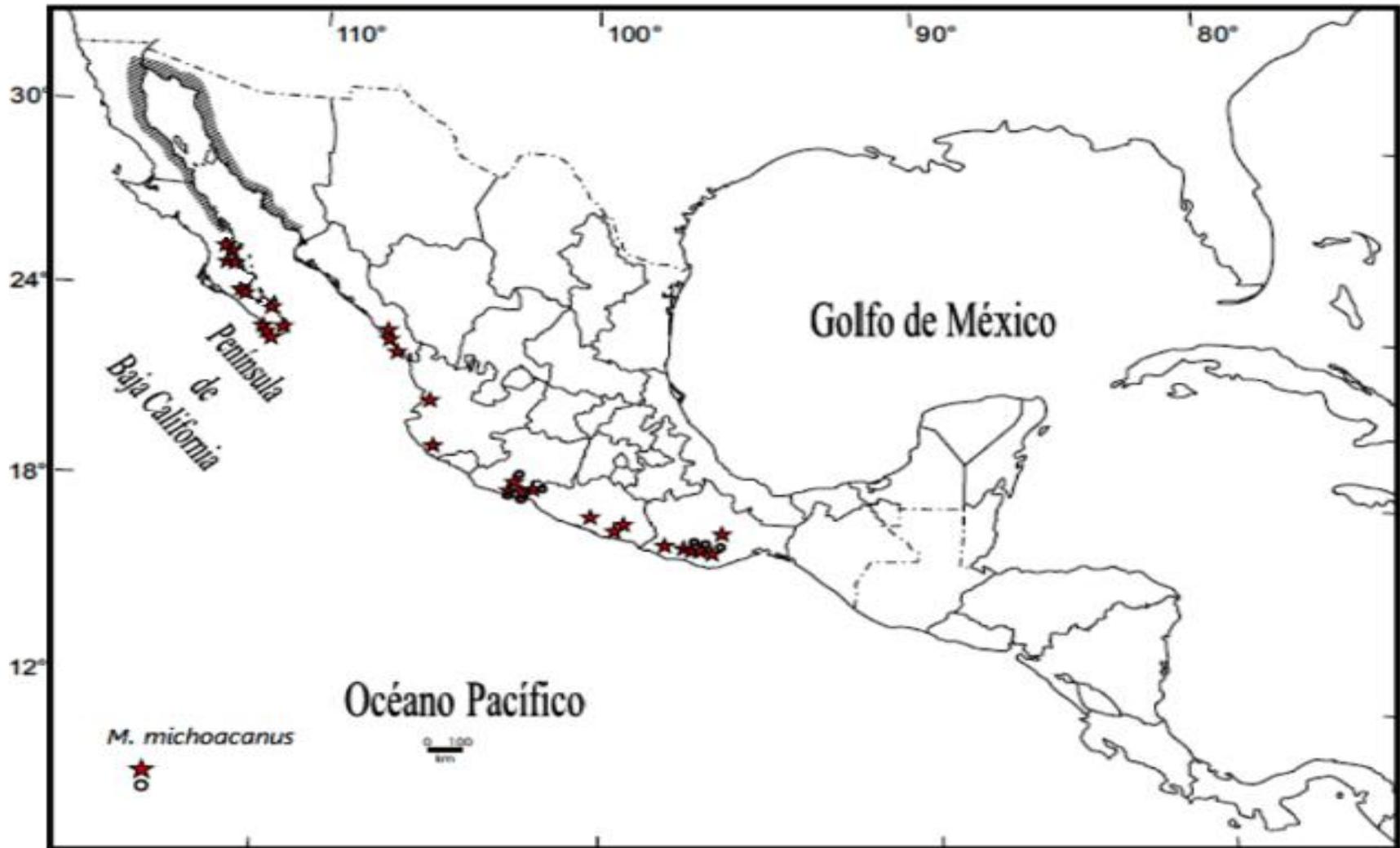


Figura 14. Distribución geográfica de *Macrobrachium digueti*, morfotipo *michoacanus*. Los estrellas representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos representan los registros previos en México. El área sombreada muestra la distribución disyunta del morfotipo a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés).

8.3.6. Distribución general

8.3.6.1. Morfotipo *digueti*

El morfotipo *digueti*, se encuentra desde la Península de Baja California hasta Perú (Holthuis, 1952; Wicksten y Hendrickx, 1992, 2003). Los registros de la literatura consultada mencionan que su distribución geográfica se encuentra restringida únicamente a la vertiente del pacífico americano (Anger, 2013). En el pacífico mexicano presenta una distribución discontinua ya que no existen registros de la presencia de la especie en aproximadamente 2000 kilómetros a lo largo de las planicies costeras en la parte norte del Golfo de California (Fig. 13). GUATEMALA: río Camaya, río Matapa entre Escuintla y Chiquimulilla (Holthuis, 1952). EL SALVADOR: río Zunzal, río Coyol, río Chimalapa, río Banderas, río Mandinga, río Comasagua, río Huiza, río Jiboa, río Lempa, San Vicente, Lomas de La Coyotera, río Sirama (Holthuis, 1954). COSTA RICA: río Grande de Terraba (Roliér-Lara y Wehrtmann, 2011). PANAMÁ: río Chamé, Chorrera, Araján, Pedro Miguel, río Mamoni, río Trinidad, río Chucunaque, río Yape, río Cupe, Isla San José, Archipiélago de Las Perlas, río Santa María, río Los Chorros, río Cobre, río La Villa y río Parita, Canal de Panamá, cerca de Miraflores (Holthuis, 1952; Abele y Blum, 1977; Abele y Kim, 1989; Vega *et al.*, 2006). COLOMBIA: río Calima (Valencia y Campos, 2007); ECUADOR: Porto Viejo; PERÚ: río Zarumilla, río Tumbos, río Lambayoque, río Reque, río Chicama y río Moche (Amaya y Guerra, 1976).

8.3.6.2. Morfotipo *michoacanus*

El morfotipo *michoacanus* se encuentra presente desde La Península de Baja California hasta Oaxaca, en la vertiente del pacífico mexicano (Nates y Villalobos, 1990; Hernández *et al.*, 2007; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010; De Grave y Franssen, 2011). Con una distribución discontinua en la parte norte del Golfo de California (Mar de Cortés) (Fig. 14).

8.3.7. Material examinado

8.3.7.1. Morfotipo *digueti*

El morfotipo *digueti* en BAJA CALIFORNIA SUR: cuenca Santa Rita: San Pedro de La Presa, S/F, G. Talamantes, CIB-1103, 1 (1) macho (84.3 mm); cuenca Todos Santos: La Poza Todos Santos, 18.11.2008, H. García, CIB-1104, 2 (2) machos (46.6 y 57.8 mm); Todos Santos, S/F, J. Salcido, CIB-1105, 2 (2) machos (46.4 y 47.9 mm); 12.10.2007, J. Salcido CIB-1106 1 (1) macho (50.3 mm); cuenca Pescaderos: San Pedrito cerca de la playa, 19.11.2008, H. García, CIB-1107, 2 (2) machos (32.6 y 36.9 mm); cuenca Plutarco E. Calles: Arroyo de los Potreros, Rancho El Chucarro, 06.10.2002, A. Maeda, CIB-802, 2 (2) machos (77.6 y 82.2 mm), 2 (2) quelas; San Venancio, 20.11.2008, H. García, CIB-1108, 2 (1) machos (68.7 y 76.0 mm); cuenca San José del Cabo: Boca de La Sierra, 08.09.2004, L. Hernández, CIB-801, 2 (2) macho (69.9 y 78.0 mm) 2 hembras ovígeras (57.7 y 81.6 mm). SINALOA: cuenca Río Presidio 2: río Presidio, Villa Unión, 02.05.2011, G. Murugan, CIB-1109, 1 (1) macho (36.6 mm). NAYARIT: cuenca Río Ameca Ixtapa B: El Colomo, 13.08.2003, L. Hernández, CIB-866, 3 (3) machos (76.1 a 78.7 mm) 1 hembra ovígera (62.2 mm); El Colomo, Canal El

Colomo, 05.05.2011, A. Maeda, CIB-1110, 5 (5) machos (62.0 a 69.9 mm). JALISCO: cuenca Río Purificación: río Purificación, La Huerta, 07.05.2011, A. Maeda, CIB-1111, 5 (5) machos (70.9 a 78.2 mm). MICHOACÁN: cuenca Río Bajo Balsas: La Angostura, 00.10.2006, J. Bautista, CIB-1112, 1 (1) macho (45.9 mm); río Balsas, 11.02.2006, J. Bautista, CIB-1113, 1 (1) macho (59.3 mm). GUERRERO: cuenca Río Atoyac 2: río Atoyac, Atoyac de Álvarez, 07.04.2007, C. N. Ortiz, UANL-FCB, 1 macho (90.8 mm) 2 quelas; cuenca Río Coyuca 2: Vado Aguas Blancas, río Coyuca, 11.05.2011. A. Maeda, CIB-1114, 5 (5) machos (57.0 a 65.9 mm). OAXACA: cuenca Río Verde: río Viejo, 00.05.2008, J. Bautista, CIB-1115, 1 (1) macho (64.2 mm); 09.07.2008, J. Bautista, CIB-1116, 2 (2) machos (51.3 y 60.7 mm).

NICARAGUA: León, 09.07.1967, J. Villa, UCR-315, 2 machos.

8.3.7.2. Morfotipo *michoacanus*

El morfotipo *michoacanus* en BAJA CALIFORNIA SUR: cuenca Las Pocitas-San Hilario: Rancho Las Cuevas, 30.05.2004, L. Hernández, CIB-829, 4 (4) machos (48.7 a 73.1 mm); cuenca Todos Santos: La Poza Todos Santos, 18.11.2008, H. García, CIB-1117, 1 (1) hembra (64.6 mm); Todos Santos, 00.02.2003, L. Hernández CIB-1118, 1 (1) hembra (72.6 mm); sin fecha, J. Salcido, CIB-1119, 2 (2) machos (46.4 y 56.7 mm); cuenca Pescaderos: San Pedrito cerca de la playa, 12.09.2006, A. Maeda, CIB-1121, 1 (1) macho (37.1 mm); 19.11.2008, H. García, CIB-1120, 2 (2) hembras, (2 ovígeras) (13.3 a 17.5); cuenca Plutarco E. Calles: Las Vinoramas a un lado de San Venancio, 28.12.2010, G. Murugan, CIB-1122, 2 (2) machos (49.2 y 64.2 mm) 3 (3) hembras (55.9 a 56.1 mm), El Chucarro, 14.07.2003, L. Hernández, CIB-831, 1 (1) macho (64.7 mm), 2

(2) hembras (46.6 y 72.7 mm); Arroyo Los Potreros, 06.10.2002, L. Hernández, CIB-827, 3 (2) hembras (2 ovígeras) (54.7 a 68.3 mm); San Pedro de La Soledad, 25.11.2004, L. Hernández CIB-828, 1 (1) hembra ovígera (57.8 mm); cuenca La Paz: Las Vinoramas, río El Rosario, 29.01.2009, A. Maeda, CIB-1125, 5 (5) hembras (54.9 a 81.4 mm). cuenca Santiago: Arroyo Santiago, 05.2004, F. Cota, CIB-1123, 8 (5) machos (S/D mm); cuenca San José del Cabo: Arroyo Santa Rosa, 15.05.2007, A. Maeda, CIB-1124, 1 macho (22.2 mm). SINALOA: cuenca Río Elota: El Roble, puente El Roble, La Cruz de Elota, 28.04.2011, G. Murugan, CIB-1126, 1 (1) hembra (54.2 mm); cuenca Río Piaxtla 2: Estación Dimas, río Piaxtla, 29.04.2011, G. Murugan, CIB-1127, 2 (2) machos (34.2 y 390.6 mm); cuenca Río Baluarte 2: El Rosario, río Baluarte, 03.05.2011, G. Murugan, CIB-1128, 2 (2) hembras (64.8 y 65.4 mm). NAYARIT: cuenca Río Ameca Ixtapa B: El Colomo, Bahía Banderas, 05.05.2011, A. Maeda, CIB-1129, 5 (5) machos (45.8 a 57.4 mm). COLIMA: cuenca Río Purificación: Tapeixtles, Manzanillo, 06.10.2013, P. Plascencia, UABC, 1 macho (32.9 mm). GUERRERO: cuenca Río Atoyac 2: río Atoyac, Atoyac de Álvarez, 07.04.2007, C. N. Ortiz, UANL-FCB, 2 hembras (64.3 y 66.6 mm); cuenca Río Coyuca 2: Vado Aguas Blancas, río Coyuca, 11.05.2011, A. Maeda, CIB-1130, 5 (5) machos (50.3 a 63.8 mm). OAXACA: cuenca Río Verde: río Viejo, río Verde, 09.07.2008, J. Bautista, CIB-1131, 2 (2) machos (55.0 y 62.2 mm).

8.4. *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836)

(Figuras 15-18)

Macrobrachium olfersii Schmitt, 1933; Hedgpeth, 1949; Rodríguez de la Cruz, 1965; Villalobos, 1968; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993, 2003; Bowles *et al.*, 2000; Acuña, 2002; Astudillo-Sebastián, 2003; Wicksten y Hendrickx, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Guzmán-Arroyo *et al.*, 2009; Villalobos Hiriart *et al.*, 2010; De Grave y Fransen, 2011; Anger, 2013.

Macrobrachium hobbsi: Villalobos y Nates, 1990; Chace y Bruce, 1993; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Astudillo-Sebastián, *et al.*, 2003; Wicksten y Hendrickx, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Guzmán-Arroyo *et al.*, 2009; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010; De Grave y Fransen, 2011; Anger, 2013. (Fig. 16).



Figura 15. *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), morfotipo *olfersii*. B, Macho de la península de Baja California, Poza Todos Santos, cuenca Todos Santos, Baja California Sur (CIB-1133), escala de la barra = 12.9 mm. A, Macho de la vertiente continental del pacífico mexicano, río Viejo, cuenca Río Verde, Oaxaca (CIB-1098), escala de la barra = 8.7 mm.

8.4.1. Localidad tipo

No existe asignación de localidad tipo para *M. olfersii*. El material original se reportó de la vertiente de Brasil. Se encuentra presente en las vertientes del pacífico y el Atlántico (anfiamericana).

8.4.2. Diagnosis

Rostro recto, llegando al tercer segmento antenular; margen dorsal con 12 a 16 dientes, de tres a seis colocados detrás del margen orbital. Margen ventral de uno a cinco dientes. Segundo par de periopodos con quelas desiguales y dedos cerrados; el largo del carpo más corto que la longitud de la palma pero tan largo como el mero; palma 1.5 veces de larga como alta, con setas y pubescencia en la parte lateral (Fig. 15); longitud del dactilo ligeramente más corto que la longitud de la palma; borde cortante de los dedos con numerosos dentículos y con pelo denso. En este estudio el margen dorsal presenta de 13 a 16 dientes, de dos a seis están posterior al margen orbital; margen ventral presenta de dos a cinco dientes. Macho más grande se capturó en la cuenca La Purísima en San Isidro con longitud cefálica de 41.4 mm y la hembra de 30.4 mm de la cuenca Pescadero en el Oasis de San Pedrito, ambos especímenes de la Península de Baja California.

8.4.2.1. Morfotipo *olfersii* (Fig. 15)

Rostro es recto y casi alcanza el final del tercer artejo del pedúnculo antenular. El margen dorsal con 12 a 16 dientes, tres de los cuales están por detrás de la órbita, en el margen ventral hay de 1 a 4 dientes. Segundos periopodos con quelas desiguales. Quela mayor con carpo más corto que palma y tan largo como el mero. Palma es casi 1.5 veces tan larga como alta, presenta setas y una densa pubescencia. Dactilo es ligeramente más

corto que palma; bordes cortantes son huecos y presentan setas así como varios dentículos a todo lo largo (Hernández *et al.*, 2007). En este estudio el borde dorsal presenta de 13 a 16 dientes, de dos a seis están por detrás de la órbita, en el borde ventral hay de dos a cinco dientes. Carpo es tan largo como mero, palma presenta espacio interdáctilar.

8.4.2.2. Morfotipo *hobbsi* (Fig. 16)

Rostro recto y alcanza el final del pedúnculo antenular, en el margen dorsal con 13 a 16 dientes de los cuales 4 a 6 están colocados detrás del margen de la órbita, en el margen ventral con 3 a 4 dientes. Segundo par de periópodos con quelas asimétricas, la quela mayor presenta carpo más corto que palma e igual que mero. En palma se aprecian pequeñas espínulas cubiertas por pubescencia. Palma es aproximadamente dos veces más larga que alta y los dedos con bordes cortantes rectos (Hernández *et al.*, 2007). En este estudio se encontró que el rostro es recto, con un leve arqueado al final, alcanza y algunas veces sobrepasa el final del pedúnculo antenular, en el margen dorsal con 12 a 18 dientes de los cuales 3 a 8 están colocados posterior al margen de la órbita, en el margen ventral con 2 a 6 dientes. Palma no presenta espacio interdactilar y los dactilos presentan dentículos en los bordes cortantes. Macho más grande se capturó en la cuenca La Purísima en Ojo de Agua con longitud cefálica de 35.4 mm y la hembra de 40.1 mm de la cuenca La Purísima en Carambuche, ambos especímenes de la Península de Baja California.



Figura 16. *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), morfotipo *hobbsi*. A, Macho de la península de Baja California, San Pedro de la Presa, cuenca Santa Rita, Baja California Sur (CIB-821), escala de la barra = 6.9 mm. B, Macho de la vertiente continental del pacífico mexicano, El Colomo, Cuenca Río Ameca Ixtapa B, Nayarit (CIB-1183), escala de la barra = 8.0 mm.

8.4.3. Caracteres morfológicos adicionales

8.4.3.1. Morfotipo *olfersii*

En el morfotipo *olfersii*, la forma de la órbita inferior fuertemente convexa, moderadamente producido; pico interocular fuertemente desarrollado con el ápice truncado. Cornea ocular grande y bien pigmentada con una mancha de pigmento accesorio (Fig. 17 A-B); esternito torácico 4, con un proceso medio bien desarrollado, con dos protuberancias posteriores separadas muy poco desarrolladas y una protuberancia anterior central ligeramente desarrollada apenas más grande que la altura de las protuberancias posteriores (Fig. 4 M-N). Esternito torácico 8, en machos, con lóbulos unidos mientras que, en hembras están muy separados (Fig. 17 C-D). Esclerito interuopodal con carina preanal bien desarrollada, sin setas dorsales (Fig. 17 E).

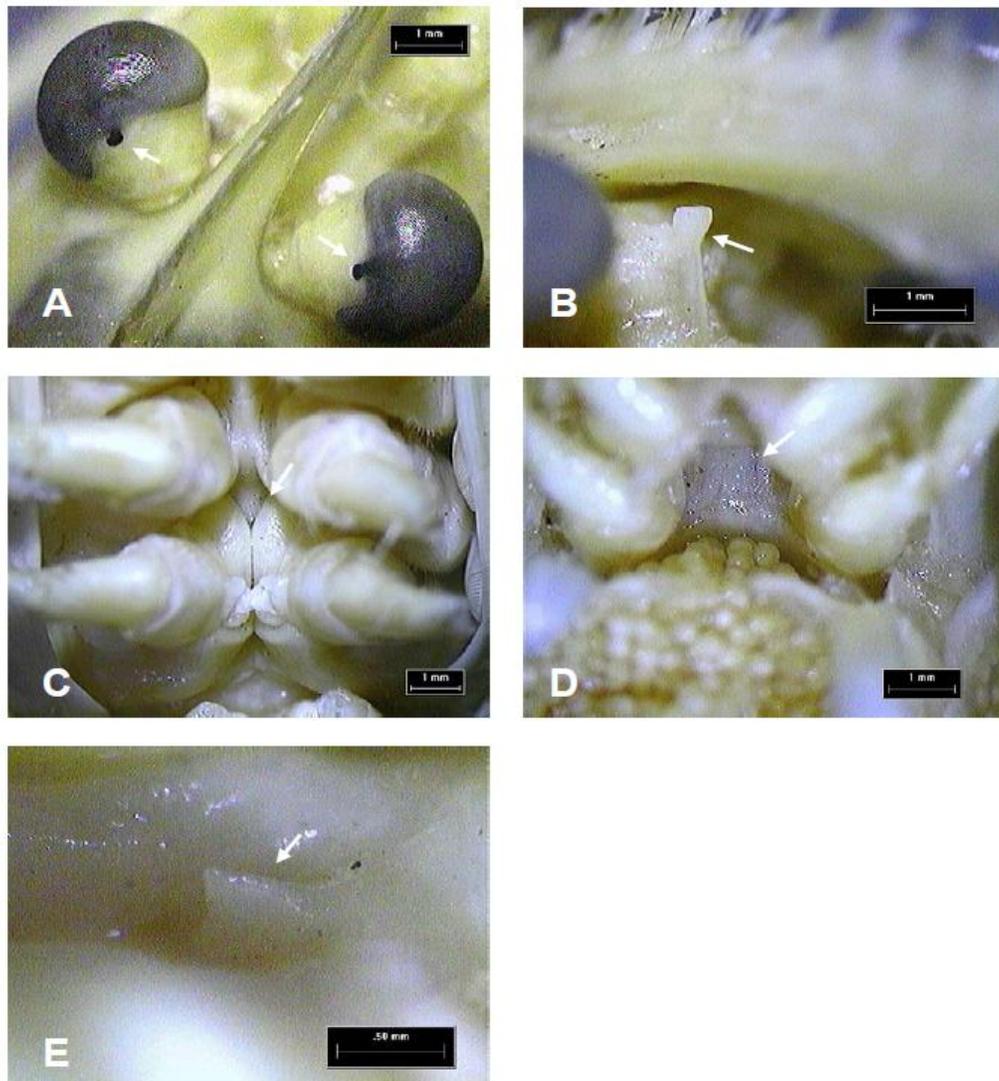


Figura 17. Macho y hembra de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), morfotipo *olfersii*. Macho (B, C, y E) y hembra (A y D) de Todos Santos, cuenca Todos Santos, Baja California Sur, en la Península de Baja California. A, ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular de macho en vista lateral. C, esternito torácico 8 (T8) de macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, T8 de hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados. E, esclerito inter-uropodal de macho en vista ventral con carina pre-anal bien desarrollada.

8.4.3.2. Morfotipo *hobbsi*

En el morfotipo *hobbsi*, la forma de la órbita inferior es fuertemente convexa, moderadamente producido; pico interocular fuertemente desarrollado con ápice truncado. Córnea ocular grande y bien pigmentada con una mancha de pigmento accesorio (Fig. 18 A-B); esternito torácico 4, con un proceso medio bien desarrollado, con dos protuberancias posteriores separadas muy poco desarrolladas y una protuberancia anterior central ligeramente desarrollada, apenas más grande que la altura de las protuberancias posteriores (Fig. 4 O-P). Esternito torácico 8, en machos, con lóbulos unidos mientras que en hembras están muy separados (Fig. 18 C-D). Esclerito inter-uropodal con carina preanal bien desarrollada, sin setas dorsales (Fig. 18 F).

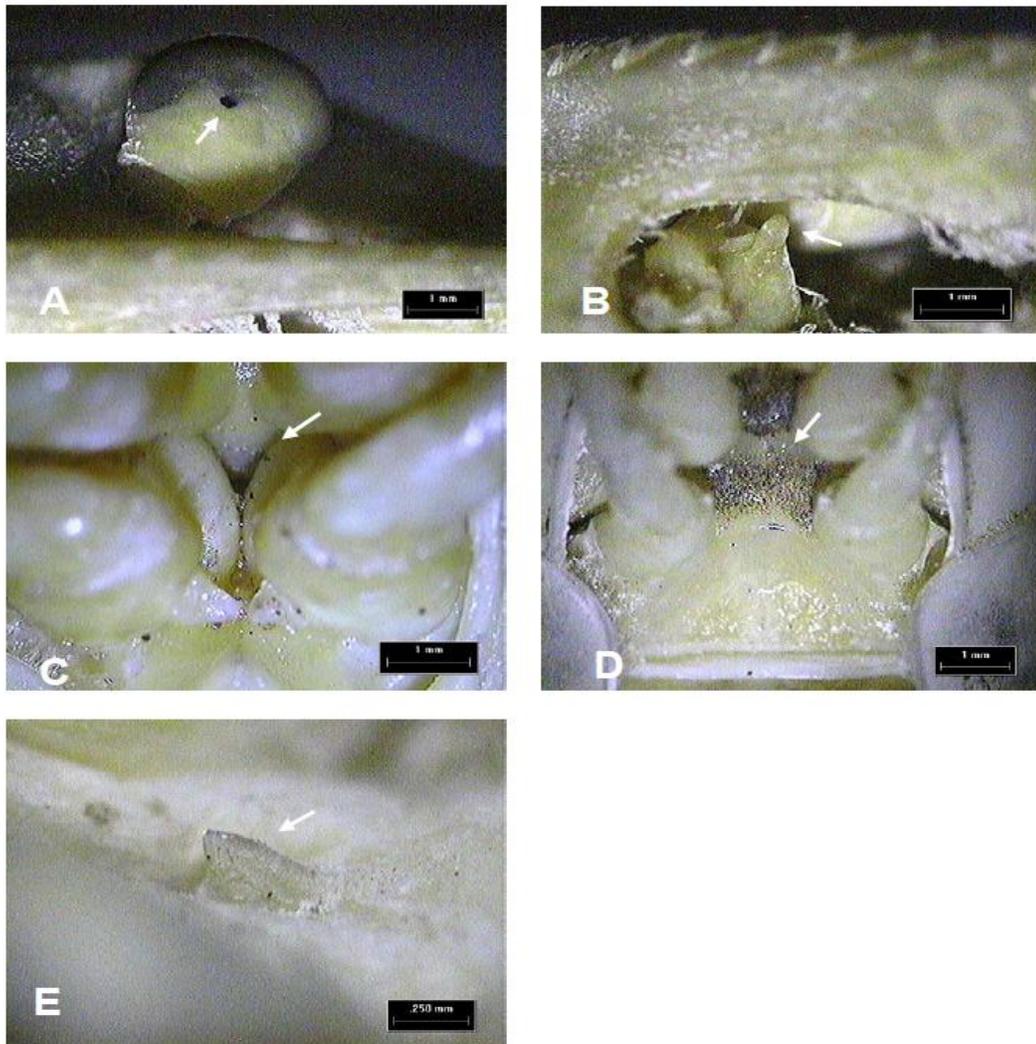


Figura 18. Macho y hembra de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), morfotipo *hobbsi*. Macho (A, B, y C) de San Isidro, cuenca La Purísima, BCS, en la Península de Baja California. Macho (E) de río Viejo, cuenca Río Verde, Oaxaca, y hembra (D) de Echoropo, cuenca Río Mayo 3, Sonora, en la vertiente continental del pacífico mexicano. A, ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular de macho en vista lateral. C, esternito torácico 8 (T8) de macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, T8 de hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados, esclerito inter-uropodal de macho en vista ventral con carina pre-anal bien desarrollada.

8.4.4. Identidad haplotípica

Las secuencias de *Macrobrachium olfersii* morfotipo *olfersii* y *hobbsi* de los fragmento del gen 16S, se obtuvieron de 193 individuos. El alineamiento de las secuencias son inequívocas sin presentar supresiones e inserciones en el gen. Las secuencias de 16S presentan 480 pares de base de longitud con 36 sitios polimórficos, de los cuales 17 fueron parsimoniamente informativos. El análisis resultó en 54 haplotipos para este gen. Las secuencias específicas se muestran en el (Apéndice TS6). Todos los sitios polimórficos en 16S son de tipo transición excepto tres que son de transversión.

8.4.5. Distribución en México

8.4.5.1. Morfotipo *olfersii*

En el morfotipo *olfersii*, se estudiaron 31 sitios de la vertiente del pacífico de México, distribuidos en 21 cuencas hidrológicas en 7 estados mexicanos, ocho de las cuales están en la península de Baja California y 13 en la parte continental de México (Fig. 19). BAJA CALIFORNIA SUR: Ojo de Agua, La Purísima, San Javier, San Juanito Nuevo, Rancho Tres Pozas, El Cardalito, Todos Santos, Arroyo San José, Poza de Santa Rosa, El Mechudo (Hernández *et al.*, 2007). Se agregan nuevos registros estatales en El Piloncillo (El Pilón), San Pedrito, cerca de la playa, San Venancio y Boca de La Sierra. SONORA: primer registro formal para el estado en el río Mayo en Primavera entre Huatabampo y Jarupa. SINALOA: río Baluarte (Wicksten y Hendrickx, 2003). Se agregan nuevos registros estatales en: río Sinaloa, en el Vado, Guasave, Tamazula, Guasave, río Humaya cerca de Palos Blancos, río San Lorenzo, Puente Tobalá, río Culiacán Puente El Limoncito, río Tamazula en Imala, El Roble, Puente el Roble, La

Cruz de Elota, Planta de Bombeo La Cruz, La Cruz de Elota, río Piaxtla, río Piaxtla en El Cajón de Piaxtla, Estación Dimas, río Presidio, Villa Unión. NAYARIT: Los Salazares, río Santiago y Arroyo Bogadero (Hernández *et al.*, 2007; Guzmán-Arroyo *et al.*, 2009). Se agregan nuevos registros estatales en Isla Mexcaltitán, El Colomo, Bahía Bandera. MICHOACÁN: Mexcaltitán y Arroyo San Nicolás (Hernández *et al.*, 2007). Se agrega nuevo registro estatal en La Angostura, río Balsas. GUERRERO: Presa Morelos, Zihuatanejo (Hernández *et al.*, 2007). Se agrega nuevo registro estatal en Vado Aguas Blancas, río Coyuca. OAXACA: Merced del Potrero, San Lorenzo y Zimatán, Tehuantepec (Hernández *et al.*, 2007; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010). Se agrega nuevo registro estatal en río Viejo. CHIAPAS: El Naranjo (Wicksten y Hendrickx, 2003) y río Novillero (Hernández *et al.*, 2007).

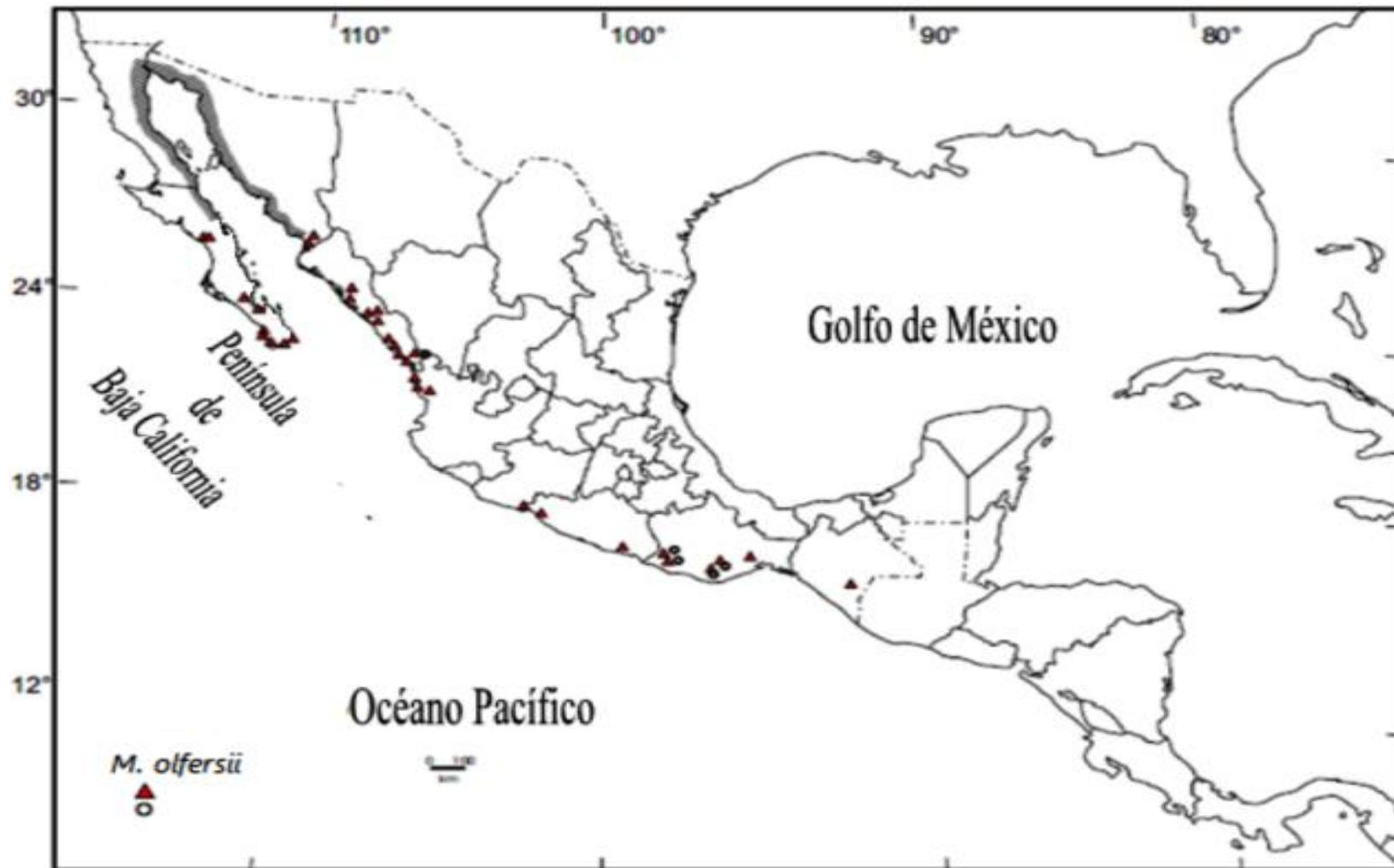


Figura 19. Distribución geográfica de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836), morfotipo *olfersii*. Los triángulos representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos representan los registros previos en México. El área sombreada muestra la distribución disyunta del morfotipo a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés).

8.4.5.2. Morfotipo *hobbsi*

En morfotipo *hobbsi*, se estudiaron 53 sitios de la vertiente del pacífico de México, distribuidos en 28 cuencas hidrológicas en ocho estados mexicanos, ocho de las cuales están en la península de Baja California y 20 en la parte continental de México (Fig. 20). *M. hobbsi* es una especie amfiamericana y está presente desde los estados de Baja California, hasta Chiapas y Veracruz (Villalobos y Nates, 1990; Rodríguez-Almaraz y Campos, 1996; Astudillo-Sebastián *et al.*, 2003; Wicksten y Hendrickx, 2003; Hernández *et al.*, 2007). BAJA CALIFORNIA SUR: La Purísima, Santa Rita, Las Pocitas-San Hilario, Plutarco E. Calles y Mulegé (Hernández *et al.*, 2007). SONORA: Primer registro estatal para la cuenca en Río Mayo 3, en las localidades de Primavera entre Huatabampo y Jarupa y Echoropo. SINALOA: cuenca: Sinaloa 2: primeros registros estatales en las localidades de Vado Guasave, Rosales, Ranchito de Castro, Sinaloa de Leyva "dique", El Paraíso. cuenca: Río Mocorito; primer registro en la localidad de Puente Alemán, río Pericos; cuenca: Río Culiacán: primeros registros en las localidades de Canal Recurso, río Tamazula en Imala, Puente El Limoncito, Navolato; cuenca: Río San Lorenzo; primer registro en la localidad de Puente Tobala; cuenca: Río Elota: primeros registros en las localidades El Puente, La Cruz de Elota, Planta de Bombeo La Cruz de Elota, Puente El Roble, La Cruz de Elota; cuenca Río Presidio 2: primer registro en la localidad de Mazatlán; cuenca: Río Baluarte 2; primer registro en la localidad del río Baluarte, El Rosario; cuenca: Río Cañas 2; primer registro en la localidad de río Cañas (La Loma). NAYARIT: río Huaynamota y Los Salazares (Hernández *et al.*, 2007). JALISCO: río Santiago (Guzmán Arroyo *et al.*, 2009). COLIMA: cuenca: Río Armería; primer registro estatal en río Armería. GUERRERO: río

Murga (Villalobos y Nates, 1990). OAXACA: río Astuta (Villalobos y Nates, 1990); río Coyula, río Copalita y río Zimatán (Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010); cuenca Río Verde; nuevo registro de localidad estatal en río Viejo; cuenca Río Tehuantepec 2, nuevo registro de la localidad estatal en río Tehuantepec. CHIAPAS: río Grande, río Urbina, El Naranjo (Hernández *et al.*, 2007). VERACRUZ: río La Palma en la región de los Tuxtlas (Villalobos-Hiriart y Nates, 1990).

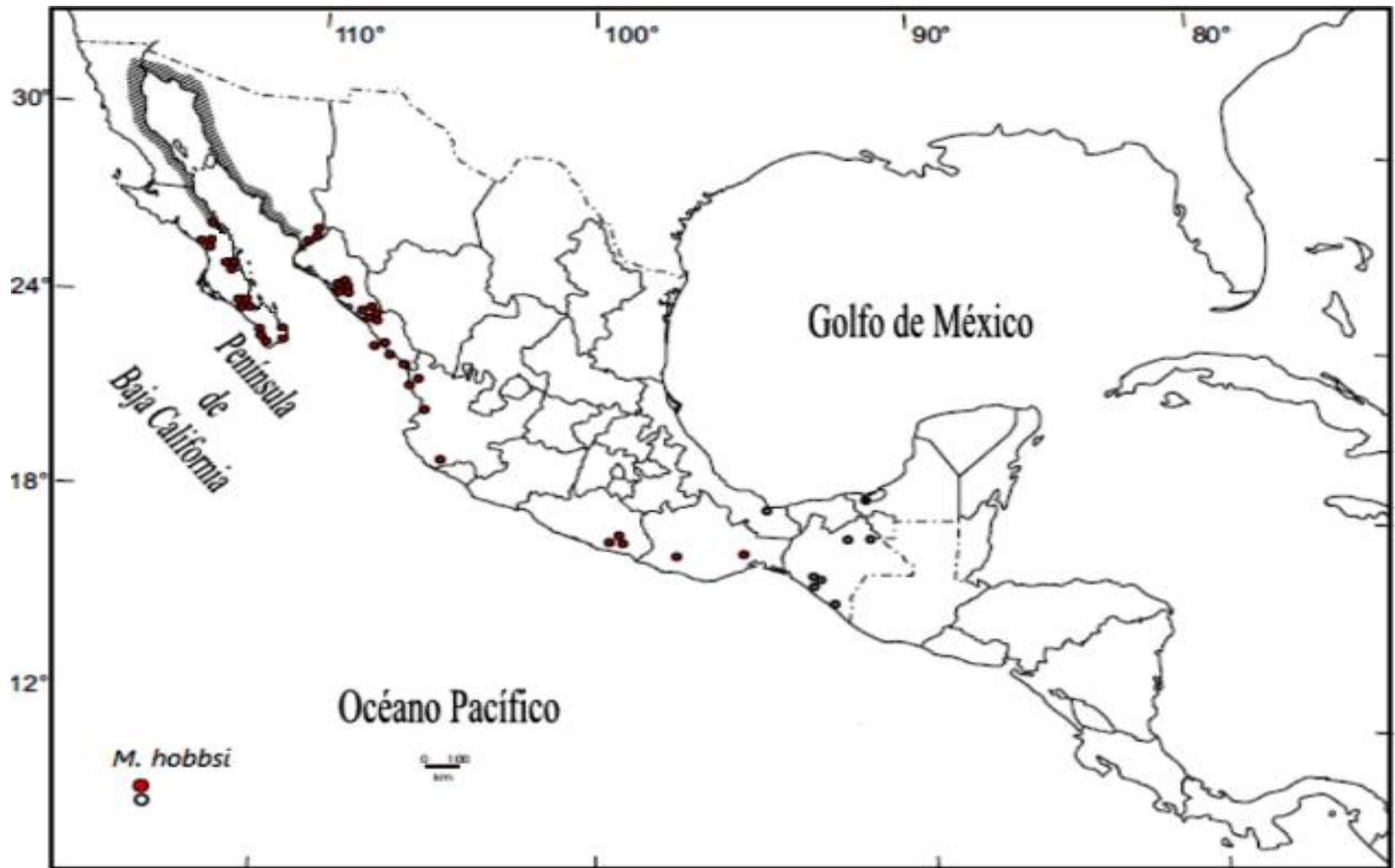


Figura 20. Distribución geográfica de *Macrobrachium olfersii*, morfotipo *hobbsi*. Los círculos sólidos representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos vacíos representan los registros previos en México. El área sombreada muestra la distribución disyunta del morfotipo a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés).

8.4.6. Distribución general

8.4.6.1. Morfotipo *olfersii*

Se distribuye en la vertiente del pacifico desde la Península de Baja California hasta el Naranja Chiapas, México (Schmitt, 1933; Wicksten y Hendrickx, 2003; Guzmán-Arroyo *et al.*, 2009; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010) y en la vertiente del Atlántico desde Florida hasta Brasil (Schmitt, 1933; Anger y Moreira, 1998; Bowles *et al.*, 2000; Wicksten y Hendrickx, 2003). NICARAGUA: río Escondido (Holthuis, 1952); PANAMA: Gorgona y río Chagres (Holthuis, 1952; Abele y Kim, 1989) (Fig. 19).

8.4.6.2. Morfotipo *hobbsi*

El morfotipo *hobbsi* se distribuye a lo largo de la vertiente del pacífico de México desde la Península de Baja California hasta Chiapas (Villalobos y Nates, 1990; Astudillo-Sebastián, *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Guzmán Arroyo *et al.*, 2009; Villalobos *et al.*, 2010). (Fig. 20)

8.4.7. Material examinado

8.4.7.1. Morfotipo *olfersii*

BAJA CALIFORNIA SUR: Cuenca La Purísima: San Isidro, 27.10.2002, C. Palacios, CIB-1132, 1 (1) macho (41.4 mm); San Isidro, 15.07.2004, L. Hernández, CIB-868, 1 (1) macho (32.2 mm); El Piloncillo (El Pilón), 02.07.2004, G. Ruiz-Campos, UABC, 4 machos (77.1 a 91.0 mm); Cuenca Las Pocitas-San Hilario: Rancho El Cardalito, 19.11.2003, A. Maeda, CIB-834, 4 (4) machos (23.5 a 25.7 mm); Cuenca Todos Santos: Todos Santos, 26.11.2004, L. Hernández, CIB-836, 3 (3) machos (23.8 a

32.2 mm), 1 hembra ovígera (23.3 mm); La Poza Todos Santos, 18.11.2008, H. García, CIB-1133, 2 (2) machos (13.3 a 27.5 mm); cuenca Pescaderos: San Pedrito, 28.11.2006, J. Salcido, CIB-1134, 1 (1) macho (19.7 mm); 09.07.2005, L. Hernández, CIB-858, 3 (3) machos (15.7 a 17.8 mm), 2 (2) hembras ovígeras (11.8 y 30.4 mm); Cuenca Plutarco E. Calles: San Venancio, 20.11.2008, H. García, CIB1135, 1 (1) macho (26.6 mm); Cuenca La Paz: Poza el Mechudo, 00.10.2004, J. L. León, CIB-859, 4 (4) machos (23.5 a 28.3 mm); Cuenca San José del Cabo: Arroyo San José, camino a la playa, 26.11.2004, L. Hernández, CIB-837, 1 (1) macho (26.7 mm); Poza de Santa Rosa, 14.12.2004, CIB-838, 5 (4) machos (18.4 a 34.9 mm); 25.11.2004, L. Hernández, CIB-839, 2 (2) machos (25.8 mm). SONORA: Cuenca Río Mayo 3: río Mayo, Primavera entre Huatabampo y Jarupa, 22.04.2011, G. Murugan CIB-1136, 1 (1) macho (29.8 mm); SINALOA: Cuenca Río Sinaloa 2: río Sinaloa (vado) Guasave, 25.04.2011, G. Murugan, CIB-1137, 5 (5) machos (30.9 a 35.8 mm); Tamazula, Guasave, 26.04.2011, G. Murugan, CIB-1138, 3 (3) machos (17.7 a 26.9 mm); Cuenca Río Culiacán: río Humaya, cerca de Palos Blancos, 29.09.2009, G. Ruiz, UABC, 1 macho (34.1 mm); Cuenca San Lorenzo: río San Lorenzo, Puente Tobalá, 29.09.2009, G. Ruiz, UABC, 3 machos (22.4 a 27.3); río Culiacán, Puente El Limoncito, Navolato, 27.09.2009, G. Ruiz, UABC, 6 machos (17.7 a 33.1 mm), 2 hembras (una ovígera), (20.8 a 22.2 mm); río Tamazula en Imala, 25.09.2009, G. Ruiz, UABC, 3 machos (30.3 a 38.2 mm), 2 hembras (una ovígera) (12.7 a 27.2 mm); Cuenca Río Elota: El Roble, Puente El Roble, La Cruz de Elota, 28.04.2011, G. Murugan, CIB-1139, 1 (1) macho (35.1 mm); Planta de Bombeo, La Cruz de Elota, 27.28.04.2011, G. Murugan, CIB-1140, 6 (6) machos (20.0 a 33.5 mm); Cuenca Río Piaxtla 2: Estación Dimas, río Piaxtla, 29.04.2011, G. Murugan, CIB-1141, 35 (5) machos (11.5 a 23.4 mm),

5 hembras ovígeras (11.2 a 16.2 mm); río Piaxtla, Estación Dimas, San Ignacio, 28.09.2009, G. Ruiz, UABC, 4 (4) machos (23.1 a 28.6 mm), 3 hembras (2 ovígeras) (16.3 a 25.0 mm); 28.09.2009, G. Ruiz, UABC, 45 juveniles; río Piaxtla en Cajón de Piaxtla, 28.09.2009, G. Ruiz, UABC, 6 machos (17.1 a 24.6 mm), 1 hembra, 2 Juveniles; Cuenca Río Presidio 2: río Presidio, Villa Unión, 02.05.2011, G. Murugan, CIB-1029, 5 (5) machos (16.6 a 25.0 mm); Cuenca Río Baluarte 2: río Baluarte, El Rosario, 03.05.2011, G. Murugan, CIB-1142, 3 (3) machos (22.5 a 23.6 mm). NAYARIT: Cuenca Río San Pedro: Isla Mexcaltitán, 13.08.2003, L. Hernández, CIB-1143, 1 (1) macho (27.5 mm); San Blas, 21.11.1989, S. Guzmán, UANL-FCB-C17-00268, 6 machos (17.1 a 23.6 mm); Cuenca Río Huaynamota: Los Salazares, Tepic, 14.08.2003, L. Hernández, CIB-840 3 (3) machos (23.1 a 28.0 mm); 05.05.2011, A. Maeda, CIB-1144, 5 (5) machos (22.7 a 25.3 mm), una quela. COLIMA: Cuenca Río Purificación: Tapeixtles, Manzanillo 06.10.2013, P. Plascencia, UABC, 4 machos (28.4 a 37.4 mm); Cañada frente a Pto interior de San Pedrito, Manzanillo, 12.10.2013, G. Ruiz, UABC 1 macho (40.2 mm). MICHOACAN: Cuenca Río Bajo Balsas: río Balsas, La Angostura, 10.06.2006, Beltrán, CIB-1145, 1 (1) macho (18.6 mm). GUERRERO: Cuenca Río Coyuca 2: Vado Aguas Blancas, río Coyuca, 11.05.2011, A. Maeda, CIB-1146, 1 (1) macho (32.2 mm). OAXACA: Cuenca Río Verde: río Viejo, 09.07.2008, J. Bautista, CIB-1147, 3 (3) machos (16.6 a 19.0).

GUATEMALA: río Metapa, 04.11.1970, W. Bussing, UCR-550, 3 machos.

NICARAGUA: Carr. 12, cerca río Tamarindo, León, 24.07.1966, J.D. Dávila, UCR-093, 2 machos; río 50 km oeste de Managua, Carr 12, Managua, León, 09.07.1967, J.D. y C. R. Villa, UCR-314, 14 machos, 2 hembras; Km 48, León, 09.07.1967, J.D. Villa y C. R.

Villa, UCR-600, 10 machos; río Managua-León, 48 km desde Managua, Carr. 12, 09.07.1967, J.D. y C. R. Villa, UCR-306, 3 machos. COSTA RICA: 12 km S al de Cañas, Carr . I. A., 10.07.1967, M. Bussing, UCR-305, 1 macho, 1 hembra; Ciudad Roma, Chontales, 21.04.1968, J. D. Villa, UCR-1324, 2 machos; Los Guapiles, 30.04.1968, R. Rosabal, UCR-304, 1 macho; Ca. de la entrada de Parque Nacional Palo Verde, 01-5-10-11.2004, D. N. Bogatzi, UCR-2522, 1 macho.

8.4.7.2. Morfotipo *hobbsi*

BAJA CALIFORNIA: Cuenca La Purísima: Ojo de Agua, 14.07.2004, L. Hernández, CIB-818, 3 machos (63.1 a 74.9 mm), 1 (1) hembra (60.8 mm); San Isidro, 19.07.2004, L. Hernández, CIB-1148, 3 (3) machos (64.0 a 65.9 mm), 1 (1) hembra (54.0 mm); 15.07.2004, L. Hernández, CIB-819, 4 (4) machos (63.8 a 75.6 mm); Carambucho, 24.01.2009, A. Maeda, CIB-1149, 4 (4) hembras (62.9 a 82.6 mm); 28.09.2005, A. Maeda, CIB-1150, 2 (2) hembras (1 hembra ovígera) (70.8 a 75.9 mm); La Purísima, Camino a San Juanico, 14.07.2004, L. Hernández, CIB-820, 1 (1) macho (58.2 mm); Cuenca Santa Rita: Paso Iritu, 30.05.2004, L. Hernández, CIB-824, 3 machos (41.9 a 48.0 mm), 1 hembra (27.4 mm); San Basilio, 30.05.2004, L. Hernández, CIB-822, 4 (4) machos (41.2 a 73.6 mm); San Pedro de La Presa, 30.05.2004, L. Hernández, CIB-821, 4 (4) machos (53.1 a 63.2 mm); Cuenca Las Pocitas-San Hilario: Las Paredes cerca de Soledad, 30.05.2004, L. Hernández, CIB-823, 13 (4) machos (42.1 a 58.3 mm); El Caracol, 29.05.2004, L. Hernández, CIB-826, 10 (4) machos (23.1 a 62.2 mm), 1 hembra (39.7 mm); Poza El Colorado, 02.03.2004, L. Hernández, CIB-826, 1 (1) macho (36.0 mm), 3 hembras (37.8 a 45.0 mm); El Cardalito, 02.03.2004, L. Hernández, CIB-1151, 2 (2) machos (43.9 a 46.1 mm), 2 hembras ovígeras (41.7 a 49.8 mm); 19.11.2003, L.

Hernández, CIB-1152 1 (1) macho (56.6 mm); Cuenca Todos Santos: Poza Todos Santos, 18.11.2008, H. García, CIB-1153, 1 macho (46.6 mm), 5 (5) hembras ovígeras (48.3 a 63.6 mm); Todos Santos, 26.11.2004, L. Hernández, CIB-1154, 13 machos (17.2 a 37.6 mm), 2 hembras (1 ovígera) (48.3 a 55.5 mm); S/F, J. Salcido, CIB-1155, 1 macho (58.7 mm), 1 hembra (44.4 mm); Canales Todos Santos, 19.11.2008, H. García, CIB-1156, 2 (2) machos (34.2 a 35.7 mm), 4 (2) hembras (2 hembras ovígeras) (37.2 a 62.6 mm); Cuenca Pescadero; San Pedrito cerca de la playa, 19.11.2008, H. García, CIB-1157, 5 (5) hembras (2 hembras ovígeras) (30.1 a 37.9 mm); Cuenca Plutarco E. Calles: El Chucarro, 24.07.2003, L. Hernández, CIB-1158 1 macho (59.3 mm); Arroyo Los Potreros cerca del Rancho El Chucarro, 00.02.2003, L. Hernández, CIB-1159, 1 macho (27.9 mm), 6 hembras (46.4 a 64.2 mm); San Venancio, cerca del Chucarro, 28.12.2010, G. Murugan, CIB-1160, 2 (2) hembras (36.4 a 38.1 mm); Las Vinoramas a un lado de San Venancio, 28.12.2010, G. Murugan, CIB-1161, 1 hembra (40.7 mm); Cuenca Mulegé: Mulegé, 07.04.2005. L. Hernández, CIB-1167, 2 (2) machos (33.4 a 40.1 mm); Cuenca Santiago: Agua Caliente, 13.12.2003, L. Hernández, CIB-1166, 1 (1) macho (33.5 mm); Cuenca San José del Cabo: Boca de La Sierra, 08.09.2004, S/C, CIB-1165, 1 (1) macho (29.4 mm); Poza de Santa Rosa, 19.11.2010, A. Maeda, CIB-1163, 4 (4) machos (21.2 a 55.0 mm); Arroyo de Santa Rosa, 15.05.2007, A. Maeda, CIB-1164, 3 machos (27.3 a 34.6 mm), 1 hembra (30.0 mm); Arroyo San José del Cabo, Adjuntas, 13.12.2006, J. Salcido, CIB-1162, 1 (1) macho (31.4 mm); SONORA: Cuenca Río Mayo 3: Primavera entre Huatabampo y Jarupa, 22.04.2011, G. Murugan, CIB-1168, 9 (2) machos (40.0 a 51.6 mm), 15 (3) hembras (10 hembras ovígeras) (38.5 a 64.9 mm); Echoropo, Hutabampo, río Mayo, 22.04.2011, G. Murugan, CIB-1169, 1 (1) macho (51.8 mm), 5 (4) hembras (2

hembras ovígeras (41.7 a 60.8 mm); SINALOA: Cuenca Río Sinaloa 2: Rosales, río Sinaloa, 26.04.2011, G. Murugan, CIB-1170, 2 (2) machos (28.7 a 38.4 mm); río Sinaloa, Vado Guasave, 25.04.2011, G. Murugan, CIB-1171, 7 (2) machos (54.4 mm) 1 hembra (46.1 mm); Tamazula (río Sinaloa), Guasave, 26.04.2011, G. Murugan, CIB-1172, 1 (1) hembra ovígera; Ranchito de Castro, 26.04.2011, G. Murugan, CIB-1173, 1 (1) macho (67.5 mm); El Paraíso, Sinaloa de Leyva, 25.04.2011, G. Murugan, CIB-1174, 7 (5) machos (38.1 a 58.6 mm); Dique Sinaloa de Leyva, 25.04.2011, G. Murugan, CIB-1175, 20 (3) machos (24.9 a 58.6 mm), 10 hembras (1 hembra ovígera) (35.9 a 62.7 mm); Cuenca Río Mocorito: Puente Alemán, río Pericos, 27.04.2011, G. Murugan, CIB-1176, 5 (5) machos (18.5 a 59.7 mm); Cuenca Río Culiacán: Canal Recurso, km 10, 01.08.2009, J. Camacho, CIB-1177, 3 (3) machos (68.2 a 71.8 mm); río Culiacán, Puente El Limoncito, Navolato, 27.09.2009, G. Ruiz-Campos, UABC, 3 machos (42.4 a 51.5 mm), 2 hembras (39.6 a 41.3 mm); río Tamazula en Imala, G. Ruiz-Campos, UABC, 1 macho (69.9 mm); Cuenca Río San Lorenzo: río San Lorenzo, Puente Tobalá, 29.09.2009, G. Ruiz-Campos, UABC, 2 machos (46.6 a 60.9 mm), 2 hembras, (50.7 a 52.7 mm); Cuenca Río Elota: El Roble, puente El Roble, La Cruz de Elota, 28.04.2011, G. Murugan, CIB-1178, 5 (5) machos (45.6 a 53.9 mm); Puente La Cruz de Elota, 28.04.2011, G. Murugan, CIB-1179, 16 machos (26.6 a 43.0 mm), 20 hembras (15 hembras ovígeras) (24.7 a 53.6 mm); Planta de Bombeo La Cruz de Elota, 27.04.2011, G. Murugan, CIB-1180, 32 (7) machos (27.7 a 69.0 mm), 11 (1) hembras (6 hembras ovígeras) (35.8 a 59.1 mm); Cuenca Río Presidio 2: Mazatlán, 10.04.1990, M. Reyes, UANL-FCB-C17-00272, 1 hembra ovígera (49.1); Cuenca Río Baluarte 2: río Baluarte, El Rosario, 03.05.2011, G. Murugan, CIB-1181, 4 (4) machos (36.9 a 47.3 mm), 1

hembra (39.0 mm); Cuenca Río Cañas 2; Gabriel Leyva, río Cañas, (La Loma), Cuinapa, 30.04.2011, G. Murugan, CIB-1182, 4 (4) machos (31.1 a 46.2 mm); NAYARIT: Cuenca Río Huaynamota: Los Salazares, 14.08.2003, L. Hernández, CIB-854, 5 (3) machos (58.9 a 67.7 mm), 3 (1) hembras ovígeras (43.3 a 56.5 mm); Cuenca San Blas: San Blas, 21.11.1989, S. Guzmán-Díaz, UANL-FCB-C17-00268, 2 hembras ovígeras (44.4 a 46.4 mm); San Blas, 22.11.1989, G. Herrera, UANL-FCB-C17-00271, 1 hembra ovígera (38.1 mm); Cuenca Río Ameca Ixtapa B: El Colomo, Bahía Bandera, 05.05.2011, A. Maeda, CIB-1183, 5 (5) machos (45.3 a 57.8 mm); JALISCO: Cuenca Río Cuitzmala: Km 120, Navidad- Vallarta, Rancho Los Ángeles, Tomatlán, 06.05.2011, A. Maeda, CIB-1184, 3 (3) hembras (1 ovígera) (26.6 a 37.3 mm), 1 Juvenil (21.5 mm); Cuenca Río Purificación: río Purificación, entronque Purificación por carretera 80, 28.07.1977, S. Contreras, UANL, 1 macho (45.0 mm) 1 hembra (54.9 mm). COLIMA: Cuenca Armería: Presa El Seis a 9 Km de Colima, Colima, 15.12.1973, S. Contreras, UANL, 21 Juveniles. GUERRERO: Cuenca Río Atoyac 2: río Atoyac, Atoyac de Álvarez, 07.04.2007, C.N. Ortiz, UANL, 1 hembra (61.3 mm); Cuenca Río Coyuca 2: Vado Aguas Blancas, río Coyuca, 11.05.2011. A. Maeda, CIB-1185, 5 (5) machos (35.4 a 53.0 mm), 3 (3) hembras (39.1 a 41.6 mm); Cuenca Laguna de Coyuca: Laguna de Coyuca, 11.05.2011, A. Maeda, CIB-1187, 1 (1) Juvenil (16.4 mm). OAXACA: Cuenca Río Verde: río Viejo, J. Bautista, CIB-1187, 7 (2) machos (35.1 a 49.3 mm), 10 (2) hembras (6 hembras ovígeras) (32.9 a 56.4 mm); Cuenca Río Tehuantepec 2: río Tehuantepec, 01.11.1976, S. Contreras, UANL, 1 hembra ovígera (82.5 mm).

8.5. *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871)

(Figuras 21-22)

Palaemon tenellum Smith, 1871.

Palaemon longipes Lockington, 1878

Palaemon forceps M. Edwards; Bouvier, 1895.

Macrobrachium tenellum (Smith, 1871); Holthuis, 1950, 1952; Rodríguez de La Cruz, 1968; New, 1980; Wicksten, 1983, 1989; Ríos, 1989; Román-Contreras, 1991; Wicksten y Hendrickx, 1992, 2003; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Astudillo-Sebatión *et al.*, 2003; Hendrickx y Wicksten, 2011; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010; De Grave y Fransen, 2011; Anger, 2013.

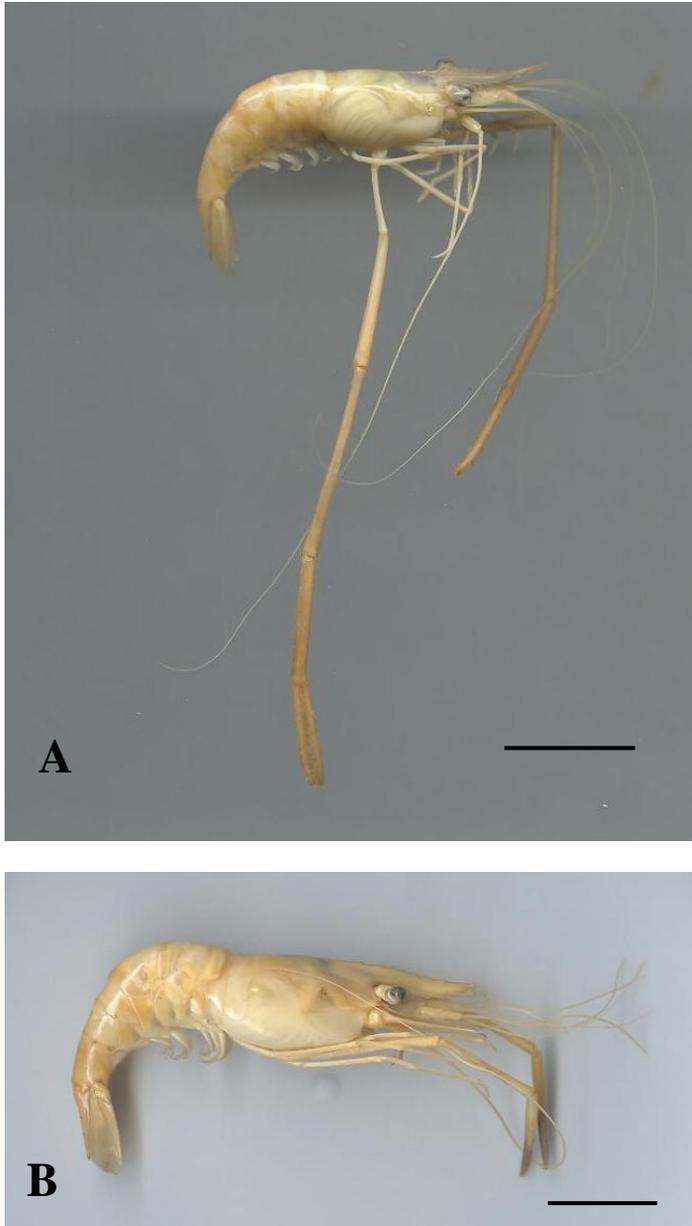


Figura 21. *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871). A, Macho de la península de Baja California, Santa Rosalía, cuenca Santa Águeda, Baja California Sur (CIB-1068), escala de la barra = 16.5 mm. B, Macho de la vertiente continental del pacífico mexicano, Laguna de Coyuca, cuenca Laguna de Coyuca, Guerrero (CIB-1096), escala de la barra = 14.9 mm.

8.5.1. Localidad Tipo

El Polvón, Nicaragua.

8.5.2. Diagnosis

Rostro muy largo, más allá del pedúnculo antenular; la mitad final rostral proyectándose hacia arriba, con la punta del último diente terminando en forma bífida; parte dorsal del rostro de 8 a 11 dientes; de 7 a 8 colocados en la mitad proximal del rostro; solamente un diente detrás del margen orbital (Fig. 21); parte ventral del rostro con cinco a siete dientes; segundo par de periópodos subiguales y con dedos cerrados; carpo más largo que mero y palma; dedos rectos, descubiertos o con escasa pubescencia. En este estudio el borde dorsal presenta de siete a 13 dientes, uno está por detrás de la órbita, en el borde ventral hay de tres a ocho dientes. El ejemplar macho más grande de 67.2 mm y hembra 69.8 mm de longitud cefálica, respectivamente ambos de la cuenca de Río Mayo 3 en Col. Unión, Huatabampo.

8.5.3. Caracteres morfológicos adicionales

La forma de la órbita inferior marcadamente convexo, moderadamente producido; pico interocular con ápice fuertemente desarrollado y ligeramente truncado (Fig. 22 B); córnea ocular grande y bien pigmentada con una mancha de pigmento accesorio (Fig. 22 A); esternito torácico 4, con proceso medio bien desarrollado sin mostrar las dos protuberancias posteriores separadas, con una protuberancia central anterior bien desarrollada (Fig. 4 G-H); esternito torácico 8 de machos y hembras, con lóbulos separados (Fig. 22 C-D); esclerito inter-uropodal con una carina preanal ausente (Fig. 22 E-F).

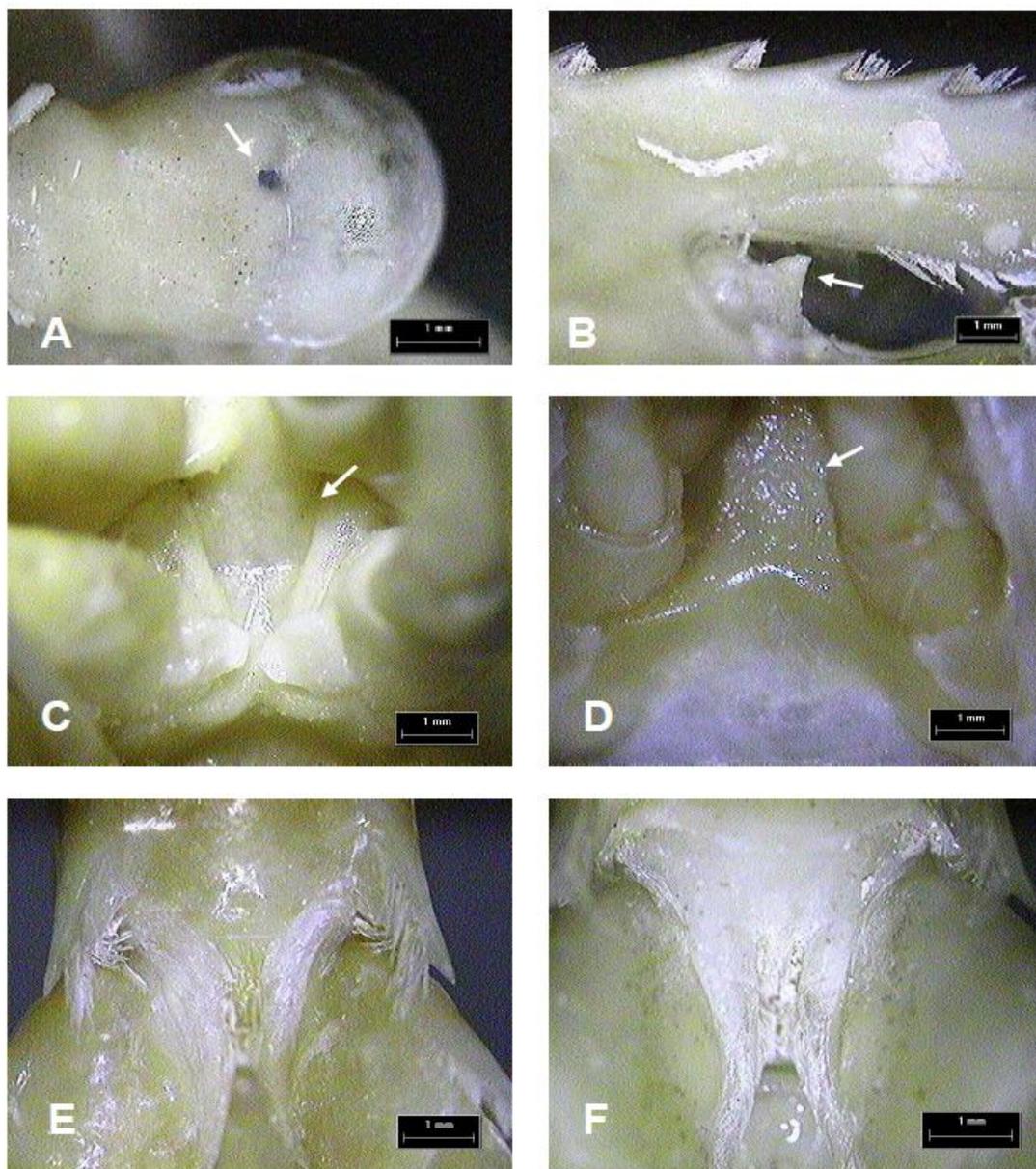


Figura 22. Macho y hembra de *M. tenellum* (Smith, 1871). Macho (C) de río Viejo, cuenca de Río Verde, Oaxaca, y hembra (F) de los Salazares, cuenca Río Huaynamota, Nayarit, en la vertiente continental del pacífico mexicano. A, ojo pedunculado mostrando la córnea pigmentada con punto accesorio. B, pico interocular de macho en vista lateral. C, esternito torácico 8 (T8) de macho en vista ventral mostrando lóbulos unidos medialmente. D, esternito torácico 8 (T8) de hembra en vista ventral mostrando lóbulos separados. E y F, esclerito inter-uropodal de hembra y macho en vista ventral con carina pre-anal ausente.

8.5.4. Identidad haplotípica

Las secuencias *M. tenellum* de los fragmento del gen 16S, se obtuvieron de 103 individuos. El alineamiento de las secuencias son inequívocas sin presentar deleciones e inserciones en el gen. Las secuencias de 16S presentan 491 pares de bases (pb) con 11 sitios polimórficos (*s*), de los cuales dos fueron parsimoniamente informativos. El análisis resultó en 11 haplotipos (*h*). Las secuencias específicas se muestran en el (Apéndice TS7). Todos los sitios polimórficos en 16S son de tipo transición excepto uno que es de transversión.

8.5.5. Distribución en México

Se estudiaron 60 sitios (Fig. 23) de la vertiente del pacífico mexicano distribuidos en 33 cuencas en nueve estados de México, con nueve cuencas en la península de Baja California y 24 de la región continental del pacífico de México. BAJA CALIFORNIA SUR: La especie *M. tenellum* previamente fue registrada en las cuencas hidrológicas de Mulegé y San José del Cabo (Lockington, 1871; Bouvier, 1895; Holthuis, 1952), posteriormente en las cuencas de Santa Rita, Las Pocitas-San Hilario y Todos Santos (Hernández, *et al.*, 2007). En este estudio se reportan en: cuenca de Pescaderos: San Pedrito nuevo registro estatal; cuenca Cabo Pulmo: La Bocana, La Rivera, nuevos registros estatales; cuenca Loreto: Oasis Notri, nuevo registro estatal; cuenca San Marcos Palo Verde: San Marcos Tierra, nuevo registro estatal; cuenca Santa Águeda: Santa Rosalía, nuevo registro; SONORA: cuenca Río Yaqui 3: Rancho del Toro, nuevo registro estatal; cuenca Río Mayo 3: Puente cerca de Navojoa, Primavera entre Huatabampo y Jarupa, Echoropo, Huatabampo, Colonia Unión Huatabampo, nuevos registros estatales;

SINALOA: cuenca Río Sinaloa 2: Rosales río Sinaloa, Ranchito de Castro, nuevos registros estatales; cuenca Río Culiacán: río Culiacán puente El Limoncito, Navolato, río Culiacán en Iraguato Navolato, nuevos registros estatales; cuenca Río Elota: Planta de Bombeo La Cruz, nuevo registro estatal; cuenca Río Piaxtla 2: Estación Dimas, río Piaxtla Estación Dimas, San Ignacio, nuevos registros estatales; cuenca Río Presidio 2: Estero Urías (Hernández *et al.*, 2007); cuenca Río Baluarte 2: El Rosario, Planta Acuícola El Rosario, Escuinapa, Estero Botadero, Laguna Caimanero (Rodríguez de La Cruz, 1968; Wicksten, 1983; Hernández *et al.*, 2007); cuenca Río Cañas 2: La Loma río Cañas, nuevo registro estatal; cuenca Río Acaponeta 2: río Agua Zarca, nuevo registro estatal;

NAYARIT: cuenca Río San Pedro: Isla Mexcaltitán (Hernández *et al.*, 2007); cuenca San Blas: San Blas, Canal de Mareas Playa Cocos, San Blas, (Hernández *et al.*, 2007); cuenca Ameca Ixtapa B: El Colomo (Hernández *et al.*, 2007), Chacala, Compostela; JALISCO: cuenca Río Purificación: Tomatlán, nuevo registro estatal; cuenca Río San Nicolás: río Cuitzmala (Hernández *et al.*, 2007), río Chamela, Tonalá, nuevos registros estatales;

MICHOACÁN: Boca del río Balsas, Arroyo Playa Azul (Hernández *et al.*, 2007).

GUERRERO: Laguna de Mitla, Laguna de Coyuca, Laguna Tres Palos, Zihuatanejo, Puerto Escondido (Guzmán *et al.*, 1982; Hernández *et al.*, 2007); cuenca Río Atoyac 2: río Atoyac de Álvarez, nuevo registro estatal; cuenca Laguna de Coyuca: Laguna de Coyuca, Pico del Monte Florencio Villareal, La Barrita Florencio Villareal, Playa El Carrizal Coyuca de Benítez, Espinalillo Coyuca de Benítez, Las Salinas Mpo de Copala, nuevos registros estatales

OAXACA: Oaxaca, Tangola Tangola Bay (Holthuis, 1952); cuenca Río Verde: río Viejo, Laguna Miniyua, nuevos registros estatales; cuenca Río Tonameca 2: Puerto Ángel, nuevo registro estatal; cuenca Río Tehuantepec 2: río

Tehuantepec, nuevo registro estatal; CHIAPAS: cuenca San Diego: Entronque Tonalá-Pijiapan, Arriaga, nuevo registro estatal.

8.5.6. Distribución general

Macrobrachium tenellum se distribuye desde la Península de Baja California hasta el Norte de Perú (Holthuis, 1952). La especie se ha encontrado en GUATEMALA: río Naranjo, E. de Pajapita, río Ocosito en Caballo Blanco, W. de Retalhuleu; 40 km S. de Tiquisate, S. E. de Santa Ana Mixtan, río María Linda cerca de Ixtapa, S. de Escuintla, río Aguacapa entre Escuintla y Chiquimulilla, Chiquimulilla, río de Los Esclavos entre Chiquimulilla y Cerritos (Holthuis, 1952). EL SALVADOR: río Lempa, Chagal, Chacalín (Holthuis, 1952); Estero La Barra de Santiago (Wicksten, 1983). HONDURAS: ríos Choluteca y Pedregal (Holthuis, 1952). COSTA RICA: Puerto Culebra (Wicksten, 1983); río Grande de Terrába (Roliér y Wehrtmann, 2011) PANAMÁ: río Chame, Chorrera, Paraíso, Pedro Miguel, Corozal, entre Campana y La Venta, cerca de Panamá, río Morte, río Juan Díaz, El Capitán, río Calabre (Holthuis, 1952); Archipiélago Las Perlas (Abele, 1977); Miraflores en el Canal de Panamá (Abele y Kim, 1989). COLOMBIA: Puerto Negria en el río San Juan, cerca de Buenaventura, entre Magdalena y Cartagena, río Telembi cerca de San Lorenzo al S. W. de Colombia (Holthuis, 1952). ECUADOR: Chone y Portoviejo (Holthuis, 1952). PERU: río Chira (Holthuis, 1952).

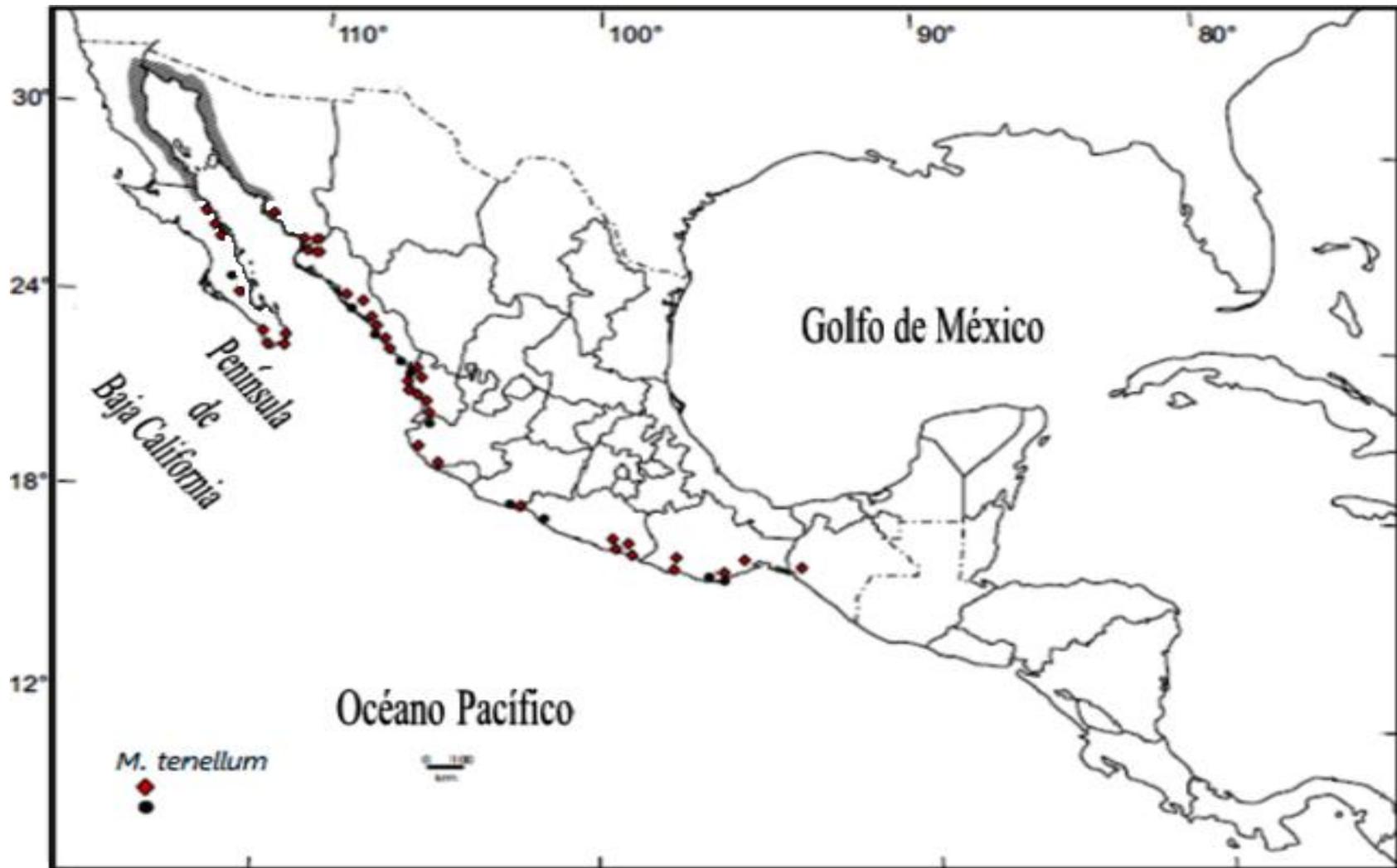


Figura 23. Distribución geográfica de *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871). Los rombos representan los sitios muestreados y analizados con presencia de la especie en México. Los círculos representan los registros previos en México. El área sombreada muestra la distribución disyunta del género *Macrobrachium* a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California (= Mar de Cortés).

8.5.7. Material examinado

BAJA CALIFORNIA SUR: Cuenca Santa Rita: Santa Fe, 29.05.2010, A. Maeda, CIB-1064, 1(1) macho (mm); Cuenca Las Pocitas-San Hilario, Las Cuevas 30.05.2004, L. Hernández, CIB-844, 4 (4) machos (80.6 a 110.1 mm); Cuenca Todos Santos: Atrás del Hotel La Poza, 18.11.2008, H. García, CIB-1065, 1 juvenil; La Poza, Todos Santos, 11.12.07, G. Murugan, CIB-1028, 3 (1) macho (102.7 a 139.6 mm), 30 (6) hembras, (19 hembras ovígeras) (34.1 a 50.3 mm); Cuenca Pescaderos: San Pedrito, 19.11.2008, H. García, CIB-1066, 3 (3) machos (17.8 a 29.7 mm), 3 (3) hembras (2 hembras ovígeras) (16.2 a 25.7 mm); Cuenca Santa Águeda: Santa Rosalía, 29.03.2010, A. Maeda, CIB-1067, 5 (5) Juveniles: Santa Rosalía, 17.09.2010, A. Maeda, CIB-1068, 24 (5) machos (30.4 a 62.7 mm), 9 hembras (3 ovígeras) (18.6 a 23.5 mm); Cuenca Mulegé: Mulegé, 07.04.2005, L. Hernández, CIB-1069, 1 (1) macho (34.4 mm), 3 hembras (30.9 a 33.6 mm); Cuenca Loreto: Oasis Notri, 18.09.2010, A. Maeda, CIB-1070, 6 (5) machos (19.8 a 51.7 mm), 9 hembras (7 hembras ovígeras) (33.2 a 42.8 mm); Cuenca Cabo Pulmo: La Bocana, La Rivera, 29.11.2010, E. Calvillo y M. Cota CIB-1071, 16 (5) machos (38.0 a 57.4 mm), 4 hembras (38.0 a 55.6 mm); Cuenca San José del Cabo: Estero San José del Cabo, 9.09.2004, L. Hernández, CIB-849, 7 (7) machos (37.7 a 54.0 mm). SONORA: Cuenca Río Yaqui 3: Rancho El Toro, 19.04.2011, G. Murugan, CIB-1072, 5 (5) machos (19.7 a 24.1 mm); Cuenca Río Mayo 3: Puente cerca de Navojoa, 21.04.2011, G. Murugan, CIB-1073, 1 (1) hembra (52.5 mm); Primavera entre Huatabampo y Jarupa, 22.04.2011, G. Murugan, CIB-1074, 4 (4) machos (28.5 a 54.2 mm); Echoropo, Huatabampo, 22.04.2011, G. Murugan, CIB-1075, 5 (5) hembras (2 hembras ovígeras) (39.8 a 48.8 mm); Col. Unión, Huatabampo, 02.09.2012. L. García, CIB-1076, 1 macho

(67.2 mm), 2 hembras ovígeras (57.2 y 62.4 mm); Col. Unión, Huatabampo, 30.11.2012, L. García, CIB-1077, 5 hembras, (4 hembras ovígeras) (58.5 a 69.8 mm). SINALOA: Cuenca Río Sinaloa 2: Tamazula, río Sinaloa, 26.04.2011, G. Murugan, CIB-1078, 1(1) macho; Ranchito de Castro, 26.04.2011, G. Murugan, CIB-1079, 1 (1) macho (55.7 mm); Rosales, río Sinaloa, 26.04.2011, G. Murugan, CIB-1080, 5 (5) machos (21.7 a 35.8 mm); Cuenca Río Culiacán: río Culiacán, puente el Limoncito, Navolato, 27.09.2009, G. Ruiz-Campos, UABC, 4 machos (25.8 a 27.7 mm); río Culiacán en Iraguato, Navolato, 27.09.2009, G. Ruiz-Campos, UABC, 8 machos (23.0 a 40.0 mm) 22 hembras (5 hembras ovígeras) (4.9 a 50.0 mm); Cuenca Río Elota: Planta de bombeo, La Cruz, 27.04.2011, G. Murugan, CIB-1081, 1 (1) macho (29.0 mm); Cuenca Río Piaxtla 2: Estación Dimas, 29.04.2011, G. Murugan, CIB-1082, 56 (5) Machos (12.9 a 44.9 mm), 84 hembras (14.2 a 36.4 mm); río Piaxtla, Estación Dimas, San Ignacio, 28.09.2009, G. Ruiz-Campos, UABC, 2 (1) hembras (1 ovígera) (27.6 y 30.3 mm); Cuenca Río Presidio 2: Playa Brujas, 21.07.2012, Ana María Escalante Alfonso, UANL-FCB, 2 machos (90.0 y 96.0 mm); Villa Unión, 29.04.2011, G. Murugan, CIB-1083, machos (S/D); Villa Unión, 02.05.2011, G. Murugan, CIB-1084, machos (S/D); Cuenca Río Baluarte 2: El Rosario, 03.05.2011, G. Murugan, CIB-1085, 3 (3) machos (28.1 a 34.5 mm); Planta Acuícola El Rosario, 03.06.1980, G. Rodríguez, UANL-FCB-C17-00277, 3 machos (40.0 a 54.7 mm); Cuenca Río Cañas 2: Gabriel Leyva, La Loma, río Cañas, Cuinapa 30.04.2011, G. Murugan, CIB-1086, 5 (5) machos (33.2 a 42.6 mm); 18.07.2012, Camacho, CIB-1087, 2 hembras ovígeras (38.6 y 41.0) ; Cuenca Río Acaponeta 2: río Agua Zarca 40 km NW Acaponeta, 20.08.1968, S. Contreras, UANL, 3 machos (49.3 a 53.8 mm), 3 hembras (1 ovígera) (29.9 a 43.4 mm). NAYARIT: Cuenca Río San Pedro-

Desembocadura: Isla Mexcaltitán, 13.08.2003, L. Hernández, CIB-851, 9 (5) machos (41.3 a 59.9 mm), 18 hembras ovígeras (40.3 a 48.6 mm); Los Salazares, Tepic, 14.08.2003, L. Hernández, CIB-1088, 13 machos (25.4 a 61.3 mm), 6 hembras (5 ovígeras), (33.9 a 43.4 mm); Cuenca San Blas: San Blas, 16.10.1990, B. Ramos Flores, UANL-FCB-C17-00264, 1 macho (35.6 mm) 1 hembra ovígera (27.5 mm); Canal de Mareas, playa Cocos, 02.06.1995, G. Rodríguez, UANL-FCB-C17-00262, 2 machos (25.3 y 35.7 mm); San Blas, 10.08.1983, A. Contreras, UANL-FCB-C17-00269, 2 machos (17.5 y 28.1), 12 hembras ovígeras (19.2 a 34.5 mm); Cuenca Río Ameca Ixtapa B: El Colomo, 05.05.2011, G. Murugan, CIB-1089, 5 (5) machos (27.5 a 44.2 mm); Cuenca Huicicila: Chacala, Compostela, 27.11.1985, R. Vallejo, UANL-FCB-C17-00265, 2 machos (39.5 y 43.8 mm), 3 hembras ovígeras (21.6 a 25.6 mm). JALISCO: Cuenca Río Purificación: río Tomatlán B: Km 120, Navidad-Vallarta, Tomatlán, 06.05.2011, A. Maeda, CIB-1090, 2 (2) machos (32.9 y 43.6 mm), 3 hembras (1 hembra ovígera) (38.7 y 38.7 mm); Cuenca Río Cuitzmala: río Chamela, 06.05.2011, A. Maeda, CIB-1091, 5 (5) machos (21.0 a 28.8 mm). COLIMA: Cuenca Río Purificación: Cañada frente a Pto. interior de San Pedrito, Manzanillo, 12.10.2013, G. Ruiz, UABC, 6 machos (44.5 a 77.3 mm). MICHOACÁN: Sin Cuenca: La Huerta, 00.10-11.2005, D. Lluch, CIB-1092, 2 hembras ovígeras,(30.9 y 19.0 mm); Cuenca Bajo Balsas: río Balsas, 11.02.2006. J. Bautista, CIB-1093, 1 (1) macho (38.7 mm); La Villita, El Naranjito, 10-11.2005, J. Bautista, CIB-1094, 1 macho (1) (sin medirse), 4 (4) hembras, (1 ovígera) (sin medirse). GUERRERO: Cuenca Bajo Balsas: río Balsas, 11-12.2005, J. Bautista, CIB-1095, 5 (5) machos (sin medirse); Cuenca Río Atoyac 2: río Atoyac de Álvarez, 07.04.07, J. G. Delgado, UANL, 2 machos (sin medirse); Cuenca Laguna de Coyuca: Laguna de

Coyuca, 11.05.2011, A. Maeda, CIB-1096, 5 (5) machos (21.9 a 41.0 mm); Unidad de Producción, La Antorcha, Pico del Monte, Florencio Villareal, 06.08.2010, G. Rodríguez, UANL, 2 machos (48.0 y 58.4 mm); Unidad de Producción La Barrita, Florencio Villareal, 06.08.2010, G. Rodríguez, UANL, 4 machos (35.2 a 43.2 mm); La Barrita, Los Tamarindos, Mpo. Florencio Villareal, 06.08.2010, G. Rodríguez, UANL, 18 machos (30.5 a 44.8 mm); Unidad de Producción Playa El Carrizal, Coyuca de Benítez, 31.07.2010, G. Rodríguez, UANL, 3 machos (33.3 a 47.2 mm); Unidad de Producción Santa Lucia, El Carrizal, Mpo. Coyuca de Benítez, 03.08.2010, G. Rodríguez, UANL, 5 machos (50.8 a 61.4 mm) 1 hembra (47.7 mm); Unidad de Producción El Camarón, Espinalillo, Mpo. Coyuca de Benítez, 31.07.2010, G. Rodríguez, UANL, 21 machos (29.2 a 45.4 mm); Unidad de Producción El Carrizo, Las Salinas, Mpo. Copala, 28.08.2010, G. Rodríguez, UANL, 3 machos (27.6 a 50.9 mm), 1 hembra (36.4 mm).

OAXACA: Cuenca Río Verde: río Viejo, 00.05.2008, J. Bautista, CIB-1097, 3 (3) machos (39.1 a 49.2 mm); 09.07.2008, J. Bautista, CIB-1098, 2 (2) machos (34.5 a 39.4 mm), 3 hembras (2 hembras ovígeras) (31.4 a 32.7 mm); Río Verde (río Viejo), 23.07.2008, J. Bautista, CIB-1099, 6 (6) machos (49.0 a 60.2 mm), 1 (1) hembra ovígera (55.6 mm); 09.08.2008, J. Bautista, CIB-1100, 4 (4) machos (39.4 mm a 48.8 mm), 1 (1) hembra ovígera (42.9 mm); El Zapotalito, 13.11.2008, J. Bautista, CIB-1101, 1 (1) hembra ovígera (sin medirse); Laguna Miniyua, 26.11.2007, J. Bautista, CIB-1102, 2 (2) machos, (33.6 y 37.0 mm); Cuenca Río Tonameca 2: Puerto Ángel, 00.10.2011, sin colector, UANL, 1 hembra (34.6 mm); Cuenca Río Tehuantepec 2: río Tehuantepec, 01.11.1976, S. Contreras, UANL, 1 hembra ovígera (49.8 mm). CHIAPAS: Cuenca San

Diego: río San Isidro, 4.7 km S.E. de Entronque Tonala-Pijjiapan, Arriaga, 22.02.2006,
Sin colector, UANL, 22 juveniles.

8.6. Diversidad de haplotipos, estructura de la población e historia demográfica

8.6.1. *Macrobrachium occidentale*

En ninguno de los dos genes se mostró una estructura poblacional particular. Individuos solos, representaron la mayoría de los haplotipos: 82.4% en 16S y 87.8% en COI. Los haplotipos fueron comunes para los dos genes entre las cuencas hidrológicas de la península y el continente. La red de haplotipos del gene 16S, muestra el haplotipo 13 el cual se encontró en 53 individuos lo que representa el 71.8% y ocurren en las 13 cuencas (Tabla 1). Este haplotipo forma el nodo central en la red de haplotipos (Fig. 24). El H17 fue común en dos poblaciones, cuenca Todos Santos en la península y cuenca Río Purificación, Jalisco en el continente, del cual deriva el H16 de Baja California Sur, en la cuenca la Pocitas-San Hilario. En la red de haplotipos del gene COI, el haplotipo predominante fue el H8 y se encontró en ocho de las 13 cuencas (Tabla 2). Este haplotipo forma el nodo central en la red de haplotipos (Fig. 25). El H8 de COI fue común en 14 individuos lo que representa el 19.7% y ocurren en la península y el continente (dos cuencas en la península, dos cuencas en Sinaloa, una cuenca en Sonora, Nayarit, Jalisco y Oaxaca en el continente). Los haplotipos 1, 6 y 49 ocurren en la península y continente (Fig. 25). En 16S, todos los haplotipos, excepto uno, difieren en un paso mutacional, mientras que en COI difieren de 1 a 5 pasos mutacionales. La distancia genética entre el haplotipo 13 del gen 16S (el más común) fue en un rango de 0.21% a 0.63%. La distancia máxima observada fue de 1.0% entre los haplotipos 16 encontrado en Plutarco E. Calles en la península y los haplotipos 2 y 14 encontrados en las cuencas de Río Presidio 2 y Río Purificación del continente. La distancia genética entre los haplotipos del gen COI, el H8

(el más común) y los otros con un rango de 0.18% a 1.77%. Una distancia máxima de 2.5% se observó entre el haplotipo 40 de la cuenca de Río Baluarte 2 con respecto a los haplotipos 13 y 18 en el mismo Río Baluarte 2 y la cuenca del Río Ameca Ixtapa B, todos los anteriores en el continente.

La diversidad de haplotipos fue alta en COI ($HD = 0.957$), comparado con 16S ($HD = 0.445$) debido, a la gran cantidad de haplotipos encontrados en COI. La diversidad de nucleótidos fue similar a la diversidad de haplotipos mostrando valores altos ($\pi = 0.00866 \pm 0.00062$) en comparación con 16S ($\pi = 0.00134 \pm 0.00029$). Dentro de cada región, la diversidad de haplotipos de COI fue alta en todos los sitios excepto Río Elota, el cual no mostró diversidad de haplotipos en los dos genes. En 16S la diversidad de haplotipos fue baja en las poblaciones de Río Ameca Ixtapa B, Río Baluarte 2, Río Mayo 3, y Río Purificación, y junto con Río Elota y Río Verde no mostraron diversidad de haplotipos. El análisis de varianza molecular (AMOVA) de las secuencias parciales de 16S-COI de *M. occidentale* de la península y el continente indican la ausencia de estructura genética entre las dos regiones geográficas y dentro de todas las cuencas hidrológicas ($P > 0.05$) (Tabla 3). Sin embargo, se observó un alto porcentaje de variación (97.73%) en *M. occidentale* dentro de las cuencas comparado con un muy bajo porcentaje de variación (0.41%) entre las dos regiones (Tabla 3). El análisis de índice de desajuste (raggedness index), también apoyan el modelo expansión repentina de una población (Harpending's $= 0.0066$, $P > 0.05$) al presentar una curva de distribución monomodal (Fig. 26).

Tabla 1. Distribución geográfica de 17 haplotipos del gen 16S ADNr (479 pb de longitud) de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950, obtenidos de 71 individuos, 30 de cuatro cuencas hidrológicas de la Península de Baja California y 41 de nueve cuencas del continente de la vertiente del pacífico mexicano distribuidas en los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero, y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la Península son: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, y PEC = Plutarco E. Calles. Las cuencas hidrológicas del continente son: RM = Río Mayo 3, RS = Río Sinaloa 2, RE = Río Elota, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2, y RV = Río Verde. El número de individuos encontrados para cada haplotipo en las cuencas se indica entre corchetes.

Haplotipo	Península de Baja California				Sonora	Sinaloa				Nayarit	Jalisco	Guerrero	Oaxaca	Número total de [individuos] y cuencas
	SR	LP-SH	TS	PEC		RM	RS	RE	RP					
Hap 1					[1]									[1] 1
Hap 2								[1]						[1] 1
Hap 3		[1]												[1] 1
Hap 4		[1]												[1] 1
Hap 5										[1]				[1] 1
Hap 6								[1]						[1] 1
Hap 7								[1]						[1] 1
Hap 8	[1]													[1] 1
Hap 9														[2] 1
Hap 10														[1] 1
Hap 11														[1] 1
Hap 12			[1]											[1] 1
Hap 13	[3]	[6]	[1]	[9]	[4]	[1]	[3]	[3]	[6]	[4]	[8]	[1]	[4]	[53] 13
Hap 14											[1]			[1] 1
Hap 15		[1]												[1] 1
Hap 16														[1] 1
Hap 17			[1]								[1]			[2] 2

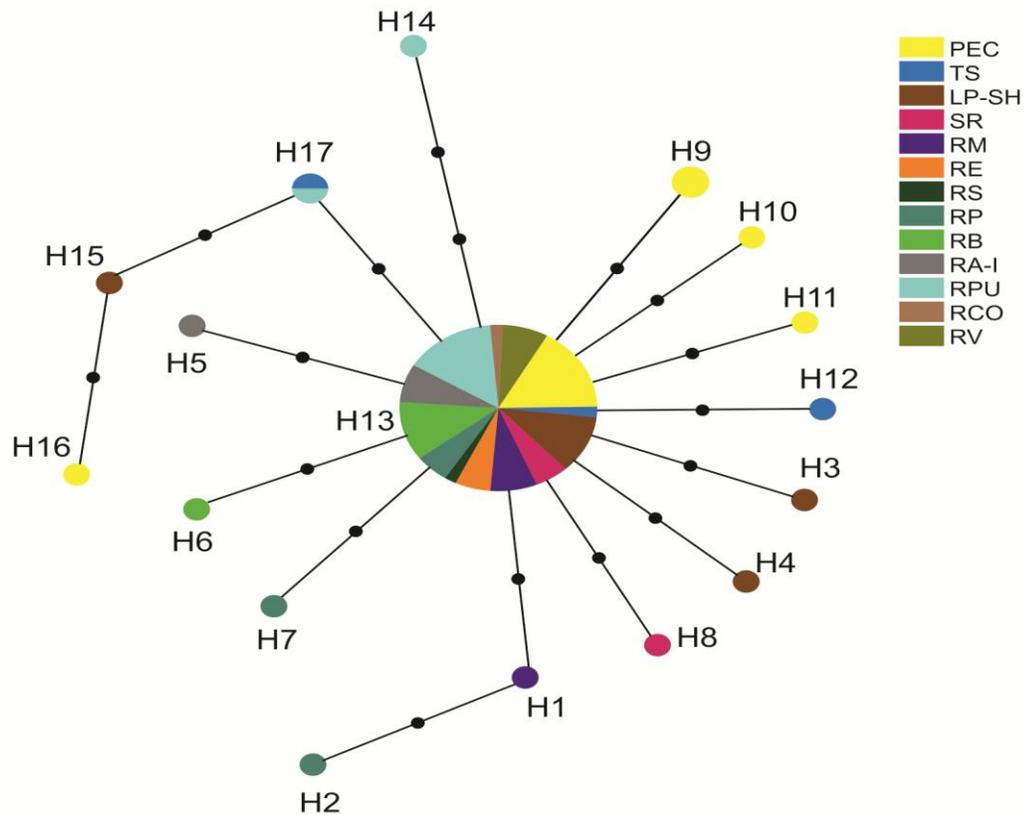


Figura 24. Red de haplotipos (método Median-joining) de 16S DNAr de *Macrobrachium occidentale*. Haplotipos derivados de 13 cuencas están presentados por colores, el tamaño del nodo es proporcional al número de individuos con cada haplotipo. Los pasos mutacionales son indicados por puntos negros a lo largo de las ramas de la red y la red del programa inferidos en puntos blancos. Las cuencas hidrológicas de la península: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, y PEC = Plutarco E. Calles. Las cuencas hidrológicas del continente: RM = Río Mayo 3, RE = Río Elota, RS = Río Sinaloa 2, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2, y RV = Río Verde.

Tabla 2. Distribución geográfica de 49 haplotipos del gen COI (564 pb de longitud) de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950 obtenidos de 71 individuos, 30 de cuatro cuencas de la Península de Baja California y 41 de nueve cuencas de la vertiente del pacífico mexicano distribuidas en los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la península son: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, y PEC = Plutarco E. Calles. Las cuencas hidrológicas del continente son M = Río Mayo 3, RS = Río Sinaloa 2, RE = Río Elota, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2, and RV = Río Verde. El número de individuos de cada haplotipo encontrado en las cuencas está indicado entre corchetes

Haplotipos	Península de Baja California				Sonora	Sinaloa				Nayarit	Jalisco	Guerrero	Oaxaca	Número total de [individuos] y cuencas
	SR	LP-SH	TS	PEC	RM	RS	RE	RP	RB	RA-I	RPU	RCO	RV	
Hap 1				[1]	[1]				[2]	[1]				[5] 4
Hap 2		[1]												[1] 1
Hap 3											[1]			[1] 1
Hap 4			[1]											[1] 1
Hap 5												[1]		[1] 1
Hap 6				[1]							[2]			[3] 2
Hap 7				[1]										[1] 1
Hap 8	[2]			[2]	[1]		[3]	[2]		[1]	[2]		[1]	[14] 8
Hap 9	[1]													[1] 1
Hap 10					[1]									[1] 1
Hap 11		[1]												[1] 1
Hap 12									[1]	[1]				[2] 2
Hap 13									[1]					[1] 1
Hap 14											[1]			[1] 1
Hap 15								[1]						[1] 1
Hap 16		[1]												[1] 1
Hap 17		[1]												[1] 1
Hap 18										[1]				[1] 1

Hap 19			[1]						[1] 1
Hap 20			[1]						[1] 1
Hap 21	[1]								[1] 1
Hap 22					[1]				[1] 1
Hap 23			[1]						[1] 1
Hap 24						[1]			[1] 1
Hap 25							[1]		[1] 1
Hap 26			[1]						[1] 1
Hap 27						[1]			[1] 1
Hap 28	[1]	[1]	[1]						[2] 1
Hap 29	[1]								[1] 1
Hap 30			[1]						[1] 1
Hap 31					[1]				[1] 1
Hap 32		[1]							[1] 1
Hap 33	[1]								[1] 1
Hap 34							[1]		[1] 1
Hap 35							[1]		[1] 1
Hap 36			[1]						[1] 1
Hap 37		[1]							[1] 1
Hap 38	[1]								[1] 1
Hap 39			[1]						[1] 1
Hap 40						[1]			[1] 1
Hap 41			[1]						[1] 1
Hap 42					[1]				[1] 1
Hap 43			[1]						[1] 1
Hap 44						[1]			[1] 1
Hap 45	[1]								[1] 1
Hap 46							[1]		[1] 1
Hap 47							[1]		[1] 1
Hap 48						[1]			[1] 1
Hap 49			[1]	[1]					[2] 1

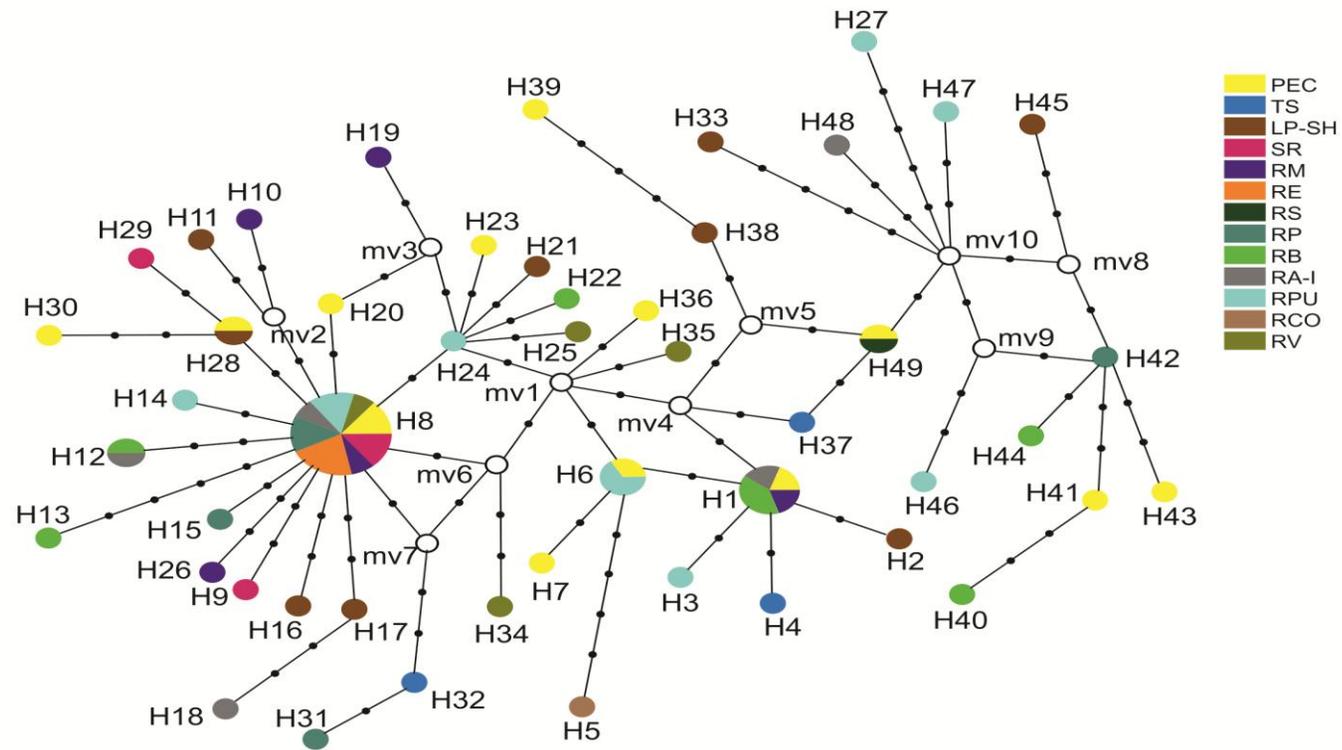


Figura 25. Red de haplotipos (método Median-joining) basado en los haplotipos del gen COI de *Macrobrachium occidentale*. Los haplotipos derivados de 13 cuencas están representados por colores, el tamaño del nodo es proporcional al número de individuos de cada haplotipo. Los pasos mutacionales son indicados por puntos negros a lo largo de las ramas de la red y la red del programa inferidos en puntos blancos. Las cuencas hidrológicas de la península: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, y PEC = Plutarco E. Calles. Las cuencas hidrológicas del continente: RM = Río Mayo 3, RE = Río Elota, RS = Río Sinaloa 2, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2, y RV = Río Verde.

Tabla 3. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de secuencias parciales de los genes 16S y COI de individuos de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950 de cuatro cuencas hidrológicas de la Península de Baja California como un grupo, y de nueve cuencas de la vertiente del pacífico mexicano como otro grupo, realizado con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010).

Fuente de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Porcentaje de variación	Índice de fijación	valor de <i>p</i>
Entre regiones	1	0.616	0.41	0.00408	0.20298
Entre cuencas, dentro de regiones	11	5.688	1.87	0.01875	0.10571
Dentro de cuencas	58	27.386	97.73	0.02275	0.07904

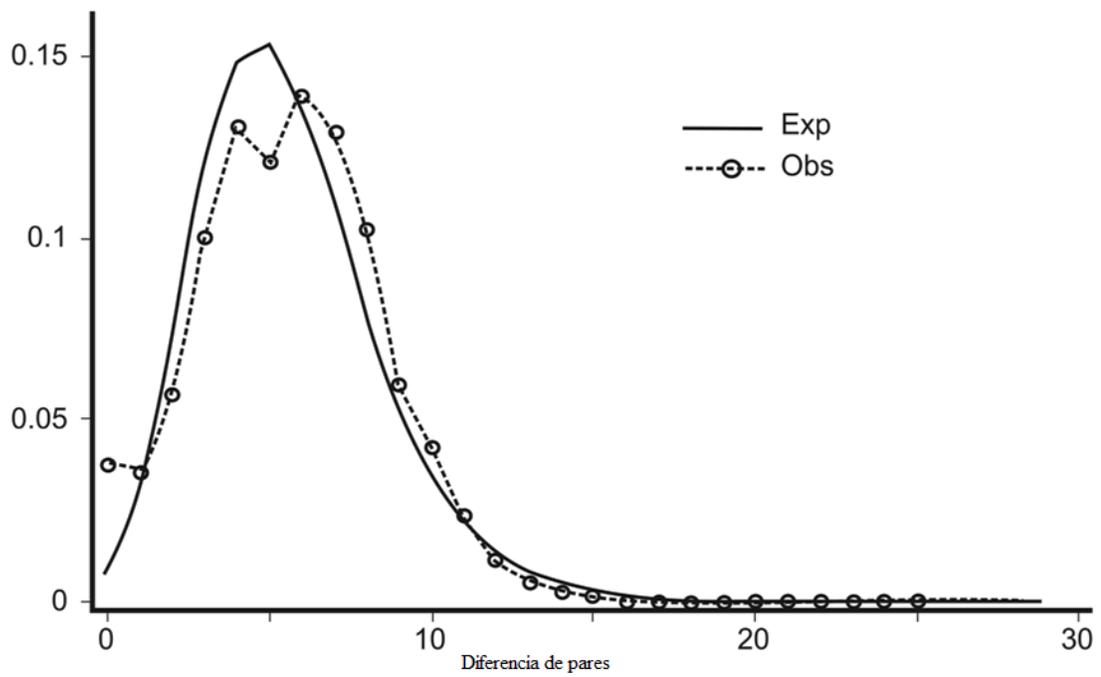


Figura 26. Curva de distribución observada (Obs) del análisis de desajuste (raggedness index) frecuencia de diferencia de parejas entre haplotipos y la esperada (Exp) bajo la hipótesis de una población en expansión.

8.6.2. *Macrobrachium americanum*

Los resultados obtenidos del fragmento del gen mitocondrial 16S, no muestran diferencias significativas entre las poblaciones de la península y el continente. Los haplotipos individuales representaron mayor porcentaje 73.3%. Se observó que los haplotipos comunes en las dos grandes regiones la peninsular y continental (Tabla 4). El haplotipo predominante fue el haplotipo 1 con 45 individuos lo que representa 64.2%, que comparten 17 cuencas hidrológicas, seis cuencas para la península de Baja California (Baja California Sur) y 11 cuencas en el continente (Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca). Este haplotipo forma el nódulo central en la red de haplotipos (Fig. 27). El haplotipo 14 es común en dos cuencas en la península (Baja California Sur) y cuatro del continente (Sinaloa, Jalisco y Oaxaca). El haplotipo 12 comparte dos cuencas en la península y tres cuencas en el continente (Sinaloa y Nayarit), (Tabla 4). El haplotipo 1 forma un nódulo central en la red de haplotipos. Todos los haplotipos difieren por un paso mutacional excepto por el haplotipo 2 que difiere por dos pasos mutacionales. El rango de la distancia genética entre el haplotipo más común con respecto a los otros fue de 0.20% a 0.41%. Mientras que la distancia máxima registrada fue de 0.81 % entre el haplotipo 15 de la cuenca del Río Culiacán con respecto al haplotipo 2 de La Cuenca del Río Coyuca 2, ambos de la región continental. La diversidad de haplotipos fue de (HD : 0.576), debido al número de haplotipos encontrados. La diversidad de nucleótidos fue $\pi = 0.00151 \pm 0.00634$. Los resultados de AMOVA, con valores negativos, indican la ausencia de estructura genética entre estas dos regiones geográficas, así como dentro de todas las cuencas hidrológicas ($p > 0.05$) (Tabla 5).

Tabla 4. Distribución geográfica de 15 haplotipos del gen 16S (491 pb de longitud) de *Macrobrachium americanum* Bate, 1868 obtenidos de 70 individuos, 22 de siete cuencas de la Península de Baja California y 48 de 12 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano distribuidas en los estados de Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la península son: TS = Todos Santos, PES = Pescaderos, PEC = Plutarco E. Calles, SJC = San José del Cabo, SAN = Santiago, LAP = La Paz, MUL = Mulegé. Las cuencas hidrológicas de la vertiente continental mexicana son: RF = Río Fuerte 2, RS = Río Sinaloa 2, RCU = Río Culiacán, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RBB = Río Bajo Balsas, RCO = Río Coyuca 2, LC = Laguna de Coyuca, RV = Río Verde y RTO = Río Tonameca 2. El número de individuos de los haplotipos encontrados en las cuencas están indicados entre corchetes.

Haplotipos	Península de Baja California							Sonora		Sinaloa			Nayarit	Jalisco	Guerrero			Oaxaca		Número total de [individuos] y cuencas
	TS	PES	PEC	MUL	LAP	SAN	SJC	RF	RS	RP	RC	RB	RA-I	RPU	RBB	RCO	LC	RV	RTO	
Hap 1	[4]		[1]	[1]	[5]	[1]	[4]	[1]	[1]	[1]	[4]	[2]	[4]	[4]	[1]	[3]	[1]	[7]		[45]17
Hap 2																[1]				[1]1
Hap 3								[1]								[1]				[2]2
Hap 4										[1]										[1]1
Hap 5												[1]								[1]1
Hap 6											[1]									[1]1
Hap 7					[1]															[1]1
Hap 8								[1]												[1]1
Hap 9												[1]								[1]1
Hap 10																		[1]		[1]1
Hap 11	[1]																			[1]1
Hap 12	[1]		[1]					[1]				[1]	[1]							[5]5
Hap 13												[1]								[1]1
Hap 14	[1]	[1]									[1]			[1]		[1]		[1]	[1]	[7]7
Hap 15											[1]									[1]1

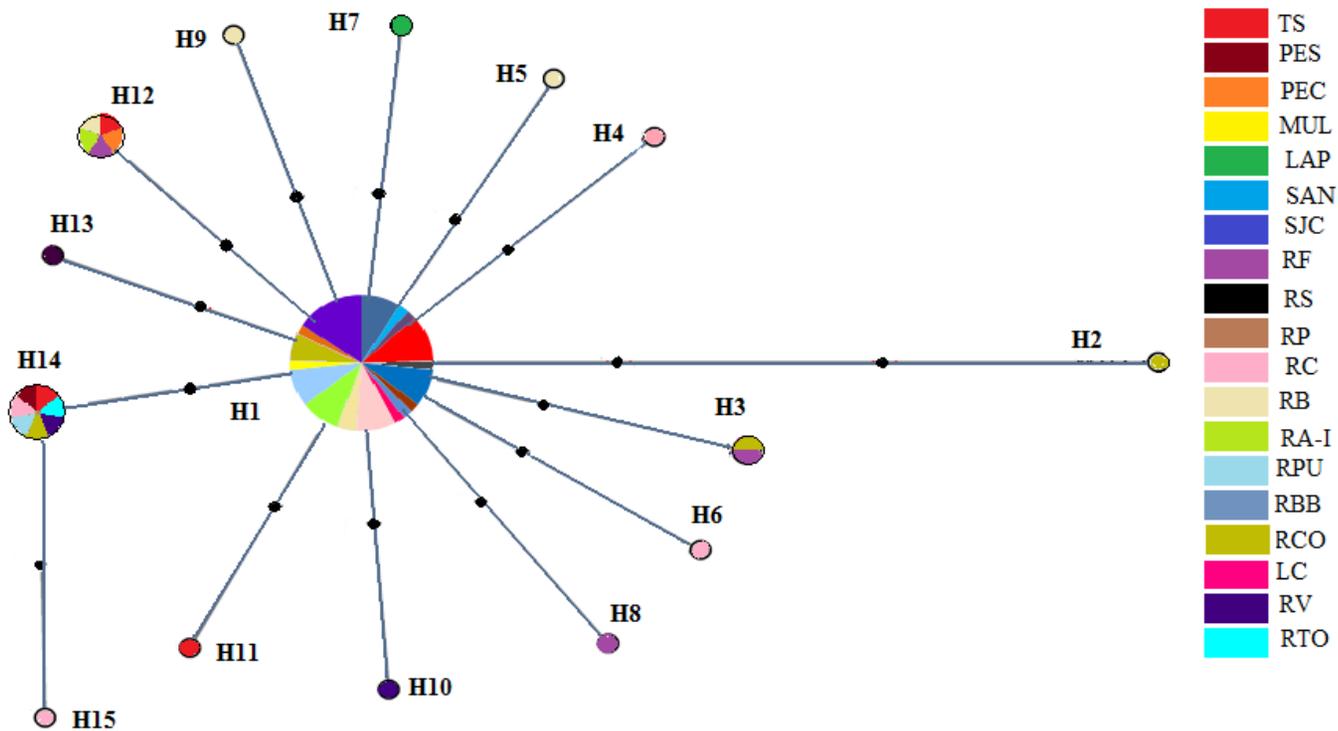


Figura 27. Red de haplotipos de 70 individuos de *Macrobrachium americanum* con 15 haplotipos de 16S, de los cuales 22 secuencias se presentan en siete cuencas, de la península de Baja California y 48 se presentan en 12 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano. Las mutaciones se indican con puntos negros a lo largo de las ramas de la red de haplotipos. Las cuencas de la Península de Baja California: TS = Todos Santos; PES = Pescadores; PEC = Plutarco E. Calles; MUL = Mulegé; LP = La Paz; SAN = Santiago; SJC = San José del Cabo. Las cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano: RF = Río Fuerte 2; RS = Río Sinaloa 2; RC = Río Culiacán; RP = Río Presidio 2; RB = Río Baluarte 2; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RPU = Río Purificación; RBB = Río Bajo Balsas; RCO = Río Coyuca 2; LC = Laguna de Coyuca; RV = Río Verde y RTO = Río Tonameca 2. Cada círculo representa un haplotipo único. El tamaño de cada círculo se relaciona con el número de frecuencias de cada haplotipo. Hay un nódulo central y las puntas de la red señalan haplotipos únicos y recientes. Existe un solo paso mutacional entre los haplotipos, excepto en el haplotipo 2 donde hay dos pasos mutacionales.

Tabla 5. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de secuencias parciales del gen 16S de individuos de *Macrobrachium americanum* Bate, 1868 de siete cuencas hidrológicas de la Península de Baja California como un grupo, y de 12 cuencas hidrológicas de la vertiente continental del pacífico mexicano como otro grupo, realizado con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010).

Fuente de Variación	d.f.	Suma de cuadrados	Porcentaje de Variación	Índice de fijación	Valor de <i>p</i>
Entre regiones	1	0.195	-0.17	-0.00174	0.48553
Entre cuencas, dentro de regiones	17	4.174	-5.95	-0.05936	0.78533
Dentro de regiones	51	15.531	106.12	-0.06120	0.81639

8.6.3. *Macrobrachium digueti*

En *M. digueti* morfotipo *digueti-michoacanus*, el gen mitocondrial 16S también no mostró ninguna estructura poblacional. Los individuos únicos representan la mayoría de los haplotipos, 80%. Se observaron haplotipos que se comparten en ambas regiones geográficas (la Península y el Continente) de México. El haplotipo más predominante en ambas regiones fue el H1 con 57 individuos lo que representa 72.1% y ocurren en 13 cuencas hidrológicas (Tabla 6), en los estados de Baja California Sur, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca. El H1 forma el nódulo central de la red de haplotipos (Fig. 28). El H2 comparte 3 cuencas hidrológicas en la península (Todos Santos, Pescaderos y La Paz). En tanto el H8 es compartido en dos cuencas (Pescadero en la península y Río Ameca Ixtapa B en el continente) uno por cada región geográfica. El resto de los haplotipos son únicos con un solo individuo (Tabla 6). Todos los haplotipos difieren por un solo paso mutacional, excepto el haplotipo 6 por 2 pasos mutacionales. El rango de distancia genética presentada del haplotipo 1 con respecto a los otros haplotipos fueron desde 0.20% a 0.41%, la máxima distancia observada fue de 0.81% entre los haplotipos 7 de la cuenca de Todos Santos con respecto al Haplotipo 8 de la cuenca de Plutarco E. Calles, ambos de la región peninsular. La diversidad de haplotipos fue de ($HD = 0.4726$). La diversidad de nucleótidos fue baja $\pi = 0.00122 \pm 0.00577$. El análisis (AMOVA) de las secuencias del grupo *M. digueti-michoacanus*, de las dos regiones geográficas no señalan presencia significativa de estructura genética entre las poblaciones de ambas regiones en las cuencas hidrológicas, así como dentro de las cuencas (Tabla 7).

Tabla 6. Distribución geográfica de 15 haplotipos del gen 16S (491 pb de longitud) de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) obtenidos de 79 individuos, 37 de siete cuencas de la Península de Baja California, y 42 de siete cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano, distribuidas en los estados de Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la península son: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, STS = Todos Santos, PES = Pescaderos, PEC = Plutarco E. Calles, LAP = La Paz, SJC = San José del Cabo. Las cuencas hidrológicas de la vertiente continental mexicana son: RPIA = Río Piaxtla 2, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2, RV = Río Verde. El número de individuos de los haplotipos encontrados en las cuencas están indicados entre corchetes.

Haplotipos	Península de Baja California							Sinaloa			Nayarit	Jalisco	Guerrero	Oaxaca	Número total de [individuos] y cuencas
	SR	LP-SH	TS	PES	PEC	LP	SJC	RPIA	RP	RB	RA-I	RPU	RCO	RV	
Hap 1	[1]	[3]	[6]	[2]	[6]		[3]	[2]	[1]	[1]	[12]	[5]	[10]	[5]	[57]13
Hap 2			[5]	[1]		[2]									[8]3
Hap 3					[1]										[1]1
Hap 4					[1]										[1]1
Hap 5													[1]		[1]1
Hap 6									[1]						[1]1
Hap 7			[1]												[1]1
Hap 8					[1]						[1]				[2]2
Hap 9						[1]									[1]1
Hap 10			[1]												[1]1
Hap 11	[1]														[1]1
Hap 12											[1]				[1]1
Hap 13													[1]		[1]1
Hap 14													[1]		[1]1
Hap 15			[1]												[1]1

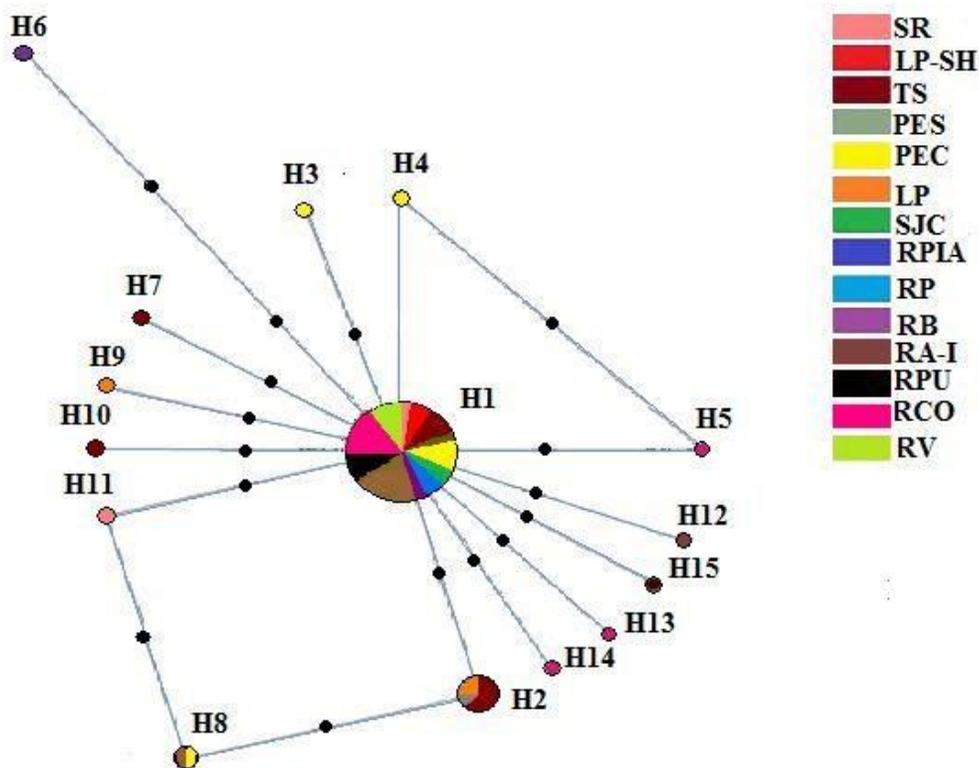


Figura 28. Red de haplotipos de 79 individuos de *Macrobrachium digueti*, morfotipo, *digueti* y morfotipo *michoacanus* con 15 haplotipos de 16S, de los cuales 37 secuencias están presentes en siete cuencas, de la Península de Baja California y 42 secuencias en siete cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano. Las mutaciones se indican con puntos negros a lo largo de las ramas de la red de haplotipos. Las cuencas de la Península de Baja California: SR = Santa Rita; LP-SH = Las Pocitas-San Hilario; TS = Todos Santos; PES = Pescadores; PEC = Plutarco E. Calles; La Paz; SJC = San José del Cabo. Las cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano: RPIA = Río Piaxtla 2; RP = Río Presidio 2; RB = Río Baluarte 2; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RPU = Río Purificación; RCO = Río Coyuca 2 y RV = Río Verde. Cada círculo representa un haplotipo único. El tamaño de cada círculo se relaciona con el número de frecuencias de cada haplotipo. Hay un nódulo central y las puntas de la red señalan haplotipos únicos y recientes. Existe un solo paso mutacional entre los haplotipos, excepto en el haplotipo 6 donde hay dos pasos mutacionales.

Tabla 7. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de las secuencias parciales del gen 16S de individuos de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) de siete cuencas hidrológicas de la Península de Baja California como un grupo, y de siete cuencas hidrológicas del la vertiente continental del pacífico mexicano como otro grupo, realizado con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010).

Fuente de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Porcentaje de variación	Índices de fijación	Valor de <i>p</i>
Entre regiones	1	1.363	10.52	0.10519	0.02157
Entre cuencas, dentro de regiones	12	3.279	4.85	0.05425	0.17827
Dentro de cuencas	65	13.788	84.63	0.15374	0.01928

8.6.4. *Macrobrachium olfersii*

Los individuos solos representan la mayoría de los haplotipos, 79.6%. Se observaron haplotipos que comparten cuencas en ambas regiones geográficas en la región de la Península y el Continente de México. El haplotipo más predominante en ambas regiones fue el H2 con 54 individuos lo que representa 27.8% que ocurren en 16 cuencas hidrológicas y cinco cuencas en la región de la Península (La Purísima, Santa Rita, Todos Santos, Pescaderos y La Paz) y nueve cuencas en la región del Continente (Río Mayo 3, Río Sinaloa 2, Río Culiacán, Río Elota, Río Piaxtla 2, Río Presidio 2, Río Baluarte 2, Río Huaynamota, Río Ameca Ixtapa B, Río Purificación y Río Verde) (Tabla 8). El H8 con 37 individuos lo que representa 19.2% y ocurren en cuatro cuencas en la península (La Purísima, Santa Rita, Las Pocitas-San Hilario y Todos Santos) y 13 cuencas en el Continente (Continente (Río Mayo 3, Río Sinaloa 2, Río Culiacán, Río Elota, Río Piaxtla 2, Río Presidio 2, Río Baluarte 2, Río Cañas 2, Río Huaynamota, Río Ameca Ixtapa B, Río Bajo Balsas, Río Coyuca y Río Verde). El H13 con 14 individuos están presentes en cuatro cuencas en la península (La Purísima, Las Pocitas-San Hilario y Todos Santos) y cuatro en el continente (Río Sinaloa 2, Río Huaynamota, Río Ameca Ixtapa B, Río Bajo Balsas y Río Coyuca). El H5 con 12 individuos están en tres cuencas de la península y cuatro en el continente. El H14 con nueve individuos se presentan en una cuenca en la península (La Paz) y seis en el continente (Río Mayo 3, Río Sinaloa 2, Río Elota, Río Piaxtla 2, Río Baluarte 2, Río Ameca Ixtapa B). El H11 con seis individuos están presentes en una cuenca en la península (La Purísima) y tres en el continente (Río Sinaloa 2, Río Culiacán y Río Elota). El H17 con seis individuos ocurren en una cuenca en la península (Mulegé) y tres en el continente (Río Sinaloa 2, Río Elota y Río Cañas 2). El

H10 con cinco individuos están presentes en una cuenca en la península (La Purísima) y tres en el continente (Río Mocorito, Río Piaxtla 2 y Río Coyuca). El H20 con tres individuos están en tres cuencas del continente (Río Sinaloa 2, Río Elota, y Río Huaynamota). El H9 con dos individuos se presentan en una cuenca en la península (Santa Rita) y una en el continente (Río Sinaloa 2). El H29 con dos individuos están en una cuenca de la península (San José del Cabo) y una en el continente (Río Baluarte 2). El H2 forma el nódulo central de la red de haplotipos (Fig. 29). El resto de los haplotipos presentes son haplotipos únicos con un solo individuo (Tabla 8). En 16S, todos los haplotipos difieren por un solo paso mutacional. El rango de distancia genética del H2, el más compartido con respecto a los otros fueron de 0.21% a 1.04%, la máxima distancia observada fue de 1.46% entre el H23 de la cuenca de Río Sinaloa 2, con respecto al H41 de la cuenca de Río Piaxtla 2, ambas de la región Continental. La diversidad de haplotipos fue de (0.874), debido a la cantidad de haplotipos presentes. La diversidad de nucleótidos fue baja 0.00433 ± 0.01321 . El análisis de Varianza Molecular de las secuencias de grupo *M. olfersii-hobbsi*, de las dos regiones geográficas nos indican una ausencia de estructura genética de las poblaciones entre ambas regiones, pero hay presencia significativa de estructura dentro de las regiones, de la misma manera dentro de las cuencas (Tabla 9).

Tabla 8. Distribución geográfica de 54 haplotipos del gen 16S (480 pb de longitud) de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) obtenidos de 193 individuos, 64 de nueve cuencas de la Península de Baja California, y 132 de 16 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano. Distribuidas en los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la península son: LPU = La Purísima, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, PES = Pescaderos, PEC = Plutarco E. Calles, MUL = Mulegé, LP = La Paz, SJC = San José del Cabo Las cuencas hidrológicas de la vertiente continental mexicana son: RM = Río Mayo 3, RS = Río Sinaloa 2, MOC = Río Mocorito, RC = Río Culiacán, RE = Río Elota, RPIA = Río Piaxtla 2, RP = Río Presidio 2, RB = Río Baluarte 2, RCA = Río Cañas 2, RSP = Río San Pedro-Desembocadura, RH = Río Huaynamota, RAI Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RCO = Río Coyuca 2 y RV = Río Verde. El número de individuos de los haplotipos encontrados en las cuencas está indicado entre corchetes.

Haplotipos	Península de Baja California									Sonora		Sinaloa								Nayarit			Jalisco	Guerrero		Oaxaca	Número total de individuos [] y cuencas
	LPU	SR	LP-SH	TS	PES	PEC	MUL	LP	SJC	RM	RS	MOC	RC	RE	RPI	RP	RB	RCA	RSP	RH	RA-I	RPU	RBB	RCO	RV		
Hap 1											[1]																[1]1
Hap 2	[6]	[2]		[2]	[2]			[3]		[3]	[4]		[2]	[6]	[5]	[3]	[1]			[4]	[6]	[1]				[4]	[54]16
Hap 3				[1]																						[1]1	
Hap 4	[1]																									[1]1	
Hap 5	[3]		[1]					[3]			[2]								[1]	[1]				[1]		[12]7	
Hap 6	[1]																									[1]1	
Hap 7		[1]																								[1]1	
Hap 8	[4]	[3]	[4]	[2]						[2]	[4]		[1]	[3]	[4]	[1]	[2]	[1]		[1]	[1]			[1]	[1]	[2]	[37]17
Hap 9		[1]									[1]															[2]2	
Hap 10	[1]											[1]			[2]									[1]		[5]4	
Hap 11	[1]										[1]		[2]	[2]												[6]4	
Hap 12			[1]																							[1]1	
Hap 13	[2]		[3]	[1]						[3]	[2]		[1]	[1]		[1]										[14]8	
Hap 14								[1]		[2]	[1]		[1]	[1]		[1]					[2]					[9]7	

Hap 15			[1]						[1]1
Hap 16								[1]	[1]1
Hap 17		[1]	[2]	[2]		[1]			[6]4
Hap 18				[1]					[1]1
Hap 19			[1]						[1]1
Hap 20			[1]	[1]			[1]		[3]3
Hap 21			[1]						[1]1
Hap 22			[1]						[1]1
Hap 23			[1]						[1]1
Hap 24			[1]						[1] 1
Hap 25			[1]						[1] 1
Hap 26		[1]							[1] 1
Hap 27					[1]				[1] 1
Hap 28						[1]			[1] 1
Hap 29			[1]			[1]			[2] 2
Hap 30							[1]		[1] 1
Hap 31								[1]	[1] 1
Hap 32		[1]							[1] 1
Hap 33					[1]				[1] 1
Hap 34	[1]								[1] 1
Hap 35					[1]				[1] 1
Hap 36								[1]	[1] 1
Hap 37	[1]								[1] 1
Hap 38		[1]							[1] 1
Hap 39			[1]						[1] 1
Hap 40					[1]				[1] 1

Hap 41				[1]					[1] 1
Hap 42			[1]						[1] 1
Hap 43								[1]	[1] 1
Hap 44				[1]					[1] 1
Hap 45				[1]					[1] 1
Hap 45				[1]					[1] 1
Hap 46								[1]	[1] 1
Hap 47								[1]	[1] 1
Hap 48								[1]	[1] 1
Hap 49								[1]	[1] 1
Hap 50								[1]	[1] 1
Hap 51				[1]					[1] 1
Hap 52	[1]								[1] 1
Hap 53	[1]								[1] 1
Hap 54								[1]	[1] 1

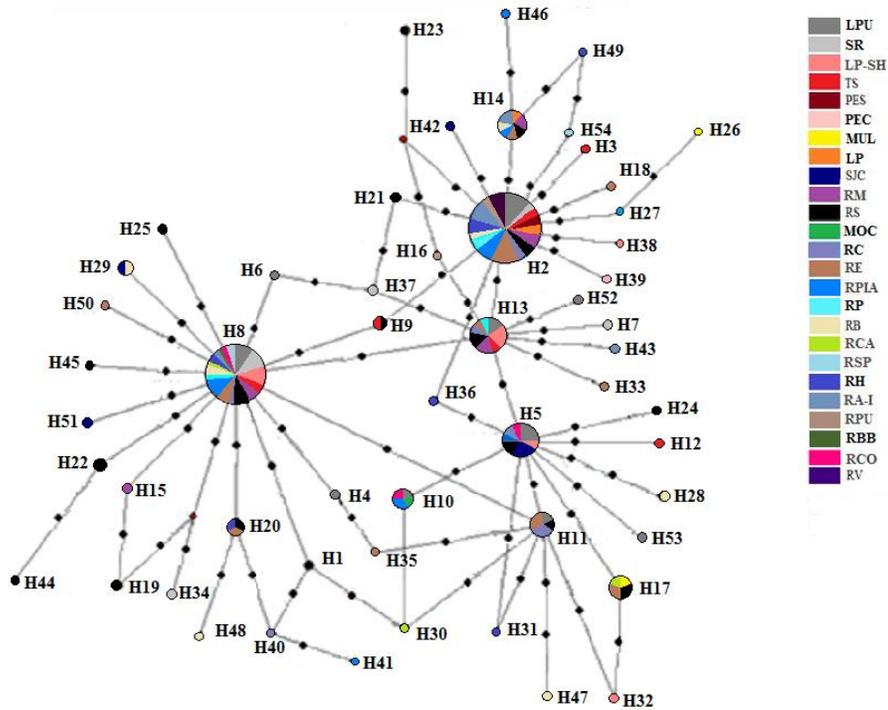


Figura 29. Red de haplotipos de 193 secuencias de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) morfotipo *olfersii* y morfotipo *hobbsi* con 54 haplotipos del gen 16S, de los cuales 64 secuencias están presentes en nueve cuencas de la Península de Baja California y 132 se presentan en 16 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano. Las mutaciones se indican con puntos negros a lo largo de las ramas de la red de haplotipos. Las cuencas de la Península de Baja California: LPU = La Purísima; SR = Santa Rita; LP-SH = Las Pocitas-San Hilario; TS = Todos Santos; PES = Pescadores; PEC = Plutarco E. Calles; MUL = Mulegé; La Paz; SJC = San José del Cabo. Las cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano: RM = Río Mayo 3; RS = Río Sinaloa 2; MOC = Río Mocorito; RC = Río Culiacán; RE = Río Elota; RPIA = Río Piaxtla 2; RP = Río Presidio 2; RB = Río Baluarte 2; RCA = Río Cañas 2; RSP = Río San Pedro-Desembocadura; RH = Río Huaynamota; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RPU = Río Purificación; RCO = Río Coyuca 2 y RV = Río Verde. Cada círculo representa un haplotipo único. El tamaño de cada círculo se relaciona con el número de frecuencias de cada haplotipo. Hay un nódulo central y las puntas de la red señalan haplotipos únicos y recientes. Existe un solo paso mutacional entre los haplotipos. Excepto en H19, H34, y H47.

Tabla 9. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de secuencias parciales del gen 16S de individuos de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) de nueve cuencas hidrológicas de la Península de Baja California como un grupo, y de 16 cuencas hidrológicas de la vertiente continental del pacífico mexicano como otro grupo, realizado con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010).

Fuente de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Porcentaje de variación	Índices de fijación	Valor de <i>p</i>
Entre regiones	1	0.422	-0.38	-0.00380	0.48125
Entre cuencas, dentro de regiones	23	11.629	2.46	0.02448	0.02792
Dentro de cuencas	168	71.850	97.92	-0.02078	0.04297

8.6.5. *Macrobrachium tenellum*

Los haplotipos únicos representan aproximadamente el 36.3% de los haplotipos. Haplotipos comunes se observaron en cuencas hidrológicas de ambas regiones, la península y el continente. En el gen 16S, el haplotipo uno se encontró en 67 individuos lo que representa 65.0% y ocurren en 18 cuencas hidrológicas, siete cuencas en la península y 11 cuencas del continente en los estados Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca (Tabla 10). Este haplotipo uno, forma el nódulo central en la red de haplotipos (Fig. 30). El haplotipo tres se encontró en 13 individuos y ocurren en nueve cuencas hidrológicas, tres de la península y seis del continente en los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit y Jalisco (Tabla 10). El haplotipo dos se encontró en ocho individuos y ocurren en dos cuencas hidrológicas de la península y cinco cuencas del continente en los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit y Oaxaca. El haplotipo seis se encontró en ocho individuos y ocurren en una cuenca de la península y cinco cuencas del continente en los estados de Sonora, Sinaloa, Jalisco, Guerrero y Oaxaca (Tabla 10). Los otros haplotipos son únicos, con un solo individuo (Fig. 30). En *M. tenellum*, todos los haplotipos difieren por un paso mutacional excepto por el haplotipo 11, que difiere por dos pasos mutacionales. La distancia genética obtenida en las secuencias del haplotipo más común con respecto a los otros estuvieron en un rango de 0.20 % a 0.61 %. Mientras que la distancia máxima registrada fue de 1.02% y una diferencia de cinco bases entre el haplotipo 7 y 11 de las cuencas de Río Verde y Río Piaxtla 2. La diversidad de haplotipos encontrada para 16S fue de (0.554) y la diversidad de nucleótidos fue 0.00149 ± 0.00430 . Los resultados de AMOVA de las secuencias parciales de *M. tenellum* de la península y el continente (Tabla 11) nos indican una falta de estructura genética en 16S entre las regiones

geográficas la Península y el Continente, así como dentro de todas las cuencas hidrológicas ($P>0.05$).

Tabla 10. Distribución geográfica de 11 haplotipos del gen 16S (491 pb de longitud) de *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871), obtenidos de 103 individuos, 39 de ocho cuencas de la Península de Baja California, y 64 de 13 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano, distribuidas en los estados de Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero y Oaxaca. Las cuencas hidrológicas de la península son: LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, PES = Pescaderos, SA = Santa Águeda, MUL = Mulegé, LOR = Loreto, CP = Cabo Pulmo, SJC = San José del Cabo Las cuencas hidrológicas de la vertiente continental mexicana son: RY = Río Yaqui 3, RM = Río Mayo 3, RS = Río Sinaloa 2, RE = Río Elota, RPIA = Río Piaxtla 2, RB = Río Baluarte 2, RCA = Río Cañas 2, RSP = Río San Pedro-Desembocadura, RAI Río Ameca Ixtapa B, RPU = Río Purificación, RSN-C = Río Cuitzmala, RCO = Río Coyuca 2 y RV = Río Verde. El número de individuos de los haplotipos encontrados en las cuencas está indicado entre corchetes.

Haplotipo	Península de Baja California							Sonora		Número total de [individuos] y Cuencas	
	LP-SH	TS	PES	SA	MUL	LOR	CP	SJC	RY		RM
Hap 1	[4]	[5]	[5]	[3]	[2]	[4]		[4]	[1]	[5]	[67] 18
Hap 2					[2]	[1]			[1]		[8] 7
Hap 3		[1]		[2]			[1]			[2]	[13] 9
Hap 4			[1]								[1] 1
Hap 5								[1]			[1] 1
Hap 6						[1]			[1]		[8] 6
Hap 7											[1] 1
Hap 8											[1] 1
Hap 9								[1]			[1] 1
Hap 10											[1] 1
Hap 11											[1] 1

Tabla 10. Continuación

Haplotipo	Sinaloa					Nayarit		Jalisco	Guerrero	Oaxaca	Número total de [individuos] y Cuencas	
	RS	RE	RPIA	RB	RC	RSP	RA-I	RC-P	RSN-C	RCO		RV
Hap 1	[2]		[1]	[3]		[3]	[3]	[2]	[4]	[3]	[12]	[67] 18
Hap 2			[1]		[1]	[1]					[1]	[8] 7
Hap 3			[1]		[2]	[1]	[2]	[1]				[13] 9
Hap 4												[1] 1
Hap 5												[1] 1
Hap 6			[1]					[1]		[1]	[3]	[8] 6
Hap 7											[1]	[1] 1
Hap 8		[1]										[1] 1
Hap 9												[1] 1
Hap 10										[1]		[1] 1
Hap 11			[1]									[1] 1

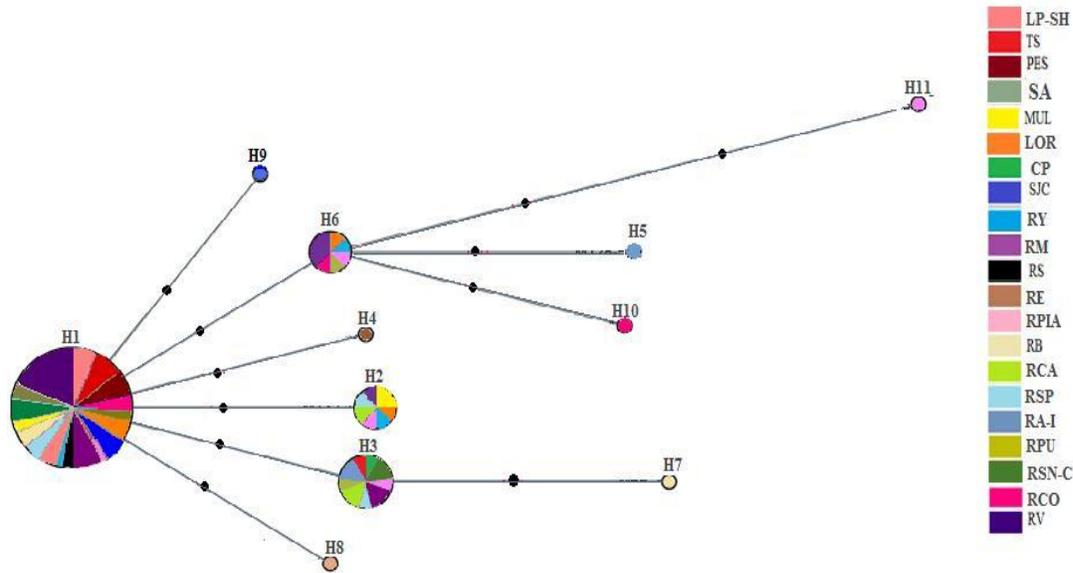


Figura 30. Red de haplotipos de 103 individuos de *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) con 11 haplotipos del gen 16S, de los cuales 39 están presentes en ocho cuencas, de la Península de Baja California y 64 individuos en 13 cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano. Las mutaciones se indican con puntos negros a lo largo de las ramas de la red de haplotipos. Las cuencas de la Península de Baja California: LP-SH = Las Pocitas-San Hilario; TS = Todos Santos; PES = Pescadores; SA = Santa Águeda; MUL = Mulegé; LOR = Loreto; CP = Cabo Pulmo; SJC = San José del Cabo. Las cuencas de la vertiente continental del pacífico mexicano: RY = Río Yaqui 3; RM = Río Mayo 3; RS = Río Sinaloa 2; RE = Río Elota; RPIA = Río Piaxtla 2; RB = Río Baluarte 2; RCA = Río Cañas 2; RSP = Río San Pedro-Desembocadura; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RPU = Río Purificación; RSN-C = Río Cuitzmala, RCO = Río Coyuca 2 y RV = Río Verde. Cada círculo representa un haplotipo único. El tamaño de cada círculo se relaciona con el número de frecuencias de cada haplotipo. Hay un nódulo central y las puntas de la red señalan haplotipos únicos y recientes. Existe un solo paso mutacional entre los haplotipos, excepto en el haplotipo 11, con dos pasos mutacionales.

Tabla 11. Análisis de varianza molecular (AMOVA) de secuencias parciales del gen 16S de individuos de *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) de ocho cuencas hidrológicas de la Península de Baja California como un grupo, y de 13 cuencas hidrológicas de la vertiente continental del pacífico mexicano como otro grupo, realizado con el programa Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010).

Fuente de Variación	d.f.	Suma de Cuadrados	Porcentaje de variación	Índice de fijación	valor de <i>p</i>
Entre regiones	1	0.237	-1.10	-0.01102	0.47440
Entre cuencas, dentro de regiones	19	6.726	7.23	0.07156	0.06289
Dentro de cuencas	82	21.270	93.87	0.06133	0.06113

8.7. Análisis filogenético

8.7.1. *Macrobrachium occidentale*

Los tres métodos de análisis filogenético, MP (Máxima parsimonia), ML (Máxima verosimilitud) y BI (Análisis bayesiano), realizado en secuencias parciales de 16S y COI no mostraron ningún conflicto significativo ($P = 0.80$) con la prueba de homogeneidad de partición (Farris *et al.*, 1995), lo que indica que las secuencias de *M. occidentale* forman un grupo monofilético (Fig. 31). Se colocó como un clado hermano de *M. heterochirus*. La monofilia de este grupo es fuertemente apoyado (99–100%) por los tres métodos del análisis filogenético. Los grupos de *M. heterochirus* y *M. occidentale* forman un clado hermano junto a los langostinos, *M. americanum*, *M. carcinus*, *M. crenulatum*, *M. digueti*, *M. faustinum*, y *M. olfersii*. Esta relación está fuertemente apoyada por BI (100%), MP (71%), y ML (86%) (Fig. 31). En el ML y BI, se implemento el modelo transversional HKY+I+G, con la frecuencia de bases A = 0.3130, C = 0.2075, G = 0.1632, T = 0.3163, con un rango de 3.5252 de transición/transversión, y el parámetro gama de 0.7500, los cuales fueron seleccionados basados en BIC de jModeltest.

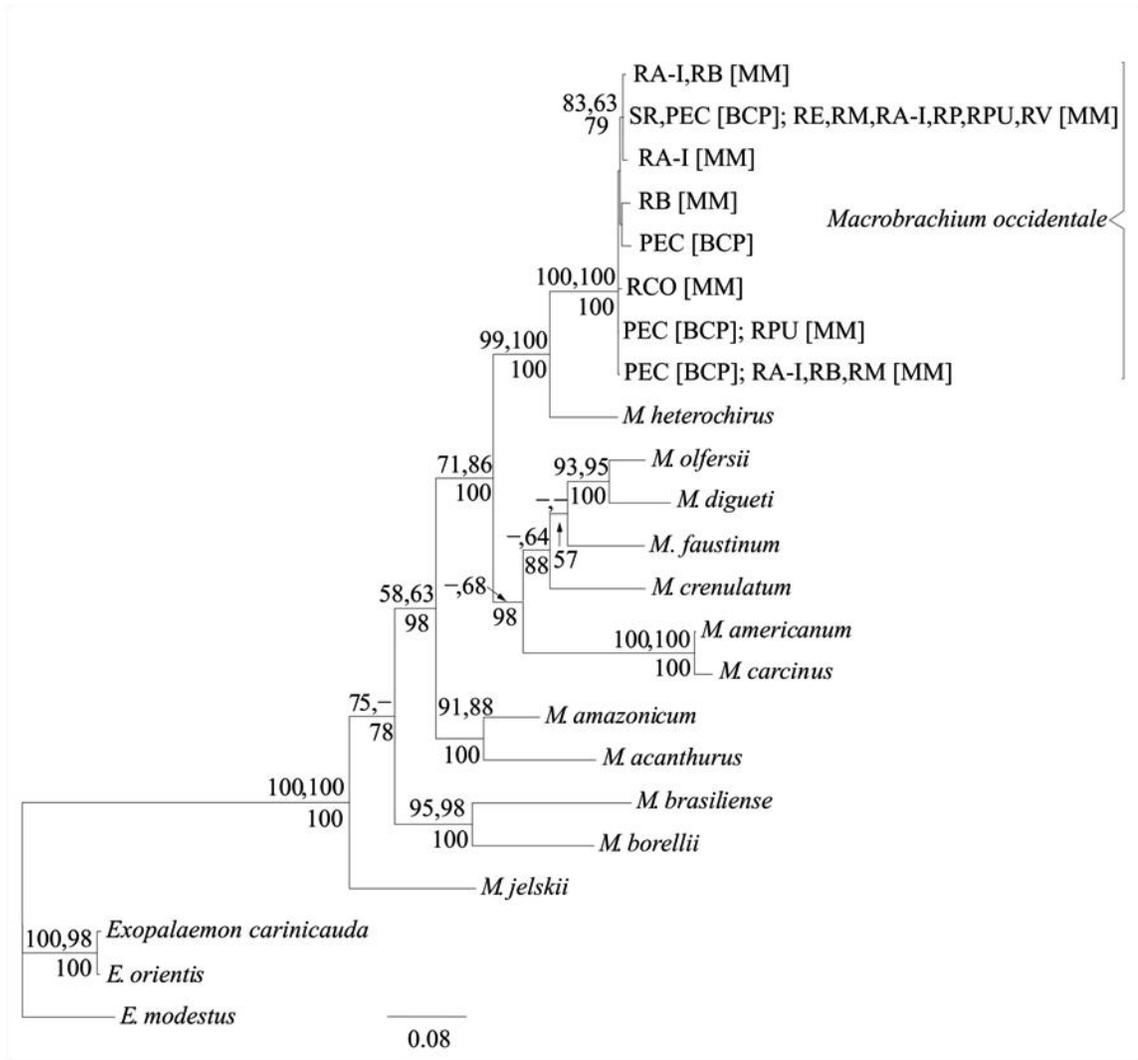


Figura 31. Relaciones filogenéticas de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950 con otras especies de *Macrobrachium* presentado en un árbol de MrBayes del análisis de las secuencias parciales de 16S-COI. El número encima de los nodos representan bootstrap valores de máxima parsimonia y máxima verosimilitud; los números abajo de los nodos representan la probabilidad posterior de MrBayes. Bootstrap, los valores < 50 son indicados como “-”. RCO = Río Coyuca 2, RM = Río Mayo 3, RE = Río Elota, RA-I = Río Ameca Ixtapa B, RB = Río Baluarte 2, RP = Río Presidio 2, RPU = Río Purificación, RV = Río Verde, SR = Santa Rita, PEC = Plutarco E. Calles. BCP = Península de Baja California y MM = Continente de México.

8.7.2. *Macrobrachium americanum*

Los tres métodos de análisis filogenéticos, MP, ML, y BI, realizados y con datos de 16S, indican que el haplotipo más común de *M. americanum* Hap 1 (representado por 64.2% de individuos) y con datos de GenBank de *M. americanum* forman un grupo monofilético (Figs. 32-34). Este grupo se ubica como un clado hermano con *M. carcinus*, con respecto a las otras cuatro especies de *Macrobrachium* de la vertiente del pacífico de México. La monofilia de este grupo está bien robustecida por (100%, 99%, 100%) por los tres métodos del análisis filogenético (Figs. 32-34). En el análisis ML y BI, (también para las especies *M. digueti*, *M. olfersii* y *M. tenellum*), se implemento el modelo transversional HKY+I+G, con la frecuencia de bases A = 0.3130, C = 0.2075, G = 0.1632, T = 0.3163, con un rango de 3.5252 de transición/transversión, y el parámetro gama de 0.7500, los cuales fueron seleccionados basados en BIC de jModeltest.

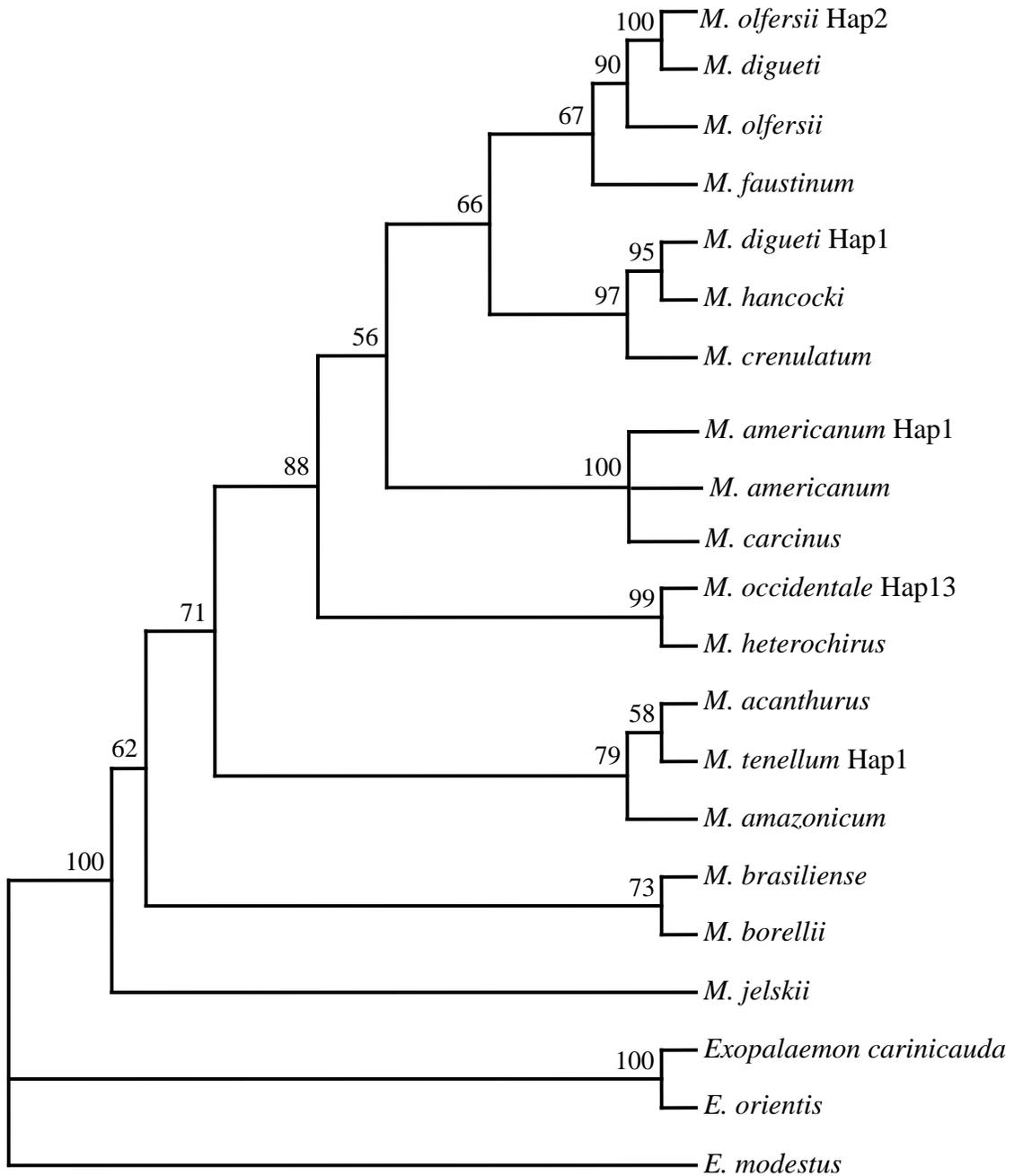


Figura 32. Relaciones filogenéticas de las especies de *Macrobrachium* de la vertiente del pacífico mexicano con otras especies de *Macrobrachium* presentado en un árbol de Máxima Parsimonia de 21 secuencias parciales del gen 16S. El número encima de los nodos representan los valores de repeticiones. Las secuencias del haplotipo dominante son: *M. americanum* hap 1 (representado por 64.2% de individuos); *M. digueti* hap 1 (representado por 72.1% de individuos); *M. occidentale* hap 13 (representado por 71.8% de individuos); *M. olfersii* hap 2 (representado por 65% de individuos); *M. tenellum* hap 1 (representado por 28% de individuos). Como grupos internos secuencias del Gen Bank

del continente americano: *M. acanthurus*, *M. amazonicum* *M. americanum*, *M. brasiliense*, *M. borellii*, *M. carcinus*, *M. crenulatum* *M. digueti*, *M. faustinum*, *M. hancocki* *M. heterochirus* y *M. jelskii*. Como grupo externo *Exopalaemon carinicaudata*, *E. modestus* y *E. orientis*.

8.7.3. *Macrobrachium digueti*

Los análisis de los tres métodos filogenéticos MP, ML y BI nos indican que el haplotipo más común *M. digueti* Hap 1 (representado por 72.1% de individuos), del morfotipo *M. digueti-michoacanus*, forma un grupo monofilético con *M. crenulatum* y *M. hancocki* (Figs. 32-34). La monofilia de este grupo fue fuertemente apoyada con una robustez de MP (97%), ML (87%) y BI (99%) por los tres métodos de análisis realizados. Este grupo forman un clado hermano con *M. faustinum* y *M. olfersii*.

8.7.4. *Macrobrachium olfersii*

Los tres métodos de análisis filogenéticos, MP, ML, y BI, realizados para el grupo *M. olfersii* morfotipo *olfersii-hobbsi* con datos de 16S, nos indica que el haplotipo *M. olfersii* Hap 2 (representado por 28% de individuos) forman un grupo monofilético (Figs. 32-34) junto con *M. faustinum* y *M. olfersii* de la base de datos del GenBank. Este grupo se coloca como un clado hermano de *M. digueti*. La monofilia de este grupo está fuertemente robustecida por (67%, 68%, 92%) (Figs. 32-34). *M. olfersii* y *M. digueti* forman un grupo hermano con respecto a las otras especies de *Macrobrachium*.

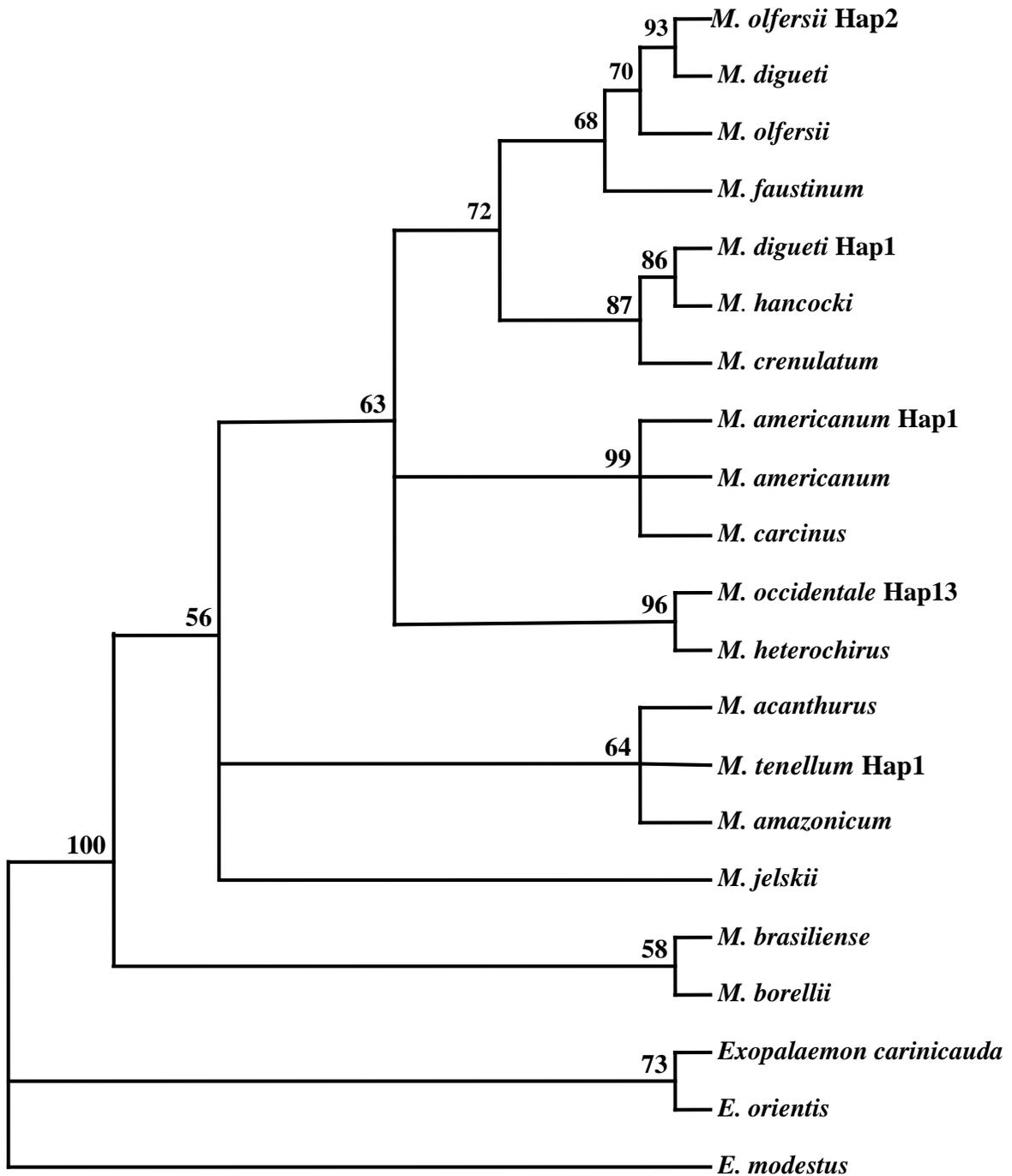


Figura 33. Relaciones filogenéticas de las especies de *Macrobrachium* de la vertiente del pacífico mexicano con otras especies de *Macrobrachium* presentado en un árbol de Máxima verosimilitud de 21 secuencias parciales del gen 16S. El número encima de los nodos representan los valores de repeticiones. Las secuencias del haplotipo dominante son: *M. americanum* hap 1 (representado por 64.2% de individuos); *M. digueti* hap 1 (representado por 72.1% de individuos); *M. occidentale* hap 13 (representado por 71.8% de individuos); *M. olfersii* hap 2 (representado por 28% de individuos); *M. tenellum* hap 1

(representado por 65% de individuos). Como grupos internos secuencias del Gen Bank del continente americano: *M. acanthurus*, *M. amazonicum* *M. americanum*, *M. brasiliense*, *M. borellii*, *M. carcinus*, *M. crenulatum* *M. digueti*, *M. faustinum*, *M. hancocki* *M. heterochirus* y *M. jelskii*. Como grupo externo *Exopalaemon carinicaudata*, *E. modestus* y *E. orientis*.

8.7.5. *Macrobrachium tenellum*

Los tres métodos de análisis filogenéticos MP, ML, y BI, nos indican que *M. tenellum* Hap 1 (representado por 65% de individuos), forma un grupo monofilético (Figs. 32-34) con *M. acanthurus* y *M. amazonicum*. La monofilia de este grupo es apoyada con (79%, 64% y 99%), por los tres métodos de análisis filogenético (MP, ML, BI). *Macrobrachium tenellum* y *M. acanthurus* forman un clado hermano junto con las otras especies de *Macrobrachium* analizadas (Figs. 32-34).

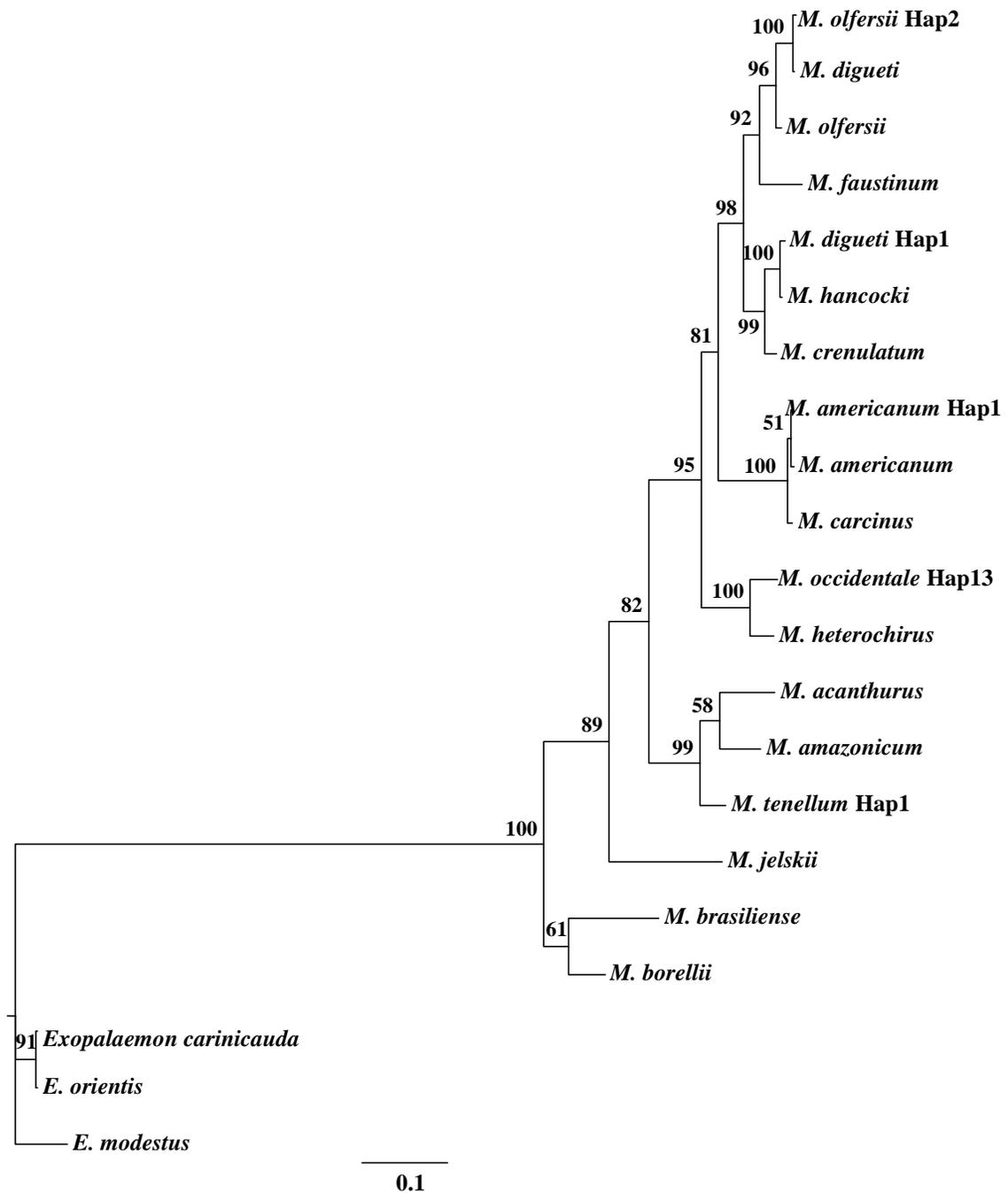


Figura 34. Relaciones filogenéticas de las especies de *Macrobrachium* de la vertiente del pacífico mexicano con otras especies de *Macrobrachium* presentado en un árbol de Inferencia Bayesiana de 21 secuencias parciales del gen 16S. El número encima de los nodos representan los valores de repeticiones. Las secuencias del haplotipo dominante son: *M. americanum* hap 1 (representado por 64.2% de individuos); *M. digueti* hap 1 (representado por 72.1% de individuos); *M. occidentale* hap 13 (representado por 71.8% de individuos); *M. olfersii* hap 2 (representado por 28% de individuos); *M. tenellum* hap 1

(representado por 65% de individuos). Como grupos internos secuencias del Gen Bank del continente americano: *M. acanthurus*, *M. amazonicum* *M. americanum*, *M. brasiliense*, *M. borellii*, *M. carcinus*, *M. crenulatum* *M. digueti*, *M. faustinum*, *M. hancocki* *M. heterochirus* y *M. jelskii*. Como grupo externo *Exopalaemon carinicaudata*, *E. modestus* y *E. orientis*.

9. DISCUSIÓN

9.1. Distribución geográfica

Las cinco especies de *Macrobrachium* del presente estudio han sido registradas desde áreas costeras hasta corriente arriba en ambientes dulceacuícolas (Astudillo-Sebastián *et al.*, 2003; Martínez-Guerrero, 2007; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010; Roliér-Lara y Wehrtmann, 2011). Lo anterior indica que son especies anfídromas (Holthuis, 1980; Short, 2004; Bauer y Delahoussaye, 2008; Cook *et al.*, 2009; Bauer, 2011a, 2011b, 2013). *Macrobrachium occidentale* se registra por primera vez para la Península de Baja California. Esta especie ocurre en la península en la vertiente del Pacífico en las cuencas de Santa Rita, Las Pocitas-San Hilario, Todos Santos y Plutarco E. Calles y en la parte este de la península vertiente del Golfo de California, en la cuenca de San José del Cabo. Con este registro se incrementa el número de morfoespecies que ocurren en la península de seis a siete, mismo número de especies registradas para la vertiente continental del pacífico mexicano (Hernández *et al.*, 2007).

Se obtuvieron los primeros registros de *M. occidentale*, *M. hobbsi* y *M. olfersii* para el estado de Sonora en la cuenca de Río Mayo 3 y se actualiza la distribución de *M. occidentale* registrándola en las cuencas de Río Sinaloa 2, Río Elota, Río Piaxtla 2 en el estado de Sinaloa.

La distribución de *M. americanum* en México, comprende siete estados de la vertiente del pacífico de México en la región continental y uno en la región de la Península de la vertiente del pacífico mexicano (Rodríguez de La Cruz, 1968; Wicksten, 1983; Astudillo-Sebastián *et al.*, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Martínez-Guerrero, 2007). Con nuevo registro estatal en cuenca La Purísima en la península de Baja California y

nuevos registros estatales en las cuencas Río Culiacán, Río Tamazula, Río Piaxtla 2 en Sinaloa. Se agrega nuevo registro estatal en cuenca Huicicila, en Nayarit y nuevo registro estatal en cuenca Río Purificación en Jalisco. Nuevos registros estatales en las cuencas, Río Atoyac 2, Laguna de Coyuca en Guerrero. Se agregan nuevos registros estatales en las cuencas de Río Verde, Tehuantepec 2 y Tonameca 2 en Oaxaca. La distribución de *M. digueti* en México comprende siete estados de la vertiente del pacífico mexicano y uno de la región de la península (Rodríguez de La Cruz, 1968; Hendrickx *et al.*, 1983; Wicksten 1983, 1989; Hernández *et al.*, 2007; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010). Nuevos registros estatales para *M. digueti* en los sitios de San Pedro de la Presa, Todos Santos, San Pedrito y San Venancio en la península. En Jalisco, nuevo registro estatal en La Huerta. En Michoacán, en La Angostura en río Balsas. Nuevo registro estatal en Vado Aguas Blancas y río Atoyac de Álvarez en Guerrero. En Oaxaca nuevo registro estatal en río Viejo. *M. hobbsi*, en México comprende los ocho estados de la vertiente del pacífico de México y uno de la región de la península de Baja California (Villalobos y Nates, 1990; Rodríguez-Almaraz y Campos, 1996; Astudillo-Sebastián *et al.*, 2003; Wicksten y Hendrickx, 2003; Hernández *et al.*, 2007), agregando el primer registro estatal en las localidades de Primavera, Jarupa y Echoropo en Sonora. Nuevos registros en Sinaloa en cuencas Sinaloa 2, Río Mocorito, Río Culiacán, Río San Lorenzo, Río Elota, Río Presidio 2, Río Baluarte 2, Río Cañas 2. Colima en cuenca Río Armería. Oaxaca en cuenca Río Verde y Río Tehuantepec.). Nuevos registros estatales en la península en las cuencas Santa Rita, Todos Santos, Pescadores, Plutarco E. Calles, San José del Cabo, La Paz. En Sinaloa en las cuencas de Río Elota, Río Piaxtla 2, Río Baluarte 2. En Nayarit en las cuencas Río Ameca Ixtapa B. En Oaxaca en cuenca Río Verde La distribución del *M.*

michoacanus en México comprende ocho estados de la vertiente del pacífico de México y uno de la región de la península (Villalobos-Hiriart y Nates, 1990; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Wicksten y Hendrickx, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010), nuevos registros estatales en Baja California Sur en la cuenca de Santa Rita, Todos Santos, Pescadores, Plutarco E. Calles, San José del Cabo, La Paz. En Sinaloa, nuevos registros estatales en cuencas Río Elota, Río Piaxtla 2, Río Baluarte 2. En Nayarit Se agrega primer registro estatal en la Cuenca del Río Ameca Ixtapa B. En Oaxaca, nuevo registro estatal en cuenca Río Verde. En *M. offersii*, la distribución comprende 7 estados mexicanos con 21 cuencas hidrológicas, ocho de las cuales están en la península de Baja California y 13 en la parte continental de México (Wicksten y Hendrickx, 2003; Hernández *et al.*, 2007; Guzmán-Arroyo *et al.*, 2009; Villalobos-Hiriart *et al.*, 2010), con nuevos registros estatales en Baja California Sur en El Piloncillo, San Pedrito, San Venancio y Boca de La Sierra. En Sonora primer registro formal para el estado en río Mayo en Primavera entre Huatabampo y Jarupa. Sinaloa en río Sinaloa, en Vado, Guasave, Tamazula, Guasave, río Humaya cerca de Palos Blancos, río San Lorenzo, Puente Tobalá, río Culiacán Puente El Limoncito, río Tamazula en Imala, El Roble, Puente el Roble, La Cruz de Elota, Planta de Bombeo La Cruz, La Cruz de Elota, río Piaxtla, río Piaxtla en El Cajón de Piaxtla, Estación Dimas, río Presidio, Villa Unión. Nayarit, nuevos registros estatales en Isla Mexcaltitán, El Colomo, Bahía Bandera. Michoacán, nuevo registro estatal en La Angostura, río Balsas. Nuevo registro estatal en Vado Aguas Blancas, río Coyuca, Guerrero. Nuevo registro estatal en río Viejo, Oaxaca.. La distribución de *M. tenellum* comprende nueve estados de México, con nueve cuencas en la península de Baja California y 24 de la región continental del pacífico de México

(Bouvier, 1895; Holthuis, 1952; Rodríguez de La Cruz, 1968; Wicksten, 1983; Hernández, *et al.*, 2007), se reportan nuevos registros estatales en las cuencas de Loreto, San Marcos Palo Verde, Santa Águeda en Baja California Sur. Sonora, nuevo registro en cuenca Río Mayo 3. Sinaloa en cuencas Río Sinaloa 2, Río Elota, Río Piaxtla 2, Río Cañas 2 y Río Acaponeta 2. Jalisco en cuenca Río San Nicolás. Nuevo registro estatal en cuenca Laguna de Coyuca. En Oaxaca en las cuencas de Río Verde, Río Tonameca 2 y Río Tehuantepec 2. En Chiapas en cuenca San Diego. El conocimiento de la distribución de *M. occidentale* aumenta con el registro de la especie en cinco estados de México, lo que incrementa su distribución a nueve estados de la vertiente del pacífico de México y el primer registro para la región de la península, agregando nuevos registros en los estados de Baja California Sur, Sonora y Sinaloa (García-Velazco *et al.*, 2014). Por lo tanto, el número de camarones de agua dulce del género *Macrobrachium* de la península se incrementa de seis (Hernández *et al.*, 2007) a siete especies morfológicas.

9.2. Especies del área de estudio

La identidad morfológica permitió establecer una pre-identificación taxonómica, mientras que la identidad molecular permitió, por un lado, aportar conocimientos sobre la constitución haplotípica de los langostinos que ocurren en las cuencas de estudio, y por otro lado definir el número de especies presentes. De acuerdo al concepto general de especie por linaje, las especies son segmentos de linajes evolutivos de nivel poblacional (de Queiroz, 1998). Para el análisis de la identidad molecular se obtuvieron un total de 587 secuencias útiles. Los dos pares de especies morfológicas *M. digueti*-*M. michoacanus* y *M. olfersii*-*M. hobbsi* mostraron, dentro de su variación de secuencias parciales de 16S, haplotipos idénticos compartidos dentro de cada par. Con base en esta

información se propone que los dos pares de especies nominales mencionados anteriormente representan respectivamente, una sola entidad o linaje a nivel especie. Por lo tanto, y con base en la Ley de Prioridad, tales especies se nombran en este trabajo como sinónimos válidos (senior synonymus) a *M. digueti* y a *M. olfersii*. Así mismo, se reconoce la existencia de dos morfotipos de *M. digueti*, morfotipo *digueti* y morfotipo *michoacanus*, y de dos morfotipos de *M. olfersii*, morfotipo *olfersii* y morfotipo *hobbsi*. Por lo tanto, las especies de *Macrobrachium* reconocidas en la presente tesis son cinco, *M. americanum*, *M. digueti*, *M. occidentale*, *M. olfersii* y *M. tenellum*.

9.3. Morfología

Se llevó a cabo la actualización de la diagnosis morfológica de cinco especies considerando la variación de los caracteres morfológicos del material mexicano examinado. En *M. occidentale*, el número de dientes del rostro establecido por Holthuis (1952), se incrementa de 10 a 14 en la carina dorsal, cuatro a siete son posorbitales, y en la carina ventral de dos a cuatro. Tal como lo describieron Holthuis (1952) y Hernández *et al.* (2007), los dedos de la quela más grande presentan surcos de cinco a nueve dentículos los cuales son similares en tamaño y alrededor de 1/5 del borde cortante; sin embargo, cerca de la punta de los dedos, no existen dentículos presentes, pero en su lugar hay una cresta en forma de cuchilla a lo largo del borde. No hay estudios previos que mencionen la forma de la órbita inferior la cual es distintivamente convexa y presenta consistencia entre sexos. En *M. americanum*, el número de dientes del rostro establecido por Holthuis (1952) y Hernández *et al.* (2007), se incrementa de nueve a 14 en la carina dorsal, de los cuales dos a cinco son posorbitales, y en la carina ventral de dos a cinco. En *M. digueti*, el número de dientes del rostro establecido por Holthuis (1952) y Hernández

et al. (2007), se incrementa de 11 a 18 en la carina dorsal, de los cuales cuatro a seis son posorbitales, y en la carina ventral de dos a seis. En *M. olfersii*, el número de dientes establecido por Holthuis (1952) y Hernández *et al.* (2007), se amplía de 13 a 16 en la carina dorsal, de los cuales dos a seis se encuentran posorbitalmente y en la carina ventral de dos a cinco dientes. En *M. tenellum*, el número de dientes del rostro establecido por Holthuis (1952) y Hernández *et al.* (2007), se incrementa de siete a 13 en la carina dorsal, de los cuales uno es posorbital, y en la carina ventral de tres a ocho.

Los caracteres morfológicos, como pico interocular, epistoma, esternitos torácicos T4 y T8, y la carina preanal se describen por primera vez para las especies de *Macrobrachium* del continente americano. La consistencia de estos caracteres también fue observada en machos y hembras de *M. occidentale* procedentes de la cuenca Río Térraba en Costa Rica. Pico interocular, es una estructura que no se ha descrito en la mayoría de las especies de *Macrobrachium* (Short, 2004). En la especie *M. occidentale* así como en las otras cuatro especies examinadas, el pico interocular está fuertemente desarrollado con un ápice redondeado (Fig. 3 A, B). El epistoma en *M. occidentale*, está dividido en dos lóbulos anteriormente redondeados, tal y como se presentan en especies de *Macrobrachium* de Australia (Short, 2004). El T4 en los *Macrobrachium* de Australia se presenta con un proceso medial esta armado, pero en algunas especies puede estar reducido o inclusive se encuentra ausente (Short, 2004). La forma característica del T4 en *M. occidentale* es consistente entre sexos y única entre las siete especies morfológicas reportadas para la vertiente del pacífico de México, por lo tanto es una estructura relevante en la diagnosis diferencial de las especies de *Macrobrachium*. En *M. americanum*, el T4 está bien desarrollado con un proceso medio mostrando dos

protuberancias posteriores separadas (Fig. 4 E-F); en *M. tenellum* el T4 es un proceso medio mostrando una protuberancia central única (Fig. 4 G-H). En las otras especies (*M. digueti* y *M. olfersii*), el T4 es una estructura bien desarrollada y similar entre ellas con un proceso medio mostrando dos pequeñas protuberancias posteriores y una protuberancia anterior grande (Fig. 4 I-P). Respecto a la morfología del T8, Short (2004) reportó que los machos de *Macrobrachium* de Australia tienen lóbulos anterolaterales que pueden estar bien separados, estrechamente separados o posteromedialmente contiguos, pero no hace mención de la morfología de esta estructura de las hembras. Excepto en *M. tenellum*, la morfología del T8 en el resto de las especies de estudio, es una caracter sexualmente dimórfico, en los machos los lóbulos están unidos anteromedialmente y en las hembras están bien separados. Short (2004) reporta la presencia y morfología de la carina preanal en el esclerito inter-uropodal de 13 especies de *Macrobrachium* que ocurren en Australia. Nuevamente, las especies bajo estudio excepto *M. tenellum*, presentan una carina preanal bien desarrollada. La consistencia de los caracteres T4 y T8 se confirmó en el material examinado de *M. americanum*, *M. olfersii*, *M. occidentale* y *M. tenellum* procedente de Costa Rica.

9.4. Filogeografía

Los análisis realizados en MP, ML y BI con las secuencias parciales de 16S y COI confirman el estatus válido de la especie *Macrobrachium occidentale* (grupo monofilético) y junto con *M. heterochirus*, forman un grupo hermano con respecto a las otras especies analizadas (Fig. 31). No se encontró evidencia molecular que apoye la hipótesis de que las poblaciones de la península forman un linaje distinto. Los análisis moleculares demostraron la existencia de haplotipos compartidos en cuencas hidrológicas

de las dos regiones geográficas, (Península y Continente) (Tabla 1 y 2) lo que indica que las poblaciones de ambas regiones pertenecen a la misma entidad genética a nivel especie, morfológicamente identificadas como *M. occidentale* (Cook *et al.*, 2002; Carini y Hughes, 2004; de Bruyn *et al.*, 2005). Los análisis de MP, ML y BI con base en los datos de 16S confirman el estatus de especie de *M. americanum* (grupo monofilético), y junto con *M. carcinus*, forman un grupo hermano con respecto a las otras especies analizadas (Figs. 32-34). Así mismo, se confirma el estatus de especie de *M. digueti*, formando a su vez un grupo hermano con *M. hancocki* y *M. crenulatum* (Figs. 32-34). De igual forma se confirma el estatus de especie de *M. olfersii* (grupo monofilético), junto con *M. digueti* forman un grupo hermano (Figs. 32-34). Sin embargo la secuencia *M. digueti* la cual se obtuvo del GenBank y se agrupa junto a *M. olfersii*, en este caso es muy probable que exista un error de identificación de la especie y sea un ejemplar de *M. olfersii* mexicano identificado como *M. digueti* por Rossi y Mantelatto (2013) y por tal motivo se agrupe junto con *M. olfersii*, ya que existe una distancia genética de 1.91% entre *M. olfersii* y *M. digueti* obtenidos del Gen Bank y 0.21% entre *M. olfersii* (este estudio) y *M. digueti* (GenBank) (Pileggi y Mantelatto, 2010). *M. digueti* (este estudio) mostró 6% y 5.11% de distancia con *M. digueti* (Gen Bank) y *M. olfersii* (GenBank) respectivamente (Vergamini *et al.*, 2011). Los ejemplares mexicanos revisados de *M. digueti*, de las regiones de la península y el continente son consistentes morfológica y molecularmente al registro original de *M. digueti* de la cuenca hidrológica de Mulegé (Bouvier, 1898; Villalobos, 1968; Hernández *et al.*, 2007). Los análisis de MP, ML y BI con las secuencias de 16S confirman el estatus de especie de *M. tenellum* (grupo monofilético). La relación de esta especie con *M. acanthurus* y *M. amazonicum* de la

vertiente del Atlántico muestra más de 50% de robustez en los análisis (Figs. 32-34) y una distancia genética de 6.6%, resultados muy diferentes a los propuestos por Pillegi y Mantelatto (2010) quienes sugieren que estas tres especies son especies germinadas.

Cuando existe alta conectividad y libre flujo de genes, se espera que el mismo haplotipo sea encontrado en diferentes regiones geográficas (Tero *et al.*, 2003; Page *et al.*, 2008; Hughes *et al.*, 2009). La presencia del mismo haplotipo en las especies anfíromas *M. occidentale*, *M. americanum*, *M. digueti*, *M. olfersii*, y *M. tenellum* a lo largo de las vertientes de la península de Baja California y la vertiente continental del pacífico mexicano (Tabla 1 y 2) indican un flujo genético constante, el cual probablemente ocurre en ambas direcciones (De Bruyn *et al.*, 2005). Al igual que en *M. occidentale*, los análisis moleculares de las especies de *M. americanum*, *M. digueti*, *M. olfersii* y *M. tenellum* no muestran evidencias que apoyen la hipótesis de que las poblaciones de la península de Baja California forman linajes diferentes respecto a las poblaciones de vertiente continental del pacífico mexicano. Los análisis demuestran que existen haplotipos compartidos en las cuencas hidrológicas de las dos regiones (Figs. 27-30). Lo anterior indica que las poblaciones de ambas regiones pertenecen a las mismas entidades genéticas a nivel especie, identificadas morfológicamente como *M. americanum*, *M. digueti*, *M. olfersii* y *M. tenellum*.

Las especies de *Macrobrachium*, *M. idae*, *M. lar*, *M. latidactylus*, *M. mammillodactylus* y *M. rosenbergii* tienen una amplia distribución interoceánica en la región del Indo-Pacífico (Short, 2004). Los análisis de ADN mitocondrial sustentan el concepto de la existencia de dispersión oceánica, más que de la existencia de procesos de vicarianza (De Bruyn *et al.*, 2005; Murphy y Austin, 2005; Page *et al.*, 2007; Chen *et al.*,

2009; Cook *et al.*, 2010; Dennenmoser *et al.*, 2010; Page *et al.*, 2013). Tal como se ha reportado en otras especies del género *Macrobrachium* (Hernández *et al.*, 2007), *M. occidentale* muestra una distribución disyunta a lo largo de las planicies costeras de la parte norte del Golfo de California. Una distribución disyunta también se observa en la parte norte de este golfo en las especies *M. americanum*, *M. digueti*, *M. olfersii*, *M. tenellum* (Figs. 5, 8, 13-14, 19-20 y 23). Otros crustáceos muestran de manera similar una distribución disyunta a lo largo del golfo, tal como el camarón carideo *Palaemonetes hiltoni* Schmitt, 1921 y el camarón pico largo mexicano *Plesionika mexicana* Chace, 1937 (Hendrickx, 1995). Estas distribuciones disyuntas apoyan el concepto de que la península funciona biológicamente como una isla. Recientemente, usando marcadores mitocondriales de Queiroz y Lawson (2008) propusieron que la presencia de *Thamnophis validus* (serpiente del Cabo), encontrada en la parte sur de la península, probablemente se deba a un proceso de dispersión oceánica desde la parte continental de México. Mientras que la distribución de la boa rosa *Lichanura trivirgata* Cope, 1861 se ha explicado por un proceso de dispersión oceánica, pero desde la península hacia la parte continental de México (Wood *et al.*, 2008).

La red de haplotipos de COI para *M. occidentale* indica la probable derivación de los haplotipos H17 y H32 de la península a los haplotipos H18 en Nayarit y H31 en Sinaloa y la probable derivación del haplotipo H24 de Jalisco al haplotipo H1, 6, 21, 23, 36 y 37 en la península (Fig. 25). Haplotipos únicos encontrados en los genes 16S y COI, pueden ser de origen reciente (Cook *et al.*, 2002). La red de haplotipos de *M. americanum* en 16S (Fig. 27), del haplotipo H1 (continente) deriva en H2-H13 todos del continente excepto el H7 (península); el haplotipo H14 (continente) deriva en H15

(continente). La red de haplotipos de *M. digueti* en 16S (Fig. 28), del haplotipo más común H1 (continente) derivan en H3-H4 (península), H5 (continente), H6 (continente), H7 (península), H9-H11 (península), H15 (península); el haplotipo H2 (península), deriva en H8 (península). La red de haplotipos de *M. olfersii* (Fig. 29) en 16S señala un probable origen del haplotipo H2 (continente) deriva al haplotipo H3. H18, H36, H38, H39 y H54; el haplotipo H5 (península) deriva en H12 (península), H24 (continente), H28 (continente), H31 (continente), H53 (península); el haplotipo H8 (península) deriva en H22 (continente), H25 (continente), H29 (continente), H45 (continente), H50 (continente), H51 (península); el haplotipo H10 (península) deriva en H30 (continente); el haplotipo H11 (península) deriva en H47 (continente); el haplotipo H13 (península) deriva en H7 (península), H33 (continente), H43 (continente), H52 (península); el haplotipo H14 deriva en H46 y H49; el haplotipo H17 (continente) deriva en H32 (península); el haplotipo H20 (continente) deriva en H40 (continente), H48 (continente); el haplotipo H21 (continente) deriva en H37 (península); el haplotipo H22 (continente) deriva en H44 (continente); el haplotipo H27 (continente) deriva en H26 (península); el haplotipo H42 (península) deriva en H23 (continente). La red de haplotipos de *M. tenellum* en 16S (Fig. 30), señalan un probable origen a partir del haplotipo H1 (península), derivan los haplotipos H2, 4, 8, 9; el haplotipo H1 deriva el H6 (continente) del cual derivan el haplotipo H5 (península), el H10, 11, ambos del continente. También el haplotipo H3 (península) deriva en H7 (continente). Los haplotipos únicos o periféricos encontrados en este estudio pueden representar haplotipos de reciente origen y el haplotipo central o interior con mayor frecuencia puede ser el haplotipo más antiguo, se espera que haplotipos antiguos muestren una gran distribución geográfica debido a la

disponibilidad de periodos prolongados de tiempo para dispersarse, tal y como sucede con los haplotipos comunes encontrados en las especies de *Macrobrachium* (Cook *et al.*, 2002; Vázquez-Domínguez *et al.*, 2009; Ferreri *et al.*, 2011).

La Península de Baja California es la segunda más grande y la más geográficamente aislada del mundo. Los últimos cuatro a cinco millones de años la península ha sido objeto de un origen tectónico único así como de transformaciones ecológicas (Grismer, 2000; Riddle, 2000). El Golfo de California es un largo y estrecho mar que se formó hace tres millones de años, las actuales condiciones ambientales de la península se formaron durante el Plioceno tardío al pleistoceno (Murphy y Aguirre-León, 2002). Los eventos de dispersión que suceden dentro del Golfo de California, conectan a las poblaciones de *Macrobrachium* entre la Península y el Continente, los cuales probablemente sean a través de patrones de corrientes superficiales, las cuales están influenciadas por una mezcla de vientos estacionales y mareas. Los patrones de flujos son ciclónicos en verano y anticiclónicos el resto del año (Rosas, 1975; Bray, 1988; Paden *et al.*, 1991). Como en el camarón *Alvinocaris longirostris* Kikuchi y Ohta, 1995 que aprovechando las corrientes de Kuroshio en Japón, logra desplazarse grandes distancias (Tokuda *et al.*, 2006). La especie *Paratya curvirostris* (Heller, 1862), presenta gran habilidad para dispersarse por medio de las corrientes en mar abierto, lo que explica la presencia en islas aisladas tan distantes a 800 km de la masa continental, como en el caso de la Isla Chatham al este de Nueva Zelanda (Page *et al.*, 2005). Más recientemente Page *et al.* (2013), encontraron poblaciones de *Atya scabra* (Leach, 1815), las cuales se dispersan como larvas a grandes distancias en el Mar Caribe hasta 2000 km. aprovechando las corrientes marinas. Las hojas del mangle que flotan, también grupos de

algas a la deriva en aguas estuarinas pueden funcionar como un medio de transporte de algunos reptiles y macrocrustáceos, como *Macrobrachium* (Brattstrom, 1990; Wehrtmann y Dittel, 1990). Contrario a la hipótesis de vicarianza previamente propuesta por Hernández *et al.* (2007), la presencia de *M. americanum*, *M. digueti*, *M. occidentale*, *M. olfersii* y *M. tenellum* en la península de Baja California, se explican mejor por procesos de dispersión oceánica.

10. CONCLUSIONES

El estudio de la identidad morfológica del material de *Macrobrachium* permitió establecer una pre-identificación taxonómica, mientras que el estudio de la identidad molecular permitió elucidar parte de la constitución haplotípica de los langostinos que ocurren en las cuencas de estudio, y por otro lado definir el número de especies presentes. Los pares de especies morfológicas *M. digueti*-*M. michoacanus* y *M. olfersii*-*M. hobbsi* mostraron haplotipos 16S idénticos compartidos dentro de cada par. De acuerdo a estos resultados y siguiendo el concepto general de especie por linaje, los dos pares de especies nominales mencionados anteriormente representan, respectivamente, una sola entidad o linaje a nivel especie. Con base en la Ley de Prioridad, tales especies se nombran en este trabajo como sinónimos válidos a *M. digueti* y *M. olfersii*. Sin embargo, se reconoce la existencia de dos morfotipos de *M. digueti* (morfotipo *digueti* y morfotipo *michoacanus*), y dos morfotipos de *M. olfersii* (morfotipo *olfersii* y morfotipo *hobbsi*). Por lo anterior, las especies de *Macrobrachium* que ocurren en la vertiente del pacífico mexicano son cinco: *M. americanum*, *M. digueti*, *M. occidentale*, *M. olfersii* y *M. tenellum*.

Las cinco especies son entidades anfídromas que ocurren desde áreas costeras hasta corriente arriba en ambientes dulceacuícolas. La actualización del conocimiento sobre la distribución geográfica de las cinco especies confirma una distribución disyunta con su ausencia en una porción hidrogeográfica y costera de casi. 2000 km longitud en la parte norte del Golfo de California.

Con el primer registro de *M. occidentale* en la península de Baja California, se concluye que en ésta península ocurren las mismas cinco especies que habitan en cuencas

hidrológicas de la vertiente continental del pacífico mexicano, desde el estado de Sonora hasta el estado de Chiapas.

La actualización de la diagnosis morfológica de las cinco especies incluye nuevos caracteres morfológicos entre los que destacan los esternitos torácicos T4 y T8, el pico interocular y la carina preanal del esclerito inter-uropodal.

Los análisis moleculares de secuencias parciales del 16S con aproximaciones de Máxima Parsimonia (MP), Vecino Más Cercano (ML) e Inferencia Bayesiana (BI) confirman el estatus de especie válida (linaje monofilético) para las cinco entidades de este estudio.

No se encontró evidencia molecular que apoye la hipótesis de que las poblaciones de la península de las cinco especies forman un linaje distinto. Por el contrario, los análisis moleculares y redes de haplotipos demuestran para las cinco especies la existencia de haplotipos compartidos en cuencas hidrológicas de las dos regiones geográficas (Península y Continente), lo que indica que las poblaciones de ambas regiones pertenecen a la misma entidad genética a nivel especie. Lo anterior es probablemente derivado de la existencia de alta conectividad y libre flujo de genes entre las dos regiones geográficas. Al igual de lo reportado para otras regiones como el Indo-Pacífico, con registro de especies de *Macrobrachium* con una amplia distribución interoceánica, los análisis de ADN mitocondrial sustentan el concepto de la existencia de dispersión oceánica, más que de la existencia de procesos de vicarianza. Los eventos de dispersión que suceden dentro del Golfo de California conectan a las poblaciones de *Macrobrachium* entre la Península y el Continente, los cuales probablemente sean a

través de patrones de corrientes superficiales las cuales están influenciadas por una mezcla de vientos estacionales y mareas.

11. LITERATURA CITADA

- Abele LG, Blum N, 1977. Ecological aspects of the feshwater decapod crustaceans of the Perlas Archipelago, Panama. *Biotropica* 9: 239-252.
- Abele LG, Kim W, 1984. Notes on the freshwater shrimps of Isla del Coco with the descriptions of *Macrobrachium cocoense*, new species. *Proceedings of The Biological Society of Washington* 97: 951-960.
- Abele LG, Kim W, 1989. The Decapod crustacean of the Panama Canal. *Smithsonian Contributions to Zoology* 482: 1-50.
- Acuña, GEP, 2002. Estructura genética, variación isoenzimática y morfología de tres especies de *Macrobrachium* spp. de Veracruz y Tabasco, México. Tesis (MC). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Amaya, J, Guerra A, 1976. Especies de camarones de los ríos norteños del Perú y su distribución. En Ministerio de Pesquería. Dirección General de Investigación Científica y Tecnológica N° 24. Convenio Ministerio de Pesquería - Universidad Nacional de Trujillo. Lima - Perú. 58 pp.
- Anger K, Moreira GS, 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical Caridean shrimps. *Journal of Crustacean Biology* 18: 823-838.
- Anger K, 2013. Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origen, and radiation of freshwater-invading shrimp. *Journal of Crustacean Biology* 33: 151-183.

- Arana F, 1974. Experiencias sobre el cultivo del langostino *Macrobrachium americanum* Bate en el Noroeste de México. *Acuicultura en América Latina* 19: 1-9.
- Astudillo-Sebastián M, Serna-Hernández JE, Soto-Galera JL, Villalobos-Hiriart, 2003. Aspectos ecológicos de los langostinos (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) en los ríos de la planicie costera de Chiapas, México. *Mesoamericana* 7: 1-2.
- Austin CM, Nguyen TTT, Meewan MM, Jerry DR, 2003. The taxonomy and evolution of the '*Cherax destructor*' complex (Decapoda: Parastacidae) re-examined using mitochondrial 16S sequences. *Australian Journal of Zoology* 51: 1-12.
- Avise JC, 1998. The history and purview of phylogeography: a personal reflection. *Molecular Ecology* 7: 371-379.
- Avise JC, 2000. *Phylogeography. The history and formation of species.* Harvard University Press, Cambridge, United Kingdom, pp. 3-37.
- Avise JC, 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36: 3-15.
- Avise JC, Arnold J, Ball RM, Bermingham E, Lamb T, Neigel JE, Reeb CA, Saunders NC, 1987. Intraespecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between populations genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522.

- Bandelt HJ, Forster P, Röhl A, 1999. Median-Joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16: 37-48.
- Bate CS, 1868. On a new genus, with four new species of freshwater prawns. *Proceedings of the Royal Society of London B*: 363-368.
- Bauer TR, Delahoussaye J, 2008. Life history migrations of the amphidromous river shrimp *Macrobrachium ohione* from a continental large river system. *Journal of Crustacean Biology* 28: 622–632.
- Bauer TR, 2011a. Amphidromy and migrations of freshwater shrimps I. Costs, benefits, evolutionary origins, and an unusual case of amphidromy. *New frontiers in Crustacean Biology. Crustaceana Monographs* 15: 145-156.
- Bauer TR, 2011b. Amphidromy and migrations of freshwater shrimps. II. Delivery of hatching larvae to the sea, return juvenile upstream migration, and human impacts. *New frontiers in Crustacean Biology. Crustaceana Monographs* 15: 157-168.
- Bauer TR, 2013. Amphidromy shrimps: a life cycle between rivers and the sea. *Latin American Journal of Aquatic Research* 41: 633-650.
- Benstead JP, March JG, Pringle CM, 2000. Estuarine larval development and upstream post-larval migration of Freshwater shrimps in two tropical rivers of Puerto Rico. *Biotropica* 32: 545-548.
- Bohonak AJ, 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly Review of Biology* 74: 21-45.

- Bowles DE, Aziz K, Knight CL, 2000. *Macrobrachium* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in the contiguous United States: a review of the species and an assessment of threats to their survival. *Journal of Crustacean Biology* 20: 158-171.
- Brattstrom BH, 1990. Biogeography of the islas Revillagigedo, México. *Journal of Biogeography* 17: 177-183.
- Bouvier EL, 1895. Sur les Palémons recueillis dans les eaux douces de la Basse-Californie par M. Diguët. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*. Paris, 159-163, figs. 1, 2.
- Bowles DE, Karim K, Knight CL, 2000. *Macrobrachium* (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in the contiguous United States: a review of the species and an assessment of threats to their survival. *Journal of Crustacean Biology* 20: 158-171.
- Bray NA, 1988. Thermohaline circulation in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research* 93: 4993-5020.
- Brown WM, Matthew G, Wilson AC, 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 76: 1967-1971.
- Carini G, Hughes JM, 2004. Population structure of *Macrobrachium australiense* (Decapoda: Palaemonidae) in Western Queensland, Australia: the role of contemporary and historical processes. *Heredity* 93: 350-363.

- Castelin M, Feutry P, Hautecoeur M, Marquet G, Wowor D, Zimmermann G, Keith P, 2013. New insight on populations genetics connectivity of widespread amphidromous prawn *Macrobrachium lar* (Fabricius, 1798) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Marine Biology* 160: 1395-1406.
- Chace FA, Bruce AJ, 1993. The Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 6: Superfamily Palaemonoidea. *Smithsonian Contributions to Zoology* 543: 1-252.
- Chen RT, Tsai CF, Tzeng WN, 2009. Freshwater prawns (*Macrobrachium*) of Taiwan with special references to their biogeographical origins and dispersion routes. *Journal of Crustacean Biology* 29: 232-244.
- Cook BD, Bernays S, Pringle CM, Hughes JM, 2009. Marine dispersal determines the genetic population structure of migratory stream fauna of Puerto Rico: evidence for island-scale population recovery processes. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 709-718.
- Cook BD, Bunn SE, Hughes JM, 2002. Genetic structure and dispersal of *Macrobrachium australiense* (Decapoda: Palaemonidae) in western Queensland, Australia. *Freshwater Biology* 47: 2098-2112.
- Cook BD, Catherine M, Pringle M, Hughes JM, 2010. Immigration history of amphidromous species on a Greater Antillean island. *Journal of Biogeography* 37: 270-277.

- Cook BD, Page TJ, Hughes JM, 2012. Phylogeography of related diadromous species in continental and island settings, and a comparison of their potential and realized dispersal patterns. *Journal of Biogeography* 39: 421–430.
- Crandall ED, Taffel JR, Barber PH, 2010. High gene flow due to pelagic larval dispersal among South Pacific archipelagos in two amphidromous gastropods (Neritomorpha: Neritidae). *Heredity* 104: 563-572.
- Crandall KA, Harris JD, Fetzner JJ, 2000. The monophyletic origin of freshwater crayfish estimated from nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 1679-1686.
- Daniels SR, Stewart BA, Gouws G, Cunningham M, Matthee CA, 2002. Phylogenetics 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.
- Darriba DG, Taboada T, Doallo R, Posada D, 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- de Bruyn M, Wilson JC, Mather PB, 2004. Reconciling geography and genealogy: phylogeography of giant freshwater prawns from the Lake Carpinteria region. *Molecular Ecology* 13: 3515-3526.
- de Bruyn M, Nugroho, E, Mokarrom H, Wilson JC, Mather PB, 2005. Phylogeographic evidence for the existence of an ancient biogeographic barrier: the Isthmus of Kra Seaway. *Heredity* 94: 370-378.

- de Bruyn M, Mather PB, 2007. Molecular signatures of Pleistocene sea-level changes that affected connectivity among freshwater shrimp in Indo-Australian waters. *Molecular Ecology* 16: 4295-4307.
- De Grave SC, Fransen CJHM, 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimp (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen Leiden* 85: 195-589.
- de Queiroz A, 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 68-73.
- de Queiroz K, 1998. The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. In: *Endless forms: species and speciation*, Howard DJ, Berlocher SH (eds). Oxford University Press: New York, pp. 57-71.
- de Queiroz A, Lawson R, 2008. A peninsula as an island: multiple forms of evidence for overwater colonization of Baja California by the gartersnake *Thamnophis validus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 409-424.
- Dennenmoser S, Thiel M, Schubart CD, 2010. High genetic variability with no apparent geographic structuring in the mtDNA of the amphidromous river shrimp *Cryphiops caementarius* (Decapoda: Palaemonidae) in northern-central Chile. *Journal of Crustacean Biology* 30: 762-766.
- Domínguez-Domínguez O, Vázquez-Domínguez E, 2009. Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. *Animal Biodiversity and Conservation* 32: 59-70.

- DNA Baser Sequence Assembler v3.5. 2012. Heracle Biosoft SRL. Romania, <http://www.DnaBaser.com>.
- Excoffier L, Lischer, HEL, 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10: 564-567.
- Farris JS, Källersjö M, Kluge AG, Bult C, 1995. Testing significance of incongruence. *Cladist* 10: 315-319.
- Ferreri M, Qu W, Han B, 2011. Phylogenetic networks: a tool to display character conflict and demographic history. *African Journal of Biotechnology* 10: 12799-12803.
- Follett WI, 1960. The freshwater fishes. Their origins and affinities. *Systematic Zoology* 9: 212-232.
- Freeland JR., 2005 *Molecular ecology*. John Wiley and Sons, Ltd., London, United Kingdom, 338 pp.
- García-Guerrero M, Hendrickx M, 2009. External description of the embryonic development of the prawn, *macrobrachium americanum* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae) based on the staging method. *Crustaceana* 82: 1413-1422.
- García-Velazco H, Maeda-Martínez A, Obregón-Barboza H, Rodríguez-Almaraz G, Villalobos-Hiriart JL, Murugan G, 2014. Evidence of oceanic dispersal of a disjunctly distributed amphidromous shrimp in western north America: first

record of *Macrobrachium occidentale* from the Baja California Peninsula. *Journal of Crustacean Biology* 34: 199-215.

Grismer LL, 2000. Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: A synthesis of molecules and historical geology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 14017-14018.

Guindon S, Gascuel O, 2003. A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology* 52: 696-704.

Guzmán-Arroyo M, Rojas-Galaviz JL, González-González LD, 1982. Ciclo anual de maduración y reproducción del "Chacal" *Macrobrachium tenellum* y su relación con factores ambientales en las lagunas costeras de Mitla y Tres Palos, Guerrero, México, (Decapoda: Palaemonidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 9: 67-80.

Guzmán-Arroyo M, Orbe Mendoza MA, López Hernández RM, Peña García LE, 2009. La fauna acuática del Río Santiago: curso medio y bajo antes del llenado de la "PH Aguamilpa". En: *Estudios de la Cuenca del Río Santiago: Un enfoque multidisciplinario*, Peniche CS y Guzmán-Arroyo M (eds). Universidad de Guadalajara: México, pp. 189-196.

Hedgpeth JW, 1949. The north american species of *Macrobrachium*. *The Texas Journal of Science* 1: 28-38.

- Heller C, 1862. Beiträge zur näheren Kenntniss der Macrouren. Sitzungsberichte der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien 45: 389-426, pls. 1-2.
- Hendrickx ME, 1984. Studies of the coastal marine fauna of southern sinaloa, México. II. The decapod crustaceans of estero el verde. Estación Mazatlán. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. 11: 23-48.
- Hendrickx ME, 1994. Catálogo de crustáceos y estomatópodos. Colección de referencia Estación Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, pág. 20.
- Hendrickx ME, 1995. Camarones, Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca.. En: Pacífico Centro-Oriental. Vol. I. Plantas e Invertebrados Fischer W Krupp F Schneider W Sommer C Carpenter KE y Niem VH (eds). FAO: Roma, Italia, pp. 417-537.
- Hendrickx ME, Wicksten MK, van der Heiden AM, 1983. Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, Mexico. IV. Report on the Caridea crustacean. Proceedings of the Biological Society of Washington 96: 67-78.
- Hendrickx ME, Wicksten MK, 2011. New distributions ranges and records of carideans shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) from the west coast of Mexico. Hidrobiológica 21: 26-33.

- Hernández L, Murugan G, Ruiz-Campos G, Maeda-Martínez AM, 2007. Freshwater shrimp of the genus *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) from the Baja California Peninsula, México. *Journal of Crustacean Biology* 27: 351-369.
- Holthuis LB, 1950. Preliminary descriptions of twelve new species of palaemonid prawns from American waters (Crustacea: Decapoda). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 53: 93-99.
- Holthuis LB. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas. The subfamily Palaemoninae. *Occasional Papers Allan Hancock Foundation* 12: 1-396 pp.
- Holthuis LB, 1954. On a collection of decapod Crustacea from the Republic of El Salvador (Central America). *Zoologische Verhandelingen* 23: 1-43.
- Holthuis LB, 1977. Cave shrimps (Crustacea Decapoda, Natantia) from Mexico. *Quaderno Accademia Nazionale dei Lincei* 171: 173-195
- Holthuis LB, 1980. FAO species catalogue. Vol. 1. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fisheries Synopsis*, (125) Vol. 1: 261 pp.
- Holtschmit KH, Pfeiler E, 1984. Effect of salinity on survival and development of larvae and postlarvae of *Macrobrachium americanum* Bate (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 46: 23-28.

- Hughes JM., Schmidt DJ, Finn DS, 2009. Genes in Streams: Using DNA to understand the movement of freshwater fauna and their riverine habitat. *BioScience* 59: 573-583.
- Jayachadran KV, 2001. Palaeomonid prawns biodiversity, taxonomy biology and management. Science publisher: India, pp. 1-624.
- Kensler CB, de Restori AW, Grande-Vidal JM, 1974. El desarrollo y cultivo del langostino de río en Michoacán y Guerrero, México y pesquería de langosta en Michoacán, México. *Contribución al Estudio de las Pesquerías en México* 11: 1-33.
- Keyi MA, Feng J, Lin J, Li J, 2011. The complete mitochondrial genome of *Macrobrachium nipponense*. *Gene* 487: 160-165.
- Lazarus-Agudelo JF, Cantera-Kintz JR, 2007. Crustáceos (Crustacea: Sessilia, Stomatopoda, Isopoda, Amphipoda, Decapoda) de Bahía Málaga, Valle del Cauca (Pacífico colombiano). *Biota Colombiana* 8: 221-239
- Librado P, Rozas J, 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.
- Linnaeus C, 1758. *Sistema Nature per regna tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis, Tomus I.* Editio Decima, Reformata: 1-824.
- Liu MY, Cai YX, Tzeng CS, 2007. Molecular systematics of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) inferred from

- mtDNA sequences, with emphasis on East Asian species. *Zoological Studies* 46: 272-289.
- Liu MY, Tzeng CS, 2011. Phylogeography and the genetic structure of land-locked freshwater prawn *Macrobrachium asperulum* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) in Taiwan. *Hidrobiologia* 671: 1-12.
- Lockington WN, 1878. Notes on Pacific coast Crustacea. *Bulletin of the Essex Institute* 10: 159-165.
- March JG, Benstead JP, Pringle CM, Scatena FN, 1998. Migratory drift of larval freshwater shrimps in two tropical streams, Puerto Rico. *Freshwater Biology* 40: 261-273.
- Martínez-Guerrero B, 2007. Nuevos registros de camarones carideos intermareales (Crustacea: Caridea) de la costa de Oaxaca, México. *Contribuciones al Estudio de los Crustáceos del Pacífico Este* 4: 47-53.
- Mather PB, de Bruyn MB, 2003. Genetic diversity in wild stocks of the giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*): implications for aquaculture and conservation. *NAGA, World Fish Center Quarterly* 26: 4-7
- Mathias A, Kisdi E, Olivieri I, 2001. Divergent evolution of dispersal in a heterogeneous landscape. *Evolution* 55: 246-259.
- McDowall RM, 2003. Hawaiian biogeography and the islands' freshwater fish fauna. *Journal of Biogeography* 30: 703-710.

- McDowall RM, 2004. Ancestry and amphidromy in island freshwater fish faunas. *Fish and Fisheries* 5: 75-85.
- McDowall RM, 2007. On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and Fisheries* 8: 1-13.
- McLaughlin P, 1980. Comparative morphology of recent Crustacea. W. H. Freeman and Company: San Francisco, pp. 117-158.
- Mejía-Ortiz LM, Álvarez F, Hartnoll RG, 2003. A new species of freshwater prawn, *Macrobrachium totonacum* (Decapoda, Palaemonidae) with abbreviated development from Mexico. *Crustaceana* 76: 77-86.
- Mejía-Ortiz L, Baldari F, López-Mejía M, 2008. *Macrobrachium shordonii* (Decapoda: Palaemonidae), a new stygobitic species of freshwater prawn from Chiapas Mexico. *Zootaxa* 1814: 49-57.
- Mejía-Ortiz L, López-Mejía M, 2011. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae) with abbreviated development from the Papaloapan river basin, Veracruz, Mexico: distribution and new species. *Crustaceana* 84: 949-973.
- Miller AD, Nguyen TTT, Burrige CP, Austin CM, 2004. Complete Mitochondrial DNA sequence of the Australian freshwater crayfish, *Cherax destructor* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae): a novel gene order revealed. *Gene* 331: 65-72.

- Miller AD, Murphy NP, BurrIDGE CP, Austin CM, 2005. Complete mitochondrial DNA sequences of the Decapod Crustaceans *Pseudocarcinus gigas* (Menippidae) and *Macrobrachium rosenbergii* (Palaemonidae). *Marine Biotechnology* 7: 339-349.
- Monaco G, 1975. Laboratory rearing of larvae of the palaemonid shrimp *Macrobrachium americanum* (Bate). *Aquaculture* 6: 369-375.
- Munasinghe DHN, Murphy NP, Austin CM, 2003. Utility of mitochondrial DNA sequences from four gene regions for systematic studies of Australian freshwater crayfish of the genus *Cherax* (Decapoda: Parastacidae). *Journal of Crustacean Biology* 23: 402-417.
- Munasinghe DHN, BurrIDGE CP, Austin CM. 2004. The systematic of freshwater crayfish of the genus *Cherax* Erichson (Decapoda: Parastacidae) in eastern Australia re-examination using nucleotide sequences from 12S rRNA and 16S rRNA genes. *Invertebrates Systematics* 18: 215-225.
- Murphy RW, Aguirre-Léon G. 2002. The nonavian reptiles: origins and evolution. In: A new island biogeography of the Sea of Cortés, Case TJ, Cody ML, Ezcurra E (eds). Oxford University Press: Oxford, pp. 181-220.
- Murphy NP, Austin CM, 2004. Phylogeography of the widespread Australian freshwater prawn, *Macrobrachium australiense* (Decapoda, Palaemonidae). *Journal of Biogeography* 31: 1065-1072.
- Murphy NP, Austin CM, 2005. 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.

New MB, 1980. El potencial del cultivo de *Macrobrachium* en Latinoamérica. *Revista Latinoamericana de Acuicultura* 40: 25-40.

Paden CA, Abbott MR, Winant CD, 1991. Tidal and atmospheric forcing of the upper ocean in the Gulf of California 1. Sea surface temperature variability. *Journal of Geophysical Research* 96: 18337-18359.

Page TJ, Baker AM, Cook BD, Hughes JM, 2005. Historical transoceanic dispersal of a freshwater shrimp: the colonization of South Pacific by the genus *Paratya* (Atyidae). *Journal of Biogeography* 32: 581-593.

Page TJ, Hughes JM, 2007a. Phylogeographic structure in an Australian freshwater shrimp largely pre-dates the geological origins of its landscape. *Heredity* 98: 222-231.

Page TJ, Hughes JM, 2007b. Radically different scales of phylogeographic structuring within cryptic species of freshwater shrimps (Atyidae: *Caridina*). *Limnology and Oceanography* 52: 1055-1066.

Page TJ, Short JW, Humphrey CL, Hillyer MJ, Hughes JM, 2008. Molecular systematic of the Kakaducarididae (Crustacea: Decapoda: Caridea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 1003-1014.

- Page TJ, Torati LS, Cook BD, Binderup A, Pringle CM, Reuschel S, Schubart CD, Hughes JM, 2013. Invertébrés sans frontières: large scales of connectivity of selected freshwater species among Caribbean islands. *Biotropica* 45: 236-244.
- Palumbi SR, Benzie J, 1991. Large mitochondrial DNA differences between morphologically similar Penaeid shrimp. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 1: 27-34
- Pileggi LG, Mantelatto FL, 2010. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. *Invertebrate Systematics* 24: 194-208.
- Piñero D, Barahona A, Eguiarte L, Rocha Olivares A, Salas Lizana R, 2008. La Variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México, en capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, pp. 415-435.
- Pole MS, 2001. Can long-distance dispersal be inferred from the New Zealand plant fossil record?. *Australian Journal of Botany* 49: 357-366.
- Rafinesque CS, 1815. *Analise de la Nature ou Tableau de l'univers et des corps organisés*. Palerme 1-224.
- Riddle BR, 2009. Whats is modern biogeography without phylogeography. *Journal of Biogeography* 36: 1-2.

- Riddle BR, Hafner DJ, Alexander LF, Jaeger JR, 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of Baja California peninsular desert biota. *Proceeding of the National Academy of Science* 97: 14438-14443.
- Ríos R, 1989. Un catálogo de camarones carideos de Mulegé y Bahía Concepción, B.C.S. con anotaciones acerca de su biología, ecología, distribución geográfica y taxonomía. Tesis (MC). Universidad Autónoma de Baja California
- Roderick GK, 1996. Geographic structure of insect populations: gene flow, phylogeography, and their uses. *Annual Review of Entomology* 41: 325-352.
- Rodríguez De la Cruz MC, 1965. Contribución al conocimiento de los palemonidos de México: II palemonidos del Atlántico y vertiente oriental de México con descripción de dos especies nuevas. *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras* 1: 72-112.
- Rodríguez De la Cruz MC, 1968. Contribución al conocimiento de los palemonidos de México: III palemonidos del Golfo de California, con notas sobre la biología de *Macrobrachium americanum* Bate. *FAO Fisheries Reports* 2: 373-380.
- Rodríguez-Almaraz GA y Campos E, 1996. New locality records of freshwater decapods from México (Crustacea: Atyidae, Cambaridae, and Palaemonidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 109: 34-38.
- Rogers AR, Harpending H, 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9: 552-569.

- Roliér-Lara L, Wehrtmann IS, 2011. Diversity, abundance and distribution of river shrimps (Decapoda, Caridea) in the largest river basin of Costa Rica, Central America. *New Frontiers in Crustacean Biology* 15: 197-211
- Román-Contreras R, 1978. Contribución al conocimiento de la Biología y Ecología de *Macrobrachium tenellum* (Smith)(Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 188: 109-121.
- Román-Contreras R. 1991. Ecología de *Macrobrachium tenellum* (Decapoda: Palaemonidae) en La Laguna Coyuca, Guerrero, Pacífico de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 18: 109-121.
- Román-Contreras RA, Ortega L, Mejía LM, 2000. *Macrobrachium vicconi*, new species, a freshwater shrimp from a rain forest in southeast Mexico, and comparison with congeners (Decapoda: Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology* 20: 186-194.
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Larget B, Liu L, Suchard MA, Huelsenbeck JP, 2012. MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539-542.
- Rosas Cota A, 1975. Corrientes geostroóficas en el Golfo de California en la superficie y a 200 metros, durante las estaciones de invierno y verano. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations. Reports Volume XIX*: 89-106

- Rossi N, Mantelatto L, 2013. Molecular analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) supports the existence of a single species throughout its distribution. Plos One 8: 2-12.
- Schubart CD, Neigel JE, Felder DL, 2000. Use of the mitochondrial 16S rRNA gene for phylogenetic and population studies of Crustacea. Crustacean Issues 12: 817-830
- Sanmartín I, Wanntorp L, Winkworth RC. 2007. West wind drift revisited: testing for directional dispersal in the Southern Hemisphere using event-based tree fitting. Journal of Biogeography 34: 398-416.
- Schmitt WL, 1933. Notes on shrimps of the genus *Macrobrachium* found in the United States. Journal of the Washington Academic of Sciences 23: 312-317.
- Short JW, 2004. A revision of Australian river prawns, *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). Hydrobiologia 525: 1-100.
- Slatkin M, 1981. Estimating levels of gene flow in natural populations. Genetics 99: 323-335.
- Slatkin M, 1987. Gene flow and the geographic structure of natural populations. Science 236: 787-792.
- Slatkin M, Hudson RR, 1991. Pairwise Comparisons of Mitochondrial DNA Sequences in Stable and Exponentially Growing Populations. Genetics 129: 555-562.

- Smith S, 1871. List of the Crustacea collected by J. A. Mc Neil in Central America, pp. 87-98. Second and Third Annual Reports of The Trustees of the Peabody Academy of Science, for the years 1869 and 1870, Salem.
- Stephan R, 2004. Patterns of mtDNA variation in the freshwater prawns (*Macrobrachium lar*) between American Samoa and Madagascar: genetics consequences of an unusual life history strategy. Queensland University of Technology, Brisbane, Australia.
- Swofford DL, 2002. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tamura K, Peterson D, Peterson N, Stecher G, Nei M, Kumar S, 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.
- Tero N, Aspi J, Siikamäki P, Jäkäläniemi A, Tuomi J, 2003. Genetic structure and gene flow in a metapopulation of an endangered plant species, *Silene tatarica*. *Molecular Ecology* 12: 2073-2085.
- Tirado N, Chiriboga A, Ruiz D, Banks S, 2012. CDF Checklist of Galapagos Marine Crustaceans - FCD Lista de especies de Crustáceos Marinos Galápagos. In: Bungartz F, Herrera H, Jaramillo P, Tirado N, Jiménez-Uzcátegui G, Ruiz D, Guézou A, and Ziemmeck F. (eds.). Charles Darwin Foundation Galapagos Species Checklist - Lista de Especies de Galápagos de la Fundación Charles

Darwin. Charles Darwin Foundation / Fundación Charles Darwin, Puerto Ayora, Galapagos, pp. 1-74

Thompson JD, Gibson TJ, Plewniak F, Jeanmougin F, Higgins DG, 1997. The CLUSTAL_X windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research* 25: 4876-4882.

Tokuda G, Yamada A, Nakano K, Arita N, Yamasaki H, 2006. Occurrence and recent long-distance dispersal of deep-sea hydrothermal vent shrimps. *Biology Letters* 2: 257-260.

Valencia MD, Campos MR, 2007. Freshwater prawns of the genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) of Colombia. *Zootaxa* 1456: 1-44.

Vargas R, Wehrtmann IS, 2009. Decapod Crustacean. In: *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*, Wehrtmann IS, Cortés J. (eds). Springer: Costa Rica, pp. 209-228.

Vázquez-Domínguez E, Castañeda-Rico R, Garrido-Garduño T, Gutiérrez-García T, 2009. Avances metodológicos para el estudio de la información, genética, genealógica y geográfica en análisis evolutivos y de distribución. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 277-297.

Vega AJ, Robles YA, Tuñón O, Barrera C, 2006. Fauna acuática del área centro occidental de Panamá. *Tecnociencia* 8: 87-100.

- Vergamini FG, Pileggi LG, Mantelatto FL, 2011. Genetic variability of the Amazonan River prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Cardidea, Palaemonidae). *Contributions to Zoology* 80: 67-83.
- Villalobos FA, 1967. Estudio de los Palaemonidae de México. I. *Macrobrachium acanthochirus n. sp.* del suroeste de México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México* 37: 167-173.
- _____, 1968. Problemas de especiación en América de un grupo de Palaemonidae del genero *Macrobrachium* FAO. *Fisheries Reports* 3: 1055-1073.
- Villalobos-Hiriart JL, Nantes-Rodríguez JC, 1990. Dos especies de camarones de agua dulce del género *Macrobrachium* Bate, (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae), de la vertiente occidental de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, series Zoologica* 61: 1-11.
- Villalobos JL, Álvarez F, 1999. A new species of *Macrobrachium* (Crustacea, Decapoda: Palaemonidae), with abbreviated development from Veracruz, México. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 112: 746-753.
- Villalobos-Hiriart JL, Cantú Díaz-Barriga A, Lira-Fernández E, 1993. Los crustáceos de agua dulce de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44: 267-290.
- Villalobos-Hiriart JL, Álvarez F, Hernández C, de la Lanza-Espino G, González-Mora ID, 2010. Crustáceos decápodos de las cuencas Copalita, Zimatán y Coyula, en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 99-111.

- Wehrtmann IS, Dittel AI, 1990. Utilization of floating mangrove leaves as a transport mechanism of estuarine organisms, with emphasis on decapods Crustacea. *Marine Ecology Progress Series* 60: 67-73.
- Whitehead, PJP, 1990. Systematics an endangered species. *Systematics Zoological* 39: 179-184.
- Wicksten MK, 1983. A monograph on the shallow water caridean shrimps of the Gulf of California, México. *Allan Hancock Monographs in Marine Biology* 13: 1-59.
- Wicksten MK, 1989. A key to the Palaemonid shrimp of the eastern Pacific region. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 88: 11-20.
- Wicksten MK, 1991. Caridean and Stenopodid shrimp of the Galápagos Islands. In: James MJ. *Galapagos Marine Invertebrates*, James MJ (ed). Plenum Publ: New York, 147-156.
- Wicksten MK, Hendrickx ME, 1992. Checklist of penaeoid and caridean shrimps (Decapoda: Penaeoidea: Caridea) from the eastern tropical Pacific. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 9: 1-11.
- Wicksten MK, Hendrickx ME, 2003. An updated checklist of benthic marine and brackish water shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Stenopodidea, Caridea) from the Eastern Tropical Pacific. In: *Contributions to the study of East Pacific Crustaceans 2. [Contribuciones al Estudio de los Crustáceos del Pacífico Este 2]*, Hendrickx ME, (ed). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México: México, pp. 49-76.

- Wiegmann, AFA, 1836. Beschreibung einiger neuen Crustaceen des Berliner Museums aus Mexiko und Brasilien. Archiv für Naturgeschichte 2: 145-151.
- Wolstenholme DR, 1992. Genetics novelties in mitochondrial genomes of multicellular animals. Current Opinion in Genetics and Development 6: 918-925.
- Wood DA, Fisher RN, Reeder TW, 2008. Novel patterns of historical isolation, dispersal, and secondary contact across Baja California in the Rosy Boa (*Lichanura trivirgata*). Molecular Phylogenetics and Evolution 46: 484-502.
- Zink RM, Blackwell-Rago RC, Ronquist F, 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. Proceedings Royal Society London B 267: 497-503.

12. APÉNDICE

TS1. Sitios estudiados. La información geográfica de los sitios estudiados obtenidos de las prospecciones de campo y de las colecciones científicas están organizados de acuerdo al estado político, cuenca hidrológica (número de cuenca), nombre del sitio, coordenadas (cuando están disponibles en GPS en el campo, o por Google Earth Map (GEM *), altitud (cuando está disponible en el GPS (metros sobre el nivel de mar (masl)) en el campo y fecha de visita. En los sitios donde se encontró *Macrobrachium occidentale* se tomaron los datos característicos del agua (temperatura, sólidos totales disueltos (TDS) y (pH). La fuente de las colecciones científicas están indicadas como sigue: CIB = Colección de Crustacea, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., La Paz, Baja California Sur, México, CNCR = Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México y UANL = Colección Carcinológica, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, San Nicolás de los Garza, Nuevo León.

Estado de Baja California

Vertiente del Pacífico

1. Cuenca Descanso-Los Médanos (102)

1.1. La Misión, 32°05'51.56"N, 116°51'41.09"W, 22.06.2009.

2. Cuenca San Carlos (105)

2.1. Arroyo San Carlos, 31°47'52.40"N, 116°29'54.30"W, 06.2009, 01.06.2012.

3. Cuenca Maneadero-Las Animas (106)

3.1. Rancho Magaña, Arroyo San Francisquito, 31°42'09.28"N, 116°28'31.58"W,

15.05.2012.

3.2. Ejido Uruapan, Agua Caliente, 31°37'56.14"N, 116°26'14.41"W, 06.2009 y

09.06.2012.

4. Cuenca Santo Tomás (107)

4.1. Ejido Ajusco, 31°35'07.58"N, 116°25'17.47"W, 06.2009.

4.2. La Séquia, Santo Tomás, 31°33'20.10"N, 116°24'28.49"W, 16.04.2012.

5. Cuenca San Rafael (110)

5.1. Punta Colonet, 31°02'05.36"N, 116°12'06.55"W.

6. Cuenca El Rosario (116)

6.1. El Rosario, La Bocana, 30°02'08.1"N, 115°46'16.2"W, 08 masl, 17.06.2008.

6.2. El Rosario, 30°02'16.49"N, 115°45'22.04"W, 09 masl, 06.2009.

7. Cuenca Santa Catarina (201)

7.1. Cataviña, 29°43'33.56"N, 114°42'48.25"W, 540 masl, 17.09.2010.

Vertiente del Golfo de California

8. Cuenca del Río Colorado (701)

8.1. Ejido Sinaloa, Mexicali-San Luis río Colorado, 32°35'10.55"N, 115°22'22.00"W, 07 masl, 22.09.2011.

8.2. Laguna Mosqueda, 32°09'23.6"N, 115°16'42.9"W, 03 masl, 14.06.2008.

8.3. Campo río Mayor, río Hardy, 32°07'53.5"N, 115°16'47.5"W, 09 masl, 13.06.2008.

8.4. Río Colorado, 32°02'20.5"N, 115°07'10.0"W, 07 masl, 15.06.2008.

9. Cuenca Cerrada Laguna Salada (401)

9.1. Laguna Salada, 31°59'17.5"N, 115°13'23.4"W, 06 masl, 15.06.2008.

9.2. Laguna Salada 2, 31°58'17.1"N, 115°12'59.9"W, 06 masl, 15.06.2008.

10. Cuenca San Fermín (406)

10.1. Puertecitos, 30°20'44.9"N, 114°38'27.87"W, 15.06.2008.

Estado de Baja California Sur

Vertiente del Pacífico

1. Cuenca Punta Eugenia (215)

1.1. Punta Eugenia, 27°50'35.23"N, 115°04'33.17"W, 50 masl, 12.01.2009.

1.2. Vizcaíno-Bahía Tortugas, 27°41'29.22"N, 114°53'44.44"W, 07 masl, 14.01.2009.

1.3. San José de Castro, 27°32'19.15"N, 114°28'21.1"W, 269 masl, 15.01.2009.

1.4. Puerto Nuevo, El Rancho Tanaleote, 27°28'26.8"N, 114°33'44.5"W, 240 masl,
15.01.2009.

1.5. Arroyo Los Ajos, 27°28'24.8"N, 114°33'21.2"W, 324 masl, 15.01.2009.

1.6. Punta Abreojos, 26°43'55.52"N, 113°32'54.59"W, 02 masl, 13.01.2009.

2. Cuenca San Ignacio (216)

2.1. Canales San Ignacio, 27°17'55.56"N, 112°53'44.18"W, 122 masl, 29.03.2010.

3. Cuenca La Purísima (301)

3.1. San Isidro, 26°14'19.7"N, 112°08'04.0"W, 55 masl, 27.10.2002, 15.07.2004 y 19.07.2004.

3.2. Presa Carambucho, 26°14'19.8"N, 112°00'05.3"W, 142 masl, 25.01.2009.

3.3. Canales de Carambucho, 26°13'31.9"N, 112°00'45.7"W, 128 masl, 25.01.2009.

3.4. Arroyo La Purísima, entronque a San Juanico, 26°09'29.6"N, 112°07'39.3"W, 54 masl, 24.01.2009.

4. Cuenca Santa Rita (305)

4.1. Oasis Santa María de Toris, 24°53'00.0"N, 111°02'17.0"W, 227 masl, 03.07.2011.

Características del agua: 29.6 - 29.9 °C, TDS 0.30 - 0.58 g/L, CIB.

4.2. San Pedro de La Presa, 24°50'57.9"N, 110°59'28.1"W, 224 masl, 13.06.2011.

Características del agua: 29.9 - 30.8 °C, TDS 0.28 - 0.30 g/L, CIB.

4.3. Las Ánimas, 24°50'24.0"N, 110°57'13.0"W, 297 masl, 27.07.2009.

5. Cuenca Las Pocitas-San Hilario (306)

5.1. Rancho Las Cuevas, 24°49'02.2"N, 110°52'45.1"W, 350 masl, 26.06.2009.

Características del agua: 28.8 °C, TDS 0.56 g/L, CIB.

5.2. La Cuchilla, 24°48'37.1"N, 110°51'01.3"W, 331 masl, 26.06.2011. Características

del agua: 34.2 °C, TDS 0.68 g/L, CIB.

6. Cuenca Todos Santos (311)

6.1. Canales Todos Santos, 23°27'16.6"N, 110°13'28.8"W, 17 masl, 19.11.2008.

Características del agua: 24.9 - 25.2 °C, TDS 0.34 - 0.87 g/L, pH 8.1 - 8.3, CIB.

7. Cuenca Pescaderos (312)

7.1. Oasis San Pedrito, 23°23'23.5"N, 110°12'40.6"W, 10 masl, 19.11.2008.

8. Cuenca Plutarco E. Calles (313)

8.1. Las Vinoramas, 23°17'33.2"N, 110°01'16.4"W, 236 masl, 28.12.2010.

Características del agua: 24.6 - 24.8 °C, TDS 0.42 g/L, CIB.

8.2. El Chucarro, 23°17'18.8"N, 110°01'47.3"W, 220 masl, 20.11.2008. Características del agua: 23.9 - 24.8 °C, TDS 0.26 - 0.41 g/L, pH 8.1 - 8.3, CIB.

8.3. San Venancio, 23°16'31.8"N, 110°02'12.9"W, 191 masl, 20.11.2008. Características del agua: 31.7 °C, TDS 0.27 g/L, CIB.

Vertiente del Golfo de California

9. Cuenca Santa Rosalía (513)

9.1. Santa Rosalía, 27°22'16.8"N, 112°17'25.9"W, 01 masl, 18.06.2008.

10. Cuenca Santa Águeda (512)

10.1. Arroyo Santa Águeda, 27°18'58.1"N, 112°14'36.7"W, 01 masl, 29.03.2010 y 18.09.2010.

11. Cuenca San Marcos-Palo Verde (509)

- 11.1. San Marcos Tierra, 27°06'57.4"N, 112°04'09.0"W, 02 masl, 16.01.2009.
12. Cuenca Mulegé (508)
- 12.1. La Presa de Mulegé, 26°53'12.60"N, 111°59'10.18"W, 10 masl, 28.02.2004 y 17.01.2009.
- 12.2. El Puente de Mulegé, 26°53'19.09"N, 111°58'56.10"W, 05 masl, 24.09.2004, 11.11.2004, 07.04.2005 y 17.01.2009.
13. Cuenca Loreto(611)
- 13.1. Oasis Km 51, Loreto-Mulegé, 26°23'13.5"N, 111°36'01.0"W, 119 masl, 17.01.2009.
- 13.2. Oasis costero Notri 1, Bahía de Loreto, 25°52'19.2"N, 111°20'25.1"W, 05 masl, 17.06.2008 y 17.01.2009.
- 13.3. Oasis costero Notri 2, Bahía de Loreto, 25°52'17.3"N, 111°20'23.1"W, 05 masl, 17.06.2008,y 17.01.2009.
- 13.4. Ligui, Loreto, 25°44'41.10"N, 111°17'00.6"W, 04 masl, 17.01.2009.
14. Cuenca La Paz (607)
- 14.1. Las Vinoramas, 24°11'53.09"N, 110°12'12.11"W, 114 masl, 29.01.2009.
15. Cuenca Cabo Pulmo (603)
- 15.1. La Bocana (La Rivera), 23°36'15.50"N, 109°34'44.20"W, 29.10.2010.
16. Cuenca Santiago (604)

16.1. Agua Caliente, 23°26'N, 109°47'W, 13.12.2003, CIB.

17. Cuenca San José del Cabo (602)

17.1. Oasis Santa Rosa, San José del Cabo, 23°05'18.8"N, 109°41'58.0"W, 122 masl,

17.05.2007. Características del agua: 22.5 °C, TDS 0.25 g/L, CIB.

Estado de Sonora

1. Cuenca Río Mátape 2 (906)

1.1. Río del Tular, 27°56'00.06"N, 110°56'34.45"W, 08 masl, 18.04.2011.

2. Cuenca Río Yaqui 3 (910)

2.1. Vaso Regulador (Dique 10), 27°44'38.6"N, 109°53'18.0"W, 77 masl, 19.04.2011.

2.2. Rancho del Toro, Guaymas, 27°36'33.0"N, 110°30'14.9"W, 15 masl, 19.04.2011.

2.3. Rancho San Carlos, 27°36'18.9"N, 109°55'38.3"W, 55 masl, 20.04.2011.

2.4. Río Yaqui, Bicam, 27°35'26.1"N, 110°19'12.6"W, 16 masl, 21.04.2011.

2.5. Bacum, 27°33'41.2"N, 110°05'11.2"W, 25 masl, 19.04.2011.

2.6. Providencia, 27°30'17.4"N, 109°58'53.3"W, 43 masl, 19.04.2011.

3. Cuenca Río Mayo 3 (916)

3.1. La Presa Mocuzarit, 27°13'05.8"N, 109°06'44.5"W, 89 masl, 21.04.2011.

3.2. Río Mayo, Tesia, 27°10'14.9"N, 109°21'51.5"W, 53 masl, 22.04.2011.

3.3. Puente Navojoa, Navojoa, 27°07'06.8"N, 109°27'39"W, 42 masl, 21.04.2011.

3.4. Primavera, Huatabampo-Jarupa, Huatabampo, 26°48'0.1"N, 109°40'22.0"W, 16 masl, 22.04.2011.

3.5. Echoropo, Huatabampo, 26°46'42.5"N, 109°40'51.8"W, 08 masl, 22.04.2011.

Características del agua: 30.5 °C, TDS 0.35 g/L, CIB.

Estado de Sinaloa

1. Cuenca Río Fuerte 2 (1004)

1.1. El Fuerte, 26°24'56"N, 108°37'33.4"W, 74 masl, 24.04.2011.

1.2. Pueblo Armenta, 26°24'09.1"N, 108°42'35.9"W, 73 masl, 23.04.2011.

1.3. La Bocatoma, San Blas, 26°04'38.8"N, 108°46'00.7"W, 38 masl, 24.04.2011.

2. Cuenca Río Sinaloa 2 (1011)

2.1. Río Petatlán, Opochi, 25°49'09.8"N, 108°12'28.6"W, 64 masl, 25.04.2011.

2.2. Dique, Sinaloa de Leyva, 25°48'52.58"N, 108°13'46.17"W, 35 masl, 25.04.2011.

Características del agua: 23.6 °C, TDS 0.15 g/L, CIB.

2.3. Paraíso Escondido, 25°48'32.6"N, 108°13'50.3"W, 59 masl, 25.04.2011.

2.4. Ranchito de Castro, 25°35'00.7"N, 108°24'53.2"W, 22 masl, 26.04.2011.

2.5. Vado Guasave, río Sinaloa, 25°33'41.5"N, 108°27'17.2"W, 15 masl, 26.04.2011.

Características del agua: 26.5 °C, TDS 1.18 g/L, CIB.

2.6. Río Sinaloa, 25°29'54.5"N, 108°27'10.7"W, 25 masl, 26.04.2011.

2.7. Río Sinaloa, Tamazula, Guasave, 25°26'41.6"N, 108°26'43.5"W, 10 masl,
26.04.2011.

2.8. Río Sinaloa, Rosales, Guasave, 25°20'03.2"N, 108°26'52.3"W, 11 masl, 26.04.2011.

2.9. Canal de Riego, Rosales, 25°19'39.0"N, 108°27'35.7"W, 05 masl, 26.04.2011.

3. Cuenca Río Mocorito 2 (1017)

3.1. La Presa Eustaquio Buelna, Guamuchil, 25°28'45.5"N, 108°04'41.5"W, 48 masl,
27.04.2011.

3.2. Dique Manguito, Guamuchil, 25°26'37.6"N, 108°05'10.5"W, 72 masl, 27.04.2011.

3.3. Río Pericos, Puente Alemán, Mocorito, 25°05'36.9"N, 107°41'36.1"W, 64 masl,
27.04.2011.

4. Cuenca Río Elota (1013)

4.1. Puente El Roble, La Cruz de Elota, 23°55'11.3"N, 106°48'57.2"W, 20 masl,
28.04.2011. Características del agua: 25.6 °C, TDS 0.18 g/L, CIB.

4.2. Puente Planta de Bombeo, La Cruz de Elota, 23°54'26.5"N, 106°51'20.3"W, 20
masl, 28.04.2011.

4.3. Planta de Bombeo, La Cruz de Elota, 23°54'21.4"N, 106°51'13.2"W, 26 masl,
27.04.2011.

4.4. Puente La Cruz de Elota, 23°54'19.7"N, 106°53'45.8"W, 20 masl, 28.04.2011.

Características del agua: 27.1 °C, TDS 0.36 g/L, CIB.

5. Cuenca Río Piaxtla 2 (1015)

5.1. Río Piaxtla, Estación Dimas, 23°43'39.8"N, 106°47'09.6"W, 20 masl, 29.04.2011.

6. Cuenca Río Quelite 2 (1021)

6.1. Arroyo San Pablo, 23°26'40.0"N, 106°32'37.4"W*, 25.11.2003, CNCR.

7. Cuenca Río Presidio 2 (1106)

7.1. Villa Unión 1, 23°11'16.5"N, 106°13'31.0"W, 29 masl, 29.04.2011.

7.2. Villa Unión 2, 23°10'57.7"N, 106°13'50.1"W, 25 masl, 02.05.2011. Características del agua: 29.6 °C, TDS 0.14 g/L, CIB.

7.3. Estero Colonias Espejos y Urías, Mazatlán, 23°09'08.53"N, 16°19'32.59"W*, 19.10.1940, CNCR.

8. Cuenca Río Baluarte 2 (1108)

8.1. El Rosario, Puente río Baluarte, 22°59'59.3"N, 105°50'51.1"W, 25 masl, 30.04.2011. Características del agua: 27.5 °C, TDS 0.12 g/L, CIB.

8.2. El Rosario, 22°58'49.3"N, 105°51'01.9"W, 26 masl, 03.05.2011. Características del agua: 27.6 °C, TDS 0.13 g/L, CIB.

9. Cuenca Río Cañas 2 (1102)

9.1. Río Cañas, Gabriel Leyva, Cuinapa, 22°30'31.5"N, 105°27'49.3"W, 42 masl,
30.04.2011.

Estado de Nayarit

1. Cuenca Río Huaynamota (1250)

1.1. Río Huaynamota, Las Adjuntas, 21°57'41.40"N, 104°31'21.02"W*, 08.06.1991,
19.03.1992, y 27.04.1992, CNCR.

1.2. Río Huaynamota, 500 m Las Adjuntas, 21°57'23.19"N, 104°31'49.04"W*,
09.06.1991, 19.11.91, 20.03.1992 y 28.04.1992, CNCR.

1.3. Río Huaynamota, Los Sabinos, 21°35'16.18"N, 104°51'28.51"W*, 01.04.1991,
10.04.1991, 11.04.1991, 11.06.1991, 19.01.1992, 17.03.1992 y 22.04.1992, CNCR.

1.4. Río Huaynamota, Los Sabinos, 300 m carrito Aforador, 21°35'10.0"N,
104°31'36.54"W*, 18.03.1992, CNCR.

1.5. Playa de Golondrinas, 21°38'00.06"N, 104°35'13.04"W*, 12.04.1991, CNCR.

2. Cuenca Río Santiago 4 (1251)

2.1. Colorado de La Mora (río San Pobleño, Arroyo Los Negros), Tepic, 21°42'37.41"N,
104°39'03.55"W*, 12.04.1991, 21.05.1991, 25.09.1991, 21.11.1991 y 15.06.2009,
CNCR.

3. Cuenca Río Ameca Ixtapa "B" (1409)

3.1. Canal El Colomo, Bahía Banderas, 20°53'16.5"N, 105°08'25.9"W, 60 masl,
05.05.2011. Características del agua: 28.2 °C, TDS 0.37 g/L, CIB.

Estado de Jalisco

1. Cuenca Río Cuale (1303)

1.1. Río Horcones, 20 km S Puerto Vallarta, Tuito, 20°31'34.51"N, 105°17'55.35"W*,
03.1992, CNCR.

2. Cuenca Río Cuitzmala (1508)

2.1. Río Cuitzmala, Chamela, 19°31'43.55"N, 105°04'39.07"W*, 02.04.1984, CNCR.

2.2. Río Ayotitlán, Sierra de Manantlán, 19°29'46.13"N, 104°10'51.39"W*, 03.04.1987,
CNCR.

2.3. Río Ayotitlán, Las Juntas, río Agua Mala, Sierra de Manantlán, 19°28'57.25"N,
104°10'44.34"W*, 03.04.1987, CNCR.

2.4. Río Cuitzmala, km 43 Melaque-Puerto Vallarta, 19°25'50.8"N, 104°56'26.03"W*,
30.01.1984, 31.01.1984, 02.04.1984, y 29.01.1986, CNCR.

2.5. San Nicolás, Melaque-Puerto Vallarta, La Huerta, 19°24'25.52"N,
104°57'43.57"W*, 07.04.1987, CNCR.

2.6. Río Cuitzmala, 19°23'07.38"N, 104°58'27.48"W*, 04.02.1983 y 06.04.1987,
CNCR.

2.7. Río Cuitzmala, 3 km Venustiano Carranza, La Huerta, 19°28'17.26"N,
104°38'33.07"W*, 06.04.1987, CNCR.

3. Cuenca Río Purificación (1509)

3.1. Zenzontla, Sierra de Manantlán, 19°42'05.59"N, 103°59'19.26"W*,
02.04.1987, CNCR.

3.2. Río Purificación, La Huerta, 19°29'43.0"N, 104°40'20.2"W, 250 masl, 07.05.2011.
Características del agua: 28.8 °C, TDS 0.39 g/L, pH 7.5, CIB.

Estado de Colima

1. Cuenca Río Armería (1606)

1.1. Potrero Las Juntas, 3 km SE Pueblo Juárez, 19°19'14.03"N, 104°04'57.58"W*,
23.06.1986, CNCR.

1.2. Presa El Seis, 9 km W Colima, 19°16'18.08"N, 103°40'27.19"W*, 15.12.1973,
UANL.

Estado de Michoacán

1. Cuenca Río Bajo Balsas (1812)

1.1. Río Popoyuta, 18°02'54.08"N, 102°33'26.06"W*, 30.07.1984 y 30.12.1989, CNCR.

1.2. La Villita, Michoacán-Guerrero, 18°02'44.39"N, 102°10'57.49"W*, 30.07.1984,
CNCR.

1.3. Río Chucutitán, 18°00'47.74"N, 102°27'32.06"W*, 25.07.1984, CNCR.

1.4. Río Mexcaltitlán, junto Barra, 17°58'36.02"N, 102°19'29.22"W*, 31.07.1984, CNCR.

Estado de Guerrero

1. Cuenca Río Petatlán 2 (1910)

1.1. Río Murga, Murga, 17 km NE Petatlán, 17°32'12.08"N, 101°16'00.60"W*, 19.08.1980, 11.09.1981 y 28.07.1984, CNCR.

2. Cuenca Río Atoyac 2 (1922)

2.1. Vallecito de Zaragoza, Pueblito, 17°20'49.04"N, 100°13'22.50"W*, 03.08.1984, CNCR.

2.2. Río Atoyac, Atoyac de Álvarez, 17°12'08.40"N, 100°25'49.28"W*, 07.04.2007, UANL.

3. Cuenca Río Coyuca 2 (1925)

3.1. Río Coyuca, Vado Aguas Blancas, Coyuca de Benítez, 17°03'20.7"N, 100°01'48.5"W, 80 masl, 11.05.2011. Características del agua: 30.6 - 32.1 °C, TDS 1.28 g/L, pH 8.2, CIB.

3.2. Aguas Blancas, 15 km NW Aguas Blancas, 17°02'07.44"N, 100°03'45.32"W*, 20.08.1980, CNCR.

4. Cuenca Río Papagayo 3 (2005)

4.1. Río Papagayo, CFE La Venta, 17°07'33.08"N, 99°33'53.40"W*, 24.06.1988, CNCR.

4.2. Río Pinola y río Tonalá, 16°52'41.40"N, 99°08'01.44"W*, 18.12.1987, CNCR.

5. Cuenca Río Papagayo 4 (2006)

5.1. Tres Palos, Acapulco, 16°46'20.50"N, 99°46'42.24"W*, 28.07.1984, CNCR.

Estado de Oaxaca

1. Cuenca Río Verde (2032)

1.1. El Carnero, Chatañu, 16°21'43.16"N, 97°44'17.15"W*, 24.11.2007, CIB.

1.2. Río Viejo, 16°05'56.41"N, 97°43'41.60"W*, 05.2008, CIB.

2. Cuenca Río Zimatán 1 (2113)

2.1. Río Grande antes de entronque a río Jícara, Merced del Potrero, San Miguel del Puerto, 16°02'16.98"N, 96°03'02.34"W, 15.01.2007 y 12.04.2007, CNCR.

3. Cuenca Río Zimatán 2 (2114)

3.1. Río Zimatán, Santa María Petatengo, Huatulco, 15°56'12.1"N, 96°01'35.8"W, 07.09.2000, CNCR.

3.2. Río Zimatán, puente Huatulco-Salina Cruz, San Miguel del Puerto, 15°50'44.60"N, 95°59'51.18"W, 13.04.2007 y 26.10.2007, CNCR.

4. Cuenca Río Copalita 2 (2111)

- 4.1. Río Ayuta, Huatulco, 15°49'48.15"N, 96°19'43.48"W, 07.09.2000, CNCR.
- 4.2. Río Copalita, Las Hamacas, puente Huatulco-San Miguel del Puerto, 15°53'35.22"N, 96°11'16.2"W, 155 masl, 10.04.2007, 12.06.2007 y 24.10.2007, CNCR.
- 4.3. Río Copalita, puente Huatulco-Salina Cruz, Santa María Huatulco, 15°49'19.02"N, 96°03'55.44"W, 14 masl, 17.01.2007 y 13.04.2007, CNCR.
5. Cuenca Río Copalita 1 (2110)
- 5.1. Entronque río Copalita-río Yuviaga, San Miguel del Puerto, 15°57'58.02"N, 96°13'02.34"W, 140 masl, 16.01.2007, CNCR.
- 5.2. Río Yuviaga, San Miguel del Puerto, 15°57'00.0"N, 96°13'02.34"W, 140 masl, 13.06.2007, CNCR.
- 5.3. Las Brisas de Copalitilla, río Copalita, San Miguel del Puerto, 15°54'17.46"N, 96°08'38.34"W, 120 masl, 10.04.2007, CNCR.
6. Cuenca Río Tequisistlán (2202)
- 6.1. Río Tequisistlán, 74.5 km Tehuantepec, 16°24'53.44"N, 95°35'29.41"W*, 28.12.1955, CNCR.
7. Cuenca Río Tehuantepec 2 (2204)
- 7.1. Presa de Mistequilla, Tehuantepec, 16°22'31.58"N, 95°17'29.17"W*, 19.12.1955, CNCR.
8. Cuenca Río Coyula 2 (2112)

8.1. Río Coyula, Arroyo Magdalena, Rancho Hagia-Sophia, Santa María Huatulco, 15°52'3.18"N, 96°22'8.56"W, 324 masl, 13.04.2007 y 15.06.2007, CNCR.

8.2. Río Coyula, puente Huatulco-Salina Cruz, Santa María Huatulco, 15°44'57.43"N, 96°17'52.8"W, 24 masl, 17.01.2007, 13.04.2007 y 15.06.2007, CNCR.

Estado de Chiapas

1. Cuenca Laguna Mar Muerto C (2306)

1.1. Río Lagartero, Arriaga, 16°13'53.57"N, 93°53'24.07"W*, 30.07.1983, CNCR.

2. Cuenca Río Huixtla (2319)

2.1. Río Vado Ancho, Villa de Colmaltitlán, 15°13'07.55"N, 92°35'12.18"W*, 20.12.1971 y 24.07.1971, CNCR.

2.2. Poza Silva, río Vado Ancho, Villa de Colmaltitlán, 15°13'07.55"N, 92°35'12.18"W*, 29.07.1971, CNCR.

Tabla TS2. Sitios variables de nucleótidos entre secuencias únicas de 17 haplotipos de 16S de 479 pb obtenidos de 71 individuos de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950 de México.

		Posición de la base															
Haplotipo	83	86	106	134	141	180	187	214	215	255	291	293	320	373	408	418	450
Hap 1	A	A	C	C	C	T	T	C	T	T	T	T	A	A	C	T	T
Hap 2											C						
Hap 3			T														C
Hap 4			T				C										
Hap 5			T					T									
Hap 6			T										G				
Hap 7			T												T		
Hap 8	G		T														
Hap 9			T											G			
Hap 10			T	T													
Hap 11			T							C							
Hap 12			T													C	
Hap 13			T														
Hap 14			T			C			C								
Hap 15			T		T							C					
Hap 16		G	T		T							C					
Hap 17			T		T												

Tabla TS3. Sitios únicos de variabilidad de nucleótidos de secuencias de 49 haplotipos de 564 pb del fragmento del gen COI obtenidas de 71 individuos de *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950 de México.

		Posición de la base																																															
Haplotipo	9	1	2	2	2	7	3	3	3	3	4	6	7	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3									
Hap 1	A	A	A	A	C	T	A	T	T	C	C	G	A	A	C	G	G	T	A	C	A	A	G	C	T	A	C	A	C	A	G	G	C	T	C	C	A	A	C	A	G								
Hap 2																																																	
Hap 3																																																	
Hap 4																																																	
Hap 5						T																																											
Hap 6																																																	
Hap 7																																																	
Hap 8																																																	
Hap 9																																																	
Hap 10																																																	
Hap 11																																																	
Hap 12																																																	
Hap 13																																																	
Hap 14																																																	
Hap 15																																																	
Hap 16																																																	
Hap 17																																																	
Hap 18																																																	
Hap 19																																																	
Hap 20																																																	
Hap 21																																																	
Hap 22																																																	
Hap 23																																																	
Hap 24																																																	
Hap 25																																																	
Hap 26																																																	
Hap 27																																																	
Hap 28																																																	
Hap 29																																																	
Hap 30																																																	

Hap 31	G	G	C		G				A		T		
Hap 32	G	G	C		G								
Hap 33			C		G				A				
Hap 34			C	T	G		C		T				
Hap 35			C						A				A
Hap 36		G	C						A			G	
Hap 37			C										
Hap 38			C				G						
Hap 39			C		C		G						
Hap 40		G	C				G						
Hap 41		G	C				G		G				A
Hap 42		G	C				G						A
Hap 43		G	C				G						A
Hap 44		G	C				G						A
Hap 45			C				G						A
Hap 46		G	C				G						
Hap 47			C				G						
Hap 48			C				G						
Hap 49			C				G						

Tabla TS4. Sitios variables de nucleótidos entre secuencias únicas de 15 haplotipos de 16S de 491 pb obtenidos de 70 individuos de *Macrobrachium americanum* Bate, 1868 de México.

		Posición de la base													
Haplotipo	113	116	117	147	194	196	197	214	224	267	268	282	359	375	424
Hap 1	C	G	A	C	T	G	G	T	A	T	A	C	G	T	C
Hap 2				T					G						
Hap 3															T
Hap 4						A									
Hap 5													A		
Hap 6								C							
Hap 7		A													
Hap 8							T								
Hap 9					C										
Hap 10														C	
Hap 11											G				
Hap 12										C					
Hap 13			G												
Hap 14												T			
Hap 15	T											T			

Tabla TS5. Sitios variables de nucleótidos entre secuencias únicas de 15 haplotipos de 16S de 491 pb obtenidos de 79 individuos de *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895) morfotipos [*digueti* y *mihoacanus*] de México.

Posición de la base													
Haplotipo	68	112	124	130	197	244	245	288	307	328	334	359	426
Hap 1	G	A	T	T	T	T	T	T	G	G	T	G	A
Hap 2		G		T									
Hap 3							C						
Hap 4					A								
Hap 5					C								
Hap 6				C									G
Hap 7			C										
Hap 8		G								A			
Hap 9												A	
Hap 10								C					
Hap 11										A			
Hap 12											C		
Hap 13						C							
Hap 14	A												
Hap 15									A				

Apéndice TS6. Sitios variables de nucleótidos entre secuencias únicas de 54 haplotipos de 16S de 480 pb obtenidos de 193 individuos de *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann, 1836) morfotipos [*olfersii* y *hobbsi*] de México.

Haplotipo	Posición de la base																								
	5	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2		
	7	6	9	4	7	9	3	9	2	3	4	0	2	3	6	9	0	3	6	5	8	9	6	0	3
Hap 1	A	C	T	T	T	T	T	T	G	C	G	A	T	T	T	T	A	T	C	A	G	A	T	C	
Hap 2												G	C												
Hap 3		T										G	C												
Hap 4																			T						
Hap 5													C												
Hap 6			C																						
Hap 7													C												
Hap 8																									
Hap 9												G													
Hap 10													C												
Hap 11																									
Hap 12													C											T	
Hap 13													C												
Hap 14												G	C												
Hap 15																								T	
Hap 16													C			C									
Hap 17													C							G					
Hap 18								C				G	C												
Hap 19																								T	
Hap 20														C											
Hap 21			C									G	C												

C
C
C
C

T

T

G

Tabla TS7. Sitios variables de nucleótidos entre secuencias únicas de 11 haplotipos de 16S de 491 pb obtenidos de 103 individuos de *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) de México.

Posición de la base											
Haplotipo	110	116	155	195	207	227	236	294	308	314	447
Hap 1	G	G	C	C	C	C	C	C	T	T	G
Hap 2						T					
Hap 3				T							
Hap 4							T				
Hap 5	T										A
Hap 6											A
Hap 7				T						C	
Hap 8									C		
Hap 9								T			
Hap 10					T						A
Hap 11		A	T								A

Tabla TS8. Divergencia evolutiva estimada entre palémonidos. El análisis comprende 21 secuencias de nucleótidos. Se obtuvo un total de 474 posiciones en la base final de datos. La diferencia en el número de bases entre las secuencias se observan en la parte superior derecha y el porcentaje de distancia (p) no corregida en la parte inferior izquierda. El análisis evolutivo se realizó en el programa MEGA5.

	<i>MolfHap2</i>	<i>M. digueti</i>	<i>M. olfersii</i>	<i>M. faustinum</i>	<i>M. hancoJQ805823</i>	<i>M. crenula</i>	<i>MdigueHap1</i>
<i>M. olfersii</i> Hap2		1	10	26	27	26	29
<i>M. digueti</i>	0.21		9	25	26	25	28
<i>M. olfersii</i>	2.13	1.91		22	22	23	24
<i>M. faustinum</i>	5.53	5.32	4.68		28	30	28
<i>M.hancockiJQ805823</i>	5.74	5.53	4.68	5.96		10	2
<i>M. crenulatum</i>	5.53	5.32	4.89	6.38	2.13		11
<i>M. digueti</i> Hap1	6.17	5.96	5.11	5.96	0.43	2.34	
<i>M. heterochirus</i>	8.30	8.09	8.30	9.15	8.51	8.94	8.94
<i>M. occidentale</i> Hap2	8.51	8.30	8.09	9.36	8.09	8.30	8.51
<i>M. americanum</i> Hap1	9.15	9.36	8.72	8.72	7.66	7.87	7.66
<i>M. carcinus</i>	9.15	9.36	8.72	8.72	7.66	7.87	7.66
<i>M. americanum</i>	9.36	9.57	8.94	8.94	7.87	8.09	7.87
<i>M. amazonicum</i>	10.64	10.64	10.85	9.57	11.06	11.06	11.06
<i>M. tenellum</i> Hap1	10.85	10.64	10.85	10.43	10.64	10.64	10.21
<i>M. acanthurus</i>	11.49	11.70	11.28	11.06	11.91	12.34	11.91
<i>M. borellii</i>	11.49	11.28	11.06	11.06	11.91	11.70	11.91
<i>M. jelskii</i>	12.77	12.55	12.55	12.34	12.77	12.55	13.19
<i>M. brasiliense</i>	14.47	14.26	13.83	14.68	15.11	14.89	15.11
<i>E. modestus</i>	18.84	18.63	18.63	19.49	19.91	19.49	20.13
<i>E. carinicaudata</i>	19.66	19.44	19.66	19.87	20.09	19.66	20.09
<i>E. orientis</i>	19.66	19.44	19.66	19.87	20.09	19.66	20.09

Tabla TS8. Continuación.....

	<i>Mhetero</i>	<i>MoccHap2</i>	<i>MamerHap1</i>	<i>Mcarcin</i>	<i>Mamer</i>	<i>Mamazon</i>	<i>MtenHap1</i>
<i>M. olfersii</i> Hap2	39	40	43	43	44	50	51
<i>M. digueti</i>	38	39	44	44	45	50	50
<i>M. olfersii</i>	39	38	41	41	42	51	51
<i>M. faustinum</i>	43	44	41	41	42	45	49
<i>M.hancocki</i> JQ805823	40	38	36	36	37	52	50
<i>M. crenulatum</i>	42	39	37	37	38	52	50
<i>M. digueti</i> Hap1	42	40	36	36	37	52	48
<i>M. heterochirus</i>		19	42	42	43	48	45
<i>M. occidentale</i> Hap2	4.04		45	47	46	54	51
<i>M. americanum</i> Hap1	8.94	9.57		2	1	52	52
<i>M. carcinus</i>	8.94	10.00	0.43		3	54	54
<i>M. americanum</i>	9.15	9.79	0.21	0.64		52	53
<i>M. amazonicum</i>	10.21	11.49	11.06	11.49	11.06		29
<i>M. tenellum</i> Hap1	9.57	10.85	11.06	11.49	11.28	6.17	
<i>M. acanthurus</i>	11.06	12.77	11.49	11.91	11.70	6.38	6.60
<i>M. borellii</i>	11.91	12.13	12.77	12.77	12.77	10.00	12.13
<i>M. jelskii</i>	12.77	12.34	12.98	13.19	12.98	10.00	12.13
<i>M. brasiliensis</i>	13.62	13.83	15.74	15.74	15.74	12.13	13.83
<i>E. modestus</i>	19.91	19.70	19.27	19.27	19.06	19.27	21.37
<i>E. carinicaudata</i>	20.73	20.30	19.44	19.23	19.23	19.66	21.32
<i>E. orientis</i>	20.73	20.30	19.44	19.23	19.23	19.66	21.32

Tabla TS8. Continuación.....

	<i>Macanthurus</i>	<i>M. borellii</i>	<i>M. jelskii</i>	<i>M. brasil</i>	<i>E. modestus</i>	<i>E. carinic</i>	<i>E. orientis</i>
<i>M. olfersii</i> Hap2	54	54	60	68	88	92	92
<i>M. digueti</i>	55	53	59	67	87	91	91
<i>M. olfersii</i>	53	52	59	65	87	92	92
<i>M. faustinum</i>	52	52	58	69	91	93	93
<i>M.hancocki</i> JQ805823	56	56	60	71	93	94	94
<i>M. crenulatum</i>	58	55	59	70	91	92	92
<i>M. digueti</i> Hap1	56	56	62	71	94	94	94
<i>M. heterochirus</i>	52	56	60	64	93	97	97
<i>M. occidentale</i> Hap2	60	57	58	65	92	95	95
<i>M. americanum</i> Hap1	54	60	61	74	90	91	91
<i>M. carcinus</i>	56	60	62	74	90	90	90
<i>M. americanum</i>	55	60	61	74	89	90	90
<i>M. amazonicum</i>	30	47	47	57	90	92	92
<i>M. tenellum</i> Hap1	31	57	57	65	100	100	100
<i>M. acanthurus</i>		62	57	66	100	104	104
<i>M. borellii</i>	13.19		49	37	81	78	78
<i>M. jelskii</i>	12.13	10.40		57	76	87	87
<i>M. brasiliense</i>	14.04	7.86	12.10		92	89	89
<i>E. modestus</i>	21.41	17.34	16.27	19.70		25	25
<i>E. carinicaudatus</i>	22.22	16.67	18.59	19.02	5.33		0
<i>E. orientis</i>	22.22	16.67	18.59	19.02	5.33	0.00	

EVIDENCE OF OCEANIC DISPERSAL OF A DISJUNCTLY DISTRIBUTED AMPHIDROMOUS SHRIMP IN WESTERN NORTH AMERICA: FIRST RECORD OF *MACROBRACHIUM OCCIDENTALE* FROM THE BAJA CALIFORNIA PENINSULA

Humberto García-Velazco¹, Alejandro M. Maeda-Martínez², Hortencia Obregón-Barboza², Gabino Rodríguez-Almaraz¹, José Luis Villalobos-Hiriart³, and Gopal Murugan^{2,*}

¹ Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias Biológicas, Avenida Universidad s/n, Ciudad Universitaria, San Nicolás de los Garza, Nuevo León 66450, Mexico

² Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, Instituto Politécnico Nacional 195, La Paz, Baja California Sur 23096, Mexico

³ Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, México, Distrito Federal 04510, Mexico

ABSTRACT

Six morphological species of the genus *Macrobrachium* occur in the Baja California Peninsula (*M. americanum*, *M. digueti*, *M. hobbsi*, *M. michoacanus*, *M. olfersii*, and *M. tenellum*). Their presence is an interesting topic for the systematics of the group, given that their distribution shows a distinct disjunct on the coastal plains of the northern part of the Gulf of California slope. Extensive collection of freshwater shrimp of the peninsula allowed us to discover individuals whose morphology corresponds to *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950. This species, described in 1950 from the Pacific slope of Central America has received little attention. The type locality is in Guatemala, but it is also found in Mexico, El Salvador, Costa Rica, and Panama. In Mexico it has been reported in the states of Sinaloa, Nayarit, Guerrero, and Oaxaca. The aim of the present work is to contribute to the systematics of *M. occidentale* through two approaches. First, by reviewing the geographical distribution in Mexico, using taxonomic morphological revision of extensive field collections, as well as material deposited in three scientific collections. Second, through molecular genetic analysis of fragments of the mitochondrial genes 16S rRNA and cytochrome oxidase I, determine whether individuals from the peninsula belong to the same entity found on the mainland Pacific slope of Mexico or whether they form a distinct lineage. The results indicate the presence of the same genetic entity in both regions and show a disjunct distribution similar to other species of the genus in this region. We present a systematic account for *M. occidentale*, including a taxonomic treatment of the studied populations and a report of their genetic identity and relationships. Further, we suggest and discuss that the presence of this amphidromous species on the peninsula is explained by the oceanic dispersal hypothesis.

KEY WORDS: 16S rRNA, COI, biogeography, haplotype diversity, mitochondrial DNA, Mexico, Palaemonidae, systematics

DOI: 10.1163/1937240X-00002217

INTRODUCTION

In a previous study, Hernández et al. (2007) published an updated taxonomic account of the freshwater caridean *Macrobrachium* from the Baja California Peninsula (peninsula), recording six of the seven morphological species that occur along the Pacific slope of mainland Mexico: *M. americanum* Bate, 1868, *M. digueti* (Bouvier, 1895), *M. hobbsi* Nates and Villalobos, 1990, *M. michoacanus* Nates and Villalobos, 1990, *M. olfersii* (Wiegmann, 1836), and *M. tenellum* (Smith, 1871). Their presence in the peninsula is an interesting topic for the systematics and biogeography of the group, given that the genus shows a disjunct distribution along the coastal plains of the northern part of the Gulf of California slope (Hernández et al., 2007). The northernmost records of the genus in the Gulf are in the Mulegé basin, Baja California Sur (26°53'N, 111°57'W) for the peninsula and at Guaymas, Sonora (27°86'N, 110°85'W) for the continental side (mainland), which is the general northernmost boundary of

the genus along the Pacific slope (Hernández et al., 2007). Considering that native fish and reptiles of the peninsula are believed to have a vicariant origin (Follett, 1960; Grismer and McGuire, 1993; Grismer, 2000; Murphy and Aguirre-León, 2002), Hernández et al. (2007) advanced the hypothesis that the *Macrobrachium* found in the peninsula may represent relict strains of species distributed in mesophilic continental environments during the formation and separation of the peninsula from the mainland during the Miocene. Also, they proposed that relict populations of the seventh morphological species, *M. occidentale* Holthuis, 1950, which was reported from southern Panama up to the Mexican state of Sinaloa (Holthuis, 1950, 1952; Hendrickx et al., 1983; Wicksten, 1983; Villalobos-Hiriart et al., 2010), may also be present on the peninsula.

The peninsula functions biologically as an island for non-flying tetrapods like semiaquatic gartersnakes, for which overwater colonization has been a molecularly-supported

* Corresponding author; e-mail: murugan04@cibnor.mx

proposal to explain their disjunct distribution in this region (de Queiroz and Lawson, 2008). The old concept of oceanic dispersal is resurrected in modern historical biogeography as a probable process to explain disjunct distributions of terrestrial and freshwater taxa (de Queiroz, 2005). *Macrobrachium* occurs in the tropics and several subtropical areas, where the dominant ecological group is composed of amphidromous species having at least part of their life cycle in freshwater (Holthuis, 1980; Short, 2004; Cook et al., 2009). Several species, *Macrobrachium idae* (Heller, 1862), *M. lar* (Fabricius, 1798), *M. latidactylus* (Thallwitz, 1891), *M. mammillodactylus* (Thallwitz, 1892), *M. nipponense* (De Haan, 1849) and *M. rosenbergii* (De Man, 1879), may even show wide distributions across interoceanic areas, especially in the Indo-Pacific region (Short, 2004; Murphy and Austin, 2005). Using mitochondrial DNA sequence data, recent studies suggest that oceanic dispersal better explains these wide distributions than the vicariance models (Murphy and Austin, 2005; Chen et al., 2009; Dennenmoser et al., 2010; Page et al., 2013; Rossi and Mantelatto, 2013). Therefore, oceanic dispersal has remained an alternative scenario to explain the presence of the freshwater *Macrobrachium* along the shores of the peninsula.

New collections of freshwater shrimp on the peninsula have uncovered individuals whose morphology corresponds to *M. occidentale*. This species has received little attention since its description by Holthuis. With the type locality in Guatemala, it is known from El Salvador, Costa Rica and Panama (Holthuis, 1950, 1952; Vega et al., 2006; Rólier-Lara and Wehrtmann, 2011). In Mexico, *M. occidentale* has been reported from the mainland Pacific slope in four states, Sinaloa (Hendrickx et al., 1983; Wicksten, 1983, 1989; Wicksten and Hendrickx, 1992, 2003), Nayarit (Guzmán Arroyo et al., 2009), Guerrero (Román-Contreras, 1991) and Oaxaca (Martínez Guerrero, 2007; Villalobos-Hiriart et al., 2010).

The aim of this study is to contribute to the systematics of *M. occidentale* by two approaches. First, we review its geographical distribution in Mexico. For this phase, we made an extensive field collection along a great part of the Mexican Pacific slope in eight states, from Baja California Sur in the north, to Guerrero in the south, and we prepared a taxonomic morphological revision of both the material obtained in the field and the material deposited in two Mexican scientific collections. Second, we performed molecular genetic analysis with newly generated fragments of the mitochondrial genes 16S rRNA (16S) and cytochrome oxidase I (COI) to determine whether individuals from the peninsula belong to the same entity found along the Pacific slope of mainland Mexico or whether they form a distinct lineage. The results indicated the presence of the same genetic entity morphologically identified as *M. occidentale* in both regions. Thus, we present a systematic account for this species that includes a taxonomic treatment of the studied populations and a report of their genetic identity and relationships. Further, we discuss the probable scenarios that explain the presence of *M. occidentale* on the peninsula.

MATERIALS AND METHODS

Field Collections

We collected *Macrobrachium* with hand nets and casting nets. At most of the sites, we recorded water temperature, total dissolved solids (TDS), and pH (EC300, pH100, YSI, Yellow Springs, OH, USA). Geographic position of each site was determined with a GPS unit. The specimens were fixed in 100% ethanol and deposited in the Colección de Crustacea at Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIB).

Material Examined

Material examined is organized according to the country, political state, drainage basin, name of the site, collection date, senior collector's name, catalog code, number of males and females that were revised, number of individuals used for DNA analysis shown between brackets, and total length for *M. occidentale* and carapace length for other species. Nomenclature of drainage basins is that of the Mexican federal classification published by the Comisión Nacional del Agua (available online at [http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/Contenido/Documentos/SINA/TM\(Cuencas_Hidrologicas\).xls](http://www.conagua.gob.mx/CONAGUA07/Contenido/Documentos/SINA/TM(Cuencas_Hidrologicas).xls)).

Macrobrachium americanum Bate, 1868.—MEXICO: BAJA CALIFORNIA SUR: Las Pocitas-San Hilario basin: Rancho Las Cuevas, 29.05.2010, A. Maeda, CIB 1189, 2 females (21.1 and 22.5 mm); La Cuchilla, 29.5.2010, A. Maeda, CIB 1190, 2 males (38.3 and 46.1 mm); Santa Rita basin: San Pedro de la Presa, 13.06.2011, A. Maeda, CIB 1191, 1 male (30.4 mm), 1 female (18.7 mm); Santa Maria de Toris, 23.05.2010, A. Maeda, CIB 1192, 2 males (21.1 and 21.9 mm); Todos Santos basin: Canales Todos Santos, 28.11.2006, J. Salcido, CIB 1038, 1 male (39.5 mm). OAXACA: Río Verde basin: Río Viejo, 10.10.2008, J. Bautista, CIB 1063, 1 male (51.5 mm), 10.05.2008, CIB 1060, 1 female (40.8 mm).

Macrobrachium digueti (Bouvier, 1895).—MEXICO: BAJA CALIFORNIA SUR: San José del Cabo basin: Boca de la Sierra, 08.09.2004, L. Hernández, CIB 801, 1 male (32.8 mm); Todos Santos basin: La Poza, Todos Santos, 18.11.2008, J. Salcido, CIB 1104, 1 male (28.8 mm); Santa Rita basin: San Pedro de la Presa, 10.06.2011, G. Talamantes, CIB 1103, 1 male (40.1 mm). NAYARIT: Río Ameca-Ixtapa B basin: El Colomo, 03.08.2003, L. Hernández, CIB 866, 1 male (34.2 mm), 1 female (27.4 mm). JALISCO: Río Purificación basin: La Huerta, 07.05.2011, A. Maeda, CIB 1111, 1 male (36.8 mm). GUERRERO: Río Coyuca 2 basin: Vado Aguas Blancas, Río Coyuca, 11.05.2011, A. Maeda, CIB 1114, 1 male (30.3 mm).

Macrobrachium hobbsi Nates and Villalobos, 1990.—MEXICO: BAJA CALIFORNIA SUR: La Purísima basin: San Isidro, 19.07.2004, L. Hernández, CIB 1148, 1 male (31.5 mm), 1 female (54.0 mm); Santa Rita basin: San Pedro de La Presa, 30.05.2004, L. Hernández, CIB 821, 1 male (28.9 mm); Río Ameca-Ixtapa B basin: El Colomo, Bahía Banderas, 05.05.2011, A. Maeda, CIB 1183, 1 male (22.4 mm). OAXACA: Río Verde basin: Río Viejo, J. Bautista, 09.07.2008, CIB-1187, 1 male (22.5 mm), 1 female (24.1 mm).

Macrobrachium michoacanus Nates and Villalobos, 1990.—MEXICO: BAJA CALIFORNIA SUR: Todos Santos basin: La Poza, Todos Santos, 18.11.2008, H. García, CIB 1117, 1 female (64.6 mm); Pescaderos basin: San Pedrito, 12.09.2006, A. Maeda, CIB 1121, 1 male (37.1 mm). GUERRERO: Río Coyuca 2 basin: Vado Aguas Blancas, Río Coyuca, 11.05.2011, A. Maeda, CIB 1130, 1 male (63.8 mm).

Macrobrachium occidentale Holthuis, 1950.—MEXICO: BAJA CALIFORNIA SUR: Santa Rita basin: Oasis Santa María de Toris, 03.07.2011, A. Maeda, CIB 1007, 3 (2) males (55.9 to 59.3 mm); San Pedro de La Presa, 13.06.2011, A. Maeda, CIB 1020, 5 (2) males (44.6 to 67.9 mm), 2 females (47.0 and 67.3 mm); Las Pocitas-San Hilario basin: Rancho Las Cuevas, 26.06.2009, A. Maeda, CIB 1004, 7 (7) males (68.0 to 91.3 mm); La Cuchilla, 26.06.2011, A. Maeda, CIB 1021, 5 (2) males (46.9 to 53.7 mm), 7 females (33.1 to 55.2 mm); Todos Santos basin: Canales Todos Santos, 19.11.2008, H. García, CIB 1003, 1 male (23.6 mm), 2 juveniles (25.7 mm); Plutarco E. Calles basin: Las Vinoramas, 20.11.2008, H. García, CIB 1008, 2 (2) males (22.9 and 32.1 mm); El Chucarro, 20.11.2008, H. García, CIB 1006, 7 (3) males (27.7 to 44.9 mm), 5 (2) females (26.1 to 46.9 mm); San Venancio, 20.11.2008, H. García, CIB 1005, 4 (4) males (24.1 to 41.7 mm); San José del Cabo basin: Oasis Santa Rosa, 17.05.2007, E. Calvillo, CIB 1022, 1 male (40.76 mm). SONORA: Río Mayo 3 basin: Echoropo, Huatabampo, 22.04.2011, G. Murugan, CIB 1009, 2 (2) males (34.5 and 43.5 mm), 3 (3) females (40.2 to 54.8 mm). SINALOA: Río Sinaloa 2 basin:

- Dique, Sinaloa de Leyva, 25.04.2011, G. Murugan, CIB 1010, 1 (1) female (16.5 mm), 2 (1) chelas; Vado Guasave, Río Sinaloa, 26.04.2011, G. Murugan, CIB 1023, 1 male (22.2 mm); Río Elota basin: Puente El Roble, La Cruz de Elota, 28.04.2011, G. Murugan, CIB 1011, 2 (2) males (80.4 and 87.6 mm), 1 chela; Puente La Cruz de Elota, 28.04.2011, G. Murugan, CIB 1012, 1 (1) male (60.4 mm); Río Quelite 2 basin: Arroyo San Pablo, 25.11.2003, A. V. Derheiden, CNCR 25064, 1 male (59.7 mm); Río Presidio 2 basin: Villa Unión 2, 02.05.2011, G. Murugan, CIB 1014, 2 (2) males (18.2 and 39.3 mm), 1 (1) female (17.9 mm), 2 (2) juveniles (14.8 and 25.2 mm); Estero Colonias Espejos and Urías, Mazatlán, 19.10.1940, D. Peláez, CNCR 247, 2 males (67.5 and 68.6 mm); Río Baluarte 2 basin: El Rosario, Puente Río Baluarte, 30.04.2011, G. Murugan, CIB 1015, 12 (1) males (23.9 to 69.1 mm), 21 (4) females (23.2 to 60.3 mm), 2 juveniles (8.6 and 11.3 mm); El Rosario, 03.05.2011, G. Murugan, CIB 1013, 2 (2) males (30.2 and 31.8 mm). NAYARIT: Río Huaynamota basin: Río Huaynamota, Las Adjuntas, 08.06.1991, A. Cantú, CNCR 11472, 7 males (58.5 to 93.1 mm), 5 females (47.1 to 80.2 mm); 19.03.1992, A. Cantú, CNCR 11853, 3 males (23.3 to 48.1 mm), 6 females (35.4 to 68.7 mm); 27.04.1992, P. Cervantes, CNCR 11838, 1 male (59.5 mm), 2 females (28.0 and 47.2 mm); Río Huaynamota, 500 m Las Adjuntas, 09.06.1991, A. Cantú, CNCR 13360, 1 male (74.4 mm), E. Lira, CNCR 11480, 1 male (90.4 mm); 19.11.1991, J. L. Villalobos, CNCR 11747, 2 males juveniles; 20.03.1992, J. L. Villalobos, CNCR 11855, 2 males (51.8 and 77.0 mm), 1 female (46.2 mm); 28.04.1992, A. Cantú, CNCR 11840, 1 male (55.0 mm), 3 females (43.9 to 71.3 mm); Río Huaynamota, Los Sabinos, 01.04.1991, J. L. Villalobos, CNCR 11212, 2 males (67.6 and 77.9 mm), 2 females (51.9 and 63.8 mm); 10.04.1991, J. L. Villalobos, CNCR 11215, 4 males (40.9 to 83.9 mm); 11.04.1991, J. L. Villalobos, CNCR 11211, 3 females (38.5 to 42.4 mm); 11.06.1991, A. Cantú, CNCR 11476, 1 male (55.5 mm), 4 females (58.6 to 65.7 mm), CNCR 13358, 1 male (56.4 mm), CNCR 13359, 4 females (44.6 to 54.4 mm); 19.01.1992, A. Cantú, CNCR 11756, 1 male (76.7 mm), CNCR 11923, 1 female (14.4 mm); 17.03.1992, J. L. Villalobos, CNCR 11832, 5 males (35.3 to 81.4 mm), 5 females (47.7 to 69.6 mm); 22.04.1992, A. Cantú, CNCR 11837, 1 male (90.6 mm); Río Huaynamota, Los Sabinos, 300 m Carrito Aforador, 18.03.1992, J. L. Villalobos, CNCR 11852, 1 male (85.6 mm), 1 female (58.7 mm); Playa de Golondrinas, 12.04.1991, H. Espinoza and C. Rosales, CNCR 11207, 1 male (110.1 mm); Río Santiago 4 basin: Colorado de La Mora, 12.04.1991, A. Cantú, CNCR 11206, 2 males (61.8 and 72.6 mm), 3 females (36.1 to 46.0 mm); 21.05.1991, C. Rosales, CNCR 11500, 2 males (68.0 and 82.9 mm); 25.09.1991, A. Cantú, CNCR 11549, 1 male (82.1 mm); 21.11.1991, J. L. Villalobos, CNCR 11932, 1 male (31.2 mm), 3 females (26.2 to 31.5 mm). 15.06.2009, C. Galicia, CNCR 11483, 1 female (74.6 mm); Río Ameca Ixtapa B basin: Canal El Colomo, Bahía Banderas, 05.05.2011, G. Murugan, CIB 1016, 3 (3) males (40.1 to 47.4 mm), 2 (2) females (33.9 and 58.2 mm). JALISCO: Río Cuale basin: Río Horcones, 20 km S Puerto Vallarta, Tuito, 03.1992, A. Novelo, CNCR 13374, 2 males (34.8 and 38.9 mm), 1 female (37.2 mm); Río Cuitzmala basin: Río Cuitzmala, Chamela, 02.04.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3544, 1 male (73.7 mm); Río Ayotitlán, Sierra de Manantlán, 03.04.1987, P. Schmidtsdorf, CNCR 7659, 2 males (40.7 and 70.7 mm); Río Ayotitlán, Las Juntas, Río Agua Mala, Sierra de Manantlán, 03.04.1987, P. Schmidtsdorf, CNCR 7819, 4 males (67.4 to 92.0 mm), 2 females (46.3 and 51.9 mm); Río Cuitzmala, km 43 Melaque-Puerto Vallarta, 30.01.1984, J. L. Villalobos, CNCR 20712, 6 females (38.0 to 59.8 mm); 31.01.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3126, 5 males (37.1 to 54.9 mm), 20 females (34.1 to 59.5 mm); J. C. Nates, CNCR 3128, 6 males (33.0 to 43.5 mm), 16 females (38.5 to 58.1 mm); 02.04.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3487, 8 males (31.1 to 43.0 mm), 12 females (30.6 to 60.6 mm); 29.01.1986, J. C. Nates, CNCR 13054, 1 female (48.5 mm); San Nicolás, Melaque-Puerto Vallarta, La Huerta, 07.04.1987, J. C. Nates, CNCR 13308, 1 male (25.8 mm), 1 female (36.2 mm); Río Cuitzmala, 04.02.1983, J. L. Villalobos, CNCR 22270, 5 males (33.5 to 52.0 mm), 2 females (43.2 and 51.0 mm); 06.04.1987, E. Lira, CNCR 7678, 1 male (91.6 mm), 2 females (54.9 and 64.1 mm); Río Cuitzmala, 3 km Venustiano Carranza, La Huerta, 06.04.1987, P. Schmidtsdorf, CNCR 7641, 1 male (37.3 mm), 1 female (34.9 mm); Río Purificación basin: Zenzontla, Sierra de Manantlán, 02.04.1987, P. Schmidtsdorf, CNCR 7651, 1 male (46.4 mm). Río Purificación, La Huerta, 07.05.2011, G. Murugan, CIB 1017, 9 (5) males (58.9 to 72.6 mm); CIB 1018, 2 (1) males (45.3 and 65.9 mm), 4 (4) females (30.2 to 37.4 mm). COLIMA: Río Armería basin: Potrero Las Juntas, 3 km SE Pueblo Juárez, 23.06.1986, R. Navarro, CNCR 5898, 1 male (89.8 mm), 1 female (91.4 mm); Presa El Seis, 9 km W Colima, 15.12.1973, S. Contreras, UANL, 14 males juveniles. MICHOACÁN: Río Bajo Balsas basin: Río Popoyuta, 30.07.1984, J. C. Nates, CNCR 3553, 1 male (39.9 mm); 30.12.1989, J. C. Nates, CNCR 3551, 6 males (33.2 to 44.3 mm); La Villita, Michoacán-Guerrero, 30.07.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3546, 1 male (81.4 mm); Río Chucutitán, 25.07.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3577, 1 male (45.3 mm); Río Mexcaltitlán, junto Barra, 31.07.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3576, 3 males (30.2 to 41.9 mm), 1 female (38.7 mm). GUERRERO: Río Petatlán 2 basin: Río Murga, Murga, 17 km NE Petatlán, 19.08.1980, J. L. Villalobos, CNCR 2653, 1 female (53.7 mm), J. L. Villalobos, CNCR 2683, 2 males (74.2 and 75.5 mm); 11.09.1981, J. L. Villalobos, CNCR 13032, 1 female (54.5 mm); 28.07.1984, J. L. Villalobos, CNCR 3539, 15 males (40.2 to 75.7 mm), 4 females (43.0 to 49.1 mm), J. L. Villalobos, CNCR 13396, 1 male (54.8 mm); Río Atoyac 2 basin: Río Verde, Vallecito de Zaragoza, Puebla, 03.08.1984, Pepe y Paramillo, CNCR 3542, 2 males (42.0 and 42.6 mm), 6 females (32.8 to 66.9 mm); Río Atoyac, Atoyac de Álvarez, 07.04.2007, C. Ortiz, UANL, 2 males (70.3 mm); Río Coyuca 2 basin: Río Coyuca, Vado Aguas Blancas, Coyuca de Benítez, 11.05.2011, G. Murugan, CIB 1019, 2 (1) pereionipods; Aguas Blancas, 15 km NW Aguas Blancas, 20.08.1980, J. L. Villalobos, CNCR 2621, 2 females (48.2 and 60.4 mm), J. L. Villalobos, CNCR 2630, 1 male (72.2 mm), 3 females (50.9 to 56.4 mm); Río Papagayo 3 basin: Río Papagayo, CFE La Venta, 24.06.1988, L. Márquez, CNCR 10112, 2 males (82.6 and 84.4 mm), 1 female (59.6 mm), L. Márquez, CNCR 10117, 3 males (45.3 to 48.4 mm), 2 females (49.7 and 73.1 mm), M. Gómez, CNCR 10126, 3 males (35.1 to 44.1 mm), 9 females (33.2 to 61.4 mm); Río Pinola and Río Tonalá, 18.12.1987, J. P. Gallo, CNCR 8778, 1 male (42.0 mm); Río Papagayo 4 basin: Tres Palos, Acapulco, 28.07.1984, CNCR 13646, 3 males (48.6 to 57.3 mm), 1 female (62.9 mm). OAXACA: Río Verde basin: El Carnero, Chatañu, 24.11.2007, J. Bautista, CIB 1001, 1 (1) male (48.8 mm), 5 (2) juveniles (8.7 to 11.5 mm); Río Viejo, 05.2008, J. Bautista, CIB 1002, 1 (1) female (82.3 mm); Río Zimatán 1 basin: Río Grande before junction to Río Jicara, Merced del Potrero, San Miguel del Puerto, 15.01.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24734, 1 male (67.9 mm), 12.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24798, 2 females (50.9 and 61.5 mm); Río Zimatán 2 basin: Río Zimatán, Santa María Petatengo, Huatulco, 07.09.2000, M. A. Casariego, CNCR 18891, 1 male (69.8 mm), 1 female (84.6 mm); Río Zimatán, bridge Huatulco-Salina Cruz, San Miguel del Puerto, 13.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24810, 1 male (32.8 mm), 26.10.2007, J. L. Villalobos, CNCR 25098, 1 male (26.9 mm); Río Copalita 2 basin: Río Ayuta, Huatulco, 07.09.2000, M. A. Casariego, CNCR 18892, 2 females (34.8 and 48.3 mm); Río Copalita, Las Hamacas, bridge Huatulco-San Miguel del Puerto, 10.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24777, 1 male (40.7 mm); 24.10.2007, J. L. Villalobos, CNCR 25031, 2 males (45.2 and 48.3 mm), 2 females (26.2 and 34.7 mm); 12.06.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24964, 14 males (67.1 to 95.2 mm), 5 females (79.2 to 89.5 mm); Río Copalita, bridge Huatulco-Salina Cruz, Santa María Huatulco 17.01.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24758, 1 male (39.5 mm), 1 female (44.5 mm), 13.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24820, 3 males (32.9 to 34.7 mm), 6 females (31.6 to 51.8 mm); Río Copalita 1 basin: Junction Río Copalita-Río Yuviaga, San Miguel del Puerto, 16.01.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24744, 1 male (83.3 mm); Río Yuviaga, San Miguel del Puerto, 13.06.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24978, 4 males (67.4 to 88.1 mm), 3 females (69.5 to 76.5 mm); Las Brisas de Copalilita, Río Copalita, San Miguel del Puerto, 10.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24783, 1 female (54.2 mm); Río Tequisistlán basin: Río Tequisistlán, 74.5 km Tehuantepec, 28.12.1955, A. Villalobos Figueroa, CNCR (IB/CC) 246, 1 male (32.5 mm), 4 females (17.2 to 22.4 mm); Río Tehuantepec 2 basin: Presa de Mistequilla, Tehuantepec, 19.12.1955, A. Villalobos Figueroa, CNCR (IB/CC) 253, 7 males (23.1 to 29.9 mm), 27 females (23.0 to 29.9 mm); Río Coyula basin: Río Coyula, Arroyo Magdalena, Rancho Hagia-Sophia, Santa María Huatulco, 13.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24838, 2 females (38.5 and 47.6 mm); 15.06.2007, J. L. Villalobos, CNCR 25022, 2 males (51.1 and 57.1 mm), 1 female (48.9 mm); Río Coyula, bridge Huatulco-Salina Cruz, Santa María Huatulco, 17.01.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24765, 3 females (40.9 to 59.1 mm), 13.04.2007, J. L. Villalobos, CNCR 24829, 1 male (39.2 mm), 15.06.2007, J. L. Villalobos, CNCR 25013, 3 males (25.1 to 39.9 mm), 1 female (31.0 mm). CHIAPAS: Laguna Mar Muerto C basin: Río Lagartero, Arriaga, 30.07.1983, J. L. Villalobos, CNCR 13050, 1 female (54.6 mm); Río Huixtla basin: Río Vado Ancho, Villa de Colmaltitlán, 20.12.1971, C. Martínez Palacios, CNCR (IB/CC) 248, 4 males (15.2 to 31.7 mm), 2 females (20.6 and 21.2 mm); 24.07.1971, C. Martínez Palacios, CNCR (IB/CC) 249, 1 male (27.2 mm); Poza Silva, Río Vado Ancho, Villa de Colmaltitlán, 29.07.1971, C. Martínez Palacios, CNCR 255, 2 males (34.9 and 73.9 mm). COSTA RICA: Río

Térraba basin, MZUCR 29651, 1 male (CL = 21 mm), and 1 female (CL = 25 mm).

Macrobrachium olfersii (Wiegmann, 1836).—MEXICO: BAJA CALIFORNIA SUR: Todos Santos basin: Todos Santos, 26.11.2004, L. Hernández, CIB 836, 2 males (32.1 and 27.9 mm), 1 female (23.3 mm); La Poza, Todos Santos, 18.11.2008, H. García, CIB 1133, 1 male (27.5 mm). SINALOA: Río Presidio basin 2: Río Presidio, Villa Unión, 02.05.2011, G. Murugan, CIB 1029, 7 males (16.6 to 25.0 mm). OAXACA: Río Verde basin: Río Viejo, 09.07.2008, J. Bautista, CIB 1147, 4 males (16.6 to 19.0 mm).

Macrobrachium tenellum (Smith, 1871).—MEXICO: BAJA CALIFORNIA SUR: Las Pocitas-San Hilario basin: Santa Fe, 29.05.2010, A. Maeda, CIB 1193, 2 males (23.5 and 42.2 mm), 3 females (22.8 to 44.2 mm); Santa Rita basin: Agua de León, 03.07.2011, A. Maeda, CIB 1194, 2 males (27.1 and 51.8 mm), 3 females (24.5 to 46.3 mm); Santa Agueda basin: Santa Rosalía, 17.09.2010, A. Maeda, CIB 1068, 1 male (26.7 mm). SONORA: Río Mayo 3 basin: Primavera, Huatabampo and Jarupa, 22.04.2011, G. Murugan, CIB 1074, 4 male (28.5 to 54.2 mm), 1 female (38.6 mm). GUERRERO: Laguna de Coyuca: 11.05.2011, A. Maeda, CIB 1096, 5 males (21.9 to 41.0 mm). OAXACA: Río Verde basin: Río Verde (Río Viejo), 23.07.2008, J. Bautista, CIB 1099, 5 males (49.0 to 60.2 mm).

Taxonomic Morphological Revision

We made a morphological revision of specimens collected in the field and previously deposited in the Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNCR), the Colección Carcinológica, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León Mexico (UANL), and the Museo de Zoología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica (MZUCR). In the laboratory, the specimens that we collected were sorted according to gender. Males were distinguished by the presence of the appendix masculina on the second pleopods and confirmed by the morphology of the thoracic sternite 8 (T8) (see Results: additional taxonomic morphological characters). A digital caliper (700-113, Mitutoyo, Kawasaki, Japan), was used for measuring total length (tip of rostrum to posterior end of telson), carapace length (CL) (tip of rostrum to posterior dorsal margin of carapace), length and height of merus, carpus, and propodus (palm), and length of dactylus of the larger chela of the second pair of pereopods. The number of teeth on both margins of the rostrum was also recorded. Specimens were revised and determined as *M. occidentale*, following the descriptions and keys for the species of *Macrobrachium* by Holthuis (1950, 1952), Wicksten (1989), Hendrickx (1995), and Hernández et al. (2007). Anatomical nomenclature used in this work is according to Holthuis (1952), McLaughlin (1980) and Hernández et al. (2007). We included revision of additional characters, such as the inferior orbit shape, bec ocellaire, epistome, thoracic sternite 4 (T4), thoracic sternite 8 (T8), and pre-anal carina on inter-uropodal sclerite, as proposed by Short (2004). For comparative purposes, the shape of T4 in adults of other species (*M. americanum*, *M. digueti*, *M. hobbsi*, *M. michoacanus*, *M. olfersii* and *M. tenellum*) found in Mexico and Costa Rica was analysed. A database containing all morphometric and meristic data was deposited at CIB.

Molecular Analysis

Molecular analysis was used to characterize the genetic identity of *Macrobrachium occidentale* and define whether the individuals from the peninsula that were morphologically identified belonged to the same entity found along the mainland coast of Mexico or whether they form a distinct molecular lineage by using fragments of the 16S and COI mitochondrial genes. In the GenBank, sequences of 16S and COI genes of *M. occidentale* were not available. We obtained sequences from 30 individuals from the peninsula and 41 from the mainland (see Material examined). The genetic identity of these individuals was determined through the definition of the haplotypes. The two geographical groups (peninsula and the mainland) were compared through analyses of their haplotypic diversity, population structure, and demography. Additionally, phylogenetic analyses with some selected freshwater shrimp from the American continent were performed to test the monophyly and species status of the studied populations.

DNA Extraction, Amplification and Sequencing

DNA was extracted from muscle tissue using Genra Puregene kit (Qiagen). A fragment of 16S was amplified with primers 1471B and 1472B (Liu et al., 2007) under the cycling conditions: initial denaturation at 94°C for 4 minutes, 35 cycles of denaturation at 94°C for 30 seconds, annealing at 53°C for 30 seconds, extension at 72°C for 40 seconds, and a final extension

at 72°C for 5 minutes. Using the same cycling conditions, the COI fragment was also amplified with primers COI-a and COI-f (Palumbi and Benzie, 1991). Amplified products were sequenced with forward primers, and a few samples were sequenced in both directions to verify the accuracy of the sequences. Sequences were edited using DNA Baser 3.5 and aligned with Clustal X (Thompson et al., 1997) under default settings. Sequences were deposited in GenBank under accession numbers KF636829-KF636970.

Haplotypic Diversity, Population Structure and Demography

Number of polymorphic sites (s), nucleotide diversity (π), number of haplotypes (h) and haplotype diversity (H) were calculated with DnaSP 5.10 (Librado and Rozas, 2009). Genetic distances (uncorrected p -distance) among the haplotypes were calculated using Molecular Evolutionary Genetics Analysis 5 (Tamura et al., 2011). To examine the distribution of haplotypes among populations, a median-joining haplotype network for each gene was constructed with the program Network 4.6 (available online at <http://www.fluxus-engineering.com>) (Bandelt et al., 1999). We performed a hierarchical analysis of molecular variance (AMOVA) of the combined 16S and COI sequence data of specimens from four drainage basins of the peninsula as one group and specimens from nine of the mainland basins as another group, using Arlequin 3.5 (Excoffier and Lischer, 2010) to assess distribution of genetic variation. The demographic history of populations was examined with mismatch distributions based on the observed and simulated differences among haplotypes (Slatkin and Hudson, 1991; Roger and Harpending, 1992) in the Arlequin and DnaSP.

Phylogenetic Analysis

Using combined data of fragment sequences of 16S and COI genes, the phylogenetic relationship of *M. occidentale* (using haplotypes that showed the wider range of genetic distances) with other selected freshwater shrimp species from the American continent (Pileggi and Mantelatto, 2010; Rossi and Mantelatto, 2013) (see below) was analysed using maximum parsimony (MP) and maximum likelihood (ML) methods executed in PAUP* 4 beta 10 (Swofford, 2002) and Bayesian inference (BI) in MrBayes 3.2 (Ronquist et al., 2012). From the GenBank database, we included fragment sequences of 16S and COI of *M. acanthurus* (Wiegmann, 1836) (HM352444 and HM352485), *M. amazonicum* (Heller, 1862) (HM352443 and HM352488), *M. americanum* (HM352447 and HM352489), *M. brasiliense* (Heller, 1862) (HM352429 and HM352481), *M. carcinus* (Linnaeus, 1758) (HM352451 and HM352493), *M. crenulatum* Holthuis, 1950 (HM352463 and HM352498), *M. digueti* (Bouvier, 1895) (JQ805806 and JQ805903), *M. faustinum* (de Saussure, 1857) (JQ805809 and JQ805907), *M. heterochirus* (Wiegmann, 1836) (HM352454 and HM352494), *M. jelskii* (Miers, 1877) (HM352437 and HM352484) and *M. olfersii* (HM352458 and HM352497) as the ingroup and *Exopalaemon carinicauda* (Holthuis, 1950) (EF560650), *E. modestus* (Heller, 1862) (DQ194971 and AB235307) and *E. orientis* (Holthuis, 1950) (DQ194972 and AB235306) as the outgroup. Nucleotide substitution model for the combined data (16S-COI) was determined with jModelTest 2.1.3 (Darriba et al., 2012) and the best-fit model, based on the Bayesian Information Criterion (BIC), was selected to implement in the ML and BI. Branch support in the ML was evaluated by bootstrapping with 200 pseudo-replicates, while the BI was run for five million generations. In the BI, trees were sampled at every 1000 generations. A 50% majority rule consensus tree with posterior probabilities was generated after the elimination of burn-in trees. In the MP analysis, the heuristic search option with tree bisection and reconnection branch-swapping with 5000 bootstrapping and 100 random taxon additions per bootstrap were used to generate trees. For the MP and ML, we also generated a majority rule consensus tree.

Presentation of the Results

Geographical distribution data of *M. occidentale* in Mexico and its morphological and haplotypic identity are presented in a taxonomic account that includes: Name, author, and year of description of the family, genus, and species, species synonymy (restricted to Mexican material), type locality, diagnosis, additional taxonomic characters, haplotypic identity, distribution in Mexico, and general distribution. The morphological diagnosis is based on the species description by Holthuis (1952) and updated according to the morphological variations found in the Mexican material. In Table S1 of the supplementary material, that is part of the online edition of this journal, which can be accessed via <http://booksandjournals.brillonline.com/content/journals/1937240x>, we provide geographical information about the studied sites (from our field prospecting and from scientific collections), including available data of the water characteristics. Data on genetic identity and

geographical distribution of 16S and COI haplotypes from the peninsula and the mainland are presented in the section “Haplotypic diversity, population structure, and demographic history,” and data on the phylogenetic relationship of selected species are presented in the section “Phylogenetic analyses.”

RESULTS

Palaemonidae Rafinesque, 1815

Macrobrachium Bate, 1868

Macrobrachium occidentale Holthuis, 1950

(Figs. 1-4)

Macrobrachium occidentale Holthuis, 1950; Hendrickx et al., 1983; Wicksten, 1983, 1989; Wicksten and Hendrickx, 1992, 2003; Román-Contreras, 1991; Villalobos-Hiriart et al., 1993, 2010; Hendrickx, 1994, 1995; Martínez-Guerrero, 2007; Guzmán Arroyo et al., 2009.

Type Locality.—Río de los Esclavos, S of Cuilapa, Guatemala (Holthuis, 1950); holotype and types deposited at the U.S. National Museum (U.S.N.M. Cat. No. 84151) (Holthuis, 1952).

Diagnosis.—Rostrum narrow, straight or slightly curved downward (Fig. 1), it reaches the second joint and sometimes the basal part of the third joint of the antennular peduncle (Fig. 2D); upper margin bears 10 to 14 teeth, 4 to 7 of which are postorbital, lower margin bears 2 to 4 teeth; antennules and eyes are normal in shape. Second pereopods similar in shape but unequal in size in adult males (Fig. 2). Propodus elongate, twice as long as high, little compressed laterally; dorsal and right lateral sides of propodus and fixed finger with distinct spines (Figs. 1 and 2); ventral and inner sides of propodus and dactylus with small spines and tubercles (Fig. 2C); fingers of largest chela with narrow gap between cutting edges filled with plumose setae, and are about 2/3 of the length of the propodus, sometimes shorter; cutting edges with a row of 5 to 9 denticles similar in size; about 1/5 of the cutting edge near the tip of the fingers no denticles are present, but instead a blade-like crest is placed along the edge (Fig. 1). Carpus is about twice as long as high, and about 3/4 of the length of the propodus and as long or shorter than merus, while the merus is about twice as long as high, and about 3/4 of the length of the propodus. Ischium is about 2/3 of the length of the merus. Pleopods and uropods were normal in shape. Carapace length of largest male was 48.9 mm and largest female was 38.2 mm.

Additional Morphological Characters.—Shape of inferior orbit distinctly convex, moderately produced; bec ocellaire strongly developed with apex truncated (Fig. 3A-B); ocular cornea large and well pigmented with accessory pigment spot (Fig. 2D); epistome with lobes rounded; thoracic sternite 4 (T4) with well-developed median process showing two posterior separated protuberances and a small anterior central protuberance (Fig. 4A-D); thoracic sternite 8 (T8) in male with joined lobes and in female with widely-separated lobes (Fig. 3C-D); inter-uropodal sclerites with well developed preanal carina, normally with dorsal setae (Fig. 3E-F).

Haplotypic Identity.—Sequences of the mitochondrial genes 16S and COI were obtained from 71 individuals. Align-

ment of sequences was unambiguous with no indels in either gene. The 16S sequences of 479 bp length had 17 polymorphic sites (*s*), of which only four were parsimoniously informative. Haplotype analysis performed in the DnaSP 5.10 software yielded 17 haplotypes (*h*) for this gene. Their specific sequence is shown in Table S2 of the supplementary material, that is part of the online edition of this journal, which can be accessed via <http://booksandjournals.brillonline.com/content/journals/1937240x>. For COI, the 564 bp sequences had 22 parsimoniously informative sites from 65 polymorphic sites. The number of haplotypes found for this gene was 49, and their specific sequence is shown in Table S3 of the supplementary material, that is part of the online edition of this journal, which can be accessed via <http://booksandjournals.brillonline.com/content/journals/1937240x>. All polymorphic sites in the 16S are of the transition type, whereas 53 sites of COI are transition type and only seven of the remaining 12 sites are of the transversion type. One of the two transitions found in the first position of codons produced amino-acid substitutions.

Distribution in Mexico.—We studied 139 sites on the Pacific slope distributed among 62 drainage basins in 11 Mexican states (Table S1). Here, we report the first records of *M. occidentale* on the Baja California Peninsula. The species exhibits a broad distribution along the Mexican Pacific slope, from the southern part of the peninsula in the State of Baja California Sur to the State of Chiapas in southern Mexico, bordering Guatemala. Extensive field prospecting for *Macrobrachium* in the area indicate that the distribution of this species is not continuous, given a gap of records of about 2000 kilometers along the coastal plains of the northern part of the Gulf of California (Fig. 5). *M. occidentale* occurs in 10 Mexican states in 34 drainage basins (five on the peninsula and 29 on the mainland): BAJA CALIFORNIA SUR: First records for the state; specimens were collected from five drainage basins: Santa Rita, Las Pocitas-San Hilario, Todos Santos, and Plutarco E. Calles on the peninsular Pacific slope (western side of the peninsula), and San José del Cabo on the Gulf of California slope (eastern side of the peninsula). SONORA: Río Mayo 3 basin, first record for the state. SINALOA: Río Baluarte basin (Hendrickx et al., 1983; Wicksten, 1983, 1989; Wicksten and Hendrickx, 1992, 2003), and the first records for the basins of Río Sinaloa 2, Río Elota, Río Quelite 2, and Río Presidio 2. NAYARIT: Río Santiago (Guzmán Arroyo et al., 2009), and the first records for the basins of Río Huaynamota and Río Ameca Ixtapa B. JALISCO: First records for the state from the basins of Río Cuale, Río Cuitzmala, and Río Purificación. COLIMA: Río Armería basin, first record for the state. MICHOACÁN: Río Bajo Balsas basin, first record for the state. GUERRERO: Río Coyuca basin (Román-Contreras, 1991), and the first records for the basins of Río Petatlán 2, Río Atoyac 2, and Río Papagayo. OAXACA: La Ventosa (Martínez Guerrero, 2007), Río Coyula, Río Copalita, and Río Zimatán basins (Villalobos-Hiriart et al., 2010), and the first records for the basins of Río Verde, Río Tequisistlán, and Río Tehuantepec 2. CHIAPAS: First records for the state from the basins of Laguna Mar Muerto C, and Río Huixtla. Specimens were found in waters with TDS 0.12 to 1.28 g l⁻¹, at pH 8.0-8.3, and 22.5-34.2°C.



Fig. 1. Anterior part of body with larger chela of the second pair of pereiopods in left lateral view of adult males of *Macrobrachium occidentale*. A, Specimen from mainland Mexico, El Colomo, Río Ameca Ixtapa basin, Nayarit (CIB 1016), scale bar = 9 mm; B, Specimen from the Baja California Peninsula, San Pedro de la Presa, Santa Rita basin, Baja California Sur, Mexico (CIB 1020), scale bar = 14.5 mm. This figure is published in colour in the online edition of this journal, which can be accessed via <http://booksandjournals.brillonline.com/content/1937240x>.

General Distribution.—*Macrobrachium occidentale* is distributed along the Pacific slope of North America and Central America from the Baja California Peninsula to Panama (Fig. 5). Besides Mexico, the species has been recorded in Guatemala in Río de los Esclavos (Holthuis, 1950), and Río Naranjo and Río Guacalate (Holthuis, 1952); El Salvador in Río del Desague and Río Lempa (Holthuis, 1952); Costa Rica in Río Grande de Térraba (Rólier-Lara and Wehrtmann, 2011); and Panama in Boca de Pavarando (Holthuis, 1952) and Río Santa María, Río Cobre, Río La Villa, and Río Parita (Vega et al., 2006).

Haplotypic Diversity, Population Structure, and Demographic History

Neither of the two genes showed a distinct population structure. Single individuals represented the majority of the haplotypes: 82.4% in 16S and 87.8% in COI. Haplotype-sharing among the drainage basins and between the peninsula and the mainland were observed for both genes. In the 16S gene, the predominant 16S haplotype (Hap 13) was found in 53 individuals and occurred in all 13 drainage basins (Table 1). This haplotype formed the central node for star-like clusters

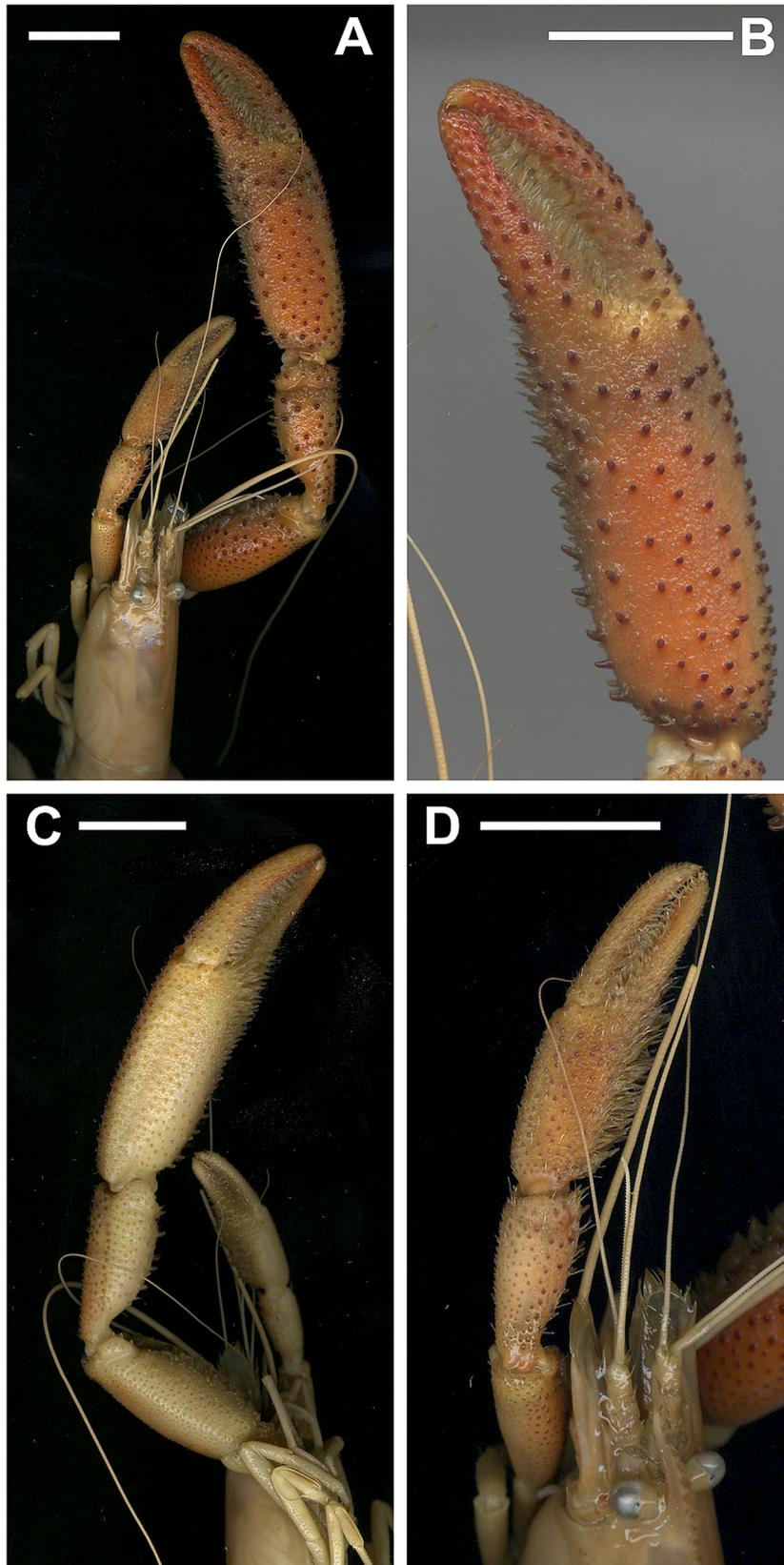


Fig. 2. Adult male of *Macrobrachium occidentale* from the Baja California Peninsula, Rancho Las Cuevas, Las Pocitas-San Hilario basin, Baja California Sur, Mexico (CIB 1004). A, Anterior part of body in dorsal view; B, Larger chela of the second pair of pereopods in right lateral view; C, Larger chela of the second pair of pereopods in ventral view; D, Smaller chela of the second pair of pereopods in left lateral view. Scale bars = 14 mm. This figure is published in colour in the online edition of this journal, which can be accessed via <http://booksandjournals.brillonline.com/content/1937240x>.

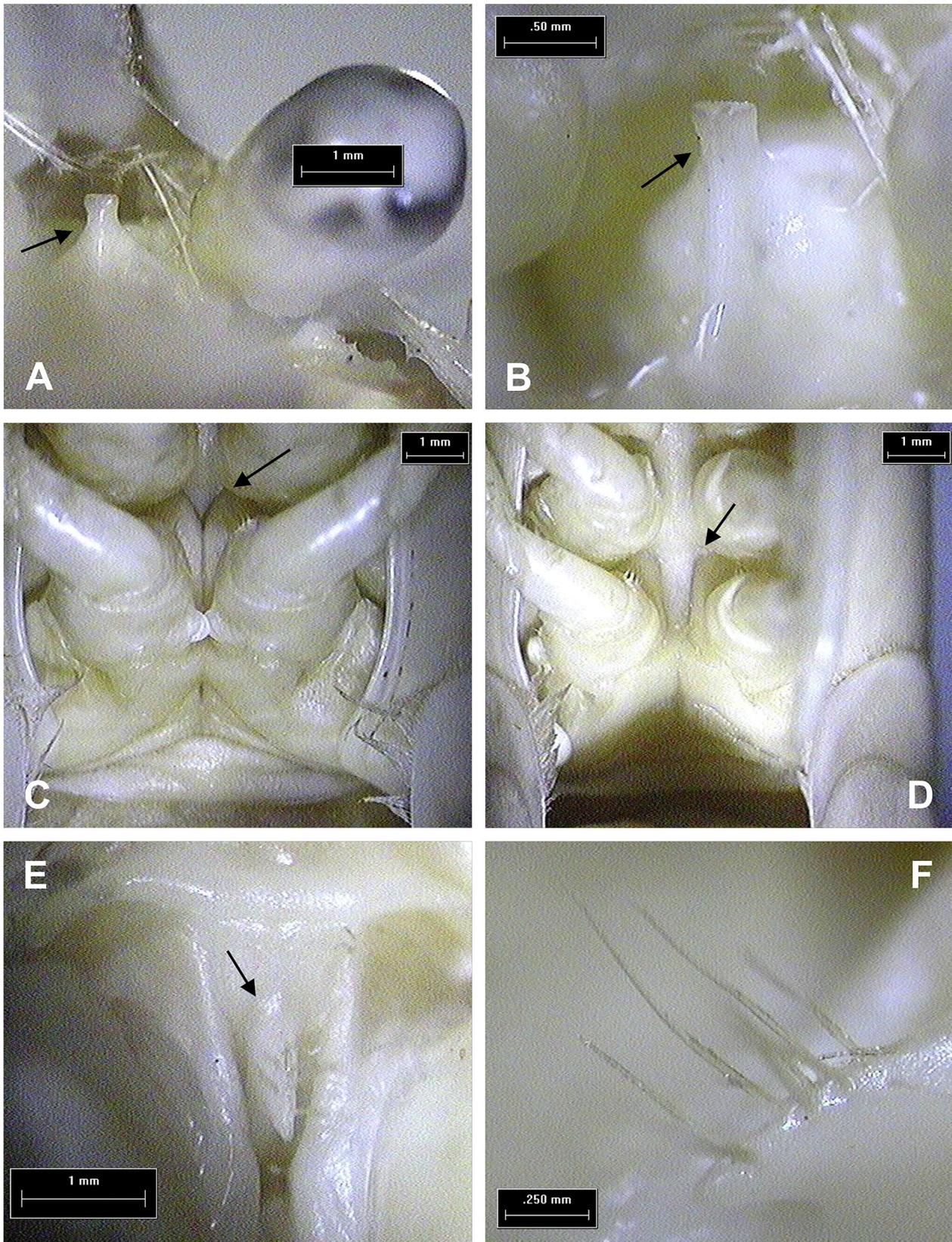


Fig. 3. Male and female of *Macrobrachium occidentale* from the Baja California Peninsula, San Pedro de la Presa, Santa Rita basin, Baja California Sur, Mexico (CIB 1020). A, Bec ocellaire with apex truncated from a male in anterior view; B, Magnified view from A; C, Thoracic sternite 8 (T8) of a male showing joined lobes in ventral view; D, Thoracic sternite 8 (T8) of a female showing widely separated lobes in ventral view; E, Inter-uropodal sclerite with well developed preanal carina of a male in ventral view; F, Preanal carina in left lateral view (from E) showing dorsal setae. This figure is published in colour in the online edition of this journal, which can be accessed via <http://booksandjournals.brillonline.com/content/1937240x>.

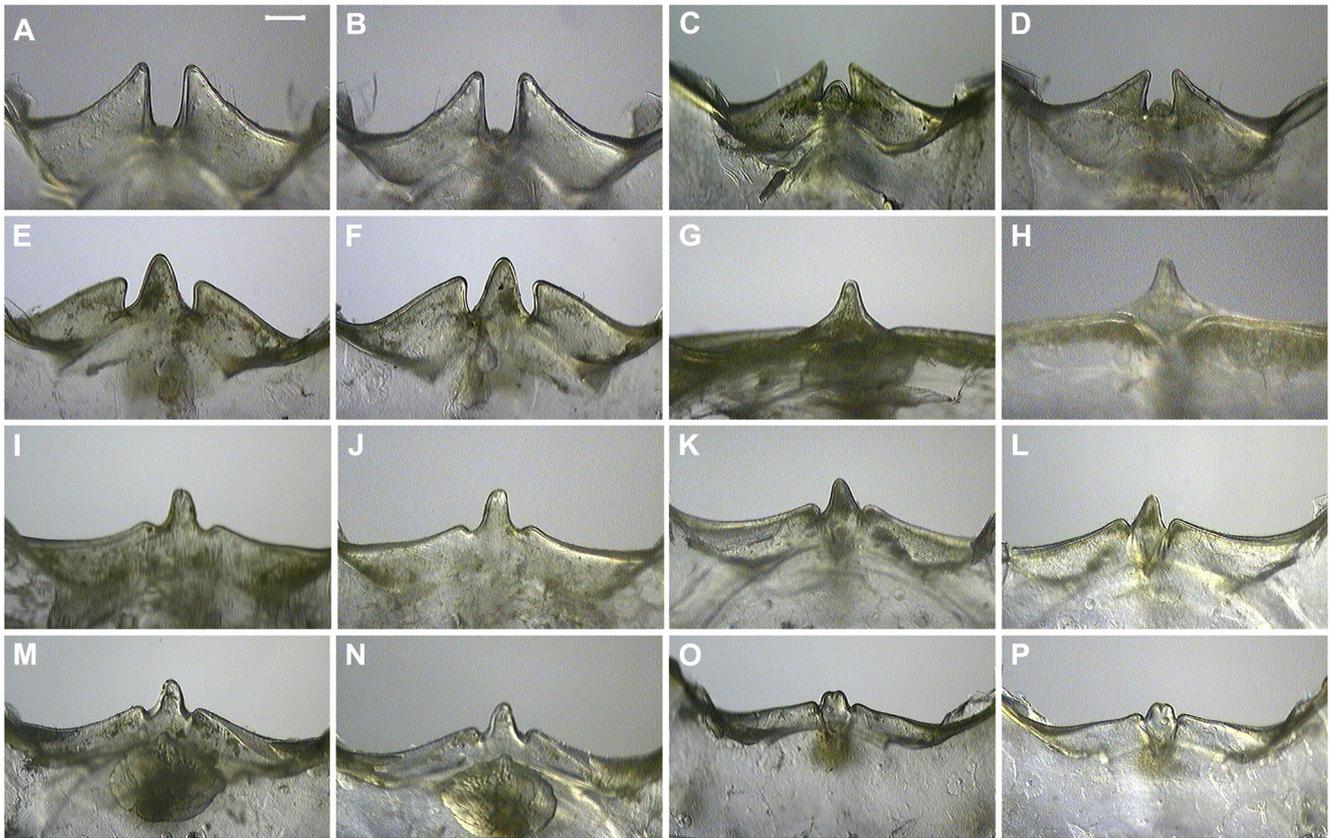


Fig. 4. Stereomicroscope photographs of thoracic sternite 4 (T4) of males of seven species of *Macrobrachium* from Mexico. A, C, E, G, I, K, M and O, in anterior view; B, D, F, H, G, L, N and P, in posterior view. A-D, *M. occidentale*: A-B, from Santa María Toris, Santa Rita basin, Baja California Sur (CIB 1007, CL = 24.9 mm); C-D, from La Huerta, Río Purificación basin, Jalisco (CIB 1018, CL = 20.8 mm). E-F, *M. americanum* from Rancho Huatamote, Las Pocitas-San Hilario basin, Baja California Sur (CIB 1024, CL = 27.5 mm). G-H, *M. tenellum* from La Poza, Todos Santos basin, Baja California Sur (CIB 1028, CL = 50.3 mm). I-J, *M. digueti* from La Poza, Todos Santos basin, Baja California Sur (CIB 1027, CL = 19.3 mm). K-L, *M. michoacanus* from Rancho Huatamote, Las Pocitas-San Hilario basin, Baja California Sur (CIB 1026, CL = 24.4 mm). M-N, *M. olfersii* from Villa Unión 2, Río Presidio 2 basin, Sinaloa (CIB 1029, CL = 25.2 mm). O-P, *M. hobbsi* from Rancho Huatamote, Las Pocitas-San Hilario basin, Baja California Sur (CIB 1025, CL = 19.2 mm). Scale bar = 0.25 mm. This figure is published in colour in the online edition of this journal, which can be accessed via <http://booksandjournals.brillonline.com/content/1937240x>.

in the median-joining haplotype network (Fig. 6). Another haplotype (H 17) was shared by two populations, at Todo Santos on the peninsula and Río Purificación on the mainland. From this haplotype, the haplotype 16 at Las Pocitas-San Hilario was derived. In the COI gene, the predominant COI haplotype 8 was found in individuals from eight of the 13 drainage basins (Table 2) and formed a central node for star-like clusters in the median-joining haplotype network (Fig. 7). COI haplotype 8 was shared by 14 individuals collected from the peninsula and the mainland (two basins of the peninsula and two basins from Sinaloa and one basin each from Sonora, Nayarit, Jalisco and Oaxaca on the mainland). COI haplotypes 1, 6 and 49 occurred in both geographic regions (Fig. 7). Haplotypes derived from the shared haplotypes were found in the peninsula and the mainland. For 16S, all haplotypes, except for one, differed by a single mutations step, whereas 1 to 5 mutations steps separated the COI haplotypes. Uncorrected pairwise distance between the 16S haplotype 13, the most common, and the others ranged from 0.21-0.63%. A maximum distance of 1.0% was observed between the 16S-haplotype 16 found at Plutarco E. Calles basin on the peninsula and 16S haplotypes 2 and 14 found in the Río Presidio 2 and Río Purificación basins on

the mainland. Uncorrected pairwise distance between COI haplotype 8, the most common, and the others ranged from 0.18-1.77%. A maximum distance of 2.5% was observed between COI haplotype 40 found in the Río Baluarte 2 basin on the mainland and COI haplotypes 13 and 18 found in the same Río Baluarte 2 and Río Ameca Ixtapa B basins on the mainland.

Haplotype diversity was high in COI ($H = 0.957$), compared to 16S ($H = 0.445$) because there were a large number of haplotypes detected in the COI. The nucleotide diversity was similar to the haplotype diversity by showing high values ($\pi = 0.00866 \pm 0.00062$) in comparison to 16S ($\pi = 0.00134 \pm 0.00029$). Within each region, COI haplotype diversity was high at all locations except Río Elota, which showed no haplotype diversity in both genes. In 16S, haplotype diversity was low in Río Ameca Ixtapa B, Río Baluarte 2, Río Mayo 3, and Río Purificación populations and, in addition to Río Elota, Río Verde also showed no haplotype diversity. The AMOVA of combined *M. occidentale* 16S and COI sequences from the peninsula and the mainland indicated the absence of genetic structure between the two geographical regions, among drainage basins within geographical regions and within

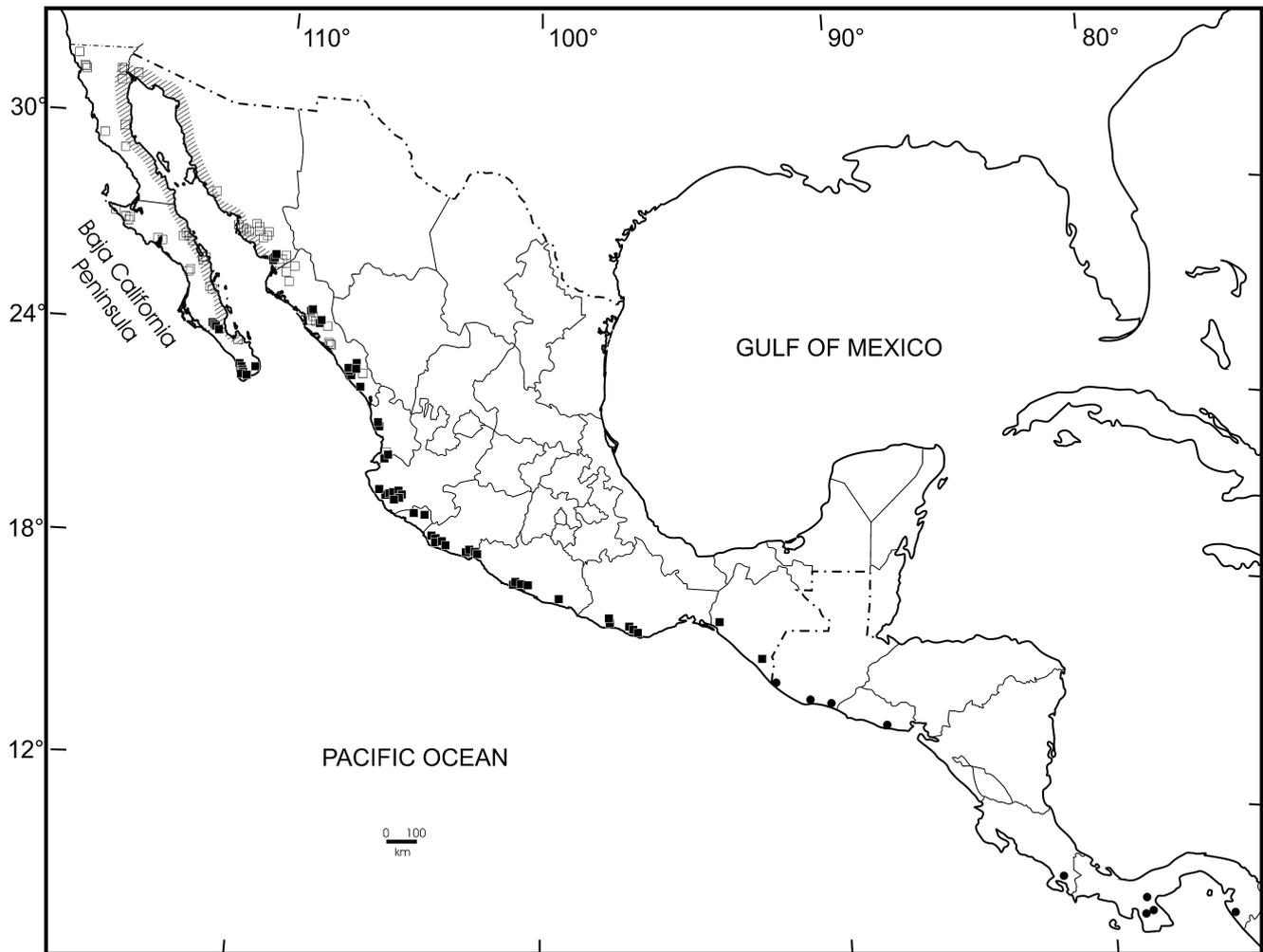


Fig. 5. Geographical distribution of *Macrobrachium occidentale*. Solid spheres represent records of the species in Central America. Solid squares represent records of the species in Mexico. Empty squares represent sampled areas without records of the species. Area with dashed lines show the disjunct distribution of the genus *Macrobrachium* along the coastal plains of the northern part of the Gulf of California (= Sea of Cortés).

drainage basins ($P > 0.05$) (Table 3). Highest percentage of variation (97.73%) was observed in *M. occidentale* within drainage basins compared to very low percentage of variation (0.41%) between the two regions (Table 3). Mismatch analyses (raggedness index) also supported a model of sudden populations expansion (Harpending's = 0.0066, $P > 0.05$) in a monomodal distribution curve (Fig. 8).

Phylogenetic Analyses

The three methods of phylogenetic analyses, MP, ML, and BI, performed with the combined data set showed no significant conflict ($P = 0.80$) in the partition homogeneity test (Farris et al., 1995) and indicated that sequences for *M. occidentale* formed a monophyletic group (Fig. 9). It was placed as a sister clade to *M. heterochirus*. Monophyly of this group was strongly supported (99-100%) by the three methods of the phylogenetic analyses. The *M. heterochirus*- and *M. occidentale*-groups formed a sister clade with six freshwater species, *M. americanum*, *M. carcinus*, *M. crenulatum*, *M. digueti*, *M. faustinum* and *M. olfersii*. This rela-

tionship was strongly supported by BI (100%), MP (71%) and ML (86%) (Fig. 9). In the ML and BI, we implemented the transversal model HKY + I + G, with base frequencies A = 0.3130, C = 0.2075, G = 0.1632, T = 0.3163, transition/transversion ratio 3.5252, and the gamma shape parameter 0.7500, which was selected, based on BIC in the jModeltest.

DISCUSSION

Morphology of *Macrobrachium occidentale*

The morphological diagnosis of the species is updated according to the variation of morphological characters of the Mexican material. The range of the number of teeth of the rostrum established by Holthius (1952) is extended from 10 to 14 in the dorsal carina, of which 4 to 7 are postorbital, and the ventral carina from 2 to 4. As described by Holthius (1952), the fingers of largest chela contain a row of 5 to 9 denticles that are similar in size and about 1/5 of the cutting edge; however, near the tip of the fingers, no denticles are present, but instead, there is a blade-like crest along the edge. Not previously mentioned, we report that

Table 1. Geographical distribution of 16S rDNA haplotypes (479-bp length) of *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950 obtained from 71 individuals, 30 from four drainage basins of the Baja California Peninsula and 41 from nine drainage basins of the mainland Pacific slope of Mexico distributed in the states of Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Guerrero and Oaxaca. The drainage basins from the peninsula are: SR = Santa Rita; LP-SH = Las Pocitas-San Hilario; TS = Todos Santos; PEC = Plutarco E. Calles. The drainage basins from the mainland are: RM = Río Mayo 3; RS = Río Sinaloa 2; RE = Río Elota; RP = Río Presidio 2; RB = Río Baluarte 2; RA-I = Río Ameca Ixtapa; RPU = Río Purificación; RCO = Río Coyuca 2; RV = Río Verde. The number of individuals for each haplotype found in the basins is indicated.

Haplotype	Baja California Peninsula				Sonora	Sinaloa				Nayarit	Jalisco	Guerrero	Oaxaca	Total number of individuals (basins)
	SR	LP-SH	TS	PEC	RM	RS	RE	RP	RB	RA-I	RPU	RCO	RV	
Hap 1					1									1 (1)
Hap 2								1						1 (1)
Hap 3		1												1 (1)
Hap 4		1												1 (1)
Hap 5										1				1 (1)
Hap 6									1					1 (1)
Hap 7								1						1 (1)
Hap 8	1													1 (1)
Hap 9				2										2 (1)
Hap 10				1										1 (1)
Hap 11				1										1 (1)
Hap 12			1											1 (1)
Hap 13	3	6	1	9	4	1	3	3	6	4	8	1	4	53 (13)
Hap 14											1			1 (1)
Hap 15		1												1 (1)
Hap 16				1										1 (1)
Hap 17			1								1			2 (2)

the shape of the inferior orbit is distinctly convex and shows consistency between sexes. The morphological characters, such as the bec ocellaire, epistome, thoracic sternites T4 and T8, and the pre-anal carina are for the first time described for *M. occidentale*. The consistency of these characters was also observed in a male and a female from Río Térraba, Costa Rica. To our knowledge, these structures have not been studied in any other Mexican species or in other species from the American continent. The bec ocellaire, a structure that has not been described in most species of *Macrobrachium* (Short, 2004) is strongly developed with a truncated apex in *M. occidentale* (Fig. 3A-B). The epistome in *M. occidentale* is divided into two anteriorly-rounded lobes, as present in many Australian *Macrobrachium* (Short, 2004). The T4 in Australian *Macrobrachium* is armed with a well-developed median process, but in some species can be greatly reduced or absent (Short, 2004). The characteristic shape of the T4 of *M. occidentale* is consistent between sexes and unique among the seven morphological species reported for the whole Pacific slope of Mexico; therefore, it is useful to have additional diagnostic characters for this species. In all revised material (adult males and females), the T4 is well-developed with a median process showing two posteriorly-separated protuberances and a small, anterior central protuberance (Fig. 4A-D). In *M. americanum*, it is well developed with a median process showing two posteriorly-separated protuberances and a larger anterior central protuberance (Fig. 4E-F); in *M. tenellum*, it is well developed with a median process showing a large anterior central protuberance (Fig. 4G-H). In the other species (*M. digueti*, *M. michoacanus*, *M. olfersii* and *M. hobbsi*), it is well developed and similar among them with a median process showing two, posteriorly separated, small

protuberances and a larger anterior protuberance (Fig. 4I-P). Regarding the morphology of the T8, Short (2004) reported that male Australian *Macrobrachium* has anterolateral lobes that can be well separated, narrowly separated, or contiguous postero-medially, but did not mention the morphology of this structure in females. The T8 in *M. occidentale* is a useful sexual dimorphic character, where the lobes are joined postero-medially in males, and widely separated in females (Fig. 3C-D). Short (2004) reports that the presence and morphology of the pre-anal carina in the inter-uropodal sclerite of 13 Australian *Macrobrachium*, only six bear such a developed structure; *M. occidentale* shows a well-developed preanal carina with dorsal setae in both sexes (Fig. 3E-F).

Molecular Identity and Geographical Distribution of *Macrobrachium occidentale*

The MP, ML and BI analyses with 16S and COI data sets confirmed the species status of *M. occidentale* (monophyletic group), and that together with *M. heterochirus*, formed a sister clade with the other six species analyzed (Fig. 9). No molecular evidences were found to support a hypothesis that the peninsular populations form a distinct lineage. The molecular genetic analyses demonstrated haplotype-sharing drainage basins between the two major geographic regions (peninsula and mainland; Tables 1 and 2). This indicates that the populations from both regions belong to the same genetic entity at the species level, morphologically identified as *M. occidentale*. These results support the notion that the geographical distribution of *M. occidentale* in its northern range extends to the southern parts of the peninsula and Sonora. This is the first report for the presence of the species in five states, completing the records from all

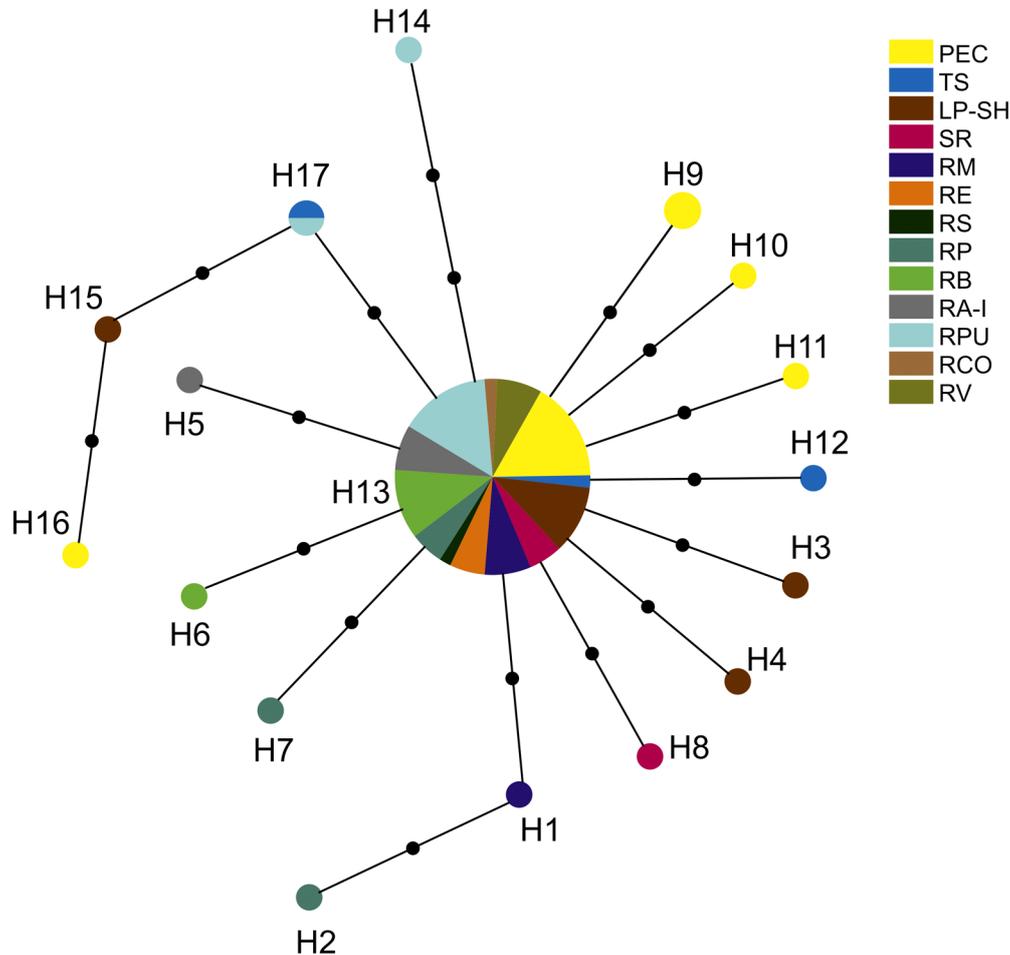


Fig. 6. Median-joining network based on 16S rDNA haplotypes of *Macrobrachium occidentale*. Haplotypes derived from 13 basins are represented by colors with node size proportional to number of individuals with that haplotype. Mutational steps are indicated as black dots along network branches and Network software inferred median vectors as white dots. Drainage basins from the peninsula: SR = Santa Rita; LP-SH = Las Pocitas-San Hilario; TS = Todos Santos; PEC = Plutarco E. Calles. Drainage basins from the mainland: RM = Río Mayo 3; RE = Río Elota; RS = Río Sinaloa 2; RP = Río Presidio 2; RB = Río Baluarte 2; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RPU = Río Purificación; RCO = Río Coyuca 2; RV = Río Verde.

states on the mainland, from Chiapas in the south to Sonora in the north. Therefore, the number of freshwater *Macrobrachium* from the peninsula increases from six (Hernández et al., 2007) to seven morphological species.

In the Indo-Pacific region *M. idae*, *M. lar*, *M. latidactylus*, *M. mammillodactylus* and *M. rosenbergii* show wide interoceanic distributions (Short, 2004), and mtDNA analyses supports the mechanism of oceanic dispersal rather than vicariance events (de Bruyn et al., 2005; Murphy and Austin, 2005; Chen et al., 2009). As reported for the other species of the genus from the Gulf of California (Hernández et al., 2007), *M. occidentale* also shows a disjunct distribution (Fig. 5). Similar disjunct distributions along the shores of this gulf occur for the caridean shrimp *Palaemonetes hiltoni* Schmitt, 1921 and the Mexican longbeak shrimp *Plesionika mexicana* Chace, 1937 (Hendrickx, 1995), and other animals, such as semi-aquatic gartersnakes. Their geographical records support the concept that the peninsula functions biologically as an island. Recently, using mitochondrial markers, de Queiroz and Lawson (2008) proposed that the Cape gartersnake *Thamnophis validus*, found in the southern part of the peninsula is likely a result of oceanic dispersal from

the mainland. The case of the distribution of the rosy boa *Lichanura trivirgata* has been explained by oceanic dispersal, but from the peninsula to the mainland Mexico (Wood et al., 2008).

Macrobrachium occidentale has been collected from coastal areas in upstream freshwater environments (Martínez Guerrero, 2007; Villalobos-Hiriart et al., 2010; Rólier-Lara and Wehrtmann, 2011), which suggests that it is an amphidromous species (Holthuis, 1980; Short, 2004; Cook et al., 2009). When there is high connectivity and free gene flow that are recent and constant, the same haplotypes are expected to be found in different geographical regions (Tero et al., 2003; Hughes et al., 2009). The presence of the same haplotypes of the amphidromous *M. occidentale* along the slopes of the Baja California Peninsula and the mainland of Mexico (Tables 1 and 2) indicates a constant genetic flow, likely to occur in both directions, which is most likely determined by seasonal reversals in long-shore currents within the Gulf of California. The median-joining haplotype network of COI indicated the probable derivation of haplotypes H 17 and H 32 from the peninsula to haplotypes H 18 in Nayarit and H 31 in Sinaloa, and the probable derivation of

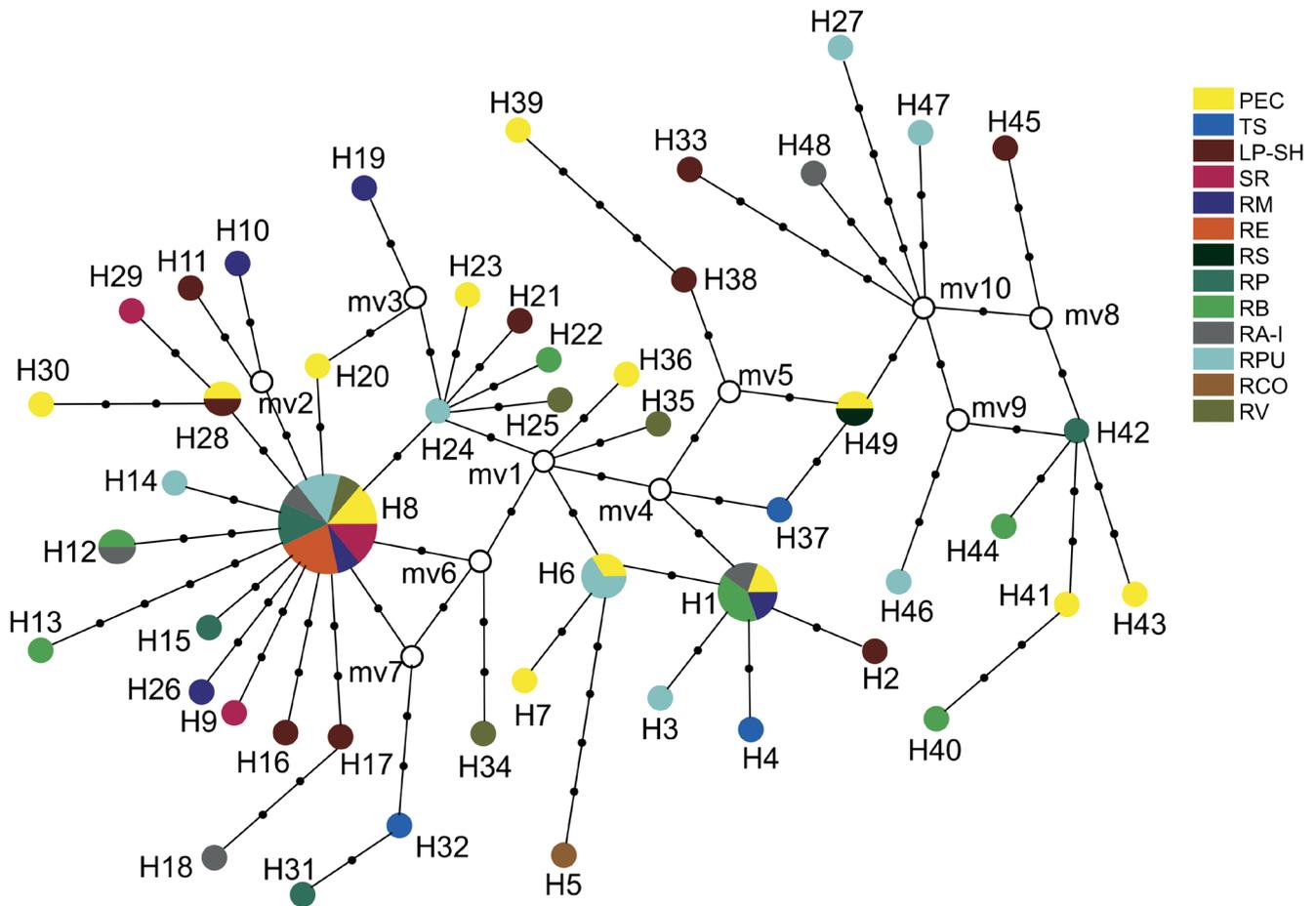


Fig. 7. Median-joining network based on COI haplotypes of *Macrobrachium occidentale*. Haplotypes derived from 13 basins are represented by colors with node size proportional to number of individuals with that haplotype. Mutational steps are indicated as black dots along network branches and Network software inferred median vectors as white dots. Drainage basins from the peninsula: SR = Santa Rita, LP-SH = Las Pocitas-San Hilario, TS = Todos Santos, and PEC = Plutarco E. Calles. Drainage basins from the mainland: RM = Río Mayo 3; RE = Río Elota; RS = Río Sinaloa 2; RP = Río Presidio 2; RB = Río Baluarte 2; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RPU = Río Purificación; RCO = Río Coyuca 2; RV = Río Verde.

Table 3. Analysis of molecular variance (AMOVA) of the combined 16S and COI genes sequence data of specimens of *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1950 from four drainage basins of the Baja California Peninsula as one group, and from nine drainage basins of the mainland Pacific slope of Mexico as another group in Arlequin 3.5 (Excoffier et al., 2010).

Source of variation	Df	Sum of squares	Percentage of variation	Fixation indices	p value
Among regions	1	0.616	0.41	0.00408	0.20298
Among basins, within regions	11	5.688	1.87	0.01875	0.10571
Within basins	58	27.386	97.73	0.02275	0.07904

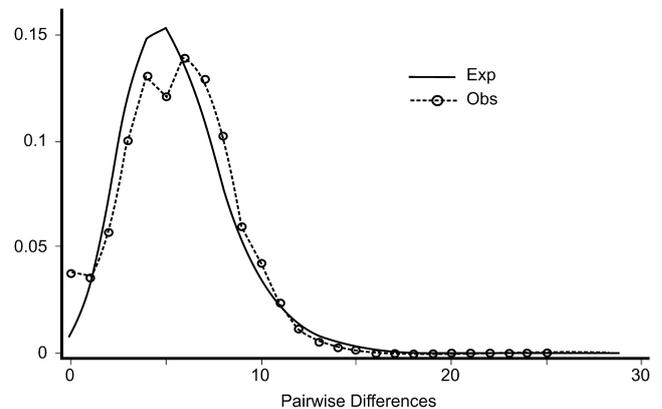


Fig. 8. Distribution curve from the mismatch analyses (raggedness index) showing observed (Obs) frequencies of pairwise differences among haplotypes and the expected (Exp) under the hypothesis of population expansion.

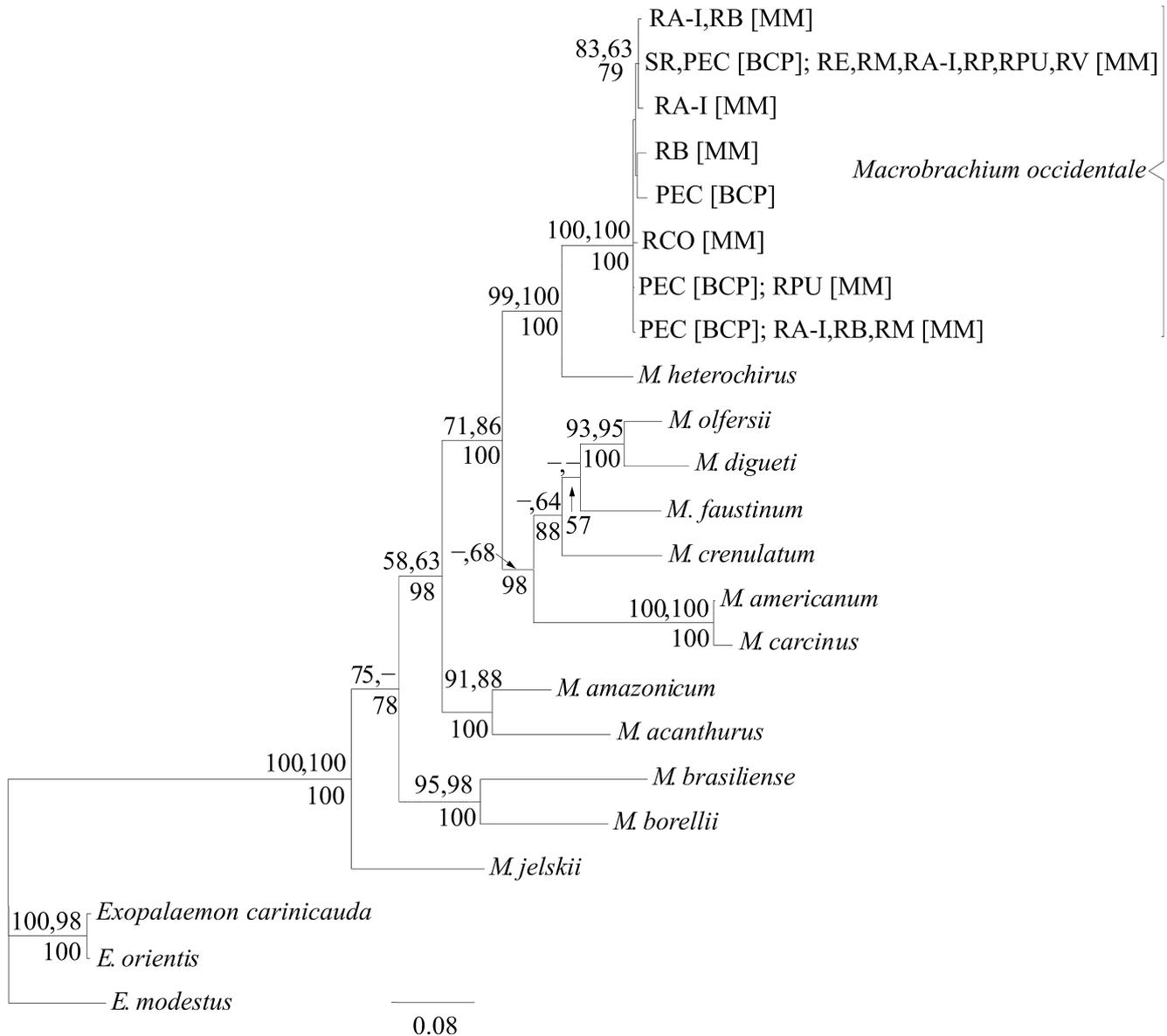


Fig. 9. Phylogenetic relationships of *Macrobrachium occidentale* with other *Macrobrachium* spp. represented by MrBayes tree-based analysis of 16S and COI sequences. Numbers above the nodes represent bootstrap values of maximum parsimony and maximum likelihood; below the nodes numbers represent the posterior probability of MrBayes. Bootstrap values < 50 are indicated as “-.” RCO = Río Coyuca 2; RM = Río Mayo 3; RE = Río Elota; RA-I = Río Ameca Ixtapa B; RB = Río Baluarte 2; RP = Río Presidio 2; RPU = Río Purificación; SR = Santa Rita; PEC = Plutarco E. Calles; BCP = Baja California Peninsula; MM = Mainland of Mexico.

haplotype H 24 from Jalisco to haplotypes H 1, 6, 21, 23, 36 and 37 in the peninsula (Fig. 7). Single haplotypes in the 16S and COI genes found in this study may represent recent origins (Cook et al., 2002). The Gulf of California is a long and narrow marginal sea that started to form about 3 million years ago, but the present peninsula and its environmental conditions developed during the late Pliocene and Pleistocene (Murphy and Aguirre-León, 2002). Oceanic dispersal inside the Gulf of California, connecting populations of *Macrobrachium* between the peninsula and the mainland likely occurs through marine surface circulation patterns, which are influenced by seasonal winds and tidal mixing. These flow patterns are cyclonic in summer and anticyclonic the rest of the year (Bray, 1988; Paden et al., 1991). Floating

mangrove leaves and clumps of drifting algae from estuarine waters may function as a transport medium of macrocrustaceans, such as *Macrobrachium* (Wehrmann and Dittel, 1990). Thus, contrary to the vicarian hypothesis advanced by Hernández et al. (2007), the presence of *M. occidentale* in the Baja California Peninsula is better explained by the hypothesis of oceanic dispersal events.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank José Á. Camacho Durán, Enrique Calvillo Espinoza, Juan C. Sainz Hernández, Francisco Leyva, José I. Camacho Durán, José Moreno García, Ambrosio Hernández de la O., Rosa Hernández Díaz, Jesús Bautista, Lesain Cortés Jacinto and Ahiezer Hernández Valencia for their assistance in the field, Oliva Campos Torres for the revision of T4

and T8 in *Macrobrachium*, and Gerardo Hernández García of CIBNOR for editing figures and map. We are grateful to Dr. Ingo S. Wehrmann and Rita Vargas for their permission to revise their *Macrobrachium* samples during our visit to the Museo de Zoología, Universidad de Costa Rica. Humberto García Velasco is a recipient of doctoral fellowship from CONACYT (1504086). We thank Oracio Delgado Soto, Centro de Bachillerato Tecnológico Agropecuario 198 and Dirección General de Educación Tecnológica Agropecuaria, Secretaría de Educación Media Superior, SEP of Mexico for his support to carry out this research. Collection permit was given by the Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (DGOPA 07345.010910.4127). We thank Ira Fogel of CIBNOR for detailed editing services, and Miguel Córdoba for his help with the manuscript. This work was supported by CONACYT grant 62359 to G.M.

REFERENCES

- Bandelt, H.-J., P. Forster, and A. Röhl. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16: 37-48.
- Bate, C. S. 1868. On a new genus, with four new species of freshwater prawns. *Proceedings of the Royal Society of London* 363-368.
- Bouvier, E. L. 1895. Sur les Palémons recueillis dans les eaux douces de la Basse-Californie par M. Diguët. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*. Paris 1: 159-163, Figs. 1, 2.
- Bray, N. A. 1988. Thermohaline circulation in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research* 93: 4993-5020.
- Chen, R. T., C. F. Tsai, and W. N. Tzeng. 2009. Freshwater prawns (*Macrobrachium*) of Taiwan with special references to their biogeographical origins and dispersion routes. *Journal of Crustacean Biology* 29: 232-244.
- Cook, B. D., S. Bernays, C. M. Pringle, and J. M. Hughes. 2009. Marine dispersal determines the genetic population structure of migratory stream fauna of Puerto Rico: evidence for island-scale population recovery processes. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 709-718.
- , S. E. Bunn, and J. M. Hughes. 2002. Genetic structure and dispersal of *Macrobrachium australiense* (Decapoda: Palaemonidae) in western Queensland, Australia. *Freshwater Biology* 47: 2098-2112.
- Darriba, D., G. L. Taboada, R. Doallo, and D. Posada. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772.
- de Bruyn, M., E. Nugroho, Md. Mokarrom Hossain, J. C. Wilson, and P. B. Mather. 2005. Phylogeographic evidence for the existence of an ancient biogeographic barrier: the Isthmus of Kra Seaway. *Heredity* 94: 370-378.
- De Haan, W. 1833-1850. Crustacea, i-xxxi, ix-xvi, 1-243. In, P. F. von Siebold, *Fauna Japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis Superiorum, qui Summum in India Batava Imperium Tenent, Suscepit, Annis 1823-1830 Collegit, Notis, Observationibus et Adumbrationibus Illustravit*.
- De Mann, J. G. 1879. On some species of the genus *Palaemon* Fabr. with descriptions of two new forms. Notes from the Royal Zoological Museum of the Netherlands at Leyden 1: 165-184.
- de Queiroz, A. 2005. The resurrection of oceanic dispersal in historical biogeography. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 68-73.
- , and R. Lawson. 2008. A peninsula as an island: multiple forms of evidence for overwater colonization of Baja California by the gartersnake *Thamnophis validus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 409-424.
- de Saussure, H. 1857. Diagnoses de quelques crustacés nouveaux de l'Amérique tropicale. *Revue et Magasin de Zoologie Pure et Appliquée* 9: 501-505.
- Dennenmoser, S., M. Thiel, and C. D. Schubart. 2010. High genetic variability with no apparent geographic structuring in the mtDNA of the ampipromous river shrimp *Cryphiops caementarius* (Decapoda: Palaemonidae) in Northern-Central Chile. *Journal of Crustacean Biology* 30: 762-766.
- DNABaser Sequence Assembler v3.5. 2012. Heracle BioSoft SRL Romania, <http://www.DnaBaser.com>.
- Excoffier, L., and H. E. L. Lischer. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10: 564-567.
- Fabricius, J. C. 1798. *Entomologia Systematica emendata et aucta, secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis locis observationibus descriptionibus*. Hafniae, Tom. II. Supplementum entomologiae systematicae. Copenhagen, 572 pp.
- Farris, J. S., M. Källersjö, A. G. Kluge, and C. Bult. 1995. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- Follett, W. I. 1960. The freshwater fishes. Their origins and affinities. *Systematic Zoology* 9: 212-232.
- Grismer, L. L. 2000. Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California península: A synthesis of molecules and historical geology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97: 14017-14018.
- , and J. A. McGuire. 1993. The oases of central Baja California, México. Part I. A preliminary account of the relict mesophilic herpetofauna and the status of the oases. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 92: 2-24.
- Guzmán-Arroyo, M., A. Orbe Mendoza, R. M. López Hernandez, and L. E. Peña García. 2009. La fauna acuática del Río Santiago: curso medio y bajo antes del llenado de la "PH Aguamilpa", pp. 189-196. In, C. S. Peniche and M. Guzmán-Arroyo (eds.), *Estudios de la Cuenca del Río Santiago: Un enfoque multidisciplinario*. Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
- Heller, C. 1862. Beiträge zur näheren Kenntniss der Macrouren. *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*. Wien 45: 389-426, pls. 1-2.
- Hendrickx, M. E. 1994. Catálogo de crustáceos y estomatópodos. Colección de referencia estación Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 134 pp.
- . 1995. Camarones, pp. 417-537. In, W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter, and V. H. Niem (eds.), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental*. Vol. I. Plantas e Invertebrados. FAO, Roma.
- , M. K. Wicksten, and A. M. van der Heiden. 1983. Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, Mexico. IV. Report on the Caridea crustacean. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 96: 67-78.
- Hernández, L., G. Murugan, G. Ruiz-Campos, and A. M. Maeda-Martínez. 2007. Freshwater shrimp of the genus *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) from the Baja California Peninsula, México. *Journal of Crustacean Biology* 27: 351-369.
- Holthuis, L. B. 1950. Preliminary descriptions of twelve new species of palaemonid prawns from American waters (Crustacea: Decapoda). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 53: 93-99.
- . 1952. A General Revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas. The Subfamily Palaemoninae. *Occasional Papers Allan Hancock Foundation* 12, 396 pp.
- . 1980. FAO Species Catalogue. Vol. 1. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fisheries Synopsis 1: 1-261.
- Hughes, J. M., D. J. Schmidt, and D. S. Finn. 2009. Genes in Streams: Using DNA to understand the movement of freshwater fauna and their riverine habitat. *BioScience* 59: 573-583.
- Librado, P., and J. Rozas. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.
- Linnaeus, C. 1758. *Sistema Naturae per regna tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*, Tomus I. Editio Decima, Reformata, 1-824.
- Liu, M. Y., Y. X. Cai, and C. S. Tzeng. 2007. Molecular systematics of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) inferred from mtDNA sequences, with emphasis on East Asian species. *Zoological Studies* 46: 272-289.
- Martínez-Guerrero, B. 2007. Nuevos registros de camarones carideos intermareales (Crustacea: Caridea) de la costa de Oaxaca, México. *Contribuciones al Estudio de los Crustáceos del Pacífico Este* 4: 47-53.
- McLaughlin, P. 1980. *Comparative Morphology of Recent Crustacea*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, 177 pp.
- Murphy, N. P., and C. M. Austin. 2005. 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.
- Murphy, R. W., and G. Aguirre-Léon. 2002. The nonavian reptiles: origins and evolution, pp. 181-220. In, T. J. Case, M. L. Cody, and E. Ezcurra

- (eds.), *A New Island Biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press.
- Paden, C. A., M. R. Abbott, and C. D. Winant. 1991. Tidal and atmospheric forcing of the upper ocean in the Gulf of California I. Sea surface temperature variability. *Journal of Geophysical Research* 96: 18337-18359.
- Page, T. J., L. S. Torati, B. D. Cook, A. Binderup, C. M. Pringle, S. Reuschel, C. D. Schubart, and J. M. Hughes. 2013. Invertébrés sans frontières: large scales of connectivity of selected freshwater species among Caribbean Islands. *Biotropica* 45: 236-244.
- Palumbi, S. R., and J. Benzie. 1991. Large mitochondrial DNA differences between morphologically similar Penaeid shrimp. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 1: 27-34.
- Pileggi, L. G., and F. L. Mantelatto. 2010. Molecular phylogeny of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae), with emphasis on the relationships among selected American species. *Invertebrate Systematics* 24: 194-208.
- Rafinesque, C. S. 1815. *Analyse de la Nature ou Tableau de l'univers et des corps organisés*. Palerme, 1-224.
- Rogers, A. R., and H. Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9: 552-569.
- Rólier-Lara, L., and I. S. Wehrmann. 2011. Diversity, abundance and distribution of river shrimps (Decapoda, Caridea) in the largest river basin of Costa Rica, Central America. pp. 197-211. In, A. Asakura (ed.), *New Frontiers in Crustacean Biology*. Vol. 15. Brill, Leiden.
- Román-Contreras, R. 1991. *Ecología de Macrobrachium tenellum* (Decapoda: Palaemonidae) en La Laguna Coyuca, Guerrero, Pacífico de México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 18: 109-121.
- Ronquist, R., M. Teslenko, P. van der Mark, D. L. Ayres, A. Darling, S. Höhna, B. Larget, L. Liu, M. A. Suchard, and J. P. Huelsenbeck. 2012. MrBayes 3.2: Efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61: 539-542.
- Rossi, N., and F. L. Mantelatto. 2013. Molecular analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium offersii* (Decapoda, Palaemonidae) supports the existence of a single species throughout its distribution. *PLoS ONE* 8: e54698. DOI:10.1371/journal.pone.0054698.
- Short, J. W. 2004. A revision of Australian river prawns, *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Hydrobiologia* 525: 1-100.
- Slatkin, M., and R. R. Hudson. 1991. Pairwise comparisons of mitochondrial DNA sequences in stable and exponentially growing populations. *Genetics* 129: 555-562.
- Smith, S. 1871. List of the Crustacea collected by J. A. Mc Neil in Central America, pp. 87-98. Second and Third Annual Reports of the Trustees of the Peabody Academy of Science, for the years 1869 and 1870, Salem, Massachusetts.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tamura, K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher, M. Nei, and S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution* 28: 2731-2739.
- Tero, N., J. Aspi, P. Siikamäki, A. Jäkäläniemi, and J. Tuomi. 2003. Genetic structure and gene flow in a metapopulation of an endangered plant species, *Silene tatarica*. *Molecular Ecology* 12: 2073-2085.
- Thallwitz, J. 1891. Ueber einige neue Indo-Pacifische Crustaceen (vorläufige mittheilung). *Zoologische Anzeiger* 14: 96-103.
- . 1892. Decapoden-Studien, insbesondere basirt auf A. B. Meyer's Sammlungen im Ostindischen Archipel, nebst einer Aufzählung der Decapoden und Stomatopoden des Dresdener Museums. *Abhandlungen und Berichte des Königlichen Zoologischen und Anthropologisch Ethnographischen Museums zu Dresden* 1890-9: 1-55.
- Thompson, J. D., T. J. Gibson, F. Plewniak, F. Jeanmougin, and 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.
- Vega, A. J., Y. A. Robles, O. Tuñon, and C. Barrera. 2006. Fauna acuática del área centro occidental de Panamá. *Tecnociencia* 8: 87-100.
- Villalobos-Hiriart, J. L., F. Álvarez, C. Hernández, G. de la Lanza-Espino, and I. D. González-Mora. 2010. Crustáceos decápodos de las cuencas Copalita, Zimatán y Coyula, en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 99-111.
- , A. Cantú Díaz-Barriga, and E. Lira-Fernández. 1993. Los crustáceos de agua dulce de México, pp. 267-290. In, R. Gío-Argáez and E. López-Ochoterena (eds.), *Diversidad Biológica en México*. *Revista de La Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44, 427 pp.
- , and J. C. Nates-Rodríguez. 1990. Dos especies de camarones de agua dulce del género *Macrobrachium* Bate, (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae), de la vertiente occidental de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México, series Zoologica* 61: 1-11.
- Wehrmann, I. S., and A. I. Dittel. 1990. Utilization of floating mangrove leaves as a transport mechanism of estuarine organisms, with emphasis on decapods Crustacea. *Marine Ecology Progress Series* 60: 67-73.
- Wicksten, M. K. 1983. *A monograph on the shallow water caridean shrimps of the Gulf of California, México*. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 13: 1-59.
- . 1989. A key to the palaemonid shrimp of the eastern Pacific region. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 88: 11-20.
- , and M. E. Hendrickx. 1992. Checklist of penaeoid and caridean shrimps (Decapoda: Penaeoidea: Caridea) from the eastern tropical Pacific. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 9: 1-11.
- , and ———. 2003. An updated checklist of benthic marine and brackish water shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Stenopodidea, Caridea) from the Eastern Tropical Pacific, pp. 49-76. In, M. E. Hendrickx (ed.), *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans 2*. [Contribuciones al Estudio de los Crustáceos del Pacífico Este 2]. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 303 pp.
- Wiegmann, A. F. A. 1836. *Beschreibung einiger neuen Crustaceen des Berliner Museums aus Mexiko und Brasilien*. *Archiv für Naturgeschichte* 2: 145-151.
- Wood, D. A., R. N. Fisher, and T. W. Reeder. 2008. Novel patterns of historical isolation, dispersal, and secondary contact across Baja California in the rosy boa (*Lichanura trivirgata*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 484-502.

RECEIVED: 9 August 2013.

ACCEPTED: 14 December 2013.

AVAILABLE ONLINE: 25 February 2014.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

Table S1. Studied sites. Information collected and recorded from the sites and from scientific collections is organized according to the political state, drainage basin (basin number), site name, geographic coordinates, elevation (meters above sea level), and date of visit. For sites where *Macrobrachium occidentale* was found, water characteristics, temperature, total dissolved solids (TDS), and pH are listed. Scientific collections are: CIB = Colección de Crustacea, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur, Mexico; CNCR = Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City; and UANL = Colección Carcinológica, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, San Nicolás de los Garza, Nuevo León.

State of Baja California

Pacific slope

1. Descanso-Los Médanos Basin (102)

1.1. La Misión, 32°05'51.56"N, 116°51'41.09"W by GEM, 22.06.2009.

2. San Carlos Basin (105)

2.1. Arroyo San Carlos, 31°47'52.40"N, 116°29'54.30"W by GEM, 06.2009, 01.06.2012.

3. Maneadero-Las Animas Basin (106)

3.1. Rancho Magaña, Arroyo San Francisquito, 31°42'09.28"N, 116°28'31.58"W by GEM, 15.05.2012.

3.2. Ejido Uruapan, Agua Caliente, 31°37'56.14"N, 116°26'14.41"W by GEM, 06.2009, 09.06.2012.

4. Santo Tomás Basin (107)

4.1. Ejido Ajusco, 31°35'07.58"N, 116°25'17.47"W by GEM, 06.2009.

4.2. La Séquia, Santo Tomás, 31°33'20.10"N, 116°24'28.49"W by GEM, 16.04.2012.

5. San Rafael Basin (110)

5.1. Punta Colonet, 31°02'05.36"N, 116°12'06.55"W by GEM.

6. El Rosario Basin (116)

6.1. El Rosario, La Bocana, 30°02'08.1"N, 115°46'16.2"W, 08 masl, 17.06.2008.

6.2. El Rosario, 30°02'16.49"N, 115°45'22.04"W, 09 masl, 06.2009.

7. Santa Catarina Basin (201)

7.1. Cataviña, 29°43'33.56"N, 114°42'48.25"W, 540 masl, 17.09.2010.

Gulf of California slope

8. Río Colorado Basin (701)

8.1. Ejido Sinaloa, Mexicali-San Luis Río Colorado, 32°35'10.55"N, 115°22'22.00"W, 07 masl, 22.09.2011.

8.2. Laguna Mosqueda, 32°09'23.6"N, 115°16'42.9"W, 03 masl, 14.06.2008.

8.3. Campo Río Mayor, Río Hardy, 32°07'53.5"N, 115°16'47.5"W, 09 masl, 13.06.2008.

8.4. Río Colorado, 32°02'20.5"N, 115°07'10.0"W, 07 masl, 15.06.2008.

9. Cerrada Laguna Salada Basin (401)

9.1. Laguna Salada, 31°59'17.5"N, 115°13'23.4"W, 06 masl, 15.06.2008.

9.2. Laguna Salada 2, 31°58'17.1"N, 115°12'59.9"W, 06 masl, 15.06.2008.

10. San Fermín Basin (406)

10.1. Puertecitos, 30°20'44.9"N, 114°38'27.87"W, 15.06.2008.

State of Baja California Sur

Pacific slope

1. Punta Eugenia Basin (215)

1.1. Punta Eugenia, 27°50'35.23"N, 115°04'33.17"W, 50 masl, 12.01.2009.

1.2. Vizcaíno-Bahía Tortugas, 27°41'29.22"N, 114°53'44.44"W, 07 masl, 14.01.2009.

1.3. San José de Castro, 27°32'19.15"N, 114°28'21.1"W, 269 masl, 15.01.2009.

1.4. Puerto Nuevo, El Rancho Tanaleote, 27°28'26.8"N, 114°33'44.5"W, 240 masl, 15.01.2009.

1.5. Arroyo Los Ajos, 27°28'24.8"N, 114°33'21.2"W, 324 masl, 15.01.2009.

1.6. Punta Abrejos, 26°43'55.52"N, 113°32'54.59"W, 02 masl, 13.01.2009.

2. San Ignacio Basin (216)

2.1. Canales San Ignacio, 27°17'55.56"N, 112°53'44.18"W, 122 masl, 29.03.2010.

3. La Purísima Basin (301)

3.1. San Isidro, 26°14'19.7"N, 112°08'04.0"W, 55 masl, 27.10.2002, 15.07.2004, 19.07.2004.

3.2. Presa Carambucho, 26°14'19.8"N, 112°00'05.3"W, 142 masl, 25.01.2009.

3.3. Canales de Carambucho, 26°13'31.9"N, 112°00'45.7"W, 128 masl, 25.01.2009.

3.4. Arroyo La Purísima, junction to San Juanico, 26°09'29.6"N, 112°07'39.3"W, 54 masl, 24.01.2009.

4. Santa Rita Basin (305)

4.1. Oasis Santa María de Toris, 24°53'00.0"N, 111°02'17.0"W, 227 masl, 03.07.2011. Water characteristics: 29.6-29.9°C, TDS 0.30-0.58 g l⁻¹, CIB.

4.2. San Pedro de La Presa, 24°50'57.9"N, 110°59'28.1"W, 224 masl, 13.06.2011. Water characteristics: 29.9-30.8°C, TDS 0.28-0.30 g l⁻¹, CIB.

4.3. Las Ánimas, 24°50'24.0"N, 110°57'13.0"W, 297 masl, 27.07.2009.

5. Las Pocitas-San Hilario Basin (306)

5.1. Rancho Las Cuevas, 24°49'02.2"N, 110°52'45.1"W, 350 masl, 26.06.2009. Water characteristics: 28.8°C, TDS 0.56 g l⁻¹, CIB.

5.2. La Cuchilla, 24°48'37.1"N, 110°51'01.3"W, 331 masl, 26.06.2011. Water characteristics: 34.2°C, TDS 0.68 g l⁻¹, CIB.

6. Todos Santos Basin (311)

6.1. Canales Todos Santos, 23°27'16.6"N, 110°13'28.8"W, 17 masl, 19.11.2008. Water characteristics: 24.9-25.2°C, TDS 0.34-0.87 g l⁻¹, pH 8.1-8.3, CIB.

Table S1. (Continued.)

-
7. Pescaderos Basin (312)
 7.1. Oasis San Pedrito, 23°23'23.5"N, 110°12'40.6"W, 10 masl, 19.11.2008.
8. Plutarco E. Calles Basin (313)
 8.1. Las Vinoramas, 23°17'33.2"N, 110°01'16.4"W, 236 masl, 28.12.2010. Water characteristics: 24.6-24.8°C, TDS 0.42 g l⁻¹, CIB.
 8.2. El Chucarro, 23°17'18.8"N, 110°01'47.3"W, 220 masl, 20.11.2008. Water characteristics: 23.9-24.8°C, TDS 0.26-0.41 g l⁻¹, pH 8.1-8.3, CIB.
 8.3. San Venancio, 23°16'31.8"N, 110°02'12.9"W, 191 masl, 20.11.2008. Water characteristics: 31.7°C, TDS 0.27 g l⁻¹, CIB.
- Gulf of California slope
9. Santa Rosalía Basin (513)
 9.1. Santa Rosalía, 27°22'16.8"N, 112°17'25.9"W, 01 masl, 18.06.2008.
10. Santa Agueda Basin (512)
 10.1. Arroyo Santa Águeda, 27°18'58.1"N, 112°14'36.7"W, 01 masl, 29.03.2010 and 18.09.2010.
11. San Marcos-Palo Verde Basin (509)
 11.1. San Marcos Tierra, 27°06'57.4"N, 112°04'09.0"W, 02 masl, 16.01.2009.
12. Mulegé Basin (508)
 12.1. La Presa de Mulegé, 26°53'12.60"N, 111°59'10.18"W, 10 masl, 28.02.2004, 17.01.2009.
 12.2. El Puente de Mulegé, 26°53'19.09"N, 111°58'56.10"W, 05 masl, 24.09.2004, 11.11.2004, 07.04.2005, and 17.01.2009.
13. Loreto Basin (611)
 13.1. Oasis Km 51, Loreto-Mulegé, 26°23'13.5"N, 111°36'01.0"W, 119 masl, 17.01.2009.
 13.2. Oasis costero Notri 1, Bahía de Loreto, 25°52'19.2"N, 111°20'25.1"W, 05 masl, 17.06.2008, and 17.01.2009.
 13.3. Oasis costero Notri 2, Bahía de Loreto, 25°52'17.3"N, 111°20'23.1"W, 05 masl, 17.06.2008, and 17.01.2009.
 13.4. Ligui, Loreto, 25°44'41.10"N, 111°17'00.6"W, 04 masl, 17.01.2009.
14. La Paz Basin (607)
 14.1. Las Vinoramas, 24°11'53.09"N, 110°12'12.11"W, 114 masl, 29.01.2009.
15. Cabo Pulmo Basin (603)
 15.1. La Bocana (La Rivera), 23°36'15.50"N, 109°34'44.20"W by GEM, 29.10.2010.
16. Santiago Basin (604)
 16.1. Agua Caliente, 23°26'N, 109°47'W, 13.12.2003.
17. San José del Cabo Basin (602)
 17.1. Oasis Santa Rosa, San José del Cabo, 23°05'18.8"N, 109°41'58.0"W, 122 masl, 17.05.2007. Water characteristics: 22.5°C, TDS 0.25 g l⁻¹, CIB.

State of Sonora

1. Río Mátape 2 Basin (906)
 1.1. Río del Tular, 27°56'00.06"N, 110°56'34.45"W, 08 masl, 18.04.2011.
2. Río Yaqui 3 Basin (910)
 2.1. Vaso Regulador (Dique 10), 27°44'38.6"N, 109°53'18.0"W, 77 masl, 19.04.2011.
 2.2. Rancho del Toro, Guaymas, 27°36'33.0"N, 110°30'14.9"W, 15 masl, 19.04.2011.
 2.3. Rancho San Carlos, 27°36'18.9"N, 109°55'38.3"W, 55 masl, 20.04.2011.
 2.4. Río Yaqui, Bicam, 27°35'26.1"N, 110°19'12.6"W, 16 masl, 21.04.2011.
 2.5. Bacum, 27°33'41.2"N, 110°05'11.2"W, 25 masl, 19.04.2011.
 2.6. Providencia, 27°30'17.4"N, 109°58'53.3"W, 43 masl, 19.04.2011.
3. Río Mayo 3 Basin (916)
 3.1. La Presa Mocuzarit, 27°13'05.8"N, 109°06'44.5"W, 89 masl, 21.04.2011.
 3.2. Río Mayo, Tesia, 27°10'14.9"N, 109°21'51.5"W, 53 masl, 22.04.2011.
 3.3. Puente Navojoa, Navojoa, 27°07'06.8"N, 109°27'39"W, 42 masl, 21.04.2011.
 3.4. Primavera, Huatabampo-Jarupa, Huatabampo, 26°48'0.1"N, 109°40'22.0"W, 16 masl, 22.04.2011.
 3.5. Echoropo, Huatabampo, 26°46'42.5"N, 109°40'51.8"W, 08 masl, 22.04.2011. Water characteristics: 30.5°C, TDS 0.35 g l⁻¹, CIB.

State of Sinaloa

1. Río Fuerte 2 Basin (1004)
 1.1. El Fuerte, 26°24'56"N, 108°37'33.4"W, 74 masl, 24.04.2011.
 1.2. Pueblo Armenta, 26°24'09.1"N, 108°42'35.9"W, 73 masl, 23.04.2011.
 1.3. La Bocatomá, San Blas, 26°04'38.8"N, 108°46'00.7"W, 38 masl, 24.04.2011.
2. Río Sinaloa 2 Basin (1011)
 2.1. Río Petatlán, Opochi 2, 25°49'09.8"N, 108°12'28.6"W, 64 masl, 25.04.2011.
 2.2. Dique, Sinaloa de Leyva, 25°48'52.58"N, 108°13'46.17"W, 35 masl, 25.04.2011. Water characteristics: 23.6°C, TDS 0.15 g l⁻¹, CIB.
 2.3. Paraíso Escondido, 25°48'32.6"N, 108°13'50.3"W, 59 masl, 25.04.2011.
 2.4. Ranchito de Castro, 25°35'00.7"N, 108°24'53.2"W, 22 masl, 26.04.2011.
 2.5. Vado Guasave, Río Sinaloa, 25°33'41.5"N, 108°27'17.2"W, 15 masl, 26.04.2011. Water characteristics: 26.5°C, TDS 1.18 g l⁻¹, CIB.
 2.6. Río Sinaloa, 25°29'54.5"N, 108°27'10.7"W, 25 masl, 26.04.2011.
 2.7. Río Sinaloa, Tamazula, Guasave, 25°26'41.6"N, 108°26'43.5"W, 10 masl, 26.04.2011.
 2.8. Río Sinaloa, Rosales, Guasave, 25°20'03.2"N, 108°26'52.3"W, 11 masl, 26.04.2011.
-

Table S1. (Continued.)

-
- 2.9. Canal de Riego, Rosales, 25°19'39.0"N, 108°27'35.7"W, 05 masl, 26.04.2011.
3. Río Mocorito 2 Basin (1017)
- 3.1. La Presa Eustaquio Buelna, Guamuchil, 25°28'45.5"N, 108°04'41.5"W, 48 masl, 27.04.2011.
- 3.2. Dique Manguito, Guamuchil, 25°26'37.6"N, 108°05'10.5"W, 72 masl, 27.04.2011.
- 3.3. Río Pericos, Puente Alemán, Mocorito, 25°05'36.9"N, 107°41'36.1"W, 64 masl, 27.04.2011.
4. Río Elota Basin (1013)
- 4.1. Puente El Roble, La Cruz de Elota, 23°55'11.3"N, 106°48'57.2"W, 20 masl, 28.04.2011. Water characteristics: 25.6°C, TDS 0.18 g l⁻¹, CIB.
- 4.2. Puente Planta de Bombeo, La Cruz de Elota, 23°54'26.5"N, 106°51'20.3"W, 20 masl, 28.04.2011.
- 4.3. Planta de Bombeo, La Cruz de Elota, 23°54'21.4"N, 106°51'13.2"W, 26 masl, 27.04.2011.
- 4.4. Puente La Cruz de Elota, 23°54'19.7"N, 106°53'45.8"W, 20 masl, 28.04.2011. Water characteristics: 27.1°C, TDS 0.36 g l⁻¹, CIB.
5. Río Piaxtla 2 Basin (1015)
- 5.1. Río Piaxtla, Estación Dimas, 23°43'39.8"N, 106°47'09.6"W, 20 masl, 29.04.2011.
6. Río Quelite 2 Basin (1021)
- 6.1. Arroyo San Pablo, 23°26'40.0"N, 106°32'37.4"W by GEM, 25.11.2003, CNCR.
7. Río Presidio 2 Basin (1106)
- 7.1. Villa Unión 1, 23°11'16.5"N, 106°13'31.0"W, 29 masl, 29.04.2011.
- 7.2. Villa Unión 2, 23°10'57.7"N, 106°13'50.1"W, 25 masl, 02.05.2011. Water characteristics: 29.6°C, TDS 0.14 g l⁻¹, CIB.
- 7.3. Estero Colonias Espejos and Urías, Mazatlán, 23°09'08.53"N, 16°19'32.59"W by GEM, 19.10.1940, CNCR.
8. Río Baluarte 2 Basin (1108)
- 8.1. El Rosario, Puente Río Baluarte, 22°59'59.3"N, 105°50'51.1"W, 25 masl, 30.04.2011. Water characteristics: 27.5°C, TDS 0.12 g l⁻¹, CIB.
- 8.2. El Rosario, 22°58'49.3"N, 105°51'01.9"W, 26 masl, 03.05.2011. Water characteristics: 27.6°C, TDS 0.13 g l⁻¹, CIB.
9. Río Cañas 2 Basin (1102)
- 9.1. Río Cañas, Gabriel Leyva, Cuinapa, 22°30'31.5"N, 105°27'49.3"W, 42 masl, 30.04.2011.

State of Nayarit

1. Río Huaynamota Basin (1250)
- 1.1. Río Huaynamota, Las Adjuntas, 21°57'41.40"N, 104°31'21.02"W by GEM, 08.06.1991, 19.03.1992, and 27.04.1992, CNCR.
- 1.2. Río Huaynamota, 500 m Las Adjuntas, 21°57'23.19"N, 104°31'49.04"W by GEM, 09.06.1991, 19.11.1991, 20.03.1992, and 28.04.1992, CNCR.
- 1.3. Río Huaynamota, Los Sabinos, 21°35'16.18"N, 104°51'28.51"W by GEM, 01.04.1991, 10.04.1991, 11.04.1991, 11.06.1991, 19.01.1992, 17.03.1992, and 22.04.1992, CNCR.
- 1.4. Río Huaynamota, Los Sabinos, 300 m Carrito Aforador, 21°35'10.0"N, 104°31'36.54"W by GEM, 18.03.1992, CNCR.
- 1.5. Playa de Golondrinas, 21°38'00.06"N, 104°35'13.04"W by GEM, 12.04.1991, CNCR.
2. Río Santiago 4 Basin (1251)
- 2.1. Colorado de La Mora (Río San Pobleño, Arroyo Los Negros), Tepic, 21°42'37.41"N, 104°39'03.55"W by GEM, 12.04.1991, 21.05.1991, 25.09.1991, 21.11.1991, and 15.06.2009, CNCR.
3. Río Ameca Ixtapa B Basin (1409)
- 3.1. Canal El Colomo, Bahía Banderas, 20°53'16.5"N, 105°08'25.9"W, 60 masl, 05.05.2011. Water characteristics: 28.2°C, TDS 0.37 g l⁻¹, CIB.

State of Jalisco

1. Río Cuale Basin (1303)
- 1.1. Río Horcones, 20 km S Puerto Vallarta, Tuito, 20°31'34.51"N, 105°17'55.35"W by GEM, 03.1992, CNCR.
2. Río Cuitzmala Basin (1508)
- 2.1. Río Cuitzmala, Chamela, 19°31'43.55"N, 105°04'39.07"W by GEM, 02.04.1984, CNCR.
- 2.2. Río Ayotitlán, Sierra de Manantlán, 19°29'46.13"N, 104°10'51.39"W by GEM, 03.04.1987, CNCR.
- 2.3. Río Ayotitlán, Las Juntas, Río Agua Mala, Sierra de Manantlán, 19°28'57.25"N, 104°10'44.34"W by GEM, 03.04.1987, CNCR.
- 2.4. Río Cuitzmala, km 43 Melaque-Puerto Vallarta, 19°25'50.8"N, 104°56'26.03"W by GEM, 30.01.1984, 31.01.1984, 02.04.1984, and 29.01.1986, CNCR.
- 2.5. San Nicolás, Melaque-Puerto Vallarta, La Huerta, 19°24'25.52"N, 104°57'43.57"W by GEM, 07.04.1987, CNCR.
- 2.6. Río Cuitzmala, 19°23'07.38"N, 104°58'27.48"W by GEM, 04.02.1983, and 06.04.1987, CNCR.
- 2.7. Río Cuitzmala, 3 km Venustiano Carranza, La Huerta, 19°28'17.26"N, 104°38'33.07"W by GEM, 06.04.1987, CNCR.
3. Río Purificación Basin (1509)
- 3.1. Zenzontla, Sierra de Manantlán, 19°42'05.59"N, 103°59'19.26"W by GEM, 02.04.1987, CNCR.
- 3.2. Río Purificación, La Huerta, 19°29'43.0"N, 104°40'20.2"W, 250 masl, 07.05.2011. Water characteristics: 28.8°C, TDS 0.39 g l⁻¹, pH 7.5, CIB.

State of Colima

1. Río Armería Basin (1606)
- 1.1. Potrero Las Juntas, 3 km SE Pueblo Juárez, 19°19'14.03"N, 104°04'57.58"W by GEM, 23.06.1986, CNCR.
- 1.2. Presa El Seis, 9 km W Colima, 19°16'18.08"N, 103°40'27.19"W by GEM, 15.12.1973, UANL.
-

Table S1. (Continued.)

State of Michoacán

1. Río Bajo Balsas Basin (1812)

- 1.1. Río Popoyuta, 18°02'54.08"N, 102°33'26.06"W by GEM, 30.07.1984, and 30.12.1989, CNCR.
- 1.2. La Villita, Michoacán-Guerrero, 18°02'44.39"N, 102°10'57.49"W by GEM, 30.07.1984, CNCR.
- 1.3. Río Chucutitán, 18°00'47.74"N, 102°27'32.06"W by GEM, 25.07.1984, CNCR.
- 1.4. Río Mexcaltitlán, junto Barra, 17°58'36.02"N, 102°19'29.22"W by GEM, 31.07.1984, CNCR.

State of Guerrero

1. Río Petatlán 2 Basin (1910)

- 1.1. Río Murga, Murga, 17 km NE Petatlán, 17°32'12.08"N, 101°16'00.60"W by GEM, 19.08.1980, 11.09.1981, and 28.07.1984, CNCR.
2. Río Atoyac 2 Basin (1922)
 - 2.1. Vallecito de Zaragoza, Pueblito, 17°20'49.04"N, 100°13'22.50"W by GEM, 03.08.1984, CNCR.
 - 2.2. Río Atoyac, Atoyac de Álvarez, 17°12'08.40"N, 100°25'49.28"W by GEM, 07.04.2007, UANL.
3. Río Coyuca 2 Basin (1925)
 - 3.1. Río Coyuca, Vado Aguas Blancas, Coyuca de Benítez, 17°03'20.7"N, 100°01'48.5"W, 80 masl, 11.05.2011. Water characteristics: 30.6-32.1°C, TDS 1.28 g l⁻¹, pH 8.2, CIB.
 - 3.2. Aguas Blancas, 15 km NW Aguas Blancas, 17°02'07.44"N, 100°03'45.32"W by GEM, 20.08.1980, CNCR.
4. Río Papagayo 3 Basin (2005)
 - 4.1. Río Papagayo, CFE La Venta, 17°07'33.08"N, 99°33'53.40"W by GEM, 24.06.1988, CNCR.
 - 4.2. Río Pinola and Río Tonalá, 16°52'41.40"N, 99°08'01.44"W by GEM, 18.12.1987, CNCR.
5. Río Papagayo 4 Basin (2006)
 - 5.1. Tres Palos, Acapulco, 16°46'20.50"N, 99°46'42.24"W by GEM, 28.07.1984, CNCR.

State of Oaxaca

1. Río Verde Basin (2032)

- 1.1. El Carnero, Chatañu, 16°21'43.16"N, 97°44'17.15"W by GEM, 24.11.2007, CIB.
- 1.2. Río Viejo, 16°05'56.41"N, 97°43'41.60"W by GEM, 05.2008, CIB.
2. Río Zimatán 1 Basin (2113)
 - 2.1. Río Grande before junction to Río Jícara, Merced del Potrero, San Miguel del Puerto, 16°02'16.98"N, 96°03'02.34"W, 15.01.2007, 12.04.2007, CNCR.
3. Río Zimatán 2 Basin (2114)
 - 3.1. Río Zimatán, Santa María Petatengo, Huatulco, 15°56'12.1"N, 96°01'35.8"W, 07.09.2000, CNCR.
 - 3.2. Río Zimatán, bridge Huatulco-Salina Cruz, San Miguel del Puerto, 15°50'44.60"N, 95°59'51.18"W, 13.04.2007, and 26.10.2007, CNCR.
4. Río Copalita 2 Basin (2111)
 - 4.1. Río Ayuta, Huatulco, 15°49'48.15"N, 96°19'43.48"W, 07.09.2000, CNCR.
 - 4.2. Río Copalita, Las Hamacas, bridge Huatulco-San Miguel del Puerto, 15°53'35.22"N, 96°11'16.2"W, 155 masl, 10.04.2007, 12.06.2007, and 24.10.2007, CNCR.
 - 4.3. Río Copalita, bridge Huatulco-Salina Cruz, Santa María Huatulco, 15°49'19.02"N, 96°03'55.44"W, 14 masl, 17.01.2007, and 13.04.2007, CNCR.
5. Río Copalita 1 Basin (2110)
 - 5.1. Junction Río Copalita-Río Yuviaga, San Miguel del Puerto, 15°57'58.02"N, 96°13'02.34"W, 140 masl, 16.01.2007, CNCR.
 - 5.2. Río Yuviaga, San Miguel del Puerto, 15°57'00.0"N, 96°13'02.34"W, 140 masl, 13.06.2007, CNCR.
 - 5.3. Las Brisas de Copalitilla, Río Copalita, San Miguel del Puerto, 15°54'17.46"N, 96°08'38.34"W, 120 masl, 10.04.2007, CNCR.
6. Río Tequisistlán Basin (2202)
 - 6.1. Río Tequisistlán, 74.5 km Tehuantepec, 16°24'53.44"N, 95°35'29.41"W by GEM, 28.12.1955, CNCR.
7. Río Tehuantepec 2 Basin (2204)
 - 7.1. Presa de Mistequilla, Tehuantepec, 16°22'31.58"N, 95°17'29.17"W by GEM, 19.12.1955, CNCR.
8. Río Coyula 2 Basin (2112)
 - 8.1. Río Coyula, Arroyo Magdalena, Rancho Hagia-Sophia, Santa María Huatulco, 15°52'3.18"N, 96°22'8.56"W, 324 masl, 13.04.2007, and 15.06.2007, CNCR.
 - 8.2. Río Coyula, bridge Huatulco-Salina Cruz, Santa María Huatulco, 15°44'57.43"N, 96°17'52.8"W, 24 masl, 17.01.2007, 13.04.2007, and 15.06.2007, CNCR.

State of Chiapas

1. Laguna Mar Muerto C Basin (2306)

- 1.1. Río Lagartero, Arriaga, 16°13'53.57"N, 93°53'24.07"W by GEM, 30.07.1983, CNCR.
2. Río Huixtla Basin (2319)
 - 2.1. Río Vado Ancho, Villa de Colmaltitlán, 15°13'07.55"N, 92°35'12.18"W by GEM, 20.12.1971, and 24.07.1971, CNCR.
 - 2.2. Poza Silva, Río Vado Ancho, Villa de Colmaltitlán, 15°13'07.55"N, 92°35'12.18"W by GEM, 29.07.1971, CNCR.

RESUMEN CURRICULAR

Humberto García Velazco.

Candidato al grado de Doctor en Ciencias Biológicas con acentuación en Manejo de Vida Silvestre y Desarrollo Sustentable.

Tesis: FILOGEOGRAFÍA DE LOS LANGOSTINOS DEL GÉNERO *MACROBRACHIUM* (DECAPODA: PALAEMONIDAE) DE LA PENÍNSULA DE BAJA CALIFORNIA, MÉXICO.

Campo de Estudio: Biología y Sistemática de crustáceos.

Datos personales. Nacido en Vista Hermosa, Jalisco, hijo de Martín García Gildo y Magdalena Velazco Álvarez.

Educación. Egresado en 1986 de la Licenciatura de biólogo, en la Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. En 2006 se obtuvo el grado de Maestro en Ciencias con especialidad en Manejo de Ecosistemas de Zonas Áridas, en la Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California.

Experiencia laboral. Docente Titular "C" en el Centro de Bachillerato Tecnológico Agropecuario # 198 de 1992 a la fecha.

Experiencia en Investigación. A la fecha ha publicado seis artículos científicos en revistas internacionales arbitradas indizadas y cuatro capítulos de libro. Ha recibido el financiamiento de un proyecto por parte de la Dirección General de Educación Tecnológica Agropecuaria.