

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA EL DESARROLLO
REGIONAL INTEGRAL-UNIDAD OAXACA

“DIFERENCIAS MORFOLÓGICAS ENTRE POBLACIONES DEL LANGOSTINO
(*Macrobrachium tenellum*) EN LA COSTA DE OAXACA”

TESIS QUE PRESENTA

ANTONIO DE JESÚS GARCÍA GONZÁLEZ

Para optar por el grado de

MAESTRO EN CIENCIAS EN CONSERVACIÓN Y APROVECHAMIENTO DE
LOS RECURSOS NATURALES

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Marcelo Ulises García Guerrero

Julio de 2018



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de Oaxaca siendo las 14:00 horas del día 27 del mes de junio del 2018 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de la Tesis, designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR OAXACA para examinar la tesis titulada:

Diferencias morfológicas entre dos poblaciones de langostino (Macrobrachium tenellum) en la costa de Oaxaca

Presentada por el alumno:

García González
Apellido paterno Apellido materno
Nombre(s) Antonio de Jesús

Con registro:

A	1	6	0	2	2	9
---	---	---	---	---	---	---

Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales

Después de intercambiar opiniones, los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

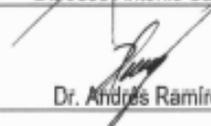
LA COMISIÓN REVISOR

Director(a) de tesis


Dr. Marcelo Ulises García Guerrero


Dr. José Antonio Santos Moreno


Dr. Emilio Martínez Ramírez


Dr. Andrés Ramírez Ponce


Rodolfo Benigno de los Santos Romero

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE
PROFESORES


Dr. Salvador Isidro Belmonte Jiménez



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
CIIDIR
UNIDAD OAXACA
IPN.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESION DE DERECHOS

En la Ciudad de Oaxaca el día 28 del mes junio del año 2018, el (la) que suscribe Antonio de Jesús García González alumno (a) del Programa de Maestría en Ciencias en Conservación y Aprovechamiento de Recursos Naturales con número de registro A160229, adscrito a Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección del Dr. Marcelo Ulises García Guerrero y cede los derechos del trabajo intitulado **Diferencias morfológicas entre dos poblaciones de langostino (*Macrobrachium tenellum*) en la costa de Oaxaca**, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección eos_1092@hotmail.com. Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Antonio de Jesús García González

Nombre y firma



CENTRO INTERDISCIPLINARIO
DE INVESTIGACIÓN PARA EL
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL
C.I.D.I.R.
UNIDAD OAXACA
IPN.

RESUMEN

Aunado a la importancia ecológica y económica que presenta la especie se ha visto disminuida sus poblaciones silvestres, por lo que se vuelve necesario generar información, de esta manera ampliar el conocimiento y en un futuro crear estrategias enfocadas a su conservación. En consecuencia conocer la ecología y las interacciones en las cuales se relaciona la especie dentro del hábitat se vuelve fundamental, por lo tanto, el conocer las variaciones morfológicas es de gran ayuda. El estudio comparativo se realizó bajo dos poblaciones de langostino *Macrobrachium tenellum* de dos cuencas de agua dulce en la costa del estado de Oaxaca, México.

Se estudiaron un total de 127 especímenes. Los análisis estadísticos multivariados (análisis de componentes principales y análisis de función discriminante) revelaron claras diferencias morfométricas entre los sexos y los sitios de muestreo. Las diferencias observadas del dimorfismo sexual se expresan principalmente a través del ancho de la parte inferior del cefalotórax, que puede estar relacionado con el perfil específico de fecundidad y la estrategia reproductiva. Por otro lado, se observó que las variables morfométricas relacionadas principalmente con las longitudes corporales, como la longitud rostral, telson y cefalotórax, esta correlacionado con los sitios de estudio esto se puede deber a la plasticidad fisiológica que a su vez puede dar cuenta de gran parte por la heterogeneidad ambiental.

ABSTRACT

Macrobrachium tenellum has an ecological and economic importance, Nevertheless its wild populations have diminished, so it is necessary to generate information, in this way to expand knowledge and in the future to create strategies focused on its conservation. Therefore, to know the ecology and the interactions in which the species is related within the habitat becomes fundamental, one way is through knowing knowing the intrapoblacional morphological variation. The comparative study was conducted in two populations of *Macrobrachium tenellum* from two different freshwater basins on the coast of the state of Oaxaca, Mexico.

A total of 127 specimens were studied. The multivariate statistical analyzes (analysis of principal components and analysis of discriminant function) revealed clear morphometric differences between the sexes and the sampling sites. The observed differences in sexual dimorphism are mainly expressed through the width of the lower part of the cephalothorax, which may be related to the specific fertility profile and reproductive strategy. On the other hand, it was observed that the morphometric variables related mainly to body lengths, such as rostrum length, telson and cephalothorax, is correlated with the study sites, this may be due to phenotypic plasticity, which in turn can a large part due to the environmental heterogeneity.

AGRADECIMIENTOS

Con estas líneas quiero demostrar mi agradecimiento a quienes con su ayuda hicieron posible el presente trabajo de investigación:

Al Consejo Nacional de ciencia y Tecnología (CONACYT) por el apoyo económico brindado durante el tiempo que duro el posgrado, al igual que al Centro Interdisciplinario para el Desarrollo Rural Sustentable Unidad-Oaxaca con la beca BEIFI otorgada durante el semestre 2017-B (proyecto 20171630).

Al Doctor Marcelo Ulises García Guerrero, profesor de investigación del CIIDIR- Unidad Oaxaca director de esta Tesis, por darme la oportunidad de empezar en la investigación, por confiar en mí y por todo lo que he aprendido.

Al Doctor Rodolfo de Los Santos, por haberme apoyado con diversas dudas durante la elaboración de la tesis.

A mis compañeros por todo lo que hemos vivido durante estos 2 años.

A todo el núcleo académico por haber compartido sus conocimientos durante sus clases en el curso de la maestría.

Se agradece a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza de la UNAM campus Tlaxcala por haberme brindado las facilidades durante mi estancia que posibilito la elaboración de la tesis.

Al profesor Dr. Andrés Ramírez Ponce en cuya disposición involucraron su tiempo y la infraestructura de su laboratorio para la toma de fotografías, así mismo por todo lo aprendido sobre morfometría geométrica.

Se extiende este agradecimiento por el apoyo brindado de todo mi comité quienes en un marco de confianza y colaboración, apoyaron durante la última etapa de trámites y revisiones de la versión final de esta Tesis.

Finalmente, agradezco a mi familia por su comprensión y constante apoyo brindando, especialmente a mi mamá.

ÍNDICE

	Página
INTRODUCCIÓN	12
Generalidades de <i>Macrobrachium tenellum</i>	16
Distribución.....	16
Hábitat y hábitos	17
Ciclo de vida y migración	18
Morfología de <i>Macrobrachium tenellum</i>	19
Diferencias en los rasgos morfológicos entre una hembra y un macho de <i>M. tenellum</i> .	19
Fundamentos de la Morfometría geométrica.....	20
Antecedentes de la morfometría.....	21
Estadística y matemáticas como bases de la morfometría.....	22
Tamaño y forma como criterios analíticos	22
Tamaño.....	22
Forma	23
Ventajas de la morfometría geométrica.....	23
HIPÓTESIS	24
OBJETIVOS	25
General	25
Específicos	25
MÉTODO	25
Descripción de la zona de estudio	26
Descripción del río Copalita.....	26
Descripción del río Colotepec	27
Trabajo de gabinete	28
Preparación de ejemplares y adquisición de imágenes	28
Cefalotórax – Rostro	29
Rostrum.....	30
Telson.....	31
Análisis de las muestras	34
Método de superposición Procrustes.....	34
Análisis de Componentes Principales	35
Análisis discriminante	36
RESULTADOS	38
Dimorfismo sexual intrapoblacional	40
Hembras y machos de la cuenca Copalita.....	40

Cefalotórax y Rostro	40
Telson.....	44
Hembras y machos de la cuenca Colotepec	47
Rostro y cefalotórax	47
Telson.....	50
DISCUSIÓN	53
Dimorfismo fenotípico intrapoblacional	61
Diferencias entre machos de la cuenca Copalita y machos de la cuenca Colotepec	69
Diferencias en el rostro y cefalotórax.....	69
Diferencias en el telson	74
DISCUSIÓN	77
TELSON	77
CEFALOTORAX Y ROSTRO.....	78
ROSTRO	79
CEFALOTORAX.....	80
CONSIDERACIONES FINALES	81
CONCLUSIONES.....	86
SUGERENCIA	87
LITERATURA CITADA	87

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Distribución de <i>M. tenellum</i>	17
Figura 2. Ciclo de vida de <i>M. tenellum</i>	18
Figura 3. a. Vista ventral de ejemplar macho y hembra de <i>M. tenellum</i> , mostrando la alineación paralela de los coxopoditos en los pereiópodos,	20
Figura 4. Ubicación de la cuenca de Colotepec y Copalita	26
Figura 5. Vegetación riparia.....	27
Figura 6. Diferenciación de la especie	28
Figura 7. Puntos de referencia en el Cefalotórax	29
Figura 8. Plantillas para generar del registro de la forma del cefalotórax.....	30
Figura 9. Puntos en el cefalotórax.....	30
Figura 10. Planillas para el registro de la forma del cefalotórax y rostro	31
Figura 11. Puntos en el rostro	31
Figura 12. Puntos de referencia en el telson.....	32
Figura 13. Planillas para el registro de la forma del telson	32
Figura 14. Puntos en el telson	33
Figura 15. Análisis de componentes principales de <i>M. tenellum</i> mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP3 (c) del rostro y cefalotórax de machos y hembras.	40
Figura 16. a. Diferencia de forma de hembra a macho de <i>M. tenellum</i> en la prueba de permutación del análisis discriminante. y espacio morfométrico de ocupación	41
Figura 17. a. Variación del primer componente de los ejemplares de <i>M. tenellum</i> de la cuenca Copalita. b. Valores de expresión en el morfo-espacio de entre la forma del rostro de machos y hembras en los primeros dos componentes principales.	42
Figura 18. Prueba de validación cruzada del análisis discriminante del rostro de machos y hembras de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> provenientes de Copalita.	42
Figura 19. Análisis de componentes principales de ejemplares de <i>M. tenellum</i> mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP2 (c) del cefalotórax de hembras y machos de Copalita. y Valores de expresión en el morfoespacio de entre la forma del cefalotórax del CP1 y CP2.	43
Figura 20. a. Diferencia de forma de hembra a macho de ejemplares de <i>M. tenellum</i> en la prueba de permutación del análisis discriminante. b. Prueba de validación cruzada del análisis discriminante del cefalotórax de machos y hembras provenientes de Copalita.	44
Figura 21. Análisis de componentes principales de hembras y machos de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de la cuenca Copalita a. Cambio de la forma del cp1 con todos los puntos. b. cambio de la forma del cp1 con ausencia de las 4 espinas centrales. c. cambio de forma del cp1 sin las 4 espinas y sin la parte anterior.	45
Figura 22. Espacio morfométrico de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de los primeros dos componentes principales para el telson en machos=puntos negros y hembras=puntos rojos de la cuenca de Copalita. a. Análisis incluyendo las 4 espinas. b. Análisis sin las 4 espinas. c. Análisis sin las 4 espinas del telson y sin el borde superior.	45
Figura 23. Patrón de variación de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de hembras a machos provenientes de la cuenca Copalita. a. con todos los puntos. b. con ausencia de las 4 espinas centrales. c. sin las 4 espinas y sin la parte anterior.	46
Figura 24. Cambios en la forma del componente principal 1,2 y 3 de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> machos y hembras de Colotepec, y el espacio morfométrico del componente 1 y 2 (rojo = hembras; negro = machos).....	47

Figura 25. Prueba de validación cruzada del análisis discriminante de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> (P-values for permutation tests (1000 permutation runs)= procrustes distance: 0.3850; T-square (Mahalanobis): 0.0510).....	47
Figura 26. a. Variación del primer componente de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de la cuenca Colotepec. b. Valores de expresión en el morfoespacio entre la forma del rostro de machos=puntos negros y hembras=puntos rojos de Colotepec entre los componentes 1 y 2.	48
Figura 27. Prueba de validación cruzada del análisis discriminante de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> (P-values for permutation tests (1000 permutation runs)= procrustes distance: 0.5510; T-square (Mahalanobis): 0.1660).....	48
Figura 28. a. Plantilla de deformación del Componentes principal 1 mostrando los patrones de cambio del cefalotórax de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de la cuenca Colotepec. b. Valores de expresión en el morfoespacio de los primeros dos componentes principales de la forma del cefalotórax de machos=puntos negros y hembras=puntos rojos de la cuenca de Colotepec.	49
Figura 29. a. Diferencia de forma de hembra a macho de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> en la prueba de permutación del análisis discriminante de los ejemplares de Colotepec. b. Prueba de validación cruzada del análisis discriminante del cefalotórax de machos y hembras de Colotepec.	50
Figura 30. Análisis de componentes principales de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> hembras y machos de la cuenca Colotepec a. cambio de la forma del cp1 con todos los puntos. b. cambio de la forma del cp1 con ausencia de las 4 espinas centrales. c. cambio de la forma del cp1 con ausencia de las 4 espinas centrales más la parte anterior,.....	51
Figura 31. Espacio morfométrico de los primeros dos componentes principales para el telson en machos=puntos de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> (machos = puntos y hembras=puntos rojos) de la cuenca de Copalita, a. Análisis incluyendo las 4 espinas. b. Análisis sin las 4 espinas. c. Análisis sin las 4 espinas del telson y sin el borde superior.	51
Figura 32. Patrón de variación de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de hembras a machos en la cuenca Copalita. a. Análisis con todos los puntos. b. Análisis con ausencia de las 4 espinas centrales. c. Análisis sin las 4 espinas y sin la parte anterior.	52
Figura 33. a. Variación sexual en el telson de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> hembras y machos de la cuenca Copalita. b. Telson de un ejemplar hembra de la cuenca Copalita c. Telson de un ejemplar macho de la cuenca Copalita.....	55
Figura 34. a. variación sexual de hembras a machos de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de la cuenca Colotepec. b. Variación sexual de hembras a machos de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de la cuenca Copalita.....	57
Figura 35. Plantilla de deformación que muestran los patrones de variación de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> es la cuenca Colotepec y comparación con el patrón de variación de la cuenca Copalita.	59
Figura 36. Variaciones presentes en el cefalotórax de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de hembras de la cuenca Copalita y machos de la cuenca Copalita	60
Figura 37. Análisis de componentes principales para ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP3 (c) del rostro y cefalotórax de hembras y machos de Copalita. d. Valores de expresión en el morfoespacio de entre la forma del rostro de hembras de Copalita y Colotepec.....	62
Figura 38. Diferencias entre ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> en la forma del cefalotórax y rostro de las hembras de Colotepec con respecto a las de Copalita.	62
Figura 39. Valores para ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de la validación cruzada del cefalotórax y rostro para las hembras de Colotepec barras rojas y hembras de Copalita barras verdes.	63
Figura 40. a. Cambios en ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> en la forma del rostro expresados en el CP1 en las hembras de ambas cuencas. b. Patrones de ocupación del	

morfoespacio respecto a los valores de los dos CP para el rostro de las hembras de ambas cuencas (Colotepec = rojo; Copalita = negro).....	64
Figura 41. a. Validación cruzada de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> en forma de hembras Colotepec a hembras Copalita en la prueba de permutación del análisis discriminante. “•” = hembras Colotepec y “-” = Hembras Copalita. b. espacio morfométrico de ocupación las barras color rojo son hembras Colotepec y barras color verde son hembras Copalita.....	65
Figura 42. Análisis de componentes principales de ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP3 (c) del cefalotórax de hembras Colotepec y hembras Copalita. (d) Valores de expresión en el morfoespacio entre la forma de cefalotórax hembras Colotepec puntos= rojos y hembras de Copalita= puntos negros del CP1 y CP2.....	66
Figura 43. Prueba en ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> de validación cruzada del análisis discriminante P-values for permutation tests (1000 permutation runs)= T-square (Mahalanobis): 0.5990) Procrustes distances: 0.0290.	66
Figura 44. a. Cambio de la forma del CP1 con todos los puntos en ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> hembras de la cuenca Colotepec y Copalita. b. cambio de la forma del CP1 con ausencia de las 4 espinas centrales. c. cambio de forma del CP1 sin las 4 espinas y sin la parte anterior.....	68
Figura 45. Análisis de componentes principales en ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP2 (c) del cefalotórax y rostro de machos de Copalita y machos de Colotepec. (d) Valores de expresión en el morfoespacio de entre la forma del cefalotórax y rostro de machos Copalita puntos= negros y machos de Colotepec=puntos rojos del CP1 y CP2.	69
Figura 46. Diferencias en ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> expresadas en vectores de deformación entre la forma del cefalotórax y rostro de Colotepec a Copalita.....	70
Figura 47. Valores de la validación cruzada para el cefalotórax y rostro en ambas cuencas (Copalita en azul-derecha y Colotepec en rojo-izquierda).....	70
Figura 48. Cambios en ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> en la forma del rostro expresados en el CP1 en los machos de ambas cuencas.....	71
Figura 49. Patrones de ocupación del morfoespacio respecto a los valores de los dos CP para el rostro de las hembras de ambas cuencas (Colotepec = rojo; Copalita = azul).....	71
Figura 50. Diferencia de la forma del rostro de los machos en ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> (Colotepec – Copalita).....	72
Figura 51. Análisis de componentes principales en ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP3 (c) del cefalotórax de machos Colotepec y machos Copalita. (d) Valores de expresión en el morfoespacio de entre la forma del cefalotórax machos Colotepec puntos= rojos y machos de Copalita= puntos negros del CP1 y CP2.	72
Figura 52. Diferencia del cefalotórax en ejemplares de <i>M. tenellum</i> de machos (Colotepec – Copalita) y Prueba de validación cruzada del análisis discriminante.	74
Figura 53. a. Cambio de la forma del CP1 en ejemplares de <i>Macrobrachium tenellum</i> con todos los puntos de ejemplares machos de la cuenca Colotepec a machos de la cuenca Copalita. b. cambio de la forma del CP1 con ausencia de las 4 espinas centrales. c. cambio de forma del CP1 sin las 4 espinas y sin la parte anterior.....	75
Figura 54. Espacio morfométrico y diferenciación de hembras de Colotepec y hembras de Copalita.....	78
Figura 55. Cefalotorax, rostrum y telson de <i>Macrobrachium tenellum</i> . a. Copalita Macho. b. Colotepec Macho. c. Hembra Copalita. d. Hembra Colotepec. e. Macho Copalita. f. Machos Colotepec. g. Hembra Copalita. h. Macho Colotepec.....	82

INTRODUCCIÓN

El género *Macrobrachium*, es muy diverso y está incluido dentro de la familia Palaemonidae. Están distribuidos en todos los continentes excepto Europa. Se distribuyen en las regiones tropicales y subtropicales de todo el planeta. Una de las causas de su diversidad es la compleja historia evolutiva a la que está asociado, lo cual es producto de un ciclo biológico altamente especializado, que incluye etapas estuarinas y de agua dulce dependiendo de la edad (De Grave *et. al.*, 2008; Bauer, 2011). En México se han identificado 17 especies de este género (Vega-Villasante, *et. al.*, 2011) incluyendo a *M. tenellum*. Dependiendo de la región, se les conoce con el nombre de langostinos, moya, camarón de río, chacal, manudo, manopalitos, cauques, pupo, cauque de pinzas largas, acamayás, piguas, mayacaxtles, mayas, varillado o brazolargo, popotillo entre otros (Román-Contreras, 1979; Cabrera, 1983; Guzmán-Arroyo, 1987; Hendrickx, 1995; Arroyo y Magaña, 2001; Ponce-Palafox *et. al.*, 2002; García-Ulloa *et. al.*, 2004; Pérez-Velázquez *et. al.*, 2006, Espinosa-Chaurand *et. al.*, 2011).

En particular la especie de langostino *M. tenellum* presenta mucha importancia ecológica por su aún relativa abundancia y con base en su rol en la dinámica ambiental de los ecosistemas de ríos y lagunas, tanto costeras como continentales (Murphy y Austin, 2005); está radica en que después de las etapas larvarias son bentónicos especialmente como juveniles y adultos, donde participan activamente en el proceso de bioturbación, merced a sus actividades, pues siendo de carácter omnívoro, remueven el fondo y ayudan a procesarlo y reactivarlo. Esto significa la revitalización del fondo y la modulación de la permeabilidad de los elementos químicos involucrados en los procesos biogeoquímicos (Palmer, 1997; Covich *et. al.*, 1999). Por lo tanto, la ausencia de este tipo de organismos, podría llevar a escenarios de perturbación e inestabilidad del bentos, la acumulación de materia orgánica y otros materiales puede causar condiciones anóxicas y altos niveles de amonio en lugares o épocas donde el flujo de aguas es nulo o reducido (Covich *et. al.*, 1999; Montoya, 2003).

Son preferentemente omnívoros y carroñeros, consumen detritos, algas, restos de animales muertos y además son depredadores de macro invertebrados acuáticos (Albertoni *et. al.*, 2003) y pequeños peces (Rodd y Resnick, 1991; Zuk y Kolluru, 1998). Por otra parte, también suelen ser presas de vertebrados, como peces, aves, reptiles, o

incluso mamíferos como mapaches y nutrias (Ogden *et. al.*, 1976; Sukumaran y Kutty, 1979; Casariego *et. al.*, 2008).

También tienen una importancia económica relativa que se basa en la utilización como alimento en México, Centro y Sudamérica debido a, su apariencia, su sabor y valor nutritivo (Goodyear *et. al.*, 1976; Cabrera, 1983; García-Guerrero *et. al.*, 2013). El principal uso es para el autoconsumo o para su venta local por comunidades ribereñas en toda su área de distribución. Debido a ello, son explotados artesanalmente y sin control. Los langostinos son un recurso pesquero alternativo de temporada que cobra cada vez mayor interés económico por parte de los pescadores locales (Pérez-Velázquez *et. al.*, 2006). A pesar de no haber estudios formales de sus poblaciones se ha notado una disminución en los últimos años con respecto a décadas anteriores (Espino-Barr *et. al.*, 2006).

Espino-Barr *et. al.*, (2006) mencionan que existen otros factores que influyen en la reducción de sus poblaciones como la contaminación causada por los asentamientos humanos, así como la pérdida del hábitat por la deforestación de vegetación riparia (Ceballos *et. al.*, 2013). También el descargo a las aguas de pesticidas por la agricultura y detergentes que se concentran en los ríos captados en las cuencas, depositándolos en los estuarios donde existen ecosistemas habitados por organismos altamente sensibles a estos compuestos (Kraemer *et. al.*, 2001). Asimismo, los cambios en aportes fluviales producidos por los efectos del cambio climático potencial como el aumento de tormentas, eventos extremos y ciclos de sequía tienen un efecto negativo sobre los estuarios, lagunas, y humedales costeros (Graizbord, 2009; Cárdenas, 2010).

Por lo tanto, es necesario que mediante la generación de información básica se implementen estrategias que promuevan su conservación (Conabio, 2018), pues la información actualmente disponible es escasa, se encuentra dispersa o no está disponible.

Conocer detalles tanto de la ecología como de la biología general de las especies es primordial para preservarlas teniendo en cuenta que cada una es un componente fundamental de una comunidad y es necesaria para su equilibrio (Stroud, *et. al.*, 2015).

En este ámbito, los estudios de morfología funcional y evolución biológica ayudan a establecer patrones permitiendo tener más noción un poco más clara de los procesos que se llevan a cabo en los sistemas naturales teniendo en cuenta que en los ambientes

acuáticos las poblaciones de crustáceos muestran un ordenamiento y distribución espacial gobernados por factores físicos, químicos y biológicos que marcan cierta heterogeneidad dentro de un hidrosistema (Walker, 1994; Carter *et. al.*, 1996). En consecuencia, comprender que las comunidades ecológicas no son ensambles al azar, si no que representan subconjuntos estructurados de la diversidad regional de especies (Diamond, 1975; Rodríguez, 2007). Los organismos son moldeados como una respuesta individual y poblacional debido a factores antropogénico o biológicos que son el producto de procesos micro- y macro-evolutivos interactuando con el ambiente y que pueden explicar sus relaciones ecológicas (Jaramillo, 2011).

Así mismo la variabilidad fenotípica permite tener en consideración el funcionamiento de los mecanismos adaptativos, el rol de los individuos en la estructura social y su comportamiento, dado que la forma de los especímenes puede estar dada por su genética (aquella hereda vía el material genético), por sus implicaciones ecológicas y las presiones ambientales (Wimberger, 1992; Sara *et. al.*, 1999; Adams *et. al.*, 2004; Muñoz-Muñoz *et. al.*, 2011), difiriendo notablemente en su morfología dentro y entre las poblaciones (McCoy *et. al.*, 2006).

Estas diferencias fenotípicas pueden cambiar incluso, el tipo y dirección de la evolución, la dinámica de la población, la determinación de los resultados en las interacciones de los sistemas ecológicos y la capacidad de adecuación a cambios ambientales, el rango de distribución, defensas anti-depredador, uso de recursos o capacidad competitiva (Stearns, 1989; Bolker *et. al.*, 2003; Bolnick *et. al.*, 2003,2011; Werner y Peacor, 2003; Duffy, 2010; Torres-Dowdall, 2013;).

Siendo el individuo adulto el resultado de las interacciones que están presente a lo largo de su desarrollo y que está limitada por las reglas mecánicas que descartan las variaciones no funcionales (Jaramillo, 2011). Todo esto hace que el evaluar las diferencias fenotípicas dentro y entre poblaciones pueda servir como herramienta para apoyar criterios de un mejor conocimiento de las especies y con ello aportar información útil para la conservación.

Sin embargo, no se han realizado previamente estudios que aborden las variaciones morfológicas intra específicas aplicadas a *M. tenellum*. Entre los pocos trabajos ejecutados con este género, está el realizado por Konan y colaboradores en el año 2010

con *Macrobrachium vollenhovenii*, que utilizando ejemplares provenientes de cuatro ríos diferentes en Costa de Marfil determinaron las diferencias entre poblaciones en función de la variabilidad morfológica intrapoblacional y relacionaron estas variaciones con factores biológicos. Por otro lado, Torres en el año 2016 estudio variaciones del rostro en *Macrobrachium borellii* relacionando las variaciones con factores biológicos. Zimmermann y colaboradores en el año 2012 estudiaron las variaciones del cefalotórax de *Macrobrachium australe* encontrando dos tipos de morfología relacionadas con factores biológicos.

Las estructuras óptimas basadas en los estudios previos del género para demostrar si existe variación es el rostrum, el cefalotórax y el telson siendo estas partes de las características más relevantes de la familia palaemonidae y bases para la diferenciación entre especies, así mismo se involucra en funciones como la nutrición, dimorfismo sexual, locomoción, (Figuroa, 1969; López y Pereira, 1994; New, 2002; Mantel y Dudgeon, 2005; Zimmermann *et. al.*, 2012; Chen *et. al.*, 2015). En los decápodos se requiere de estructuras rígidas de una sola pieza para los análisis, a fin de que la posición relativa no fluctúe debido a la articulación del cuerpo, por lo cual estas estructuras son susceptibles a estudio (Giri y Collins 2004, Giri y Loy 2008).

Se ha observado que cuando se buscan componentes biológicamente significativos en poblaciones de langostinos, las diferencias en las estructuras pueden ser imprecisas, inexactas o incluso engañosas. Esto ocurre especialmente cuando las formas son complejas y no se parecen mucho a iconos familiares (Zelditch *et. al.*, 2004).

En casos así, es recomendable recurrir a criterios como la medición de esas estructuras para poder encontrar diferencias reales y significativas. Uno de los mejores criterios para analizar las variaciones fenotípicas interespecíficas, es a través de la técnica de morfometría geométrica (Alibert *et. al.*, 2001, Krapivka *et. al.*, 2007). Es una herramienta que se basa en cuantificar la variación y permite generar uniones entre la biología, la geometría y la estadística (Bookstein, 1996; Rohlf y Corti, 2000; Adams *et. al.*, 2004; Mitteroecker y Gunz, 2009).

Trabaja partir de la forma (shape) y el tamaño (size) de una estructura, basada en el análisis multivariado de colecciones escasamente integradas de distancias, ángulos y proporciones y dentro de los estudios ecológicos permite el estudio comparativo entre y dentro de grupos de especímenes y localidades geográficas, ontogenia, modificaciones de

la forma biológica por efectos ambientales genéticos o históricos (Bookstein, 1982; Adams *et. al.*, 2004; Mitteroecker y Gunz, 2009).

La aplicación más común en trabajos taxonómicos ha sido para discriminar grupos y cuantificar las diferencias entre éstos (Rohlf, 1998; Adams *et. al.*, 2004; Zelditch *et. al.*, 2004; Giri y Collins 2004, Giri y Loy 2008, Barría *et. al.*, 2011, Idaszkin *et. al.*, 2013).

Consiste en la detección y análisis de marcas corporales homologas (hitos, cotas corporales, Landmarks) sobre estructuras anatómicas que describen apropiadamente el diseño corporal de cada espécimen empleando coordenadas las cuales se traducen en planos de dos o tres dimensiones, que permiten representar de manera numérica la forma del cuerpo (configuración), cuantifican las diferencias entre entidades taxonómicas con base en la intensidad y dirección del cambio de forma, observando de manera gráfica las diferencias (Bookstein, 1989; Rohlf, 1990; Rohlf y Marcus 1993; Van de Molen *et. al.*, 2007).

El presente trabajo a través de la morfometría geométrica pretende analizar las posibles diferencias morfológicas en poblaciones de *M. tenellum* y generar un aporte en el conocimiento para nuevas investigaciones relacionadas con la ecomorfología que tengan como finalidad comprender la ecología de esta especie.

Generalidades de *Macrobrachium tenellum*

Distribución

Se distribuye en los ríos continentales y lagunas costeras del Pacífico Mexicano desde Mulegé, en la parte media y oriental en la vertiente del Golfo de California (26°54.19' latitud Norte y 112° longitud Oeste) hasta en Merecuaco en la cuenca Santa Rita de la vertiente del Pacífico en la Península de Baja California, y desde Yavaros, Sinaloa (26° 45' latitud Norte) en México, hasta el río Chira, en el Norte de Perú (5° latitud Sur) e isla Galápagos (figura 1) (Hernández *et. al.*, 2007; Espinosa-Chaurand *et. al.*, 2011). Es posible localizarlo en aguas dulces y salobres continentales y costeras desde el nivel del mar hasta 800 a 1000 msnm, en ambientes con una temperatura anual mínima de 16° C y máxima de 32° C, y en zonas con precipitación total que fluctúa entre los 400 y 1350

mm anuales (Espinosa-Chaurand *et. al.*, 2011), su comportamiento general en los cuerpos de agua se asocia positivamente con la insolación, la salinidad, y negativamente con la profundidad, el oxígeno y la turbidez (Guzmán-Arroyo, 1987).

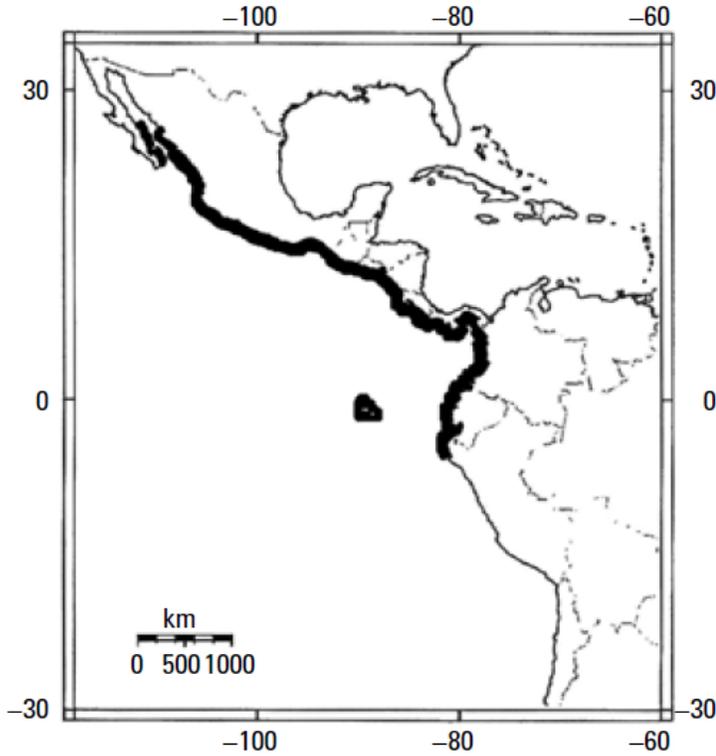


Figura 1. Distribución de *M. tenellum*
Tomado de: (Espinosa-Chaurand *et. al.*, 2011)

Hábitat y hábitos

Esta especie habita principalmente en lagunas costeras, charcos y ríos mansos o bien en las partes bajas de las cuencas con corrientes lentas. Para un buen desarrollo necesitan temperaturas de 25 a 30°C durante la mayor parte del año. Suelen vivir entre la maleza acuática y preferentemente viven en suelos fangosos arenosos, limo-arcillosos, rocosos, cerca de los manglares o entre raíces sumergidas, plantas acuáticas, debajo de hojas y palos en descomposición, en aguas con abundancia de detritus y materia en diferentes grados de descomposición, enterrados casi todo el día y salen al atardecer para capturar su alimento (Arroyo y Magaña, 2001; Ponce-Palafox *et. al.*, 2002; Espino-Barr *et. al.*, 2006).

Debido a que no es agresivo, así como también puede tolerar un amplio y fluctuante intervalo de temperaturas, salinidades y concentraciones de oxígeno es considerado como un buen candidato para ser cultivado (Ponce-Palafox *et. al.*, 2002).

Ciclo de vida y migración

Al alcanzar las hembras de *M. tenellum* su estado adulto desovan aguas arriba y las larvas recién eclosionadas (etapa 1) avanzan hacia las aguas salobres descendiendo por los ríos en los periodos de lluvias (figura 2) (Espinosa-Chaurand *et. al.*, 2011). El desarrollo larval se realiza en aguas salobres y permanecen en estas zonas al menos hasta convertirse en juveniles. Tienden a dispersarse en todo el espacio posible en busca de alimento y refugio (Román-Contreras, 1979; Guzmán Arroyo, 1987; Ponce-Palafox *et. al.*, 2002). Cabe mencionar que Bauer (2013) plantea la hipótesis de que a partir de su etapa larval en agua salobre puede ser arrastrado por el mar y depositado en otras cuencas cercanas obteniendo así la ventaja de colonizar otros estuarios y ampliar su área de distribución.

M. tenellum puede abandonar el agua por cortos periodos de tiempo para librar obstáculos que impidan sus migraciones, sobre todo cuando se dirige a áreas de reclutamiento, esto se debe a su alto grado de adaptación a moverse caminando dentro de un medio acuoso (Espinosa, 1986; Ponce-Palafox *et. al.*, 2006).

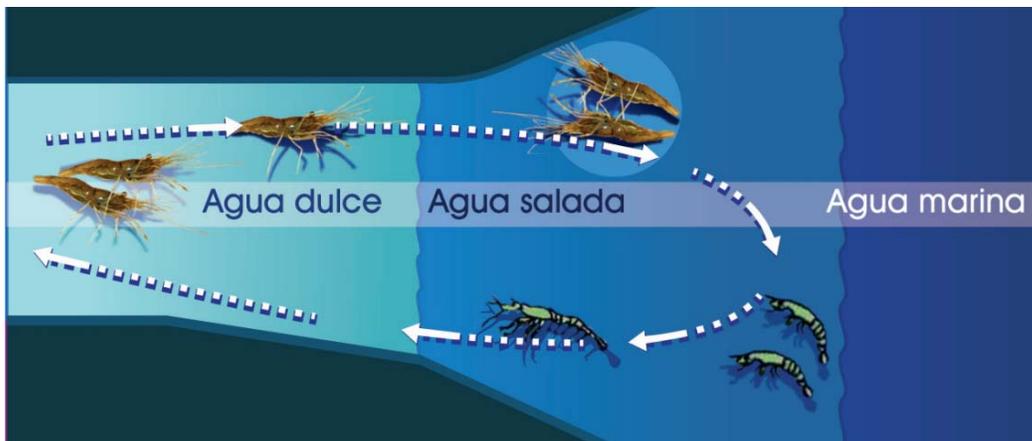


Figura 2. Ciclo de vida de *M. tenellum*.
Fuente: Vega-Villasante *et. al.*, (2011).

Morfología de *Macrobrachium tenellum*

Tienen un rostrum largo y curvado hacia arriba en su borde superior, con la sección proximal convexa y dentada, y la sección distal desarmada recta o cóncava, casi alcanzando el extremo anterior de la escama antenular. Tienen de 9 a 11 dientes dorsales con un espacio entre ellos, después, un diente posorbital terminado en forma bífida (dos espinas) (Espinosa-Chaurand *et. al.*, 2011).

En la porción ventral del rostrum tiene de 4 a 7 dientes continuos, que en su porción media se inclinan hacia delante, la pleura del segundo segmento abdominal se sobrepone al primero y tercero (Espinosa-Chaurand *et. al.*, 2011). El primero y el segundo par de pereiópodos tienen quelas o pinzas; el segundo par es muy desarrollado, con pereiópodos alargados, iguales o casi iguales, delgados y simétricos en machos (Boschi, 1974; Guzmán, 1987; Hendrickx, 1995; Arroyo y Magaña, 2001; Hernández *et. al.*, 2007). La quela está recubierta de pequeñas espinas o pubescencia aterciopelada, los dedos son largos de aproximadamente 0.8 a 1.0 veces la longitud de la palma y entre ellos puede apreciarse un espacio al cerrarse la pinza. El carpo puede ser igual o más largo que el mero (Boschi, 1974; Guzmán-Arroyo, 1987; Hendrickx, 1995; Arroyo y Magaña, 2001; Hernández *et. al.*, 2007). Los ojos se proyectan ligeramente hacia a los lados (Boschi, 1974; Hendrickx, 1995; Arroyo y Magaña, 2001).

Diferencias en los rasgos morfológicos entre una hembra y un macho de *M. tenellum*

Los langostinos son dioicos y tienen rasgos morfológicos que permiten, a partir de la edad subadulta o adulta, reconocer el género. Las glándulas sexuales, tanto en machos como en hembras, son pares y se localizan en la parte posterior del cefalótorax (Holthuis, 1952). La pleura del segundo somito abdominal en hembras es más alargada hacia la parte anterior del cuerpo en comparación con los machos. La posición del poro genital en machos se encuentra en el segmento basal del quinto par de pereiópodos, mientras que en las hembras se localiza en el tercer par (Holthuis, 1952). En los machos, los coxopoditos están alineados paralelamente, mientras que las hembras en forma cónica (figura 4) (Espinosa-Chaurand *et. al.*, 2011).

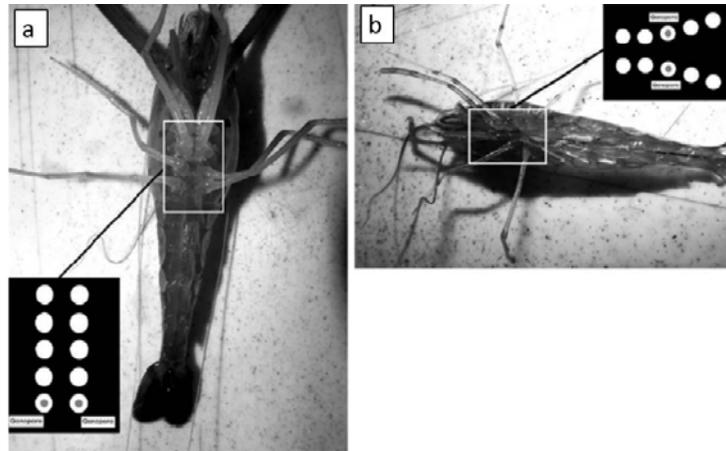


Figura 3. a. Vista ventral de ejemplar macho, mostrando la alineación paralela de los coxopoditos en los pereiópodos, recuadro inferior izquierdo ubicación de gonoporo (Guzmán-Arroyo, 1987). b. Vista ventral de ejemplar hembra mostrando la alineación en forma de cono de los coxopoditos de los pereiópodos y Recuadro superior derecho ubicación de gonoporo (Guzmán- Arroyo, 1987).

Fundamentos de la Morfometría geométrica

El estudio de la variedad de formas que poseen los organismos ha suscitado el interés de los naturalistas desde siglos atrás (Darwin, 1859; Thompson, 1917). En consecuencia, la morfometría ha sido una de las principales aproximaciones para estudiar la variación morfológica entre individuos y poblaciones (Howells, 1969; Bookstein *et. al.*, 2004; Slice, 2005, 2007). Estos estudios se han basado fundamentalmente en el empleo de métodos cuantitativos que pretenden caracterizar el tamaño y la forma de los organismos a partir de técnicas morfométricas (Reyment, 1985; Rohlf, 1990; Bookstein, 1991; Fleagle, 1999).

Los primeros estudios combinaron el empleo de medidas lineales entre puntos anatómicos con técnicas estadísticas uni y multivariadas para el análisis de las diferencias de tamaño y de forma (Bookstein, 1996; Slice, 2007). Este procedimiento, actualmente es denominado morfometría tradicional (Marcus, 1990; Rohlf y Marcus, 1993), que alcanzó un desarrollo mayor después de la década de los 80s por la cada vez más creciente disponibilidad de computadoras y de programas para análisis estadísticos multivariados. Sin embargo, con morfometría los estudios suelen producir números que no podemos visualizarlos fácilmente como descriptores de las diferencias de forma siendo este lenguaje abstracto y matemático (Zeldich *et. al.*, 2004). Por lo tanto, posterior a la generación de los datos un trabajo interpretativo es indispensable.

Antecedentes de la morfometría

En el siglo XX se afianzó el enfoque cuantitativo que hoy denominamos morfometría geométrica (Bookstein, 1996; Adams *et. al.*, 2004; Mitteroecker y Gunz, 2009) o llamada por Bookstein (1993) síntesis morfométrica, que se deriva de la síntesis de dos escuelas que se desarrollaron independientemente durante el siglo pasado. Por una parte la aproximación que se origina directamente de la biometría de Karl Pearson (1857- 1936), Francis Galton (1822-1911), W. F. R. Weldon (1860-1906) y Ronald Aylmer Fisher (1890-1962), quienes aplicaron el álgebra de la estadística multivariante (especialmente matrices de covarianza) a conjuntos de distancias, tomadas a partir de una muestra de individuos, y por otra parte la aproximación geométrica asociada al nombre de D'Arcy Wentworth Thompson (1860-1948) con el uso de la representación directa de la diferencia de forma mediante rejillas de deformación (Thompson, 1917).

Los trabajos que establecieron la base teórica de la morfometría geométrica aparecieron en los años ochenta: Bookstein (1984) propuso la descripción de la forma mediante coordenadas cartesianas que permitían visualizar las diferencias entre individuos y la posibilidad de aplicar pruebas t de Student para valorar la significación estadística; Goodall (1983) describió cómo utilizar los valores de las F en coordenadas no estandarizadas para la dimensión; y finalmente Kendall (1984) teorizó la existencia de un espacio de la forma (o espacio de Kendall) demostrando cómo los trabajos de Bookstein y Goodall se interpretaban en este espacio (Sans Fuentes, 2004; Torcida, y Perez, 2012).

A finales de los años 80, la estadística multivariante y la posibilidad de representar visualmente las diferencias morfológicas encontradas entre especímenes hallaron su síntesis en la morfometría geométrica, que ha tomado contribución de las matemáticas, de la estadística, de la geometría no Euclídea y del desarrollo de los ordenadores cada vez más potentes con la finalidad de realizar las operaciones complicadas de los cálculos necesarios (Sans Fuentes, 2004). Definiendo a la morfometría geométrica como la caracterización cuantitativa, análisis y comparación de la forma biológica, cuyo objetivo principal es describir y cuantificar patrones de variación en la forma y entre grupos (Adams *et. al.*, 2004; Roth y Mercer, 2000).

Estadística y matemáticas como bases de la morfometría

La morfometría conjunta disciplinas diferentes como la estadística o el álgebra con la morfología (Zeldich *et. al.*, 2004). En cierto sentido, esa percepción es completamente precisa: la morfometría es una rama del análisis de formas matemáticas. Las formas en que extraemos información de los datos morfométricos involucran operaciones matemáticas en lugar de conceptos arraigados en la intuición biológica o la morfología clásica. La morfometría puede ser una rama de la morfología tanto como una rama de la estadística (Zeldich *et. al.*, 2004).

Al enfatizar el componente biológico de la morfometría, se destaca la importancia de su componente matemático pues las matemáticas proporcionan los modelos utilizados para analizar datos, como aquellos modelos lineales generales explotados en análisis estadísticos, y los modelos subyacentes a los métodos exploratorios (como el análisis de componentes principales) (Zeldich *et. al.*, 2004).

Tamaño y forma como criterios analíticos

El rápido progreso en la morfometría geométrica ha resultado en gran medida a que tiene una teoría matemática que se basa en la forma, en consecuencia es necesario tener un concepto definido de “forma” (Zeldich *et. al.*, 2004), y para definir dicho concepto es necesario entender el significado de “tamaño”, ya que ambos conceptos están relacionados y no podemos entender uno sin entender el otro. En la morfometría geométrica es posible estudiar de manera independiente forma y tamaño de una estructura a partir de las coordenadas cartesianas (landmarks) o las distancias lineales entre ellos (Bookstein, 1989).

Tamaño

En los trabajos de Mosimann y colaboradores (Mosimann, 1970, 1988; Mosimann y James, 1979; Darroch y Mosimann, 1985) se logró una conceptualización rigurosa de la

definición de tamaño definiéndola como cualquier combinación de los datos observados que permite escalar las variables originales a una dimensión igual a uno (Bookstein, 1989). En el análisis basado en coordenadas cartesianas (landmarks) el tamaño se obtiene a partir del tamaño del centroide (s), que es la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadradas de todos los puntos respecto a su centro de gravedad (Bookstein, 1989, 1991). La conveniencia de utilizar el tamaño del centroide como variable de tamaño en los análisis geométricos radica en que es la única alternativa que no se correlaciona con la forma cuando el modelo nulo de alometría es verdadero, ésta falta de correlación sólo es esperable cuando se efectúa una superposición por cuadrados mínimos (Bookstein, 1991).

Forma

Desde el punto de vista morfométrico, la forma se define como "toda la información geométrica que permanece en un conjunto de coordenadas cuando la ubicación, la escala y los efectos de rotación son removidos de un objeto" (Kendall, 1977; Bookstein, 1991, 1996). Así pues, la forma es el espacio de todas las proporciones de las variables medidas con respecto a una única variable de tamaño X (Mosimann y James, 1979; Bookstein, 1989). Es importante destacar que el tamaño de una estructura puede expresarse como un valor absoluto pero la forma en cambio, sólo puede expresarse en términos relativos. La noción de forma en la morfometría geométrica propuesta por Mosimann, hace referencia a la invariabilidad en diferentes escalas físicas y que fue reformulada en coordenadas cartesianas por David Kendall (1984).

Ventajas de la morfometría geométrica

Entre sus principales atributos está el hecho de que evita reducir la forma a una serie de medidas lineales o angulares en las cuales se pierde la información relacionada con las relaciones geométricas del conjunto (Zeldich *et. al.*, 2004). Además, analiza las formas biológicas, minimizando las diferencias en tamaño, posición y orientación de cada objeto de modo que conserva en todo momento su estructura física, preservando las relaciones

geométricas y permitiendo analizar la morfología y sus variaciones desde una perspectiva global (Rohlf y Slice, 1990). También proporciona información que permite realizar comparaciones estadísticas de la forma y generar representaciones gráficas de la misma, facultando la visualización de la dirección, localización y magnitud del cambio morfológico (Adams y Funk, 1997; Castro. 1998; Van der Molen *et. al.*, 2007).

Las herramientas de análisis nos permiten ilustrar y explicar las diferencias de forma que han sido analizadas matemáticamente, ofreciendo una descripción precisa a propósitos importantes de visualización, interpretación y comunicación de resultados, entre formas complejas con casi la misma facilidad que podemos visualizar las diferencias entre círculos, triángulos y letras del alfabeto (Zeldich *et. al.*, 2004).

HIPÓTESIS

La localidad de origen y el sexo podrían ser causa de diferencias morfométricas medibles y significativas en poblaciones de *Macrobrachium tenellum*

OBJETIVOS

General

- Detectar y analizar las diferencias morfológicas entre ejemplares de *Macrobrachium tenellum* en función del sitio de colecta y de su sexo.

Específicos

1. Determinar las variaciones morfológicas en el rostrum, cefalotórax y telson de *M. tenellum* entre especímenes colectados en dos localidades diferentes.
2. Analizar las variaciones morfológicas de dimorfismo sexual en el rostrum, cefalotórax y telson de *M. tenellum*.

MÉTODO

La colecta de organismos se realizó en marzo y abril del año 2017 por ser los meses en los cuales comienzan la temporada de lluvia y resulta más fácil la colecta de especímenes. La colecta se realizó en las cuencas Copalita (816277.76 E, 1748071.15 N) y Colotepec (711492.24 E, 1750087.95 N) dentro en la costa del estado de Oaxaca, los sitios se eligieron por ser de naturaleza diferente y por ser amplias zonas de distribución de la

especie *M. tenellum* (García Velasco, 2014). La distancia aproximada entre estos dos lugares es de 104.5 km en línea recta (Figura 4).

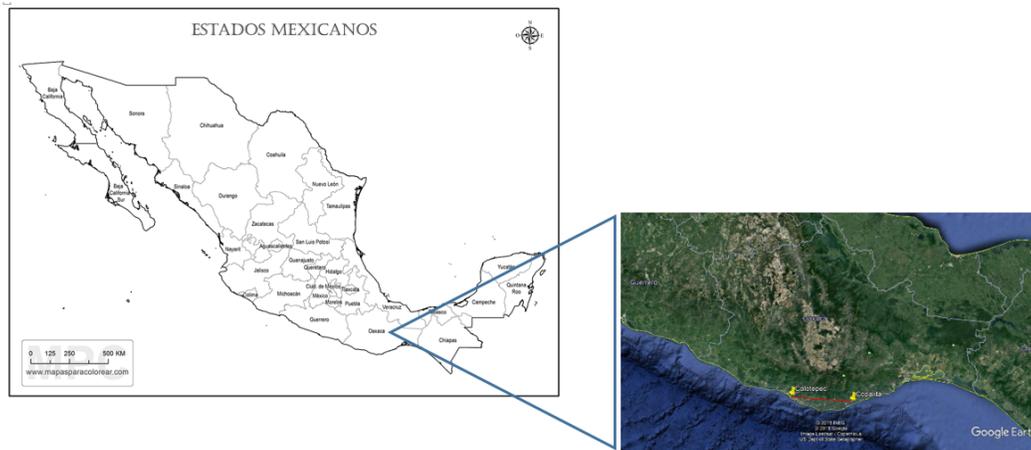


Figura 4. Ubicación de la cuenca de Colotepec y Copalita.

Descripción de la zona de estudio

Descripción del río Copalita

Este río se localiza en el extremo sur del estado, pertenece a la cuenca Copalita. Allí existe un clima variado, sobresaliendo el cálidos subhúmedos, semicálido subhúmedos, semifrío subhúmedos y templados subhúmedos. En promedio se registra precipitaciones del orden de 1 700 mm, presenta caudales perennes, se desarrolla en terrenos de fuerte pendiente, nace en la Sierra Madre del Sur a 2 800 msnm, sigue en dirección general hacia el sureste en curso zigzagante sobre terrenos de fuerte pendiente, recorre aproximadamente 120 kilómetros, durante su recorrido recibe por margen izquierda a sus afluentes más importantes, entre ellos los ríos San Marcial, Santo Domingo y La Cofradía, desemboca del lado del pacifico (García Alvarado *et. al.*, 2017; INEGI, 2004).

El sitio de colecta aparentemente, no está alterado por el hombre, la vegetación predominante a las orillas son pastizales y en menor grado ramas de árboles, en algunas ocasiones hay fango entre las raíces.

Descripción del río Colotepec

El río Colotepec nace en la Sierra Madre del Sur a 2 300 msnm, presenta caudales perennes, baja con rumbo suroeste en trayectoria sinuosa y de fuerte pendiente hasta desembocar al Océano Pacífico, la longitud es de aproximadamente 100 km, medidos desde su nacimiento hasta el municipio de Santa María Colotepec; de acuerdo a los datos hidrométricos de la Estación Hidrométrica La Ceiba, este río transporta volúmenes anuales del orden de 905.05 Mm³. El área de colecta estaba influenciada por la presencia antropogénica existiendo casas en una orilla del río, la vegetación predominante en la cual se desarrolló la captura son pastizales (*P. maximum*) y en menor grado ramas de árboles (De los Santos-Romero *et. al.*, 2006; INEGI, 2004).

Se seleccionaron los sitios de colecta tomando como criterio base que la distancia entre ambos pudiera ser suficiente como para que se tratase de dos poblaciones diferentes. Durante los muestreos se colectaron especímenes de todas las tallas posibles a orillas del río entre raíces de la vegetación riparia (figura 5), así como también en el fango del fondo pero siempre existiendo raíces (Vega-Villasante *et. al.*, 2014). Para ello, se utilizaron de arte de pesca redes de cuchara de corto y largo alcance y se colectaron a lo largo de un transecto de aproximadamente de 1 kilómetro. Una vez colectados los especímenes, se sacrificaron colocándolos en hielo y se fijaron en formol al 20% para su traslado al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca (CIIDIR). En todo momento se procuró mantenerlos intactos.



Figura 5. Vegetación riparia

Una vez en el CIIDIR los ejemplares se enjuagaron con agua potable y se realizó una selección de los ejemplares óptimos a trabajar. Primero fueron descartados aquellos que de acuerdo a una identificación previa, no resultaran ser *M. tenellum* (figura 6). Un segundo paso, consistió en elegir los que estuviesen intactos, eso es, completas todas las secciones y estructuras que serían consideradas en el estudio, como el cefalotórax, el rostrum o el telson. Para el caso particular del telson, se cuidó que presentaran las cuatro espinas.

El sexo se determinó de acuerdo a Espinosa *et. al.*, (2011) que usa como criterio la diferencia en tamaño y forma de los pereopodos. Cuando este criterio no fue suficiente con ayuda de un estereoscopio se utilizó la presencia del punto duro del primer somito abdominal de los machos (Guzmán-Arroyo, 1987). Los especímenes separados con estos criterios se etiquetaron con papel albanene escrito con lápiz de grafito y envasaron individualmente para luego, ser conservados en frascos con alcohol al 70%, en la colección del CIIDIR.



Figura 6. Diferenciación de la especie

Trabajo de gabinete

Preparación de ejemplares y adquisición de imágenes

Para manipular los ejemplares se utilizó una pinza de disección tipo Kelly, alfileres para fijarlos (solamente el telson) y una esponja de color azul para fijar las estructuras al momento de tomar las fotografías.

La colocación de cada ejemplar se definió con la ubicación de puntos fácilmente localizables en todos los ejemplares con ayuda de trazos sobre el mismo ejemplar. De esta manera cada fotografía quedo centrada y uniforme.

Cefalotórax – Rostro

Las fotografías se tomaron ubicando al ejemplar de tal manera que fuera visible una línea recta longitudinal sobre el borde superior, que parte desde la base del rostro hasta el final del cefalotórax, y también se cuidó que existiera el traslape del borde superior e inferior en el extremo superior derecho del cefalotórax (figura 7).

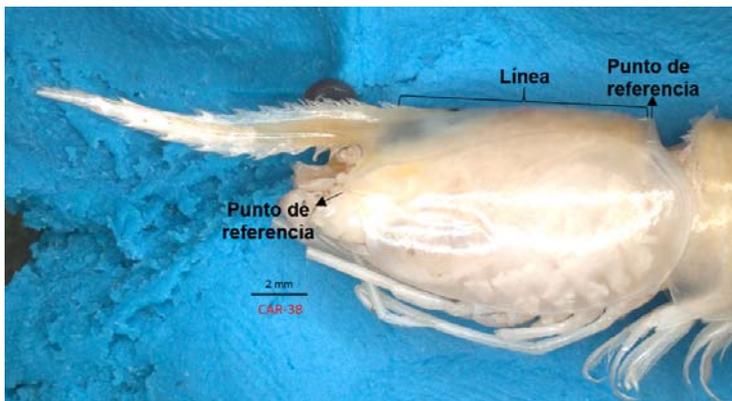


Figura 7. Puntos de referencia en el Cefalotórax

Para generar las plantillas del registro de la forma del cefalotórax, se usó un círculo dividido en 38 partes, construido a partir de dos landmarks, uno se ubicó en la espina antenal y otro en el traslape o ángulo del borde superior e inferior en el extremo superior derecho del cefalotórax, este último punto y un punto ubicado en la base de la primer diente rostral fueron utilizados para elaborar un peine con 9 líneas para registrar el resto del cefalotórax, el borde superior (figura 8).

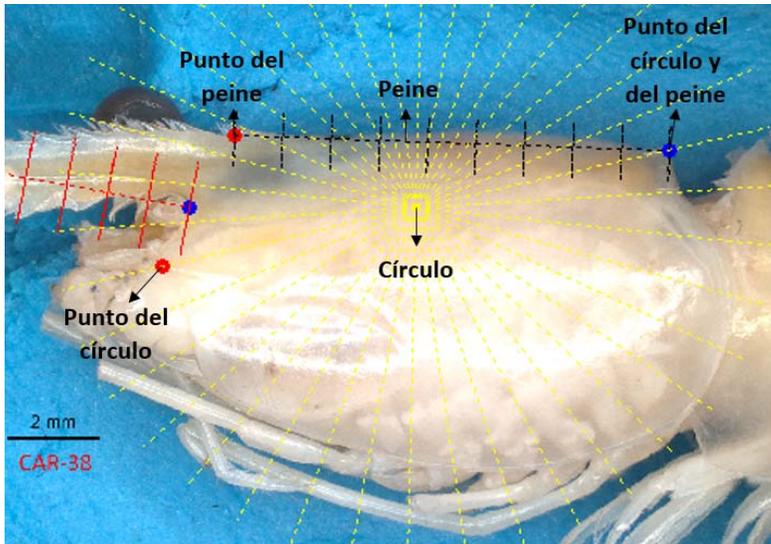


Figura 8. Plantillas para generar del registro de la forma del cefalotórax

Una vez tomadas las fotografías, se integraron a una carpeta y a partir de esta, se creó una base de datos en formato de texto con el software TPSUtil, para finalmente ingresarla en el software TPSDig, donde marcamos 29 puntos alrededor de la estructura del cefalotórax para recuperar la forma (figura 9).

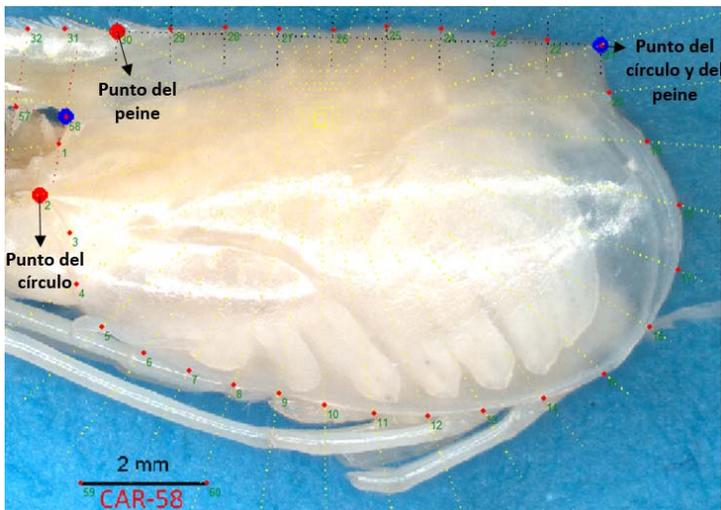


Figura 9. Puntos en el cefalotórax

Rostrum

Para generar las plantillas del registro de la forma del rostrum, se usó un peine ubicado en la parte superior dividido en 9 partes, construido a partir de dos landmarks, uno se ubicó el inicio del rostrum y otro en la base de la séptima espina del rostro así como un peine para la parte inferior del rostro el peine se dividido en 13 partes y se usó como

puntos de referencia el inicio del rostrum y una sutura presente en la base del rostro de la parte inferior (figura 10).

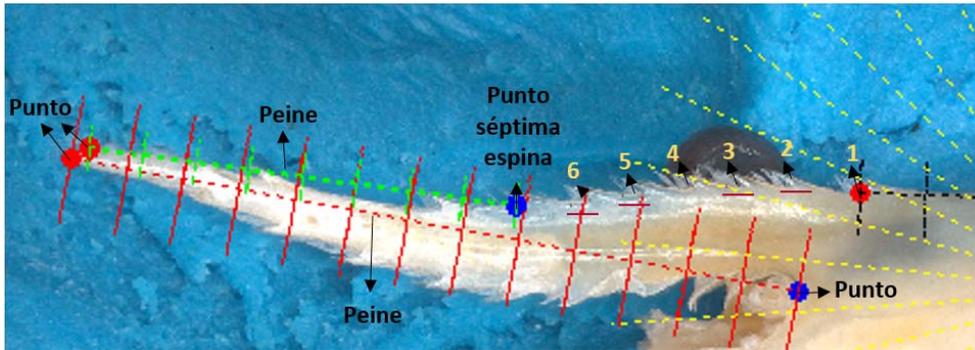


Figura 10. Planillas para el registro de la forma del cefalotórax y rostro

Una vez tomadas las fotografías también se clasificaron en una carpeta y se analizaron con el software TPSUtil creando con ello una base de datos en formato de texto plano, dicha base se ingresó al software TPSDig.

En el software TPSDig se marcaron 29 puntos alrededor de la estructura para recuperar la forma, tomando como inicio la base de la primera espina rostral, posteriormente se colocó un punto continuamente en la base de cada espina hasta llegar a la séptima y a partir de esta se colocaron puntos sobre la intersección del borde de la estructura con la línea de los peines hasta colocar el punto 29 en la sutura (figura 11).



Figura 11. Puntos en el rostro

Telson

En el Caso del telson las fotografías se tomaron de manera que el final del telson y dos ángulos internos de la parte anterior al organismo estuvieran en foco con el fin de evitar inclinaciones que pudieran inducir variación (figura 12).

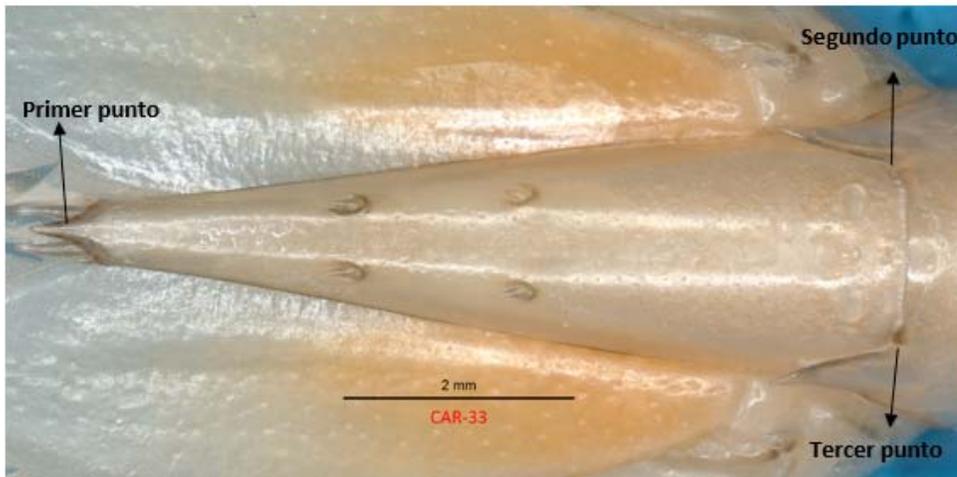


Figura 12. Puntos de referencia en el telson

Las planillas para el registro de la forma se diseñaron a partir de dos peines cada uno está dividido en 8 partes y están ubicados en cada extremo del telson. Ambos peines tienen en común el punto de la punta del telson, el otro punto se localiza en la parte superior en una intercesión con un somito. También se trazó un abanico de siete líneas, usando los tres puntos de los peines, el punto principal está ubicado al final del telson, la dirección esta hacia la parte anterior del ejemplar (figura 13).

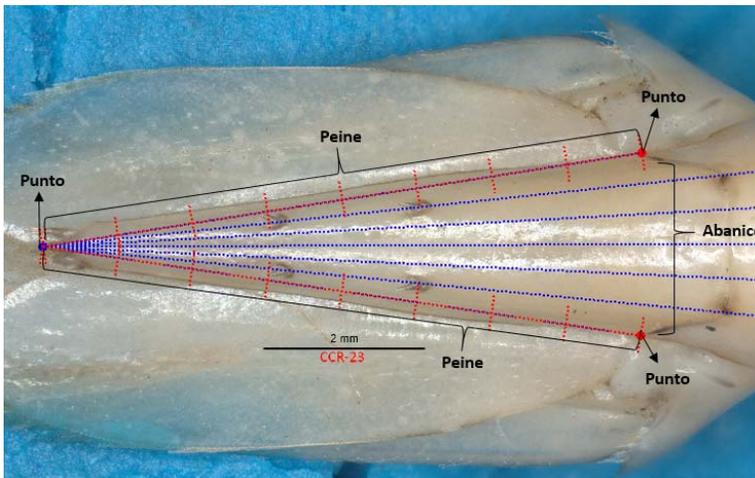


Figura 13. Planillas para el registro de la forma del telson

Para colocar los puntos en las planillas se usó el software TPSdig y se marcaron un total de 26 puntos alrededor de la estructura del telson tomando en cuenta las cuatro espinas para recuperar la forma (figura 14).

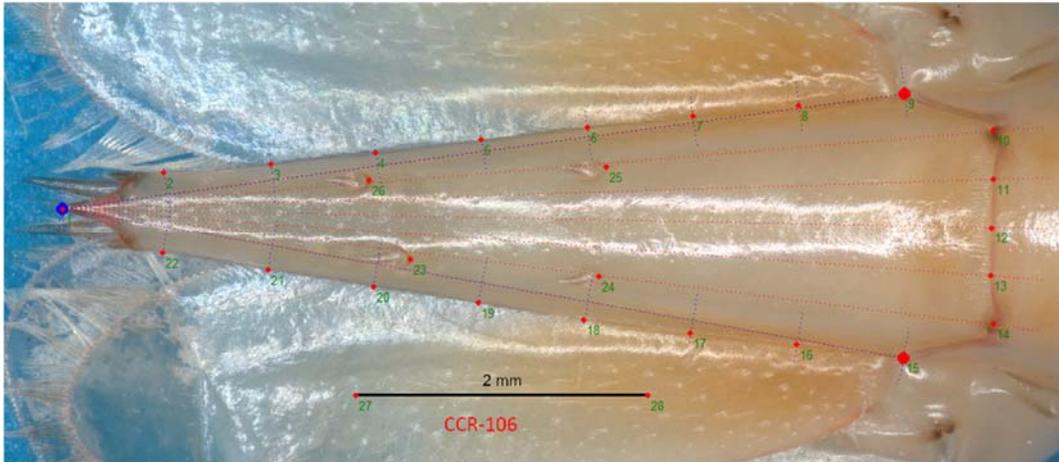


Figura 14. Puntos en el telson

Las series de fotografías que se capturaron de cada estructura se realizaron con un microscopio modelo Carl Zeiss Axio Zoom V16 con una cámara AxioCam 506color en el software ZEN para Axio Zoom. La forma en que se tomaron fue por capas y cada capa correspondió a una fotografía, posteriormente el software que pertenece al microscopio las integro dando como resultado una fotografía con una profundidad de campo completa y con mayor nitidez respecto a todas. Para poder estimar el tamaño de las representaciones (centroid size) fue necesario incluir una escala de 2 mm en cada fotografía a través del software que opera el microscopio.

La base de datos obtenida del software TpsDig se editó en el programa Notepad++ en donde el ID de cada ejemplar proporcionado por el programa se intercambió por el ID que se asignó a cada ejemplar previamente en la lista. Dicha base es una matriz de configuración completa que representa la forma del objeto estudiado, la configuración está formada por “k” cantidad de landmarks y cada uno de los cuales tiene a su vez “m” coordenadas (Kendall, 1977; Zelditch et. al. 2004). De este modo, la configuración de landmarks se encuentra definida por una matriz de k líneas por m columnas (Kendall, 1977; Dryden y Mardia, 1998; Zelditch et. al. 2004). De acuerdo a la definición de Kendall (1977), se deben realizar tres procedimientos para eliminar toda información que no se relacione con la forma, este proceso se llevó a cabo por el método de Procrustes.

Análisis de las muestras

Método de superposición Procrustes

Inicialmente los puntos de referencia digitalizados en el software Tpsdig (Rohlf) son traducidos a coordenadas en un plano de dos dimensiones (espacio plano), pero durante el proceso de estandarización de las configuraciones, este espacio se vuelve curvo y al rotar cada uno de los individuos respecto a un landmark, dicho espacio toma múltiples dimensiones (hiperespacio), y es conocido como espacio de Kendall, en él se encuentran los puntos de referencia propios de la forma y es éste el considerado espacio forma (Slice, 2005), lo anterior con el fin de obtener variables de tamaño y de forma (Gower, 1975; Siegel y Benson, 1982; Rohlf y Slice, 1990) y posteriormente hacer comparaciones adecuadas entre las muestras.

El espacio forma es la información geométrica dada por las fotografías tomadas a los langostinos, misma que ya ha sido trasladada, rotada y reescalada, y el tamaño son medidas de la forma que pueden ser afectadas por la traslación, rotación y el reescalamiento (Zelditch *et. al.*, 2004).

Para esto se aplicó el método de superposición de puntos propuestos por Rohlf y Slice (1990), que constituye una extensión del método de Gower (1975): denominado Análisis Procrustes Generalizado (APG), cuyo procedimiento se basa en el Análisis Procrustes Ordinario (APO) y está adecuado para comparar más de dos muestras. Esta técnica hace ajustes rotacionales superponiendo una configuración de puntos sobre otra, optimizando alguna medida de bondad de ajuste. Esta prueba emplea el criterio de mínimos cuadrados para minimizar la sumatoria de las desviaciones cuadráticas, de las distancias entre los puntos. Su propósito es remover la información referente a la posición del tamaño y la orientación de los individuos, con el propósito de que la única variable a analizar sea la forma (Rohlf y Slice, 1990; Castro 1998; Van der Molen *et. al.*, 2007).

Este método se basa en:

- 1) Traslación. Se lleva a cabo en el espacio de Kendall, la matriz de configuración tiene un centro geométrico o “centroide”, que es el punto que describe su posición en este espacio matemático, entonces, una matriz de configuración está centrada si el promedio de todas las coordenadas es 0, esto se logra trasladando la configuración a lo largo de los

ejes X y Y restando las coordenadas del centroide a cada coordenada (Zelditch *et. al.* 2004); En este procedimiento las posiciones relativas de los puntos siguen siendo las mismas, aunque las coordenadas de cada uno varían (Rohlf y Slice 1990; Zelditch *et. al.*, 2004; Van der Molen *et. al.*, 2007).

2) Estandarización. Se lleva a cabo en el espacio de Kendall, los puntos que ya han sido trasladadas al origen de coordenadas un tamaño del centroide igual a uno (Rohlf y Slice 1990; Zelditch *et. al.*, 2004; Van der Molen *et. al.*, 2007).

3) Rotación Eliminando las dos variables pasadas nos encontramos en un espacio denominado pre-forma, que puede visualizarse como una hiperesfera (Zelditch *et. al.*, 2004), y es en este espacio donde se rota cada configuración alineando los puntos minimizando la suma del cuadrado de las distancias entre los landmarks homólogos de modo que la raíz cuadrada de la suma de las diferencias al cuadrado entre los puntos correspondientes, sea lo más baja posible (en el sentido geométrico, no biológico) de dos o más configuraciones (Rohlf, 1990; Zelditch *et. al.*, 2004; Van der Molen *et. al.*, 2007).

EL Análisis de Procrustes fue desarrollado con el software MorPhoJ para posteriormente generar en el mismo software una matriz de covarianza para realizar los análisis estadísticos multivariados.

Análisis de Componentes Principales

En el software MorphoJ se calculó una matriz de covarianza para el cefalotórax en conjunto con el rostro, por separado para el rostro y otra para el cefalotórax. En el caso del telson se dividió en tres partes, en la primera se analizó todos los punto alrededor de la estructura incluidas las 4 espinas centrales, en un segundo análisis se omitieron las 4 espinas y en un último análisis se omitieron las 4 espina más los puntos de la parte anterior de dicha estructura que pertenecen a los somitos.

El análisis ayudo a simplificar la descripción de la variación entre los langostinos, cuya distribución de probabilidades no necesita ser conocida y funciona reemplazando las variables originales con unas nuevas (los componentes principales), que son combinaciones lineales de las variables originales y son independientes entre sí (Zelditch

et. al., 2004). Por lo que los conglomerados resultantes de individuos a menudo son más aparentes en parcelas de PC que en parcelas de las variables originales (Prevosti, *et. al.*, 2010.; Zelditch *et. al.*, 2004).

Los componentes principales resultantes proporcionan una idea de las covarianzas entre las variables, la mayoría de las variaciones en la muestra generalmente se localizan en los primeros componentes simplificando la presentación de resultados (Tissot, 1988).

Análisis discriminante

El análisis de funciones discriminantes es una técnica estadística multivariante cuya finalidad es desarrollar y encontrar una combinación lineal de variables independientes y a su vez examinar la existencia de diferencias significativas entre las dos poblaciones del langostino respecto al conjunto de variables predictoras (landmarks) que mejor discrimina los grupos, para ejecutar el análisis estos grupos son conocidos a priori (Liseth-Abreu, 2006; Fernández, 2008; Castillo-Elizondo y Rodríguez-Rojas, 2009).

La diferencia con el análisis de variables canónicas es que en este análisis solo se consideran dos grupos (Klingenberg-Christian, 2014). Este procedimiento se realizó utilizando la distancia Procrustes y la estadística T-cuadrado. La implementación de este análisis en el software MorphoJ usa la regla de clasificación de Fisher, que establece el punto de corte en un valor de cero (Klingenberg-Christian, 2014).

El análisis se realizó en conjunto con una prueba de 1000 permutaciones las cuales son pruebas de significancia estadística no paramétricas, donde la distribución de las estadísticas de prueba bajo la hipótesis nula se construye calculando todos los valores posibles o un número predeterminado de estadísticas de prueba (generalmente 1000 o más) a partir de observaciones permutadas bajo la hipótesis nula (Li y Dye, 2013). La teoría de la prueba de permutación se basa en el trabajo de Fisher y Pitman en la década de 1930. Las pruebas de permutación están libres de distribución, lo que puede proporcionar valores P exactos incluso cuando el tamaño de muestra es pequeño (Li y Dye, 2013).

La confiabilidad de la discriminación se evaluó mediante la validación cruzada (Lachenbruch 1967), que es un procedimiento clasificatorio, al cual también se le conoce

con el nombre de “uno a fuera”. Por lo tanto, es más útil para las comparaciones de grupos específicos en este caso de los langostinos (Klingenberg-Christian, 2014). El método consiste en excluir un individuo del grupo I, calcular la función discriminante, y clasificar después al individuo que se ha excluido. Haciendo lo mismo con el resto de individuos del grupo I, se estima la probabilidad (II/I) con el porcentaje de individuos que han sido clasificados en el grupo II. Procediendo análogamente con los individuos del grupo II, se estima la probabilidad (I/II). La información obtenida sirve para determinar la estabilidad de los estadísticos obtenidos (Lee, 2006).

La ventaja de estos tipos de análisis en el área de la morfometría geométrica, es que permite visualizar el cambio de la forma de las estructuras para poder comprender la variación de los especímenes, mediante un algoritmo denominado “Thin Plate Splin” (Bookstein, 1989; Zelditch *et. al.*, 2004).

RESULTADOS

Los especímenes estudiados se agruparon por localidad y sexo de la siguiente manera (Tabla 1):

- a) Copalita. La muestra incluyó 68 especímenes: 32 machos y 36 hembras. En la tabla 1 se muestran los caracteres morfológicos que se consideraron para los análisis. Para machos se utilizaron 29 muestras en los análisis de rostro y cefalotórax y 29 muestras para telson. Para las hembras se utilizaron 26 muestras en los análisis rostro y cefalotórax y 29 para telson.
- b) Colotepec. La muestra incluye 59 especímenes: 29 machos y 30 hembras. En la tabla 2 se muestran los caracteres morfológicos que se consideraron para los análisis. Para machos se utilizaron 29 muestras en los análisis de rostro cefalotórax y telson. Para las hembras se utilizaron 30 muestras en los análisis de rostro cefalotórax y telson.

Tabla 1. Lista de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* provenientes de Copalita

	COPALITA					
	HEMBRAS			MACHOS		
	Telson	cefalotórax	Rostro	telson	Cefalotórax	Rostro
1	MT 31	MT 31	MT 31	MT 01	MT 01	MT 01
2	MT 33	MT 33	MT 33	MT 02	MT 03	MT 03
3	MT 34	MT 34	MT 34	MT 05	MT 06	MT 06
4	MT 35	MT 38	MT 38	MT 06	MT 07	MT 07
5	MT 37	MT 39	MT 39	MT 07	MT 08	MT 08
6	MT 38	MT 40	MT 40	MT 08	MT 11	MT 11
7	MT 39	MT 43	MT 43	MT 11	MT 12	MT 12
8	MT 40	MT 45	MT 45	MT 12	MT 14	MT 14
9	MT 41	MT 48	MT 48	MT 14	MT 15	MT 15
10	MT 42	MT 49	MT 49	MT 15	MT 17	MT 17
11	MT 43	MT 53	MT 53	MT 17	MT 19	MT 19
12	MT 45	MT 54	MT 54	MT 19	MT 20	MT 20
13	MT 46	MT 55	MT 55	MT 20	MT 21	MT 21
14	MT 47	MT 57	MT 57	MT 21	MT 24	MT 24
15	MT 49	MT 58	MT 58	MT 24	MT 27	MT 27
16	MT 51	MT 59	MT 59	MT 27	MT 71	MT 71
17	MT 52	MT 61	MT 61	MT 30	MT 72	MT 72

Continuación

18	MT 54	MT 63	MT 63	MT 72	MT 75	MT 75
19	MT 56	MT 64	MT 64	MT 75	MT 77	MT 77
20	MT 57	MT 65	MT 65	MT 77	MT 93	MT 93
21	MT 61	MT 67	MT 67	MT 93	MT 94	MT 94
22	MT 63	MT 79	MT 79	MT 94	MT 95	MT 95
23	MT 64	MT 80	MT 80	MT 95	MT 96	MT 96
24	MT 65	MT 82	MT 82	MT 96	MT 97	MT 97
25	MT 66	MT 91	MT 91	MT 97	MT 98	MT 98
26	MT 79	MT 92	MT 92	MT 98	MT 99	MT 99
27	MT 80			MT 99	MT 100	MT 100
28	MT 82			MT 101	MT 101	MT 101
29	MT 92			MT 102	MT 102	MT 102

Tabla 2. Lista de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* provenientes de Colotepec

	COLOTEPEC					
	HEMBRAS			MACHOS		
	Telson	cefalotórax	Rostro	Telson	cefalotórax	Rostro
1	MT 23	MT 23	MT 23	MT 44	MT 44	MT 44
2	MT 57	MT 57	MT 57	MT 48	MT 48	MT 48
3	MT 58	MT 58	MT 58	MT 49	MT 49	MT 49
4	MT 59	MT 59	MT 59	MT 53	MT 53	MT 53
5	MT 61	MT 61	MT 61	MT 55	MT 55	MT 55
6	MT 66	MT 66	MT 66	MT 72	MT 72	MT 72
7	MT 68	MT 68	MT 68	MT 75	MT 75	MT 75
8	MT 69	MT 69	MT 69	MT 76	MT 76	MT 76
9	MT 70	MT 70	MT 70	MT 77	MT 77	MT 77
10	MT 78	MT 78	MT 78	MT 84	MT 84	MT 84
11	MT 79	MT 79	MT 79	MT 85	MT 85	MT 85
12	MT 80	MT 80	MT 80	MT 86	MT 86	MT 86
13	MT 83	MT 81	MT 81	MT 88	MT 88	MT 88
14	MT 90	MT 83	MT 83	MT 89	MT 89	MT 89
15	MT 91	MT 90	MT 90	MT 95	MT 95	MT 95
16	MT 93	MT 91	MT 91	MT 96	MT 96	MT 96
17	MT 94	MT 93	MT 93	MT 98	MT 99	MT 99
18	MT 97	MT 94	MT 94	MT 99	MT 101	MT 101
19	MT 100	MT 97	MT 97	MT 101	MT 103	MT 103
20	MT 102	MT 100	MT 100	MT 104	MT 104	MT 104
21	MT 105	MT 102	MT 102	MT 107	MT 107	MT 107
22	MT 106	MT 105	MT 105	MT 108	MT 108	MT 108
23	MT 111	MT 106	MT 106	MT 109	MT 109	MT 109
24	MT 112	MT 111	MT 111	MT 110	MT 110	MT 110
25	MT 114	MT 112	MT 112	MT 113	MT 113	MT 113
26	MT 115	MT 114	MT 114	MT 116	MT 116	MT 116

Continuación						
27	MT 117	MT 115	MT 115	MT 119	MT 119	MT 119
28	MT 118	MT 117	MT 117	MT 121	MT 121	MT 121
29	MT 123	MT 118	MT 118	MT 122	MT 122	MT 122
30	MT 131	MT 120	MT 120	MT 125	MT 124	MT 124
31		MT 123	MT 123	MT 126	MT 125	MT 125
32		MT 131	MT 131			

Dimorfismo sexual intrapoblacional

Hembras y machos de la cuenca Copalita

Cefalotórax y Rostro

Análisis de componentes principales. El análisis de componentes principales muestra que con los tres primeros componentes se explica el 84.4% de la varianza total (CP1=55%, CP2=22.2%, CP3=7.2%), con la variación general del CP1 expresada en la expansión anterior y posterior del cefalotórax y la elongación del rostro (figura 15a). En el CP2 la variación se localiza en la reducción del cefalotórax y en el encorvamiento del rostro (Figura 15b), Y en el CP3 la variación se presenta en un declive al final del rostro, en la parte posterior del cefalotórax existe un deslizamiento de los puntos en sentido de las manecillas del reloj hasta la parte ventral y a partir de esta parte existe una reducción hasta la parte anterior del cefalotórax (Figura 15c). En el espacio morfométrico entre el componente 1 y el componente 2 no se observa separación, la forma de los machos (puntos negros) es más variable que la forma de las hembras (puntos rojos).

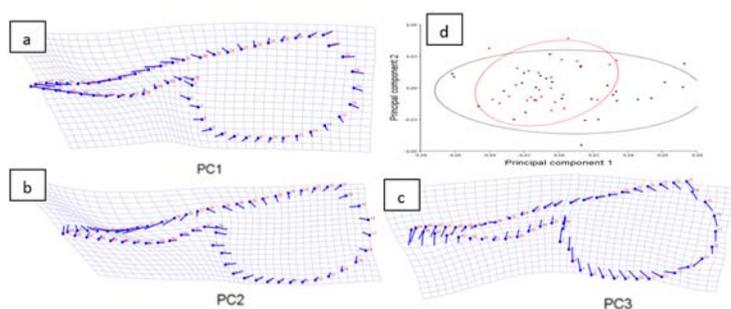


Figura 15. Análisis de componentes principales de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP3 (c) del rostro y cefalotórax de machos =puntos negros y hembras=puntos rojos colectados en Copalita.

Análisis discriminante. La prueba de permutación indica una ligera diferencia entre ambos sexos, con el cefalotórax más pequeño en las hembras, pero con un rostro un poco más largo (figura 16a). La prueba con 26 hembras y 29 machos clasificó erróneamente a 6 y 7 individuos respectivamente (P-value for permutation test (1000 permutation runs): Procrustes distance: 0.0300; T-square (Mahalanobis): <0.0001). Los machos y hembras que no se asignaron correctamente, se localizan en la media por lo que existe la posibilidad de que sean especímenes jóvenes y la estructura está aún en desarrollo (figura 16b).

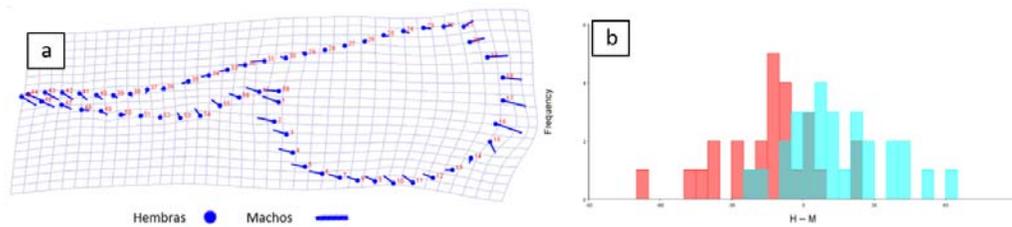
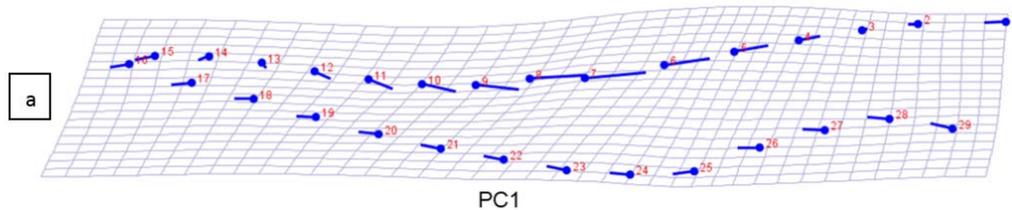


Figura 16. a. Diferencia de forma de hembra a macho de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* en la prueba de permutación del análisis discriminante. “•” = hembras y “—” = machos. **b.** espacio morfométrico de ocupación las barras color rojo son hembras y barras color verde son machos.

Rostro

Análisis de componentes principales (ACP). El resultado muestra que el primer componente principal explica poco más del 80% de la varianza total de la estructura (figura 17a). Los demás componentes tienen valores muy pequeños (PC1= 84.19; PC2= 4.65; PC3= 2.26). No existe ningún patrón en la ocupación del morfo-espacio entre los sexos para esta localidad. Las variaciones del primer componente se localizan en el alargamiento, el deslizamiento de las espinas de la parte superior y ligeramente en el tamaño del rostro (figura 17b).



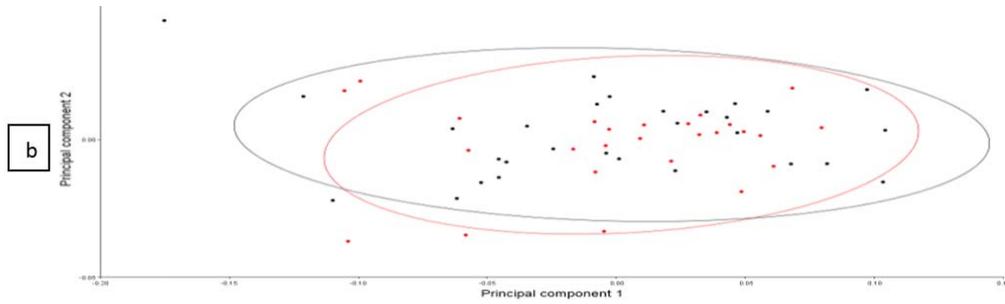


Figura 17. a. Variación del primer componente de los ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de la cuenca Copalita. **b.** Valores de expresión en el morfo-espacio de entre la forma del rostro de machos=puntos negros y hembras=puntos rojos de Copalita en los primeros dos componentes principales.

Análisis Discriminante. La prueba de validación cruzada equivocó 14 individuos en cada uno de los grupos, es decir aproximadamente la mitad para cada uno (figura 18). Las barras de color rojo representan a las hembras mientras que las barras verdes a los machos. No existen diferencias entre los grupos (P-value for permutation test (1000 permutation runs): distance procrustes: 0.7350; T-square (Mahalanobis): 0.5450).

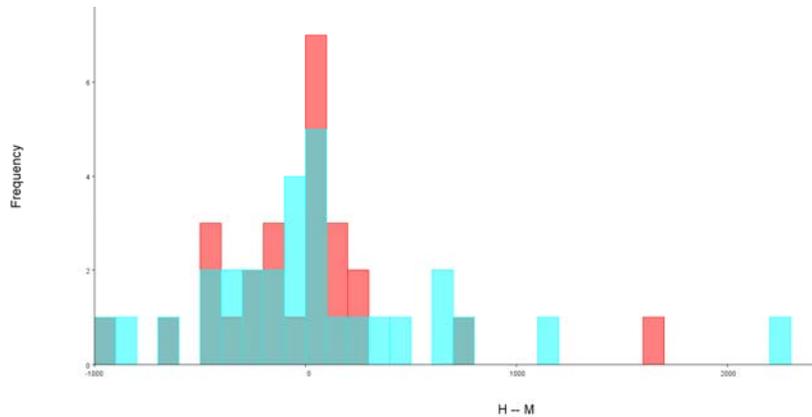


Figura 18. Prueba de validación cruzada del análisis discriminante del rostro de machos y hembras de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* provenientes de Copalita.

Cefalotórax

El análisis de componentes principales para esta estructura muestra que con los tres primeros componentes se puede explicar el 68.6% de la varianza total (CP1= 36.6%, CP2=17.0%, CP3=14.9%). Asimismo, se explica la variación general del CP1 expresada en la expansión de la parte ventral del organismo, así como en la reducción de la parte posterior y en ensanchamiento de la parte superior en donde se encuentra la base del rostro (Figura 19a). La variación del CP2 se encuentra localizada en la expansión del cefalotórax en la parte superior sobre la unión con el rostro, reducción en la parte posterior

en donde se encuentra el quinto par de pereiópodos (Figura 19b). Se observa también que la variación del CP3 se encuentra en la expansión de la parte superior sobre la unión con el rostro, expansión de la parte posterior en donde se localiza la base del quinto par de pereiópodos, reducción en la parte ventral cerca de la ubicación del primer par de pereiópodos y reducción de la parte posterior (Figura 19c). De acuerdo a ello, existe una ligera separación en la ocupación del morfoespacio entre los sexos de esta localidad en el CP1 y CP2 (Figura 19d).

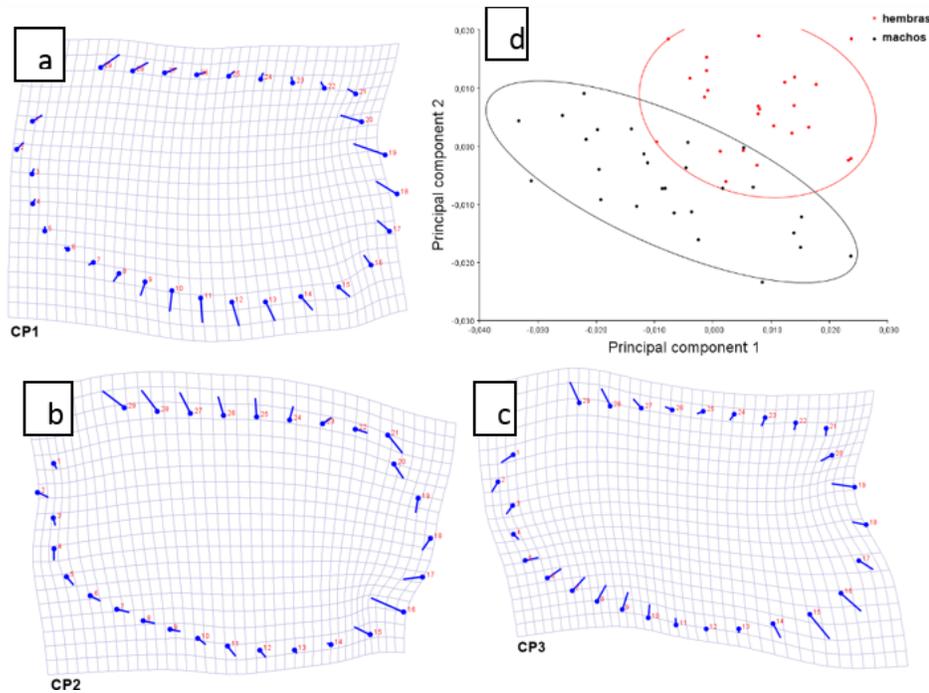


Figura 19. Análisis de componentes principales de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP2 (c) del cefalotórax de hembras y machos de Copalita. (d) Valores de expresión en el morfoespacio de entre la forma del cefalotórax de machos puntos= negros y hembras de Copalita=puntos rojos del CP1 y CP2.

Análisis discriminante. La prueba de permutación indica diferencia entre ambos sexos, con el cefalotórax más ancho en las hembras, pero corto de la parte anterior y posterior (figura 20a). La prueba con 25 hembras y 27 machos clasificó erróneamente a 2 y 6 individuos respectivamente (P-value for permutation test (1000 permutation runs): distance Procrustes: <0.0001; T-square (Mahalanobis): <0.0001. En la figura 20b se observa que como están distribuidos los ejemplares y se observa que los machos que fueron reasignados erróneamente se encuentran en la media. Por otro lado, la forma del cefalotórax de las hembras que fueron mal reasignados se debe a que tienen una forma que se asemeja más a los ejemplares machos.

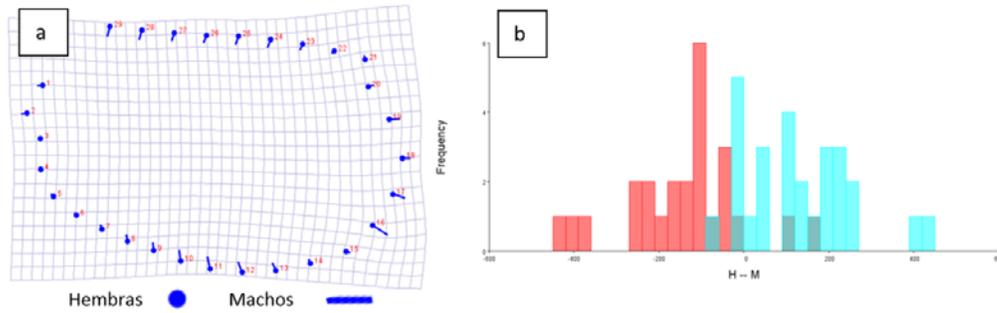


Figura 20. a. Diferencia de forma de hembra a macho de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* en la prueba de permutación del análisis discriminante. b. Prueba de validación cruzada del análisis discriminante del cefalotórax de machos y hembras provenientes de Copalita.

Telson

Análisis de componentes principales. En el primer análisis con todos los puntos, los tres componentes principales explican el 73.3% de la variación total (PC1= 35.9; PC2= 24.3; PC3= 13.1), con el mayor cambio del PC1 en las espinas centrales inferiores que se desplazan hacia la parte anterior (figura 21a).

Un segundo análisis con la ausencia de las 4 espinas centrales del telson muestra que los primeros 3 componentes principales reúnen el 89.1% de la variación total (pc1= 48.6; pc2= 24.2; pc3= 16.3), con el mayor cambio en el pc1 en la parte anterior que se alarga hacia ambas direcciones (figura 21b).

El tercer análisis realizado sin considerar las espinas y base del telson, muestra que los primeros 3 componentes principales explican el 89.4% de la variación total (PC1= 47.5; PC2= 35.0; PC3= 6.9), con el mayor cambio en el PC1 en la reducción del grosor general de la estructura y con un ligero alargamiento en la porción distal (figura 21c).

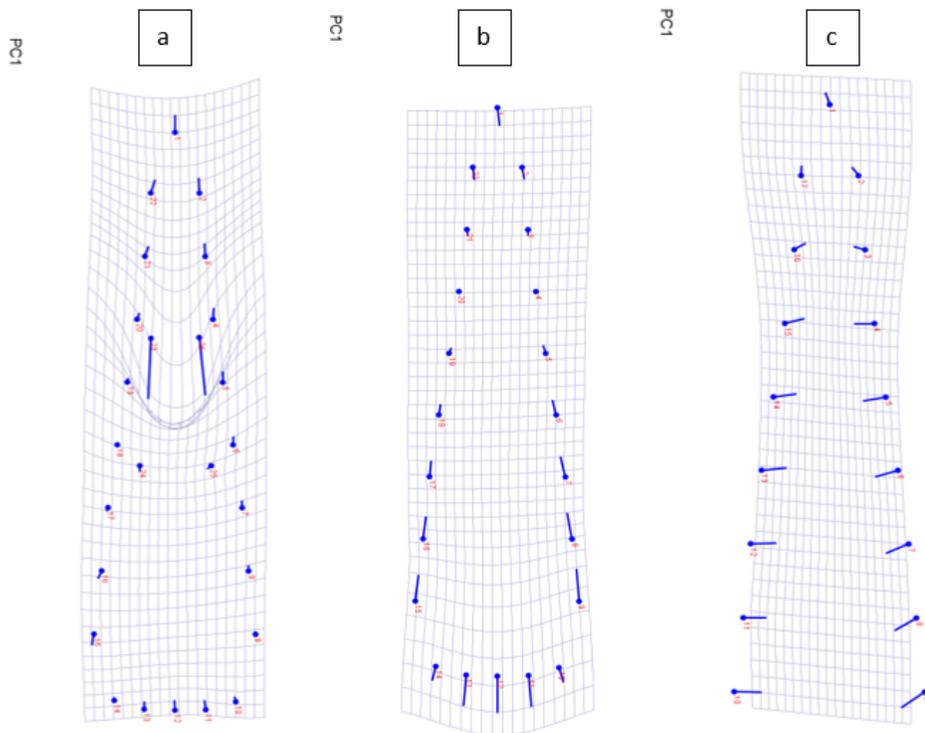


Figura 21. Análisis de componentes principales de hembras y machos de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de la cuenca Copalita **a.** Cambio de la forma del cp1 con todos los puntos. **b.** cambio de la forma del cp1 con ausencia de las 4 espinas centrales. **c.** cambio de forma del cp1 sin las 4 espinas y sin la parte anterior.

Sin embargo, en ninguno de los tres análisis (figura 22a, figura 22b y figura 22c) se pueden reconocer patrones diferenciales morfológicos entre sexos.

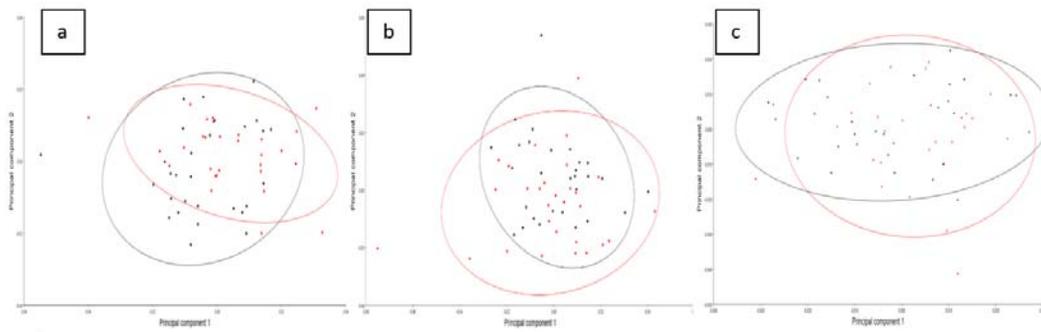


Figura 22. Espacio morfométrico de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de los primeros dos componentes principales para el telson en machos=puntos negros y hembras=puntos rojos de la cuenca de Copalita. **a.** Análisis incluyendo las 4 espinas. **b.** Análisis sin las 4 espinas. **c.** Análisis sin las 4 espinas del telson y sin el borde superior.

Análisis discriminante.

En las tres pruebas de permutación, se obtuvo solo un resultado significativo a partir del análisis discriminante, y el resto no fueron estadísticamente significativos (cuadro 1). La prueba de confiabilidad para todos los modelos creados asignaron erróneamente a más del 40% de los individuos para cada grupo. En la figura 23 se muestran los patrones de variación de hembras a machos de los tres análisis ejecutados a ejemplares de la cuenca Copalita.

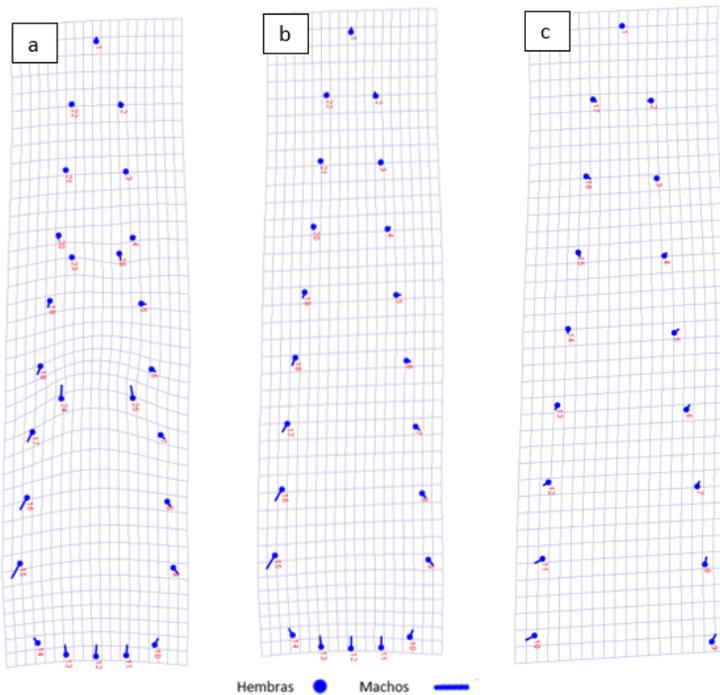


Figura 23. Patrón de variación de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de hembras a machos provenientes de la cuenca Copalita. **a.** con todos los puntos. **b.** con ausencia de las 4 espinas centrales. **c.** sin las 4 espinas y sin la parte anterior.

Cuadro 1. Nivel de significancia de tamaño (distancias Mahalanobis) y forma (distancias Procrustes) de ejemplares de *Macrobrachium tenellum*

	Permutation test P-value (distance Procrustes)	Permutation test P-value (distancias Mahalanobis)
Análisis de todos los puntos	0.0700	0.1380
Análisis sin las 4 espinas	0.0320	0.4130
Análisis sin las 4 espinas ni la parte anterior	0.2740	0.8350

Hembras y machos de la cuenca Colotepec

Rostro y cefalotórax

Análisis de Componentes Principales. Este análisis muestra que con los tres primeros componentes se explica el 82.5% de la varianza total (CP1= 49.6%, CP2=22.9%, CP3=10.0%). La variación total del CP1 es expresada en la expansión general del cefalotórax, y el decremento en la longitud del rostro (Figura 24). Sin embargo, no se aprecian patrones de expresión morfológica diferenciales en la distribución de puntos en el morfoespacio (figura 24).

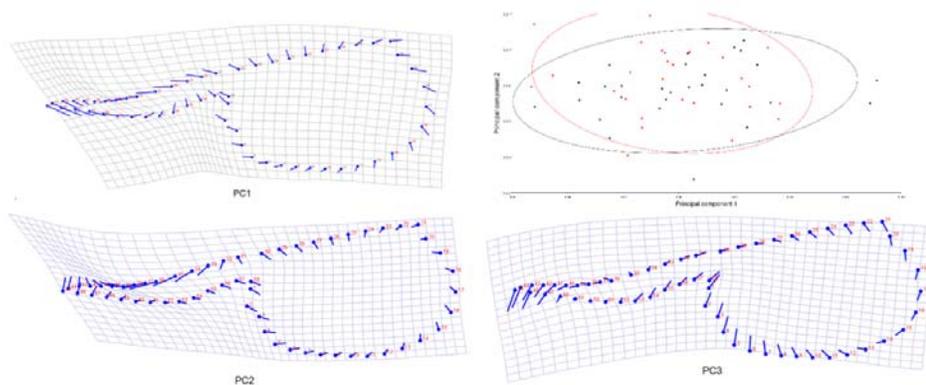


Figura 24. Cambios en la forma del componente principal 1,2 y 3 de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* machos y hembras de Colotepec, y el espacio morfométrico del componente 1 y 2 (rojo = hembras; negro = machos).

Análisis Discriminante. La prueba de permutación del análisis discriminante entre los sexos no resultó estadísticamente significativa (figura 25). La asignación de los individuos después de la validación cruzada a los grupos (M=30; H=29) fue de 20 y 19 correctos, y 10 incorrectos para ambos grupos (Figura 26).

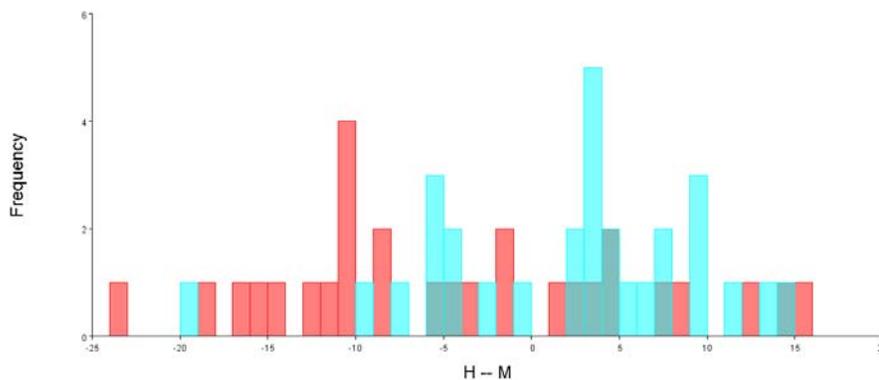


Figura 25. Prueba de validación cruzada del análisis discriminante de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* (P-values for permutation tests (1000 permutation runs)= procrustes distance: 0.3850; T-square (Mahalanobis): 0.0510).

Rostro

Análisis de Componentes Principales. El resultado muestra que los tres primeros componentes principales explican el 86.68% de la varianza total (PC1= 74.71; PC2= 8.26; PC3= 3.71). La variación del CP1 se expresa notablemente en el deslizamiento proximal de los puntos medios del borde superior y una sutil elongación de la porción apical (figura 26a). No es posible reconocer patrones de expresión morfológica del morfoespacio entre sexos (figura 26b).

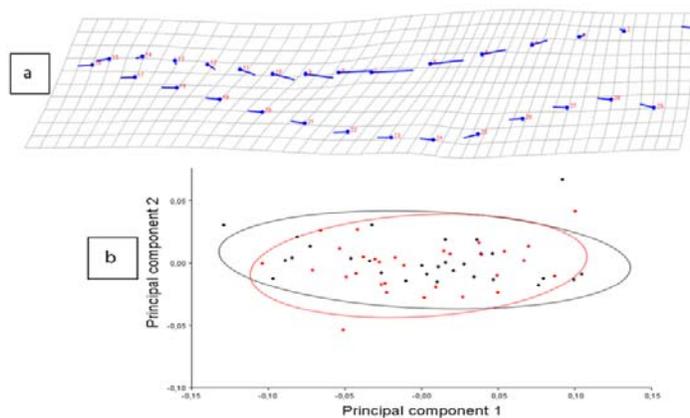


Figura 26. a. Variación del primer componente de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de la cuenca Colotepec. b. Valores de expresión en el morfoespacio entre la forma del rostro de machos=puntos negros y hembras=puntos rojos de Colotepec entre los componentes 1 y 2.

Análisis Discriminante. La prueba de permutación del análisis discriminante entre los sexos no resultó estadísticamente significativa. La asignación de los individuos a los grupos después de la validación cruzada (M=30; H=29) fue de 15 y 13 correctos, y 15 y 16 incorrectos, respectivamente. En la figura 27 se observa que las barras están sobrepuestas en la media y no hay separación.

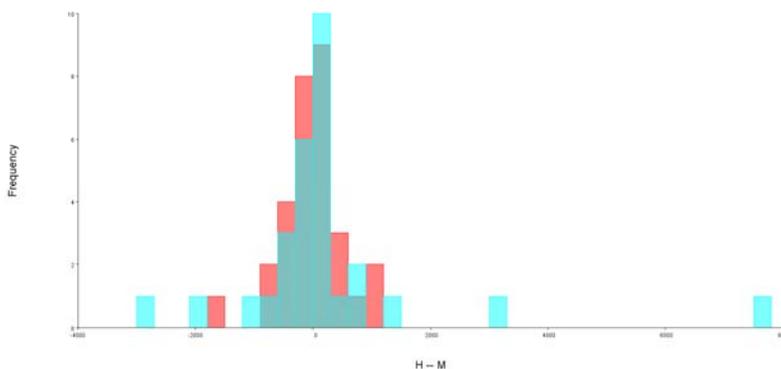


Figura 27. Prueba de validación cruzada del análisis discriminante de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* (P-values for permutation tests (1000 permutation runs)= procrustes distance: 0.5510; T-square (Mahalanobis): 0.1660).

Cefalotórax

El análisis de componentes principales. En este análisis los primeros tres componentes explican el 67.1% de la varianza total (CP1= 28.4%, CP2=25.8%, CP3=12.9%, CP=7.9), con la variación general del CP1 expresada en la parte ventral del organismo, así como en la reducción de la parte posterior y el ensanchamiento del cefalotórax en la base del rostro (Figura 28a). No existe separación en la ocupación del morfoespacio entre los sexos de esta localidad (Figura 28b).

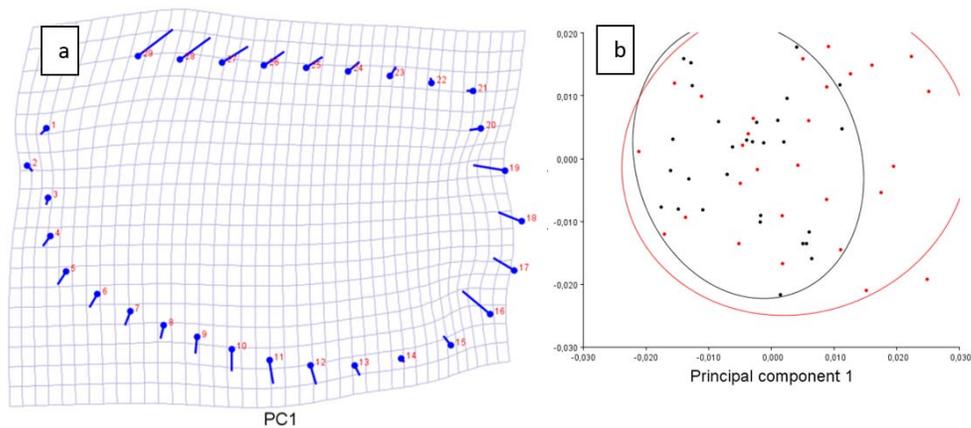


Figura 28. a. Plantilla de deformación del Componentes principal 1 mostrando los patrones de cambio del cefalotórax de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de la cuenca Colotepec. **b.** Valores de expresión en el morfoespacio de los primeros dos componentes principales de la forma del cefalotórax de machos=puntos negros y hembras=puntos rojos de la cuenca de Colotepec.

Análisis discriminante. La prueba de permutación del análisis discriminante resultó no ser estadísticamente significativa (<0.05), es decir, no existen diferencias entre los sexos (P-values for permutation tests (1000 permutation runs)= procrustes distance: 0.0280; T-square (Mahalanobis): 0.5750). Las ligeras variaciones entre los sexos se observan en la parte ventral, en la parte posterior inferior y en la base del rostro (Figura 29a). La asignación que se realizó después de la prueba de validación cruzada a los grupos (M=27; H=29) fue de 14 y 10 correctos, 14 y 19 incorrectos, respectivamente. En la figura 29b se observa que las barras están sobre puestas en la media y no hay diferencias significativas.

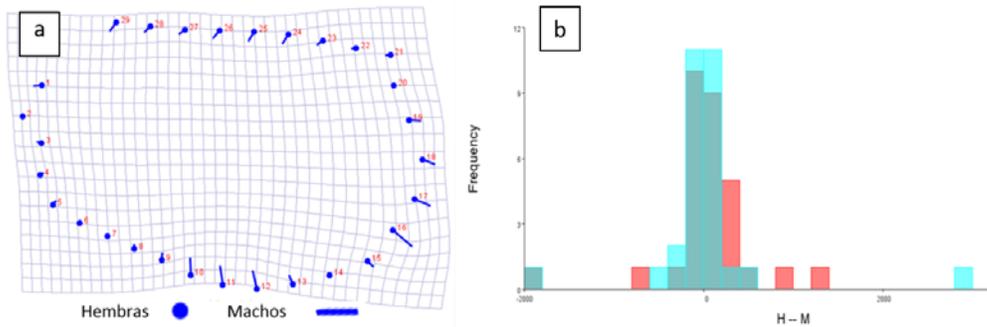


Figura 29. a. Diferencia de forma de hembra a macho de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* en la prueba de permutación del análisis discriminante de los ejemplares de Colotepec. **b.** Prueba de validación cruzada del análisis discriminante del cefalotórax de machos y hembras de Colotepec.

Telson

Análisis de Componentes Principales. En el primer análisis con todos los puntos, los tres componentes principales explican el 80.4% de la variación total (PC1= 45.4; PC2= 23.0; PC3= 12.0), con el mayor cambio del PC1 en las espinas centrales superiores que se desplazan hacia la parte anterior, y un ligero alargamiento del telson (figura 30a).

En el segundo análisis, los primeros 3 componentes principales reúnen el 87.8% de la variación total (PC1= 51.3; PC2= 28.0; PC3= 8.5), con el mayor cambio expresado en el PC1 por el desplazamiento del borde anterior, y en un poco más angosto desde la base hasta antes del ápice (figura 30b).

En el tercer análisis, los primeros 3 componentes principales explican el 90.7% de la variación total (PC1= 61.4; PC2= 19.2; PC3= 10.1). La tendencia que se observa como el mayor cambio en el PC1, es en la reducción del grosor general de la estructura, con un ligero alargamiento en la porción distal (figura 30c).

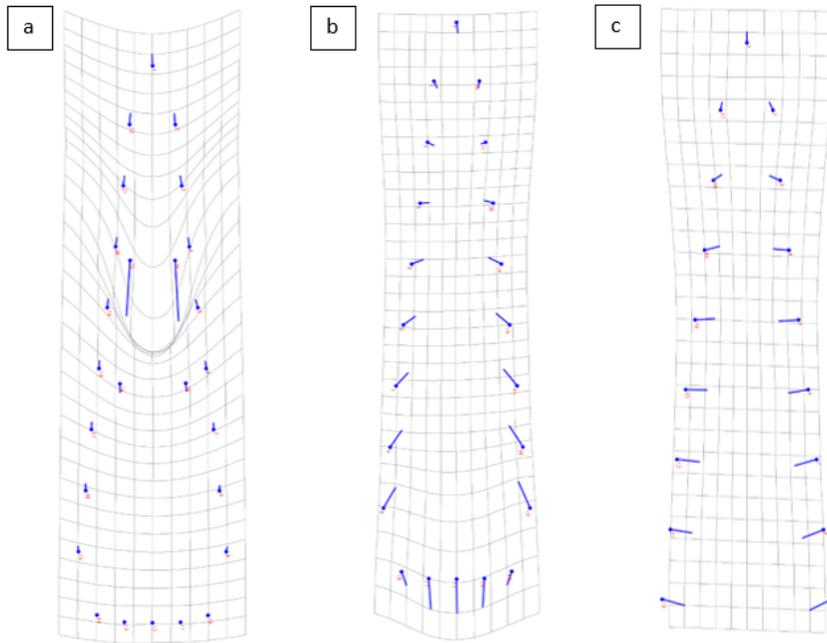


Figura 30. Análisis de componentes principales de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* hembras y machos de la cuenca Colotepec **a.** cambio de la forma del cp1 con todos los puntos. **b.** cambio de la forma del cp1 con ausencia de las 4 espinas centrales. **c.** cambio de la forma del cp1 con ausencia de las 4 espinas centrales más la parte anterior,

Sin embargo, en ninguno de los tres análisis (figura 31a, figura 31b y figura 31c) se pueden reconocer patrones diferenciales entre sexos de expresión morfológica y de ocupación en el espacio morfométrico.

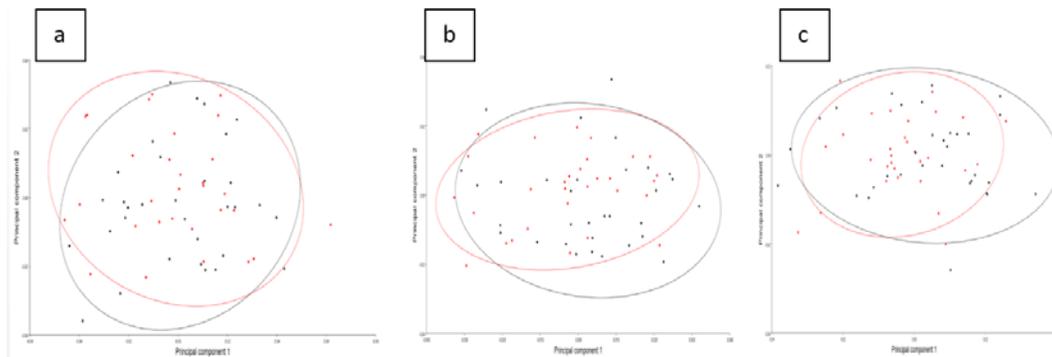


Figura 31. Espacio morfométrico de los primeros dos componentes principales para el telson en machos=puntos de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* (machos = puntos y hembras=puntos rojos) de la cuenca de Copalita, **a.** Análisis incluyendo las 4 espinas. **b.** Análisis sin las 4 espinas. **c.** Análisis sin las 4 espinas del telson y sin el borde superior.

Análisis discriminante. En las tres configuraciones del telson, las pruebas de permutación de los análisis discriminantes fueron estadísticamente no significativas

(cuadro 2), asignando erróneamente a la mitad o más de la mitad de los individuos por grupo. En la figura 32, se muestran las variaciones de forma resultantes de los análisis de hembras a machos de la cuenca Colotepec.

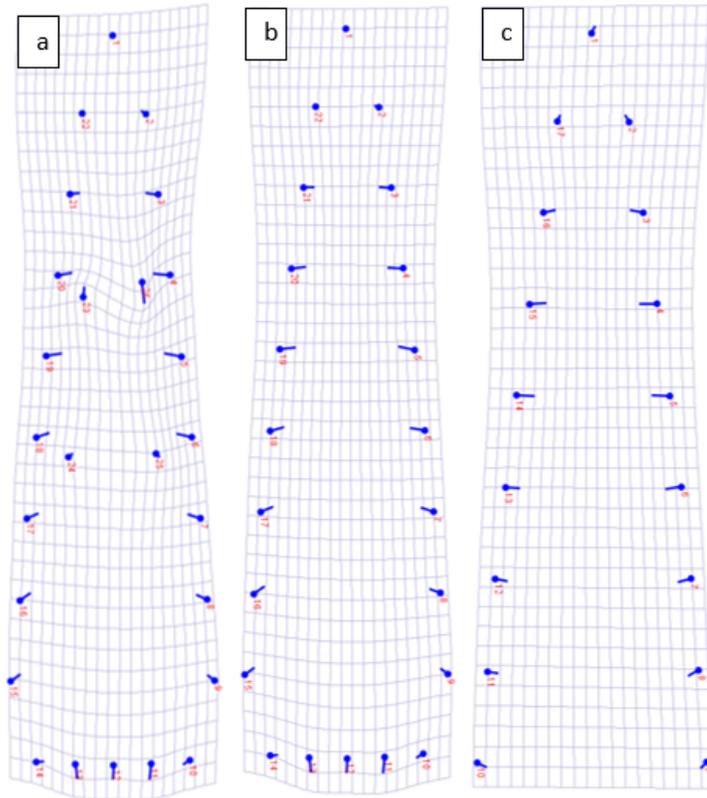


Figura 32. Patrón de variación de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de hembras a machos en la cuenca Copalita. **a.** Análisis con todos los puntos. **b.** Análisis con ausencia de las 4 espinas centrales. **c.** Análisis sin las 4 espinas y sin la parte anterior.

Cuadro 2. Significancia de tamaño (distancias Mahalanobis) y forma (distancias Procrustes) de ejemplares de *Macrobrachium tenellum*

	Permutation test P-value (distance Procrustes)	Permutation test P-value (distancias Mahalanobis)
Análisis de todos los puntos	0.6090	0.7630
Análisis sin las 4 espinas	0.2250	0.7500
Análisis sin las 4 espinas más la parte anterior	0.1310	0.8540

En resumen, la variación sexual entre ambas cuencas es considerablemente diferente (cuadro 3 y 4), ya que para la cuenca de Copalita, el cefalotórax-rostro y cefalotórax

mostraron diferencias significativas, mientras que para la cuenca de Colotepec, no se encontraron diferencias en alguna de las estructuras.

Cuadro 3. Variaciones sexuales en Copalita de ejemplares de *Macrobrachium tenellum*

COPALITA Hembras – Machos		Cefalotórax- Rostro			Telson		
			Rostro	Cefalotórax	Todos los puntos	Sin 4 espinas	Sin 4 espinas más la parte anterior
Permutación	Paramétrico	0.9685	0.9596	0.3580	0.1292	0.4205	0.8327
	Mahalanobis	<0.0001	0.5450	<0.0001	0.1380	0.4130	0.8360
	Distancia Procrustes	0.0300	0.7350	<0.0001	0.0700	0.0320	0.2740

Cuadro 4. Variaciones sexuales en Colotepec de ejemplares de *Macrobrachium tenellum*

COLOTEPEC Hembras – Machos		Cefalotórax- Rostro			Telson		
			Rostro	Cefalotórax	Todos los puntos	Sin 4 espinas	Sin 4 espinas más la parte anterior
Permutación	Paramétrico	0.9997	0.1609	0.5784	0.7748	0.7491	0.8310
	Mahalanobis	0.0510	0.1660	0.61300	0.7810	0.7180	0.8540
	Distancia Procrustes	0.3850	0.5510	0.0220	0.6090	0.2250	0.1310

DISCUSIÓN

Hepp *et. al.*, 2012 y Trevisan *et. al.*, 2012 encontraron que el dimorfismo sexual es la principal fuente de variación al realizar comparaciones intraespecíficas basadas principalmente en morfometría geométrica, algunos especímenes exhiben cambios acentuados hasta la madurez sexual como resultado del crecimiento discontinuo (Cadrin 2000), es decir en algunos decápodos (*Litopenaeus vanname*, *Farfantepenaeus duorarum*, *Penaeus occidentalis*) se ha observado indicios de dimorfismo sexual ontogenético en el cual las hembras generalmente maduran más rápido que los machos de la misma edad (Villegas y Barquero 2000, Díaz *et. al.*, 2001, Otoshi *et. al.*, 2003, Pérez Rostro e Ibarra 2003, Gitterle *et. al.*, 2005), por lo cual en el presente trabajo para eliminar el sesgo de información dentro de la cuenca se procedió a analizar por sexo, la talla de especímenes juvenil-adulta estando la moda en 4 y 5 centímetros.

Los resultados del presente estudio muestra que no existen diferencias en tamaño entre los sexos respecto al telson en ninguna cuenca, aunado de haber realizado un análisis que incluye todos los puntos en la estructura (26 landmarks) (figura 23a y figura 32a), otro donde se omitieron las cuatro espinas centrales (22 landmarks) debido a que en el espacio morfométrico se constató que eran las responsable en mayor parte de la variación (figura 23b y figura 32b). Este fenómeno quizás esté relacionado con un patrón de variación no estable reportado anteriormente para el género *Macrobrachium* por Anger y Moreira, (1998), así como un último análisis del telson en donde aparte de omitir las 4 espinas se omitieron los landmark del 10 al 14, ya que no corresponden al telson al ser parte del último somito del abdomen (17 landmarks) (figura 21c y figura 30c). Sin embargo, no hay estudios previos que aborden aspectos de morfometría geométrica en *M. tenellum* a partir del estudio del cefalotórax, el rostro y el telson y que los relacionen con el dimorfismo sexual. Algunos autores han reconocido diversas estructuras muy marcadas en la especie con este propósito cuando son adultos, entre las que se encuentran principalmente el tamaño de la pleura, el segundo par de pereiópodos, la alineación de los coxopoditos o la presencia del apéndice masculino (Román-Contreras, 1979; Cabrera, 1983; Guzmán-Arroyo, 1987; Ruíz-Santos, 1988). En el caso de los juveniles es posible identificar el sexo a partir de los 10 mm, para lo que se utilizan caracteres constantes tales como la posición del gonoporo, el apéndice masculino y el punto duro del primer somito abdominal de los machos (Guzmán-Arroyo, 1987).

Por otro lado, existe resultado significativo para la discriminación de forma entre hembras y machos de la cuenca Copalita (cuadro 4). Estas diferencias se localizan en la parte anterior en los puntos cercanos al somito abdominal, en la expansión de la parte superior así como un ligero alargamiento en el final del telson en los ejemplares machos. Esto sucede cuando eliminamos las 4 espinas centrales. Un fenómeno interesante que sucede en los ejemplares machos de la cuenca Copalita es que tiene un telson ancho de la parte anterior y la parte que pertenece al somito es una línea recta. Esta variación es similar a la forma de las hembras de la cuenca Colotepec. Por otro lado, los ejemplares machos de la cuenca Colotepec tienen un telson delgado de la parte anterior y una expansión en la parte que pertenece al último somito abdominal similar a los ejemplares hembras de la cuenca Copalita (figura 34b y 24b). Aunque las diferencias son significativas ($P = <0.05$), en ambos telsones que se observan debajo (figura 33 b y c) parecen ser muy similares sobre todo en la parte posterior específicamente porque ambos terminan de forma

delgada. Así mismo cuando se realizó la prueba cruzada con la finalidad de validar el modelo creado, reasigno erróneamente a un 44% de ejemplares hembras y un 41.3% de ejemplares machos.

El telson en el género *Macrobrachium* no se regenera una vez que se pierde. Su función en conjunto con los urópodos es para moverse repentinamente hacia atrás (New, 2002). En el trabajo realizado por Anastasiadou y Leonardos (2008) con el Átydo (*Atyaephyra desmarestii*) encuentra las mismas tendencias hacia las mismas variaciones sexuales en la misma parte y comenta que respecto al uso que se le otorga a la estructura, se puede deber a una compensación entre el costo energético de la migración reproductiva y el riesgo de depredación. Con este mecanismo, las hembras forman un poderoso ventilador caudal (longitud del telson, ancho del telson, sexta longitud del pleon) que podría ayudar a nadar o escapar rápidamente de los depredadores (New, 2002).

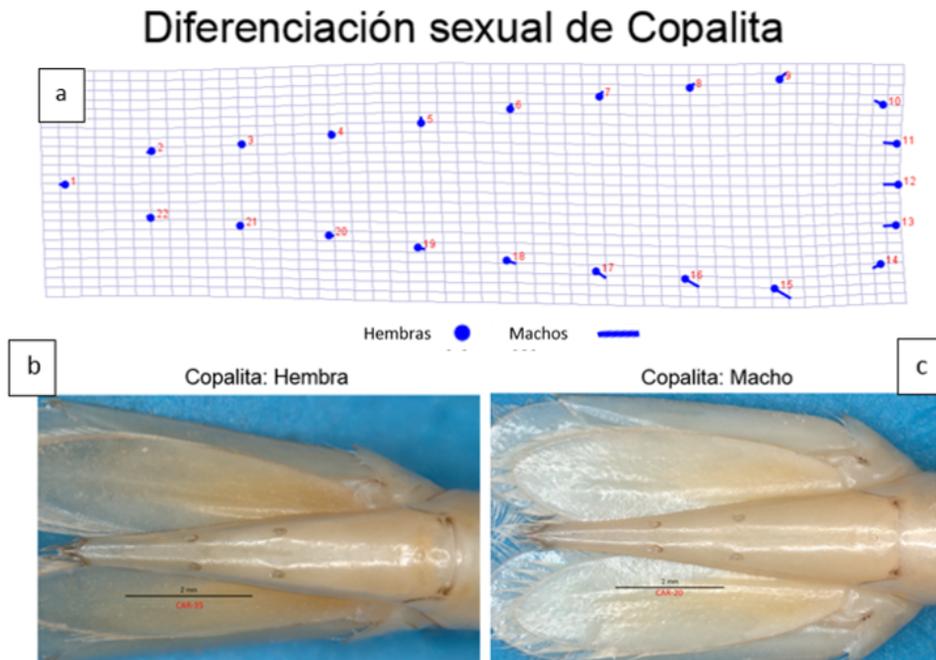


Figura 33. a. Variación sexual en el telson de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* hembras y machos de la cuenca Copalita. b. Telson de un ejemplar hembra de la cuenca Copalita c. Telson de un ejemplar macho de la cuenca Copalita

El resultado del análisis cuando se comparó al mismo tiempo tanto el cefalotórax como el rostro, mostro la existencia de una alta diferencia de tamaño entre los ejemplares machos y hembras de la cuenca Copalita ($P= 0.0001$ distancias Mahalanobis) y una diferencia significativa de tamaño en la cuenca Colotepec ($P= 0.05$), autores como García-Guerrero *et. al.*, 2013 y Vega-Villasante *et. al.*, 2014, mencionan que este tipo de

ejemplares son territoriales, lo cual puede estar relacionado directamente con el aumento de tamaño de estas dos estructuras en los machos, y a su vez, puede estar asociado con estrategias defensivas o de supervivencia de la especie, ya que los machos defienden un área bien definida que si es traspasada por los otros machos, provoca un comportamiento agresivo (Holtschmit-Martínez, 1987).

Cuando se analizó en cefalotórax junto con el rostro se encontraron diferencias significativas en la forma entre los ejemplares machos y hembras en la cuenca Copalita, que no se encontró en los ejemplares de la cuenca Colotepec (cuadro 4). Sin embargo, cuando se compara el patrón de variación del cefalotórax y del rostro en ambas cuencas (figura 34 a y b) se observa que los cefalotórax tienen las mismas diferencias en los mismos landmarks y en la misma dirección. Las diferencias que corresponden al cefalotórax entre los ejemplares machos y hembras se tienen en la expansión de la parte anterior, en la parte de atrás en el lado inferior, así como en la parte superior donde se une con el rostro y en menor medida en la parte ventral. Por otra parte, el patrón de variación del rostro entre ejemplares de diferentes sexos de la cuenca Copalita es similar al patrón de variación de los ejemplares de la cuenca Colotepec. La única diferencia que se distingue está en el grosor; en la cuenca Colotepec las hembras tienen un rostro delgado y los machos tienen un rostro grueso. Por otro lado en la cuenca Copalita para los diferentes sexos, no hay presencia de diferencias basadas en el grosor de la estructura pues las variaciones que ambas cuencas tienen en común en los machos es el declive al final del rostro y tiene una reducción en la parte que se une al cefalotórax.

Además de las variaciones encontradas en la cuenca Copalita, la existencia de diferencias significativas entre los sexos y que los patrones de variación de ambas cuencas sean muy parecidos, los resultados de la validación cruzada no demuestran la existencia de diferencias significativas para poder discriminar los sexos en ambas poblaciones. Esto se sugiere al realizar la reasignación de un total de 23.5% de ejemplares equivocados para la cuenca Copalita y un total de 34.5% de ejemplares equivocados para la cuenca Colotepec. Esto sucede particularmente si el tamaño de la muestra es pequeña en relación con el número de dimensiones (muchos landmarks) (Lachenbruch 1967). La función discriminante tiende a sobreestimar la separación entre los grupos, por lo tanto, una buena separación de los grupos por sí misma no significa que las observaciones puedan clasificarse de manera confiable (Klingenberg-Christian, 2014). La confiabilidad de la

discriminación se evalúa mediante la validación cruzada de dejar uno fuera (Lachenbruch 1967).

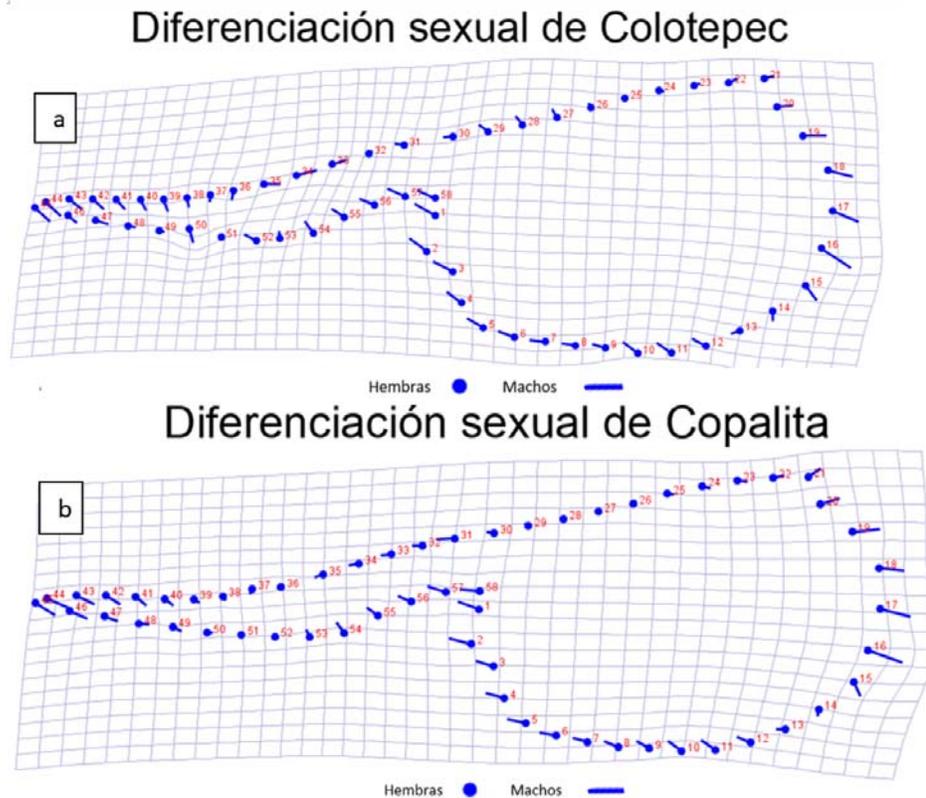


Figura 34. a. variación sexual de hembras a machos de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de la cuenca Colotepec. b. Variación sexual de hembras a machos de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de la cuenca Copalita

Aunque los estudios morfométricos han demostrado ser valiosos para proporcionar información sobre la discriminación de las poblaciones acuícolas, el crecimiento alométrico de los especímenes puede complicar el análisis e interpretación de los resultados, lo cual podría ser la causa de que no existan diferencias significativas en la cuenca Colotepec ya que se tiene un rango en la talla de los ejemplares variado, a diferencia de la cuenca Copalita (Giri y Collins, 2004, Collins *et. al.*, 2007, Giri y Loy, 2008, Torres *et. al.*, 2014).

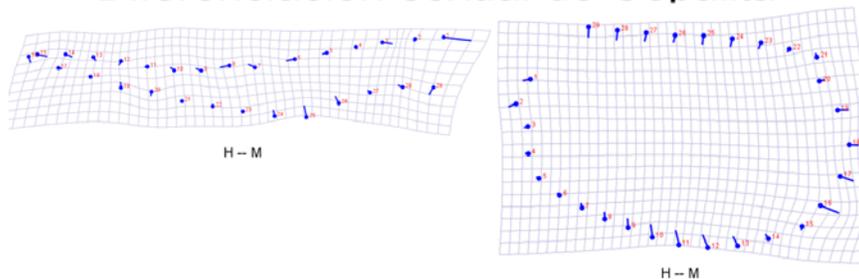
Por otro lado, no existen diferencias de tamaño en el rostro tampoco diferencias en la forma con los landmarks propuestos. Esto concuerda con los resultados obtenidos por Torres (2016) en *Macrobrachium borelli* donde encuentra en solo algunas poblaciones dimorfismo sexual, mencionando que dicha diferencia podría estar relacionado a la defensa del territorio, combate, visualización y cortejo en camarones (Boschi, 1981;

Collins, 2001), pero que el rol del rostro en camarones es ampliamente discutido (Zimmerman *et. al.*, 2012; Torres *et. al.*, 2014) (cuadro 3 y 4). El porcentaje de variación de los componentes principales en ambas cuencas nos ayuda a afirmar que solo hay un morfotipo dominante, debido a que en ambas más del 74% de los individuos estudiados presentan dicho rostro, a pesar de que son dos poblaciones diferentes. Cuando comparamos este patrón de variación en cada cuenca podemos estar seguros que se tratan de las mismas variaciones en los mismos landmarks y en la misma dirección (figura 17a y 26a).

Scalici y Gibertini (2009) mencionan que los especímenes hembras y machos pueden responder a presiones selectivas similares que están relacionadas principalmente con el medio ambiente, por lo tanto, no es indispensable que tengan diferencias morfológicas entre sexos que puedan resultar significativas.

Por otro lado, cuando se compara la forma del cefalotórax entre los sexos se reporta que en la cuenca Copalita hay diferencias altamente significativas, encontrando tanto en tamaño como de forma variaciones claves que permiten discriminar claramente ambos sexos ($P= <0.0001$), mientras que en el caso de la cuenca Colotepec no hay, diferencias significativas de tamaño, pero si de forma en menor grado (0.0220) para esta misma variable. Al comparar la configuración de landmarks en la gradilla de deformación en la figura de 35 se observa que las variaciones del cefalotórax para los organismos de ambas cuencas, se encuentran en los mismos landmarks y en la misma dirección a pesar de que en la cuenca Colotepec se encontró la variación en menor intensidad.

Diferenciación sexual de Copalita



Diferenciación sexual de Colotepec

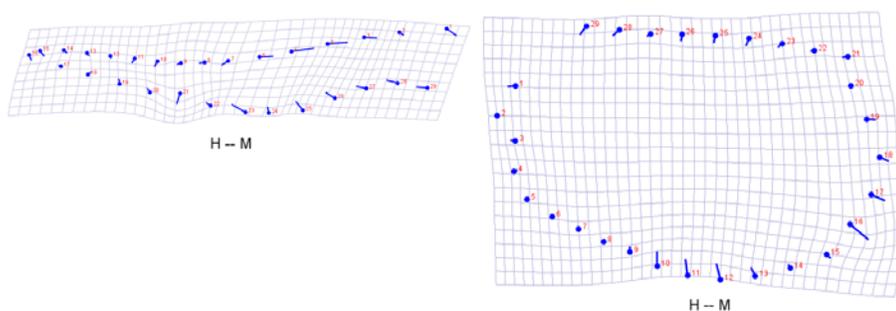


Figura 35. Plantilla de deformación que muestran los patrones de variación de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* es la cuenca Colotepec y comparación con el patrón de variación de la cuenca Copalita.

Las variaciones de las hembras se caracterizan por tener un ensanchamiento ventral, la parte superior del cefalotórax que se une al rostro presenta expansión, a diferencia de los machos que tienen un cefalotórax que se expande en la parte posterior, posee una sutura en la parte posterior del lado inferior y poseen una base del rostro menos ensanchada (figura 36).

Scalici, y Gibertini (2009) analizaron el cefalotórax del langostino (*Austropotamobius pallipes*) encontrando diferencias en la forma que coinciden con las variaciones que se encontraron en el presente estudio. Estos autores sugieren que el patrón de dimorfismo sexual cambia con la edad, haciéndose notar estas diferencias significativas solo después de alcanzar la madurez sexual. Lo anterior se propone con base en las evidencias morfológicas la existencia de dos trayectorias diferentes entre hembras y machos durante la transición de juveniles a adultos.

Scalici, y Gibertini (2009) y Torres *et al.*, (2014) explicaron que el ensanchamiento de la parte ventral en las hembras y el aumento en la parte baja posterior del cefalotórax en los machos, se puede dar por el aumento en volumen de las gónadas, cuando los individuos alcanzan la madurez sexual y particularmente durante el período de reproducción, esta información ya había sido reportada antes en otros decápodos con el nombre de ancho pleón (Lopretto, 1978; Jara, 1994; Magalhães y Türkay, 1996; Giri y Collins, 2004).

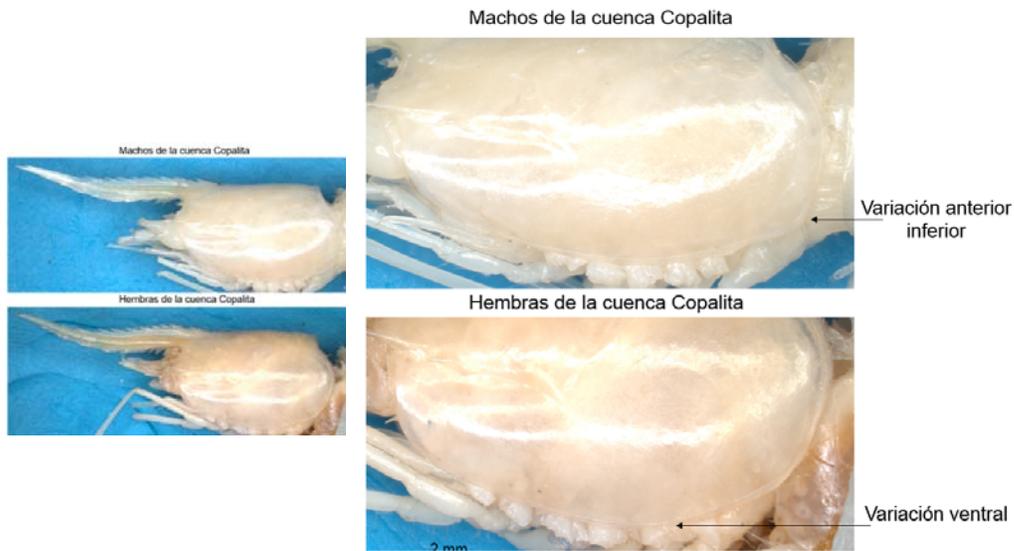


Figura 36. Variaciones presentes en el cefalotórax de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de hembras de la cuenca Copalita y machos de la cuenca Copalita

La variación encontrada en las hembras probablemente es una adaptación para poder albergar la espermatéca, porque las aperturas gonadales de la hembra se localizan en la coxa del tercer par de pereiópodos. El ensanchamiento podría estar asociado a una necesidad de incremento en la capacidad de las hembras para albergar el esperma necesario para la fecundación de los huevos. En los machos, este ensanchamiento se localiza en el quinto par de pereiópodos que corresponden a la localización de las aperturas gonadales o gonoporo (Scalici, y Gibertini, 2009). La comprobación de estos, sin embargo, sería posible solo realizando un análisis donde se incluyan diversas tallas.

Es necesario destacar que existe también variación en la forma de la parte dorsal del cefalotórax. Las hembras tienen una expansión en esta parte precisamente en donde se forma en rostro si bien no está clara la razón de esto pues no puede ser explicado por el presente trabajo, es posible que esto pueda tener su origen en el hecho de que existen diferencias en forma en que se dispersan machos y hembras. Se espera que las diferencias en las respuestas morfológicas específicas de machos a hembras a la variación ambiental provengan de diferentes presiones de selección entre los sexos (Vanhooydonck *et. al.*, 2007) o diferentes usos de hábitats (Holmes, 1986), aunque hay pocos ejemplos de Machos y Hembras con nichos diferentes documentados como para poderlo explicar.

Las divergencias sexuales en la forma del cuerpo normalmente se pueden atribuir a varios efectos diferentes, que pueden ser por presión del hábitat o de diversas variables vivas y no vivas del ecosistema (Hedrick y Temeles 1989). Por otro lado, podrían producirse diferencias sexuales de carácter morfológico causadas por diferencias en la necesidad de hábitat o diferencias en el comportamiento. También es posible que, a un plazo mayor, algún componente ecológico de la selección natural puede enmascarar los efectos de diferentes fuerzas, como la selección sexual o la fecundidad (Scalici y Gibertini, 2009). Regularmente, la selección sexual debería favorecer la territorialidad y la búsqueda de pareja en los machos, mientras que la selección para la fecundidad debería favorecer la producción de huevos y la capacidad de acarreo de los mismos en las hembras (Scalici y Gibertini, 2009). Una combinación de todos estos factores probablemente crea una gran divergencia en el contexto de la selección entre sexos (Scalici y Gibertini, 2009).

Dimorfismo fenotípico intrapoblacional

Diferencias entre hembras de la cuenca Copalita y hembras de la cuenca Colotepec

Diferencias entre hembras en: el rostro y cefalotórax

Análisis de Componentes Principales. La variación total explicada por los tres primeros componentes principales suman el 84.55% de la variación total, En el CP1 (45.0%), el cambio ocurre principalmente en el tamaño del cefalotórax que se incrementa, y en la longitud del rostro que disminuye (figura 37a). En el CP2 (22.27%), el cefalotórax se reduce considerablemente y la forma del rostro cambia porque la parte mesial se inclina hacia abajo y la parte apical se eleva (figura 37b). En el CP3 (12.26%), el cefalotórax presenta un deslizamiento de todos los landmarks en sentido de las manecillas del reloj, y el ápice del rostro se curva hacia abajo (figura 37c). En el morfoespacio del CP1 y CP2 existe una ligera tendencia a la separación (figura 37d).

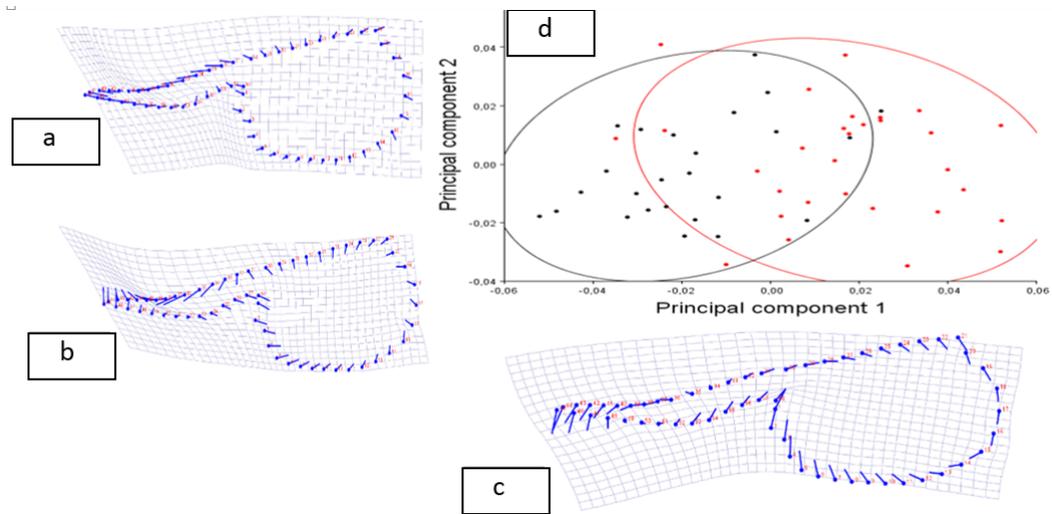


Figura 37. Análisis de componentes principales para ejemplares de *Macrobrachium tenellum* mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP3 (c) del rostro y cefalotórax de hembras y machos de Copalita. d. Valores de expresión en el morfoespacio de entre la forma del rostro de hembras de Copalita y Colotepec.

Análisis Discriminante. La prueba de permutación obtuvo valores significativos tanto para el valor P de las distancias Procrustes ($P < 0.0001$), como para T-square (Mahalanobis, $P < 0.0001$), es decir, tanto el tamaño como la forma son diferentes estadísticamente. El principal cambio entre el patrón de variación del cefalotórax y rostro de las hembras de Colotepec respecto al de Copalita se centra principalmente en una menor longitud del rostro, y menos evidente, la reducción de tamaño del cefalotórax (figura 38).

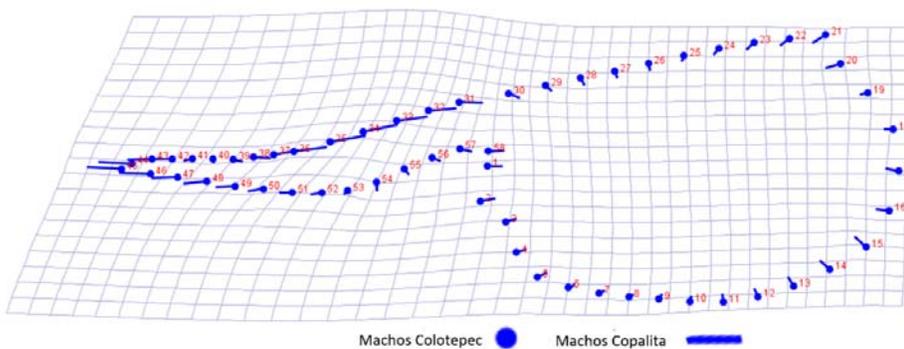


Figura 38. Diferencias entre ejemplares de *Macrobrachium tenellum* en la forma del cefalotórax y rostro de las hembras de Colotepec con respecto a las de Copalita.

El análisis de confiabilidad de la validación cruzada reclasificó erróneamente con valores para Colotepec (N=28) y Copalita (N=26) a 2 (7.1%) y 3 (11.5%) individuos respectivamente. En la figura 39 se observa tendencia a presentar dimorfismo entre

cuenca, con las hembras de Colotepec reasignadas erróneamente con estructuras menos parecidas a los especímenes de la cuenca Copalita, por el contrario las estructuras de las hembras de Copalita reasignadas erróneamente son parecidas a las hembras de Colotepec.

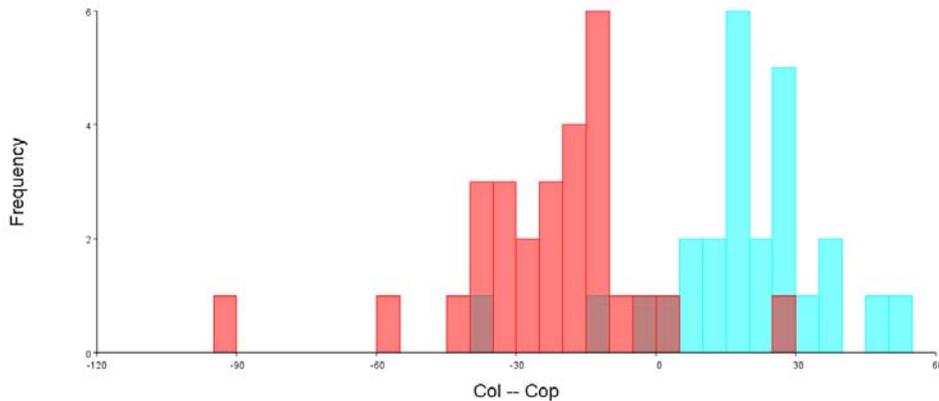


Figura 39. Valores para ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de la validación cruzada del cefalotórax y rostro para las hembras de Colotepec barras rojas y hembras de Copalita barras verdes.

Diferencias entre hembras en el Rostro

Análisis de Componentes Principales. La variación total que es explicada por los tres primeros componentes principales suma el 88.77%. En el CP1 (79.22%), el cambio ocurre principalmente en un ligero incremento de la longitud, aunque también es considerablemente notable el deslizamiento de landmarks, principalmente los de la mitad anterior del borde superior (figura 40a). La variación del CP2 (5.75%) y CP3 (3.9648%) son poco informativas debido a que la poca variación que expresan no tiene un patrón de variación claro, es decir, los landmarks se mueven con poca congruencia. En el espacio definido por los valores de los primeros dos componentes principales, los patrones de distribución del morfoespacio se sobrepone en gran parte de las áreas ocupadas (figura 40b).

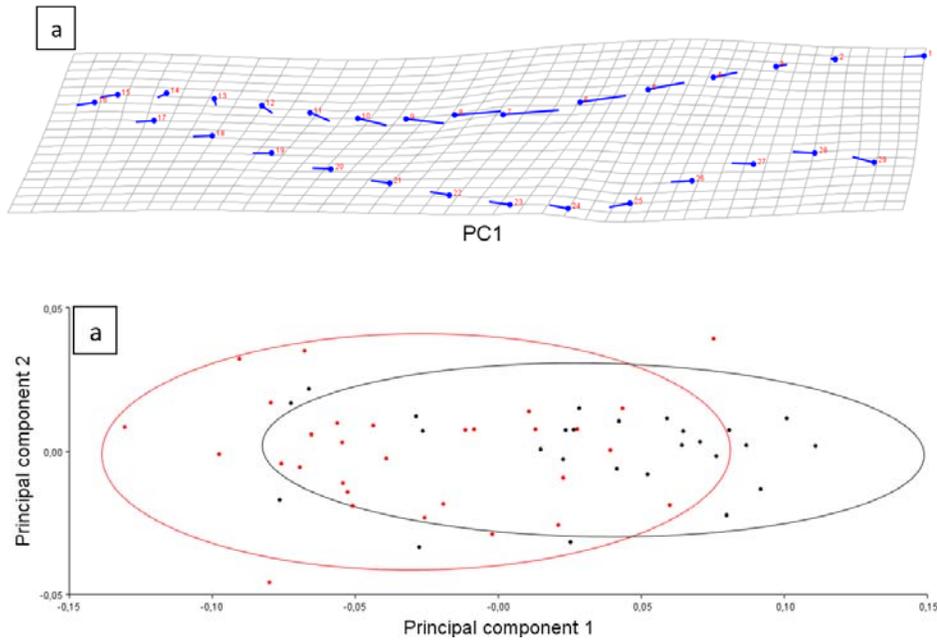
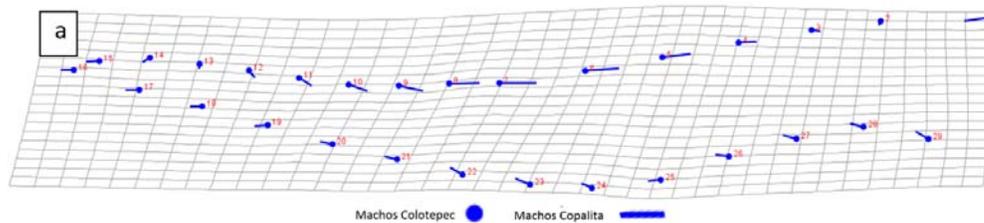


Figura 40. a. Cambios en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* en la forma del rostrum expresados en el CP1 en las hembras de ambas cuencas. **b.** Patrones de ocupación del morfoespacio respecto a los valores de los dos CP para el rostrum de las hembras de ambas cuencas (Colotepec = rojo; Copalita = negro).

Análisis Discriminantes. Los valores de las funciones discriminantes obtuvieron valores estadísticamente significativos para la prueba de permutación de las distancias Procrustes (P-value = <0.001), y significativos para la T-square (P-value = 0.005). Las principales diferencias en la forma del rostrum de los machos se observa ligeramente en la longitud del rostrum y más en el deslizamiento de las espinas medias del borde superior (figura 41a). Respecto a las tablas de clasificación, se asignó correctamente a 24 de 28 y 21 de 26 individuos hembras para Colotepec y Copalita respectivamente. en la figura 41b se observa que el rostrum de las hembras de Colotepec que fueron asignadas erróneamente, que es parecido al rostrum de las hembras de Copalita, y los ejemplares asignados erróneamente de la cuenca Copalita se encuentran cerca de la media (punto 0).



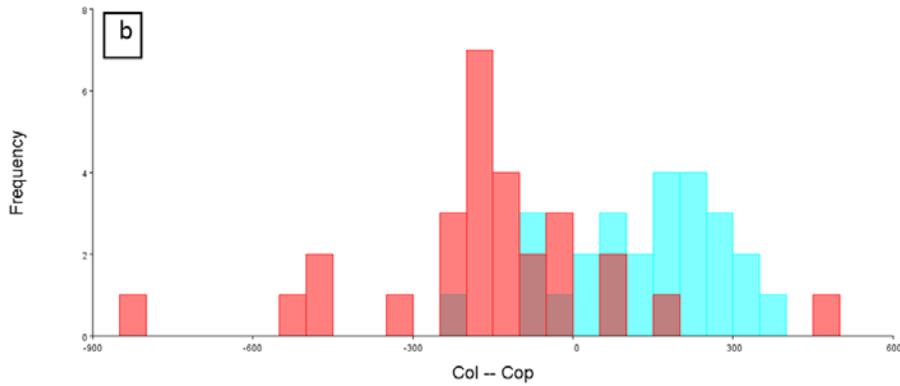


Figura 41. a. Validación cruzada de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* en forma de hembras Colotepec a hembras Copalita en la prueba de permutación del análisis discriminante. “•” = hembras Colotepec y “-” =Hembras Copalita. **b.** espacio morfométrico de ocupación las barras color rojo son hembras Colotepec y barras color verde son hembras Copalita.

Diferencias entre hembras en el cefalotórax

El análisis de componentes principales muestra que en los primeros cuatro componentes se explica el 75.9% de la varianza total (CP1= 24.98%, CP2=23.68%, CP3=17.4% CP4=9.84), con la variación general del CP1 expresada en la reducción de la parte ventral del organismo en donde se ubica el quinto par de pereiópodos, la expansión de la parte superior en donde se une con el rostro, y un deslizamiento de los landmarks hacia la parte ventral en la parte posterior y en la parte anterior (figura 42a). Las variaciones del CP 2 se presentan en la expansión de la parte superior donde se une con el rostro, en la reducción de la parte posterior y expansión de la parte ventral (figura 42b), y las del CP 3 se ubican en la expansión en la parte superior en donde se une con el rostro, reducción de la parte ventral del organismo, y expansión de la parte ventral en donde se localizan el quinto par de pereiópodos (figura 42c). En el espacio morfométrico no se observan tendencias a la separación de poblaciones (figura 42d).

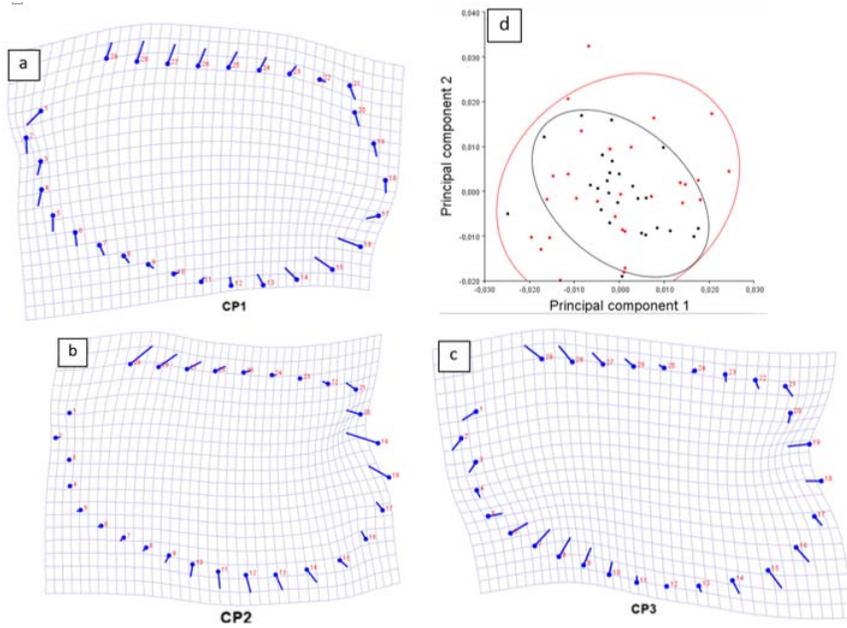


Figura 42. Análisis de componentes principales de ejemplares de *Macrobrachium tenellum* mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP3 (c) del cefalotórax de hembras Colotepec y hembras Copalita. (d) Valores de expresión en el morfoespacio entre la forma de cefalotórax hembras Colotepec puntos= rojos y hembras de Copalita= puntos negros del CP1 y CP2.

Análisis discriminante. La prueba de permutación del análisis discriminante indica que existe una ligera tendencia a la diferencia de forma del cefalotórax entre cuencas obteniendo un resultado significativo (<0.05) pero la prueba de confiabilidad para evaluar el modelo discriminante asignó individuos a los grupos (H Col=29; H Cop=26) de 17 y 14 correctos, 12 y 12 incorrectos, respectivamente. En la Figura 43 se observa que los especímenes asignados erróneamente son homogéneos por lo que no se observa separación.

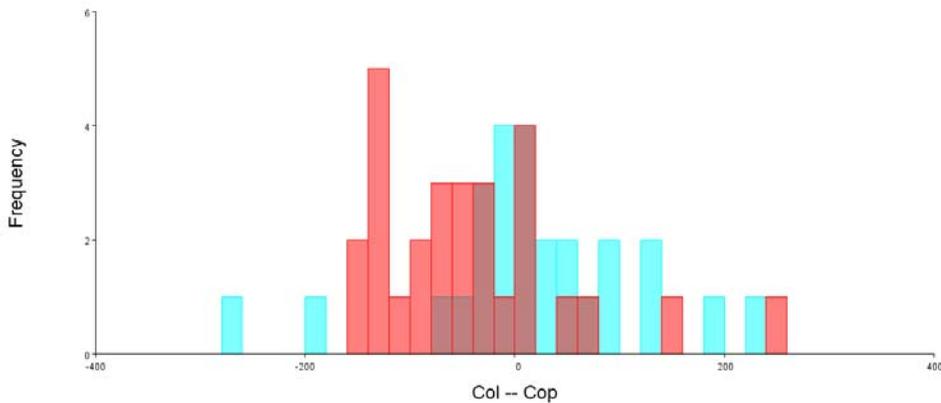


Figura 43. Prueba en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de validación cruzada del análisis discriminante P -values for permutation tests (1000 permutation runs)= T-square (Mahalanobis): 0.5990 Procrustes distances: 0.0290.

Diferencias entre hembras en el telson

Análisis de Componentes Principales. En el primer análisis, los tres componentes principales explican el 80.30% de la varianza total (CP1 = 44.73; CP2 = 25.54; CP3 = 10.03), con el cambio de forma en el CP1 más evidente en las espinas centrales superiores que se desplazan hacia la parte anterior, y un ligero alargamiento del telson, más acentuado en la mitad posterior (figura 44a).

En el segundo análisis, los tres primeros componentes reúnen el 88.83% de la varianza total (CP1 = 53.13; CP2 = 23.12; CP3 = 12.58), con el mayor cambio de forma en el CP1 visible en el desplazamiento del borde anterior, y de los puntos de la mitad anterior, así como un ligero estrechamiento en toda la extensión de la estructura (figura 44b).

En el tercer análisis, los tres primeros componentes principales explican el 81.67% de la varianza total (CP1 = 40.73; CP2 = 30.74; CP3 = 10.20), con la mayor variación del CP1 en un notable estrechamiento de la estructura, con un pequeño alargamiento del ápice (figura 44c)

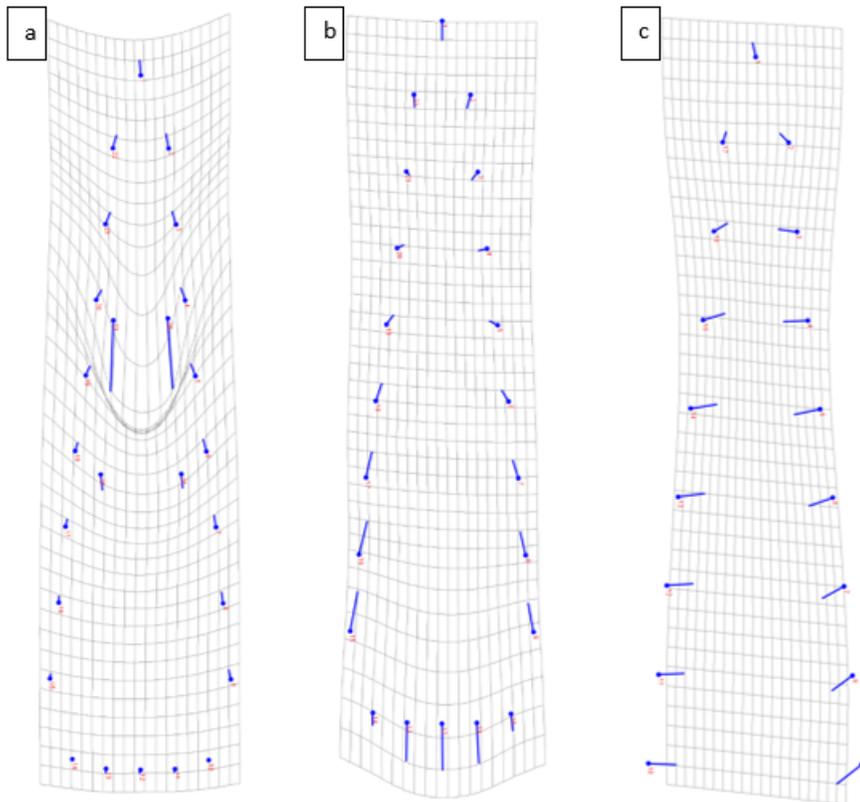


Figura 44. a. Cambio de la forma del CP1 con todos los puntos en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* hembras de la cuenca Colotepec y Copalita. **b.** cambio de la forma del CP1 con ausencia de las 4 espinas centrales. **c.** cambio de forma del CP1 sin las 4 espinas y sin la parte anterior.

En ninguno de los tres análisis, se pueden reconocer claros patrones diferenciales de expresión morfológica y de ocupación en el morfoespacio entre sexos.

Análisis Discriminante. Hay diferencias de tamaño cuando analizamos sin las 4 espinas y cuando omitimos las 4 espinas más la parte del somito, en base a las pruebas de permutación de los análisis discriminantes todos los análisis de forma resultaron significativos (<0.05) (cuadro 5), sin embargo, cuando se hace el test de confiabilidad (validación cruzada) ninguna prueba fue significativa al asignar erróneamente del 30% al 60% de los individuos por grupo en todos los casos (cuadro 6).

Cuadro 5. Valores de los análisis de funciones discriminantes del telson para las hembras en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de ambas cuencas.

Análisis	Permutation test P-value (distancias Procrustes)	Permutation test P-value (distancias Mahalanobis)
Con todos los puntos	0.0020	0.1390
Sin las 4 espinas	<0.0001	0.0290
Sin las 4 espinas ni los puntos de la parte anterior	0.0210	0.0010

Cuadro 6. Valores del análisis de validación cruzada de hembras Copalita y hembras Colotepec

Análisis	Hembras Colotepec	Hembras Copalita
Con todos los puntos	Correctos:19 Incorrectos:11	Correctos:18 Incorrectos:11
Sin las 4 espinas	Correctos:18 Incorrectos:12	Correctos:18 Incorrectos:11
Sin las 4 espinas ni los puntos de la parte anterior	Correctos:19 Incorrectos:11	Correctos:22 Incorrectos:7

Diferencias entre machos de la cuenca Copalita y machos de la cuenca Colotepec

Diferencias en el rostro y cefalotórax

Análisis de Componentes Principales. La variación que es explicada por los tres primeros componentes principales suma el 88.0% de la variación total. En el CP1 (64.26%), el cambio ocurre principalmente en el tamaño del cefalotórax que se incrementa, y en la forma y longitud del rostro (figura 36a). En el CP2 (17.69%), el cefalotórax decrece y la forma del rostro cambia porque la mitad distal se eleva (figura 36b). En el CP3 (6.13%), en el cefalotórax hay un deslizamiento de todos los landmarks en sentido de las manecillas del reloj, con una ligera reducción del ángulo superior derecho y el ángulo debajo de la base del rostro, mientras que este último, sufre una marcada inclinación hacia abajo en la parte distal (figura 36c). La distribución de los individuos por la ocupación del morfoespacio respecto al CP1 vs CP2 no expresa diferencias notables, aunque los machos de la cuenca de Copalita se muestran con mayor variación morfológica (figura 36d).

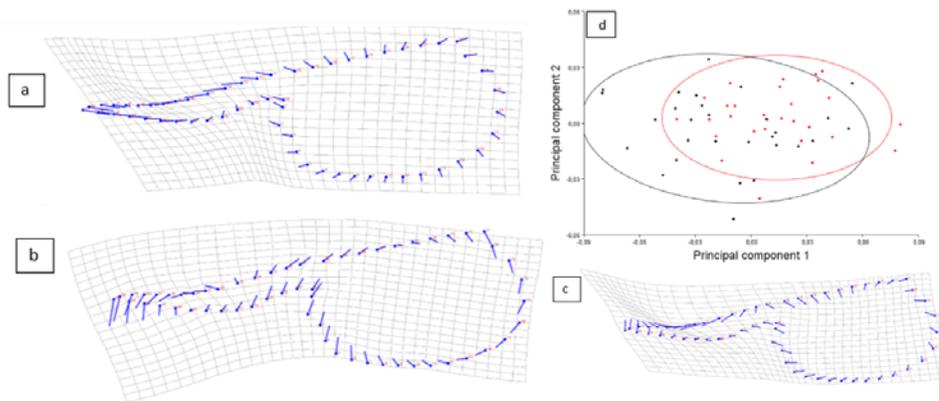


Figura 45. Análisis de componentes principales en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP2 (c) del cefalotórax y rostro de machos de Copalita y machos de Colotepec. (d) Valores de expresión en el morfoespacio de entre la forma del cefalotórax y rostro de machos Copalita puntos= negros y machos de Colotepec=puntos rojos del CP1 y CP2.

Análisis Discriminante. Respecto a la prueba estadística de permutación, los resultados indican valores estadísticamente significativos para el valor de P ((Distancias Procrustes = 0.001; T-square (Mahalanobis) = <0.0001). Esta diferencia se expresa principalmente en el tamaño del rostro y menos en el del cefalotórax; los machos de Copalita tienen un rostro más largo y el cefalotórax ligeramente más angosto (figura 46).

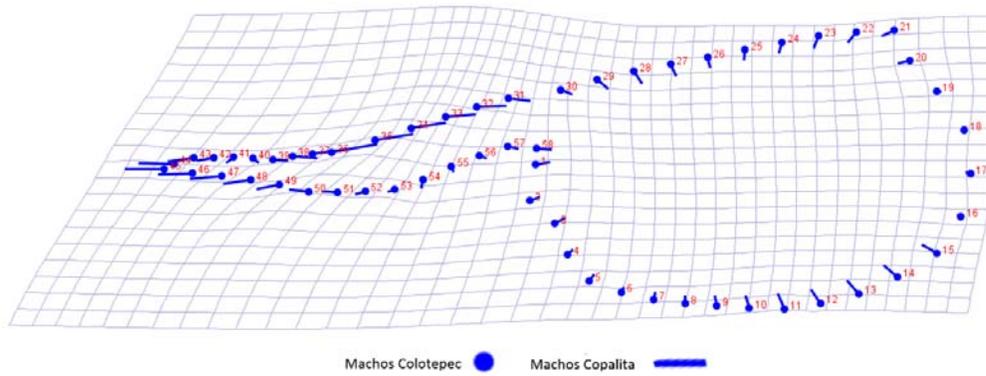


Figura 46. Diferencias en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* expresadas en vectores de deformación entre la forma del cefalotórax y rostro de Colotepec a Copalita.

La prueba de confiabilidad del análisis discriminante entre ambas estructuras dio como resultado una asignación errónea de menos del 25 %, es decir, solo 7 individuos equivocados de 29 por cada cuenca. En la figura 47 se observa una tendencia a la separación de los especímenes machos de ambas cuencas, los especímenes que están mal reasignados se encuentran cerca de la media.

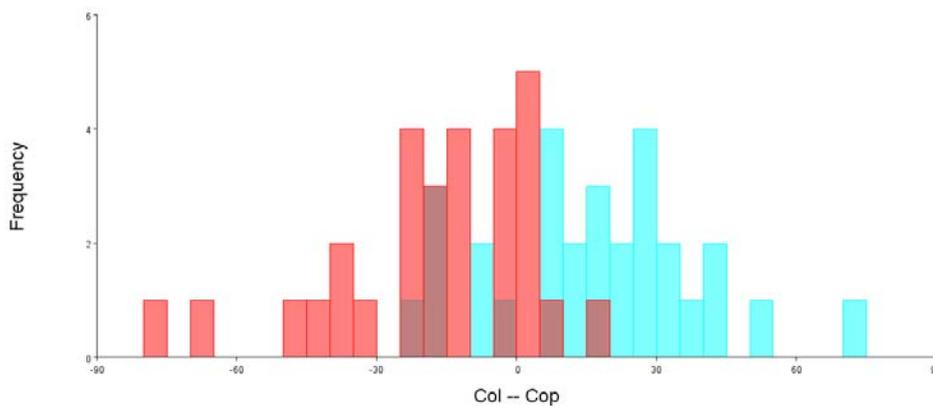


Figura 47. Valores de la validación cruzada para el cefalotórax y rostro en ambas cuencas (Copalita en azul-derecha y Colotepec en rojo-izquierda).

Diferencias en el rostro

Análisis de Componentes Principales. La variación total que es explicada por los tres primeros componentes principales suma el 91.10%. En el CP1 (84.19%). El cambio ocurre principalmente en un ligero incremento de la longitud, aunque también es

considerablemente notable el deslizamiento de landmarks, principalmente los de la mitad anterior del borde superior (figura 48). La variación del CP2 (4.65%) y CP3 (2.26%) son poco informativas debido a que la poca variación que expresan no tiene un patrón de variación claro, es decir, los landmarks se mueven con poca congruencia.

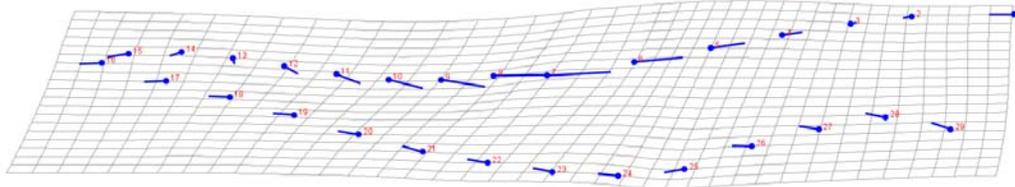


Figura 48. Cambios en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* en la forma del rostro expresados en el CP1 en los machos de ambas cuencas.

En el espacio definido por los valores de los primeros dos CP, los patrones de distribución del morfoespacio se sobreponen en gran parte de las áreas ocupadas (figura 49).

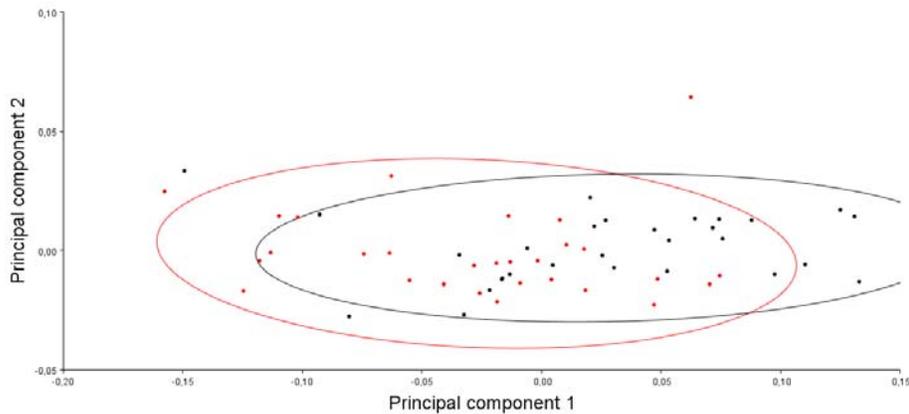


Figura 49. Patrones de ocupación del morfoespacio respecto a los valores de los dos CP para el rostro de las hembras de ambas cuencas (Colotepec = rojo; Copalita = azul).

Análisis Discriminantes. Las diferencias entre las medias del análisis de las funciones discriminantes obtuvieron valores estadísticamente significativos para la prueba de permutación de las distancias Procrustes (P-value = <0.0010), y no significativos para la T-square (P-value =0.3940), pero no son suficientes ya que la prueba de confiabilidad en base al modelo creado sólo fue posible asignar correctamente a 15 de 29 y 16 de 29 individuos machos para Colotepec y Copalita respectivamente. Las principales diferencias en la forma del rostro de los machos de se observa ligeramente en la longitud del rostro y más en el deslizamiento de las espinas medias del borde superior (figura 50).

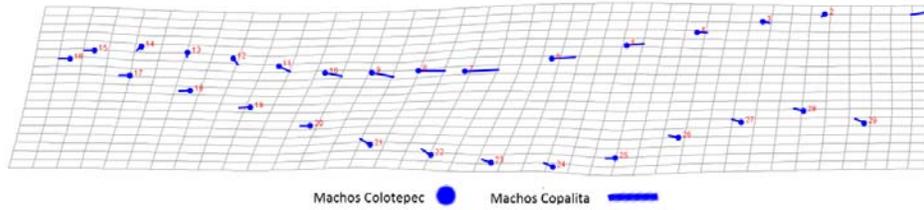


Figura 50. Diferencia de la forma del rostro de los machos en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* (Colotepec – Copalita)

Diferencias en el cefalotórax.

Análisis de componentes principales. Muestra que en los primeros cuatro componentes se explica el 79.8% de la varianza total (CP1= 39%, CP2=18.3%, CP3=13.7%), con la variación general del CP1 expresada en la parte ventral del organismo así como en la reducción de la parte posterior en los landmarks 28 al 21, y ligera expansión en la parte superior donde se une con el rostro(figura 51a), las variaciones del componente 2 se presentan en la expansión de la parte superior donde se une con el rostro, en la reducción de la parte posterior (figura 51b), las variaciones del componente 3 se ubican en la expansión en la parte superior en donde se une con el rostro, expansión de la parte ventral en donde se localizan el quinto par de pereiópodos, ligera reducción de la parte anterior y posterior (figura 51c), en el espacio morfométrico se observa una ligera tendencia a la separación de poblaciones (figura 51d).

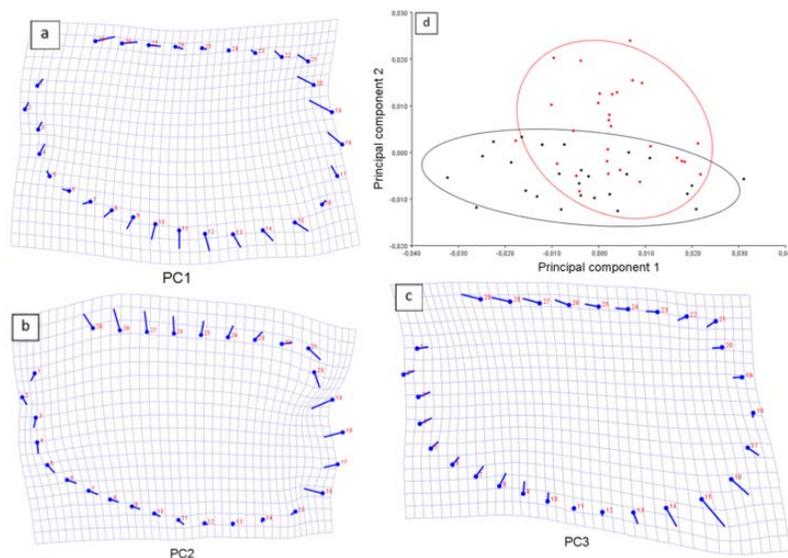


Figura 51. Análisis de componentes principales en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* mostrando los patrones de cambio del CP1 (a), CP2 (b) y CP3 (c) del cefalotórax de machos Colotepec y machos Copalita. (d) Valores de

expresión en el morfoespacio de entre la forma del cefalotórax machos Colotepec puntos= rojos y machos de Copalita= puntos negros del CP1 y CP2.

Análisis discriminante La prueba de permutación del análisis discriminante resultó ser altamente significativa (<0.0001), las diferencias se localizan en que los machos de Colotepec tienen un cefalotórax más compacto de la parte posterior a diferencia de los machos de Copalita que son más largos, los machos de Colotepec se expande la parte superior en donde se une el rostro mientras que los machos de Copalita esta parte se contrae, otra diferencia se localiza en que los machos de Colotepec tienen un aumento en donde está ubicado el quinto par de pereiópodos mientras que los machos de Copalita esta parte se encuentra reducida (52a), las diferencias creadas en el modelo discriminante se usaron para la prueba de confiabilidad en donde la asignación de los individuos a los grupos (Colotepec=29; Copalita=26) fue de 18 y 15 correctos, 11 y 11 incorrectos, respectivamente, en la figura 52b se observa que no existe separación de la distribución de ejemplares de acuerdo a la forma del cefalotórax.

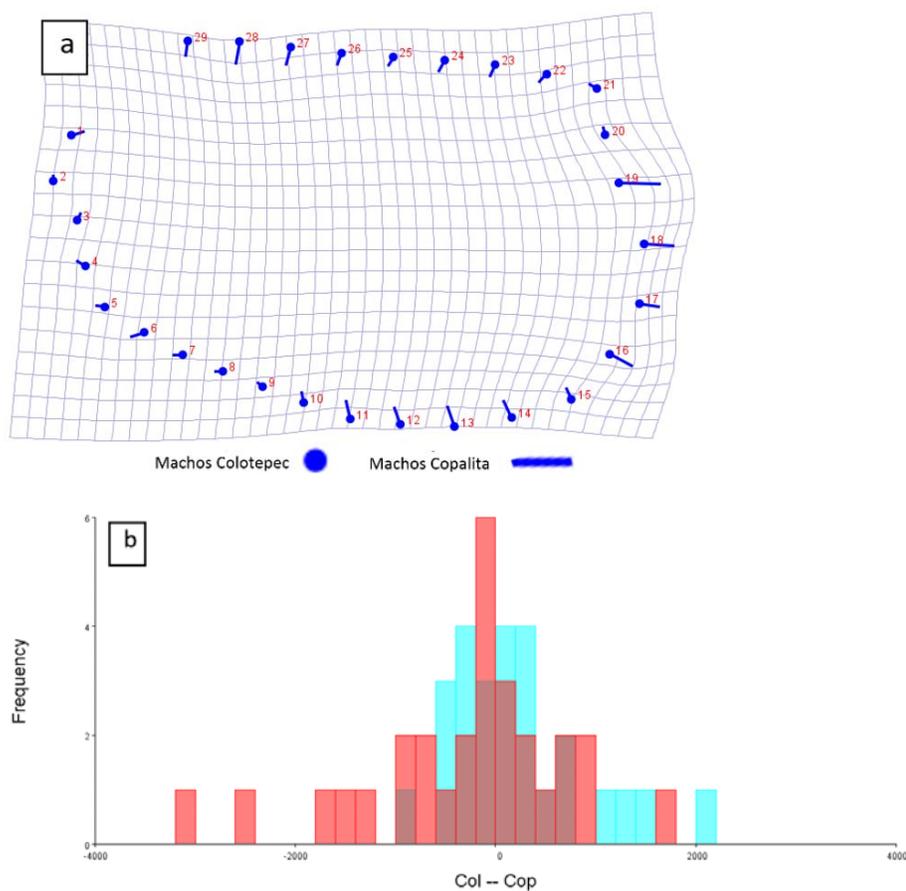


Figura 52. a. Diferencia en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de la forma del cefalótorax de los machos (Colotepec – Copalita). **b.** Prueba de validación cruzada del análisis discriminante (P-values for permutation tests (1000 permutation runs)= distancia Procrustes= <0.0001, T-square (distancias Mahalanobis)= <0.0001).

Diferencias en el telson

Análisis de Componentes Principales. En el primer análisis, los tres componentes principales explican el 73.9% de la variación total (PC1= 37.1; PC2= 22.7; PC3= 14.1), con el mayor cambio del PC1 en las espinas centrales superiores que se desplazan hacia la parte anterior, y un ligero alargamiento del telson, más acentuado en la mitad posterior (figura 53a).

En el segundo análisis, los primeros 3 componentes principales reúnen el 87.4% de la variación total (PC1= 47.6; PC2= 30.0; PC3= 9.8), con el mayor cambio expresado en el PC1 por el desplazamiento del borde anterior, y un poco más angosto desde la base hasta antes del ápice (figura 53b).

En el tercer análisis, los primeros 3 componentes principales explican el 90.7% de la variación total (PC1= 60.5; PC2= 21.3; PC3= 8.9), con el mayor cambio en el PC1 visible en la reducción del grosor general de la estructura, con un ligero alargamiento en la zona apical (figura 53c).

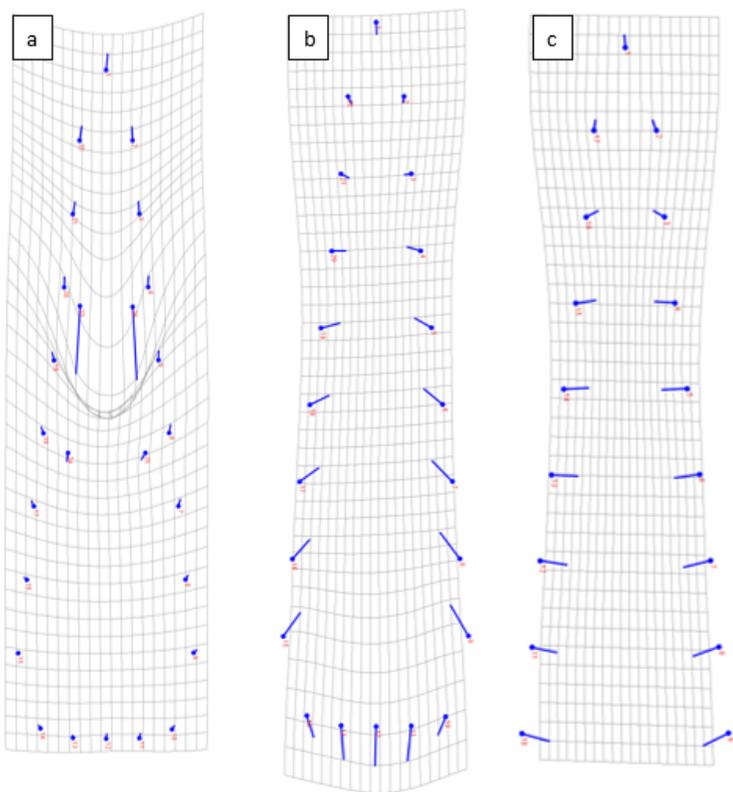


Figura 53. a. Cambio de la forma del CP1 en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* con todos los puntos de ejemplares machos de la cuenca Colotepec a machos de la cuenca Copalita. b. cambio de la forma del CP1 con ausencia de las 4 espinas centrales. c. cambio de forma del CP1 sin las 4 espinas y sin la parte anterior.

En ninguno de los tres análisis, se pueden reconocer patrones diferenciales de expresión morfológica y de ocupación en el morfoespacio entre sexos.

Análisis Discriminante. En las tres configuraciones del telson, las pruebas de permutación de los análisis discriminantes fueron estadísticamente no significativos (cuadro 7), asignando erróneamente casi la mitad o la mitad de los individuos por grupo en la mayoría de los casos.

Cuadro 7. Valores en ejemplares de *Macrobrachium tenellum* de los análisis de funciones discriminantes del telson para las hembras de ambas cuencas.

Análisis	Permutation test P-value (distancias Procrustes)	Permutation test P-value (distancias Mahalanobis)

Con todos los puntos	0.2900	0.2550
Sin las 4 espinas	0.4800	0.1460
Sin las 4 espinas más los puntos de la parte anterior	0.2000	0.0200

Cuadro 8. Valores del análisis de validación cruzada de hembras Copalita y hembras Colotepec

Análisis	Hembras Colotepec	Hembras Copalita
Con todos los puntos	Correctos:17 Incorrectos:15	Correctos:16 Incorrectos:13
Sin las 4 espinas	Correctos:16 Incorrectos:16	Correctos:16 Incorrectos:13
Sin las 4 espinas más los puntos de la parte anterior	Correctos:19 Incorrectos:13	Correctos:20 Incorrectos:9

En resumen, existen diferencias estadísticamente significativas entre los machos y las hembras entre cada cuenca, principalmente en el cefalotórax, rostro, y en las hembras solamente para el caso del telson (cuadro 9 y 10).

Cuadro 9. Variaciones intraespecíficas en Hembras de *Macrobrachium tenellum*

HEMBRAS Colotepec – Copalita		Cefalotórax- Rostro	Rostro	Cefalotórax	Telson		
					Todos los puntos	Sin 4 espinas	Sin 4 espinas más la parte anterior
Permutación	Mahalanobis	<0.0001	0.4340	0.5990	0.1270	0.0350	0.0230
	distance procrustes	<0.0001	<0.0001	0.0360	0.0020	<0.0001	0.0010

Cuadro 10. Variaciones intraespecíficas en Machos de *Macrobrachium tenellum*

MACHOS Colotepec – Copalita		Cefalotórax- Rostro	Rostro	Cefalotórax	Telson		
					Todos los puntos	Sin 4 espinas	Sin 4 espinas más la parte anterior
Permutación	Mahalanobis	<0.0001	0.4340	0.0350	0.2610	0.1200	0.0220
	distance procrustes	0.0010	0.0020	<0.0001	0.2900	0.4800	0.2000

DISCUSIÓN

En los ríos, la estructura física del ambiente y, por lo tanto, el hábitat se ve influida por procesos físicos, pero en gran medida por el flujo de agua y sedimentos (Poff *et al.*, 1997), en trabajos llevados a cabo en decápodos *Zilchiopsis collastinensis* las variaciones fenotípicas no están relacionadas directamente con las variables no hidrológicas del ambiente, mencionando que las variaciones fenotípicas se ven afectadas directamente por las variables hidrológicas, por lo tanto dichas fluctuaciones hidrológicas pueden explicar la distribución y abundancia de organismos, constituyendo un importante macrofactor (Ward 1989, Neiff *et al.*, 2001).

Los animales que viven en aguas de alta velocidad, como los langostinos, están expuestos a una considerable variación ambiental en sus hábitats naturales, ya que son verdaderamente impredecibles espacialmente y temporalmente, tanto las sequías severas como las inundaciones pueden ocurrir, esta variación establece demandas específicas para la morfología y el rendimiento de nado de los organismos, y probablemente favorece a la plasticidad morfológica de una determinada población (Pakkasmaa y Piironen, 2000). Los animales que exhiben atributos fenotípicos únicos con las mismas medidas morfométricas constituyen una población (Giri y Collins, 2004; Collins *et al.*, 2007; Giri y Loy, 2008; Torres *et al.*, 2014; Mashiko y Numachi, 2000; Tzeng, 2004). La variación morfológica suele ser el resultado de la selección de fenotipos que proporcionan ventajas energéticas o funcionales con la variación ambiental local (Pyron *et al.*, 2007).

Los resultados del presente estudio indican que las dos poblaciones de *M. tenellum* pueden ser morfométricamente distintas.

TELSON

Cuando se proyectan las diferencias en el espacio morfométrico durante el análisis del telson entre los especímenes de ambas cuencas (figura 46a y figura 55a) se observa que las 4 espinas centrales presentan la mayor variación, estos resultados concuerdan con lo que menciona Anger y Moreira, (1998) al decir que no tienen un patrón de variación estable, esta variación es similar a la que se encontró cuando se analizó el dimorfismo

sexual, en base a este hecho las espinas fueron eliminadas, en consecuencia la comparación entre las hembras arrojó una alta diferencia significativa de forma y una diferencia significativa de tamaño (cuadro 7), las hembras de la cuenca Colotepec presentan la tendencia a tener el telson más robusto que las hembras de la cuenca Copalita (figuran de análisis discriminantes o figura de abajo). Por otra parte los machos no presentaron diferencias en la forma, pero si diferencias en el tamaño (cuadro 10) Kapiris (2005) menciona que la presencia del telson y urópodos relativamente más largos y menos robustos se pueden considerar como organismos dadores más eficientes.

La prueba de confiabilidad que se aplicó al modelo discriminante ($P=0.035$) en conjunto con los dos primeros componentes indican en las hembras una ligera tendencia a la separación entre cuencas que se observa figura 54 a y b.

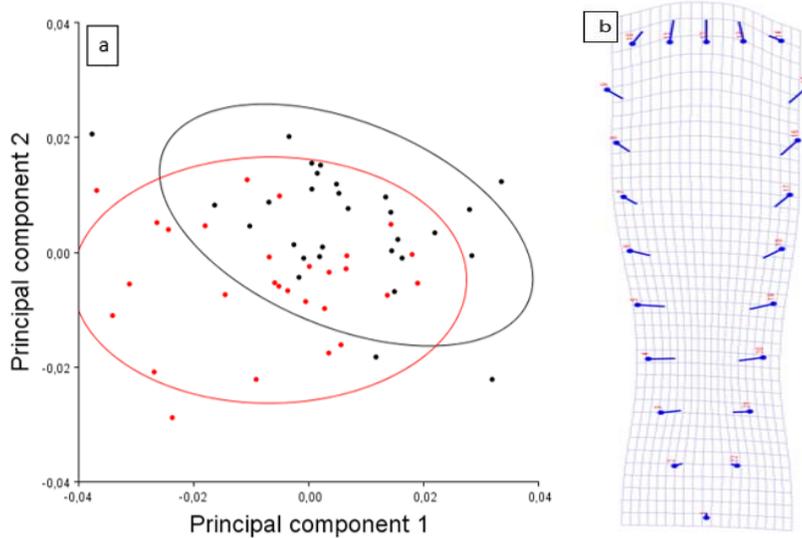


Figura 54.a. Espacio morfométrico de hembras de Colotepec=rojos y hembras Copalita=negros; **b.** diferenciación de hembras de la Cuenca Colotepec y hembras de la cuenca Copalita.

CEFALOTORAX Y ROSTRO

Al comparar el rostro en conjunto con el cefalotórax tanto de los machos y como de las hembras entre cuencas obtenemos los mismos patrones de variación en los componentes principales, lo que cambia es el porcentaje de variación para cada componente, Zelditch *et. al.*, (2004) menciona que si dos componentes tienen varianzas similares (es decir si el intervalo de los puntajes entre los componentes estuvieran cerca), entonces tenemos motivos para cuestionar si alguno de los componentes puede atribuirse a un factor causal

distinto. En caso de las hembras la diferencia entre el primer y segundo componente es de 22% mientras que en los machos es de 46%, a partir de esto en el morfoespacio de las hembras se nota una ligera diferencia entre poblaciones que no es notoria con los machos (figura 37d y figura 45d).

Las variaciones tanto de los machos como de las hembras que corresponden al componente principal 1 son iguales a las diferencias entre poblaciones encontradas en el análisis discriminante, ya que se presentan en los mismos landmarks y en la misma dirección, lo que sugiere que la existencia de las mismas presiones está influyendo tanto en la expresión del fenotipo de las hembras como de los machos (Mashiko y Numachi, 2000; Giri y Collins, 2004; Collins *et. al.*, 2007; Giri y Loy, 2008; Torres *et. al.*, 2014; Tzeng, 2004).

Los resultados muestran que existe diferencia de forma entre los machos de ambas cuencas ($P= 0.001$) y una alta diferencia significativa de tamaño ($P= 0.0001$), por otro lado las hembras de ambas cuencas son altamente diferentes tanto de tamaño como de forma ($P= 0.0001$) (cuadro 9 y cuadro 10).

La prueba de confiabilidad del modelo obtenido en el análisis discriminante asigno correctamente el 90.67% de hembras y el 75.86% de machos. Por lo tanto, estas dos estructuras en conjunto se caracterizan por tener variaciones que muestran que las poblaciones de *M. tenellum* en las dos cuencas son diferentes.

CEFALOTORAX Y ROSTRO SEPARADO

A partir de los mismos patrones de variación encontrados en hembras y machos (figura 38 y figura 46), se analizó el rostro y el cefalotórax por separado, con el fin de encontrar diferencias en cada estructura y de qué forma cada una contribuye a las diferencias morfométricas de *M. tenellum* en ambas cuencas.

ROSTRO

En caso del rostro no se encontraron diferencias de tamaño para ninguna comparación con los landmarks propuestos, lo mismo sucede para otros decápodos de la Familia

Palaemonidae (Muñiz Martínez, 2012), pero si se presentaron diferencias en la forma tanto en machos como en hembras de ambas cuencas. Comparando la variación resultante entre ambos sexos, notamos que se ubica en los mismos landmarks y en la misma dirección indiferentemente de que sexo se esté analizando (figura 40a y 48), el patrón de variación del primer componente principal de cada sexo es similar al modelo creado en el análisis discriminante (ACP= figura 40a y figura 48, análisis discriminante= figura 41a y figura 50).

Por otro lado, los valores de los componentes principales arrojan la existencia de un único morfotipo de rostro en machos y hembras para ambas cuencas con más del 75 % de la variación total, es decir 3/4 partes de las dos poblaciones machos y hembras presentan el mismo tipo de rostro.

El análisis de confiabilidad para evaluar al modelo discriminante creado asigna correctamente al 60.0% de machos y 83.3% de hembras obteniendo así un modelo para discriminar solamente a las hembras de ambas poblaciones de manera confiable.

En otros decápodos se sabe que el rostro se relaciona con la segregación sexual, la madurez, el tamaño sexual, el hábitat, el comportamiento de apareamiento, el comportamiento al nadar y la alimentación (Kapiris y Thessalou-Legaki 2001). Existe un corrimiento en la variación de la dentición en la parte superior que coincide con los resultados obtenidos en el análisis de dimorfismo sexual, este fenómeno se ha descrito en una gama de especies carideanas (Kubo, 1942, Holthuis, 1950; Yaldwyn, 1957; Chace y Bruce, 1993; De Grave, 1999; Anastasiadou *et. al.*, 2004; Covich *et. al.*, 2009; Jugovic *et. al.*, 2010; Zimmermann *et. al.*, 2012). La forma o la dentición superior del rostro no es viable para diagnóstico taxonómico en *M. tenellum*.

CEFALOTORAX

En el cefalotórax a diferencia de lo que se presentó en el rostro y el telson, se presentaron más variaciones entre hembras y machos en ambas cuencas. Las hembras presentan el mismo grosor de cefalotórax y no presentan variación en la parte ventral donde se ubica el quinto par de pereiópodos (landmark 16), la falta de variación en esta parte se debe a

la posible existencia estructuras reproductoras que condicionan su dimorfismo sexual (Giri y Collins 2004; Giri y Loy 2008; Anastasiadou *et. al.*, 2009; Barria *et. al.*, 2011; Bissaro *et. al.*, 2012), las hembras y machos de Copalita presentan un cefalotórax más largos a diferencia de los machos y las hembras de la cuenca Colotepec. En los machos de la cuenca Copalita el cefalotórax es angostos y los machos de la cuenca Colotepec presenta un cefalotórax ancho.

Las hembras no presentan diferencias significativas de tamaño, pero si de forma ($P=0.05$), a diferencia en los machos que son altamente diferentes en la forma ($P=0.0001$), y diferentes en tamaño ($P=0.05$). Lo anterior permite suponer que las estructuras pueden ir variando de manera suplementaria debido a la presión del ambiente.

El análisis de validación cruzada para las hembras asigno correctamente un total de 64.5% de la muestra total, en machos se reasigno correctamente un total de 71.9%, tales datos indican que dentro del espacio morfométrico de los primeros dos componentes principales no se presenta significancia para considerar que la existencia de separación de las dos poblaciones en hembras, por otro lado en los machos es notoria una tendencia a la separación, por lo tanto el análisis de componente principales como el test de validación para diferenciar machos presentan una tendencia a ser diferentes estadísticamente significativa (figura 51d).

CONSIDERACIONES FINALES

Con los modelos discriminantes generados a partir del rostro, del cefalotórax y del telson se obtuvo un modelo de los especímenes machos y hembras de la cuenca Copalita con un cefalotórax compacto, un rostro angosto pronunciado y el telson posterior con tendencias a ser delgado. Por otro lado, los especímenes de la cuenca Colotepec presentan el cefalotórax robusto, el rostro ancho corto y el telson tiene tendencias a terminar en la parte posterior de forma robusta (ancho) (figura 57).

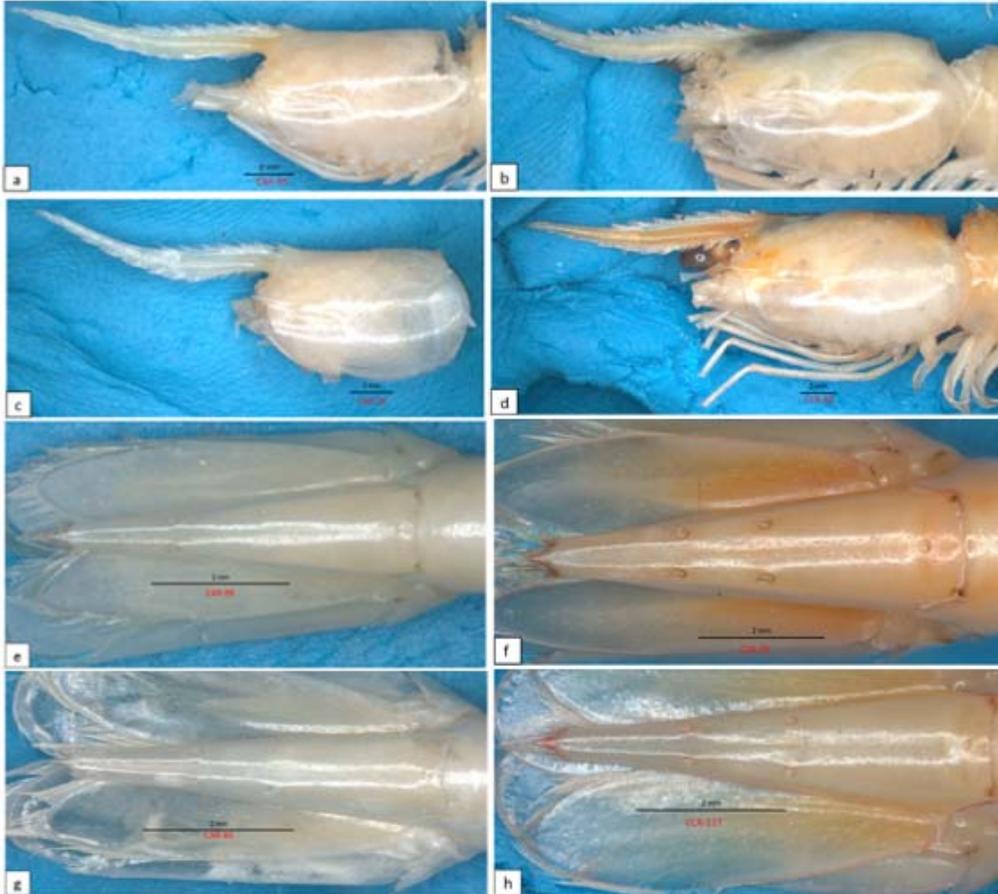


Figura 55. Cefalotorax, rostrum y telson de *Macrobrachium tenellum*. **a.** Copalita Macho. **b.** Colotepec Macho. **c.** Hembra Copalita. **d.** Hembra Colotepec. **e.** Macho Copalita. **f.** Machos Colotepec. **g.** Hembra Copalita. **h.** Macho Colotepec

Los cambios en la morfología normalmente son impulsados por factores ambientales o genéticos o una combinación de estos, y pueden variar según la escala temporal y geográfica (De Grave y Díaz, 2001; Remerie *et. al.*, 2005). William-Ashelby, (2012) cita a González-Ortegón y Cuesta (2006), Cuesta *et. al.*, (2012), ellos evidenciaron que las variaciones morfológicas encontradas en diversas poblaciones de *Palaemon longirostris* representan la misma genética, es necesario un análisis genético en las dos poblaciones de *M. tenellum* para probar si presentan la misma genética, sin embargo, de ser el caso la ocurrencia de las dos formas de *M. tenellum* atestiguados en el presente estudio es probable que resulte de una influencia ambiental o un proceso histórico sobre la expresión de la forma.

Los posibles factores ambientales que pueden influir en la morfología son la temperatura, la salinidad, la disponibilidad de alimentos, el flujo de agua o las interacciones

competitivas o de depredador / presa (Remerie *et. al.*, 2005; Yavno *et. al.*, 2013; Gholami *et. al.*, 2015; Keivany *et. al.*, 2015), un fenómeno más reciente que se ha demostrado que afecta profundamente el caparazón y la forma de la rostrum en crustáceos es la contaminación (Béguer *et. al.*, 2008, 2010; Etchison, *et. al.*, 2011), o la altitud ya que se ha encontrado que se correlaciona positivamente con la velocidad del agua y la disponibilidad de oxígeno (Vamosi *et. al.*, 2007; Pârvulescu y Zaharia 2013, Endrizzi *et. al.*, 2013; Pakkasmaa y Piironen, 2000; Groza y Mireşan, 2017 y Pârvulescu *et. al.*, 2016). Por otro lado Peck y Chapelle (2003) encontraron que el aumento del tamaño corporal con la altitud podría ser el resultado de la diferencia en la ingesta de oxígeno por parte de los individuos (no disponibilidad de oxígeno), un proceso moderado por la temperatura, la salinidad y la presión. Por lo tanto, un aumento en la concentración de oxígeno también puede estar relacionado con el aumento en el tamaño corporal de los langostinos, y en el presente trabajo vincularse con las variaciones en el cefalotorx.

En los langostinos el flujo del agua puede establecer demandas específicas para la morfología y el rendimiento de nado contra corriente, por lo que probablemente esta variable podría favorecer la plasticidad morfológica de ambas cuencas (Pakkasmaa y Piironen, 2000; Zimmermann *et. al.*, 2012), pues en la naturaleza, a menudo se ha observado que la alta velocidad del agua está asociada con una morfología corporal racionalizada y tiene un efecto en las distribuciones faunísticas y el movimiento de invertebrados acuáticos (Riddell y Leggett, 1981; Riddell *et. al.*, 1981; Taylor y McPhail, 1985; Beacham, 1985; Poff y Ward 1992; Claytor *et. al.*, 1991; Olden *et. al.*, 2004).

Statzner y Holm 1989; Ringuet (1949) y Giller y Malmqvist, (2002) sugieren que los gradientes de velocidad más abruptos cercanos a los macro invertebrados lóticos se encuentran cerca de las áreas de sus cuerpos que sobresalen más en el flujo, en este caso la reducción en la longitud y amplitud del rostro (reducción de la ornamentación) ya mencionados anteriormente representa una adaptación a la vida entre rocas o capas de arena de ríos y arroyos y de esta manera evitar el efecto de deriva, esto concuerda con los resultados obtenidos por, Pakkasmaa y Piironen (2000), Giri y Loy, (2008), Scalici, y Gibertini (2009) donde encontraron que los especímenes juveniles mostraron cambios ontogénicos que en especímenes adultos le permite adquirir caparazones fuertes y sólidos. Lo mismo ocurre con otras estructuras morfológicas, como el abdomen y las quelas. Estas características que le confieren a los langostinos un caparazón más grande y fuerte, son similares a las que Groza y Mireşan (2017) y Pârvulescu *et. al.*, (2016)

encontraron en decápodos grandes y fuertes como *Austropotamobius torrentium*, los cuales se adaptan a hábitat con flujos de agua rápidos y caudalosos. Para el género *Macrobrachium* se puede entender por qué especies que habitan lugares con caudales rápidos por la altura, presentan caparazones más robustos, como se presenta en *M. americanum*.

Un factor intrínseco que puede generar variación en el tamaño y forma de las estructuras es el carácter alométrico de su crecimiento, lo anterior se sugiere que existe a partir de la validación cruzada en el análisis tanto del cefalotórax y rostro, en donde se remarcaron las variaciones sobresalientes de sus estructuras de las tallas menores, lo anterior se observa en los modelos morfométricos donde se presentan dos barras en el centro y un par de barras alejadas, en donde se observan ejemplares de menor talla para cada cuenca los responsables de las variaciones de las estructuras. Sardà y Demestre, 1989 y Collins y Petriella, 1999 Ya han reportado la existencia de alometría en *Macrobrachium borelli* observaron una diferenciación en el crecimiento entre machos inmaduros (rostros largos) y adultos (rostros intermedios y cortos así como relaciones del largo del cefalotórax entre premudas y posmudas en juveniles y adultos; observándose un mayor crecimiento en juveniles (isométrico) que en adultos (alometrías negativas), resultados similares obtuvo Ocasio-Torres *et. al.*, (2014) en juveniles del camarón *Xiphocaris elongata* que presentaron mayor crecimiento relativo del rostro en relación al caparazón, que coincide con lo reportado por Hartnoll (1978); Collins y Petriella, (1999), así como en otras especies del género *Macrobrachium* (Koshy, 1973; Jayachandran y Joseph, 1998; Mossolin y Bueno, 2003; Mariappan y Balasundaram, 2004; El-Kasheif *et al.*, 2012) y en decápodos de agua dulce (Mansur *et. al.*, 2005; Lima *et. al.*, 2013; Silva *et. al.*, 2014; Williner *et. al.*, 2014).. Sin embargo se sugiere de más estudios detallados por talla para comprobar lo antes mencionado en *M. tenellum*.

La existencia de alometría en las estructuras, según Tzeng (2004) y Anastasiadou y Leonardos (2008), se debe a factores genéticos, ambientales, al estado trófico y la carga de nutrientes de los ecosistemas, por lo tanto se necesitan nuevos estudios para comprobarlo.

Dado que el fenotipo es producto del efecto individual del genotipo y el ambiente, la evidencia de flujo génico entre los langostinos, apoya la idea que las poblaciones de

langostino similares exhiben variaciones fenotípicas como posible respuesta a la heterogeneidad ambiental, que reflejan dinámicas de crecimiento distintas (Scheiner 1993; DeWitt y Scheiner 2004; Bolaños-Cubillos *et. al.*, 2016). Por ejemplo, existen especies como *Palaemon longirostris* en donde los requisitos ecológicos y de hábitat son similares en todo su rango de distribución (Marchand y Alliot, 1981; Sorbe, 1983; Van den Brink y Van der Velde, 1986, Cartaxana, 1994; Attrill y Thomas, 1996; González-Ortegón *et. al.*, 2006). En el caso de los langostinos al ser organismos anfídromos su dispersión es amplia, lo cual le permite experimentar diferentes ambientes hidrodinámicos y fisicoquímicos y a su vez facilitar la colonización de hábitats diversos y fluctuantes especialmente durante alguna migración donde los especímenes juveniles o pre-adultos comienzan a ascender por todo el río a contra corriente hasta encontrar las condiciones adecuadas para llevar a cabo sus procesos (Zimmermann *et. al.*, 2012). Esta estrategia ecológica podría proporcionar a los organismos una mayor adaptabilidad a nuevos entornos a través de la plasticidad fenotípica (Van Tienderen, 1991; DeWitt, Sih, y Wilson, 1998 West-Eberhard 2003)

La plasticidad fenotípica como estrategia para interpretar los ambientes heterogéneos también se ha descrito en *Macrobrachium australe* (Zimmermann *et. al.*, 2012); *Macrobrachium vollenhovenii* (Konan *et. al.*, 2010). *Macrobrachium nipponense* (Chen, *et. al.*, 2015) en *Carcinus maenas* (Brian, *et. al.*, 2006; Silva *et. al.*, 2010). Austin y Knott (1996), Sint *et. al.*, (2005), Zimmermann *et. al.*, (2012); Endrizzi *et. al.*, (2013), Dakić y Maguire (2016) mencionan que existe una compleja variación interdependiente entre las características de las especies y las características del hábitat. Se necesitan estudios más detallados que impliquen la morfometría geométrica y el análisis genético en un mayor número de individuos para describir mejor una comparación más exhaustiva entre las poblaciones y dentro de ellas. En general, la forma y el tamaño de los especímenes son los factores intraespecíficos más importantes para diferenciar las poblaciones. Estos rasgos parecen modelados por varios componentes ambientales (Sint *et. al.*, 2005, Sint *et. al.*, 2007).

La recopilación de información y la conducción de este tipo de estudios son importantes desde el punto de vista de la conservación ex -situ en los programas de cultivo ya que las poblaciones de cría se seleccionan de poblaciones silvestres, por lo que la identificación de poblaciones geográficamente diversas de *M. tenellum* es importante (Munasinghe y Thushari, 2010). Cuando existen por lo menos dos a tres grupos de especímenes con

dinámicas de crecimiento distintas (*stocks* fenotípicos) deben ser modulados y manejados separadamente, independientes de su homogeneidad genética. La anterior recomendación se hace con base en la idea de que las tasas ontogénicas influyen muchos atributos de la población que pueden estar íntimamente relacionadas a la dinámica poblacional, lo cual determina cómo cada *stock* responde a la explotación (Garrod y Horwood, 1984).

Se considera que tanto el sexo como la localidad de colecta (separación entre población), son posibles causas de diferencias morfológicas detectables utilizando la morfometría geométrica como herramienta. Con la ayuda de datos cuantitativos sobre ecología y biología reproductiva, nuestras interpretaciones de las diferencias de forma en términos de respuestas adaptativas a presiones selectivas diferenciales a lo largo del tiempo (ontogenia) y entre sexos (dimorfismo adulto) podrían ser probadas.

Finalmente, una mayor investigación de los factores (genéticos, ambientales, de desarrollo, entre otros) que pueden influir en la ontogenia del langostino y contribuir a su diversidad morfológica puede ser relevante para un mejor manejo de las poblaciones en cautiverio y silvestres.

Se necesita mayor trabajo de campo que permita las caracterizaciones de hábitat, junto con trabajo experimentos para identificar aún más los mecanismos que influyen en la variación de forma en los langostinos de río. Sin embargo, la identificación de la causalidad desempeñará un papel crucial para desentrañar los factores que determinan las poblaciones y las subsiguientes comunidades ecológica.

CONCLUSIONES

Se considera que tanto el sexo como la localidad de colecta, son causas de diferencias morfológicas detectables utilizando la morfometría geométrica como herramienta. Se sugiere que estas diferencias son causadas por las diferentes presiones del hábitat

demostrando la especie plasticidad fenotípica y variabilidad genética, por otro lado, también a las diferentes necesidades de los machos y hembras a la hora de reproducirse. Estudios que involucren todo el intervalo de tallas y revisen otras estructuras, podrían darles un carácter más determinante a estas diferencias y quizás, permitiría proponer sus posibles causas.

SUGERENCIA

Se sugiere que cuando se habla de la validación cruzada con el fin de que un modelo discriminante sea confiable y que se aplique intra poblacionalmente, obtener un porcentaje de reasignaciones adecuadas puede variar. Por ejemplo Sontigun, *et. al.*, (2017) analizan la morfometría del ala en la identificación de poblaciones de moscas soplo, para ellos a partir del 70% de reasignaciones certeras es considerado un buen modelo, esto concuerda con lo que presenta Keivany *et. al.*, (2016) ellos quienes mencionan reasignaciones exitosas a partir del 70% al 85% en poblaciones de *Alburnus mossulensis* en irán.

Nelson, *et. al.*, (2017) muestra resultados similares a los de Sanfilippo *et. al.*, (2013), quienes usaron el análisis de morfometría geométrica de la forma de la mano mostrando que 81.4% de hembras fueron correctamente clasificadas y 80.7% para los machos. Tofilski, (2008) trabajo con *Apis mellifera* con el objetivo de comparar la efectividad de la morfometría geométrica para la discriminación de subespecies, la prueba de validación cruzada clasifico el 84.9%, tomando en cuenta lo anterior el presente trabajo concuerda con lo que lo que propone Chang y Alfaro (2016) en el cual una tasa aceptable de clasificación errónea de predicción es del 25% como estándar para una precisión suficiente, hace mención que es un estándar altamente permisivo, se tomaron en cuenta entonces las reasignaciones exitosas a partir del 75% tanto para diferenciación sexual como poblacional.

LITERATURA CITADA

Adams, D., Rohlf F. y Slice D. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the revolution. *Italian Journal of Zoology*, 71(1):5-16.

- Adams, D.C. y Funk D. J. 1997. Morphometric inferences on sibling species and sexual dimorphism in *Neochlamisus bebbianae* leaf beetles: multivariate applications of the thin-plate spline. *Syst. Biol.*, 46(1): 180-194.
- Albertoni, E., C. Palma y F. Esteves. 2003. Overlap of dietary niche and selectivity of three shrimp species (Crustacea, Decapoda) in a tropical coastal lagoon (Rio de Janeiro, Brazil). *Rev. Bra. Zool.*, 20(1): 395-403.
- Alibert, P., Moureau, B., Dommergues, J. L., and David, B. 2001. Differentiation at a microgeographical scale within two species of ground beetle, *Carabus auronitens* and *C. nemoralis* (Coleoptera, Carabidae): a geometrical morphometric approach. *Zoologica Scripta*, 30(4), 299-311.
- Anastasiadou, Ch., Leonardos, I.D. 2008. Morphological variation among populations of *Atyaephyra desmarestii* (Millet, 1831) (Decapoda, Caridea, Atyidae) from freshwater habitats of north-western Greece. *J. Crustacean Biol.* 28 (2), 240–247
- Anastasiadou, Ch., Koukouras, A., Mavidis, M., Chartosia, N., Mostaki Md., Christodoulou, M., and Aslanoglou, Ch. 2004 Morphological variation in *Atyaephyra desmarestii* (Millet 1831) within and among populations over its geographical range. *Mediterranean Marine Science* 5 (2): 5-13.
- Anastasiadou, C., Liasko, R. and Leonardos, I.D. 2009. Biometric analysis of lacustrine and riverine populations of *Palaemonetes antennarius* (H. Milne Edwards, 1837) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from north-western Greece. *Limnologia*, 39: 244-254.
- Anger, K., and Moreira, G. S. 1998. Morphometric and reproductive traits of tropical caridean shrimps. *Journal of Crustacean Biology*, 18(4), 823-838.
- Arroyo R. G. y Magaña R. L. 2001. Contribución al conocimiento de las especies de *Macrobrachium* y *Atya* con especial referencia a los langostinos en el cauce del río baluarte (1991). Tesis de Licenciatura en Biología Pesquera, Facultad de Ciencias del Mar, UAS, México. 58 p.
- Attrill M.J., and Thomas R.M. (1996) Long-term distribution patterns of mobile estuarine invertebrates (Ctenophora, Cnidaria, Crustacea: Decapoda) in relation to hydrological parameters. *Marine Ecology Progress Series*, 143, 25–36.
- Austin CM, and Knott B. 1996. Systematics of the freshwater crayfish genus *Cherax* Erichson (Decapoda : Parastacidae) in South-western Australia: electrophoretic, morphological and habitat variation. *Australian Journal of Zoology* 44:223-258.
- Barría EM, Sepulveda RD, Jara CG. 2011. Morphologic variation in *Aegla* Leach (Decapoda: Reptantia: Aegliidae) from central-southern Chile: interspecific differences, sexual dimorphism, and spatial segregation. *J Crustac Biol* 31:231-239
- Bauer, R. 2011. Amphidromy and migrations of freshwater shrimps. I. Costs, benefits evolutionary origins and an unusual case of amphidromy. In: A. Asakura (ed.). *New frontiers in crustacean biology*. Proceedings of The Crustacean Society summer meeting, Tokyo, 20-24 September 2009, Brill, Leiden, pp. 145-156.
- Bauer, R. T. 2013. Amphidromy in shrimps: a life cycle between rivers and the sea/Anfidromía en camarones: un ciclo de vida entre los ríos y el mar. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4), 633.
- Beacham, T.D. (1985) Meristic and morphometric variation in pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound. *Can. J. Zool.* 63, 366–372
- Béguer, M., Pasquaud, S., Noël, P., Girardin, M. and Boët, P. 2008. First description of heavy skeletal deformations in Palaemon shrimp populations of European estuaries: the case of the Gironde (France). *Hydrobiologia* 607(1): 225-229

- Béguier, M., Feuillassier, L., Elie, P., Boët, P. and Girardin, M. 2010. Exoskeletal deformities in Palaemonidae: Are they a threat to survival Marine Environmental Research 69: 109-117
- Bissaro, F.G.; Gomes, J.L. y Madeira Di Benedetto, A.P. 2012 Morphometric variation in the shape of the carapace of shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* on the east coast of Brazil. J. Mar. Biol. Assoc. UK. 93:683–691
- Bolaños-Cubillos, N., Campos, N. H., and Márquez, E. J. 2016. Variación fenotípica de la langosta espinosa *Panulirus argus* (Decapoda: Paniluridae) en el Caribe Suroccidental. Revista de Biología Tropical, 64(3).
- Bolker B. M., Holyoak M., Krivan V., Rowel L. y Schmitz O. 2003. Connecting theoretical and empirical studies of trait-mediated interactions. Ecology 84:1101-1114. CAGLE, F. R. 1939. A system of marking turtles for future identification. Copeia 1939:170-173.
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. Am Nat. 161:1-28
- Bolnick, D. I., Amarasekare, P., Araújo, M. S., Bürger, R., Levine, J. M., Novak, M. and Vasseur, D. A. (2011). Why intraspecific trait variation matters in community ecology. Trends in ecology y evolution, 26(4), 183-192.
- Bookstein F. L. 1996. Biometrics, biomathematics and the morphometric. Synthesis. Bull Math Biol 58:313-365.
- Bookstein F. L. 1982. Foundations of morphometrics. Annu Rev Ecol Syst 13:451-470.
- Bookstein F. L. 1989. "Size and shape": a comment on semantic. Syst Zool 38:173-180.
- Bookstein F. L. 1989. Principal warps: thin plate splines and the decomposition of deformations. Transactions o pattern analysis and machine intelligence, 11: 567-585
- Bookstein F. L. 1991. Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology Cambridge University Press. New York, EE.UU.
- Bookstein FL, Slice DE, Gunz P, Mitteroecker P. 2004. Anthropology takes control of morphometrics. Coll Antropol 28:121-132.
- Bookstein, F. L. 1984. A statistical method for biological shape comparisons. Journal of Theoretical Biology, 107: 475-520.
- Bookstein, F. L. 1993. A brief history of the morphometric synthesis. En L. F. Marcus, E. Bello y A. García-Valdecasas (eds.) Contributions to morphometrics. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales 8. Pp. 15-40. CSIC, Madrid.
- Boschi, E. E. 1974. Biología de los crustáceos cultivables en América Latina. In: FAO. 1974. Actas del Simposio sobre Acuicultura en América Latina. Volumen 2 - documentos de reseña. Informe de Pesca 159 vol. 2. Montevideo, Uruguay. 1-24 p.
- Boschi, E.E. (1981) Decapoda Natantia. Fauna de Agua Dulce de la República Argentina. FECIC. 26:1–61.
- Brian, J. V., Fernandes, T., Ladle, R. J., and Todd, P. A. (2006). Patterns of morphological and genetic variability in UK populations of the shore crab, *Carcinus maenas* Linnaeus, 1758 (Crustacea: Decapoda: Brachyura). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 329(1), 47-54.
- Cabrera P. J. 1983. Carácter práctico para diferenciación de sexos en *Macrobrachium tenellum* (Crustacea: Decapoda: Natantia). Revista de biología tropical. 31(1): 159-160.

- Cadrin S.X. 2000 Advances in morphometric identification of fishery stock. Review of Fish Biology and Fisheries 10, 91–112
- Cárdenas, M. J. 2010. México ante el cambio climático. Evidencias, impactos, vulnerabilidad y adaptación. México. Greenpeace. Pp. 16.
- Cartaxana, A. 1994. Distribution and migrations of the prawn *Palaemon longirostris* in the Mira River estuary (southwest Portugal). Estuaries. 17: 685–694.
- Carter, J.L.; End, S.V. y Kenelly, S.S. 1996. The relationships among three habitat scales and stream benthic invertebrate community structures. Freshwater Biol. 35:109–124.
- Casariago, A., List R. y Ceballos G. 2008. Tamaño poblacional y alimentación de la nutria de río *Lontra longicaudis* en la costa de Oaxaca. Acta Zool. Mex., 24(2): 179-199.
- Castillo Elizondo W. y Rodríguez Rojas, O. (2009). Análisis discriminante descriptivo: teoría, algoritmo y software. Revista de Matemática: Teoría y Aplicaciones Vol. 6 Núm. 1 2009.
- Castro, L.E. 1998. Ecomorfología de peces continentales argentinos. Trabajo de tesis, Doctorado en Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Plata. Buenos Aires, Argentina. 79 p.
- Ceballos D., García C. M. y Campos M. 2013. Ecología y ambiente. La planta, Argentina. Editor de la serie: Jorge L. Frangi. Pp. 233-240.
- Chang, J., y Alfaro, M. E. 2016. Crowdsourced geometric morphometrics enable rapid large-scale collection and analysis of phenotypic data. Methods in Ecology and Evolution, 7(4), 472-482.
- Chace, F.A., Jr. and Bruce, A.J. 1993. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910, Part 6: Superfamily Palaemonoidea. Smithsonian Contributions to Zoology 543: 1-152.
- Chen, P. C., Tzeng, T. D., Shih, C. H., Chu, T. J., y Lee, Y. C. 2015. Morphometric variation of the oriental river prawn (*Macrobrachium nipponense*) in Taiwan. Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters, 52, 51-58.
- Clayton, R.R., MacCrimmon, H.R. and Gots, B.L. 1991. Continental and ecological variance components of European and North American Atlantic salmon (*Salmo salar*) phenotypes. Biol.J. Linn. Soc.44, 203-229
- Collins, P.A. (2001) Relative growth of the freshwater prawn *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896) (Decapoda: Palaemonidae). Nauplius. 9(1): 53–60.
- Collins, P. and Petriella, A. (1999) Growth pattern of isolated prawns of *Macrobrachium borellii* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). Invertebr. Reprod. Dev. 36(1): 87–91.
- Collins, P.A.; Williner, V. and Giri, F. 2007. Littoral communities: Macrocrustaceans. En: The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer-Verlag, Heidelberg, p. 277–302.
- CONABIO. 20016. ¿QUIÉNES SOMOS? ¿QUÉ HACEMOS? recuperado el 20 marzo de 2018 de, http://www.conabio.gob.mx/web/conocenos/quienes_somos.html
<https://www.gob.mx/conabio/que-hacemos>
- Covich, A., M. Palmer and T. Crowl. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. Zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling. BioScience, 49(2): 119-127.

- Cuesta, J.A., Drake, P. Martínez-Rodríguez, G., Rodríguez, A. and Schubart, C.D. 2012. Molecular phylogeny of the genera *Palaemon* and *Palaemonetes* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from a European perspective. *Crustaceana* 85(7): 877-888
- Dakić, L., Maguire, I. (2016): Year cycle and morphometrical characteristics of *Austropotamobius torrentium* from two karstic rivers in Croatia. *Natura Croatica* 25(1): 87–100.
- Darroch JN, Mosimann JE. 1985. Canonical and principal component of shape. *Biometrika* 72:241-252.
- Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. London: John Murray.
- De Grave, S. 1999. Variation in rostral dentition and telson setation in a saltmarsh population of *Palaemonetes varians* (Leach) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Hydrobiologia* 397: 101-108.
- De Grave, S., and D. Diaz. 2001. Morphometric comparison between Mediterranean and Atlantic populations of *Pontophilus norvegicus* (De-capoda, Crangonidae). *Hydrobiologia* 449: 179-186
- De Grave, S., Cai y A. Anker. 2008. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 287-293.
- De los Santos-Romero, R., Silva-Rivera, M. E., y Ruiz-Vega, J. (2006). Distribución, producción biológica y aprovechamiento de especies de la familia Palaemonidae en los humedales de Colotepec, Oaxaca, México. *Naturaleza y Desarrollo*, 4, 5-18.
- DeWitt TJ, Scheiner SM. 2004. Phenotypic plasticity. Functional and conceptual approaches. New York: Oxford Univ. Press.
- DeWitt TJ, Sih A, Wilson DS. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 13:77–81.
- Diamond, J. 1975. Assembly of species communities. En: Ecology and evolution of communities. Cody, M. y J. Diamond (Eds.). 342-344. Harvard University Press. U.S.A
- Diaz, G.A. Smith, S.G. Serafy, J.E. and Ault, J.S., 2001. Allometry of the growth of pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum* in a subtropical bay. *Transactions of the American Fisheries Society*, 130, 328–335. Dryden, I. L., and K. V. Mardia. 1998. *Statistical Shape Analysis*. JohnWiley and Sons, Inc., New York.
- Duffy MA. 2010. Ecological consequences of intraspecific variation in Lake Daphnia. *Freshw Biol.* 55:995-1004.
- Endrizzi, S., Bruno, M.C., Maiolini, B. (2013): Distribution and morphometry of native and alien crayfish in Trentino (Italy). *Journal of Limnology* 72(2): 343- 360.
- El-Kasheif, M.A. y Habashy, M.M. (2012) Morphometric Relationships of Commercially Important Species of the Freshwater Prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man 1879) from Mariout Fish Farming Company in Egypt. *Int. J. Fish. Aquac.* 2(1): 35–61.
- Espino-Barr E., García B. A., Puente G. M., Zamorano A. C, Ahumada A. O. y Cabral S. E. 2006. Análisis preliminar de los aspectos biológicos del langostino mazacate *Macrobrachium tenellum*, en el estado de Colima. Presentación en cartel. In: B.E. Espino, A.M. Carrasco y G.M. Puente (eds.). *Memorias del III Foro Científico de Pesca Ribereña*. Centro Regional de Investigaciones Pesqueras de Manzanillo, Instituto Nacional de Pesca, SAGARPA. Jalisco, pp. 93-94.

- Espinosa, J. L. 1986. El Langostino: Un alimento en peligro. Serie medio ambiente en Coatzacoalcos, Volumen X. Centro de Ecodesarrollo. D.F., México. 96 p
- Espinosa-Chaurand D .L., Vargas C. M. A., Guzmán A. M., Nolasco S. H., Carrillo F. O., Chong C. O. y Fernando V. F. 2011. Biología y cultivo de *Macrobrachium tenellum*: Estado del arte. *Hidrobiológica* 21(2):3-5.
- Etchison, L., Jacquemin, S. J., Allen, M., and Pyron, M. (2011). Morphological variation of rusty crayfish *Orconectes rusticus* (Cambaridae) with gender and local scale spatial gradients. *International Journal of Biology*, 4(1), 163.
- Fernández, J. M. (2008). Análisis multivariante. Universidad de Extremadura. España. Editorial Servicio de Publicaciones. Pp.197-200
- Figuroa, A. V. (1969). Problemas de especiación en América de un grupo de Palaemonidae del género *Macrobrachium*. *FAO Fish. Rep*, 57(3), 1055-1066.
- Fleagle JG. 1999. Primate adaptation and evolution. New York: Academic Press
- García Alvarado, M. E., Díaz Zorrilla, G. O., Castañeda Hidalgo, E., Lozano Trejo, S., y Pérez León, M. I. (2017). Caracterización del agroecosistema de café bajo sombra en la cuenca del río Copalita. *Revista Mexicana de Agronegocios*, 40.
- García Guerrero. M. U., Becerril .S F., Vega V.F. y Espinosa C. L. D. 2013. Los langostinos del género *Macrobrachium* con importancia económica y pesquera en América Latina: conocimiento actual, rol ecológico y conservación. "Studies on Freshwater Decapods in Latin America". 41(4): 651-675, 2013
- García-Ulloa, G. M., L. A. López-Aceves, J. T. Ponce-Palafox, H. Rodríguez-González, y J. L. Arredondo-Figuroa. 2008. Growth of fresh-water prawn *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) juveniles fed isoproteic diets substituting fish meal by soya bean meal. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51 (1): 57-65.
- Garrod, J. D. and Horwood, J. W. 1984. Reproductive strategies and the response to exploitation. En G. W. Potts and R. J. Wootton (Eds.), *Fish Reproduction* (pp. 367-384). New York: Academic Press.
- Gholami, Z.; Esmaeili, H.R.; Erpenbeck, D. and Reichenbacher, B. 2015b. Genetic connectivity and phenotypic plasticity in the cyprinodont *Aphanius farsicus* from the Maharlu Basin, Southwest Iran. *Journal of Fish Biology* 86: 882-906.
- Giri F. and Collins PA (2004) A geometric morphometric analysis of two sympatric species of the family Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the La Plata basin. *Ital J Zool* 71:85-88
- Giri F, Loy A (2008) Size and shape variation of two freshwater crabs in Argentinean Patagonia: the influence of sexual dimorphism, habitat, and species interactions. *J Crustac Biol* 28:37-45
- González-Ortegón, E. and Cuesta, J.A. 2006. An illustrated key to species of *Palaemon* and *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda: Caridea) from European waters, including the alien species *Palaemon macrodactylus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86: 93–102.
- González-Ortegón, E., Pascual, E., Cuesta, J.A. and Drake, P. 2006. Field distribution and osmoregulatory capacity of shrimps in a temperate European estuary (SW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 67: 293-302.
- Goodall, C. 1983. The statistical analysis of growth in two dimensions. Tesis de Doctorado, Department of Statistics, Harvard University.

- Goodyear, R., V. Martínez and J. B. Del Rosario. 1976. Moluscos y crustáceos decápodos del Río Chiriquí (1976). Universidad de Panamá. In: Biota de Panamá. 2008.
- Gower JC. 1975. Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika* 40:33-51.
- Graizbord B., Nava G. E., Martínez G. A., Ramírez M. J., y Lemus P. R. 2009. Adaptación a los impactos del cambio climático en los humedales costeros del Golfo de México. Instituto Nacional de Ecología-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales: Editor. Jacinto Buenfil Friedman. Pp.589-599
- Groza, M. I., & Mireşan, V. 2017. Comparison of phenotypic traits and fitness for three populations of *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803). *Biharean Biologist*, 11(2), 71-78.
- Giller PS, Malmqvist B. 2002. *The biology of streams and rivers*. Oxford: Oxford University Press
- Gitterle, T., Rye, M., Salte, R. 2005. Genetic (co) variation in harvest body weight and survival in *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei* under standard commercial conditions. *Aquaculture*, 243: 83-92.
- Guzmán-Arroyo M. 1987. Biología, ecología y pesca del langostino *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871), en lagunas costeras del estado de Guerrero, México. Tesis de Doctorado en Ciencias del Mar (Oceanografía Biológica y Pesquera), Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Colegio de Ciencias y Humanidades, UNAM. D.F., México. 319 p.
- Hartnoll, R.G., 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana*, 34(3), 281-293.
- Hendrickx, M. E. 1995. Camarones. In: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. H. Niem (Eds.). *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico centrooriental. Vol. 1. Plantas e invertebrados*. Roma, Italia, pp. 417-537
- Hedrick, A.V. and Temeles, E.J. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution*, 4 (5), 136–138.
- Hernández, L., Murugan, G., Ruiz-Campos, G., y Maeda-Martínez, A. M. 2007. Freshwater shrimp of the genus *Macrobrachium* (Decapoda: Palaemonidae) from the Baja California peninsula, Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 27(2), 351-369.
- Hepp, L.U., Fornel, R., Restello, R.M., Trevisan, A. and Santos, S. 2012. Intraspecific morphological variation in a freshwater crustacean *Aegla plana* in southern Brazil: effects of geographical isolation on carapace shape. *Journal of Crustacean Biology* 32(4): 511-518
- Holmes, R. T. 1986. Foraging patterns of forest birds: male/female differences. / *Wilson Bull.* 98: 196/213.
- Holthuis, L.B. 1950. The Decapoda of the Siboga Expedition, part X: The Palaemonidae collected by the Siboga and Snellius expeditions with remarks on other species, part I: Subfamily Palaemoninae. *Siboga-Expeditie Monographs*, 39a9: 1-268
- Holthuis, L. B. 1952. On a Collection of decapod crustacea from The Republic of El Salvador (Central America). *Zoologische Verhandlungen* 23: 1-45.
- Holtschmit-Martínez, K. 1987. Manual técnico para el cultivo y engorda del langostino malayo. Fondepesca, Monterrey, 128 p
- Howells W. 1969. The use of multivariate techniques in the study of skeletal populations. *Am J Phys Anthropol* 31:311-314.

- Idaszkin YL, Márquez F, Nocera AC. 2013. Habitat-specific shape variation in the carapace of the crab *Cyrtograpsus angulatus*. *Journal of Zoology* 290: 117–126.
- INEGI. 2004. Síntesis de Información Geográfica del Estado de Oaxaca. Pp.81-82. Recuperado el 22 de mayo de 2018 de:
http://internet.contenidos.inegi.org.mx/contenidos/productos/prod_serv/contenidos/espanol/bvinegi/productos/historicos/2104/702825224394/702825224394_13.pdf
- Jara C. G. 1994. *Aegla pewencha*, a new species of central Chilean freshwater decapod (Crustacea: Anomura: Aeglididae). *Proceeding of the Biological Society of Washington* 107: 325–339.
- Jaramillo, N. 2011. Morfometría Geométrica: Principios Teóricos y Métodos de Empleo. *Research Gate*, 7(4), 23.
- Jugovic, J., Prevorecnik, S., Aljancic, G. and Sket, B. 2010. The atyid shrimp (Crustacea: Decapoda: Atyidae) rostrum: phylogeny versus adaptation, taxonomy versus trophic ecology. *Journal of Natural History* 44(41): 2509-2533
- Kapiris, K. 2005. Morphometric structure and allometry profiles of the giant red shrimp *Aristaeomorpha foliacea* (Risso, 1827) in the Eastern Mediterranean. *Journal of Natural History*, 39(17), 1347-1358.
- Kapiris, K., and M. Thessalou-Legaki. 2001. Sex related variability of rostrum morphometry of *Aristeus antennatus* (Decapoda: Aristeidae) from the Ionian sea (Eastern Mediterranean, Greece). *Hydrobiologia* 449: 123-130.
- Keivany Y., Mousavi S. M. A., Dorafshan S., y Zamani-Faradonbe M. 2016. Morphological variations of *Alburnus mossulensis* Heckel, 1843 populations in the Tigris tributaries of the Persian Gulf basin in Iran (Teleostei: Cyprinidae). *Iranian Journal of Ichthyology*, 3(3), 190-202.
- Keivany, Y.; Nasri, M.; Abbasi, K. & Abdoli, A. 2015. Atlas of Inland Water Fishes of Iran. Iran Department of Environment Press. (In press)
- Kendall, D. 1977. The diffusion of shape. *Adv. Appl. Probab.*, 9: 428-430 pp.
- Kendall, D. G. 1984. Shape-manifolds, procrustean metrics, and complex projective spaces. *Bulletin of London Mathematica Society*, 16: 81-121.
- Klingenberg-Christian P. 2014. User's Guide Home: Discriminant Function. Recuperado el 12 de mayo de 2018, de Creative Commons Licence Sitio web:
http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_guide/frameset.htm?comparison/discFunc.htm
- Konan, K. M., Adépo-Gourène, A. B., Ouattara, A., Nyingy, W. D., and Gourène, G. 2010. Morphometric variation among male populations of freshwater shrimp *Macrobrachium vollenhovenii* Herklots, 1851 from Côte d'Ivoire Rivers. *Fisheries Research*, 103(1-3), 1-8.
- Koshy, M. 1973 Studies on the sexual dimorphism in the freshwater prawn *Macrobrachium dayanum* (Henderson, 1893) (Decapoda, Caridea), II. *Crustaceana*. 24: 110–118.
- Kraemer R. A., Choudhury K., y Kampa E. 2001. Protecting water resources: Pollution prevention. In Thematic Background Paper, Secretariat of the International Conference on Freshwater-Bonn.
- Krapivka, S.; Toro, J.E.; Alcapán, A.C.; Astorga, M.; Presa, P.; Pérez, M. y Guiñez, R. 2007 Shell-shape variation along the latitudinal range of the Chilean blue mussel *Mytilus chilensis* (Hupe 1854). *Aquac. Res.* 38: 1770–1777.

- Kubo I. 1942. Studies on Japanese Palaemonoid Shrimps, III. Leander. Journal of the Imperial Fishery Institute, Tôkyô 35: 17-85.
- Lachenbruch, P. A. 1967. An almost unbiased method of obtaining confidence intervals for the probability of misclassification in discriminant analysis. Biometrics 23:639-645.
- Lee, H. 2006. Two Topics: A Jackknife Maximum Likelihood Approach to Statistical Model Selection and a Convex Hull Peeling Depth Approach to Nonparametric Massive Multivariate Data Analysis with Applications. Thesis for the Degree of Doctor. The Pennsylvania State University.
- Li, D., y Dye, T. D. 2013. Power and stability properties of resampling-based multiple testing procedures with applications to gene oncology studies. Computational and mathematical methods in medicine, 2013.
- Lima, D.J.; Cobo, V.J.; Alves, D.F.R.; Barros-Alves, S.P. y Fransozo, V. (2013) Onset of sexual maturity and relative growth of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* (Trichodactyloidea) in south-eastern Brazil. Invertebr. Reprod. Dev. 57: 105–112.
- Liseth-Abreu M. V. 2006. Análisis exploratorio de datos multivariantes de vigilantes universitarios. Tesis de maestría. Universidad de los Andes Mérida. Venezuela. Pp. 29-30
- López, B., y Pereira, G. 1994. Contribución al conocimiento de los crustáceos y moluscos de la península de Paria/Parte I: Crustacea: Decapoda. Mem. Fund. La Salle Cienc. Nat, 54(141), 51-75.
- Lopretto E. C. 1978. Estructura exoesqueletaria y miología del quinto par de pereiópodos del macho de la familia Aeglidae (Crustacea Anomura). Limnobiós 1: 284–298.
- Magalhães C. and Türkay M. 1996. Taxonomy of the neotropical freshwater crab family Trichodactylidae II. The genera *Forsteria*, *Melocarcinus*, *Sylviocarcinus*, and *Zilchiopsis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura. Senckenbergiana Biologica 75: 97–130.
- Mansur, C. B.; Hebling, N. J. and Souza, J. A. 2005. Crescimento relativo de *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 e *Sylviocarcinus australis* Magalhães and Turkay (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) no Pantanal do Rio Paraguai, Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul. Boletim do Instituto de Pesca 31(2):103- 107.
- Mantel, S. K., y Dudgeon, D. 2005. Reproduction and sexual dimorphism of the palaemonid shrimp *Macrobrachium hainanense* in Hong Kong streams. Journal of Crustacean Biology, 25(3), 450-459.
- Marchand, J. and Allot, A. 1981. Observations sur l' ecologie des populations de trois especes de crustaces, decapods nageurs en Loire-Atlantique: *Palaemonetes varians* (Leach), *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards et *Crangon crangon* (Linne). Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Ouest de la France 3: 184-201.
- Marcus LF. 1990. Traditional morphometrics. En: Rohlf FJ, Bookstein FL, editores. Proceedings of the Michigan morphometrics Workshop. Special Publication Number 2. Ann Arbor. Michigan: The University of Michigan Museum of Zoology. p 77-122.
- Mariappan, P. and Balasundaram, C. 2004. Studies on the morphometry of *Macrobrachium nobilii* (Decapoda, Palaemonidae). Brazilian Archives of Biology and Technology 47(3): 441-449.
- Mashiko, K., 2000. Variations in body size of individuals at sexual maturity among local populations of the freshwater prawn *Macrobrachium nipponense* (de Haan), with special reference to freshwater colonization. Crustacean Res. 29, 20–26.

- McCoy M. W., Bolker B. M., Osenberg C. W., Miner B. G. y Vonesh J. R. 2006. Size correction: comparing morphological traits among populations and environments. *Oecologia* 148:547-554.
- Mitteroecker P y Gunz P. 2009. Advances in geometric morphometrics. *Evol Biol* 36:235-247.
- Muñiz-Martínez J. R. 2012. Sistemática y estado actual de la distribución geográfica-ecológica de los langostinos del género palaemonetes de agua dulce del noreste de México y norte de San Luis Potosí (tesis de doctorado). Universidad autónoma de Nuevo León facultad de Ciencias Biológicas. Pp.27-30
- Montoya, J. 2003. Freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* associated with roots of *Eichhornia crassipes* (Water Hyacinth) in the Orinoco Delta (Venezuela). *Caribb. J. Sci.*, 39(1): 155-159.
- Mosimann JE. 1970. Size allometry: size and shape variables with characterizations of the lognormal and generalized gamma distributions. *J Am Stat Assoc* 65:930-945.
- Mosimann JE y James FC. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. *Evolution* 33:444-459.
- Mosimann JE. 1988. Size and shape analysis. En: Kotz S, Johnson NL, editores. *Encyclopedia of statistical science*. New York: Wiley. p 497-508.
- Mossolin, E.C. and Bueno, S.L.S. 2003 Relative growth of second pereopod in *Macrobrachium olfersi* (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*. 76: 363–376.
- Munasinghe, D. H. N., and Thushari, G. G. N. 2010. Analysis of morphological variation of four populations of *Macrobrachium rosenbergii* (de man, 1879) (Crustacea: Decapoda) in Sri Lanka. *Ceylon Journal of Science (Biological Sciences)*, 39(1).
- Muñoz Muñoz, F., Ventura Queija, J., y López Fuster, M. J. 2011. Estudio de la variación morfológica en una zona de polimorfismo Robertsoniano de ratón doméstico, *Mus musculus domesticus* (Schwarz y Schwarz, 1943). Universitat Autònoma de Barcelona. [Intenet], [marzo 2018]. Disponible en: http://www.tdx.cat/bitstream/handle/10803/788/05_capitulo_4.pdf?sequence=6&isAllowed=y.
- Murphy, N. y C. 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. *Zool. Scr.*, 34(2):187-197.
- Neiff, J.J.; Poi de Neiff, A. y Casco, S. 2001. The effect of prolonged floods on *Eichhornia crassipes* growth in Paraná River floodplain lakes. *Acta Limnol. Bras.* 13(1): 51–60.
- Nelson, E., Hall, J., Randolph-Quinney, P., and Sinclair, A. 2017. Beyond size: The potential of a geometric morphometric analysis of shape and form for the assessment of sex in hand stencils in rock art. *Journal of Archaeological Science*, 78, 202-213.
- New M. N. 2002. Farming Freshwater Prawns: A Manual for the Culture of the Giant River Prawn (*Macrobrachium rosenbergii*). United Kingdom: Food and Agriculture Org. Pp. 5-6
- Ocasio-Torres, M.E.; Crowl, T.A. y Sabat, A.M. 2014. Long rostrum in an amphidromous shrimp induced by chemical signals from a predatory fish. *Freshw. Sci.* 33(2): 451–458.
- Ogden, J., J. Kushlan y T. Tilmant. 1976. Prey selectivity by the wood stork. *Condor*, 78(3): 324-330.

- Olden, J.D.; Hoffman, A.L., Monroe, J.B. y Poff N.L. 2004. Movement behaviour and dynamics of an aquatic insect larva in a stream benthic landscape. *Can. J. Zool.* 82: 1135–1146.
- Otoshi, C. A., Arce, S. M., and Moss, M. 2003. Growth and reproductive performance of broodstock shrimp reared in a biosecure recirculating aquaculture system versus flow through pond. *Aquacultural Engineering*, 29: 93-107.
- Pakkasmaa, S., Piironen, J. 2000. Water velocity shapes juvenile salmonids. *Evolutionary Ecology* 14: 721-730.
- Palmer, M. 1997. Biodiversity and ecosystem processes in freshwater sediments. *Ambio*, 26: 571-577.
- Pârvulescu, L., Zaharia, C. 2013. Current limitations of the stone crayfish distribution in Romania: Implications for its conservation status. *Limnologica* 43: 143–150.
- Pârvulescu, L., Zaharia, C., Groza, M.I., Csillik, O., Satmari, A., Drăguț, L. 2016. Flash-flood potential: a proxy for crayfish habitat stability. *Ecology* 9: 1507–1516.
- Peck, L.S., and Chapelle, G. 2003. Reduced oxygen at high altitude limits maximum size. *Proceedings of the Royal Society B* 270: 166–167.
- Perez-Rostro C. L., and Ibarra, A. M. 2003. Heritabilities and genetic correlations of size traits at harvest in sexually dimorphic Pacific white shrimp (*Litopenaeus vannamei*) grown in two environments. *Aquaculture Research*, 34: 1079-1085.
- Pérez-Velázquez, P. A., P. Ulloa-Ramírez y J. L. Patiño-Valencia. 2006. Análisis preliminar de la pesquería comercial de langostinos del río Ameca, Nayarit. Presentación en cartel. In: Espino, B. E., A. M. Carrasco y G. M. Puente. Memorias del III foro Científico de Pesca Ribereña. Centro Regional de Investigaciones Pesqueras de Manzanillo, Instituto Nacional de la Pesca, SAGARPA. Jalisco, México, pp. 19-20.
- Ringuelet R. 1949. - Camarones y cangrejos de la zona de Goya (Sergestidae, Palaemonidae, Trichodactylinae). *Notas del Museo de la Plata. Tomo XIV Zoología, N° 119. La Plata, 129p.*
- Poff, N.L. and Ward, J.V. 1992. Heterogeneous currents and algal resources mediate in situ foraging activity of a mobile stream grazer. *Oikos*. 65: 465–478.
- Poff, N.L.; Allan, J.D.; Bain, M.B.; Karr, J.R.; Prestegard, K.L.; Richter, B.D.; Sparks, R.E. y Stromberg, J.C. 1997. The natural flow regime. *BioScience*. 47: 769–784.
- Ponce-Palafox, J. T., Arana M. F. C., Cabanillas B. H., y Esparza L. H. (2002, June). Bases biológicas y técnicas para el cultivo de los camarones de agua dulce nativos del Pacífico Americano *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) y *M. americanum* (Bate, 1968). In I. de Blas (Ed.), I Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura, CIVA 2002 (pp. 534-546).
- Ponce-Palafox, J.T., Romero Cruz, O., Castillo, S., Arteaga, P., Ulloa-García, M., González, R., Febrero, I., Esparza, H. 2006. El desarrollo sostenible de la acuicultura en América Latina. *Revista Electrónica de Veterinaria REDVET*®, ISSN 1695-7504, Vol. VII, n° 07, 16 pp.
- Prevosti, F. J., Turazzini, G. F., y Amelia Chemisquy, M. 2010. Morfología craneana en tigres dientes de sable: alometría, función y filogenia. *Ameghiniana*, 47(2), 239-256.
- Pyron, M., Fincel, M., and Dang, M. 2007. Sexual size dimorphism and ecomorphology of spotfin shiner (*Cyprinella spiloptera*) from the Wabash River watershed. *Journal of Freshwater Ecology*, 22, 687-696. <http://dx.doi.org/10.1080/02705060.2007.9664829>

- Remerie, T., Bourgois, T. & Vanreusel, A. 2005. Morphological differentiation between geographically separated populations of *Neomysis integer* and *Mesopodopsis slabberi* (Crustacea, Mysida). *Hydrobiologia* 549: 239–250
- Reyment RA. 1985. Multivariate morphometrics and analysis of shape. *Math Geol* 17:591-609.
- Riddell, B.E. and Leggett, W.C. 1981. Evidence of an adaptive basis for geographic variation in body morphology and time of downstream migration of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 321-333.
- Riddell, B.E., Leggett, W.C. and Saunders, R.L. 1981. Evidence of adaptive polygenic variation between two populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) native to tributaries of the S. W. Miramichi River, N. B. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 321-333
- Rodd, H. y D. Reznick. 1991. Life history evolution in guppies. III. The impact of prawn predation on guppy life histories. *Oikos*, 62: 113-119.
- Rodríguez, A. A. 2007. Descripción morfométrica del aparato bucal de cinco especies de roedores múridos del Municipio de Santiago Comaltepec, Oaxaca (Doctoral dissertation, Tesis Maestría, Instituto Politécnico Nacional. Ciudad de México, México)
- Rohlf F. J, Marcus L. F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends Ecology and Evolution*. 8 (4):129-132.
- Rohlf F. J, Slice D. E. 1990. Extensions of the Procrustes Method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst Zool* 39 (1):40-59.
- Rohlf F. J. 1990. Morphometrics, *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 299-316
- Rohlf, F. J. 1998. On Applications of Geometric Morphometrics to Studies of Ontogeny and Phylogeny. *Systematic Biology*. 47 (1):147-158
- Rohlf, F. J., y Corti, M. 2000. Use of Two-Block Partial Least-Squares to Study Covariation in Shape. *Systematic Biology*, 49(4), 740-753.
- Román-Contreras R. 1979. Contribución al conocimiento de la biología y ecología de *Macrobrachium tenellum* (Smith) (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología* 6 (2): 137-160.
- Roth VL, Mercer JM 2000. Morphometrics in development and evolution. *American Zoologist* 40: 801–810.
- Ruiz-Santos, H. 1988. Estudio de la edad y crecimiento del langostino *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871) en la laguna de Tres Palos, Gro. Tesis de Maestría en Ciencia del Mar (Oceanografía Biológica y Pesquera), Colegia de Ciencias y Humanidades, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. D.F. México. 78 p.
- Sanfilippo P.G., Hewitt A.W., Mountain J.A., Mackey D.A. 2013. A geometric morphometric assessment of hand shape and comparison to the 2D:4D digit ratio as a marker of sexual dimorphism *Twin Res. Hum. Genet.*, 1 (2013), pp. 590-600.
- Sans Fuentes, M. A. 2004. Estudio biológico de " *Mus domesticus*", Rutty 1772, en una zona de polimorfismo Robertsoniano. *Universitat de Barcelona*.
- Sara M., Favalaro E., Mazzola A. 1999. Comparative morphometrics of sharpnout seabream (*Diplodus puntazzo* Cefiti, 1777), reared in different conditions. *Aquaculture Research* 19:195-209.
- Sardà, F. y Demestre, M. 1989. Shortening of the rostrum and rostral variability in *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) (Decapoda: Aristeidae). *J. Crust. Biol.* 9: 570-577.

- Scalici, M., y Gibertini, G. 2009. Sexual dimorphism and ontogenetic variation in the carapace of *A. pallipes* (Lereboullet, 1858). Italian Journal of Zoology, 76(2), 179-188.
- Scheiner SM. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. Annual Review of Ecology and Systematics 24. 35-68.
- Siegel AF, Benson RH. 1982. A robust comparison of biological shapes. Biometrics 38:341-350.
- Silva, I. C.; Alves, M.J.; Paula, J. y Hawkins, S.J. 2010. Population differentiation of the shore crab *Carcinus maenas* (Brachyura: Portunidae) on the southwest English coast based on genetic and morphometric analyses. Sci. Mar. 74: 435–444.
- Silva, T.R.; Rocha, S.S. y Costa Neto, E.M. 2014. Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. Zoologia (Curitiba) 31: 20–27.
- Sint, D., Dalla Via, J., Füreder, L. 2005. Morphological variations in *Astacus astacus* L. and *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet) populations. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 376-377: 637-652.
- Sint, D., Dalla Via, J., Füreder, L. 2007. Phenotypical characterization of indigenous freshwater crayfish populations. Journal of Zoology 273: 210– 219.
- Slice DE. 2005. Modern morphometrics. En: Slice DE, editor. Modern morphometrics in Physical Anthropology. New York: Kluwer Academic Publishers. p 1-45.
- Slice DE. 2007. Geometric morphometrics. Annu Rev Anthropol 36:261-81.
- Sontigun, N., Sukontason, K. L., Zajac, B. K., Zehner, R., Sukontason, K., Wannasan, A., and Amendt, J. 2017. Wing morphometrics as a tool in species identification of forensically important blow flies of Thailand. Parasites & vectors, 10(1), 229.
- Sorbe, J.C. 1983. Les décapodes natantia de l'estuaire de la Gironde (France). Contribution à l'étude morphologique et biologique de *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards 1837. Crustaceana 44(3): 251-270.
- Stearns, 1989, Trade-Offs in Life-History Evolution. Functional Ecology, Vol. 3, No. 3. pp. 259-268.
- Stroud, J. T., Bush, M. R., Ladd, M. C., Nowicki, R. J., Shantz, A. A., and Sweatman, J. 2015. Is a community still a community Reviewing definitions of key terms in community ecology. Ecology and evolution, 5(21), 4757-4765.
- Statzner, B., and Holm, T. F. 1989. Morphological adaptation of shape to flow: microcurrents around lotic macroinvertebrates with known Reynolds numbers at quasi-natural flow conditions. Oecologia, 78(2), 145-157.
- Sukumaran, N. y N. Kutty. 1979. Vulnerability of prey to predation by freshwater prawn, *Macrobrachium malcolmsonii*. Aquaculture, 16(4): 363-366.
- Taylor EB, McPhail JD. 1985. Variation in body morphology among British Columbia populations of coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42: 2020-2028.
- Tissot B. N. 1988. Capítulo 3: Multivariate analysis. Pp. 35-51.
- Tofilski, A. 2008. Using geometric morphometrics and standard morphometry to discriminate three honeybee subspecies. Apidologie, 39(5), 558-563.

- Torcida, S., y Perez, S. I. 2012. Análisis de Procrustes y el estudio de la variación morfológica. *Revista argentina de antropología biológica*, 14(1), 131-141.
- Torres, M. V. 2016. Decápodos dulceacuícolas del Paraná medio: relación entre la dinámica de las poblaciones y del río en una escala metapoblacional. Tesis de Doctorado. Universidad Autónoma del Litoral. Argentina.
- Torres, M.V.; Giri, F. y Collins, P.A. 2014. Geometric morphometric analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium borellii* (Decapoda: Palaemonidae) at a microgeographical scale in a floodplain system. *Ecol. Res.* 29: 959-968.
- Torres Dowdall, J., Dargent, F., Handelsman, C. A., Ramnarine, I. W., y Ghalambor, C. K. 2013. Ecological correlates of the distribution limits of two *poeciliid* species along a salinity gradient. *Biological Journal of the Linnean Society*, 108(4), 790-805.
- Trevisan, A., Marochi, M.Z., Costa, M., Santos, S. and Masunari, S. 2012. Sexual dimorphism in *Aegla marginata* (Decapoda: Anomura). *Nauplius* 20(1): 75-86
- Tzeng T.D. 2004. Stock identification of sword prawn *Parapenaeopsis hardwickii* in the East China Sea and Taiwan Strait inferred by morphometrics variation. *Fishery Science* 70, 758–764. Thompson, D'Arcy W. (1917). On growth and form. Macmillan, London.
- Vamosi, S.M., Naydani, C.J., Vamosi, J.C. 2007. Body size and species richness along geographical gradients in Albertan diving beetle (Coleoptera: Dytiscidae) communities. *Canadian Journal of Zoology* 85: 443–449.
- Van den Brink, F.W.B. and Van der Velde, G. 1986. Observations on the population dynamics and distribution of the white prawn *Palaemon longirostris* H. Milne Edwards, 1837 (Crustacea, Decapoda, Natantia) in the Netherlands, with special reference to its occurrence in the major rivers. *Archiv für Hydrobiologie* 107: 465-495.
- Van der Molen, S., N. Martínez y R. González. 2007 *Introducción a la morfometría geométrica: Curso teórico-práctico*. Centro Nacional Patagónico. Universitat de Barcelona. 82p
- Van Tienderen, P. H. 1991. Evolution of generalist and specialist in spatially heterogeneous environments. *Evolution*, 45, 1317-1331
- Vanhooydonck B, Van Damme R, Herrel A, Irschick DJ. 2007. A performance based approach to distinguish indices from handicaps in sexual selection studies. *Functional Ecology* 21: 645–652.
- Vega-Villasante, F., García-Guerrero, M. U., Cortés-Jacinto, E., Yamasaki-Granados, S., Montoya-Martínez, C. E., Vargas-Ceballos, M. A., y Espinosa-Chaurand, L. D. 2014. Los camarones de agua dulce del género *Macrobrachium*: biología, ecología y explotación. *INVESTIGACIONES COSTERAS*, 273.
- Vega-Villasante, F., Martínez-López, E. A., Espinosa-Chaurand, L. D., Cortés-Lara, M., y del langostino, C. Y. S. 2011. En cultivos experimentales de verano y otoño en la costa tropical del pacífico mexicano. *Tropical and subtropical Agroecosystems*, 14(2), 581-588.
- Villegas, J. P., and Barquero, M. V. 2000. Length at first maturity, reproductive cycle and growth of the white shrimp (*Penaeus occidentalis*, Decapoda, Penaeidae) in the inner part of the Nicoya Gulf Costa Rica. *Uniscience*, 17: 13-19
- Walker, I. 1994. The benthic litter-dwelling macrofauna of the Amazonian forest stream Taruma-rim: patterns of colonization and their implications for community stability. *Hydrobiologia* 291:75–92.
- Ward, J.V. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* 8: 2–8.

- Werner E. E., y Peacor S. D. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84:1083-1100.
- William-Ashelby C. B. 2012. Taxonomic, systematic, morphological and biological studies on *Palaemon Weber, 1795* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). Thesis of PhD in Biological Sciences. University of Hull. United Kingdom. Pp. 173-199
- Williner, V.; Torres, M.V; Azevedo Carvalho, D. y König, N. 2014 Relative growth and morphological sexual maturity size of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) in the Middle Paraná River, Argentina. *ZooKeys* 457: 159–170.
- Wimberger PH. 1992. Plasticity of fish body shape: the effects of diet, development, family and age in two species of *Geophagus* (Pisces Cichlidae). *Biological Journal of the Linnean Society*. 45: 197-198 p.
- West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*, Oxford University Press.
- Yaldwyn, J.C. 1957. Studies on *Palaemon affinis* M.-Edw. 1837 (Crustacea, Decapoda, Natantia.) Part II.-Variation in the form of the rostrum. *Transactions of the Royal Society of New Zealand* 84: 883-895.
- Yavno, S.; Fox, M.G.; Vila-Gispert, A. & Bhagat, Y. 2013. Morphological differences between native and non-native pumpkinseed in traits associated with locomotion. *Environmental Biology of Fishes* 96: 507-518.
- Zelditch, M., D. Swiderski, H. Sheets y W. Fink. 2004. *Geometric morphometrics for Biologists. A Primer*. Elsevier Academic Press. Kirkwood, New York, USA. Pp. 437.
- Zimmermann, G., Bosc, P., Valade, P., Cornette, R., Améziane, N., & Debat, V. 2012. Geometric morphometrics of carapace of *Macrobrachium australe* (Crustacea: Palaemonidae) from Reunion Island. *Acta Zoologica*, 93(4), 492-500.
- Zuk, M. y G. Kolluru. 1998. Exploitations of sexual signals by predators and parasitoids. *Quart. Rev. Biol.*, 73(4): 415-437.