

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



**SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *Palaemon* (WEBER, 1795) EN AMÉRICA Y
ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL DE *P. mundusnovus*, *P. pugio* y *P.*
vulgaris DE LA LAGUNA MADRE, TAMAULIPAS, MÉXICO**

Por

BIÓL. MARÍA CONCEPCIÓN JORDÁN HERNÁNDEZ

Como requisito parcial para obtener el Grado de

DOCTOR EN CIENCIAS

con acentuación en

MANEJO DE VIDA SILVESTRE Y DESARROLLO SUSTENTABLE

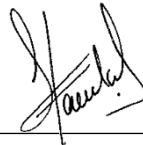
2 0 2 1

**SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *Palaemon* (WEBER, 1795) EN AMÉRICA Y
ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL DE *P. mundusnovus*, *P. pugio* y *P.
vulgaris* DE LA LAGUNA MADRE, TAMAULIPAS, MÉXICO**

Comité de tesis



Dr. Gabino A. Rodríguez Almaráz
Presidente



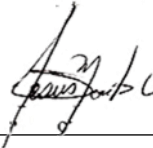
Dra. Susana Favela Lara
Secretario



Dr. Jesús Ángel de León González
Vocal



Dr. Antonio Leija Tristán
Vocal



Dr. Jesús Montemayor Leal
Vocal



Dra. Katiushka Arévalo Niño
Subdirectora de Posgrado



SUBDIRECCIÓN
DE POSGRADO

**SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *Palaemon* (WEBER, 1795) EN AMÉRICA Y
ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL DE *P. mundusnovus*, *P. pugio* y *P.
vulgaris* DE LA LAGUNA MADRE, TAMAULIPAS, MÉXICO**

Dirección de tesis



Dr. Gabino A. Rodríguez Almaráz
Director

FINANCIAMIENTO

Este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través del Fondo Sectorial de Investigación en Educación SEP - CONACyT (Ciencia Básica) proyecto No. 256808 “Sistemática y estructura genética poblacional de langostinos del género *Palaemon* (Weber, 1795) (Crustacea, Palaemonidae) de la Laguna Madre, Tamaulipas, México”.

DERECHOS RESERVADOS© PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta Tesis está protegido, el uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material contenido que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde se obtuvo mencionando al autor o autores.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través del Fondo Sectorial de Investigación en Educación SEP - CONACyT (Ciencia Básica) por el financiamiento de esta investigación, mediante el proyecto No. 256808 “Sistemática y estructura genética poblacional de langostinos del género *Palaemon* (Weber, 1795) (Crustacea, Palaemonidae) de la Laguna Madre, Tamaulipas, México”.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por su apoyo para la realización de este estudio de Doctorado en Ciencias con acentuación en Manejo de Vida Silvestre y Desarrollo Sustentable (Becaria No. 558509).

A la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, a la Colección de Crustáceos de Yucatán, Unidad Académica Sisal y al Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras de la Universidad Mar del Plata, Argentina, por el préstamo de ejemplares para la realización de esta tesis (*ver* Material examinado del género *Palaemon* y grupo externo).

Al Dr. Gabino A. Rodríguez Almaráz por ser mi maestro y mentor en la carcinología, por su apoyo incondicional y por la confianza depositada en mí durante estos años siendo su alumna. Le estaré eternamente agradecida.

A la Dra. Susana Favela Lara por ser mi maestra y mentora en la ecología molecular. Agradezco su apoyo incondicional, su paciencia y por siempre ayudarme a regresar al camino e impulsarme a seguir adelante. Gracias por la enseñanza académica, pero sobre todo gracias por las lecciones de vida, por aquellas discusiones y regaños teniendo de base un gran respeto y cariño. Gracias por su amistad invaluable, seguimos avanzando.

Al Dr. Antonio Leija Tristán por hacer posible las salidas a campo a la Laguna Madre de Tamaulipas para la realización de esta tesis. Gracias por las enseñanzas durante las colectas y por tantas pláticas enriquecedoras durante mi estancia en el departamento de Ecología. Gracias por la tutoría y los comentarios siempre atinados para mejorar este trabajo. Le agradeceré siempre el apoyo brindado y su buena disposición para lo que se necesitara.

Al Dr. Jesús Angel de León y al Dr. Jesús Montemayor Leal por estar siempre al pendiente de mi avance, por sus recomendaciones y comentarios enriquecedores para el presente trabajo de investigación.

Al Dr. Fernando Álvarez Noguera y al Dr. Jose Luis Villalobos Hiriart por abrirme las puertas de la Colección Nacional de Crustáceos, por las pláticas que tuvimos y el interés en mi trabajo. Gracias por apoyar a las nuevas generaciones de carcinólogos.

Al Dr. Carlos Pedraza Lara por su apoyo y disposición para explicarme algunos análisis moleculares y por sus recomendaciones para el trabajo de laboratorio, aún a la distancia. Gracias también por permitirme estar en el laboratorio de Entomología Forense, durante mi estadía en la Ciudad de México.

A la Dra. Claudia Patricia Ornelas García, por darme la oportunidad de asistir a algunos cursos impartidos por el IB-UNAM que fueron de gran ayuda para mi trabajo de tesis.

A la M.C. María Berenit Mendoza Garfias del Laboratorio de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad, por sus atenciones y apoyo para la toma de fotografías de microscopía electrónica de barrido utilizadas en esta tesis.

Al Dr. Nuno Simoes y a la M.C. Diana Ugalde García por su amable respuesta y disposición para otorgarme en préstamo el material de la Colección de Crustáceos de Yucatán y compartir literatura para enriquecer esta tesis.

Al Dr. Tomas Luppi, Dra. Claudia Bas y a su equipo de colaboradores del Curso de postgrado Ontogenia de crustáceos de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UNMdP, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, por sus atenciones y enseñanzas. Agradezco también a las Doctoras Nair de los Ángeles Pereira y Yamila Rodríguez del grupo de Fisiología de Organismos Acuáticos y Biotecnología Aplicada por su apoyo y amistad.

Al Dr. Fabrício Lopes de Carvalho por la disposición para revisar el primer manuscrito derivado de esta tesis y por sus comentarios acertados.

Al Dr. Leonardo García Vázquez, por su apoyo en la edición de algunas figuras presentadas en este trabajo. Gracias por acompañarme en gran parte de este trayecto académico. Éxito en todo lo que emprendas.

A la Dra. María Teresa Carreón Zapiain por su apoyo incondicional, sus enseñanzas académicas, en el laboratorio y por su amistad. Siempre aquí, gracias hermana.

A la Dra. Libertad Leal Lozano por su incansable labor para impulsar a los biólogos de este país, por sus invaluable enseñanzas sobre biología y sobre la vida. Aquí una alumna más cuyo referente de maestra es usted. En primer lugar, Dios, en segundo Libertad y en tercer lugar los biólogos.

A todos los amigos y colegas que fungieron como mi tribu de soporte y que de una u otra forma se hicieron presentes en el transcurso de mi estancia en el posgrado. Gracias por cada palabra de ánimo y por el apoyo invaluable a Abigail Robles Rodríguez, Denise Palomo, Abraham Mestiza, Nelson Arreaga Tovar y Paulo Mendoza Razo. A los integrantes del Laboratorio de Entomología y Artrópodos: Mara Garza, Emilio Flores, Víctor Ortega, Verónica y Dulce de la Torre, José Angel Ortiz, Paola Carmona, Valeria Rizo, David Hernández e Isaura Aguilar. Del laboratorio de Ecología Molecular y Ecología Pesquera, gracias a María Teresa Carreón, Valeria Picón, Hiram Herrera Barquín y Katia Treviño. Del Laboratorio de Ecofisiología, gracias a Carlos Barriga Vallejo, Sergio Luna y Jaqueline Salinas.

Finalmente, gracias a todas las personas con las que coincidí durante esta etapa de mi vida, agradezco las vivencias compartidas.

-María C. Jordán Hernández

A mi familia, a mis amigos y a mi ser de luz 🐾🐾

gracias por siempre estar.

ÍNDICE

ÍNDICE DE TABLAS	viii
ÍNDICE DE FIGURAS	x
CAPÍTULO 1. SISTEMÁTICA CLADÍSTICA Y MOLECULAR DEL GÉNERO <i>Palaemon</i> EN AMÉRICA	1
RESÚMEN	2
ABSTRACT	3
INTRODUCCIÓN	3
ANTECEDENTES	4
Ubicación taxonómica del género <i>Palaemon</i> y patrones morfológicos	4
Conceptos básicos de sistemática cladística	6
Sistemática filogenética en el estudio de crustáceos.....	9
Sistemática molecular: de los marcadores moleculares a los métodos de análisis filogenéticos .	10
Sistemática del género <i>Palaemon</i> : Estado actual del conocimiento	13
Calibración de filogenias: Reloj molecular.....	20
JUSTIFICACIÓN	23
HIPÓTESIS	24
OBJETIVO GENERAL	24
Objetivos específicos	24
MATERIAL Y MÉTODO	25
Análisis cladístico-morfológico	25
<i>Delimitación del grupo interno (ingroup)</i>	25
<i>Selección del grupo externo (outgroup)</i>	28
<i>Caracteres morfológicos</i>	30
<i>Codificación de caracteres</i>	31
<i>Construcción de cladogramas</i>	32
<i>Cuantificación de homoplasia</i>	34
<i>Mapeo estocástico de caracteres</i>	35
Análisis molecular.....	36
<i>Extracción, Amplificación y secuenciación</i>	36
<i>Análisis de secuencias</i>	37
<i>Reconstrucción filogenética</i>	38

<i>Reloj molecular y reconstrucción de áreas ancestrales</i>	38
RESULTADOS	40
Análisis cladístico-morfológico.....	40
<i>Caracteres morfológicos</i>	40
Análisis filogenético.....	63
<i>Reconstrucción filogenética- morfológica</i>	63
<i>Reconstrucción filogenética- molecular</i>	76
<i>Distancia genética</i>	79
<i>Análisis de reloj molecular</i>	80
<i>Reconstrucción de áreas ancestrales</i>	83
DISCUSIÓN	86
CONCLUSIONES	99
BIBLIOGRAFÍA	100
CAPÍTULO 2. ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL DE LOS CAMARONES DEL GÉNERO <i>Palaemon</i> (WEBER, 1795) (CRUSTACEA, PALAEMONIDAE) DE LA LAGUNA MADRE, TAMAULIPAS, MÉXICO.	110
RESÚMEN	111
ABSTRACT	112
INTRODUCCIÓN	113
ANTECEDENTES	114
Genética de poblaciones y especies en estudio	114
Genética poblacional en sistemas acuáticos.....	115
Estudios de genética poblacional en especies del género <i>Palaemon</i>	117
JUSTIFICACIÓN	121
HIPÓTESIS	122
OBJETIVO	122
MATERIAL Y MÉTODO	123
Área de Estudio.....	123
Colecta de ejemplares	124
Análisis molecular	126
<i>Extracción, Amplificación y secuenciación</i>	126
<i>Análisis de secuencias</i>	127
<i>Análisis de datos</i>	128

RESULTADOS	130
Distancia genética	130
Estructura genética poblacional	131
<i>Diversidad genética</i>	131
<i>Haplotipos compartidos y su distribución</i>	132
<i>Análisis Molecular de Varianza</i>	135
<i>Diferenciación genética</i>	136
<i>Aislamiento por distancia</i>	138
DISCUSIÓN	139
CONCLUSIONES	147
BIBLIOGRAFÍA	148
ANEXOS	157
ANEXO I. Especies del género <i>Palaemon</i> a nivel mundial.....	158
ANEXO II. Secuencias del gen 16SrRNA utilizadas para la inferencia molecular del género <i>Palaemon sensu lato</i>	163
ANEXO III. Matriz de caracteres.	166
ANEXO IV. Mapeo estocástico de caracteres.	173
ANEXO V. Secuencias del gen COI utilizadas en el análisis genético poblacional. ...	185

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Material examinado del género <i>Palaemon</i> y grupo externo.	26
Tabla 2. Concentración de reactivos utilizadas en este estudio	36
Tabla 3. Comparación de las características morfológicas principales de los grupos de <i>Palaemon sensu lato</i> distribuidos en América.	71
Tabla 4. Comparación entre las sinapomorfías del grupo interno <i>Palaemon sensu lato</i> (<i>Palaemon Alaocaris</i> - <i>P. mercedae</i>) con respecto al grupo externo.	74
Tabla 5. Distancia genética intra e inter linaje. El número de diferencias por sitio entre linajes se muestra en porcentaje.	79
Tabla 6. Sitios de colecta de individuos del género <i>Palaemon</i> en el sistema estuarino de Tamaulipas y poblaciones externas. LM= Laguna Madre, LM2 = Laguna Morales.	125
Tabla 7. Diversidad genética en poblaciones de <i>P. pugio</i> a partir del gen Citocromo Oxidasa I. n= número de individuos secuenciados, h= número de haplotipos, S= sitios polimórficos, Hd= diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p<0.05$).	131
Tabla 8. Diversidad genética en poblaciones de <i>P. mundusnovus</i> a partir del gen Citocromo Oxidasa I. n= número de individuos secuenciados, h= número de haplotipos, S= sitios polimórficos, Hd= diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p<0.05$).	131
Tabla 9. Diversidad genética en poblaciones de <i>P. vulgaris</i> a partir del gen Citocromo Oxidasa I. n= número de individuos secuenciados, h= número de haplotipos, S= sitios polimórficos, Hd= diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p<0.05$).	132
Tabla 10. Diversidad genética en poblaciones de <i>Palaemon sp.</i> a partir del gen Citocromo Oxidasa I. n= número de individuos secuenciados, h= número de haplotipos, S= sitios polimórficos, Hd= diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p<0.05$).	132
Tabla 11. AMOVA, componentes de la varianza genética y estadísticos F para las poblaciones de <i>P. pugio</i>	135
Tabla 12. AMOVA, componentes de la varianza genética y estadísticos F para las poblaciones de <i>P. mundusnovus</i>	135
Tabla 13. AMOVA, componentes de la varianza genética y estadísticos F para las poblaciones de <i>P. vulgaris</i>	136

Tabla 14. AMOVA, componentes de la varianza genética y estadísticos F para las poblaciones de <i>Palaemon sp.</i>	136
Tabla 15. Valores Fst entre poblaciones de <i>P. pugio</i> . En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p < 0.05$).	137
Tabla 16. Valores Fst entre poblaciones de <i>P. mundusnovus</i> . En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p < 0.05$).	137
Tabla 17. Valores Fst entre poblaciones de <i>P. vulgaris</i> . En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p < 0.05$).	137

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución Mundial Del Género <i>Palaemon</i> . GBIF.Org (27 De Agosto De 2019) GBIF Occurrence Download https://doi.org/10.15468/DI.Cvpzuu	5
Figura 2. Árbol filogenético de la familia Palaemonidae: Clado <i>Palaemon</i> – <i>Palaemonetes</i> . Tomado y modificado de Pereira, 1997.....	14
Figura 3. Filograma consenso de Máxima Parsimonia, Neighbor joining y Máxima verosimilitud. Tomado de Murphy y Austin, 2003.....	15
Figura 4. Filograma de Máxima verosimilitud. En azul se muestran los linajes dulceacuícolas, en verde los linajes salobres. En gris se resaltan las especies que carecen de palpo mandibular. Tomado de Ashelby <i>et al.</i> , 2012.....	16
Figura 5. Topología consenso del análisis Bayesiano. En negritas se muestran las especies estrictamente dulceacuícolas. Tomado de Botello y Álvarez, 2013.	17
Figura 6. Árbol consenso del análisis Bayesiano y de Máxima verosimilitud. Tomado de Carvalho <i>et al.</i> , 2014.	18
Figura 7. Árbol consenso de análisis Bayesiano y Máxima verosimilitud. Tomado de Carvalho <i>et al.</i> , 2016.	19
Figura 8. Conceptualización del reloj molecular. Tomado y modificado de https://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/molecclocks_01	20
Figura 9. Posición filogenética de la Familia Palaemonidae con respecto al infraorden Caridea y grupo externo utilizado en este estudio. Infraorden Caridea (azul), Familia Palaemonidae (rojo), Familia Procarididae (verde). Superfamilias (barras blancas): STY = Styrodactyloidea, BRE = Bresilioidea, OPL = Oplophoroidea, NEM = Nematocarcinoidea, PAS = Pasiphaeoidea, PSA = Psalidopodoidea PAL = Palaemonoidea, ALP = Alpheoidea, CRA = Crangonoidea, PRC = Processoidea, PAN = Pandaloidea, CAM = Campylonotoidea, ATY = Atyoidea, PRO = Procaridoidea. Modificado de Bracken <i>et al.</i> , 2009.	29
Figura 10. Regiones corporales analizadas. A) cefalotórax, B) caparazón, C) rostro, D) anténula, E) escafoerito, F) aparato bucal, G) pereiópodos, H) pleón, I) pleópodos, J) telson, K) urópodos.	30
Figura 11. Rostros de especies del género <i>Palaemon</i> . A) <i>P. vulgaris</i> , B) <i>P. kadiakensis</i> , C) <i>P. paludosus</i> , D) <i>P. pandaliformis</i> , E) <i>P. antrorum</i> . Escala: 1mm.....	45
Figura 12. Espina y surco branquioestegal. A) <i>P. kadiakensis</i> , B) <i>P. paludosus</i> , C) <i>P. pandaliformis</i> , D) <i>P. antrorum</i> . Escala: A y C: 1mm; B y D: 500µm.....	47

Figura 13. Anténulas. A) <i>P. northropi</i> , B) <i>P. pugio</i> , C) <i>P. floridanus</i> , D) <i>P. suttkusi</i> , E) <i>P. pandaliformis</i> . Escala: A y D: 2mm; B, C y E: 1mm.	52
Figura 14. Dientes del Proceso incisivo mandíbula izquierda-derecha. A) Forma IV 4-3 B) Forma V Forma 4-4 C) Forma II 3-2 D) Forma III 3-3 E) 4-2 F) 5-5.	55
Figura 15. Mandíbulas. A-B) <i>P. paludosus</i> , C-D) <i>P. northropi</i> , E-F) <i>P. pandaliformis</i> . Escala: 500µm.....	56
Figura 16. Quela del segundo pereiópodo. A) <i>P. pugio</i> , B) <i>P. mundusnovus</i> , C) <i>P. antrorum</i> . .	58
Figura 17. A) Pleópodo 1 B) Pleópodo 2 C) Telson.....	60
Figura 18. Urópodos. A-B) <i>P. suttkusii</i> , C-D) <i>P. vulgaris</i> , E-F) <i>P. ritteri</i> . Escala: A,C, E 2mm; D y F 400 µm; B 500 µm.	61
Figura 19. Fenograma obtenido a partir de caracteres morfológicos de especies de <i>Palaemon</i> con distribución en América bajo el método UPGMA. A: Atlántico; P: Pacífico; Co: Continental; N: Norteamérica; C: Centroamérica; S: Sudamérica; Ca: Caribe; NE: Noreste; SE: Sureste.....	63
Figura 20. Comparación de topologías de fenogramas obtenidos a partir de caracteres morfológicos de especies de <i>Palaemon</i> con distribución mundial bajo el método UPGMA. La figura 20B muestra la inclusión de <i>Calathaemon holthuisi</i> , <i>Palaemon africanus</i> , <i>P. mesogenitor</i> , <i>P. cummingi</i> , <i>P. texanus</i> , <i>P. maculatus</i> , <i>P. hiltoni</i> , <i>P. peruanus</i> y <i>P. gladiator</i> . Am-A: América-Atlántico; Am-P: América-Pacífico; Am-Co: América-Continental; As-P: Asia-Pacífico; Eu: Europa; Af: Africa.....	64
Figura 21. Cladograma de consenso estricto de máxima parsimonia obtenido a partir de caracteres morfológicos de especies de <i>Palaemon</i> con distribución en América. Los valores de soporte de Bremer/Bootstrap se muestran en cada nodo. El código de colores obedece a las especies que conforman clados a partir de datos moleculares (ver más adelante). *Especies que no han sido analizadas molecularmente.	66
Figura 22. Cladograma de consenso estricto de máxima parsimonia obtenido a partir de caracteres morfológicos de especies de <i>Palaemon</i> distribuidas a nivel mundial. Los valores de soporte de Bremer/Bootstrap se muestran en cada nodo. A. 47 taxa y 105 caracteres, B. 56 taxa y 106 caracteres. El código de colores obedece a las especies de América que conforman clados a partir de datos moleculares. *Especies que no han sido analizadas molecularmente.	67
Figura 23. Cladograma de consenso estricto de máxima parsimonia obtenido a partir de caracteres morfológicos de especies de <i>Palaemon</i> con distribución en América. Los círculos negros indican cambios no homoplásticos o con menor homoplasia, los círculos blancos indican	

cambios homoplásicos. El número superior indica el número de carácter; el número inferior indica el estado de carácter. El código de colores obedece a las especies que conforman clados a partir de datos moleculares (ver más adelante)..... 68

Figura 24. Mapeo estocástico de caracteres: Género *Palaemon sensu lato* a) carácter 3, Crestas laterales del primer esternito torácico; b) carácter 4, Forma del surco del quinto esternito; c) carácter 6, Crestas laterales del segundo esternito; d) carácter 12, Posición de la espina branquioestegal respecto al surco branquioestegal; e) carácter 13, Posición de la espina branquioestegal respecto al margen anterior del caparazón; f) carácter 14-26, Dientes rostrales dorsales (1-15)..... 70

Figura 25. Árbol consenso de inferencia Bayesiana de especies del género *Palaemon* con base en el gen 16SrRNA. La probabilidad posterior se muestra en cada nodo con un código de color y tamaño de cuadro. Los números en los nodos indican la formación de clados y subclados. Los taxa resaltados con color muestran las especies con distribución en América. 77

Figura 26. Árbol consenso de Máxima verosimilitud de especies del género *Palaemon* con base en el gen 16SrRNA. Los valores de bootstrap se muestra en cada nodo con un código de color y tamaño de cuadro. Los números en los nodos indican la formación de clados y subclados. Los taxa resaltados con color muestran las especies con distribución en América. 78

Figura 27. Arbol ultramétrico relajado construido a partir de secuencias del gen 16SrRNA de especies de *Palaemon* con distribución en América. Las edades medias se indican en cada nodo (millones de años) y los intervalos del 95% HPD se muestran con barras azules horizontales. La tasa de sustitución fue fijada en 0.83% (PMA). Modelo evolutivo HKY+I+G. Límites de escala geológica (Ma): 5: Plioceno; 22.5: Mioceno; 37: Oligoceno; 55: Eoceno; 65: Paleoceno..... 81

Figura 28. Arbol ultramétrico relajado construido a partir de secuencias del gen 16SrRNA de especies de *Palaemon*. Las edades medias se indican en cada nodo (millones de años) y los intervalos del 95% HPD se muestran con barras azules horizontales. La tasa de sustitución fue fijada en 0.83% (PMA). Modelo evolutivo HKY+I+G. Límites de escala geológica (Ma): 5: Plioceno; 22.5: Mioceno; 37: Oligoceno; 55: Eoceno; 65: Paleoceno. Los taxa resaltados con color muestran las especies con distribución en América..... 82

Figura 29. Reconstrucción de áreas ancestrales, con base en el gen 16S rRNA en *Palaemon sensu lato*. A) Distribución ancestral de cada nodo y eventos de cladogénesis (dispersión o vicarianza) a partir de S-DIVA. B) Posible historia biogeográfica de *Palaemon sensu lato*. I: Hipótesis biogeográfica de proto ancestro americano en linaje *Alaocaris* (Carvalho *et al.*,

2017), II: Hipótesis de rutas de dispersión de <i>Palaemon sensu stricto</i> . III: Hipótesis de eventos vicariantes en <i>Palaemon sensu stricto</i> . Regiones biogeográficas A: Indo Pacífico, B: Pacífico Suroeste, C: Atlántico Oeste, D: Pacífico Este, E: Atlántico Este, F: Mediterráneo.....	84
Figura 30. Localidades muestreadas. (A) Matamoros: Afluente del río Bravo, Lauro Villar. (B-E) San Fernando: Laguna Madre. (F) Soto La Marina: Laguna Morales. (G) Aldama. Las letras corresponden a las coordenadas mostradas en la Tabla 6.....	125
Figura 31. Redes de haplotipos de las especies A) <i>P. pugio</i> , B) <i>P. mundusnovus</i> , C) <i>P. vulgaris</i> y D) <i>Palaemon sp.</i> El tamaño de los círculos es proporcional al número de individuos con ese haplotipo. La línea de conexión representa un paso mutacional entre los haplotipos mientras que cada línea transversal representa un cambio mutacional adicional.....	133
Figura 32. Distribución espacial y frecuencia haplotípica en distintas poblaciones del género <i>Palaemon</i> . A, E, <i>Palaemon pugio</i> ; B, F, <i>P. mundusnovus</i> ; C, <i>P. vulgaris</i> ; D, G, <i>Palaemon sp.</i> (Genbank).....	134
Figura 33. Prueba de Mantel. Correlación entre valores pareados de Fst y distancia geográfica. A) <i>Palaemon pugio</i> , B) <i>P. mundusnovus</i> , C) <i>P. vulgaris</i> , ($\alpha = 0.05$).	138

CAPÍTULO 1
SISTEMÁTICA CLADÍSTICA Y MOLECULAR
DEL GÉNERO *Palaemon* EN AMÉRICA

RESÚMEN

En el Capítulo 1 intitulado “*Sistemática cladística y molecular del género Palaemon en América*”, se abordan los principales cambios sistemáticos que ha sufrido el género. Nuestro estudio se limitó al análisis de las relaciones filogenéticas de las especies distribuidas de forma natural en el continente americano, además se aportan datos acerca de especies de *Palaemon* de otras regiones geográficas. Con base en los antecedentes se planteó como hipótesis que las especies distribuidas en América provienen de distintos linajes. La inferencia de la filogenia del grupo se realizó bajo un esquema de congruencia entre dos metodologías: la cladística-morfológica y el análisis molecular a partir de secuencias del gen mitocondrial 16SrRNA. Asimismo, se determinaron los caracteres menos homoplásicos para la conformación de los clados. Cada caracter fue analizado de forma independiente mediante un mapeo estocástico, lo cual permitió realizar inferencias con más detalle de ancestro - descendiente a partir de la morfología. Posteriormente, se estableció una hipótesis sobre el tiempo de ocurrencia de los eventos de cladogénesis con base en la filogenia previamente obtenida. Se estimó el tiempo de divergencia entre las secuencias a través de un análisis de reloj molecular, datando la divergencia del género *Palaemon sensu stricto* en el Terciario, durante el Paleogeno hace aproximadamente 36 - 46 millones de años (Ma). Por último, mediante la reconstrucción de áreas ancestrales, se determinó que el origen del género *Palaemon sensu stricto* es el océano Indo Pacífico, mientras que el origen del linaje *Alaocaris* es en el Atlántico Occidental y que los eventos de cladogénesis están más relacionados con una dispersión oceánica, que por procesos de vicarianza.

ABSTRACT

In Chapter 1 entitled “*Cladistic and molecular systematics of the genus Palaemon in America*”, the main systematic changes that the genre has undergone are addressed. Our study was limited to the analysis of the phylogenetic relationships of the species distributed naturally in the American continent, in addition, data about *Palaemon* species from other geographical regions are provided. Based on historical records, it was hypothesized that the species distributed in America come from different lineages. The inference of the phylogeny of the group was carried out under a scheme of congruence between two methodologies: cladistics-morphological and molecular analysis from sequences of the mitochondrial gene 16SrRNA. Likewise, the less homoplastic characters were determined for the conformation of the clades. Each character was independently analyzed using stochastic mapping, which allowed more detailed ancestor-descendant inferences to be made from morphology. Subsequently, a hypothesis was established about the time of occurrence of cladogenesis events based on the previously obtained phylogeny. The divergence time between the sequences was estimated through a molecular clock analysis, dating the divergence of the genus *Palaemon sensu stricto* in the Tertiary, during the Paleogene approximately 36-46 million years ago (Mya). Finally, through the reconstruction of ancestral areas, it was determined that the origin of the genus *Palaemon sensu stricto* is the Indo-Pacific Ocean, while the origin of the *Alaocaris* lineage is in the Western Atlantic and that cladogenesis events are more related to dispersal oceanic, than by vicariance processes.

INTRODUCCIÓN

El género *Palaemon* representa un grupo de camarones carideos con amplia distribución geográfica en regiones tropicales y subtropicales. Estos camarones han radiado exitosamente en ambientes marinos, estuarinos y dulceacuícolas, colonizando una gran diversidad de hábitats, lo cual se ve reflejado en la complejidad morfológica, ecológica y reproductiva que exhiben las especies dentro del género (De Grave *et al.*, 2008; Rodríguez- Almaráz *et al.*, 2010).

Aunque en un patrón corporal generalizado muestran una morfología conservada, estos organismos presentan variabilidad intra e interespecífica en los caracteres diagnósticos, originando como consecuencia constantes cambios en la sistemática del grupo. Asimismo, el estatus taxonómico de algunas especies dentro del género se ha puesto en duda debido a la variabilidad morfológica y el traslape de caracteres.

El género *Palaemon sensu lato* fue considerado un grupo natural monofilético, sin embargo, debido a las controversias con respecto a su clasificación sistemática, el estado filogenético del grupo permanece incierto.

Lo anterior, hace de este género un grupo de interés para estudios desde un punto de vista macro y microevolutivo. Dentro de los estudios macroevolutivos, la filogenética trata de explicar las líneas de ancestría y descendencia que condujeron a la distribución actual de especies a través del tiempo y el espacio. Por otra parte, la genética poblacional considera procesos microevolutivos que ocurren dentro de las especies e intenta explicar la distribución de la variación genética dentro y entre las poblaciones.

El objetivo de este capítulo fue analizar las relaciones filogenéticas de las especies del género *Palaemon* distribuidas en América mediante metodología cladística-morfológica y molecular. Además, se determinó el tiempo de divergencia de las especies a partir de un análisis de reloj molecular y los eventos de cladogénesis mediante la reconstrucción de áreas ancestrales.

ANTECEDENTES

Ubicación taxonómica del género *Palaemon* y patrones morfológicos

Los camarones carideos conocidos también como langostinos, camarones de río, acamayás, gambas o quisquillas (Martínez-Guerrero y Cid-Rodríguez, 2010), pertenecen al infraorden Caridea, uno de los grupos de crustáceos decápodos más diverso. Han colonizado ambientes marinos, estuarinos y dulceacuícolas (De Grave *et al.*, 2008; Rodríguez- Almaráz *et al.*, 2010) estando presentes en gran variedad de hábitats, por ejemplo, arrecifes de coral, ventilas hidrotermales, macroalgas, pastos marinos, zonas de mangle, ríos, lagos, lagunas, cuevas y cenotes (Jordán-Hernández y Rodríguez-Almaráz, 2020). Algunas especies son pelágicas y otras viven asociadas simbióticamente a distintos invertebrados como moluscos, equinodermos, esponjas y corales (Jayachandran, 2001). Morfológicamente se caracterizan por presentar la pleura del segundo segmento abdominal sobrepuesta a las pleuras del primer y tercer segmento, además tienen generalmente el primer y segundo par de pereiópodos terminados en pinzas, mientras que el tercer, cuarto y quinto par de pereiópodos terminan en dactilos sencillos (Holthuis, 1952).

Actualmente, los camarones carideos comprenden aproximadamente 3,400 especies a nivel mundial (De Grave *et al.*, 2009; De Grave y Fransen, 2011) distribuidas en 36 familias, de las cuales, Palaemonidae (137 géneros, 967 especies), Alpheidae (47 géneros, 659 especies), Atyidae (42 géneros, 468 especies) e Hippolytidae (37 géneros, 336 especies) (Ahyong *et al.*, 2011) presentan la mayor diversidad de especies.

Los camarones representantes de la Familia Palaemonidae se caracterizan por presentar los primeros dos pares de pereiópodos terminados en pinzas verdaderas, a veces asimétricas, de los cuales, el segundo par es más fuerte y largo que el primer par, mientras que el carpo es entero (no multi-articulado) (Holthuis, 1952). La Familia Palaemonidae se localiza en cuerpos de agua marina, estuarina y dulceacuícola; morfológicamente se distingue por presentar un telson con dos pares de espinas posteriores y una pleurobranquia en la base del tercer maxilípodo. El género con mayor diversidad de especies y de mayor importancia económica es el género *Macrobrachium* con

aproximadamente 193 especies descritas mundialmente (Integrated Taxonomic Information System, 2019), seguido del género *Palaemon* (objeto de este estudio) con más de 86 especies reconocidas a nivel mundial, de las cuales 28 se distribuyen en el continente americano de forma natural (Figura 1, Anexo I).

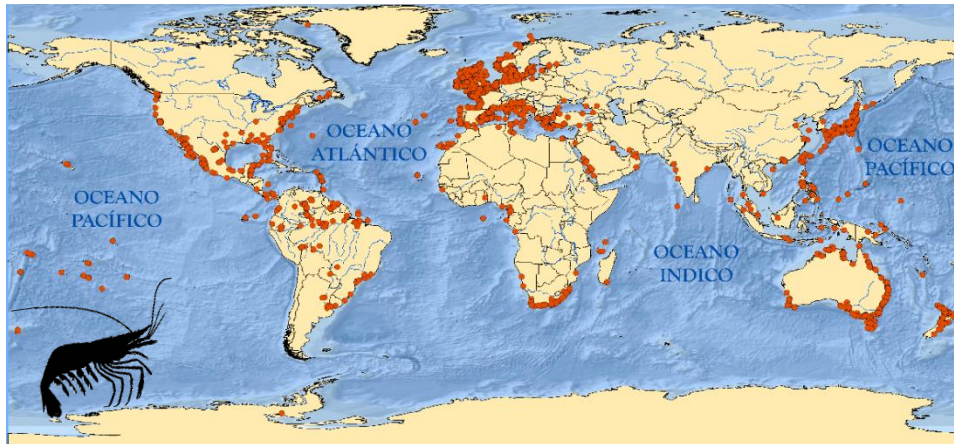


Figura 1. Distribución mundial del género *Palaemon*. GBIF.org (27 de agosto de 2019)
GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.cvpzuu>

Actualmente, la clasificación taxonómica del género *Palaemon* con base en el criterio de Ahyong *et al.*, (2011) es la siguiente:

Phylum Arthropoda Von Siebold, 1848

Subphylum Crustacea Brünnich, 1772

Clase Malacostraca Latreille, 1802 (3 subclases)

Subclase Eumalacostraca Grobben, 1892 (3 superordenes)

Superorden Eucarida Calman, 1904 (2 ordenes*)

Orden Decapoda Latreille, 1802 (2 subordenes)

Suborden Pleocyemata Burkenroad, 1963 (11 infraordenes)

Infraorden Caridea Dana, 1852 (14 superfamilias)

Superfamilia Palaemonoidea Rafinesque, 1815 (8 familias)

Familia Palaemonidae Rafinesque, 1815 (137 generos, 967 especies)

Subfamilia Palaemoninae**

Género *Palaemon* Weber, 1795 (86 especies***)

* De Grave *et al.*, (2015) invalida el orden Amphionidacea, tercer orden dentro del Superorden Eucarida propuesto por Ahyong *et al.*, (2011).

** De acuerdo con Holthuis, 1952.

*** De Grave y Ashelby, 2013; Carvalho *et al.*, 2014; Carvalho *et al.*, 2017.

El género *Palaemon* ha tenido cambios en su composición específica, siendo de los más recientes, la inclusión de nuevas especies debido a la sinonimización con los géneros *Coutierella*, *Exopalaemon* y *Palaemonetes* (De Grave y Ashelby, 2013). Lo anterior trajo como consecuencia un incremento en la variabilidad morfológica del género. Tradicionalmente, el género *Palaemon* se podía diferenciar por presentar un caparazón liso, dientes rostrales dorsales y ventrales, presencia de un diente y surco branquioestegal, diente antenal fuerte, margen anterior del pedúnculo antenular redondeado, espina anterolateral pequeña, pleura del quinto segmento abdominal terminando en punta y telson usualmente con dos setas delgadas en el margen posterior (De Grave y Ashelby, 2013). No obstante, otros caracteres como presencia de un rostro con o sin una cresta basal rostral, diente branquioestegal en posición variable, palpo mandibular presente o ausente, palpo mandibular con dos o tres articulaciones y el primer pleópodo del macho con o sin apéndice interno sobre el endópodo, muestran la falta de definición del género. Lo anterior denota la necesidad de una re-evaluación de los caracteres morfológicos que en conjunto con información molecular permita obtener una clasificación más estable. Para ello, De Grave y Ashelby, (2013) consideran como la mejor opción un análisis integral y cladístico.

Conceptos básicos de sistemática cladística

Los principios de la sistemática cladística o filogenética se remontan a 1950 con la publicación de la obra *Elementos de una sistemática filogenética*, escrita por el entomólogo Alemán William Henning, sin embargo, no fue hasta 1966 que se tradujo al inglés y pudo ser adoptada por un mayor número de sistemáticos (Goyenechea, 2007). En esta obra, Henning describió a la cladística como un método de clasificación robusto, objetivo y repetible (Schrocchi y Domínguez, 1992). Hasta hoy, la sistemática cladística es considerada el método que proporciona una mejor estimación de la filogenia que otros métodos sistemáticos (Pereira, 1997), como la fenética o la taxonomía tradicional.

Debido a su importancia y vigencia, el método cladístico ha permeado en distintas ramas de la biología como biogeografía, ecología, paleontología, ontogenia, evolución, etología, conservación y en la explicación de procesos de especiación, adaptación y coevolución (Morrone, 2000).

Es así, que mediante los métodos sistemáticos se busca obtener una clasificación cuya diversidad esté ordenada evolutivamente, por ello, con la sistemática cladística, se buscan clasificaciones que reflejen un patrón evolutivo considerando caracteres sinapomórficos (caracteres derivados compartidos) para la construcción de las relaciones entre taxa, que excluyan la posibilidad de agrupaciones parafiléticas (Henning, 1966).

Se considera que el grado de parentesco entre los organismos supone la presencia de un ancestro en común, por lo tanto, deberán compartir estructuras denominadas homólogas originadas en cada linaje por un proceso de divergencia. Caso contrario, la similitud entre dos organismos puede ser el resultado de respuestas adaptativas relacionadas principalmente al ambiente, originando estructuras homoplásicas derivadas de un proceso de convergencia. Bajo este enfoque, con el método cladístico se pretende distinguir las similitudes resultado de la historia evolutiva de los organismos mediante homologías y reducir el número de caracteres homoplásicos utilizados en las clasificaciones, ya que no reflejan las relaciones naturales.

Por otra parte, la reconstrucción filogenética cladística se basa en el principio de máxima parsimonia, la cual considera como mejor aproximación a la filogenia “real”, aquella reconstrucción que requiera el menor número de pasos o cambios evolutivos. Lo anterior es deseable debido a que de esta forma se retiene un menor número de homoplasias.

Para un mejor entendimiento de la metodología cladística a continuación se presenta la terminología básica empleada en un estudio sistemático cladístico:

Caracter: Cualquier atributo observado en un organismo. Puede ser morfológico (externo e interno; embriológico, citológico, histológico, etc.), fisiológico (metabólico, hormonal, etc.), cromosómico (número, forma, tamaño), molecular (sitios de restricción, aminoácidos y secuencias de nucleótidos), ecológico, etológico (patrones de comportamiento) o biogeográfico (zona de distribución, simpatria, alopatria), por mencionar algunos.

Estado de caracter: Diferentes manifestaciones de un caracter. Ejemplo: Caracter “Espinass en el telson”; estados de caracter: una espina, dos espinas, tres espinas, etc.

Estado de caracter plesiomórfico (Plesiomorfía): Estado que surge primero en el tiempo. Se infiere que se presentaba en el antecesor del grupo en estudio.

Estado de caracter apomórfico (Apomorfía): Estado que surge a partir del estado plesiomorfo, es decir que resulta o deriva de una transformación del caracter dentro del grupo en estudio.

Estado de caracter simplesiomórfico (Simplesiomorfía): Estado plesiomórfico presente en dos o más taxa.

Estado de caracter autapomórfico (Autapomorfía): Estado apomórfico presente en un único taxón. De gran importancia como caracter diagnóstico de una especie, sin embargo, no da información de relación filogenética.

Estado de caracter sinapomórfico (Sinapomorfía): Estado apomórfico compartido por dos o más taxones.

Homoplasia: cambio evolutivo paralelo donde dos organismos presentan un mismo estado de caracter adquirido independientemente por convergencia o paralelismo.

Cladograma: dendrograma que refleja las relaciones genealógicas de los taxa terminales (Camin y Sokal, 1965; Morrone, 2000).

Raíz o nodo basal. Base o punto de partida del cladograma.

Nodos internos o componentes. Puntos de ramificación del cladograma. Están conectados con dos o más nodos o taxa terminales.

Ramas internas o internodos. Segmentos que unen nodos internos entre sí.

Ramas terminales. Segmentos que unen nodos internos y taxa terminales.

Taxa terminales. Son las especies en estudio. Se sitúan en los extremos de las ramas terminales y están conectados con un solo nodo interno o con la raíz.

Topología: patrón de ramificación del cladograma.

Grupo Monofilético: grupo de organismos o de especies, que incluye a todos los descendientes de un único ancestro y a este último. Comparten una o más sinapomorfías.

Grupo Parafilético: grupo que incluye al ancestro común, pero sólo algunos de sus descendientes. Se basan en simplesiomorfías.

Grupo Polifilético: Grupo que incluye descendientes de ancestros distintos y se forman con base en paralelismos o convergencias.

Grupo externo: taxón, o un grupo de taxones, que no forman parte del grupo interno (grupo en estudio). Se usa para enraizar el árbol, establecer la polaridad, es decir el sentido en que un estado de carácter se transforma en otro, y fundamentalmente, para poner a prueba la monofilia del grupo interno.

Grupos hermanos: dos grupos monofiléticos (o dos taxa) que están más cercanamente emparentados entre sí que con cualquier otro taxón. En un árbol cada bifurcación sostiene dos grupos hermanos, originados en un mismo momento (especiación), y que según una clasificación natural deberían pertenecer a categorías taxonómicas del mismo rango.

Sistemática filogenética en el estudio de crustáceos

Dentro del estudio de crustáceos, la cladística ha sido utilizada para determinar las relaciones filogenéticas en distintos grupos, por ejemplo: anfípodos (Krapp- Schikel y Koenemann, 2006; Wirkner y Richter, 2010), cladóceros (Elmoor- Loureiro, 2005), ostrácodos (Horne *et al.*, 2005), remipedios (Koenemann *et al.*, 2007) y decápodos (Rodríguez y Campos, 1998; Sternberg y Cumberlidge, 1999; Tshudy *et al.*, 2007).

A pesar de ello, son pocos los estudios que involucran un análisis cladístico dentro de la familia Palaemonidae, de los cuales, ninguno ha sido exclusivamente del género *Palaemon*. Christoffersen, (1987) propuso una nueva clasificación de las subfamilias Alpheoidea y Crangonoidea (Infraorden Caridea) a partir de un análisis cladístico, produciendo un cladograma con 36 taxa terminales y 185 caracteres, con lo cual resolvió la clasificación de 35 géneros de carideos, re-acomodando 10 de éstos, mientras que los géneros restantes fueron renombrados. A pesar de que dicha clasificación no fue aceptada en su momento, su trabajo es actualmente reconocido por ser el primero en realizar un verdadero análisis filogenético dentro del Infraorden Caridea utilizando métodos cladísticos y estableciendo polaridades entre los caracteres morfológicos. Asimismo,

propuso algunos caracteres morfológicos adaptativos que significan una posible explicación a la transición de linajes de ecosistemas pelágicos a bentónicos (Braken *et al.*, 2009).

Por su parte, Pereira (1997) analizó 81 caracteres morfológicos en 172 especies pertenecientes a la Familia Palaemonidae resultando en 397 estados de carácter. A partir de sus resultados, propuso la inclusión de diversos géneros de la antigua subfamilia Palaemoninae dentro de la subfamilia Pontoniinae y sugirió que la espina branquioestegal y la sutura branquioestegal son pruebas de que el género *Palaemon* es un grupo monofilético.

Sistemática molecular: de los marcadores moleculares a los métodos de análisis filogenéticos

Hasta hace poco los estudios sistemáticos estaban basados sólo en características morfológicas (Holthuis, 1950; Riek, 1951; Strenth, 1976; Fincham, 1987) sin embargo, con el desarrollo de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR por sus siglas en inglés) la obtención de datos moleculares se ha convertido en una herramienta importante para delimitar las fronteras entre linajes de especies, estimar las relaciones filogenéticas y en estudios poblacionales en donde el uso de datos morfológicos no es suficiente (Liu *et al.*, 2007; Baker *et al.*, 2008; Vergamini, 2009, 2011).

El estudio comparado de algunas regiones del genoma ha permitido el esclarecimiento de la historia evolutiva de distintos grupos. Para ello, varios tipos de marcadores moleculares han sido implementados, siendo las secuencias nucleotídicas de ADN nuclear, plastidial (en plantas) y mitocondriales (principalmente en estudios animales) las utilizadas con mayor frecuencia en estudios sistemáticos.

La elección del marcador molecular dependerá del organismo y del nivel taxonómico que se quiera analizar, ya que los valores de divergencia entre los taxa pueden variar debido a la tasa de mutación del marcador seleccionado (Toon *et al.*, 2009; Jordán-Hernández *et al.*, 2019).

Para el estudio de crustáceos decápodos y específicamente del género *Palaemon*, numerosos autores han demostrado que los genes mitocondriales 16SrRNA y COI son de

gran utilidad para el esclarecimiento de las relaciones evolutivas entre Familias y niveles taxonómicos inferiores (Ashelby *et al.*, 2012; Carvalho *et al.*, 2014; Carvalho *et al.*, 2017; Jordán-Hernández *et al.*, 2019).

Por otra parte, además de la selección del marcador molecular, la elección de los métodos filogenéticos dependerá de la pregunta de investigación. El objetivo final de un análisis filogenético es estimar una filogenia y representarla mediante un árbol, el cual deberá mostrar la historia evolutiva de un grupo que refleje el proceso de evolución entre los organismos, producto de una descendencia con modificación (Peña, 2011). Se pretende entonces, reconocer esa descendencia con modificación generalmente a partir de caracteres morfológicos o moleculares (Peña, 2011).

Existen distintos métodos para la reconstrucción filogenética empleando principalmente secuencias nucleotídicas. La diferencia entre cada método radica en el tipo de datos empleados (caracteres discretos o distancias) y en el método de obtención de la topología de los árboles filogenéticos (método algorítmico o criterio de optimización (Vinuesa, Material electrónico). Los métodos más utilizados son el Método de máxima parsimonia, Máxima Verosimilitud, Inferencia Bayesiana y los métodos de distancia, aunque estos últimos no son considerados métodos filogenéticos *per se*, permiten una primera aproximación a las relaciones filogenéticas.

1. Métodos de distancia/algorítmicos

Estos métodos asumen que la distancia entre los taxa es reflejo de su relación filogenética, sin embargo, esto sólo sería válido si las tasas de sustitución o de cambio fueran siempre constantes y no existieran homoplasias. Para contrarrestar los supuestos anteriores se tienen que emplear modelos evolutivos (Williams, 1992) para una estimación de la distancia evolutiva más cercana a la “real”. Bajo este método se agrupan las unidades de estudio que presentan la menor distancia, es decir que globalmente son más parecidas.

1.1 Neighbour- Joining (NJ). Calcula distancias entre pares de especies y devuelve un único árbol (calculado a partir de una matriz de distancias) con la menor longitud entre pares de especies y nodos. No asume una tasa evolutiva constante.

1.2 Unweighted Pair-Group Method with Arithmetic Mean (UPGMA). Supone la constancia de la tasa de evolución entre los linajes, por lo cual, existiría una relación directamente proporcional entre la distancia evolutiva y el tiempo de divergencia.

2. Métodos basados en caracteres

Conocidos también como métodos discretos, se basan directamente en el análisis de los caracteres que forman las secuencias y no en sus distancias entre pares.

2.1 Máxima Parsimonia (MP). Maximiza la similitud entre los taxa debido a ancestralidad común, asumiendo que cada carácter heredable es una homología potencial (Grandcolas *et al.*, 2001) e infiere el árbol que mejor explique la distribución de los estados de carácter de una matriz de datos. Busca y selecciona el o los árboles con la menor cantidad de pasos o cambios evolutivos, es decir el árbol o los árboles más parsimoniosos con el menor número de homoplasias.

El método de máxima verosimilitud también es considerado un método basado en caracteres, sin embargo, debido a la forma en la que se obtiene la topología del árbol, se agrupa dentro de los métodos probabilísticos con criterio de optimización descritos a continuación.

3. Métodos probabilísticos/optimizados

Estos métodos obtienen la inferencia filogenética mediante una base estadística y utilizando modelos de evolución molecular para el cálculo de probabilidades.

3.1 Máxima Verosimilitud (Maximum likelihood, ML). Estima la mayor probabilidad para explicar una matriz de caracteres mediante la topología de árboles filogenéticos bajo un modelo evolutivo determinado (Felsenstein, 2003). Considera que dos taxa presentarán una proporción de estados de carácter o sitios que coincidirán por azar (saturación) en lugar de ancestralidad común.

3.2 Inferencia Bayesiana. Estima la probabilidad posterior de un árbol, es decir, la probabilidad de que dicho árbol sea correcto dados los datos y un modelo evolutivo. La probabilidad posterior es calculada mediante el Teorema de Bayes.

Por otra parte, los modelos evolutivos necesarios para el análisis filogenético son descripciones matemáticas de la evolución de las secuencias nucleotídicas que permiten relacionar los datos con el método de reconstrucción filogenética seleccionado. Los principales parámetros de un modelo evolutivo son las probabilidades de cambio entre estados (nucleótidos, aminoácidos o codones) y las frecuencias de dichos estados en un alineamiento. El ejemplo más sencillo de modelo de evolución molecular es *Jukes-Cantor*, el cual asume que cualquier cambio entre nucleótidos tiene la misma probabilidad de ocurrir y que las frecuencias de los cuatro nucleótidos (ATCG) son iguales. Por el contrario, uno de los modelos más complejos es el GTR (*General Time Reversible*), el cual utiliza un parámetro distinto para modelar cada sustitución entre nucleótidos y sus frecuencias. La elección del mejor modelo dependerá del conjunto de datos a analizar.

Sistemática del género *Palaemon*: Estado actual del conocimiento

Dentro de los crustáceos decápodos, el género *Palaemon* ha sido considerado como uno de los grupos con mayor complejidad en el establecimiento de una clasificación sistemática estable. Lo anterior debido a la variabilidad morfológica y traslape entre los caracteres diagnósticos que exhiben las especies que lo conforman. Recientemente, distintos estudios han aportado información para esclarecer la sistemática de este género.

Un primer acercamiento al entendimiento de las relaciones evolutivas dentro del género *Palaemon* fue realizado por Pereira (1997). En dicho estudio, con base en caracteres morfológicos polarizados, concluyó que la Familia Palaemonidae es un grupo monofilético pero su arreglo interno por debajo del nivel de familia dista de ser claro. Pereira (1997) aportó datos morfológicos y comentarios respecto a la sistemática de 172 especies de palemónidos de agua dulce, de los cuales 50 fueron del género *Palaemon* (incluyendo los géneros sinonimizados). Al respecto, considera que los géneros, *Palaemon*, *Palaemonetes* y *Macrobrachium* son un grupo parafilético, sin embargo, el género *Palaemon* presenta caracteres sinapomórficos, lo que implica un estado natural de este grupo (Figura 2).

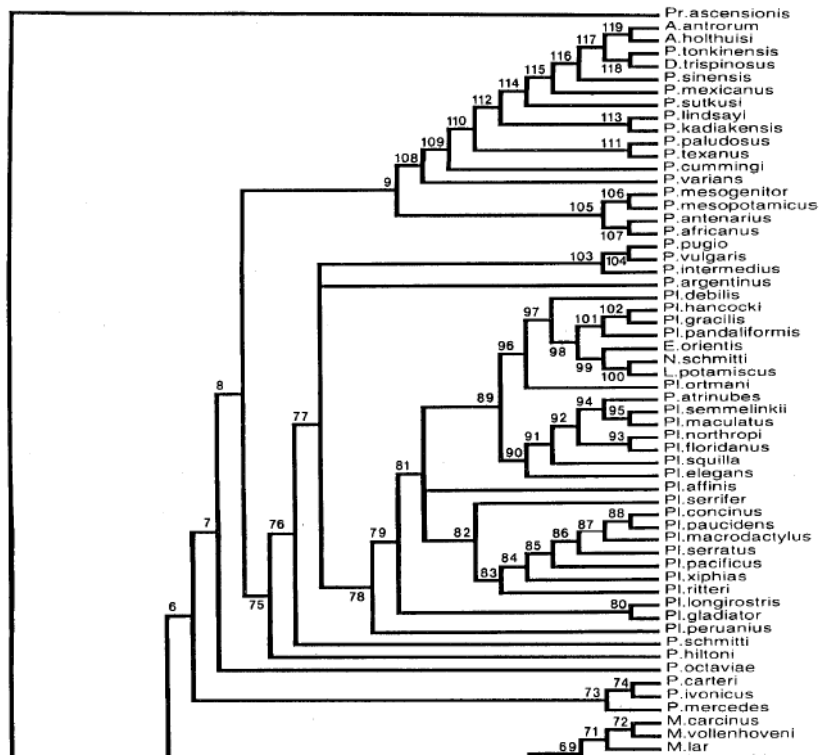


Figura 2. Árbol filogenético de la familia Palaemonidae: Clado *Palaemon* – *Palaemonetes*. Tomado y modificado de Pereira, 1997.

Más adelante, Murphy y Austin (2003) denotan que la clasificación de los camarones palemónidos de Australia es cuestionable, debido a anomalías encontradas utilizando el marcador mitocondrial 16SrRNA. Estos autores determinan que los géneros *Macrobrachium* y *Palaemonetes* no son monofiléticos. Asimismo, recuperan a las especies *Macrobrachium intermedium*, *Palaemon serenus* y *Palaemonetes australis*, formando un grupo natural (Figura 3). Debido a estos resultados, consideran que la espina hepática, espina branquioestegal y el palpo mandibular, utilizados para la separación de los tres géneros son filogenéticamente poco confiables y homoplásicos.

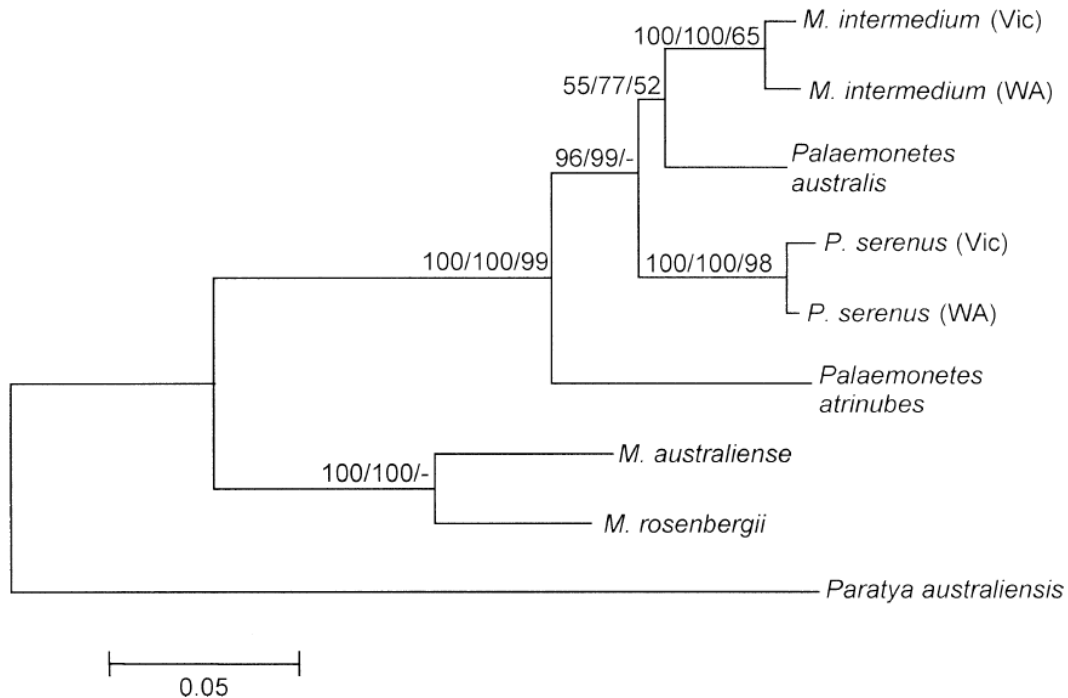


Figura 3. Filograma consenso de Máxima Parsimonia, Neighbor joining y Máxima verosimilitud. Tomado de Murphy y Austin, 2003.

Por otra parte, Ashelby *et al.*, (2012) utilizando el gen mitocondrial 16SrRNA y el gen nuclear H3, analizan la potencial parafilia entre algunos géneros de palemónidos. Los géneros *Palaemon*, *Palaemonetes*, *Exopalaemon* y *Coutierella* resultaron un grupo monofilético, por lo que son propuestos como sinónimos dentro del clado *Palaemon*, exceptuando las especies *Palaemon concinnus*, *Palaemon pandaliformis* y *Palaemon gracilis* (Figura 4). Derivado de lo anterior, surge la necesidad de una re-evaluación de los caracteres morfológicos utilizados para definir estos géneros. Especialmente discuten sobre la inconsistencia de la presencia o ausencia del palpo mandibular para la separación de los géneros *Palaemon* y *Palaemonetes*.

Por otro lado, en este mismo estudio, se recuperó una señal geográfica dentro del clado *Palaemon* correspondientes a distintas regiones (Asia I, América, Asia II, Australia, Atlanto-Pacífico e Indo- Pacífico). Debido a ello, concluyen que la diversificación entre las especies debió ser a partir de un proceso vicariante más que por procesos de dispersión.

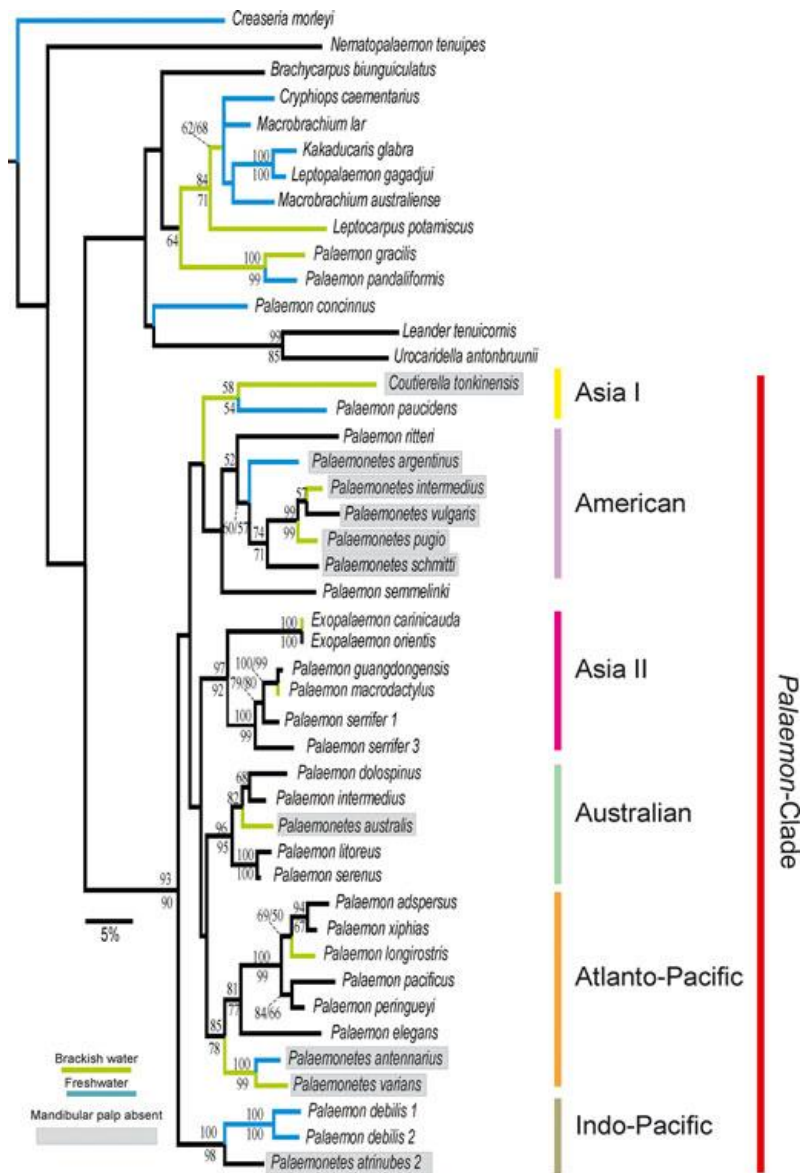


Figura 4. Filograma de Máxima verosimilitud. En azul se muestran los linajes dulceacuícolas, en verde los linajes salobres. En gris se resaltan las especies que carecen de palpo mandibular. Tomado de Ashelby *et al.*, 2012.

Asimismo, las especies dulceacuícolas no se relacionaron entre sí, sino que se agruparon con especies marinas geográficamente cercanas. Lo anterior sugirió múltiples invasiones al ambiente dulceacuícola por ancestros fisiológicamente plásticos en lugar de un solo evento de colonización con especiación posterior, como había sido propuesto por Strenth (1976).

Por su parte, la hipótesis de colonización múltiple fue propuesta también por Botello y Álvarez (2013) a partir de especies de palemónidos de México. En el árbol filogenético recuperado en dicho estudio se muestra a las especies del género *Palaemon* y *Palaemonetes* en un mismo clado, dando soporte a la propuesta de sinonimia de estos géneros realizada por Ashelby *et al.*, (2012), mientras que *Palaemon pandaliformis* queda fuera del clado, mostrando la posible existencia de otro linaje (Figura 5).

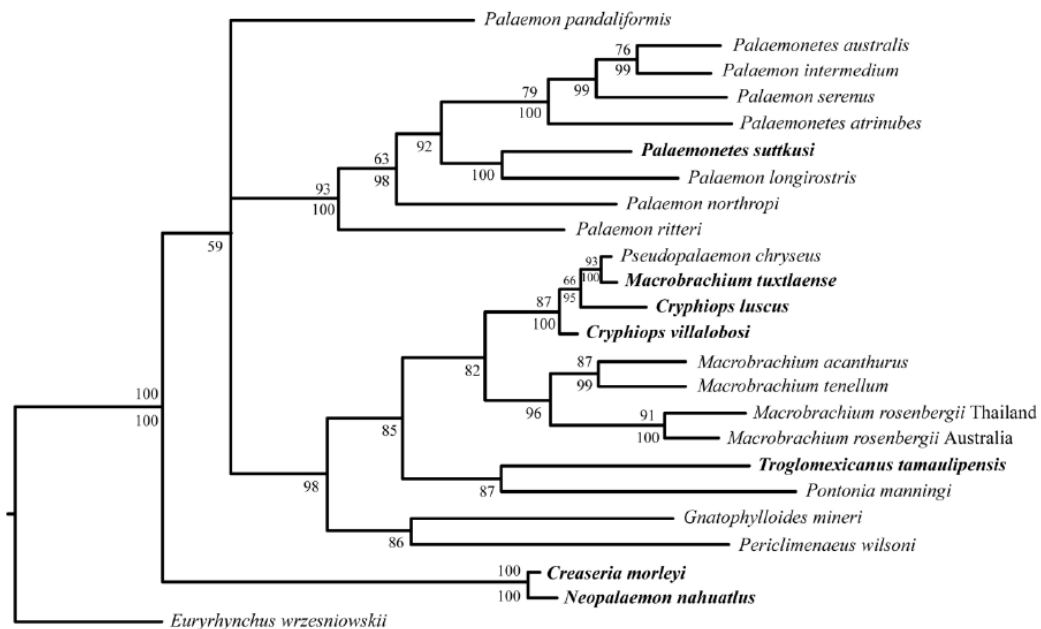


Figura 5. Topología consenso del análisis Bayesiano. En negritas se muestran las especies estrictamente dulceacuícolas. Tomado de Botello y Álvarez, 2013.

Con base en la evidencia mostrada, De Grave y Ashelby, (2013) hacen oficial la sinonimización del género *Palaemon* con los géneros *Palaemonetes*, *Exopalaemon* y *Coutierella*. Con ello, quedó implícita la necesidad de nuevos estudios sistemáticos para establecer las relaciones filogenéticas, analizar la variabilidad morfológica y esclarecer el estatus de las 86 especies contenidas en el género *Palaemon* para una mejor delimitación de este.

Más adelante, Carvalho *et al.*, (2014) analizan a las especies neotropicales sudamericanas *Palaemon ivonicus*, *P. carteri* y *P. yuna*, utilizando el gen 16SrRNA. En este estudio, revisan caracteres morfológicos diagnósticos a nivel de género y Familia, así como caracteres poco explorados como la proyección y espina anterolateral del primer segmento antenular, forma del rostro y el tamaño del apéndice masculino. Con base en sus resultados, sugieren que estas tres especies podrían estar relacionadas filogenéticamente con *P. gracilis*, *P. hancocki* y *P. pandaliformis*, y que en conjunto integrarían otro clado de *Palaemon* distinto al de *Palaemon sensu stricto* obtenido por Ashelby *et al.*, (2012) (Figura 6).

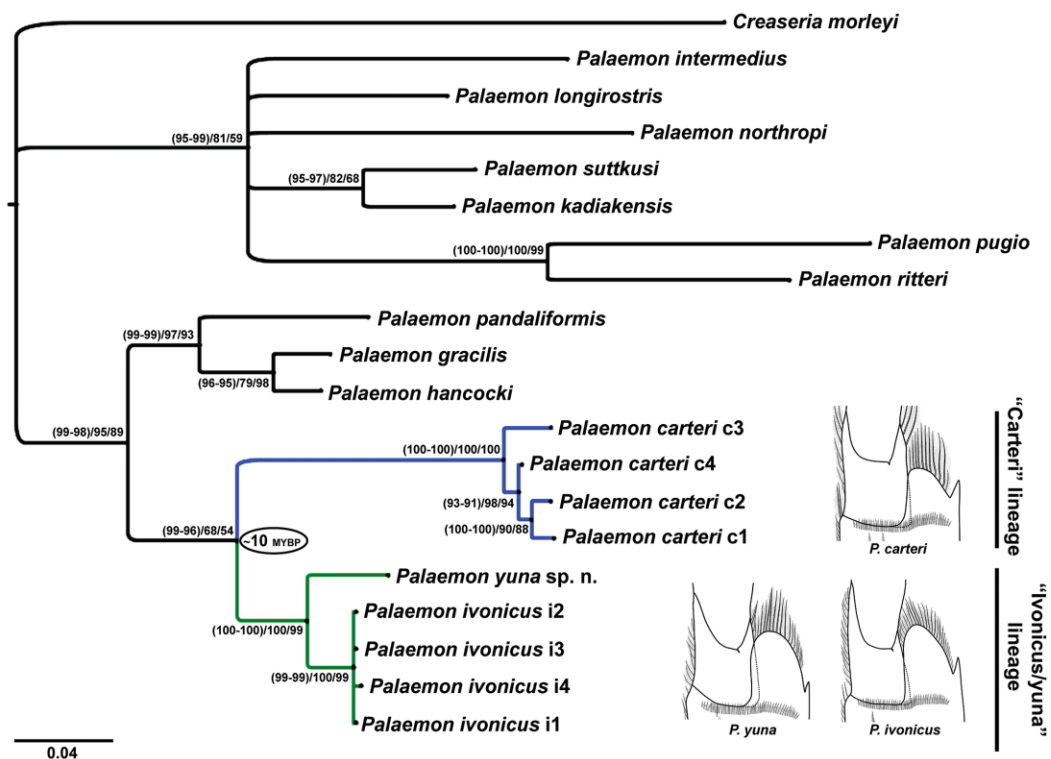
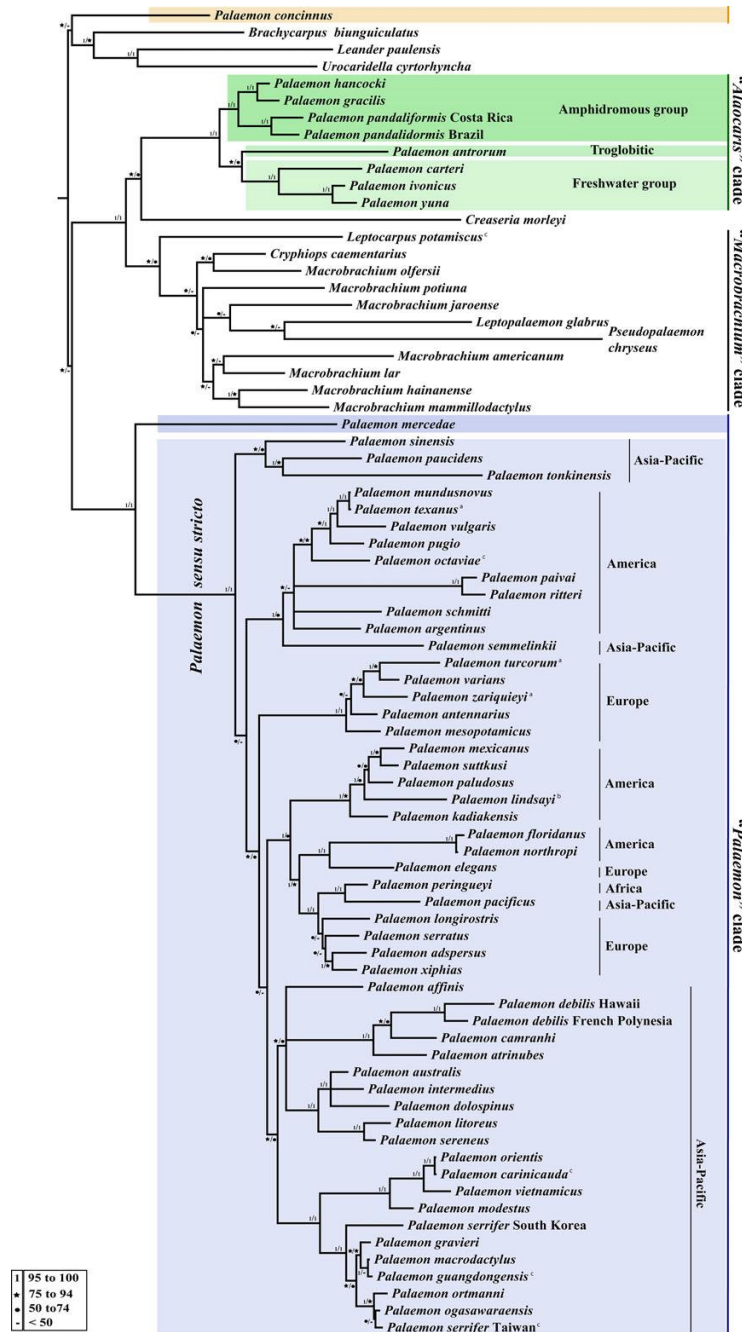


Figura 6. Árbol consenso del análisis Bayesiano y de Máxima verosimilitud. Tomado de Carvalho *et al.*, 2014.

El estudio más reciente sobre la sistemática del género fue realizado por Carvalho *et al.*, (2017). Utilizando secuencias parciales de los genes 16S rRNA, histona H3 y 18SrRNA de 60 especies de *Palaemon* y analizando algunos caracteres morfológicos, concluyeron que el género *Palaemon* no es un género monofilético, contrario a lo sugerido por el análisis cladístico realizado por Pereira (1997). Denotaron la necesidad de cambios

en la clasificación del grupo, entre ellos el establecimiento de dos nuevos géneros para alojar a las especies *Palaemon concinnus* y *Palaemon mercedae* y la revalidación del subgénero *Alaocaris* (Holthuis, 1949) como género, para contener a la especie *Palaemon antrorum* y posiblemente a las especies de *Palaemon* neotropicales sudamericanas, con base en los datos morfológicos y moleculares. También proponen la re-evaluación de



caracteres morfológicos para la delimitación del género *Palaemon* ya que los actuales pudieran ser plesiomórficos u homoplásicos. Por otra parte, identificaron tres linajes distintos de *Palaemon* y cuatro grupos morfológicos (*Palaemon concinnus*, clado *Alaocaris*, *Palaemon mercedae* y clado *Palaemon sensu stricto*) mediante la mandíbula izquierda, la proyección anterolateral del primer segmento antenular, la punta del telson, el epipodito del primer maxilípodo y el apéndice interno. Asimismo, el patrón geográfico obtenido en la filogenia propuesta por Carvalho *et al.*, (2017), indica que la colonización de Europa y América ocurrió en repetidas ocasiones provenientes de especies en su mayoría de la región Asia-Pacífico (Figura 7).

Figura 7. Árbol consenso de análisis Bayesiano y Máxima verosimilitud. Tomado de Carvalho *et al.*, 2016.

Calibración de filogenias: Reloj molecular

Años atrás, la única fuente de estimación de tiempo evolutivo era el registro fósil, sin embargo, en 1962 Emile Zuckerkandl y Linus Pauling desarrollaron la técnica del reloj molecular (Ho y Duchene, 2014). El reloj molecular (*molecular clock*) es una técnica utilizada para estimar la escala evolutiva de tiempo de la divergencia entre especies mediante datos genéticos (Ho y Duchene, 2014; Bromham *et al.*, 2017). Inicialmente, dicha técnica, asumía una tasa de cambio homogénea entre los taxa, y estaba sustentada rigurosamente en la teoría neutral de la evolución molecular propuesta por Kimura (1968), sin embargo, distintos estudios de diferentes taxa demostraron una heterogeneidad de tasas de mutación entre linajes, lo cual implicó un desarrollo metodológico de distintos tipos de relojes moleculares (Bromham *et al.*, 2017). Entre los modelos de relojes más comunes se encuentran el reloj estricto, el más simple, que asume una tasa de evolución (sustituciones por sitio por millón de años) constante en toda la filogenia (Figura 8); el reloj local con una tasa evolutiva discreta para grupos de especies cercanas; el reloj relajado correlacionado, que mantiene una frecuencia distinta a lo largo de cada rama que se correlaciona con la tasa a lo largo de su rama principal; y el reloj relajado no correlacionado, con un tasa distinta a lo largo de cada rama a partir de una distribución de probabilidad elegida (Bromham *et al.*, 2017).

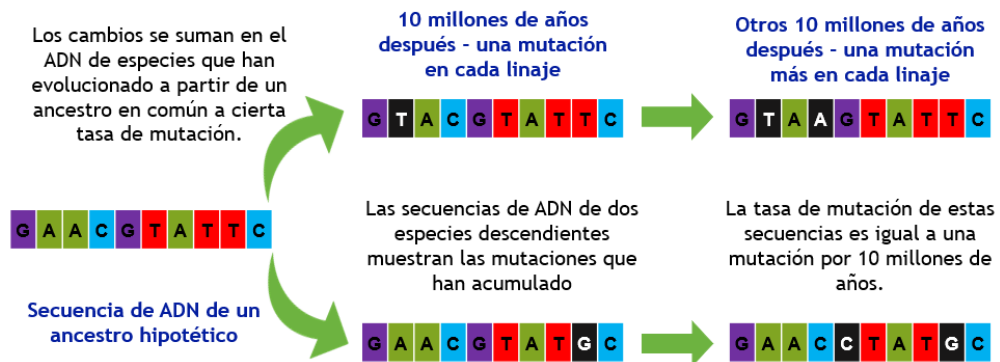


Figura 8. Conceptualización del reloj molecular. Tomado y modificado de https://evolution.berkeley.edu/evolibrary/article/moleclocks_01

De acuerdo con Sauquet (2013), la implementación de un análisis de reloj molecular consta de 5 pasos principales: la conformación del alineamiento; una calibración procedente del registro fósil, calibración secundaria a partir de estimaciones publicadas con datos moleculares y/o calibración de acuerdo con eventos biogeográficos; selección del tipo de reloj molecular a emplear; la tasa de variación de los genes o linajes y el análisis e interpretación de resultados.

Acorde con el registro fósil reportado por la Geological Society of America, (1969) el origen del infraorden Caridea ocurrió durante el Jurásico temprano (~201.3-182.7 Ma), mientras que representantes fósiles de la Familia Palaemonidae en Europa y América del Sur se encuentran datados a principios del Terciario (~66-23Ma) (Moore, 1969). Asimismo, algunas formas de “*Palaemon*” se encuentran en impresiones en rocas cuya edad es estimada a partir del Cretácico tardío (~100.5-66 Ma) mientras que el género *Palaemon* propiamente, se reporta a partir del Terciario temprano (~66-23Ma) (Moore, 1969).

Por otro lado, Pasini y Garassino, (2017) describen a la especie *Palaemon monsdamarum* encontrada en Italia y datada en el Mioceno tardío (~11.6-5.3 Ma), mientras que el registro más reciente del género es la especie *Palaemon aestuarius* encontrada en el Estado de Chiapas, preservada en ámbar, con una antigüedad de aproximadamente 22.8 millones de años, lo cual sugiere la presencia del género en México al menos desde el Mioceno temprano (~23-16 Ma) (Diu *et al.*, 2019).

En cuanto a calibraciones secundarias, Schubart *et al.*, (2000) estima para algunos decápodos una tasa de sustitución de 0.6%-0.9% por millón de años (PMA) para el gen 16SrRNA, mientras que Pedraza *et al.*, (2012) utiliza una tasa de sustitución reportada para cangrejos brachyuros, de 0.23%-1.1% PMA para datar la filogenia del género *Cambarellus* (Decapoda, Cambaridae) con el mismo gen. Por otra parte, Carvalho *et al.*, (2014) estiman la divergencia entre *Palaemon carteri* y el linaje *P. ivonicus/P yuna* hace aproximadamente 10 millones de años (~5.5-14.3 Ma aplicando un reloj relajado y ~8.2-14.0 Ma con reloj estricto), durante el Mioceno asumiendo una tasa de sustitución de 0.83% PMA, asociando esta divergencia entre linajes a la incursión marina y posterior

colonización de distintos ambientes en la región del Amazonas durante el Mioceno medio (~16.0-11.6 Ma) y el Mioceno tardío (~11.6-5.3 Ma).

Por otra parte, la calibración biogeográfica propuesta para algunas especies del género *Palaemon* es sugerida por Carvalho *et al.*, (datos no publicados), quienes estiman que la separación de las especies hermanas *P. ritteri* y *P. paivai* ocurrió hace aproximadamente 3 millones de años a partir del cierre del istmo de Panamá, como ha sido reportado para otros carideos (Knowlton y Weigt, 1998; Hurt *et al.*, 2009).

JUSTIFICACIÓN

Para abordar el estudio de distintos grupos biológicos, desde cualquier enfoque, incluyendo el estudio de los procesos que dieron origen al grupo y a la conformación de la distribución actual, se considera necesario establecer primero una hipótesis filogenética.

Estudios moleculares recientes muestran inconsistencias con la clasificación actual de camarones palemónidos ya que se considera que está basada en caracteres morfológicos homoplásicos que no reflejan las relaciones evolutivas entre los taxa (Pereira, 1997). Al respecto, se han realizado aproximaciones a la conformación filogenética del género *Palaemon* con base en datos moleculares que muestran la formación de distintos grupos correspondientes a regiones geográficas (Ashelby *et al.*, 2012; Carvalho *et al.*, 2017), en donde las especies del continente americano se encuentran distribuidas en distintos clados relacionados a especies europeas y del Indo-Pacífico, lo cual sugiere la posible existencia de distintos linajes presentes en América y la parafilia del género. Lo anterior hace evidente la necesidad de una re-evaluación de caracteres morfológicos, así como nuevas propuestas de clasificación sistemática (Ashelby *et al.*, 2012). Para ello se ha propuesto a la sistemática cladística como el mejor método para inferir la filogenia de los taxa.

Por otro lado, la incorporación de herramientas moleculares a estudios sistemáticos ha permitido entre otras cosas, el reconocimiento de linajes y la estimación del tiempo en que ocurrieron los procesos de divergencia en una filogenia. En conjunto, ambos métodos (morfológicos y moleculares) permitirán la generación de propuestas de clasificación estables para el género *Palaemon* con base en un marco evolutivo con mayor congruencia.

HIPÓTESIS

Las especies del género *Palaemon* que se distribuyen en América provienen de distintos linajes soportados por caracteres morfológicos sinapomórficos y ADN mitocondrial.

OBJETIVO GENERAL

Analizar las relaciones filogenéticas de las especies del género *Palaemon* distribuidas en América.

Objetivos específicos

1. Inferir la relación filogenética de las especies de *Palaemon* distribuidas en América mediante metodología cladística morfológica y molecular.
2. Determinar los caracteres de peso evolutivo que sustenten las relaciones filogenéticas del género *Palaemon* distribuidas en América.
3. Trazar la historia evolutiva de los caracteres mediante un mapeo estocástico.
4. Estimar el tiempo de divergencia de las especies de *Palaemon* en América, mediante un análisis de reloj molecular.
5. Inferir los eventos de cladogénesis mediante la reconstrucción de áreas ancestrales.

MATERIAL Y MÉTODO

Análisis cladístico-morfológico

Para la realización del análisis cladístico morfológico se siguieron los pasos de Kitching *et al.*, (1998) y Morrone (2000) descritos a continuación:

Delimitación del grupo interno (ingroup)

El grupo interno se conformó por tres grupos de especies de *Palaemon sensu lato*:

Grupo 1. Se incluyó a las 28 especies del género *Palaemon* distribuidas en el continente americano, exceptuando a la especie exótica invasora *P. macrodactylus* (Rathbun, 1902), nativa del Mar de China, Mar de Japón y la costa Pacífica de Japón, dispersada mundialmente incluyendo el continente americano (De Grave y Ashelby, 2013).

Grupo 2. Para analizar la posición de las especies de *Palaemon* del continente americano con respecto a especies de otras regiones, se incluyó la información de 17 especies de *Palaemon* representantes de cada clado reportado en la filogenia reportada por Carvalho *et al.*, (2017) cuyas secuencias del gen 16SrRNA estuvieran disponibles, ya sea generadas en este estudio o depositadas en la base de datos de Genbank.

Grupo 3. Se incluyó además de las especies de los grupos 1 y 2, ocho especies más del género *Palaemon* que no cuentan con secuencias nucleotídicas reportadas aún.

Se revisó morfológicamente a 17 de las 28 especies que conforman el grupo interno, procedentes de las colecciones biológicas: Colección Carcinológica FCB-UANL, Colección Nacional de Crustáceos IB-UNAM, Colección de Crustáceos de Yucatán y material procedente del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Mar del Plata, Argentina (Tabla 1).

La observación de ejemplares se llevó a cabo utilizando un microscopio estereoscópico OLYMPUS SZX12. Para los caracteres que requirieron ser medidos se utilizó un ocular graduado. Para las especies cuyo material biológico no fue posible conseguir, se realizó una búsqueda exhaustiva de literatura, que incluyó descripciones originales, claves taxonómicas, artículos e ilustraciones científicas para determinar los

estados de caracter presentes. Los caracteres analizados se presentan en el apartado de resultados.

Tabla 1. Material examinado del género *Palaemon* y grupo externo.

Colección de referencia	Especie	Material examinado
Colección Carcinológica FCB-UANL	<i>P. antrorum</i>	FCB-C17-00000 s/n
		FCB-C17-07142 Rancho Nayarit (canal) Guayalejo, Tamaulipas, México. 22° 58' 66"N, 99° 08' 50"W, 1 ♂
		FCB-C17-07143 Río Frío, poblado “La Florida” (balneario), Tamaulipas, México. 22° 59' 33.1"N, 99° 08' 38.1"W, 1 ♂
	<i>P. hobbsi</i>	FCB-C17-07144 Río Nacimiento, Tamaulipas, México. 22° 43' 6.66"N, 98° 59' 11.22"W, 2 ♂
		FCB-C17-07145 Río Frío, poblado “La Florida” (balneario), Tamaulipas, México. 22° 59' 33.1"N, 99° 08' 38.1"W, 7 ♀
		FCB-C17-07148 Río Nacimiento, Tamaulipas, México. 22° 43' 5.2"N, 98° 59' 10.6"W, 9 ♀
	<i>P. kadiakensis</i>	FCB-C17-05531 Presa M.R. Gómez, Tamaulipas, México. ° ' "N, ° ' "W, 12 ♂ 8 ♀
		UANL-119 La Media Luna, Río Verde, San Luis Potosí, México. 10 ♂ 3 ♀
	<i>P. lindsayi</i>	FCB-C17-07135 La Media Luna (balneario) a la izquierda del muelle, San Luis Potosí, México. 21° 51' 41.6"N, 100° 01' 39"W 4 ♀
		FCB-C17-07139 Ejido Palomas, km 5 del entronque a “El Capulín”, San Luis Potosí, México. 21° 50' 41.4"N, 99° 59' 33.78"W, 3 ♂
		FCB-C17-07149 Río Nacimiento, 24km al W de Cd. Valles, rumbo a municipio de Río Verde, Aquismón, San Luis Potosí, México. 21° 58' 30.36"N, 99° 11' 28.08"W, 3 ♀
	<i>P. mexicanus</i>	FCB-C17-07151 Río Nacimiento, Ciudad Valles, San Luis Potosí, México. 21° 58' 31.3"N, 99° 11' 28.3"W, 1 ♀
		FCB-C17-07154 Río Coy, Ciudad Valles, San Luis Potosí, México. 2 ♀
		FCB-C17-07156 (57) Río Nacimiento, Ciudad Valles, San Luis Potosí, México. 21° 58' 31.3"N, 99° 11' 28.3"W, 4 (32) ♂ 10 ♀
	<i>P. mundusnovus</i>	FCB-C17-00000 s/n
	<i>P. paludosus</i>	FCB-C17-05530 Río Salado, Monterrey, Nuevo León, México. 7 ♂ 13 ♀
	<i>P. pugio</i>	FCB-C17-00000 s/n

<i>P. suttkusi</i>	FCB-C17-07114 (16) Poza Churince, Cuatro Ciénegas, Coahuila, México. 26° 50' 24.56"N, 102° 08' 2.04"W, 20♀
<i>P. vulgaris</i>	FCB-C17-00000 s/n
<i>P. carteri</i>	CNCR-28687 Puerto Rico, Antillas 2♂
<i>P. gracilis</i>	CNCR-1353 Boca de Chametla, Escuinapa, Sinaloa, México. 22° 51' 2.2752"N, 105° 57' 18.7338"W, 2♂ 3♀
<i>P. ivonicus</i>	CNCR-28686 (Puerto Rico) 1♀ 2NS
<i>P. northropi</i>	CNCR-9810 Chemuyil (entre Tulum y Puerto Morelos), Solidaridad, Quintana Roo, México. 20° 20' 37.7988"N, 87° 21' 39.099"W. CNCR-28664 (Brasil) 2♂ 5♀
<i>P. pandaliformis</i>	CNCR-28666 (Brasil) CNCR-291 Bahía de los Muertos, La Paz, Baja California Sur, México. 23° 54' 38.9988"N, 108° 10' 20.9994"W, 2 (24) ♂ 12 (15) ♀ CNCR- 4163, CNCR- 4164 Isla San Esteban, Golfo de California, Baja California Sur, México. 28° 44' 9.9996"N, 111° 24' 0"W, 1 ♀ 2 ♂ CNCR- 4165 Isla Tiburón, Golfo de California, Sonora, México. 28° 47' 30.0012"N, 112° 42' 29.9982"W, 2♂ 6♀ CNCR- 4166 Isla Salsipuedes, Golfo de California, Baja California, México. 28° 44' 30.0006"N, 111° 1' 0.0006"W, 1♀ CNCR- 4562 Isla San Esteban, Golfo de California, Baja California Sur, México. 28° 44' 9.9996"N, 111° 24' 0"W, (2) ♂ 1(2) ♀ CNCR- 4564 Golfo de California, Baja California, México. 28° 44' 30.0006"N, 111° 1' 0.0006"W, 5♀
<i>P. ritteri</i>	CNCR- 4580 Isla las Animas, Golfo de California, Baja California, México. 28° 42' 10.0002"N, 1♂ 3♀ CNCR- 4604 Isla Ángel de la Guarda (punta sur), Golfo de California, Baja California, México. 29° 16' 59.9982"N, 113° 20' 59.9994"W, 6♂ 10♀ CNCR- 4629 Isla Tiburón (punta norte), Golfo de California, Sonora, México. 29° 15' 0"N, 112° 12' 0"W, 1♀ CNCR- 29208 Bahía de Kino, Golfo de California, Sonora, México. 28° 45' 43.44"N, 111° 56' 28.30"W, 1♂ CNCR- 29210 La Choya, Puerto Peñasco 31° 20' 24.1974"N 113° 38' 9.6822"W, 4♂
<i>Procaris ascensionis</i>	CNCR- 27163 Shelly Beach, Ascension Island; 7°59'S 14°23'W, 1 NS
<i>Procaris mexicana</i>	CNCR- 24871 Isla Cozumel, Quintana Roo, México. 20° 32' 39.0012"N 86° 48' 20.9988"W, (12) 2♂ (17) ♀

		CNCR- 27776 Cenote aerolito, Cozumel, Quintana Roo, México. 1♂
Colección de Crustáceos de Yucatán	<i>P. mundusnovus</i>	YUC-CC-255-11-000365 La Bocana, Sisal, Hunucmá, Yucatán, México. 21°13'48"N, 89°52'56"W, 1♂2♀ (7)
		YUC-CC-255-11-000371 Chelem, Progreso, Yucatán, México, 21°15'15"N, 89°43'38"W 1♂
		YUC-CC-255-11-000378 Chelem, Progreso, Yucatán, México, 21°14'34"N, 89°46'18"W, 4♀
		YUC-CC-255-11-000380 Chelem, Progreso, Yucatán, México, 21°14'58"N, 89°46'22"W, 1♀
		YUC-CC-255-11-000382 Chelem, Progreso, Yucatán, México. 21°14'52"N, 89°46'26"W, 2♀
		YUC-CC-255-11-000666 1♀
	<i>P. pugio</i>	YUC-CC-255-11-000871 Near Lumcon Station, Luisiana, Estados Unidos de America. 29°5'10.08"N, 90°13'20.96"W, 6♀ 4♂
		YUC-CC-255-11-001745 Borde de la Plataforma, Dzilam de Bravo, Yucatán, México. 23°8'57"N, 87°8'34.38"W, 1♂
	<i>Pontonia mexicana</i>	YUC-CC-255-11-000385 Xcalak, Othon P. Blanco, Quintana Roo, México. 18°16'20.34"N, 87°50'3.97"W, 3♀
	IICyM*	<i>P. argentinus</i>

*Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Universidad Mar del Plata, Argentina

Selección del grupo externo (outgroup)

Debido a que varios géneros dentro del Infraorden Caridea y la Familia Palaemonidae presentan controversias sistemáticas, el grupo externo estuvo constituido por la especie *Procaris ascensionis*, propuesta como grupo hermano de los carideos (Bracken *et al.*, 2009) perteneciente a la familia Procarididae (Figura 9). Sólo para el grupo 3 se incluyó también como grupo externo a la especie troglobia *Calathaemon holthuisi*, anteriormente perteneciente al género *Palaemonetes*. Asimismo, para los tres grupos se incluyó un ancestro hipotético cuyos caracteres fueron definidos en su totalidad como plesiomórficos con la finalidad de enraizar el cladograma final.

La observación de ejemplares pertenecientes al grupo externo, también se llevó a cabo utilizando un microscopio estereoscópico OLYMPUS SZX12. La revisión morfológica y la búsqueda de literatura respecto al grupo externo, se realizó bajo las mismas especificaciones que para el grupo interno. Los caracteres analizados se presentan en el apartado de resultados.

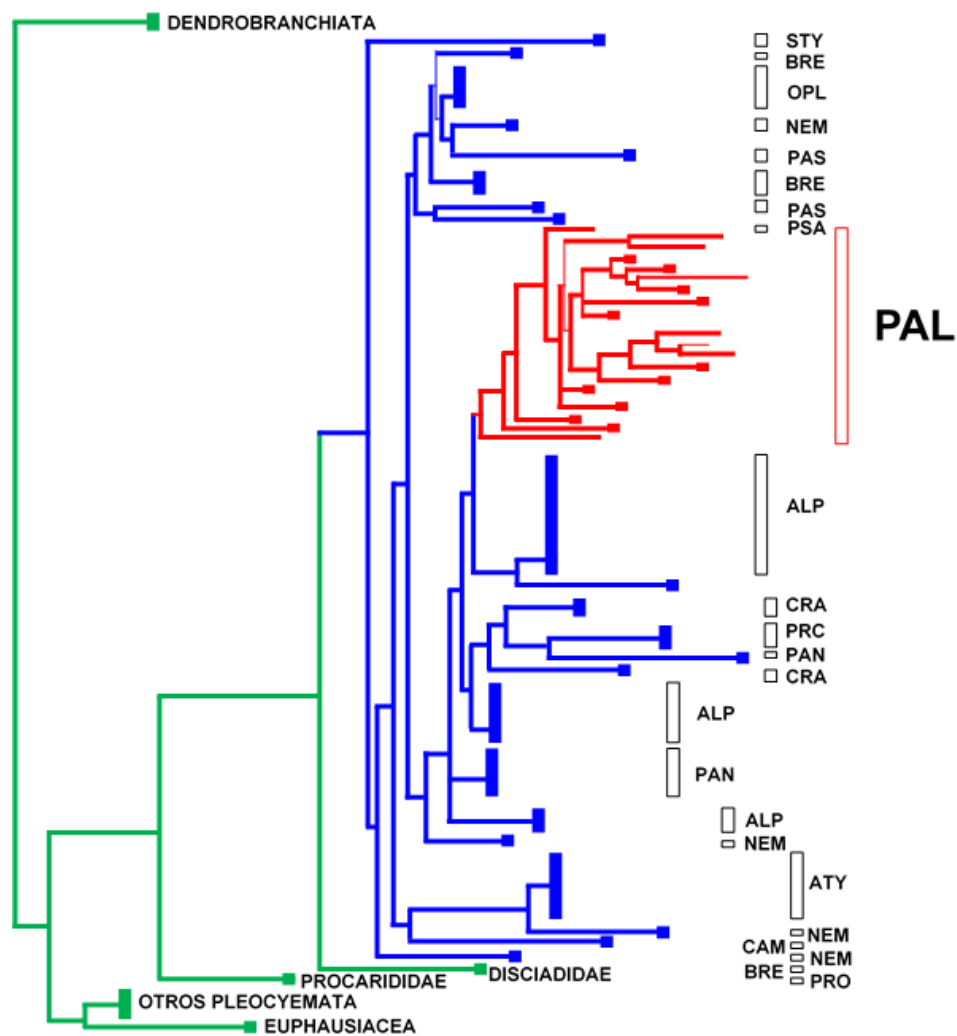


Figura 9. Posición filogenética de la Familia Palaemonidae con respecto al infraorden Caridea y grupo externo utilizado en este estudio. Infraorden Caridea (azul), Familia Palaemonidae (rojo), Familia Procarididae (verde). Superfamilias (barras blancas): STY = Styloclastoidea, BRE = Bresilioidea, OPL = Oplophoroidea, NEM = Nematocarcinoidea, PAS = Pasiphaeoidea, PSA = Psalidopodoidea PAL = Palaemonoidea, ALP = Alpheoidea, CRA = Crangonoidea, PRC = Processoidea, PAN = Pandaloidea, CAM = Campylonotoidea, ATY = Atyoidea, PRO = Procaridoidea. (Modificado de Bracken *et al.*, 2009).

Caracteres morfológicos

Los caracteres morfológicos seleccionados fueron caracteres diagnósticos, cualitativos y discretos, incluyendo algunos caracteres analizados por Pereira, (1997) y Carvalho *et al.*, (2017). El proceso de reconstrucción filogenética se realizó asumiendo que cada caracter es independiente y no se relaciona con otro. Por tal motivo, características morfométricas (cuantitativas) con distribución continua fueron descartadas, o bien, fueron codificadas como cualitativas, por ejemplo, para el caracter “número de huevecillos”, se establecieron rangos en el número total de huevecillos reportados u observados para cada especie y se asignó el estado de caracter “pocos” para los individuos que tuvieran de 5 a 85 huevecillos y “muchos” para individuos con huevecillos a partir de 160 y hasta 486, según el valor máximo reportado u observado. Asimismo, se emplearon características con al menos 2 estados de caracter, siendo la codificación más simple los estados binarios como “presente” y “ausente”.

La matriz de caracteres final fue construida utilizando el software MESQUITE v3.6. e incluyó 133 caracteres morfológicos de organismos adultos y 4 caracteres relacionados al tipo de desarrollo y morfología larval. Los caracteres fueron agrupados por región corporal, tal como se muestra en la Figura 10.

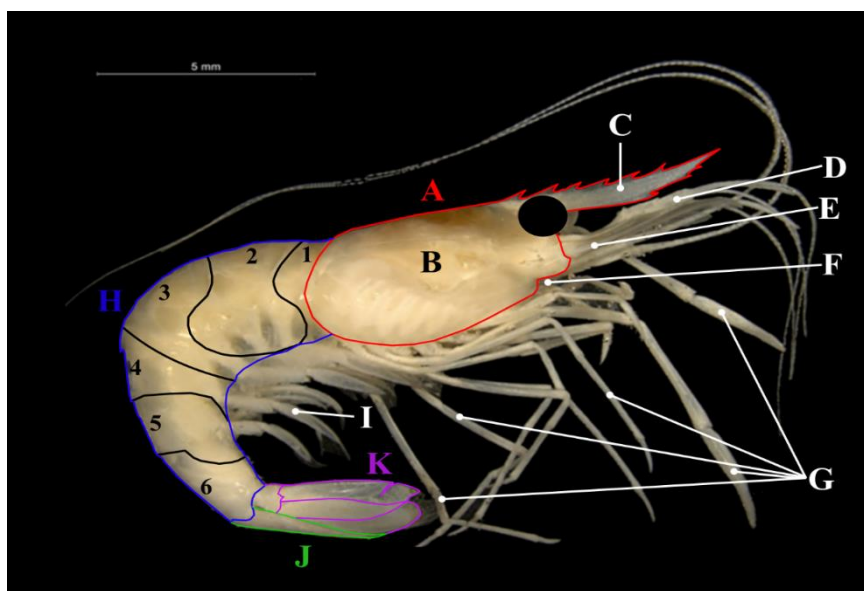


Figura 10. Regiones corporales analizadas. A) cefalotórax, B) caparazón, C) rostro, D) anténula, E) escafocerito, F) aparato bucal, G) pereiópodos, H) pleón, I) pleópodos, J) telson, K) urópodos.

Posteriormente, los caracteres que resultaron de mayor importancia en la conformación de clados fueron fotografiados a través de microscopía electrónica de barrido en el Instituto de Biología-UNAM. Para ello, cada pieza fue disectada y colocada cuidadosamente en un porta muestra de aluminio previamente preparado con cinta de cobre adhesiva. Para evitar el resquebrajamiento de las piezas, por su naturaleza quitinosa, éstas no fueron sometidas a ningún tratamiento de deshidratación, sólo fueron secadas a temperatura ambiente. Por último, las muestras fueron recubiertas de oro y observadas en un microscopio electrónico Hitachi Stereoscan modelo S-2469N SEM (Hitachi Ltd., Tokyo, Japan) para la toma de fotografía.

Por otra parte, se designó para cada especie la afinidad ecológica, resultando en 5 categorías: marino, estuarino, estuarino-dulceacuícola, dulceacuícola y troglobio, sin embargo, esta característica no fue incluida en el análisis final para evitar agrupamientos *a priori* de las especies debido al hábitat.

Codificación de caracteres

La codificación de los estados de caracter se realizó en el software MESQUITE v3.6., asignando un valor a cada característica, de acuerdo con la clasificación de plesiomórfico (0) (estado ancestral), apomórfico (1) (estado derivado), o más estados de caracter derivados encontrados. Esta codificación fue realizada principalmente con base en la comparación de estructuras homólogas con el grupo externo o mediante el criterio ontogenético, en el cual se asume que los estados de caracter mostrados en las primeras etapas del desarrollo de los organismos son los ancestrales. Asimismo, el ordenamiento en los valores codificados se realizó de acuerdo con las distintas categorías de caracter mencionados por Morrone (2000):

Caracteres binarios. Cuando sólo se presentaron dos estados de caracter, Por ejemplo: presencia, ausencia.

Multiestado aditivo (Ordenado). (0,1,2,3...) La codificación bajo este criterio fue arbitraria, cuando se observaba un desarrollo gradual en los caracteres, de un estado de complejidad menor a uno mayor o viceversa. Por ejemplo: segmentos del palpo mandibular: uno, dos, tres.

Multiestado no aditivo (Desordenado). Este tipo de caracter resultó el de mayor frecuencia ya que se carece de datos que sustenten un orden jerárquico evolutivo para cada caracter.

Los estados polimórficos, es decir, casos en que los individuos dentro de una misma especie presentaron más de un estado de caracter, se codificaron utilizando el criterio de Morrone (2000) de acuerdo con Wiens, (1995) y Yeates, (1995) para estados polimórficos:

1. Criterio polimórfico: Cuando se observaban distintos estados a la vez con frecuencia de ocurrencia similar en ejemplares revisados o bien cuando en la literatura se mencionaba un estado de caracter distinto al observado en nuestro material.

2. Criterio de ocurrencia del estado apomórfico: Si dentro del material revisado perteneciente a una especie se encuentra al menos un individuo que posea un estado apomórfico, ese será el estado que se le asignará a dicha especie, no importando la frecuencia de observación de otros estados derivados.

3. Criterio de mayoría: A diferencia del criterio anterior, se codificará el estado de caracter que tenga la mayor frecuencia de ocurrencia en los individuos de la especie.

4. Criterio escalado: Se codifica la condición polimórfica como un estado intermedio (Por ejemplo: '0' para el estado plesiomórfico, '1' para el polimórfico y '2' para el apomórfico).

Por último, como se mencionó anteriormente, los caracteres continuos fueron transformados a caracteres discretos mediante el establecimiento de rangos formados arbitrariamente con base a los valores máximos y mínimos encontrados para una característica dada.

Construcción de cladogramas

Para la construcción de cladogramas se seleccionaron tres matrices de caracteres para realizar los análisis, cuya diferencia fue el número de especies del grupo interno incluidas: matriz 1, conformada sólo con especies de América; matriz 2, conformada sólo

con especies que cuentan con información molecular (gen 16SrRNA), ya sea generada en este estudio o referenciada en el estudio de Carvalho, *et al.*, (2017) y matriz 3, conformada por representantes de varias regiones geográficas, sin importar la disponibilidad de datos moleculares. Además del grupo interno, cada matriz estuvo constituida por un ancestro hipotético + grupo externo.

A continuación, cada matriz fue revisada en Winclada v.1.61. para eliminar caracteres no informativos, quedando conformadas de la siguiente manera: matriz 1, 30 taxa y 100 caracteres informativos, matriz 2, 47 taxa y 105 caracteres informativos, matriz 3, 56 taxa y 106 caracteres informativos. Para el análisis final, todos los caracteres fueron clasificados como no aditivos (no ordenados), debido a que se carece de literatura que sustente una polaridad *a priori*.

Para generar una primera aproximación a la filogenia del grupo, se llevó a cabo un análisis de clusters bajo el método UPGMA mediante el software MESQUITE v3.6. El cálculo se realizó partir de la distancia no corregida para cada matriz, reteniendo un máximo de 100 árboles durante el análisis, para obtener un árbol final (fenograma) con la menor distancia entre los caracteres.

Posteriormente, se realizó un análisis de Máxima Parsimonia para cada matriz de caracteres en el software TNT v1.5. El análisis se llevó a cabo mediante una búsqueda tradicional, indicando árboles de Wagner como inicio con 1000 replicaciones. Los árboles de Wagner indican un evento o paso evolutivo de forma ordenada (Vinuesa, 2007 material electrónico), es decir, dado tres estados de carácter 0, 1 y 2 el cambio de 0 a 2 indicaría 2 pasos (De Luna *et al.*, 2005). Se seleccionó el algoritmo Tree bisection reconnection (TBR), mientras que el número de árboles guardados por replicación fue fijado en 100. A partir de los árboles almacenados se calcularon los valores de soporte de Bremer, fijando en 100 pasos el número de retención de árboles subóptimos. El índice de Bremer mide la diferencia de pasos entre el árbol más corto en que un clado no se recupera y el árbol más corto. El valor mínimo es de 1 y sólo los clados que aparezcan en todos los árboles más cortos tendrán un valor > 0 . Después, se calculó un árbol de consenso estricto y a partir de este último árbol fueron calculados los valores de soporte de Bootstrap mediante el *resampling* de la matriz de caracteres, con 1000 replicaciones.

Cuantificación de homoplasia

El grado de homoplasia del cladograma consenso y de cada caracter, fue cuantificado mediante los índices de consistencia y retención con el software TNT v1.5. utilizando el comando “wstats.run”. Asimismo, la longitud del árbol y de cada caracter fue calculado bajo el mismo comando.

De acuerdo con Morrone (2000) dichos índices consisten en:

Índice de consistencia (*ic*): cuantifica la homoplasia relativa para cada caracter y para la totalidad del cladograma. Se calcula dividiendo el número de pasos esperados (dado el número de estados del caracter) entre el número real de pasos (Kluge y Farris, 1969):

$$ic = m / s$$

donde *m* es la cantidad mínima de cambios para el caracter (igual al número de estados menos 1) y *s* es el número real de pasos en el cladograma.

El índice de consistencia IC incluye la longitud del cladograma, definida como el número de pasos evolutivos necesarios para sustentar las relaciones genealógicas de los taxa, mediante la fórmula:

$$IC = M / S$$

donde *M* es la sumatoria de las cantidades mínimas de cambios para todos los caracteres y *S* es la longitud del cladograma.

Índice de retención (*ir*): cuantifica la homoplasia observada en función de la homoplasia posible (Farris, 1989; Siebert, 1992), para cada caracter y para la totalidad del cladograma. Se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$ir = (g - s) / (g - m)$$

donde *g* es la mayor cantidad posible de cambios que podría tener el caracter en el cladograma, *m* es la cantidad mínima de cambios (igual al número de estados menos 1) y *s* es el número real de pasos.

La fórmula del índice de retención IR incluyendo la longitud del cladograma es la siguiente:

$$IR = (G - S) / (G - M)$$

donde **G** es sumatoria de las mayores cantidades posibles de cambios que podrían tener los caracteres en el cladograma, **M** es la sumatoria de las cantidades mínimas de cambios para todos los caracteres y **S** es la longitud del cladograma.

Así, entre más cercano sea el IC e IR a 1, significa un ajuste mejor de los caracteres en el cladograma (Morrone, 2000).

Longitud (l): Se refiere al número de pasos necesarios para sustentar una filogenia dada (Camin y Sokal, 1965; Morrone, 2000). Entre menor número de homoplasias se presenten, menor número de pasos habrá y más parsimonioso será el cladograma, con un mejor ajuste de caracteres.

La topología obtenida en el cladograma final fue comparada con los árboles filogenéticos reconstruidos a partir de secuencias mitocondriales del gen 16SrRNA.

Mapeo estocástico de caracteres

El mapeo estocástico de los caracteres simula historias precisas de la evolución de un carácter tanto en los nodos del árbol como en cada punto a lo largo de las ramas, de una manera consistente con las probabilidades de un modelo y los estados ancestrales (Nielsen, 2002; Huelsenbeck *et al.*, 2003). Con el objetivo de realizar una detección visual de los caracteres que resultaron menos homoplásicos y que sustentan los clados obtenidos en el análisis de especies de América, se trazó la historia evolutiva de cada uno utilizando el programa Winclada v.1.61., para ello, se seleccionó como criterio de optimización sólo aquellos cambios que no resultaran ambiguos.

Análisis molecular

La extracción de ADN y la amplificación del gen mitocondrial 16SrRNA por medio de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) se llevaron a cabo en el Laboratorio de Ecología Molecular del Departamento de Ecología de la Facultad de Ciencias Biológicas, Unidad “B” de la Universidad Autónoma de Nuevo León.

Extracción, Amplificación y secuenciación

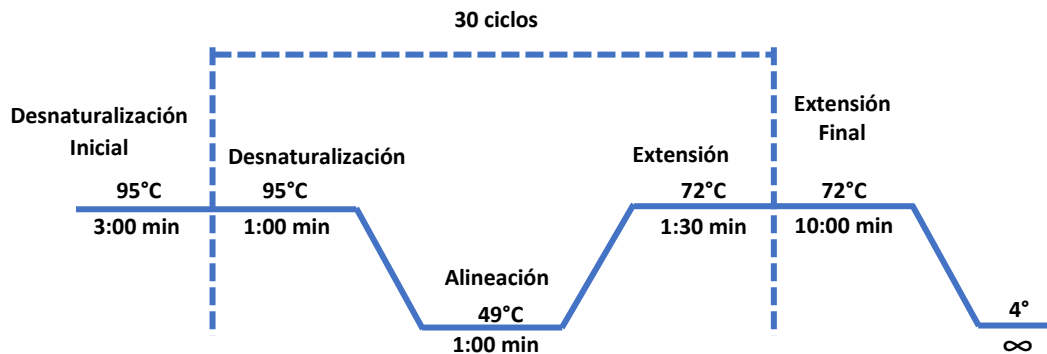
La extracción de ADN fue realizada a partir del músculo abdominal y branquias de ejemplares pertenecientes a alguna colección de referencia, sin embargo, para la mayoría, no fue posible lograr una amplificación exitosa por el estado de preservación, aún así se describe el procedimiento realizado. Para extraer el ADN genómico se utilizó el kit de extracción Gentra Puregene Tissue (Qiagen group) siguiendo el protocolo del fabricante: DNA Purification from Tissue. El ADN genómico obtenido fue cuantificado utilizando un espectrofotómetro NanoDrop® 2000 - Thermo Scientific. La calidad de la extracción se determinó mediante los valores de absorbancia 260/280. Posteriormente, se realizaron diluciones de cada muestra a 20ng/μ.

Para la amplificación de la región mitocondrial 16SrRNA (520pb) se utilizaron los primers 1471: 5' CCTGTTTANCAAAAACAT-3' y 1472: 5' AGATAGAAACCAACCTGG-3' (Crandall y Fitzpatrick, 1996). La concentración de cada reactivo se muestra en la siguiente tabla:

Tabla 2. Concentración de reactivos utilizadas en este estudio

Reactivo	Concentración
	1x
Primers	2ng/μ
Taq	1 U/μl
ADN	2ng/μ
Volúmen final	25 μl

La amplificación se llevó a cabo en un termociclador T100 Thermal Cycler (Biorad) bajo el programa de PCR mostrado a continuación:



Posterior a la amplificación, 20µl de cada producto de PCR y 40 µl de cada primer [10pm/µl] fueron enviados para purificar y secuenciar a la empresa MACROGEN USA CorP. en Maryland, EUA, bajo las condiciones que el laboratorio solicita. Diez muestras fueron secuenciadas en ambos sentidos para verificar la información brindada por los primers, mientras que de las muestras restantes sólo se secuenció el sentido reverse (1472), debido a una mejor resolución.

Análisis de secuencias

Las secuencias obtenidas en el laboratorio fueron editadas utilizando el software Chromas Pro v.2.1.4 (Technelysium Pty, Ltd.). El alineamiento se llevó a cabo en el software MAFFT v.7 (Kato y Standley, 2014), incluyendo secuencias obtenidas de la base de datos de GenBank tanto del grupo interno como del grupo externo (Anexo II). Se realizaron 3 alineamientos distintos: 1) 104 secuencias (90 del grupo interno y 14 del grupo externo, 425pb); 2) 101 secuencias (90 del grupo interno y 11 del grupo externo, 424pb) y 3) 73 secuencias, (59 del grupo interno y 14 del grupo externo, 423pb). Posteriormente, se calculó una matriz de distancia genética para cada alineamiento utilizando el método de distancia *p* en el software MEGA Phylogenetic v.7 (Kumar *et al.*, 2008).

Reconstrucción filogenética

Las relaciones filogenéticas fueron reconstruidas mediante un análisis de Inferencia Bayesiana y Máxima Verosimilitud (ML), en los softwares Mr. Bayes v.3.2 (Ronquist *et al.*, 2012) y RaxML v.8 (Stamatakis, 2014) (portal CIPRES), respectivamente. El mejor modelo evolutivo para nuestros datos fue HKY+I+G, calculado mediante un esquema de sustitución de 3 con un total de 24 alternativas, con base en el criterio de Akaike (AIC) implementado en el software jModelTest v.2.0.2 (Posada, 2008).

El análisis Bayesiano se realizó utilizando el método de Monte Carlo basado en cadenas de Markov (MCMC). Para ello, se evaluaron diez millones de generaciones en dos corridas simultáneas e independientes con cuatro cadenas cada una. Los resultados de búsqueda se guardaron cada 1,000 generaciones. Los análisis se detuvieron una vez que la desviación estándar de la estacionariedad de las frecuencias divididas fue <0.01 . Para descartar y reducir el número de árboles, se estableció un burnin del 25%.

Para el análisis de ML, se utilizó la opción de bootstrap rápido (Stamatakis, *et al.*, 2008), con el número de pseudoreplicas definidas automáticamente por RAxML. El modelo evolutivo utilizado fue GTR + G. El árbol filogenético consenso obtenido se evaluó utilizando el método de majority rule ($>50\%$).

Reloj molecular y reconstrucción de áreas ancestrales

Para el análisis de reloj molecular se utilizaron dos alineamientos, el primero sólo con las especies de América, enraizado con la especie *Procaris ascencionis* (23 secuencias, 464 pb) y el segundo con el set de datos de especies a nivel mundial (73 secuencias, 423pb) con grupos externos de los géneros *Procaris*, *Macrobrachium*, *Leander*, *Brachycarpus* y *Creaseria*. El análisis se llevó a cabo en el software BEAST v1.8.4, para el cual se generó un archivo inicial en el software BEAUTi v1.8.4 con las especificaciones descritas a continuación. Para ambos sets de datos el modelo de sustitución fue HKY +I+G obtenido a partir de JModelTest (Posada, 2008) mediante el criterio Bayesiano (BIC). Debido a que el número de modelos evolutivos en BEAUTi es limitado, el esquema de sustitución fue fijado en 3 para un total de 24 alternativas. Posteriormente, se seleccionó un reloj relajado no correlacionado (*uncorrected relaxed*

clock) con distribución lognormal y se implementó el Proceso de Yule (nacimiento puro) como modelo de divergencia de linajes. Dicho modelo supone que, en cualquier momento, cada linaje vivo puede especiar al mismo ritmo. Debido a que la tasa de especiación es constante a lo largo del tiempo, existe un tiempo de espera exponencial entre los eventos de especiación y no toma en cuenta la extinción. Como punto de inicio del análisis Bayesiano se utilizó un árbol de distancia UPGMA. Se realizaron pruebas con tres tasas de evolución con distribución uniforme, fijando un valor mínimo, máximo y un valor medio de sustitución: 0.23%-1.1%-0.66% (Pedraza *et al.*,2012); 0.66%-0.9%-0.75% (Schubart *et al.*, 2000) y 0.66%-1%-0.83% (Carvalho *et al.*,2014). La información del registro fósil no fue implementada directamente en el análisis debido a la falta de definición de la monofilia de algunos grupos y consiguiente dificultad para ubicar el fósil en la filogenia, sin embargo, esta información fue utilizada para corroborar los resultados obtenidos a partir de las calibraciones secundarias. Se corrieron 10 millones de generaciones mediante Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) y la frecuencia de muestreo se estableció en 1,000 generaciones. Para corroborar la pertinencia de los parámetros, incluyendo un valor de tamaño efectivo de muestreo (*Effective sample size*, ESS) mayor que 200 y establecer el valor adecuado de burnin se utilizó el programa Tracer v1.7.0. Por último, 1 millón de generaciones fueron descartadas (10% de los estados) y se estimó la edad media de cada nodo con el 95% de las densidades posteriores más altas (*Highest posterior density*, HPD) con el software TreeAnnotator v 1.8.4. El árbol final de máxima credibilidad con las edades medias estimadas de cada divergencia fue obtenido a partir de 9000 árboles finales y posteriormente editado con el software Figtree v1.4.

Por otra parte, para la reconstrucción de áreas ancestrales, se utilizó el software S-DIVA ejecutado en el programa RASP. Para el análisis se utilizó como archivo de entrada los 9000 árboles obtenidos a partir del análisis de reloj molecular. Asimismo, se evaluó si la divergencia de cada nodo estuvo posiblemente mediada por un proceso de dispersión o un proceso de vicarianza. Para ello, se determinaron las siguientes áreas de distribución: Indo-Pacífico, Pacífico Suroeste, Pacífico Este, Atlántico Oeste, Atlántico Este y el mar Mediterráneo. Finalmente, el número de áreas ancestrales máximo para cada nodo fue fijado en 2, mientras que el análisis implicó un muestreo cada 100 generaciones.

RESULTADOS

Análisis cladístico-morfológico

Caracteres morfológicos

A continuación, se presentan los caracteres que fueron excluidos del análisis final, ya que resultaron no informativos debido a que se presentan como simplesiomorfías para todas las especies analizadas, incluyendo el grupo externo.

- **Forma del caparazón:** *más o menos cilíndrica*
- **Superficie del caparazón:** *suave*. De acuerdo con Pereira (1997), este caracter es considerado como estado primitivo para la familia *Palaemonidae* y otros miembros del infraorden Caridea. Para la determinación del estado “suave” se comparó con la superficie del caparazón presente en las especies *Macrobrachium brasiliense*, *M. iheringi* y *M. nattereri*, considerados como “espinosos”.
- **Segmentos fusionados en el flagelo superior de la Antena I:** *de 4 a 9 segmentos*. Este caracter fue variable entre las especies, poblaciones y entre ejemplares de distintas tallas. Asimismo, los segmentos presentaron distinta longitud, resultando no uniformes, por lo tanto, no se observó un patrón que pudiera ser utilizado para una codificación más específica.
- **Forma de la hoja inferior del escafognatito:** *redondeada, casi de la misma forma que la hoja superior*
- **Forma del palpo inferior de la maxila 1:** *cilíndrica*
- **Mastigobranquia sobre el maxilípedo 1:** *ausente*
- **Coxa del primer pereiópodo:** *no expandiéndose sobre el esternón*
- **Superficie de la quela del segundo par de pereiópodos:** *lisa y suave, si acaso con algunas setas*
- **Pereiópodos 3-5:** *de tamaño similar*
- **Setas distales del pereiópodo 5:** *presentes*
- **Artrobranquia sobre los pereiópodos 4-5:** *presente*
- **Número de espinas dorsales del telson:** *2 pares*

- **Par anterior de espinas dorsales del telson:** *ubicado aproximadamente a la mitad desde el borde anterior de telson.* Este carácter fue variable entre las especies e incluso entre las poblaciones, sin embargo, no se observó un patrón que pudiera ser utilizado para una codificación más específica.

Por otra parte, los caracteres que resultaron sinapomórficos para las especies del género *Palaemon sensu lato* incluidas en el análisis, se presentan a continuación. Si bien estos caracteres fueron excluidos también del análisis final, por su poca utilidad filogenética, son importantes en la delimitación morfológica del género o bien en la determinación de caracteres homoplásicos.

- **Forma de las facetas oculares:** *cuadrangular*
- **Sutura branquioestegal:** *presente.* Pereira (1997) diferencia entre sutura y surco branquioestegal, siendo este último definido como una depresión en el caparazón que llega un poco más allá de la espina antenal y que representa el origen del branquioesteguito y el punto de unión de los músculos masticadores, sin embargo, denota que ambos términos han sido confundidos en la literatura y usados indistintamente. En este estudio, se analizó la sutura branquioestegal definida como la línea continua que va desde el surco branquioestegal hacia el borde anterolateral del caparazón.
- **Espina branquioestegal:** *presente.* Este carácter es considerado como un carácter derivado y una autopomorfía en el género *Palaemon* (Pereira, 1997). El origen de este carácter ha sido sujeto a debate. A pesar de que se presenta en todo el género *Palaemon*, no así en toda la familia *Palaemonidae*. El género *Macrobrachium*, por ejemplo, no posee dicha espina, en su lugar presenta una espina hepática, situada en la región media posterior del caparazón. Ambas espinas han sido consideradas con el mismo origen y posterior migración durante el desarrollo ontogenético (Murphy y Austin, 2003).
- **Espina Antenal:** *presente.* El grupo externo no presentó este carácter. Al respecto, Pereira (1997) sugiere que ésta es una pérdida secundaria, sin embargo, en este estudio se consideró como primitivo sólo para el ancestro hipotético.

- **Espinas interiores de la lacinia de la maxila I:** *de 1-5 espinas retorcidas, no bien alineadas*
- **Endito de la maxila II:** *dividido en 2 enditos*
- **Borde mesial del endito de la maxila II:** *con setas*
- **Mastigobranquia sobre el maxilípedo 2:** *ausente*
- **Numero de segmentos del maxilípedo 3:** *seis*
- **Espina lateral del primer esternito torácico:** *presente de forma triangular*. En la especie *Palaemon antrorum*, la espina lateral fue observada más marcada que en las demás especies, lo cual sugiere que es una apomorfía (Pereira, 1997).
- **Forma del propodio del segundo par de pereiópodos:** *cilindrico, ligeramente comprimido*. Sólo la especie *P. antrorum* presenta el propodio del segundo par de pereiópodos tan largo como ancho, de forma esférica.
- **Forma del dactilo de los pereiópodos 3-5:** *simple*
- **Pleurobranquia sobre los pereiópodos 4-5:** *presente*
- **Epipodo sobre los pereiópodos 4-5:** *presente*
- **Exópodo sobre los pereiópodos 4-5:** *presente*
- **Apéndice interno:** *sobre los endópodos de los pleópodos 2-5*
- **Setas plumosas del telson:** *2-20*
- **Estatocistos:** *abiertos*

La presencia del apéndice interno en el pleópodo I fue excluido también del análisis por considerarse una apomorfía para la especie *P. concinnus*.

A continuación, se describen los caracteres utilizados en el análisis morfológico del género *Palaemon*. La lista está ordenada por región corporal y para cada caracter se muestra el número correspondiente en la matriz de caracteres (Anexo III) seguido de una breve descripción para cada estado de caracter. Asimismo, se incluyen los índices de consistencia (ic), retención (ir) y la longitud (l) de cada caracter con base en el análisis de la matriz no polarizada conformada por las especies distribuidas en América.

A. CEFALOTÓRAX

- 1. Pedúnculo ocular y cornea:** (0) *reducidos, con trazas de pigmento y un proceso cónico sobre el margen interior del pedúnculo ocular;* (1) *pedúnculo ocular alargado, cornea ancha y bien pigmentada;* (2) *pedúnculo ocular alargado, cornea sin pigmento.* (l= 3; ic= 67; ir= 50)

Generalmente, los componentes del ojo dentro de los carideos dependen del tipo de hábitat en que se encuentren. Así, aquellos camarones presentes en ambientes cavernícolas presentarán adaptaciones como falta de pigmento, reducción de la longitud del pedúnculo ocular y córnea o bien sólo una protuberancia, considerada como un estado remanente de este carácter (Chace, 1942; 1954). Para el género *Palaemon* esta característica resulta en una sinapomorfía, exceptuando las especies troglobias *P. antrorum* y *P. cummingi*.

- 2. Espina frontal del primer esternito:** (0) *presente;* (1) *ausente.* (l= 2; ic= 50; ir= 67)

Se refiere a la presencia o ausencia de una espina o protuberancia situada en la parte ventral del camarón, entre el primer par de pereiópodos. En este estudio, sólo se evaluó la presencia o ausencia, más no la forma de la espina, debido a que no se contó con todos los ejemplares en físico para una mejor evaluación, la falta de descripciones de este carácter en la literatura y a que no se encontró diferencia marcada entre las especies observadas que presentaran la espina. La espina frontal del primer esternito puede ser variable de acuerdo con Pereira, (1997), quien diferencia entre la espina que presenta *P. adspersus* y *Troglocubanus calcis*, mientras que *P. schmitti* es codificado como ausente. La especie *P. yuna* fue codificada como ausente, a pesar de no contar con la observación directa del ejemplar, debido a que anteriormente era confundida con poblaciones de *P. carteri* (Carvalho *et al.*, 2017) y a que Carvalho *et al.*, 2014 en la diagnosis no menciona la presencia de una espina en el primer esternito como carácter diferencial, pero si analiza el quinto esternito torácico.

- 3. Crestas laterales del primer esternito torácico:** (0) *forma cóncava, ahuecada, con sólo la coxa de apoyo;* (1) *presente, de forma triangular;* (2) *fusionadas.* (l= 3; ic= 67; ir= 50)

Cada cresta surge a partir de la coxa del primer par de pereiópodos extendiéndose hacia el centro del esternón de forma transversal. Las crestas delimitan el primer segmento torácico ventral. Pereira, (1997) reconoce seis estados de carácter, de los cuales el estado 1 se presenta con mayor frecuencia en el género *Palaemon sensu lato*. Las formas restantes, no incluidas en este estudio son: crestas ausentes, de forma rectangular prominente y en forma de espina.

- 4. Forma del surco del quinto esternito:** (0) *no visible, oculto por las coxas del quinto par de pereiópodos*; (1) *pliegue medio formando un surco superficial*; (2) *esternito más ancho que en el estado 1, surco ausente*. (l= 2; ic= 100; ir= 100)

El esternito torácico del quinto par de pereiópodos forma un surco longitudinal en la parte media posterior del esternón. Pereira (1997), menciona que dicho surco se forma por el plegamiento de los bordes laterales.

- 5. Espina del quinto esternito:** (0) *ausente*; (1) *presente, aguda*; (2) *reducida a una pequeña protuberancia*. (l= 5; ic= 40; ir= 73)

Esta espina cuando está presente es muy notoria. Se encuentra en la porción media del quinto esternito torácico, a la altura de las coxas del quinto par de pereiópodos.

- 6. Crestas laterales del segundo esternito:** (0) *no visible, oculto por las coxas del segundo par de pereiópodos*; (1) *con forma triangular, no fusionadas*; (2) *forma triangular no muy pronunciada y ligeramente fusionadas*. (l= 2; ic= 100; ir= 100)

Cada cresta surge a partir de la coxa del segundo par de pereiópodos, extendiéndose hacia el centro del esternón de forma transversal. Las crestas delimitan el segundo segmento torácico ventral.

- 7. Forma del cuarto esternito:** (0) *forma cóncava, ahuecada, con sólo la coxa de apoyo*; (1) *con pequeñas crestas laterales y una protuberancia en el centro*; (2) *crestas laterales pequeñas, centro liso*. (l= 4; ic= 50; ir= 80)

Se refiere a todas las ornamentaciones que puede presentar el área correspondiente al cuarto segmento torácico, ubicado entre las coxas del cuarto par de pereiópodos. Entre

las especies del género *Palaemon* analizadas, la principal diferencia es el centro del esternito, el cual podría ser liso o presentando una protuberancia.

- 8. Forma de la lamela de la branquia:** (0) *margen superior plano*; (1) *con forma de dedo*; (2) *cilindrico, relativamente más ancho que el estado 1*. (l= 7; ic= 29; ir= 44)

B. CAPARAZÓN

- 9. Número de dientes en el caparazón:** (0) *dientes ausentes*; (1) *uno*; (2) *dos*; (3) *tres*. (l= 6; ic= 50; ir= 63) (multiestado aditivo).

Se refiere a los dientes situados detrás de la órbita ocular, en el área branquioestegal (Figura 11). Generalmente, los dientes en el caparazón se reportan en conjunto con los demás dientes rostrales dorsales (Jordán *et al.*, 2019). Pereira (1997), codifica esta característica utilizando rangos (1-3, 4-5) en el número de dientes situados sobre 1/3 anterior del caparazón. En este estudio, se utilizó como

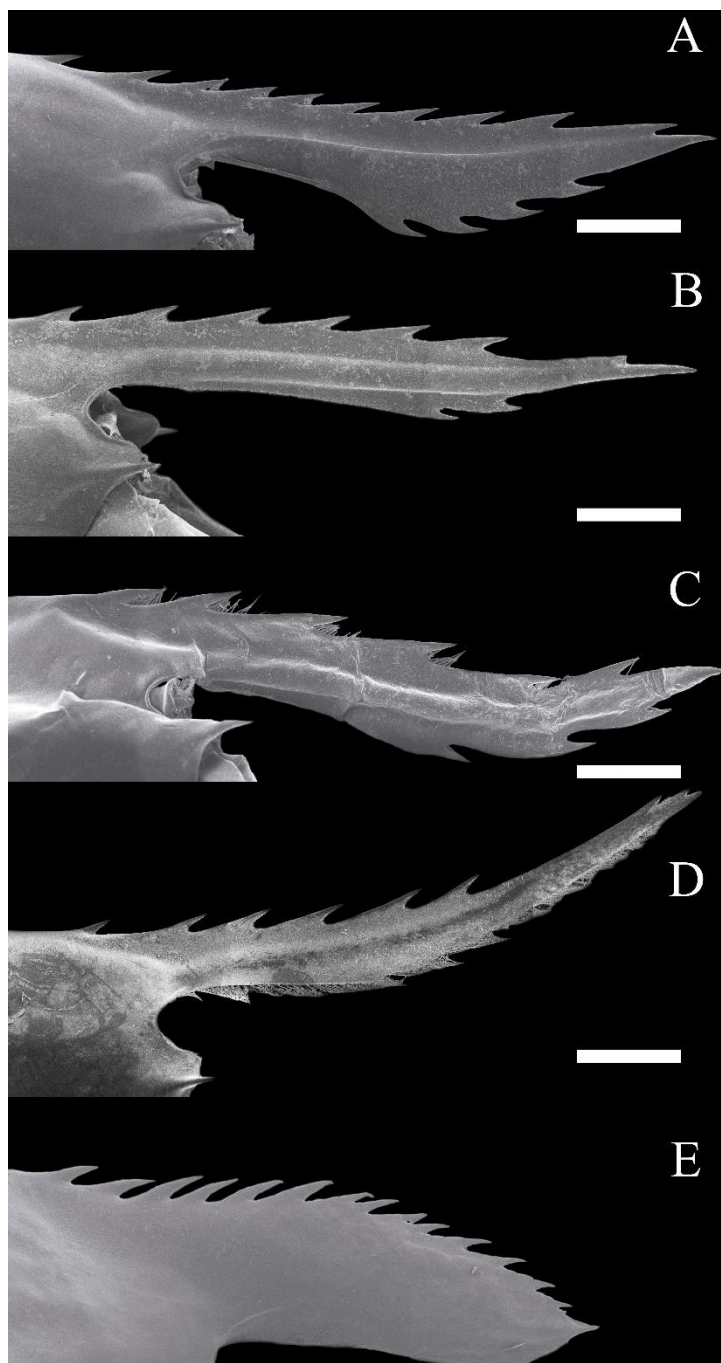


Figura 11. Rostros de especies del género *Palaemon*. A) *P. vulgaris*, B) *P. kadiakensis*, C) *P. paludosus*, D) *P. pandaliformis*, E) *P. antrorum*. Escala: 1mm.

referencia el margen de la órbita ocular y se tomó en cuenta cada diente como caracter independiente. *Palaemon antrorum* presentó como apomorfía individuos con hasta 5 dientes en el caparazón (Figura 11E). González-Ortegón y Cuesta (2006) mencionan que *P. macrodactylus* raramente presenta de 2 o 4 dientes, por lo tanto, fue codificado bajo el criterio de mayoría con 3 dientes.

10. Número de dientes en el caparazón (Pereira, 1997): (0) *dientes ausentes*; (1) *1-3 dientes situados sobre el tercio del caparazón*; (2) *4-5 dientes sobre el tercio del caparazón*. (l= 2; ic= 100; ir= 100) (Figura 11) (multiestado aditivo).

11. Posición del primer diente rostral: (0) *diente ausente*; (1) *no distante de los otros*; (2) *distante de otros por una distancia mayor que la que existe entre los otros dientes*. (l= 3; ic= 67; ir= 91) (Figura 11) (multiestado aditivo).

Diente localizado inmediatamente delante del margen de la órbita ocular. Se codificó de acuerdo con Pereira (1997), excepto *Palaemon pandaliformis*, cuyo diente se consideró en este estudio como no distante de los demás (Figura 11D), al contrario de *P. paivai* y *P. octaviae*, considerados como ligeramente distante, en comparación con el segundo diente en adelante.

12. Posición de la espina branquioestegal respecto al surco branquioestegal: (0) *surco ausente*; (1) *espina notoriamente debajo del surco*; (2) *espina próxima al surco, puede estar ligeramente debajo*. (l= 3; ic= 67; ir= 89) (Figura 12)

Se reconocen dos posiciones de la espina branquioestegal, la primera, fácilmente reconocible ya que la espina se encuentra debajo y originándose a una distancia considerable del surco branquioestegal (Figura 12A, C, D). El estado 2, la espina pareciera originarse a partir del surco branquioestegal o en algunos casos se encuentra ligeramente debajo de este (Figura 12B), pero sin ser tan notable la separación como en el estado de caracter 1. La presencia de espina branquioestegal no es exclusiva del género *Palaemon*, por lo cual podría considerarse una simplesiomorfía a nivel de Familia.

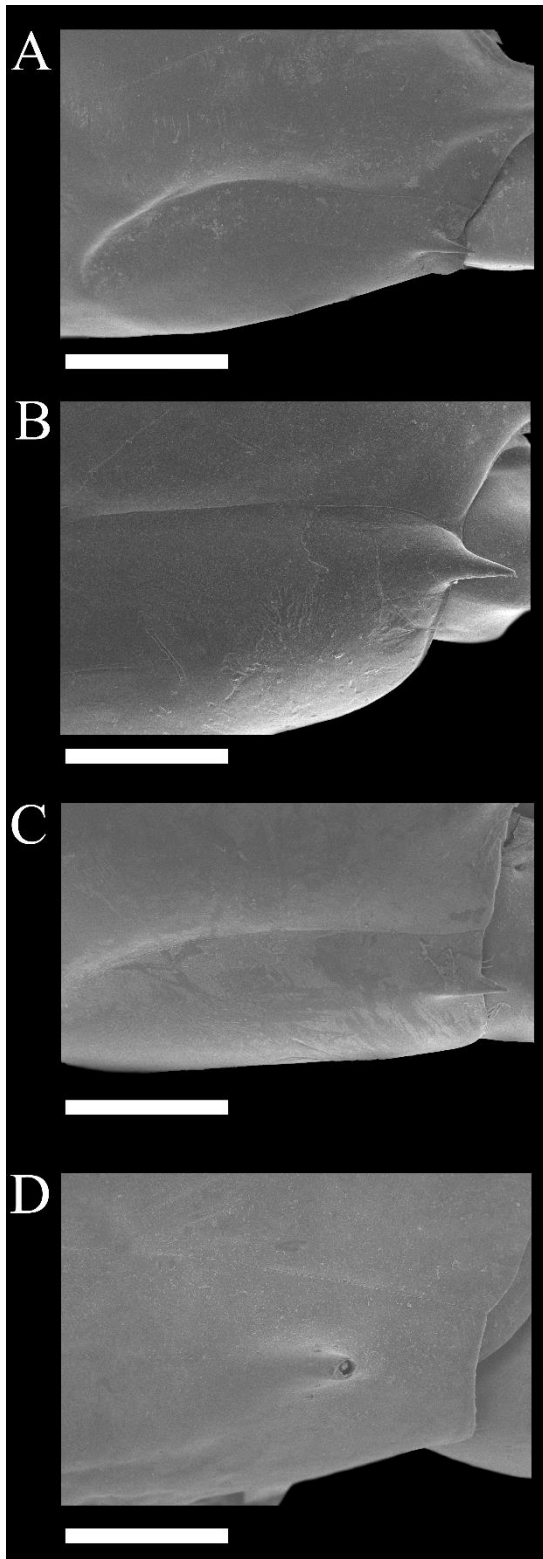


Figura 12. Espina y surco branquioestegal. A) *P. kadiakensis*, B) *P. paludosus*, C) *P. pandaliformis*, D) *P. antrorum*. Escala: A y C: 1mm; B y D: 500 μ m.

13. Posición de la espina branquioestegal respecto al margen anterior del caparazón: (0) *espina ausente*; (1) *espina no sobrepasando con más de la mitad de su longitud al margen del caparazón*; (2) *espina notoriamente sobrepasando con más de la mitad de su longitud el margen del caparazón*. (l= 4; ic= 50; ir= 71) (Figura 12) (Multiestado aditivo). Generalmente, la posición de la espina branquioestegal respecto al margen anterior del caparazón, está relacionado al origen de la espina. Para aquellas especies cuya espina se origine debajo del surco, no sobrepasará con más de la mitad de su longitud al margen del caparazón, ya que la espina se origina a cierta distancia antes de alcanzar el margen (Figura 12A, C, D). Por el contrario, cuando la espina se origina cerca del surco, generalmente sobrepasa notablemente el margen del caparazón (Figura 12B).

C. ROSTRO

14. Dientes rostrales dorsales (1-15): (0) *ausente*; (1) *presente*. (l= 1; ic= 100; ir= 100)

Cada diente rostral dorsal fue considerado como caracter independiente, presentándose 15 estados de caracter sinapomórficos, de acuerdo con el mayor número de dientes

presentes en más de una especie. Se consideró el número máximo de dientes observado o reportado.

29. Dientes rostrales dorsales mín: (0) *ausente*; (1) *cinco*; (2) *seis*; (3) *siete*; (4) *ocho*; (5) *nueve*; (6) *once*. (l= 12; ic= 50; ir= 54) (Figura 11) (Multiestado aditivo).

30. Dientes rostrales dorsales máx: (0) *ausente*; (1) *seis*; (2) *siete*; (3) *ocho*; (4) *nueve*; (5) *diez*; (6) *once*; (7) *doce*; (8) *trece*; (9) *quince*. (l= 17; ic= 53; ir= 27) (Figura 11) (Multiestado aditivo).

31. Dientes rostrales ventrales (1-12): (0) *ausente*; (1) *presente*. (l= 1; ic= 100; ir= 100)
Cada diente rostral ventral fue considerado como caracter independiente, presentándose 16 estados de caracter sinapomórficos, de acuerdo con el mayor número de dientes presentes en más de una especie. Se consideró el número máximo de dientes observado o reportado. Sólo *P. hancoki* presentó hasta 16 dientes.

43. Dientes rostrales ventrales mín: (0) *ausente*; (1) *uno*; (2) *dos*; (3) *tres*; (4) *cuatro*; (5) *cinco*; (6) *siete*; (7) *once*. (l= 14; ic= 50; ir= 22) (Figura 11) (Multiestado aditivo).

44. Dientes rostrales ventrales máx: (0) *ausente*; (1) *dos*; (2) *tres*; (3) *cuatro*; (4) *cinco*; (5) *seis*; (6) *siete*; (7) *nueve*; (8) *diez*; (9) *doce*; (10) *dieciséis (A)*. (l= 18; ic= 50; ir= 36) (Figura 11) (Multiestado aditivo).

45. Dientes rostrales ventrales (Pereira, 1997): (0) *dientes ausentes*; (1) *1-4 dientes*; (2) *> 5*. (l= 2; ic= 100; ir= 100) (Figura 11) (Multiestado aditivo).

46. Distribución de los dientes dorsales del rostro: (0) *dientes ausentes*; (1) *uniforme*; (2) *no uniforme*. (l= 4; ic= 50; ir= 71)

La distribución uniforme sugiere una distancia similar en la separación de cada diente (Figura 11ABCE), mientras que la distribución no uniforme denota uno o más

espacios entre los dientes con mayor distancia que los demás, cualquiera que este sea (Figura 11D).

47. Distribución de los dientes rostrales en el borde distal dorsal: (0) *dientes ausentes*; (1) *uniforme*; (2) *espacio desnudo desde 1/3 a menos de la mitad de la longitud del rostro*; (3) *espacio desnudo de más de la mitad de la longitud del rostro*. (l= 4; ic= 75; ir= 83)

A diferencia del carácter anterior, Pereira (1997), hace una distinción de la longitud de separación de los dientes de los rostros considerados como no uniformes específicamente en el extremo distal, cercano al ápice. Considera además que la distribución uniforme presente en la mayoría de las especies de los géneros *Palaemon* y *Macrobrachium* probablemente sea una plesiomorfía.

48. Forma del borde inferior del rostro en el tercio basal: (0) *uniforme, casi recto*; (1) *proyectado progresivamente hasta alcanzar el primer diente*. (l= 4; ic= 25; ir= 50)

Este carácter se refiere a la dirección que toma el margen ventral en su parte basal antes de llegar al primer diente. El estado de carácter 1 se refiere al ángulo que se presenta en el margen ventral del rostro hasta antes del primer diente (Figura 11D).

49. Ápice del rostro: (0) *Desnudo*; (1) *No bífido*; (2) *Bífido*. (l= 7; ic= 29; ir= 58)

El ápice del rostro corresponde a la distancia desde la base del último diente dorsal hasta la punta del rostro. Los estados de carácter codificados fueron: Desnudo, ejemplares adultos con una distancia $>0.8\text{cm}$ desde la base del último diente rostral dorsal a la punta del rostro, no bífido, en ejemplares adultos con distancia $> 0.4\text{cm}$ y $<0.8\text{cm}$ desde la base del último diente rostral dorsal a la punta del rostro y bífido, ejemplares adultos con una distancia de $<0.4\text{cm}$ de longitud desde la base del último diente rostral dorsal a la punta del rostro.

50. Espina subapical del rostro: (0) *espina ausente*; (1) *una*; (2) *dos*. (l= 2; ic= 100; ir= 100) (Multiestado aditivo).

Espina (s) situadas en la parte apical del rostro, generalmente corresponde al último diente dorsal rostral.

51. Longitud del rostro: (0) *muy corto, pequeña prominencia del caparazón;* (1) *notoriamente menor que la base del tercer segmento antenular y parte distal del escafocerito;* (2) *alcanzando distalmente entre la base del tercer segmento del pedúnculo antenular y el extremo distal del escafocerito;* (3) *notoriamente más largo que el escafocerito, sobrepasando la parte distal del tercer segmento antenular.* (l= 5; ic= 60; ir= 67)

Para determinar la longitud del rostro se utilizaron como puntos de referencia el tercer segmento del pedúnculo antenular y el escafocerito.

52. Forma del rostro: (0) *Deprimido y muy corto;* (1) *comprimido y recto;* (2) *parte distal proyectada hacia arriba.* (l= 3; ic= 67; ir= 75)

Debido a la variabilidad de formas del rostro reportadas por distintos autores, entre ellos González-Ortegón y Cuesta, (2006) y De Grave, (1999a,1999b), la clasificación de formas del rostro fue simplificada a aquellas formas donde el rostro se presenta como una pequeña protuberancia (estado 0), rostros más o menos rectos y dientes separados a distancia similar (estado 1) y rostros con la parte distal visiblemente levantada (estado 2).

D. ÁNTENA Y ANTÉNULA

53. Proporción del número de segmentos libres y número de segmentos fusionados en el flagelo superior de la Antena I: (0) *flagelo no fusionado;* (1) *0.20-0.50;* (2) *0.80-1.90;* (3) *2.5-3.3;* (4) *4.5-7.1.* (l= 6; ic= 67; ir= 88) (Multiestado aditivo).

54. Longitud de la parte fusionada respecto a la parte libre del flagelo antenular: (0) *flagelos no fusionados;* (1) *parte fusionada notoriamente menor que la parte libre;* (2) *parte fusionada ligeramente menor o igual que la parte libre;* (3) *parte fusionada notoriamente mayor que la parte libre.* (l= 3; ic= 67; ir= 88) (Multiestado aditivo) (Figura 13).

55. Longitud de la proyección anterolateral, respecto a la parte media del segundo segmento antenular: (0) *Proyección ausente;* (1) *Proyección notoriamente sobrepasando la mitad del segundo segmento antenular, casi llegando a la base del tercer segmento;* (2) *Proyección de longitud similar o ligeramente menor a la mitad del segundo segmento antenular, pero sin llegar a la base del segundo segmento antenular;* (3) *Proyección notoriamente menor a la mitad del segundo segmento antenular, llegando sólo a la base del segundo segmento antenular.* (l= 4; ic= 50; ir= 60) (Figura 13).

56. Longitud de la espina anterolateral respecto al segundo segmento antenular: (0) *Espina anterolateral ausente;* (1) *Espina anterolateral notoriamente sobrepasando la mitad del segundo segmento antenular, casi llegando a la base del tercer segmento;* (2) *Espina anterolateral llegando a la mitad o ligeramente menor a la mitad del segundo segmento antenular, pero sin llegar a la base del segundo segmento antenular,* 2; (3) *Espina anterolateral ligeramente menor de la mitad del segundo segmento antenular, proyectándose un poco más allá de la base del segundo segmento, pero sin llegar a la mitad del segmento;* (4) *Espina anterolateral notoriamente menor de la mitad del segundo segmento antenular, llegando sólo a la base del segundo segmento antenular.* (l= 10; ic= 40; ir= 50) (Figura 13).

57. Longitud de la espina anterolateral respecto a la proyección anterolateral: (0) *espina anterolateral ausente;* (1) *espina anterolateral notoriamente mayor que la parte distal de la proyección;* (2) *espina anterolateral de longitud similar o ligeramente mayor o menor a la parte distal de la proyección;* (3) *espina anterolateral notoriamente menor que la parte distal de la proyección.* (l= 13; ic= 23; ir= 38) (Figura 13).

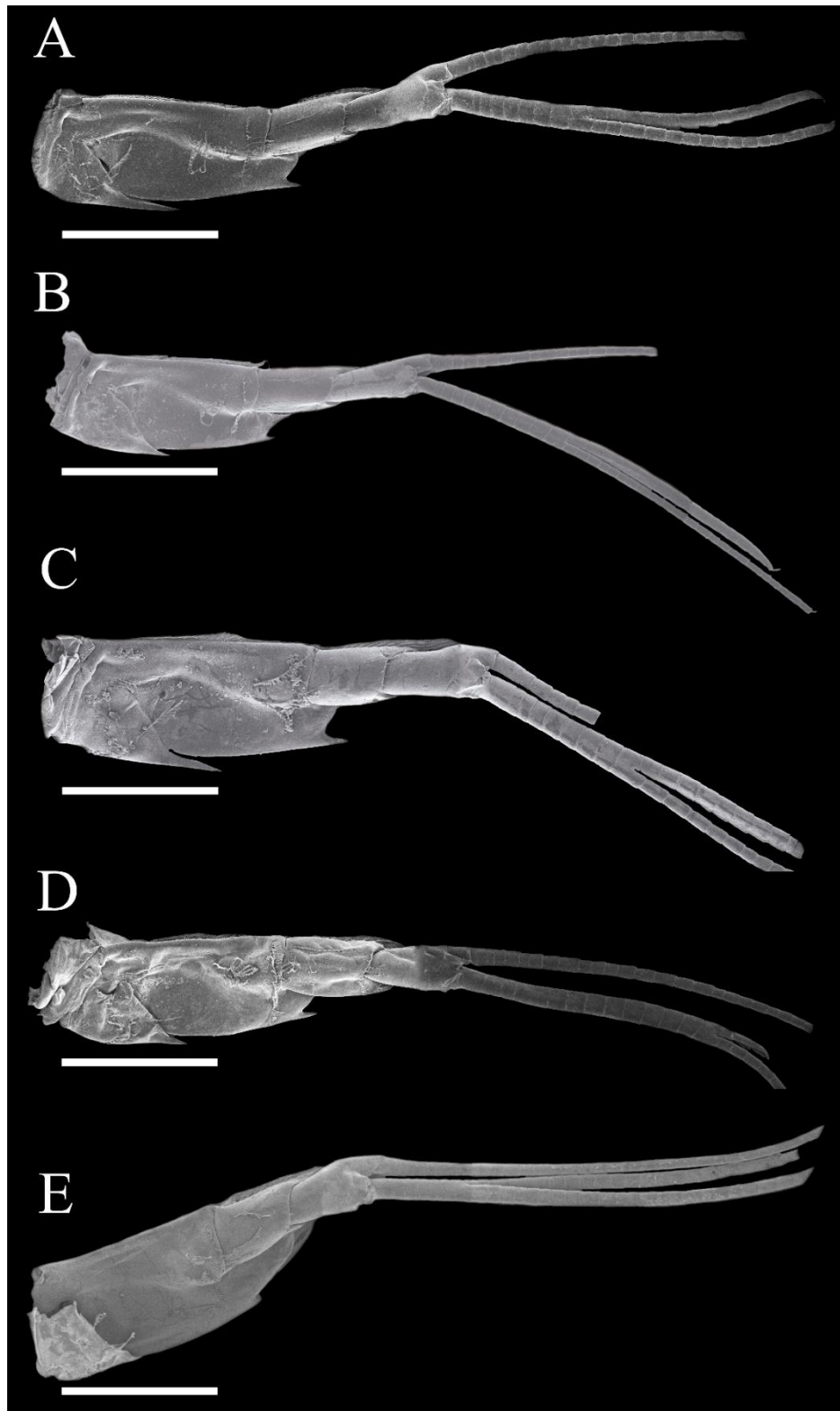


Figura 13. Anténulas. A) *P. northropi*, B) *P. pugio*, C) *P. floridanus*, D) *P. suttkusi*, E) *P. pandaliformis*. Escala: A y D: 2mm; B, C y E: 1mm.

E. ESCAFOCERITO

58. Forma del escafocerito: (0) *ovalada, relación de longitud / ancho alrededor de 2.5: 1 - 3:1; (1) más delgado que el estado 0, borde exterior subparalelo al borde interior, relación > 3.5: 1. (l= 4; ic= 25; ir= 25)*

F. APARATO BUCAL

59. Branquias del tercer maxilípedo: (0) *sin branquias; (1) con artrobranquia y pleurobranquia bien desarrolladas; (2) con artrobranquia desarrollada y pleurobranquia reducida a una protuberancia; (3) con artrobranquia desarrollada y pleurobranquia reducida a unas pocas láminas desorganizadas. (l= 5; ic= 40; ir= 50)*

60. Epipodito del tercer maxilípedo: (0) *notablemente grande con una proyección que corre paralela a la superficie del cuerpo; (1) de forma ovalada, lados no pronunciados; (2) de forma ovalada con el lado interior pronunciado; (3) forma cuadrada, con bordes bien definidos; (4) de forma redonda; (5) de forma alargada. (l= 7; ic= 71; ir= 78)*

61. Epipodito del primer maxilípedo: (0) *fusionado, de forma cuadrada con un borde inferior muy prominente; (1) redondo, no bilobulado; (2) redondos y bilobulado uniforme; (3) redondo y bilobulado, lóbulo inferior más pequeño que el superior; (4) con un lóbulo triangular; (5) con un lóbulo ovalado; (6) con los lóbulos simples y ovalados, pero la parte superior más delgada y aguda distalmente. (l= 6; ic= 83; ir= 92)*

62. Lóbulos del epipodito del primer maxilípedo: (0) *lóbulos fusionados de forma cuadrada con un borde inferior muy prominente; (1) lóbulos fusionados o parcialmente fusionados, lóbulo anterior no prolongado hacia el frente; (2) lóbulos fusionados, lóbulo anterior prolongado hacia el frente; (3) lóbulos parcialmente fusionados, lóbulo anterior no prolongado hacia el frente. (l= 2; ic= 100; ir= 100)*

- 63. Endito del primer maxilípedo:** (0) *endito superior más grande que el inferior, se reduce a una banda pequeña;* (1) *endito superior del mismo tamaño que el inferior, bordes internos en el mismo nivel;* (2) *endito superior más grande que el inferior. El superior con el borde interno proyectado en un ángulo de alrededor de 30°;* (3) *ambos enditos de forma muy diferente, el superior más bien alargado y proyectado casi a un ángulo de 40°;* (4) *endito superior más grande que el inferior, con una muesca basal prominente;* (5) *endito superior muy grande y lameliforme, casi oculto al endito inferior que es más discreto;* (6) *endito superior más grande que el inferior, borde interno continuo;* (7) *endito superior más grande, típicamente con un borde interno convexo.* (l= 7; ic= 57; ir= 67)
- 64. Forma de la lacinia mobilis de la maxilla I:** (0) *delgada, forma rectangular;* (1) *con el borde inferior expandido en forma ovalada.* (l= 3; ic= 33; ir= 33)
- 65. Parte frontal de la lacinia interior de la maxilla I:** (0) *ausente;* (1) *curveada;* (2) *alargada;* (3) *ancha;* (4) *sinuosa.* (l= 5; ic= 60; ir= 71)
- 66. Número de espinas en la parte superior de la lacinia de la maxilla I:** (0) *sin espinas, lisa;* (1) *de 1-5 espinas.* (l= 2; ic= 50; ir= 0)
- 67. Forma de la lacinia superior de la maxilla I:** (0) *con terminación cónica atenuándose en una punta aguda;* (1) *como forma de dedo, doblado;* (2) *como el estado 1, pero reducido por aproximadamente la mitad del tamaño;* (3) *amplio y conspicuamente unido a la lacinia interior;* (4) *más alargado que el estado 1;* (5) *delgada y agudamente inclinada hacia la lacinia inferior.* (l= 3; ic= 100; ir= 100)
- 68. Proceso molar:** (0) *con crestas en el área dorsal;* (1) *área dorsal con dientes grandes y pocas filas de espinas entre ellos;* (2) *área cubierta por espinas mayores que en el estado 1, dientes no prominentes;* (3) *área dorsal mayormente cubierta por espinas, dientes grandes y prominentes.* (l= 3; ic= 100; ir= 100)

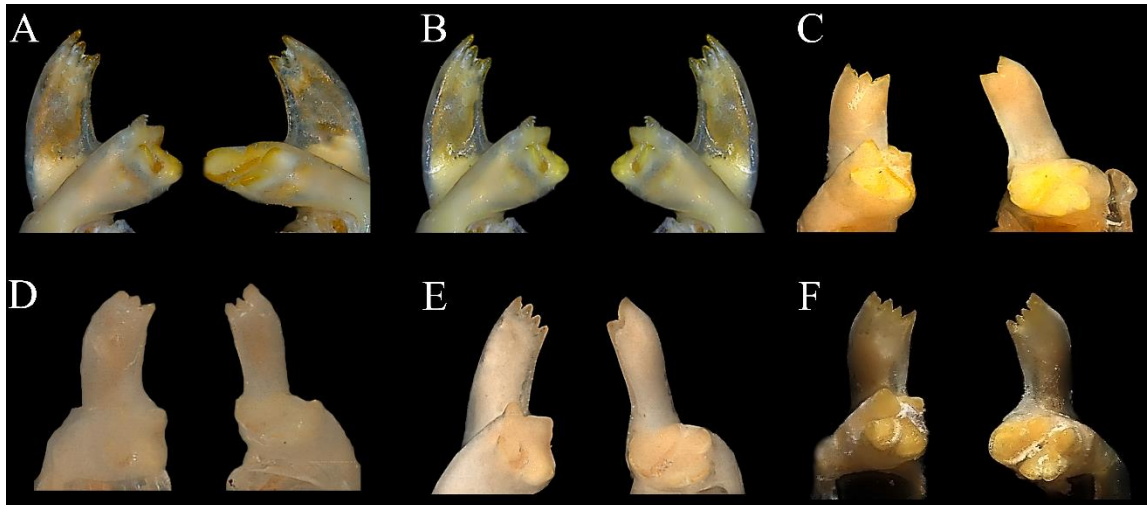


Figura 14. Dientes del Proceso incisivo mandíbula izquierda-derecha. A) Forma IV 4-3, B) Forma V 4-4, C) Forma II 3-2, D) Forma III 3-3, E) 4-2, F) 5-5.

69. Forma del proceso incisivo: (0) laminar, ancha y fusionada al molar; (1) corto y fuerte, alrededor de 1.5 o menos veces más largo que ancho; (2) reducido a una pequeña prominencia. (l= 4; ic= 50; ir= 82)

70. Dientes en el proceso incisivo izquierdo (mínimo): (0) uno; (1) tres; (2) cuatro. (l= 6; ic= 33; ir= 64) (Multiestado aditivo).

71. Dientes en el proceso incisivo izquierdo (máximo): (0) uno; (1) tres; (2) cuatro. (l= 2; ic= 100; ir= 100) (Multiestado aditivo).

72. Dientes en el proceso incisivo derecho (mínimo): (0) uno; (1) dos; (2) tres; (3) cuatro. (l= 5; ic= 40; ir= 25) (Multiestado aditivo).

73. Dientes en el proceso incisivo derecho (máximo): (0) uno; (1) dos; (2) tres; (3) cuatro; (4) seis. (l= 5; ic= 40; ir= 40) (Multiestado aditivo).

74. Forma I- 1/1 Proceso incisivo y molar fusionados: (0) presente; (1) ausente. (l= 1; ic= 100; ir= 100)

75. Forma II- 3/2 dientes en el proceso incisivo (izquierdo/derecho): (0) ausente; (1) presente. (l= 4; ic= 25; ir= 0) (Figura 14C).

76. Forma III- 3/3 dientes en el proceso incisivo (izquierdo/derecho): (0) *ausente*; (1) *presente*. (l= 5; ic= 20; ir= 64) (Figura 14D).

77. Forma IV- 4/3 dientes en el proceso incisivo (izquierdo/derecho): (0) *ausente*; (1) *presente*. (l= 1; ic= 100; ir= 100) (Figura 14A).

78. Forma V- 4/4 dientes en el proceso incisivo (izquierdo/derecho): (0) *ausente*; (1) *presente*. (l= 3; ic= 33; ir= 50) (Figura 14V).

79. Palpo mandibular: (0) *presente*; (1) *ausente*. (l= 3; ic= 33; ir= 78) (Figura 15).

80. Segmentos en el palpo mandibular: (0) *tres*; (1) *dos*; (2) *palpo ausente*. (l= 4; ic= 50; ir= 75) (Figura 15) (Multiestado aditivo).

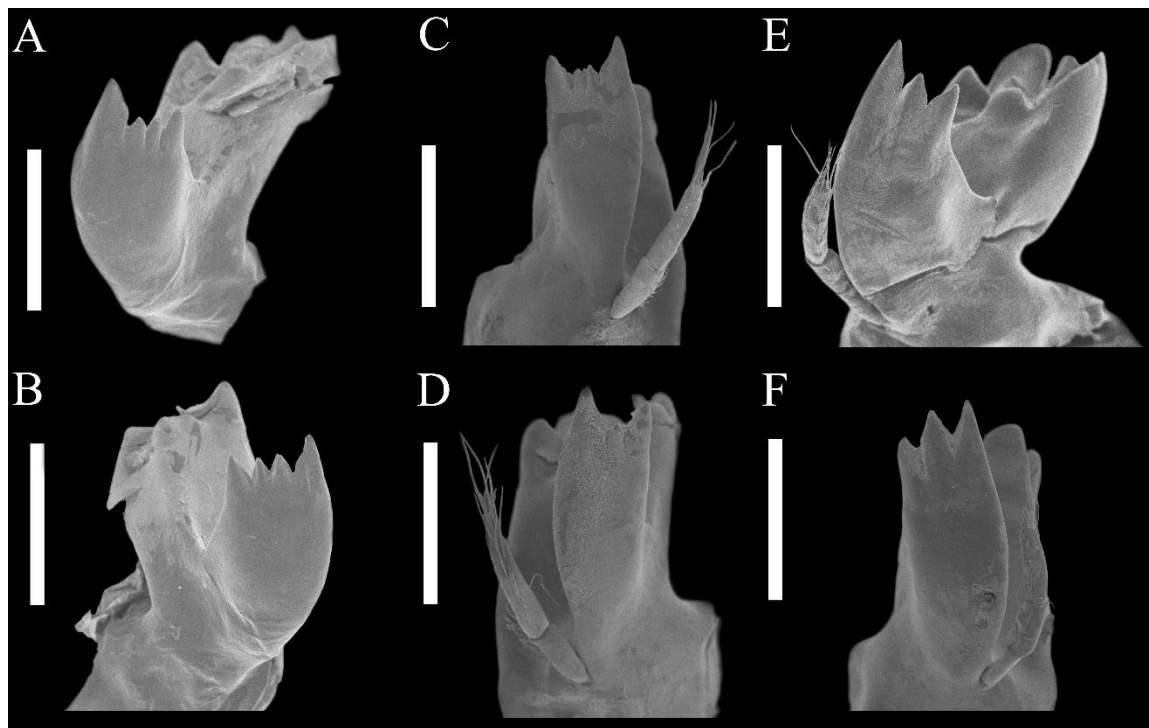


Figura 15. Mandíbulas. A-B) *P. paludosus*, C-D) *P. northropi*, E-F) *P. pandaliformis*. Escala: 500 μ m.

G. PEREIÓPODOS

81. Forma del primer y segundo par de pereiópodos: (0) *extendiéndose más allá del escafocerito, similares, no terminando en garra simple*; (1) *extendiéndose más allá*

del escafocerito, similares en longitud; (2) extendiéndose más allá del escafocerito, el segundo par más largo y robusto. (l= 2; ic= 100; ir= 100)

82. Forma de las quelas del segundo par de pereiópodos: (0) *similar a los otros pereiópodos; (1) quela recta; (2) quela doblada, la garra forma una estructura en forma de cuchara. (l= 2; ic= 100; ir= 100)*

83. Formula de los dientes en los bordes de la quela del segundo par de pereiópodos: (0) *borde suave, borde cortante no obvio; (1) borde suave, borde entero; (2) formula 1/1 o 1/0, borde fijo (cortante)/borde móvil; (3) borde cortante pectinado. (l= 4; ic= 75; ir= 90)*

84. Dientes en dedo fijo (borde cortante) de la quela: (0) *ausente; (1) uno; (2) dos. (l= 6; ic= 33; ir= 43) (Figura 16) (Multiestado aditivo).*

85. Dientes en dedo móvil de la quela: (0) *ausente; (1) uno; (2) dos. (l= 8; ic= 25; ir= 40) (Figura 16) (Multiestado aditivo).*

H. PLEÓN

86. Proporción del 4to. y 5to. somita abdominal: (0) *mayor que 1.5; (1) menor que 1.1. (l= 3; ic= 33; ir= 0)*

87. Borde posterior de la pleura del 5to. somita abdominal: (0) *puntiaguda o redondeada; (1) lobulada. (l= 1; ic= 100; ir= 100)*

I. PLEOPODOS

88. Apéndice interno pleópodo II-V: (0) *ausente; (1) presente. (l= 1; ic= 100; ir= 100) (Figura 17).*

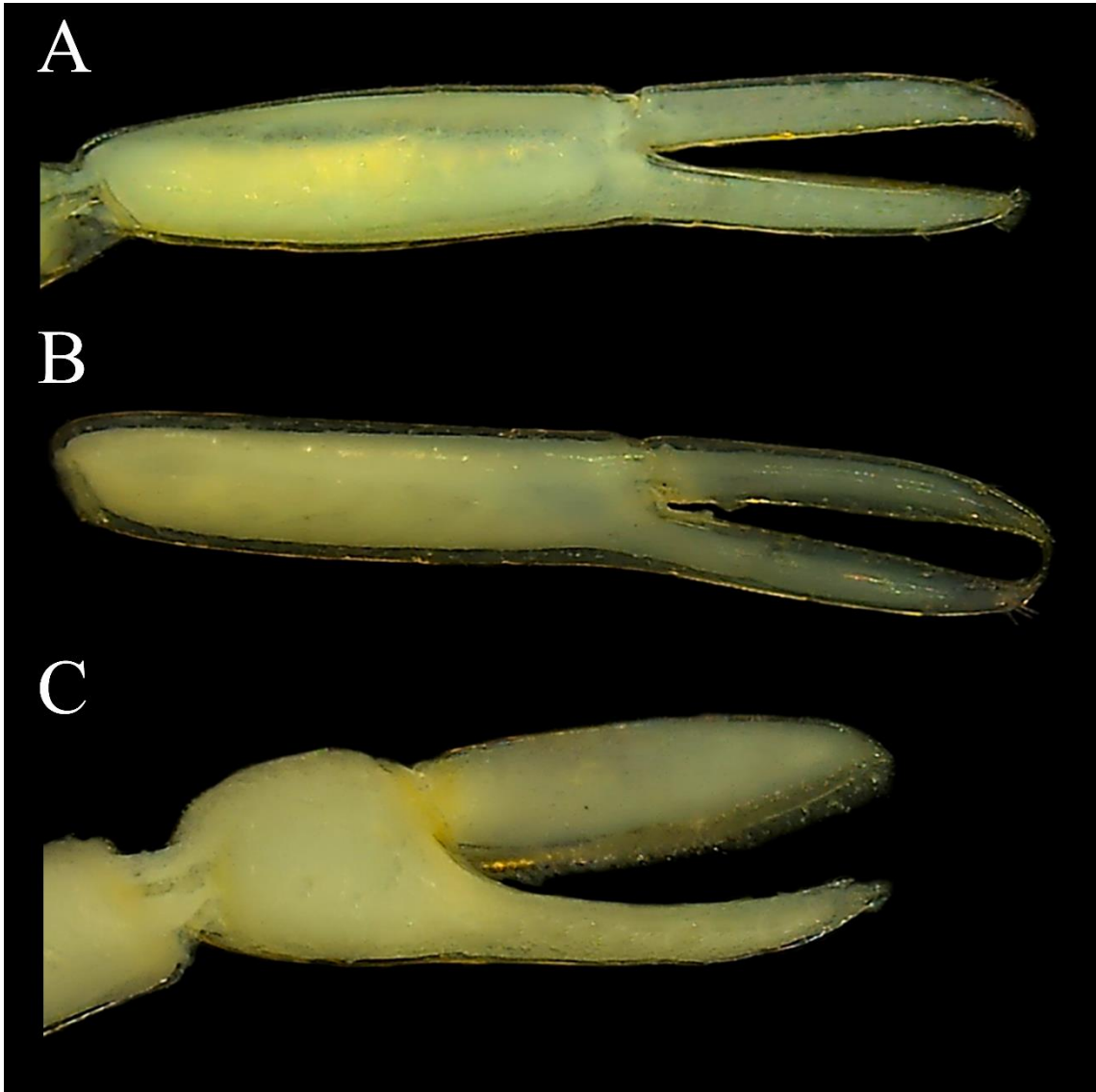


Figura 16. Quela del segundo pereiópodo. A) *P. pugio*, B) *P. mundusnovus*, C) *P. antrorum*.

89. Apéndice masculina: (0) ausente; (1) con solo una fila de espinas laterales desde la base hasta la parte apical; (2) con espinas laterales reduciéndose en número en la mitad basal, generalmente sin espinas; (3) con una sola fila de espinas laterales y con varias espínulas distales pequeñas; (4) espinas lisas y relativamente largas, solo en 1/3 de la parte distal ligeramente curvadas; (5) parte apical con una espina grande y fuerte y más de 2 espinas pequeñas; (6) todas las espinas del mismo tamaño, terminando con 4 espinas en la parte apical; (7) con pocas espinas laterales en 1/3 de la parte distal, punta con 4 o 5 espinas fuertes; (8) extremo distal del gonópodo

notablemente más pequeño y agudo que en el estado 6; (9) parte apical con 3 o 4 espinas fuertes, una de ellas notablemente más larga y curvada que las demás. (l= 6; ic= 83; ir= 91)

J. TELSON

90. Punta del telson: (0) *terminando abruptamente en punta; (1) progresivamente más delgada hasta convertirse en una punta cónica; (2) extremo distal más ancho que el borde anterior. (l= 1; ic= 100; ir= 100)*

91. Espinas interiores del telson: (0) *más grandes que el extremo distal del telson y aproximadamente 2 veces más grandes que las espinas externas; (1) aproximadamente del mismo tamaño que la parte distal final del telson. (l= 2; ic= 50; ir= 67)*

92. Inserción de las espinas dorsales del telson (par anterior/par posterior): (0) *espinas ausentes; (1) arriba de la parte media del telson / $\frac{3}{4}$ de la longitud del telson; (2) mitad del telson / debajo de $\frac{3}{4}$ de la longitud del telson; (3) debajo de la mitad / parte final del telson. (l= 6; ic= 33; ir= 33) (Figura 17).*

93. Segundo par de espinas dorsales posteriores del telson: (0) *situado $> 1/6$ (generalmente $1/3$) de la longitud del telson desde el borde distal; (1) ubicado alrededor de $1/6$ de la longitud del telson desde el borde distal; (2) distinto. (l= 4; ic= 50; ir= 33)*

Pereira (1997) codifica este carácter como estado F para la especie *Palaemon mercedae*, sin embargo, no ofrece una descripción, por lo cual, a falta de ejemplares de la especie, este estado de carácter se codificó como “distinto”.

94. Posición de espinas dorsales del telson: (0) *espinas ausentes; (1) ubicadas en el centro dorsal del telson; (2) posición dorsal pero ubicadas más hacia el borde lateral que en el estado 1; (3) ubicadas sobre el borde lateral del telson. (l= 3; ic= 67; ir= 0)*



Figura 17. A) Pleópodo 1 B) Pleópodo 2 C) Telson.

95. Número de espínulas del telson: (0) *más de 4 pares*; (1) *3 pares*; (2) *2 pares*; (3) *1 par*; (4) *espínulas ausentes*. (l= 1; ic= 100; ir= 100) (Multiestado aditivo).

96. Número de setas plumosas del telson: (0) *ausentes*; (1) *dos*; (2) *polimórfico (2-5)*; (3) *8-18*. (l= 5; ic= 60; ir= 33)

97. Longitud de setas plumosas con respecto al par interno de espínulas: (0) *setas plumosas ausentes*; (1) *no sobrepasando el par interno*; (2) *sobrepasando notablemente el par interno*. (l= 7; ic= 29; ir= 50) (Multiestado aditivo).

98. Longitud de setas plumosas con respecto al ápice del telson: (0) *setas plumosas ausentes*; (1) *no sobrepasando el ápice*; (2) *sobrepasando el ápice*. (l= 3; ic= 67; ir= 50) (Multiestado aditivo).

99. Patrón de espinas distales en el telson: (0) 4 pares; (1) 2 pares, par interno de grosor similar al par externo; (2) 3 pares de grosor similar, 2 pares internos del mismo tamaño y 2 veces más pequeños que el par externo. (l= 1; ic= 100; ir= 100)

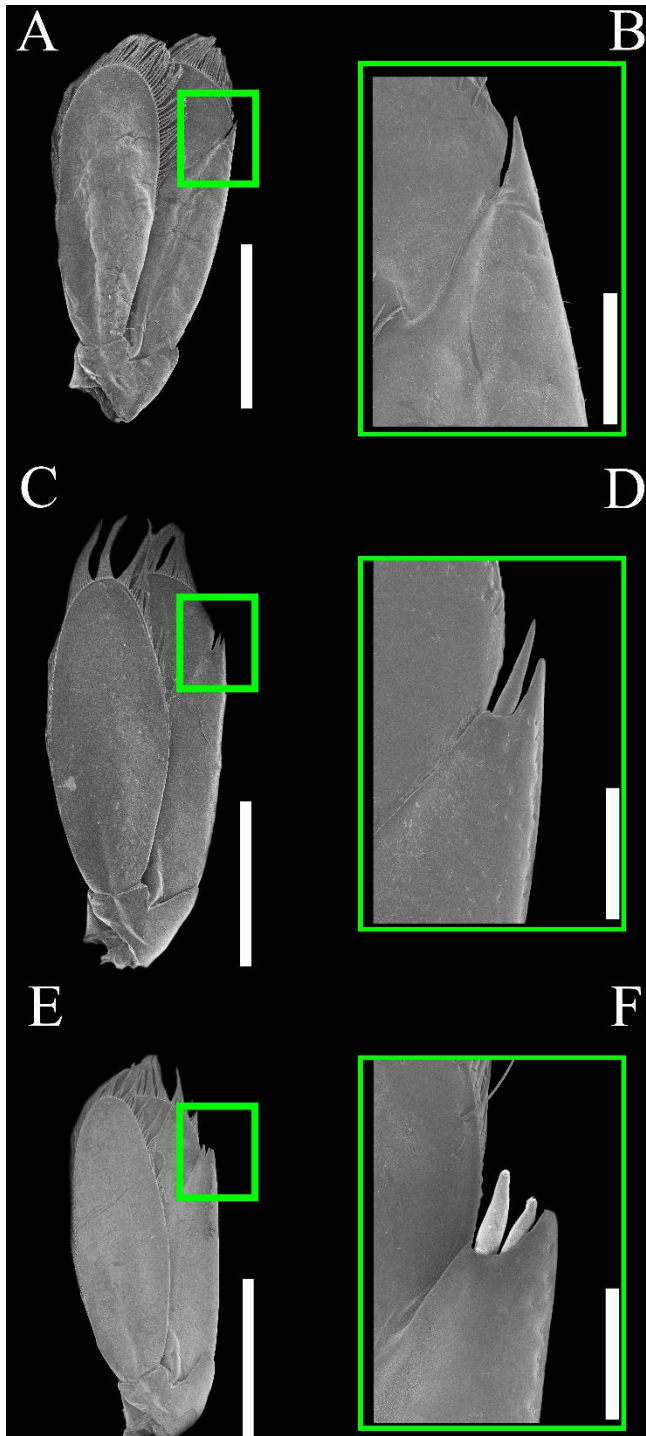


Figura 18. Urópodos. A-B) *P. suttkusii*500, C-D) *P. vulgaris*, E-F) *P. ritteri*. Escala: A,C, E 2mm; D y F 400 µm; B 500 µm.

100. Placa anal: (0) con tubérculo que lleva una espina en la parte superior; (1) con una espina; (2) liso. (l= 1; ic= 100; ir= 100)

K. URÓPODOS

101. Número de espinas externas: (0) dos; (1) una; (2) ausente. (l= 3; ic= 67; ir= 50) (Figura 18). (Multiestado aditivo).

La mayoría de las especies de *Palaemon* presentan una espina externa en cada urópodo (Figura 18C-D), sin embargo, en las especies dulceacuícolas *P. suttkusi* y *P. lindsayi* y la especie troglobia *P. antrorum* no presentaron dicha espina (Figura 18A-B).

102. Espina móvil: (0) presente; (1) ausente. (l= 2; ic= 50; ir= 80) (Figura 18).

Algunos ejemplares presentaron dos espinas móviles (Figura 18E-F), sin embargo, no fueron consideradas en la codificación por la baja frecuencia dentro de las poblaciones observadas.

L. CARACTERÍSTICAS LARVALES

- 103. Desarrollo larval:** (0) *prolongado*; (1) *abreviado*. (l= 3; ic= 33; ir= 82)
- 104. Cantidad de huevecillos:** (0) *numerosos (101-500) (obs. 109- 486)*; (1) *pocos (1-100) (obs. 5 - 85)*. (l= 3; ic= 33; ir= 83)
- 105. Tamaño de huevecillos:** (0) *pequeños (0.1-1.09) (obs. 0.4-1.025)*; (1) *grandes (1.1-2.0) (obs. 1.1-1.70)*. (l= 3; ic= 33; ir= 83)
- 106. Escama Antenal Zoea I:** (0) *Segmentada*; (1) *No segmentada*. (l= 3; ic= 33; ir= 82)
- 107. Hábitat:** (0) *marino*; (1) *estuarino*; (2) *estuarino-dulceacuícola*; (3) *estrictamente dulceacuícola*; (4) *troglobio*. *No incluido en el análisis final.

Análisis filogenético

Reconstrucción filogenética- morfológica

A partir del análisis de clusters generado con la matriz 1, que incluye sólo las especies distribuidas en América se obtuvieron 4 grupos morfológicos principales, mostrados en la Figura 19.

El grupo 1 (nodo) está formado sólo por la especie *P. antrorum*, de afinidad troglobia, con distribución en Texas, E.U.A.; el grupo 2 incluyó dos subgrupos, el primero conformado por especies estuarinas-dulceacuícolas distribuidas en Centro y Sur de América tanto del lado del océano Atlántico como del Pacífico, así como en el Caribe, mientras que el segundo subgrupo está formado por especies continentales estrictamente dulceacuícolas sudamericanas. En el grupo 3 se encuentran las especies dulceacuícolas de México, además de *P. kadiakensis* de afinidad anfídroma y *P. cummingi* habitante de cavernas en Florida, E. U.A. Por último, el grupo 4 se encuentra conformado por especies con afinidad marina y estuarina, (incluyendo *P. argentinus*, especie anfídroma) con distribución en Norte y Sudamérica principalmente, tanto del Atlántico como del Pacífico.

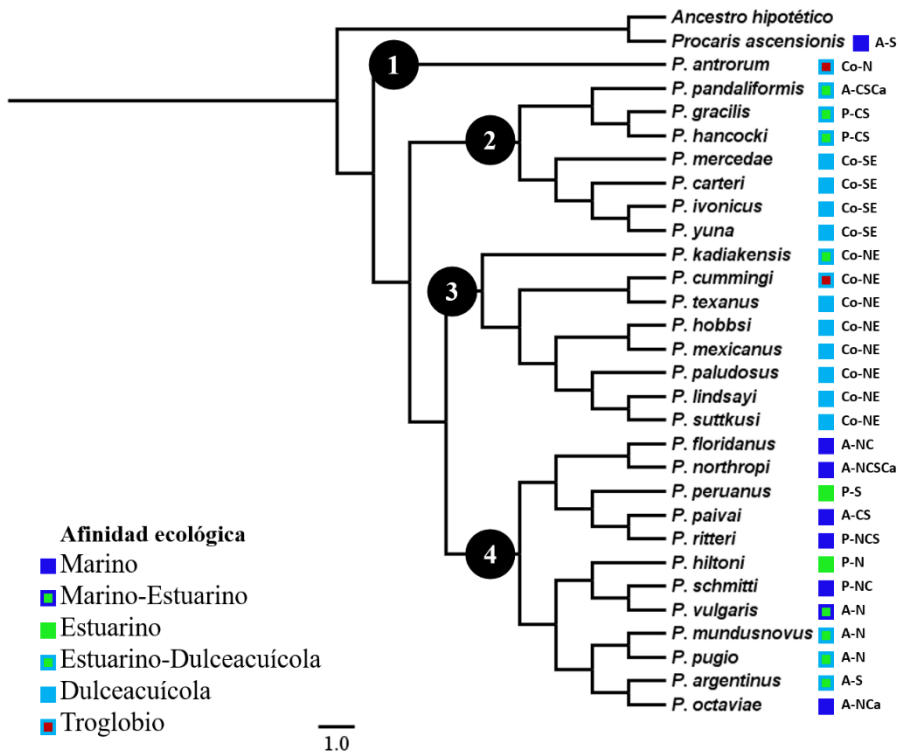


Figura 19. Fenograma obtenido a partir de caracteres morfológicos de especies de *Palaemon* con distribución en América bajo el método UPGMA. A: Atlántico; P: Pacífico; Co: Continental; N: Norteamérica; C: Centroamérica; S: Sudamérica; Ca: Caribe; NE: Noreste; SE: Sureste.

Por otra parte, se recuperaron 11 y 10 grupos morfológicos a partir del análisis de las matrices con un mayor número de especies correspondientes a distintas regiones geográficas a nivel mundial (Figura 20). En el primer análisis, se incluyeron las especies que cuentan con información molecular (Figura 20A), mientras que en el segundo análisis se incluyeron 9 especies más que no cuentan con dicha información (Figura 20B).

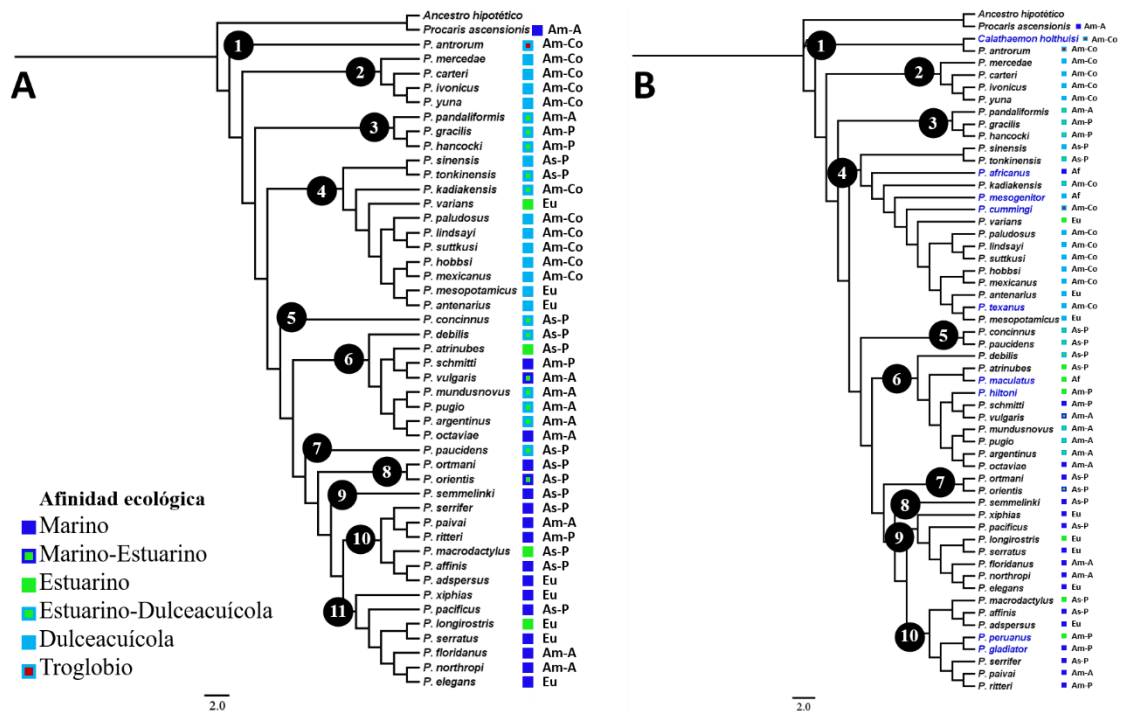


Figura 20. Comparación de topologías de fenogramas obtenidos a partir de caracteres morfológicos de especies de *Palaemon* con distribución mundial bajo el método UPGMA. La figura 20B muestra la inclusión de *Calathæmon holtuisi*, *Palaemon africanus*, *P. mesogenitor*, *P. cummingi*, *P. texanus*, *P. maculatus*, *P. hiltoni*, *P. peruanus* y *P. gladiator*. Am-A: América-Atlántico; Am-P: América-Pacífico; Am-Co: América-Continental; As-P: Asia-Pacífico; Eu: Europa; Af: África.

Al comparar la topología de ambos fenogramas, los grupos morfológicos están conformados como se describe a continuación:

Grupo 1: En ambos fenogramas está formado por las especies troglóbicas *P. antrorum* + *Calathæmon holtuisi* (Figura 20B).

Grupo 2: Conformado por las especies dulceacuícolas *P. mercedae* + *P. carteri* + *P. ivonicus* + *P. yuna*, distribuidas en Sudamérica.

Grupo 3: Conformado por las especies estuarinas-dulceacuícolas de Sudamérica *P. pandaliformis* (Atlántico) + *P. gracilis* + *P. hancocki* (Pacífico).

Grupo 4: Se encuentra conformado por las especies *P. sinensis* + *P. tonkinensis* (Asia-Pacífico), las especies dulceacuícolas *P. kadiakensis*, *P. paludosus* + *P. lindsayi* + *P. suttkusi* + *P. hobbsi* + *P. mexicanus*; *P. cummingi* y *P. texanus* (Norteamérica); *P. varians*, *P. mesopotamicus* + *P. antenarius* (Europa) y *P. africanus*, *P. mesogenitor* (África).

Grupo 5: Este grupo está conformado por las especies estuarinas distribuidas en la región Asia-Pacífico, *P. concinnus* + *P. paucidens* en el fenograma B, mientras que en el fenograma A, se presentan estas especies por separado en los grupos 5 y 7 respectivamente.

Grupo 6: En ambos fenogramas se mantiene la topología de los subgrupos formados por las especies *P. mundusnovus* + *P. pugio* + *P. argentinus* + *P. octaviae* (América-Atlántico) y *P. schmitti* + *P. vulgaris* (América - Pacífico y Atlántico). En el fenograma A, se muestra un subgrupo formado por las especies *P. debilis*, *P. atrinubes* (Asia - Pacífico) y *P. schmitti* + *P. vulgaris* (América - Pacífico y Atlántico). Mientras que en el fenograma B se integran las especies *P. atrinubes* + *P. maculatus* (Asia -Pacífico y África) y en otro subgrupo se integra *P. hiltoni* junto con *P. schmitti* (América- Pacífico) y *P. vulgaris* (América-Atlántico).

Grupo 7: En el fenograma A, está conformado sólo por la especie *P. paucidens*.

Grupo 8-7 (fenograma A-B): Conformado por las especies *P. ortmani* + *P. orientis* de la región Asia- Pacífico.

Grupo 9-8 (fenograma A-B): Formado sólo por la especie *P. semmelinki* de la región Asia-Pacífico.

Grupo 10: Formado por los subgrupos *P. serrifer* (Asia-Pacífico) + *P. paivai* (América-Atlántico) + *P. ritteri* (América- Pacífico) y por el subgrupo *P. macrodactylus* + *P. affinis* (Asia-Pacífico) + *P. adpersus* (Europa). En el fenograma B se integra el subgrupo formado por las especies *P. peruanus* + *P. gladiator* (América-Pacífico).

Grupo 11-9 (fenograma A-B): En ambos fenogramas se mantiene la topología formada por los subgrupos *P. floridanus* + *P. northropi* (América-Atlántico) + *P. elegans* (Europa), *P. longirostris* + *P. serratus* (Europa), *P. pacificus* (Asia-Pacífico) y *P. xiphias* (Europa).

Los grupos antes mencionados no representan la filogenia del grupo, ya que la formación de los grupos está dada por distancias en la matriz de caracteres, sin embargo, sirven para visualizar una primera aproximación a la filogenia y en general agrupa a aquellas especies con mayor similitud morfológica en un mayor número de estados de caracter.

Por otra parte, en el análisis filogenético obtenido a partir de la matriz 1 (30 taxa + 100 caracteres) se retuvieron 36 árboles igualmente parsimoniosos. El árbol de consenso estricto resultó con una L= 360 pasos, IC= 55 e IR= 70 (Figura 21).

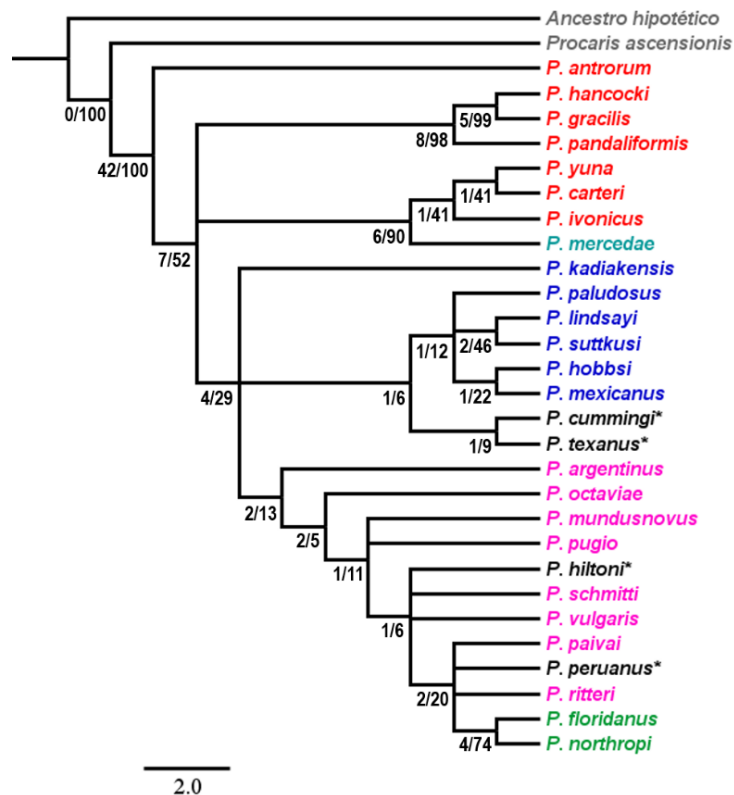


Figura 21. Cladograma de consenso estricto de máxima parsimonia obtenido a partir de caracteres morfológicos de especies de *Palaemon* con distribución en América. Los valores de soporte de Bremer/Bootstrap se muestran en cada nodo. El código de colores obedece a las especies que conforman clados a partir de datos moleculares (ver más adelante). *Especies que no han sido analizadas molecularmente.

Asimismo, se realizaron dos análisis adicionales, con un mayor número de taxa. En el primero, a partir de la matriz 2 (47 taxa y 105 caracteres) se retuvieron 253 árboles igualmente parsimoniosos. El árbol de consenso estricto resultó con una L= 544 pasos, IC= 41 e IR= 60 (Figura 22A), mientras que, para el segundo análisis, a partir de la matriz 3 (56 taxa y 106 caracteres) se retuvieron 500 árboles igualmente parsimoniosos. El árbol de consenso estricto resultó con una L= 577 pasos, IC= 39 e IR= 64 (Figura 22B).

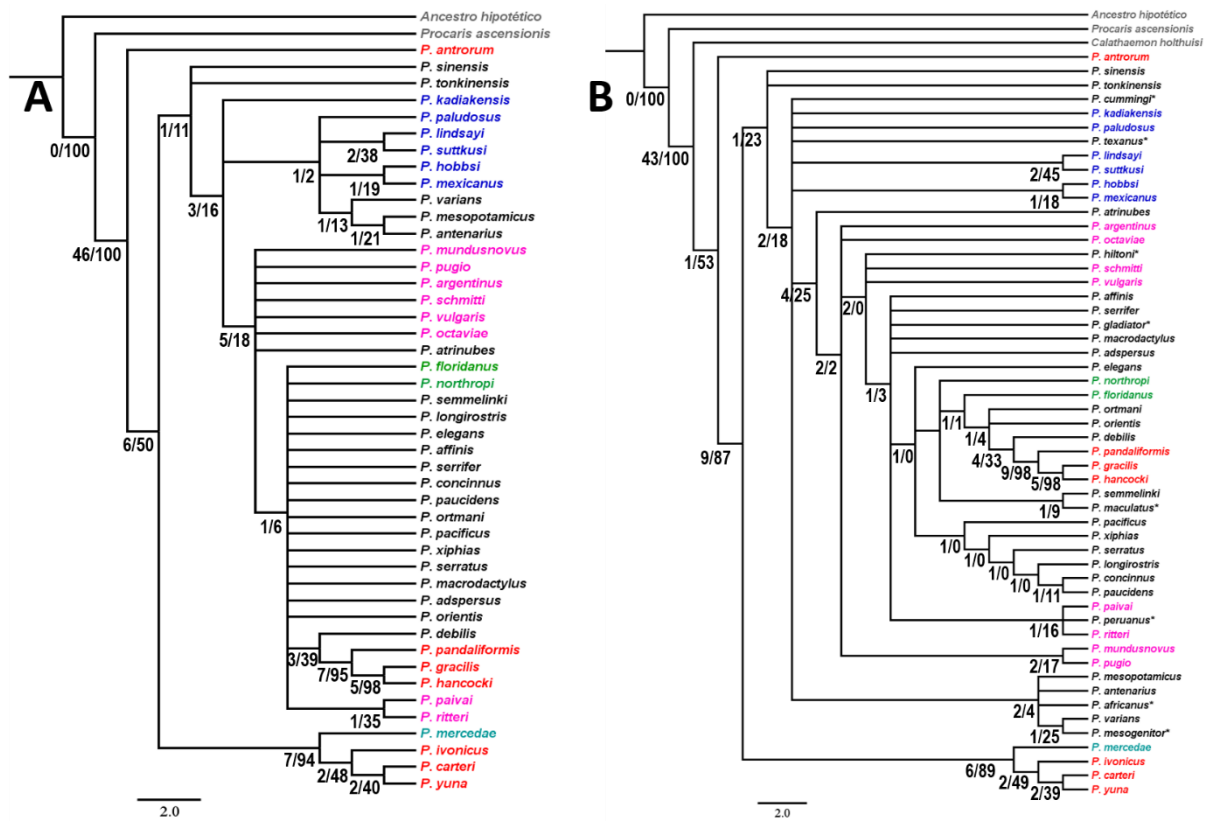


Figura 22. Cladograma de consenso estricto de máxima parsimonia obtenido a partir de caracteres morfológicos de especies de *Palaemon* distribuidas a nivel mundial. Los valores de soporte de Bremer/Bootstrap se muestran en cada nodo. A. 47 taxa y 105 caracteres, B. 56 taxa y 106 caracteres. El código de colores obedece a las especies de América que conforman clados a partir de datos moleculares. *Especies que no han sido analizadas molecularmente.

Para visualizar los caracteres que soportan a cada clado, en la figura 23 se muestra el cladograma de consenso estricto obtenido bajo el método de Máxima Parsimonia, para las especies con distribución en América, con los caracteres mapeados de acuerdo con el grado de homoplasia presentado.

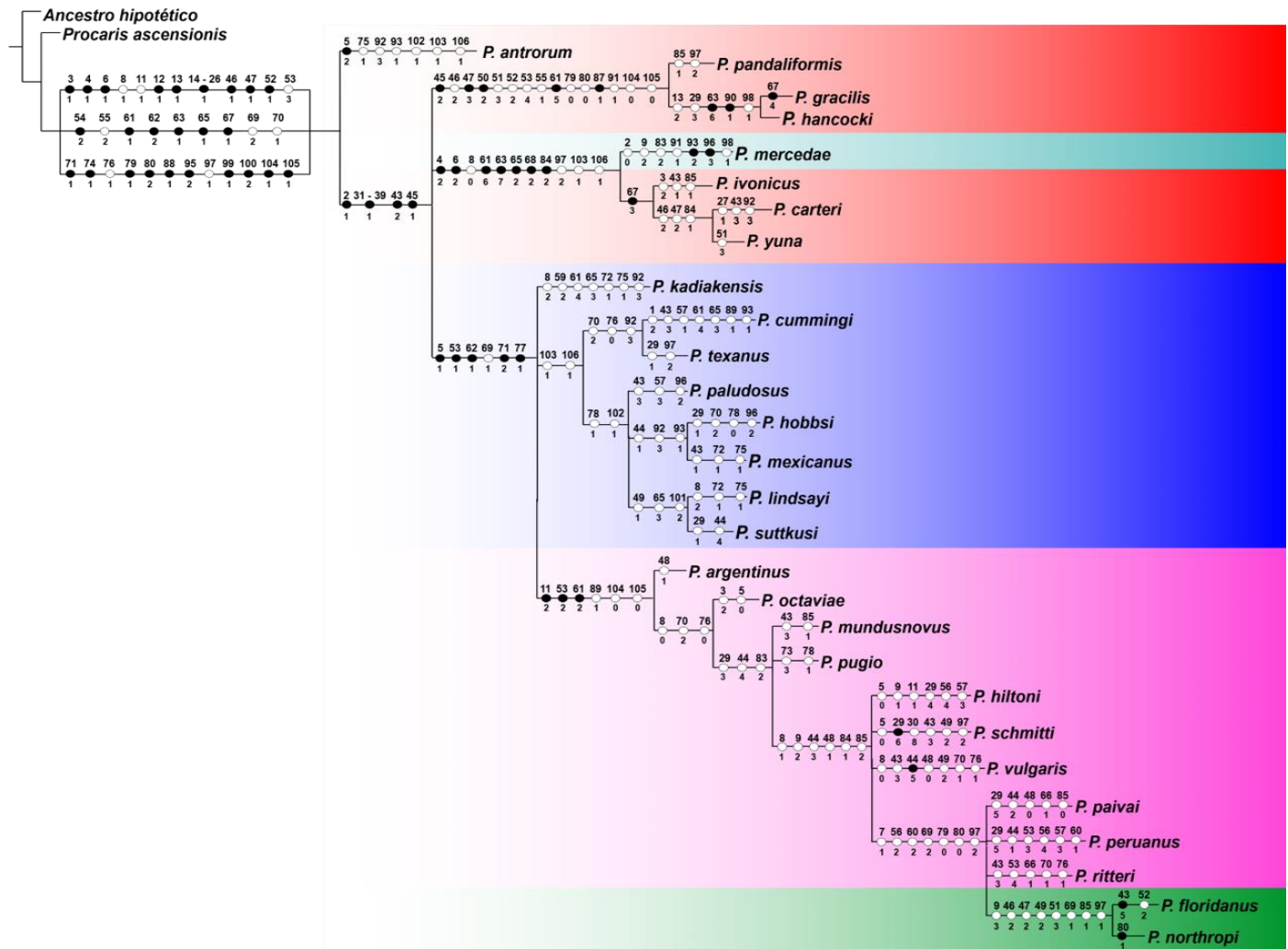


Figura 23. Cladograma de consenso estricto de máxima parsimonia obtenido a partir de caracteres morfológicos de especies de *Palaemon* con distribución en América. Los círculos negros indican cambios no homoplásticos o con menor homoplasia, los círculos blancos indican cambios homoplásticos. El número superior indica el número de carácter; el número inferior indica el estado de carácter. El código de colores obedece a las especies que conforman clados a partir de datos moleculares (ver más adelante).

Por otra parte, en el Anexo IV se muestran las figuras con la historia evolutiva de los caracteres que resultaron no homoplásicos o con valores de los índices de consistencia y de retención mayores a 50, que dieron soporte y permitieron visualizar la conformación de los siguientes grupos de especies: género *Palaemon sensu lato*, excluyendo el grupo externo (se muestra como ejemplo en la Figura 24), género *Palaemon sensu lato*, excluyendo grupo externo y *P. antrorum*, clado *Alaocaris* 1, clado *Alaocaris* 2 + *P. mercedae*, clado *Palaemon sensu stricto* y distintos clados del género *Palaemon*.

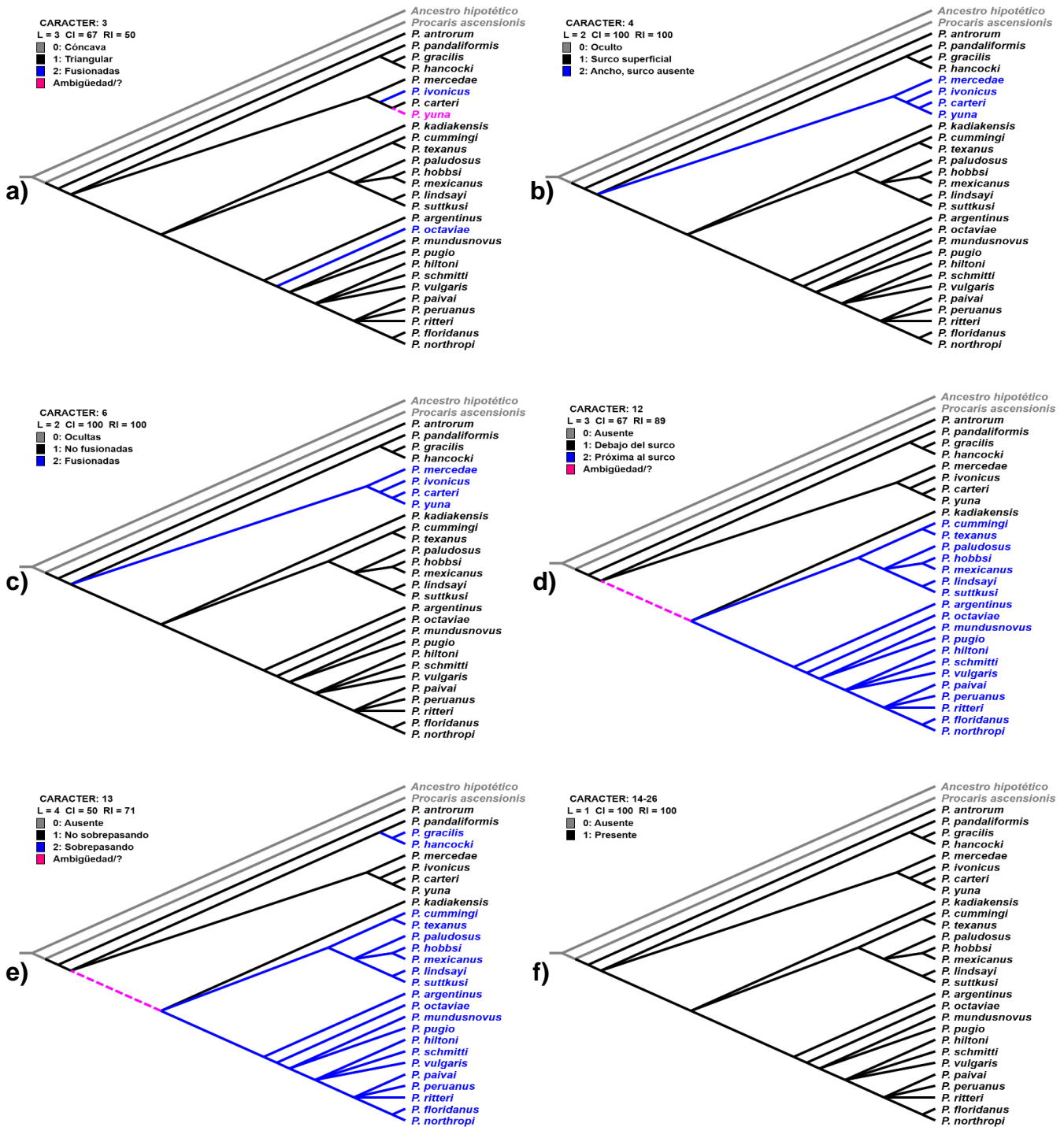


Figura 24. Mapeo estocástico de caracteres: Género *Palaemon sensu lato* a) caracter 3, Crestas laterales del primer esternito torácico; b) caracter 4, Forma del surco del quinto esternito; c) caracter 6, Crestas laterales del segundo esternito; d) caracter 12, Posición de la espina branquioestegal respecto al surco branquioestegal; e) caracter 13, Posición de la espina branquioestegal respecto al margen anterior del caparazón; f) caracter 14-26, Dientes rostrales dorsales (1-15).

Derivado del mapeo estocástico, se construyeron las siguientes tablas con las principales características morfológicas que dan soporte a cada uno de los clados conformados por especies americanas del género *Palaemon sensu lato* (Tabla 3), así como las simpleiomorfías diferenciales entre el grupo externo y el grupo interno, formado por el clado *Palaemon sensu stricto*, grupo *Alaocaris* y *P. mercedae* (Tabla 4). Dichas simpleiomorfías indican la estrecha relación entre las especies que conforman el grupo interno *Palaemon sensu lato*, reflejado en la similitud morfológica.

Tabla 3. Comparación de las características morfológicas principales de los grupos de *Palaemon sensu lato* distribuidos en América.

Caracter	<i>Alaocaris</i>		<i>Palaemon mercedae</i>	<i>Palaemon sensu stricto</i>	
	Grupo 1	Grupo 2		Marino- Estuarino	Dulceacuícola
4	Pliegue medio del quinto esternito formando un surco superficial	Quinto esternito ancho, sin surco		Pliegue medio del quinto esternito formando un surco superficial	
5	Espina del quinto esternito ausente	Espina del quinto esternito ausente		Espina del quinto esternito presente, excepto en <i>P. octaviae</i> , <i>P. hiltoni</i> y <i>P. schmitti</i>	Espina del quinto esternito presente
6	Crestas laterales del segundo esternito no fusionadas	Crestas laterales del segundo esternito fusionadas		Crestas laterales del segundo esternito no fusionadas	
11	Primer diente rostral no distante de los demás	Primer diente rostral no distante de los demás		Primer diente rostral distante de los demás, excepto en <i>P. hiltoni</i>	Primer diente rostral no distante de los demás
29	Siete dientes rostrales dorsales mínimo, excepto <i>P. pandaliformis</i> (seis dientes)	Seis dientes rostrales dorsales mínimo, excepto <i>P. carteri</i> (cinco dientes)	Seis dientes rostrales dorsales mínimo	De seis a once dientes rostrales dorsales, mínimo. Nueve en <i>P. paivai</i> y <i>P. peruanus</i>	Cinco o seis dientes rostrales dorsales mínimo
43	Dientes rostrales ventrales mínimo: cuatro en <i>P. pandaliformis</i> , siete en <i>P. gracilis</i> y once en <i>P. hancocki</i>	Dientes rostrales ventrales mínimo: uno en <i>P. ivonicus</i> , dos en <i>P. yuna</i> y tres en <i>P. carteri</i>	Dos dientes rostrales ventrales mínimo	De dos a tres dientes rostrales ventrales mínimo. Cinco en <i>P. floridanus</i>	Dos dientes rostrales ventrales mínimo. Tres es <i>P. cummingi</i> y <i>P. paludosus</i> . Uno en <i>P. mexicanus</i> .

44	Dientes rostrales ventrales máximo: ausentes en <i>P. hancocki</i> ; nueve; en <i>P. pandaliformis</i> , doce en <i>P. gracilis</i>	Dientes rostrales ventrales máximo: cuatro en <i>P. ivonicus</i> ; cinco en <i>P. yuna</i> y siete en <i>P. carteri</i>	Dientes rostrales ventrales máximo: tres	Dientes rostrales ventrales de dos a cinco. Seis en <i>P. vulgaris</i> y nueve en <i>P. floridanus</i>	Dientes rostrales ventrales máximo: de dos a cinco
45	Generalmente más de cinco dientes rostrales ventrales. Máximo doce en <i>P. gracilis</i>	Generalmente de uno a cuatro dientes rostrales ventrales. Máximo siete en <i>P. carteri</i>	Generalmente de uno a cuatro dientes rostrales ventrales.	Generalmente de uno a cuatro dientes rostrales ventrales. Máximo seis en <i>P. vulgaris</i>	Generalmente de uno a cuatro dientes rostrales ventrales
47	Espacio desnudo en más de la mitad de la longitud del rostro	Distribución de los dientes en 1/3 a menos de la mitad del rostro, excepto <i>P. ivonicus</i> (uniforme)	Distribución de los dientes rostrales uniforme	Distribución de los dientes rostrales uniforme, excepto <i>P. floridanus</i> y <i>P. northropi</i> (1/3 a menos de la mitad)	Distribución de los dientes rostrales uniforme
50	Dos espinas subapicales en el rostro	Una espina subapical en el rostro		Una espina subapical en el rostro	
53	Proporción del número de segmentos libres y número de segmentos fusionados en el flagelo superior de la Antena I: 4.5-7.1	Proporción del número de segmentos libres y número de segmentos fusionados en el flagelo superior de la Antena I: 2.5-3.3	Proporción del número de segmentos libres y número de segmentos fusionados en el flagelo superior de la Antena I: 2.5-3.3	Proporción del número de segmentos libres y número de segmentos fusionados en el flagelo superior de la Antena I: 0.80:1.90, excepto <i>P. peruanus</i> (2.5-3.3) y <i>P. ritteri</i> (4.5-7.1))	Proporción del número de segmentos libres y número de segmentos fusionados en el flagelo superior de la Antena I: 0.2 - 0.50
54	Parte fusionada ligeramente menor o igual que la parte libre	Parte fusionada ligeramente menor o igual que la parte libre		Parte fusionada ligeramente menor o igual que la parte libre	Parte fusionada del flagelo antenular notablemente mayor que la libre.
61	Epipodito del primer maxilípodo con lóbulo ovalado	Epipodito del primer maxilípodo con lóbulo simple		Epipodito del primer maxilípodo redondo y bilobulado, uniforme	Epipodito del primer maxilípodo redondo y no bilobulado
62	Epipodito del primer maxilípodo con el lóbulo prolongado			Epipodito del primer maxilípodo con el lóbulo no prolongado	
63	Endito superior del primer maxilípodo más grande que el inferior, borde	Endito superior del primer maxilípodo más grande que el inferior, típicamente con un borde interno convexo		Endito superior del mismo tamaño que el inferior, bordes internos en el mismo nivel	Endito superior del primer maxilípodo más grande que el inferior, con el borde interno proyectado en un

	interno continuo, excepto <i>P. pandaliformis</i>			ángulo de alrededor de 30°, excepto en <i>P. hobbsi</i> , <i>P. mexicanus</i> y <i>P. suttkusi</i>
65	Parte frontal de la lacinia interior de la maxilla I curveada	Parte frontal de la lacinia interior de la maxilla I alargada		Parte frontal de la lacinia interior de la maxilla I curveada Parte frontal de la lacinia interior de la maxilla I ancha, excepto <i>P. texanus</i> , <i>P. paludosus</i> , <i>P. hobbsi</i> y <i>P. mexicanus</i> (curveada)
67	Lacinia superior de la maxilla I con forma de dedo, doblado, excepto <i>P. gracilis</i> (terminación cónica atenuándose en una punta aguda y alargada)	Lacinia superior de la maxilla I amplia y conspicuamente unida a la lacinia interior.	Lacinia superior de la maxilla I con forma de dedo, doblado	Lacinia superior de la maxilla I con forma de dedo, doblado
68	Área dorsal del proceso molar con dientes grandes y pocas filas de espinas entre ellos	Proceso molar con un área cubierta por espinas mayores que en el estado 1 y con dientes no prominentes		Área dorsal del proceso molar con dientes grandes y pocas filas de espinas entre ellos
71	Tres dientes en el proceso incisivo izquierdo*			Cuatro dientes en el proceso incisivo izquierdo (máximo), excepto <i>P. peruanus</i> (?)
77	Forma IV- 4/3 dientes en el proceso incisivo (izquierdo/derecho): ausente			Forma IV- 4/3 dientes en el proceso incisivo (izquierdo/derecho): presente, excepto <i>P. peruanus</i> (?)
80	Tres segmentos en el palpo mandibular	Sin palpo		Sin palpo o con palpo y con tres segmentos, excepto <i>P. northropi</i> (dos segmentos) Sin palpo
84	Sin dientes en el dedo fijo de la quela	Un diente en el dedo fijo de la quela, excepto <i>P. ivonicus</i> (dos)	Dos dientes en el dedo fijo de la quela	Sin diente o con un diente en el dedo fijo de la quela Sin dientes en el dedo fijo de la quela
87	Borde posterior de la pleura del 5to. somita abdominal lobulada	Borde posterior de la pleura del 5to. somita abdominal puntiaguda/redondeada, excepto <i>P. yuna</i> (?)		Borde posterior de la pleura del 5to. somita abdominal puntiaguda/redondeada, excepto <i>P. paivai</i> (?)
90	Punta del telson progresivamente más delgada hasta convertirse en una	Punta del telson terminando abruptamente en punta		Punta del telson terminando abruptamente en punta

	punta cónica, excepto <i>P. pandaliformis</i>				
93	Par posterior de espinas dorsales a > 1/6 (1/3) de la longitud del telson desde el borde distal	Par posterior de espinas dorsales a > 1/6 (1/3) de la longitud del telson desde el borde distal	Par posterior de espinas dorsales del telson distinto	Par posterior de espinas dorsales a > 1/6 (1/3) de la longitud del telson desde el borde distal	Par posterior de espinas dorsales a > 1/6 (1/3) de la longitud del telson desde el borde distal, excepto en <i>P. cummingsi</i> , <i>P. hobbsi</i> y <i>P. mexicanus</i>
96	Telson con dos setas plumosas	Telson con dos setas plumosas	Telson con 8 a 18 setas plumosas	Telson con dos setas plumosas	Telson con dos setas plumosas, excepto <i>P. paludosus</i> y <i>P. hobbsi</i> (hasta cinco setas)

Tabla 4. Comparación entre las sinapomorfías del grupo interno *Palaemon sensu lato* (*Palaemon-Alaocaris* - *P. mercedae*) con respecto al grupo externo.

Caracter	Grupo externo	Grupo interno
2	Espina frontal del primer esternito: presente (incluyendo <i>P. antrorum</i> y <i>P. mercedae</i>)	Espina frontal del primer esternito: ausente
3	Crestas laterales del primer esternito torácico cóncavas, ahuecadas, con sólo la coxa de apoyo	Crestas laterales del primer esternito torácico de forma triangular o fusionadas
4	Forma del surco del 5to. esternito no visible, oculto por las coxas del 5to. par de pereiópodos	Pliegue medio del 5to. esternito formando un surco superficial; esternito más ancho que en el estado 1 o surco ausente
6	Crestas laterales del 2do. esternito: no visible, oculto por las coxas del 2do. par de pereiópodos	Crestas laterales del 2do. esternito con forma triangular, no fusionadas o forma triangular no muy pronunciada y ligeramente fusionadas
12 y 13	Surco y espina branquioestegal ausente	Surco y espina branquioestegal presentes, en distintas posiciones.
14-26	Dientes rostrales dorsales ausentes	Dientes rostrales dorsales (1-15) presentes
31-39	Dientes rostrales ventrales ausentes (incluyendo <i>P. antrorum</i>)	Dientes rostrales ventrales (1-12) presentes
43 y 45	Dientes rostrales ventrales ausentes (incluyendo <i>P. antrorum</i>)	Dientes rostrales ventrales mínimo: de uno a once
46 y 47	Dientes rostrales dorsales ausentes	Distribución de los dientes dorsales del rostro uniforme o no uniforme (espacio desnudo desde 1/3 a menos de la mitad de la longitud del rostro; espacio desnudo de más de la mitad de la longitud del rostro)
52	Forma del rostro: Deprimido y muy corto	Forma del rostro: comprimido y recto o con la parte distal proyectada hacia arriba
54	Flagelo antenular no fusionado	Parte fusionada respecto a la parte libre del flagelo antenular de distintas longitudes

61	Epipodito del primer maxilípodo fusionado, de forma cuadrada con un borde inferior muy prominente	Epipodito del primer maxilípodo redondo, no bilobulado; redondos y bilobulado uniforme; redondo y bilobulado, lóbulo inferior más pequeño que el superior; con un lóbulo triangular; con un lóbulo ovalado; con los lóbulos simples y ovalados, pero la parte superior más delgada y aguda distalmente
62	Lóbulos del epipodito del primer maxilípodo fusionados de forma cuadrada con un borde inferior muy prominente	Lóbulos del epipodito del primer maxilípodo fusionados o parcialmente fusionados, lóbulo anterior no prolongado hacia el frente; lóbulos fusionados, lóbulo anterior prolongado hacia el frente
63	Endito superior del primer maxilípodo más grande que el inferior, se reduce a una banda pequeña	Endito superior del primer maxilípodo del mismo tamaño que el inferior, bordes internos en el mismo nivel; endito superior más grande que el inferior. El superior con el borde interno proyectado en un ángulo de alrededor de 30°; ambos enditos de forma muy diferente, el superior más bien alargado y proyectado casi a un ángulo de 40°; endito superior más grande que el inferior, con una muesca basal prominente; endito superior muy grande y lameliforme, casi oculto al endito inferior que es más discreto; endito superior más grande que el inferior, borde interno continuo o endito superior más grande, típicamente con un borde interno convexo.
65	Lacinia interior de la maxilla I ausente	Parte frontal de la lacinia interior de la maxilla I curvada, alargada o ancha
67	Forma de la lacinia superior de la maxilla I con terminación cónica atenuándose en una punta aguda	Forma de la lacinia superior de la maxilla I con forma de dedo, doblado; amplio y conspicuamente unido a la lacinia inferior o delgada y agudamente inclinada hacia la lacinia inferior
71	Dientes en el proceso incisivo izquierdo (máximo): uno	Dientes en el proceso incisivo izquierdo (máximo): tres o cuatro
74	Proceso incisivo y molar fusionados	Proceso incisivo y molar no fusionados
79	Palpo mandibular presente	Palpo mandibular presente o ausente
80	Tres segmentos en el palpo mandibular	Tres segmentos en el palpo mandibular (<i>P. northropi</i> con dos segmentos)
88	Apéndice interno pleópodo II-V: ausente	Apéndice interno pleópodo II-V: presente
95	Número de espínulas del telson: más de 4 pares	Número de espínulas del telson: de 1 a 3 pares o espínulas ausentes
99	Patrón de espinas distales en el telson: 4 pares, uniformes	Patrón de espinas distales en el telson: 2 pares, par interno de grosor similar al par externo; 3 pares de grosor similar, 2 pares internos del mismo tamaño y 2 veces más pequeños que el par externo
100	Placa anal con un tubérculo que lleva una espina en la parte superior	Placa anal con una espina o liso.
104 y 105	Huevecillos: numerosos (101-500) y pequeños (0.1-1.09)	Huevecillos: numerosos (101-500) (obs. 109- 486) o pocos (1-100) (obs. 5 - 85), pequeños (0.1-1.09) (obs. 0.4-1.025) o grandes (1.1-2.0) (obs. 1.1-1.70)

Reconstrucción filogenética- molecular

La topología de los árboles filogenéticos obtenidos a partir de los análisis Bayesiano y de Máxima verosimilitud fue similar y los clados resultaron consistentes entre los análisis, con ligeras diferencias entre las relaciones dentro de cada subclado. A continuación, se presentan y describen los árboles filogenéticos construidos a partir del alineamiento 3 (Figuras 25-26).

Ambos análisis mostraron al género *Palaemon sensu lato* como un grupo no monofilético, conformado por dos clados principales y dos especies que resultaron independientes de los clados anteriormente mencionados.

Clado 1: Compuesto por especies sudamericanas del Pacífico y Atlántico, relacionadas a especies continentales, junto con *P. antrorum*, especie distribuida en cuevas de Texas, EUA. Este clado presenta como especie hermana a *Craseria morleyi* (Decapoda, Palaemonidae) sólo en el análisis Bayesiano (Figura 25).

Clado 2: Este clado albergó el mayor número de especies del género *Palaemon sensu lato*, distribuidas en su mayoría en Asia-Pacífico, seguido de América, Europa y finalmente África.

Subclado 1: Formado por las especies *P. sinensis* + *P. paucidens*, ambas provenientes de la región Asia-Pacífico.

Subclado 2: Formado en su mayoría por especies de Europa, seguido de dos subclados conformados por especies americanas. El primero, compuesto por especies dulceacuícolas (excepto *P. kadiakensis*, especie anfídroma) distribuidas en México y Estados Unidos. El segundo subclado americano formado por especies del Atlántico relacionadas a *P. elegans*, especie europea. Asimismo, se encuentra una especie africana (*P. peringueyi*) y otra de la región Asia-Pacífico (*P. pacificus*) relacionadas también a especies europeas.

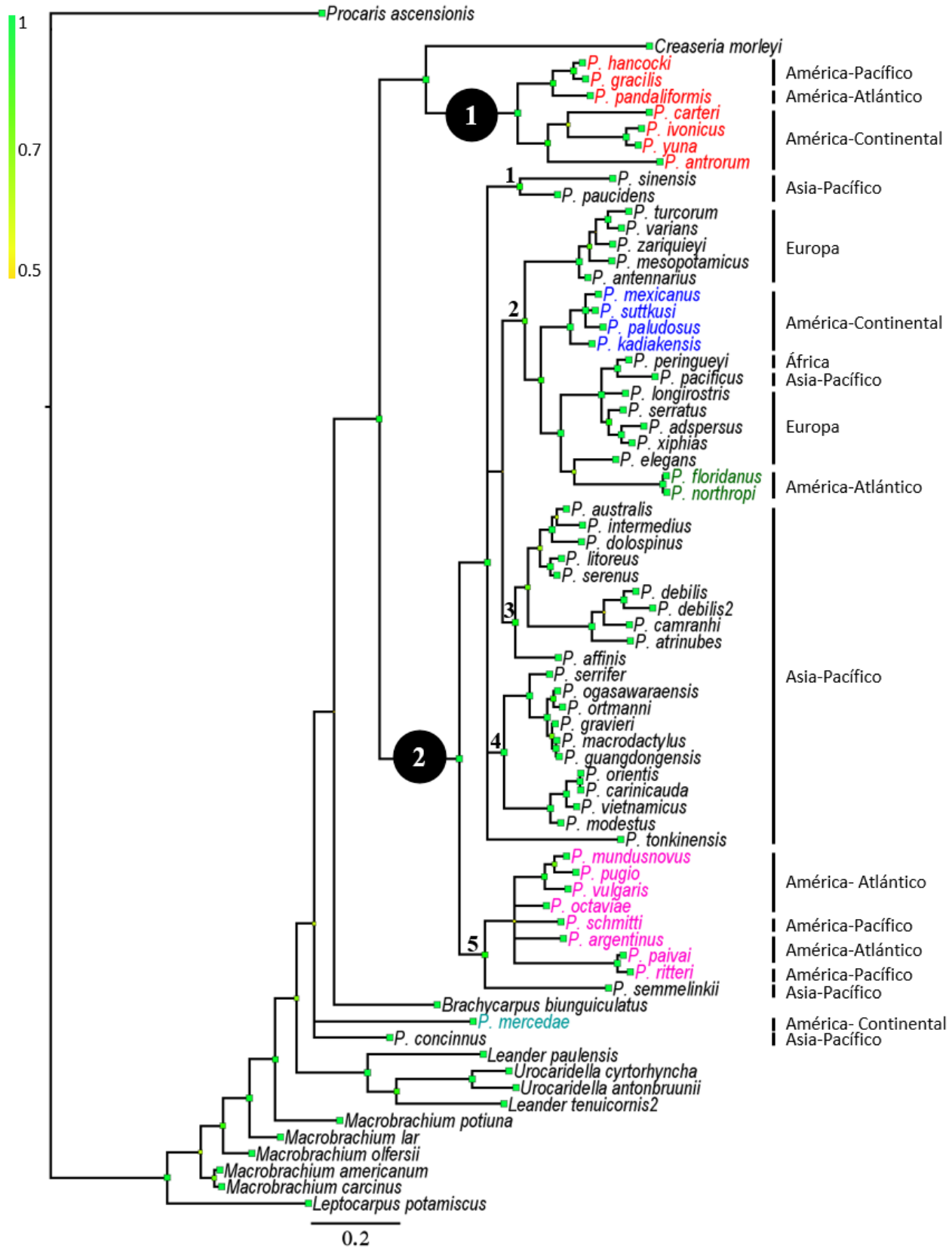


Figura 25. Árbol consenso de inferencia Bayesiana de especies del género *Palaemon* con base en el gen 16SrRNA. La probabilidad posterior se muestra en cada nodo con un código de color y tamaño de cuadro. Los números en los nodos indican la formación de clados y subclados. Los taxa resaltados con color muestran las especies con distribución en América.



Figura 26. Árbol consenso de Máxima verosimilitud de especies del género *Palaemon* con base en el gen 16SrRNA. Los valores de bootstrap se muestra en cada nodo con un código de color y tamaño de cuadro. Los números en los nodos indican la formación de clados y subclados. Los taxa resaltados con color muestran las especies con distribución en América.

Subclado 3: Formado únicamente por especies de la región Asia-Pacífico. En el análisis de máxima verosimilitud (Figura 26), el subclado formado por las especies *P. debilis*, *P. camranhi* y *P. atrinubes*, se encuentra relacionado al subclado 5, aunque con bajo soporte de Bootstrap (< 50).

Subclado 4: Formado por especies de la región Asia- Pacífico, no relacionadas directamente al subclado anterior.

Subclado 5: Formado por especies americanas del Pacífico y del Atlántico, relacionadas con *P. semmelinki*, especie de Asia-Pacífico.

Por otra parte, la especie *P. tonkinensis*, aparece de forma independiente en ambos análisis, dentro del clado 2, mientras que las especies *P. mercedae* y *P. concinnus* resultaron fuera de los dos clados principales, sin estar relacionadas entre sí.

Distancia genética

El consenso de distancias genéticas entre los distintos alineamientos y linajes se muestran en la Tabla 5.

Tabla 5. Distancia genética intra e inter linaje. El número de diferencias por sitio entre linajes se muestra en porcentaje.

Linaje	<i>Palaemon</i>	<i>Alaocaris</i>	<i>Palaemon mercedae</i>	<i>Palaemon concinnus</i>	<i>Macrobrachium</i>	Grupo externo
<i>Palaemon</i>	3-19					
<i>Alaocariss</i>	14-22	7-15				
<i>P. mercedae</i>	14-20	18-20	-			
<i>P. concinnus</i>	13-21	16-18	14	-		
<i>Macrobrachium</i>	14-22	17-20	14-18	13-17	3-14	
Grupo externo	15-25	16-23	14-24	14-22	15-24	9-24

Las divergencias interespecíficas y entre linajes oscilaron de 3 a 24%, sin embargo, algunas especies mostraron divergencias que corresponden con el nivel intraespecífico. Dentro de *Palaemon sensu stricto*, la especie *P. ogasawarensis* vs *P. ortmani* - *P. gravieri* - *P. macrodactylus* y *P. guangdongensis* presentó un 2% de divergencia, mientras que *P. floridanus* vs *P. northropi*; *P. gravieri* vs *P. macrodactylus* y *P. guangdongensis* mostraron 1% de divergencia. Las secuencias de *Palaemon orientis* vs *P. carinicauda* y

P. macrodactylus vs *P. guangdongensis* no presentaron divergencia respectivamente, lo cual puede indicar que están erróneamente identificadas y corresponden a un mismo taxa.

Por otro lado, dentro del linaje *Alaocaris*, los valores de menor divergencia se presentaron entre *P. hancoki* – *P. gracilis* con el 3% y entre *P. ivonicus* y *P. yuna* con un 4%.

Análisis de reloj molecular

De acuerdo con el reloj molecular, en ambos análisis (sólo especies de América y a nivel Mundial) se sustentan los tiempos de divergencia de los linajes dentro de *Palaemon sensu lato*. El linaje *Alaocaris* se separó de la línea evolutiva de *Palaemon sensu stricto*, aproximadamente hace 56.84 Ma. La especie *P. mercedae* se separó hace 46.69 Ma, similar al tiempo de divergencia del linaje *P. concinnus*, mientras que la divergencia del género *Palaemon sensu stricto* distribuido en América, es datada durante el Paleogeno hace aproximadamente 36.46 Ma (HPD 95% ~22- 52Ma), dando origen a dos grupos, el primero conformado por especies estuarinas-marinas y el segundo conformado por especies dulceacuícolas que se distribuyen en México, cercanas a las especies *P. floridanus* y *P. northropi*. Los eventos de cladogénesis intermedios entre los grupos de especies de América indican un patrón similar de tiempo de divergencias (Figuras 27 y 28).

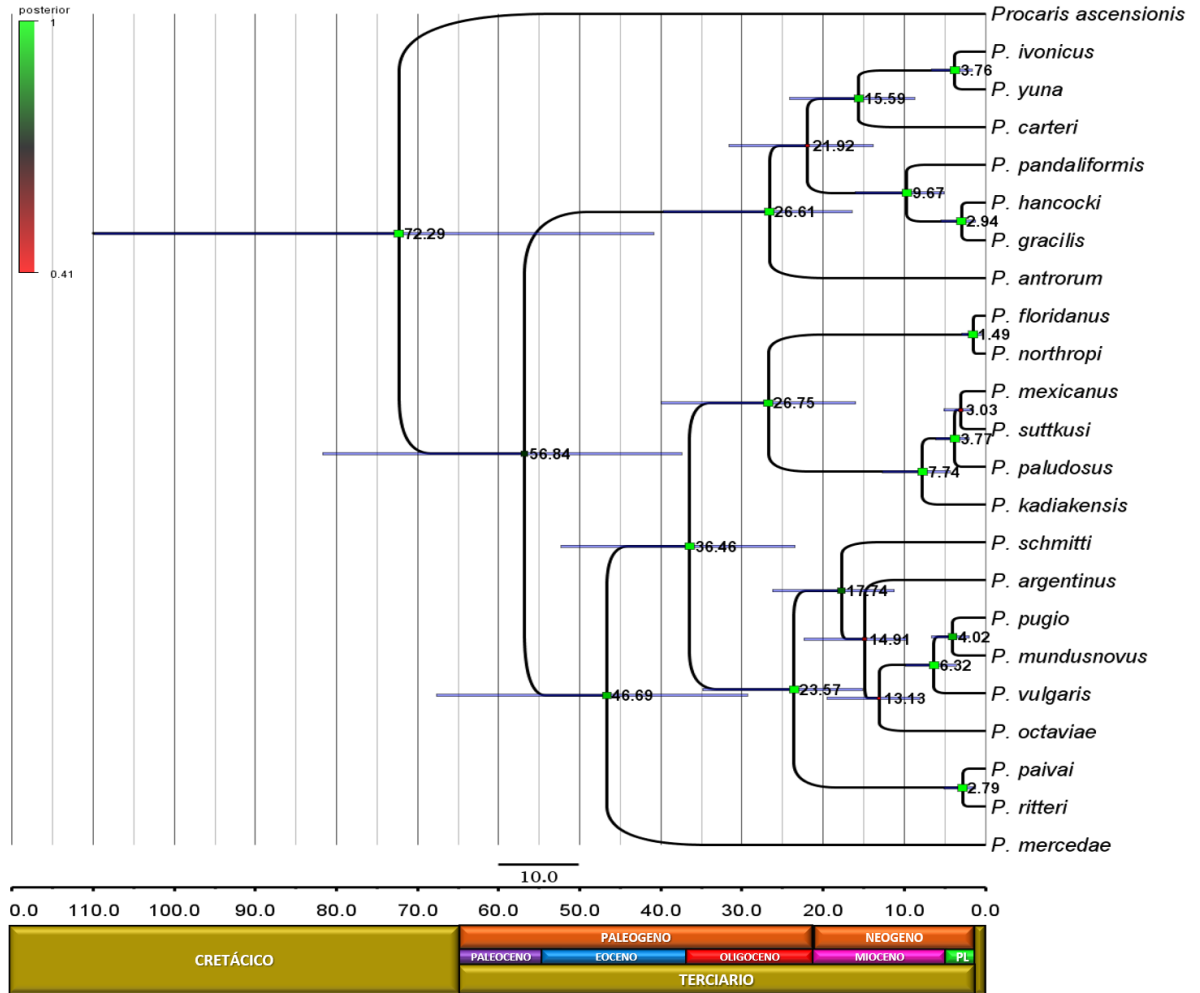


Figura 27. Arbol ultramétrico relajado construido a partir de secuencias del gen 16SrRNA de especies de *Palaemon* con distribución en América. Las edades medias se indican en cada nodo (millones de años) y los intervalos del 95% HPD se muestran con barras azules horizontales. La tasa de sustitución fue fijada en 0.83% (PMA). Modelo evolutivo HKY+I+G. Límites de escala geológica (Ma): 5: Plioceno; 22.5: Mioceno; 37: Oligoceno; 55: Eoceno; 65: Paleoceno.

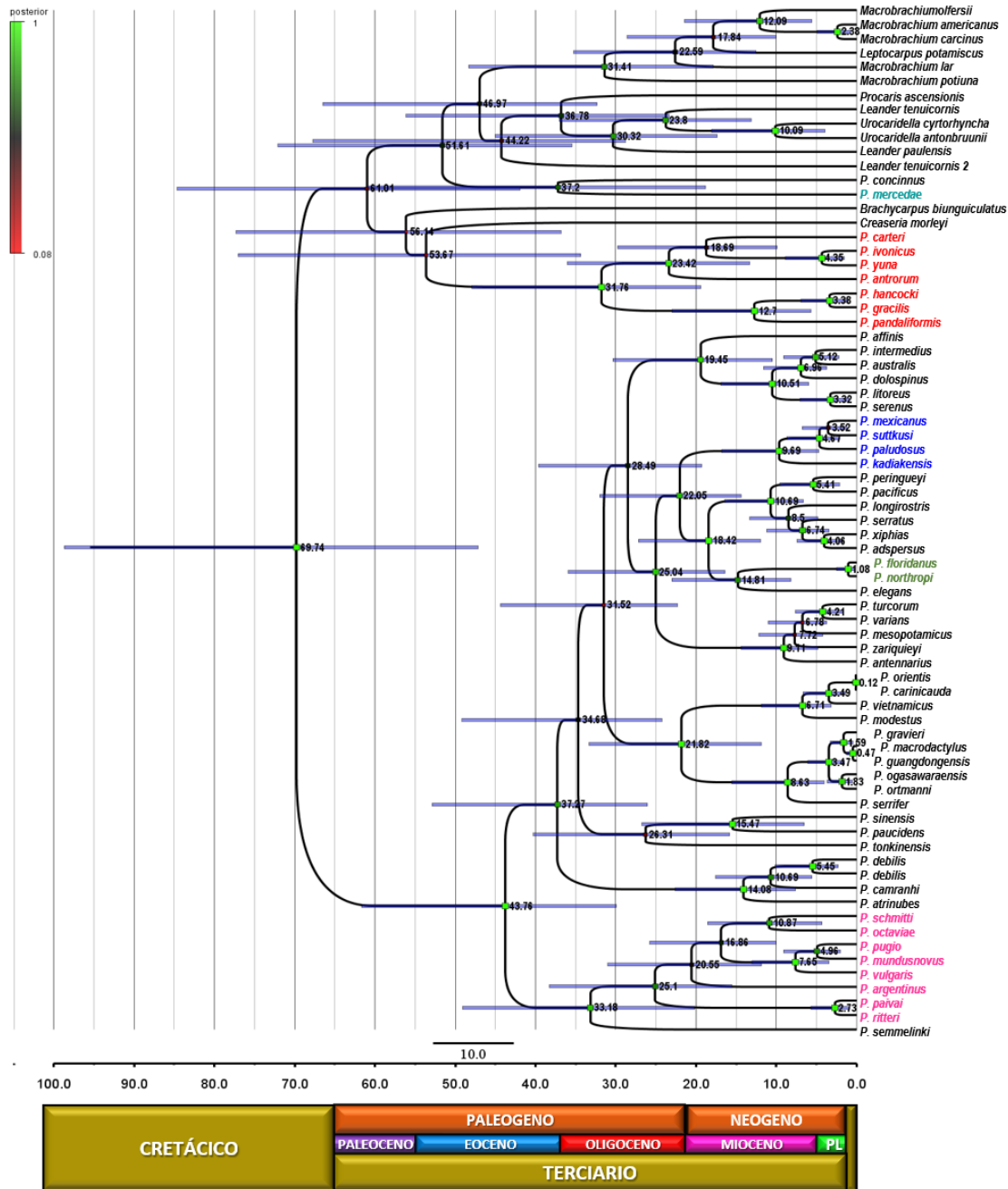


Figura 28. Arbol ultramétrico relajado construido a partir de secuencias del gen 16SrRNA de especies de *Palaemon*. Las edades medias se indican en cada nodo (millones de años) y los intervalos del 95% HPD se muestran con barras azules horizontales. La tasa de sustitución fue fijada en 0.83% (PMA). Modelo evolutivo HKY+I+G. Límites de escala geológica (Ma): 5: Plioceno; 22.5: Mioceno; 37: Oligoceno; 55: Eoceno; 65: Paleoceno. Los taxa resaltados con color muestran las especies con distribución en América.

Reconstrucción de áreas ancestrales

De acuerdo con el análisis de reconstrucción de áreas ancestrales S-Diva (Figura 29), el ancestro más reciente del grupo *Palaemon sensu lato* junto con el grupo externo, se originó en el Indo Pacífico (nodo 72), datando nuestro análisis a partir del Cretácico tardío (~70 Ma). A partir del nodo raíz se recuperaron dos orígenes de *Palaemon sensu lato*: el Indo Pacífico y el Atlántico Oeste. A partir del Indo Pacífico, el linaje del grupo *Palaemon sensu stricto* (nodo 71) habría seguido dos rutas iniciales de dispersión durante el Eoceno (~43 Ma). La primera, aparentemente mediada por un proceso vicariante en el Oligoceno (nodo 70, ~33Ma) entre el Indo- Pacífico y el Atlántico Oeste, conservando la relación entre *P. semmelinki* (Indo Pacífico) con especies americanas. A partir de esta ruta siguieron eventos de dispersión durante el Oligoceno (~25 Ma) y Mioceno (~ 15 Ma) (nodo 69, 66) dentro del Atlántico Oeste. Se recuperaron dos eventos vicariantes (nodo 63, 68) entre el Atlántico Oeste y el Pacífico Este, que habrían originado los grupos de especies hermanas *P. schmitti*-*P. octaviae* (Mioceno, ~10 Ma) y *P. ritteri*-*P. paivai* (Plioceno, ~3 Ma). En la segunda ruta, se recupera la dispersión dentro del Indo-Pacífico a finales del Oligoceno y principios del Mioceno (~38-35 Ma) (nodo 62, 58) con un evento vicariante con el Pacífico Suroeste en el Mioceno (~15 Ma) (nodo 61). Los eventos de cladogénesis siguientes indican posibles rangos ancestrales de distribución. En el nodo 55 (Oligoceno, ~30 Ma) se muestran múltiples eventos de dispersión y vicarianza con 25% de frecuencia de ocurrencia de las rutas Indo Pacífico + Atlántico Este, Indo-Pacífico + Atlántico Oeste, Indo-Pacífico + Pacífico Suroeste e Indo Pacífico + Mar Mediterráneo. Posteriormente, el nodo 45 (Oligoceno, ~28 Ma) muestra las rutas Pacífico Suroeste + Mar Mediterráneo, Pacífico Suroeste + Atlántico Oeste, Pacífico Suroeste + Atlántico Este con 33.33% de frecuencia de ocurrencia para cada una. El nodo 44 (Oligoceno, ~25 Ma) muestra como rangos de dispersión y vicarianza el Atlántico Oeste + Mar Mediterráneo y Atlántico Este + Mar Mediterráneo con una frecuencia de 50% para cada uno.

Por otro lado, el nodo 39 (Oligoceno tardío ~23 Ma) recupera un evento vicariante con 50% de ocurrencia para el Atlántico Oeste + Atlántico Este y Atlántico Oeste, a partir de esta ruta surge el linaje que conforma a las especies dulceacuícolas mexicanas.

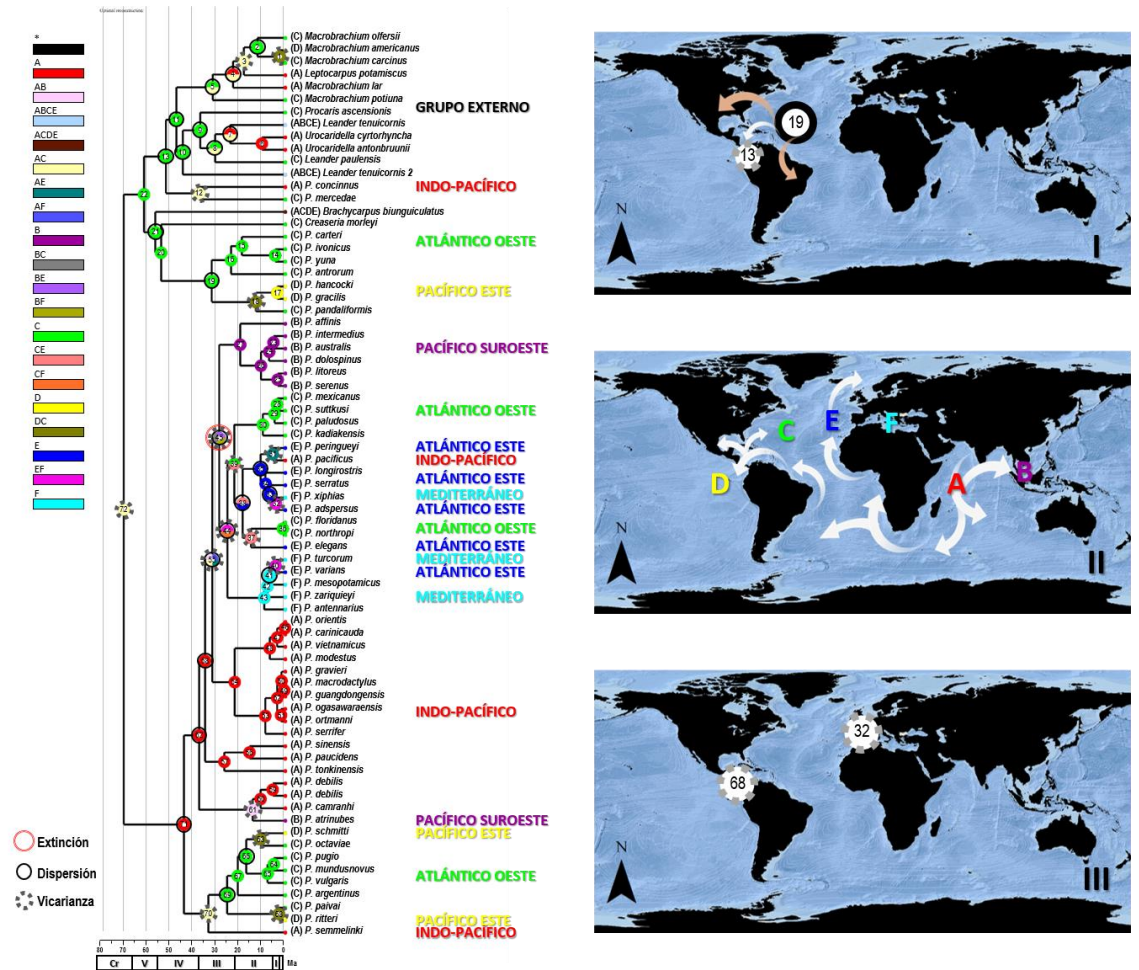


Figura 29. Reconstrucción de áreas ancestrales, con base en el gen 16S rRNA en *Palaemon sensu lato*. A) Distribución ancestral de cada nodo y eventos de cladogénesis (dispersión o vicarianza) a partir de S-DIVA. B) Posible historia biogeográfica de *Palaemon sensu lato*. I: Hipótesis biogeográfica de proto ancestro americano en linaje *Alaocaris* (Carvalho *et al.*, 2017), II: Hipótesis de rutas de dispersión de *Palaemon sensu stricto*. III: Hipótesis de eventos vicariantes en *Palaemon sensu stricto*. Regiones biogeográficas A: Indo Pacífico, B: Pacífico Suroeste, C: Atlántico Oeste, D: Pacífico Este, E: Atlántico Este, F: Mediterráneo.

Por otra parte, el nodo 38 (Mioceno, ~18 Ma) indica la dispersión en el Atlántico Este y Atlántico Oeste-Atlántico Este, por un lado, un evento vicariante (nodo 37) separa las especies del Atlántico Oeste (*P. floridanus* + *P. northropi*) de una especie con distribución en el Atlántico Este (*P. elegans*) durante el Mioceno (~15 Ma), mientras que por otro lado se encuentra la dispersión dentro del Atlántico Este (Mioceno ~10-6 Ma) (nodos 85, 83) con la subsecuente vicarianza entre Atlántico Este (Sur de África) durante el Mioceno (~5 Ma) y el Indo-Pacífico (nodo 31) y entre el Atlántico Este y el mar mediterráneo (nodo 32) durante el Plioceno (~4 Ma).

El otro ancestro de *Palaemon sensu lato*, se ubica en el Atlántico Oeste (nodo 19) durante el Oligoceno (~32Ma), a partir del cual se origina por medio de dispersión el clado de especies sudamericanas (*P. ivonicus* + *P. yuna* + *P. carteri*) y la especie *P. antrorum* de Norteamérica (Oligoceno, ~25 Ma). Asimismo, un evento vicariante (nodo 18) habría marcado la separación entre *P. pandaliformis* del Atlántico Oeste y *P. hancoki* + *P. gracilis* del Pacífico Este en el Mioceno (~13 Ma). Otros eventos de dispersión en el Atlántico Oeste son recuperados para especies que conforman el grupo externo (2,9,10,11,13), algunos relacionados ancestralmente con el clado de *Alaocaris* (nodo 21) que datan de finales del Eoceno y principios del Paleoceno.

Las especies *P. concinnus* y *P. mercedae* fueron recuperadas mediante un evento vicariante (nodo 12), datando el ancestro más cercano en el Eoceno (~52 Ma).

DISCUSIÓN

De acuerdo con nuestros resultados el género *Palaemon sensu lato* es un grupo no monofilético, integrado por al menos cuatro linajes, recuperados a partir de la matriz de caracteres morfológicos y del gen mitocondrial 16S. Dichos linajes concuerdan con los propuestos por Carvalho *et al.*, (2017) nombrados linajes *Palaemon sensu stricto*, *Alaocaris*, *Palaemon mercedae* y linaje *Palaemon concinnus*, siendo estos dos últimos, monoespecíficos hasta el momento. La reconstrucción de áreas ancestrales mostró la región del Indo Pacífico como el centro de origen del linaje *Palaemon sensu stricto* durante el Eoceno (~43 Ma) mientras que el origen del linaje *Alaocaris* se ubicó en el Atlántico Oeste durante el Oligoceno (~32Ma).

En un plano morfológico general existe homogeneidad dentro de *Palaemon sensu lato*, siendo los caracteres considerados por este estudio, en su mayoría, sinapomorficos o bien, simplesiomorficos incluyendo al grupo externo, motivo por el cual, no resulta sorpresivo que distintos linajes estuvieran agrupados bajo el mismo género. Así, los caracteres que se comparten entre linajes, pueden ser resultado de convergencias evolutivas, o bien muestra de que compartieron un ancestro en común no reciente.

A pesar de que la no monofilia de *Palaemon sensu lato* había sido sugerida anteriormente por Ashelby *et al.*, (2012); De Grave y Ashelby, (2013) y Carvalho *et al.*, (2017) a partir de datos moleculares, no se ha realizado ningún cambio sistemático oficial. Asimismo, en los trabajos de Botello y Alvarez, (2013) y Carvalho *et al.*, (2014) los árboles filogenéticos obtenidos presentaron politomías entre las especies pertenecientes a distintos linajes, quedando evidenciada la no monofilia del género, no obstante, los autores no discuten al respecto debido a que no era el objetivo de sus trabajos. Morfológicamente, el análisis cladístico efectuado por Pereira (1997), dio sustento al grupo *Palaemon sensu lato* como grupo monofilético, incluyendo los antiguos géneros *Palaemon*, *Palaemonetes* y *Exopalaemon*, sinonimizados por De Grave y Ashelby (2013), sin embargo, en este estudio algunos de los caracteres utilizados por Pereira (1997), resultaron homoplásicos de acuerdo con sus valores de IC e IR < 50 mostrando cierta concordancia con el ambiente donde habitan. A pesar de lo anterior, nuestros resultados indican que al menos los linajes *Alaocaris* y *Palaemon sensu stricto* están cercanamente emparentados a diferencia de *P.*

concinus y *P. mercedae* cuya posición dentro de la familia Palaemonidae no es esclarecida en este trabajo debido a la falta de inclusión de más especies y genes.

Por otra parte, al incluir un mayor número de especies de distintas regiones al análisis cladístico, se obtuvieron cladogramas poco resueltos, con múltiples politomías, resultado de la homogeneidad en algunos estados de carácter, sin embargo, se logra observar la agrupación de los linajes de América, aunque con bajo soporte.

Asimismo, el mapeo de caracteres permitió identificar aquellos con mayor o menor homoplasia, dando soporte a algunos clados aunque no a la filogenia completa. Lo anterior sirve como un acercamiento inicial a una reconstrucción de la historia evolutiva del grupo sobre una base morfológica y para identificar aquellos caracteres que pudieran ser de importancia filogenética. Una muestra de dicha homoplasia se presentó en el clado integrado por las especies *Palaemon paucidens* y *P. concinns*, ambas de la región Asia-Pacífico, indicando una mayor similitud que con otras especies bajo el método de máxima parsimonia, sin embargo, molecularmente *P. paucidens* se relaciona con *P. sinensis* (Carvalho *et al.*, 2017 y en este estudio).

Linaje Palaemon sensu stricto

A partir del linaje *Palaemon sensu stricto*, se agruparon morfológicamente las especies marino - estuarinas de América y las especies estrictamente dulceacuícolas de México, incluyendo a *P. kadiakensis* y *P. cummingi*, de afinidades anfídroma y troglobia, respectivamente.

A pesar de la variabilidad morfológica exhibida en este linaje, los clados conformados por especies de América tienen soporte por la presencia de una espina en el quinto esternito (excepto en *P. octaviae*, *P. hiltoni* y *P. schmitti*), segmentos fusionados en el flagelo superior de la Antena I, lóbulo del epipodito del primer maxilípodo no prolongado, cuatro dientes en el proceso incisivo izquierdo (Carvalho, *et al.*, 2017) y una conformación de 4/3 dientes en el proceso incisivo izquierdo/derecho. Por su parte, Carvalho *et al.*, (2017) mencionan que los caracteres que sustentan este clado son el lóbulo anterior del epipodito del primer maxilípodo con forma elipsoide, redondeada o cuadrada, con los lóbulos parcialmente fusionados (excepto *P. tonkinensis*, *P. kadiakensis*, *P.*

lindsayi, y *P. suttkusi*), la proyección anterolateral del segundo segmento antenular no sobrepasando $\frac{3}{4}$ del segundo segmento (excepto *P. tonkinensis*), punta del telson aguda con las setas distales internas robustas sobrepasándola (excepto *P. tonkinensis*), de dos a 12 setas plumosas en el telson y el apéndice interna ausente en el pleópodo 1 del macho, sin embargo, estas características son compartidas por los linajes *Alaocaris*, *P. mercedae* y *P. concinnus*.

Caso particular, al analizar sólo especies de América, *Palaemon cummingi* resultó relacionada filogenéticamente con *P. texanus*. Esta similitud ya había sido mostrada por Pereira (1997) al recuperar un clado conformado por *P. texanus* y *P. paludosus*, relacionado con *P. cummingi* como especie hermana, sin embargo, al incluir un mayor número de especies esta relación se invalida, mostrando a ambas especies con politomías en un clado no resuelto, mientras que en el análisis por distancia *P. texanus* y la especie europea *P. mesopotamicus* son similares. Debido a que no se obtuvieron secuencias de *P. cummingi* y la secuencia de *P. texanus* reportada por Carvalho *et al.*, (2017) se basa en una identificación errónea (Jordán *et al.*, 2019), la ubicación filogenética de ambas especies permanece incierta.

Por otra parte, los clados [*P. pugio* - *P. mundusnovus*] y [*P. paivai* - *P. ritteri*] resultaron consistentes entre el análisis cladístico morfológico y los datos moleculares, dando soporte a estas relaciones y a la posible utilidad filogenética de los caracteres que las sustentan. Si bien, no todas las relaciones filogenéticas resultaron congruentes con la filogenia molecular, si se recuperaron grupos de especies a partir de la morfología que integra cada clado, tal es el caso de [*P. lindsayi*, *P. suttkusi* y *P. paludosus*], [*P. hobbsi* y *P. mexicanus*], [*P. schmitti*, *P. argentinus* y *P. octaviae*], [*P. northropi*, *P. floridanus* y *P. elegans*], [*P. xiphias*, *P. pacificus*, *P. longirostris* y *P. serratus*] y [*P. mesopotamicus*, *P. anennarius* y *P. varians*]. Comparando nuestros resultados con el trabajo cladístico de Pereira (1997), existen algunas diferencias en las relaciones filogenéticas mostradas, por ejemplo, la relación de [*P. lindsayi*-*P. kadiakensis*], [*P. paludosus*-*P. texanus*] y [*P. pugio*-*P. vulgaris* y *P. mundusnovus*]. Dichas diferencias pueden ser tribuidos a varios factores: 1) el número de especies que conforman el grupo interno, 2) las especies que conforman el grupo externo, a partir de las cuales se realizó la comparación morfológica, 3) los

caracteres analizados y 4) la codificación de los estados de carácter. Así, cada cladograma construido a partir de una matriz dada, representa una hipótesis filogenética distinta. En este estudio, las relaciones filogenéticas resultantes son producto de la iteración entre los estados de carácter que conforman una matriz codificada siguiendo distintos criterios, más que de unos cuantos caracteres que sustenten cada clado de forma descriptiva. En comparación con la filogenia molecular generada en este y otros estudios (Ashelby *et al.*, 2012; Carvalho *et al.*, 2014; Carvalho *et al.*, 2017), se recuperaron grupos de especies correspondientes a distintos clados con base en su similitud morfológica por un método de distancia más que a partir del análisis de máxima parsimonia. Lo anterior puede deberse tanto a la homogeneidad en algunos caracteres como a la falta de definición de los estados de carácter, producto de la variabilidad poblacional exhibida.

Palaemon sensu stricto: Caracteres morfológicos

La inclusión de nuevas especies debido a la sinonimización con los géneros *Coutierella*, *Exopalaemon* y *Palaemonetes* realizada por De Grave y Ashelby, (2013) trajo como consecuencia un incremento en la variabilidad morfológica del género. Aunque, la delimitación del género incluía características como la presencia de un caparazón liso, dientes rostrales dorsales y ventrales, presencia de un diente y surco branquioestegal, diente antenal fuerte, margen anterior del pedúnculo antenular redondeado, espina anterolateral pequeña, pleura del quinto segmento abdominal terminando en punta y telson usualmente con dos setas delgadas en el margen posterior, propuestas por autores como Holthuis (1952) y Williams (1984), algunas otras características muestran la falta de delimitación del género. A partir del análisis cladístico realizado, proponemos incluir en la descripción del género características que resultaron sinapomórficas como sutura y espina branquioestegal presente, espina antenal presente, de 1 a 5 espinas interiores de la lacinia de la maxilla I retorcidas, no bien alineadas, endito de la maxila II dividido, borde mesial del endito de la maxila II con setas, mastigobranquia sobre el maxillípedo II ausente, seis segmentos en el maxillípedo III, mastigobranquia sobre el maxillípedo II ausente, espina lateral del primer esternito torácico presente de forma triangular, forma del propodio del segundo par de pereiópodos cilíndrico, ligeramente comprimido, forma de los dáctilos 3-5 simples, pleurobranquias sobre los pereiópodos 4-5, epípodo y exópodo

sobre los pereiópodos 4-5, apéndice interna sobre los endópodos de los pleópodos 2-5, de 2 a 20 setas plumosas en el telson y estatocistos abiertos. Si bien, estas características morfológicas no están exentas de ser variables o presentarse en grupos cercanos al género, como *Macrobrachium*, representan la inclusión de caracteres que engloben a las especies que han sido asignadas a *Palaemon sensu stricto*. Asimismo, no se descarta que algunos de estos caracteres propuestos podrían estar bajo presión selectiva, por tanto, un estudio más minucioso será necesario.

Al respecto, Ashelby *et al.*, (2015) sugieren que, uno de los caracteres con algún tipo de presión selectiva, podrían ser los procesos incisivos de la mandíbula y el palpo mandibular, este último caracter considerado la base de la separación de los géneros *Palaemon* y *Palaemonetes*. En su estudio, Ashelby *et al.*, (2015) analizaron mediante MEB las mandíbulas de distintas especies dentro de la familia Palaemonidae, considerando que pudiera tener importancia filogenética, sin embargo, concluyen que este caracter es homoplásico, cuya variabilidad está influenciada por la fuente de alimento. Cabe señalar que, en dicho estudio sólo se incluyó a la especie *Palaemon macrodactylus*. Por el contrario, en este estudio, el número de dientes en el proceso incisivo mandibular separó algunos linajes, mientras que ciertas conformaciones respecto al número de dientes incisivos en ambas mandíbulas reflejan la relación entre especies dulceacuícolas mexicanas.

Por otra parte, a diferencia de lo reportado por Ashelby *et al.*, (2012) y De Grave y Ashelby, (2013), sobre la presencia/ausencia del palpo mandibular y el número de articulaciones en este, no observamos ejemplares que presentaran distintos estados de caracter dentro de alguna especie, sin embargo, al no tener acceso físicamente a todos los taxa, se sugiere que ambos morfotipos sean considerados en la definición del género.

De acuerdo con el mapeo de caracteres, la presencia de este palpo en el grupo externo indicaría que se trata de un caracter simplesiomórfico, mostrando tres articulaciones, excepto en la especie *P. northropi*, cuya autopomorfía fue presentar dos segmentos. Asimismo, caracteres como la espina y sutura branquioestegal ampliamente discutidos por Murphy y Austin, (2003) resultaron también simplesiomórficos y de poca utilidad para definir el género, ya que están presentes en los linajes *Alaocaris*, *P.*

concinus, *P. mercedae* y en el género *Macrobrachium* (Pereira, 1997; Murphy y Austin, 2003; Carvalho *et al.*, 2017).

Por otro lado, algunas características homoplásicas concordaron con el ambiente donde se desarrollan estos organismos, por ejemplo, el número de huevecillos, siendo mayor en especies marino-estuarinas que en especies dulceacuícolas, mientras que el tamaño es mayor en estas últimas. Asimismo, la longitud de la parte fusionada respecto a la parte libre del flagelo de la anténula es mayor en especies de agua dulce incluyendo *P. cummingi*. Aunque estas características pudieran considerarse convergentes y estar bajo algún tipo de presión ambiental (Sharma y Subba, 2004; Dimmock *et al.*, 2004), los datos moleculares sustentan la relación filogenética entre estas especies.

Linaje Alaocaris y Palaemon mercedae

De los dos cladogramas obtenidos a partir del linaje *Alaocaris* con base en la morfología, el primero, conformado por las especies sudamericanas *P. pandaliformis*, *P. hancocki* y *P. gracilis*, resultó el más coherente con lo reportado por Ashelby *et al.*, (2012), Carvalho *et al.* (2014), Carvalho *et al.*, (2017) y en este estudio, a partir de datos moleculares. Entre los caracteres que sustentaron esta relación, se encuentran el rostro con más de 5 dientes rostrales ventrales (Pereira, 1997), la distribución de los dientes rostrales más allá de la mitad del borde distal dorsal, dos espinas subapicales en el rostro, el lóbulo del epipodito del primer maxillípodo ovalado y el borde posterior de la pleura del quinto somita abdominal lobulado. Respecto al segundo clado, conformado por las especies sudamericanas estrictamente dulceacuícolas, Pereira (1997) reportó la estrecha relación entre *P. ivonicus* y *P. carteri*, mientras que *P. yuna* fue descrita recientemente por Carvalho *et al.*, (2014), por tanto, no había sido incluida en trabajos anteriores. Molecularmente la relación entre *P. ivonicus* + *P. yuna* y *P. carteri* se sustenta en este estudio y en los trabajos de Carvalho *et al.*, (2014) y Carvalho *et al.*, (2017). Morfológicamente, estas especies presentan la forma del quinto esternito ancho y sin surco, crestas laterales del segundo esternito fusionadas, el epipodito del primer maxillípodo con un lóbulo simple, el endito superior del primer maxillípodo con un borde interno convexo, la parte frontal de la lacinia interior de la maxilla I ancha y el proceso molar con un área cubierta por espinas y con dientes no prominentes.

Por otra parte, la evidencia molecular indica que *P. mercedae* representa un linaje independiente de *Alaocaris* y *Palaemon sensu stricto*, por lo cual, Carvalho *et al.*, (2017) sugiere erigirla como un nuevo género. La inclusión de *P. mercedae* a uno de los clados de *Alaocaris* se debe quizá a la presencia de caracteres convergentes, relacionados al ambiente dulceacuícola más que a una relación filogenética. Al respecto, esta especie presentó más sinapomorfías con el segundo clado de *Alaocaris* que con otro grupo de especies, agrupándolas por similitud. Por otro lado, las características autopomórficas que sustentan la separación de *P. mercedae* en otro género son la punta del telson redondeada, las setas interiores distales no sobrepasando la punta del telson y la presencia de 8 a 18 setas plumosas, siendo este último carácter considerado como plesiomórfico (ancestral), tomando en cuenta el criterio ontogenético, ya que entre los palemónidos este tipo de telson es observado en los primeros estadios larvales, reabsorbiéndose en etapas posteriores del desarrollo (Rodríguez *et al.*, 2010).

Caso contrario, Carvalho *et al.*, (2017) con base molecular, indicó que la especie *P. antrorum*, se encuentra relacionada con el linaje *Alaocaris*, sin embargo, en este estudio, morfológicamente se separa, mostrándose independiente de cualquier otro grupo. Esto podría deberse a que *P. antrorum* presentó apomorfías relacionadas a la adaptación al hábitat troglobio (Strenth, 1976; De Grave y Ashelby, 2013), entre ellas, corneas sin pigmento, espina lateral del primer esternito torácico en forma triangular, espina del quinto esternito reducida a una pequeña protuberancia, el segundo par de pereiópodos de forma esférica tan largo como ancho y un rostro sin dientes ventrales. Lo anterior se corrobora al incluir la especie *Calathaemon holtuisi*, también de afinidad troglobia, con la cual *P. antrorum* presenta similitud morfológica, respaldando la hipótesis de convergencia por caracteres adaptados al ambiente subterráneo (De Grave y Ashelby, 2013). A pesar de que dicha relación fue recuperada también por Pereira (1997), la conformación de este clado es considerado en este estudio como homoplásico y la posición filogenética de *C. holtuisi* permanece incierta ya que no hay datos moleculares disponibles.

Por otra parte, la topología de los cladogramas hizo evidente la diferencia morfológica de ambos grupos del linaje *Alaocaris*, posicionándose en el análisis cladístico

de forma independiente (Pereira, 1997 y este estudio), sin embargo, los datos moleculares indican que comparten un ancestro en común (Carvalho *et al.*, 2014; Carvalho *et al.*, 2017). Esta diferencia morfológica dentro de un mismo linaje podría atribuirse a presiones ambientales y genéticas (Dimmock *et al.*, 2004) o bien a factores geográficos y condiciones físicoquímicas del cuerpo de agua donde habitan (Sharma y Subba, 2004), ya que el primer clado está integrado por especies anfídromas, mientras que el segundo clado alberga especies estrictamente dulceacuícolas.

Entre las características simplesiomórficas que respaldan el linaje *Alaocaris*, incluyendo a *P. antrorum*, se encuentran el lóbulo del epipodito del primer maxilípodo prolongado, espina del quinto esternito ausente y tres dientes en el proceso incisivo izquierdo, aunque estas dos últimas características también están presentes en *P. mercedae*. Carvalho *et al.*, (2017) por su parte, sustentan este linaje con base en la proyección del primer segmento antenular (excepto en *P. antrorum*), punta del telson aguda con setas distales internas robustas sobrepasándola, (excepto en *P. gracilis* y *P. hancocki*), entre otras características también presentes en *Palaemon sensu stricto* y *P. mercedae*. Dichas características resultaron filogenéticamente poco informativas en este estudio, aunque son consideradas de utilidad para diferenciar entre las especies del linaje que se distribuye en Sudamérica.

Palaemon concinnus

Los caracteres de *P. concinnus* no fueron mapeados debido a que no se distribuye en América, sin embargo, si fue incluido en los análisis cladísticos y molecular, presentándose como un linaje independiente. Carvalho *et al.*, (2017) describe caracteres compartidos con los linajes *Alaocaris*, *Palaemon sensu stricto* y *P. mercedae*, mientras que la única apomorfía que da soporte a su inclusión en un nuevo género es el apéndice interno en el pleópodo 1 del macho. Dicha característica está presente también en el género *Leander* (Holthuis, 1952), pudiendo ser una simplesiomorfía de un linaje distinto al de *Palaemon* y *Alaocaris*.

Filogenia molecular

Aunque hay algunas diferencias, los análisis morfológicos y moleculares concuerdan en un patrón de linajes distribuidos en distintas regiones, relacionados en su mayoría a clados con especies del Indo Pacífico, dando soporte a la hipótesis de que este es el centro de origen de *Palaemon sensu stricto* (Carvalho *et al.*, 2017). Los clados que contienen especies de América se encontraron mayormente relacionadas con especies de Europa y Asia-Pacífico, lo cual sugiere que las especies americanas provienen de ancestros de estas regiones cuya colonización pudo ocurrir en repetidas ocasiones (Ashelby *et al.*, 2012; Botello y Álvarez, 2013; Carvalho *et al.*, 2017). Por ejemplo, la especie *P. semmelinki* del Indo Pacífico, se encuentra relacionada molecularmente con especies marino-estuarinas de América, tanto del Atlántico como del Pacífico, lo cual podría ser muestra de que *P. semmelinki* proviene de un linaje que dio origen a ese grupo de especies americanas.

Por otro lado, en el análisis bayesiano, se recuperó el linaje *Alaocaris*, formado por la especie *P. antrorum* de Norte América, especies sudamericanas del Atlántico y Pacífico y a *Creaseria morleyi* habitante de cenotes y cavernas del lado Atlántico mexicano. Para este linaje, Carvalho *et al.*, (2017) propone la existencia de un proto-ancestro americano, lo cual daría soporte a la inclusión de estas especies en otro género. La posición de la especie *P. antrorum*, habitante de cavernas de Texas, EUA en el linaje *Alaocaris*, conformado por especies sudamericanas, podría ser indicativo de una especie relictiva, cuya distribución debió ser más amplia en el pasado y por algún evento vicariante quedó restringida a Norteamérica, sin embargo, en este estudio no logramos precisar a que evento pudiera estar relacionada esta separación.

Asimismo, las especies estrictamente dulceacuícolas incluidas en este análisis se recuperan en los clados del linaje *Alaocaris*, en un clado de especies mexicanas y otro de especies europeas (*P. mesopotamicus*, *P. antenarius*), estas últimas pertenecientes al linaje *Palaemon sensu stricto*, lo cual sugiere también múltiples colonizaciones independientes al ambiente de agua dulce, tal como ha sido sugerido por Botello y Álvarez (2013) quienes reportan al menos cuatro invasiones a partir de ancestros de los géneros *Palaemon* (*P. suttkusi*), *Macrobrachium*, *Cryphiops*, *Creaseria*, *Neopalaemon* y *Troglomexicanus*.

Reconstrucción de áreas ancestrales

La raíz del análisis del reloj molecular tiene su origen durante el Cretácico tardío, lo cual concuerda con el registro fósil de algunos carideos con forma de “*Palaemon*” (Moore, 1969). Por otra parte, los grupos externos están datados durante el Paleoceno, incluyendo los linajes *P. concinnus* y *P. mercedae*, sin embargo, se requiere de un mayor número de datos y análisis enfocados en estas últimas dos especies para tener datos concluyentes.

De acuerdo con el análisis de Reconstrucción de áreas ancestrales, el linaje *Palaemon sensu stricto* se originó durante el Eoceno, hace aproximadamente 43Ma, teniendo como centro de origen el océano Indo Pacífico. Al respecto, la región del Indo Pacífico ha sido reconocida como el centro de origen de otras especies de crustáceos decápodos (Signor, 1990; Crame y Rosen, 2002), por ejemplo, el género *Hippolyte* (Caridea: Hippolytidae) cuyo origen está datado en el Paleoceno, hace 57Ma (Terossi *et al.*, 2017). La radiación de especies producto de la disponibilidad de múltiples hábitats en esta región se ha relacionado con eventos como el cierre del mar de Tetis y la colisión entre Australia y Nueva Guinea con el sureste de Asia (Terossi *et al.*, 2017).

De acuerdo con nuestros resultados, múltiples rutas de dispersión en el Oligoceno y en mayor medida durante el Mioceno, tendrían que haber ocurrido para conformar la distribución actual del género *Palaemon sensu stricto*. Algunos linajes debieron continuar dispersándose dentro del Indo Pacífico, mientras que otros se dispersaron hacia el Pacífico Suroeste y posteriormente hacia el Atlántico Oeste, quizá, por medio de corrientes cálidas que tuvieron lugar durante el Terciario (Allmon, 2020). A partir del Atlántico Oeste la dispersión pudo ser de Sur a Norte, pasando por el istmo de Panamá antes de su cierre, hacia el Pacífico Este o bien, dispersándose hacia el Atlántico Este para finalmente terminar en el mar Mediterráneo. Lo anterior difiere a la ruta de dispersión propuesta para el género *Hippolyte*, donde la colonización de América se da desde el Indo Pacífico hacia el Pacífico oriental, seguida de una radiación en el Atlántico occidental (Terossi *et al.*, 2017). Al respecto, dicha ruta es considerada una de las mayores barreras de dispersión larval al significar cerca de 8,000 km de mar abierto (Cowman y Bellwood, 2013). A pesar de que existen reportes de camarones carideos como pontóninos (De Grave, 2001) e

hippolitidos (Terossi *et al.*, 2017) que la han cruzado, con base en el análisis a partir del gen mitocondrial 16S, la ruta de dispersión para *Palaemon sensu stricto*, podría ser la siguiente:

1. Dispersión en el Indo Pacífico (Oligoceno y Mioceno).

La posición de *Palaemon atrinubes* podría representar un linaje proveniente de una línea de ancestría del Indo- Pacífico hacia el Pacífico Suroeste (Mioceno, 14Ma), distinta a las demás especies con la misma distribución, sin embargo, no encontramos sustento en la literatura para considerar su origen a partir de un proceso vicariante como lo indicó el análisis (nodo 61).

2. Dispersión hacia el Atlántico Oeste (Oligoceno, 33Ma-25 Ma).

Se reconoce un evento de vicarianza provocado por el cierre del istmo de Panamá (5.5-3Ma) entre las especies *P. paivai* (Atlántico Oeste) y *P. ritteri* (Pacífico Este) ocurrido durante el Plioceno, hace aproximadamente 2.73Ma (1-6Ma). Lo anterior concuerda con la calibración biogeográfica propuesta por Carvalho *et al.*, (Datos no publicados), quienes estiman que la separación de estas especies hermanas ocurrió hace aproximadamente 3 millones de años a partir del cierre del istmo de Panamá (Knowlton y Weigt, 1998; Hurt *et al.*, 2009). Asimismo, el análisis indica otro evento vicariante durante el Mioceno (10.87Ma) que dio origen a las especies *P. octaviae* (Atlántico Norte) y *P. schmitti* (Pacífico Este), sin embargo, no encontramos sustento en la literatura que indique un evento de especiación mediado por vicarianza. Al respecto, la distribución de *P. schmitti*, debe tomarse con reserva debido a una posible confusión causada por distintas sinonimias, por lo que probablemente se distribuya sólo en el Atlántico Oeste, descartando un evento vicariante y explicando su distribución actual a partir de la dispersión oceánica.

Por otra parte, la especie *P. argentinus*, distribuida en América del Sur tiene relación con especies de Norteamérica, indicando una posible dispersión larval de Sur a Norte. Asimismo, las especies con distribución simpátrica en la Laguna Madre de Tamaulipas, México, tienen su origen a partir de este linaje, teniendo su ancestro hipotético hace aproximadamente 7.65 Ma, durante el Mioceno.

3. Dispersión hacia el Pacífico Suroeste (Mioceno).

Dado el tiempo estimado en el reloj molecular, la dispersión hacia el Pacífico Suroeste no es clara, por lo tanto, esta ruta de dispersión podría considerarse como parte de las especies con origen en el Indo Pacífico relacionadas a los cambios de la región australiana.

4. Dispersión hacia el Atlántico Este (Mioceno 18.42 Ma).

Se tiene registro de dos linajes correspondientes a esta zona geográfica. El primero se distribuye en el mediterráneo cuyo origen está datado hace 9.11Ma, durante el cierre del Mar de Tetis, incluyendo *P. varians*. Posteriormente otro linaje está compuesto por especies del Atlántico Este, *P. peringueyi*, distribuida en Africa y *P. pacificus* del Indo Pacífico que divergieron hace 5.41Ma, lo cual podría significar un evento vicariante reciente. Por otra parte, la especie *P. xiphias* habría divergido de *P. adspersus* por un proceso vicariante, durante el Plioceno (4.06-4.21 Ma) probablemente durante la Crisis salina del Messiliense (5.96-5.33Ma).

5. Dispersión hacia el Atlántico Oeste II (Mioceno, 9.69Ma).

Este linaje dió origen a las especies dulceacuícolas distribuidas en México. Debió haber existido un ancestro con tolerancia a bajos niveles de salinidad, mientras que la ingresión al ambiente dulceacuícola debió haber sido a partir de distintas colonizaciones como lo sugieren Botello y Álvarez (2013). Asimismo, por la posición de este clado, este proto-ancestro pudo haber originado el linaje del Atlántico Este. Al respecto, de acuerdo con Pasini y Garassino, (2017) el registro más antiguo del género encontrado en Italia, corresponde a la especie *Palaemon monsdamarum*, datada en el Mioceno tardío (~11.6-5.3 Ma), mientras que Du *et al.*, (2019) sugieren que la presencia del género en México es de al menos desde el Mioceno temprano (~23-16 Ma), con base en el registro más reciente *Palaemon aestuarius* encontrada en Chiapas, preservada en ámbar, con una antigüedad de aproximadamente 22.8 millones de años.

Por otra parte, la divergencia de la línea de ancestría que daría lugar al linaje *Alaocaris* tuvo su origen en el Oligoceno, en el Atlántico Oeste (nodo 19). La cladogénesis de las especies *P. carteri*, *P. ivonicus* y *P. yuna* se llevó a cabo durante el Mioceno y está

asociada a la incursión marina y posterior colonización de distintos ambientes en la región del Amazonas tal como lo reporta Carvalho *et al.*, (2014). De acuerdo con la posición de *P. antrorum* se sugiere que pudiera ser un relictos de una especie con mayor distribución que quedó confinada a cuevas de Norte América. Por otro lado, el segundo clado del linaje *Alaocaris* está marcado por un evento de vicarianza relacionado al cierre del istmo de Panamá hace 5.5-3Ma, entre las especies *P. pandaliformis* (Atlántico Oeste) y *P. hancocki*-*P. gracilis* del Pacífico Este, cuya separación está datada en el Plioceno.

Por último, de acuerdo con estos resultados, los eventos de cladogénesis son en su mayoría por dispersión oceánica más que por eventos vicariantes, contrario a lo propuesto por Ashelby *et al.*, (2012).

CONCLUSIONES

- El género *Palaemon sensu lato* está conformado por al menos cuatro linajes: *Palaemon sensu stricto*, *Alaocaris*, *P. concinnus* y *P. mercedae*.
- El género *Palaemon sensu lato* distribuido en América está representado por cuatro grupos distribuidos en al menos 2 linajes soportados por datos morfológicos y moleculares
- La mayoría de los caracteres descritos muestran algún grado de homoplasia es decir, son producto de un cambio evolutivo paralelo bajo un proceso de convergencia.
- El género *Palaemon sensu stricto* y el linaje *Alaocaris* comprenden un conjunto de características sinapomórficas que deberán ser revisadas morfológicamente de manera minuciosa.
- La divergencia del género *Palaemon* en América ocurrió entre el Cretácico superior y el Terciario temprano, hace aproximadamente 50 Ma.
- El linaje *Alaocaris* representa un linaje distinto al género *Palaemon* que incluye en su mayoría especies de Centro y Sudamérica
- El genero *Palaemon sensu stricto* se originó en el Indo Pacífico y posteriormente colonizó América principalmente mediante procesos de dispersión larval, más que por eventos de vicarianza.

BIBLIOGRAFÍA

Ahyong ST, Lowry JK, Alonso M, Bamber RN, Boxshall GA, Castro P, Gerken S, Karaman GS, Goy JW, Jones DS, Meland K, Rogers DC, y Svavarsson J. 2011. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. En: Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Zhang ZQ (ed.). Zootaxa 3148:165-191.

Allmon WD. Tertiary Period. Encyclopedia Britannica. (Consultado el 4 de noviembre de 2020). [Online]. Disponible en: <https://www.britannica.com/science/Tertiary-Period>.

Ashelby CW, De Grave S, Johnson ML. 2015. Preliminary observations on the mandibles of Palaemonoid shrimp (Crustacea: Decapoda: Caridea: Palaemonoidea). PeerJ.846.

Ashelby CW, Page TK, De Grave S, Hughes JM, Johnson ML. 2012. Regional scale speciation reveals multiple invasions of freshwater in Palaemoninae (Decapoda). Zoologica Scripta, 41, 293–306.

Baker N, De Bruyn M, Mather PB. 2008. Patterns of molecular diversity in wild stocks of the redclaw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) from northern Australia and Papua New Guinea: impacts of Plio-Pleistocene landscape evolution. Freshwater Biology 53: 1592-1605.

Botello A, Alvarez F. 2013. Phylogenetic relationships among the freshwater genera of Palaemonid shrimps (Crustacea: Decapoda) from Mexico: evidence of multiple invasions? Latin American Journal of Aquatic Research, 41, 773–780.

Bracken HD, De Grave S, Felder DL. 2009. Phylogeny of the infraorder Caridea based on mitochondrial and nuclear genes (Crustacea: Decapoda). En: Martin JW, Crandall KA, Felder DL (eds). Decapod Crustacean Phylogenetics. CRC Press, Boca Raton. Crustacean Issues Vol. 18: 281–305.

Bromham L, Duchêne S, Hua X, Ritchie A, Duchêne D, Ho S. 2017. Bayesian molecular dating: Opening up the black box. Biological Reviews, 93(2):1165–1191.

Camin JH, Sokal RR. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19:311-326.

Carvalho FL, De Grave S, Mantelatto FL. 2017. An integrative approach to the evolution of shrimps of the genus *Palaemon* (Decapoda, *Palaemonidae*). *Zoologica Scripta*, 46, 473–485.

Carvalho FL, Magalhaes C, Mantelatto FL. 2014. Molecular and morphological differentiation between two Miocene-divergent lineages of Amazonian shrimps, with the description of a new species (Decapoda, *Palaemonidae*, *Palaemon*). *ZooKeys*, 457, 79–108.

Chace FA. 1942. A new Cave Shrimp from Cuba. *Proc. New Engl. Zool. CL*, vol. 19, 99-102.

Chace FA. 1954. Two new subterranean shrimps (Decapoda: Caridea) from Florida and the West Indies, with a revised key to the American species. *Journ. Wash. Acad. Sci.*, vol. 44, 318-324.

Christoffersen ML. 1987. Phylogenetic relationships of hippolytid genera, with an assignment of new families for the Crangronoidea and Alpheoidea (Crustacea, Decapoda, Caridea). *Cladistics* 3: 348- 362.

Cowman PF, Bellwood DR. 2013. Vicariance across major marine biogeographic barriers: temporal concordance and the relative intensity of hard versus soft barriers. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 280, 20131541.

Crame JA, Rosen BR. 2002. Cenozoic palaeogeography and the rise of modern biodiversity patterns in Paleobiogeography and Biodiversity Change: the Ordovician and Mesozoic-Cenozoic Radiations. Crame JA, Owen AW (eds). Geological Society, 153-168.

Crandall KA, Fitzpatrick JF Jr. 1996. Crayfish molecular systematics: Using a combination of procedures to estimate phylogeny. *Systematic Biology*, 45, 1–26.

De Grave S, Fransen CHJM. 2011. Carideorum Catalogus: The Recent Species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and Caridean Shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen* 85, 195–588.

De Grave S, Ashelby CW. 2013. A re-appraisal of the systematic status of selected genera in Palaemoninae (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Zootaxa*, 3734, 331–344.

De Grave S, Cai Y, Anker A. 2008. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 287-293.

De Grave S, Fransen CHJM, Page TJ. 2015. Let's be pals again: major systematic changes in Palaemonidae (Crustacea: Decapoda). *PeerJ*, 3, e1167.

De Grave S, Pentcheff ND, Ahyong ST, Chan TY, Crandall KA, Dworschak PC, Felder DL, Feldmann RM, Fransen CHJM, Goulding LYD, Lemaitre R, Low MEY, Martin JW, Ng PKL, Schweitzer CE, Tan SH, Tshudy D, Wetzer R. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology*, 1–109.

De Grave S. 1999a. Variation on rostral dentition and telson setation in a saltmarsh population of *Palaemonetes varians* (Leach) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Hydrobiologia*, 397, 101–108.

De Grave S. 1999b. Rostral variation in *Palaemon concinnus* Dana, 1852 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 72, 701–704.

De Grave S. 2001. Biogeography of Indo-Pacific Pontoniinae (Crustacea, Decapoda): a PAE analysis. *J. Biogeogr.* 28, 1239–1253.

De Luna E, Guerrero JA, Chew-Taracena T. 2005. Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética. *Hidrobiológica* [online], vol.15, n.3, 351-370. ISSN 0188-8897.

Dimmock A, Williamson I, Mather PB. 2004. The influence of environment on the morphology of *Macrobrachium australiense* (Decapoda: Palaemonidae). *Aquaculture International*, 12: 435–456.

Du BJ, Chen R, Li XZ, Tao WT, Bu WJ, Xiao JH, Huang DW. 2019. The first amber caridean shrimp from Mexico reveals the ancient adaptation of the *Palaemon* to the mangrove estuary environment. *Sci ReP*. 29;9(1):14782. Erratum En: *Sci ReP*. Febrero, 2020 11;10(1):2678.

Elmoor-Loureiro, LMA. 2005. A cladistic analysis of the genera *Macrothricidae* (Crustacea, Cladocera, Radopoda). *Revista Brasileira de Zoología* 22 (3): 735- 741.

Farris JS. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.

Felsenstein J. 2003. *Inferring Phylogeny*, Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Fincham A. 1987. A new species of *Macrobrachium* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) from the Northern territory, Australia and a key to Australian species of the genus. *Zoologica Scripta*, 16, 351–354.

González-Ortegón E, Cuesta JA. 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(1), 93–102.

Goyenechea I. 2007. Sistemática: su historia, sus métodos y sus aplicaciones en las serpientes del género *Conopsis*. *Ciencia Ergo Sum*, vol. 14, núm. 1, 54-62 Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México.

Grandcolas P, Deleporte P, Desutter-Grandcolas L, Daugeron C. 2001. Phylogenetics and ecology: as many characters as possible should be included in the cladistic analysis. *Cladistics* 17, 104– 110.

Henning W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana, Illinois: University of Illinois Press.

Ho SYW, Duchêne S. 2014. Molecular-clock models for estimating evolutionary rates and timescales. *Molecular Ecology*. 23(24): 5947–65.

Holthuis LB. 1950. Preliminary descriptions of twelve new species of Palaemonid prawns from American waters (Crustacea Decapoda). Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, 53, 93–99.

Holthuis LB. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemoninae. Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation, 12, 1–396.

Horne DJ, Schön I, Smith R, Martens K. 2005. What are Ostracoda? A cladistic analysis of the extant superfamilies of the subclasses Myodocopa and Podocopa (Crustacea: Ostracoda). En: Koenemann S, Jenner RA. (Eds), Crustacea and Arthropod Relationships, Crustacean Issues 16, 249–273.

Huelsenbeck JP, Nielsen R, Bollback JP. 2003. Stochastic mapping of morphological characters. Systematic Biology 52:131–158.

Hurt C, Anker A, Knowlton N. 2009. A multilocus test of simultaneous divergence across the isthmus of Panama using snapping shrimp in the genus *Alpheus*. Evolution 63: 514–530.

Jayachandran KV. 2001. Palaemonid prawns: Biodiversity, Taxonomy, Biology and Management. Science Publishers, Inc., United Kingdom, 423-624.

Jordán-Hernández M, Rodríguez-Almaráz G, Favela-Lara S. 2019. Delimitation of sympatric *Palaemon* (Decapoda, Palaemonidae) species of the Laguna Madre, Mexico. Zool Scr. 00:1–12.

Jordán-Hernández M, Rodríguez-Almaráz G. 2020. Camarones Carideos de Tamaulipas. Biología y Sociedad. año 3, No. 6, Universidad Autónoma de Nuevo León.

Katoh K, Standley DM. 2014. MAFFT: Iterative refinement and additional methods. En: Russell D. (Ed.). Multiple sequence alignment methods. Methods in molecular biology (Methods and protocols) Vol. 1079, 131–146. Totowa NJ: Humana Press.

Kimura M. 1968. Evolutionary rate at the molecular level. Nature, 217(5129):624–626.

Kitching IJ, Forey PL, Humphries CJ, Williams DM. 1998. Cladistics. 2nd ed. The theory and practice of parsimony analysis. Oxford University Press, Oxford.

Kluge AG, Farris JS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. Syst. Zool. 18: 1-32.

Knowlton N, Weigt LA. 1998. New dates and new rates for divergence across the isthmus of Panama. Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences 265: 2257-2263.

Koenemann S, Schram FR, Hönemann M, Iliffe TM. 2007. Phylogenetic analysis of Remipedia (Crustacea), Organisms Diversity and Evolution, Volume 7, Issue 1, 33-51, ISSN 1439-6092.

Krapp-Schickel T, Koenemann S. 2006. Cladistic analysis on the family Stenothoidae (Amphipoda, Crustacea). Contributions to Zoology 75 (3/4):169–188.

Kumar S, Nei M, Dudley J, Tamura K. 2008. MEGA: A biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences. Briefings in Bioinformatics, 9, 299–306.

Liu M, Cai Y, Tzeng CS. 2007. Molecular systematics of the freshwater prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) inferred from mtDNA sequences, with emphasis on eastern Asian species. Zoological Studies 46 (3): 272-289.

Martínez-Guerrero B, Cid-Rodríguez M del RP. 2010. El comercio de los camarones de ornato: el marco legal y sus complicaciones. Ciencia y Mar 14 (40): 69-74.

Moore RC. 1969. Treatise on invertebrate paleontology. Part R. Arthropoda 4: Volume 1. Geological society of America y University of Kansas press, Boulder, Colorado y Lawrence, Kansas xxxviii. 952 p.

Morrone JJ. 2000. El lenguaje de la cladística. Fomento Editorial UNAM. México

Murphy NP, Austin CM. 2003. Molecular Taxonomy and Phylogenetics of Some Species of Australian Palemonid Shrimps. Journal of Crustacean Biology 23(1): 169-177.

- Nielsen R. 2002. Mapping mutations on phylogenies. *Syst. Biol.* 51:729–739
- Pasini G, Garassino A. 2017. *Palaemon monsdamarum n. sp.* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from the late Miocene of Mondaino (Rimini, Emilia-Romagna, Italy). *Natural History Sciences. Atti Soc. it. Sci. nat. Museo civ. Stor. nat. Milano* 5, 7–10.
- Pedraza-Lara C, Barrientos-Lozano L, Rocha-Sánchez A, Zaldívar-Riverón A. 2015. Montane and coastal species diversification in the economically important Mexican grasshopper genus *Sphenarium* (Orthoptera: Pyrgomorphidae), *Molecular Phylogenetics and Evolution*, Volume 84, 220-231, ISSN 1055-7903.
- Pedraza-Lara C, Doadrio I, Breinholt JW, Crandall KA. 2012. Phylogeny and Evolutionary Patterns in the Dwarf Crayfish Subfamily (Decapoda: Cambarellinae). *Plos One* 7(11): e48233.
- Peña C. 2011. Métodos de inferencia filogenética. *Revista Peruana de Biología*, 18(2), 265-267. [online] Recuperado en 21 de junio de 2021, de http://www.scielo.org.pe/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1727-99332011000200023&lng=es&tylng=es.
- Pereira G. 1997. A cladistic analysis of the freshwater shrimps of the family Palaemonidae (Crustacea, Decapoda, Caridea). *Acta Biologica Venezuelica*. 17(1):1-69.
- Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25, 1253.
- Riek EF. 1951. The Australian freshwater prawns of the family Palaemonidae. *Records of the Australian Museum* 22, 358-367.
- Rodríguez- Almaráz GA, Muñiz- Martínez R, Millán-Cervantes A. 2010. Desarrollo larval de *Palaemonetes mexicanus* y *P. hobbsi* (Caridea: Palaemonidae) cultivadas en el laboratorio. *Rev. Mex. Biodiv.*, vol.81, no., 73-97. ISSN 1870-3453.
- Rodríguez G, Campos MR. 1998. A cladistic revision of the genus *Fredius* (Crustacea: Decapoda: Pseudothelphusidae) and its significance to the biogeography of the Guianan lowlands of South America. *J. nat. Hist.* 32: 763–775.

Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, Huelsenbeck JP. 2012. MrBayes 3.2: Efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology*, 61(3), 539–542.

Schrocchi GJ Domínguez E. 1992. Introducción a las escuelas de sistemática y biogeografía. Fundación Miguel Lillo. Argentina.

Schubart CD, Neigel JE, Felder DL. 2000. Use of the mitochondrial 16S rRNA gene for phylogenetic and population studies of Crustacea. *Crustacean Issues* 12: 817–830.

Sharma A, Subba BR. 2004. A new report of prawn, *Macrobrachium altiformis* (Henderson) from Singhia River Biratnagar, Nepal. *Our Nature*, 2, 33–34.

Siebert DJ. 1992. Tree statistics; tree and ‘confidence’; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. En: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IJ, Scotland RW, Siebert DJ, Williams DM (eds.). *Cladistics: A practical course in Systematics*, Clarendon Press, Oxford Science Publications, The Systematics Association Publication no. 10, Oxford, 72–88.

Signor PW. 1990. The geologic history of diversity. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21, 509–539.

Stamatakis A, Hoover P, Rougemont J. 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Systematic Biology*, 57(5), 758–771.

Stamatakis A. 2014. RAxML version 8: A tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics*, 30(9), 1312–1313.

Sternberg R Von, Cumberlandidge N. 1999. A cladistic analysis of the genus *Platythelphusa* A. Milne-Edwards, 1887 from Lake Tanganyika, East Africa (Decapoda: Potamoidea: Platythelphusidae) with comments on the phylogenetic position of the group. *J. nat. Hist.* 33: 493–511.

Streth NE. 1976. A review of the systematics and zoogeography of the freshwater species of *Palaemonetes* Heller of North America (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 228, 1–27.

Terossi M, De Grave S, Mantelatto FL. 2017. Global biogeography, cryptic species and systematic issues in the shrimp genus *Hippolyte* Leach, 1814 (Decapoda: Caridea: Hippolytidae) by multimarker analyses. *Scientific Reports*, 7, e6697.

Toon A, Finley M, Staples J, Crandall KA. 2009. Decapod Phylogenetics and molecular evolution. En: Martin JW, Crandall KA, Felder DL (Eds.), *Crustacean issues: Decapod Crustacean phylogenetics* (pp. 9–24). Boca Raton, FL: Taylor and Francis/CRC Press.

Tshudy D, Chan TY, Sorhannus U. 2007. Morphology based cladistic analysis of *Metanephrops*: the most diverse extant genus of clawed lobster (Nephropidae). *J. Crust. Biol.* 27(3):463–476.

Vergamini F. 2009. Análisis comparativo entre poblaciones costeras y continentales del camarón *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862) (Crustacea, Palaemonidae) por medio de datos morfológicos y moleculares. Tesis de Maestría, Facultad de Filosofía, Ciencias y Letras, Universidad de Sao Paulo, Brazil.

Vergamini FG, Pileggi LG, Mantelatto FL. 2011. Genetic variability of the Amazon river prawn *Macrobrachium amazonicum* (Decapoda, Caridea, *Palaemonidae*). *Contrib. Zool.* 80: 67-83.

Vinuesa P. (21 de abril del 2021). Introducción a la Inferencia Filogenética. 2009. Programa de Ingeniería Genómica, CCG, UNAM. [material electrónico] Disponible en: https://www.ccg.unam.mx/~vinuesa/pdf/Minicurso_IBT_PDCBq_20_27Mar09.pdf.

Vinuesa P. (21 de abril del 2021). Tema 6: Criterios de optimización I, Parsimonia y algoritmos de búsqueda de árboles. 2008. *Biología Genómica y Evolución IV - Inferencia Filogenética y Evolución Molecular*. Programa de Ingeniería Genómica, CCG-UNAM, México. [material electrónico] Disponible en: https://www.ccg.unam.mx/~vinuesa/Cursos_PDFs/Tema6_MP_y_estrategias_de_búsqueda_de_arboles.pdf

Wiens J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Syst. Biol.* 44: 482-500.

Williams AB. 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press. Wash. D.C. XVIII 500 p.

Williams DM. 1992. DNA analysis: Theory. En: Forey PL, Humphries CJ, Kitching IJ, Scotland RW, Siebert DJ, Williams DM (eds.), *Cladistics: A practical course in systematics*, 89-101. Oxford University Press, Oxford.

Wirkner C, Richter S. 2010. Evolutionary morphology of the circulatory system in Peracarida (Malacostraca; Crustacea). *Cladistics* 26: 143–167.

Yeates DK. 1995. Groundplans and exemplars: Paths to the tree of life. *Cladistics* 11: 343-357.

Zuckerkindl E, Pauling L. 1962. Molecular disease, evolution, and genetic heterogeneity, 189–225. En: *Horizons in Biochemistry*. Kasha M, Pullman B (eds.), Academic Press, New York.

CAPÍTULO 2
ESTRUCTURA GENÉTICA POBLACIONAL
DE LOS CAMARONES DEL GÉNERO
***Palaemon* (WEBER, 1795) (CRUSTACEA,**
PALAEMONIDAE) DE LA LAGUNA MADRE,
TAMAULIPAS, MÉXICO.

RESÚMEN

En el Capítulo 2 intitulado “*Estructura genética poblacional del género Palaemon en la Laguna Madre, Tamaulipas, México*” se analizaron los procesos microevolutivos que tienen lugar en una de las lagunas hipersalinas de mayor extensión a nivel mundial, utilizando como modelo de estudio a las especies simpátricas *P. pugio*, *P. mundusnovus* y *P. vulgaris*. Para ello, se analizó la diversidad, distancia y los niveles de diferenciación genética de cada especie de forma intra e inter poblacional, empleando secuencias del gen mitocondrial Citocromo Oxidasa I (COI). La estructura genética encontrada puede ser explicada por eventos recientes relacionados a corrientes oceánicas, dispersión y retención larval estacional. Se discute sobre las posibles causas de los haplotipos compartidos a través de la distancia geográfica, así como los posibles facilitadores y barreras de dispersión dentro de la laguna Madre en Tamaulipas.

ABSTRACT

In Chapter 2 entitled "*Population genetic structure of the genus Palaemon in Laguna Madre, Tamaulipas, Mexico*" the microevolutionary processes that take place in one of the largest hypersaline lagoons in the world were analyzed, using the sympatric species *P. pugio*, *P. mundusnovus* and *P. vulgaris* as a model. For this, the diversity, distance and levels of genetic differentiation of each species were analyzed in an intra- and inter-population way, using sequences of the mitochondrial gene Cytochrome Oxidase I (COI). The genetic structure found can be explained by recent events related to ocean currents, dispersal and seasonal larval retention. The possible causes of shared haplotypes through geographic distance are discussed, as well as possible facilitators and dispersal barriers within the Laguna Madre in Tamaulipas.

INTRODUCCIÓN

La genética poblacional estudia la composición genética dentro y entre las poblaciones, así como los cambios que resultan de la intervención de factores evolutivos. Particularmente sirve para medir la variabilidad intraespecífica y su distribución, con lo cual se pueden reconocer especies crípticas, el origen de invasiones biológicas, aportar datos para la conservación y manejo de poblaciones silvestres y elucidar la historia evolutiva de las especies (Woods *et al.*, 2017).

Anteriormente se consideraba que las especies marinas y estuarinas presentaban alta conectividad geográfica ya que podían dispersarse ampliamente, aumentando el flujo genético entre las poblaciones, sin embargo, estudios recientes han demostrado que existen niveles de diferenciación genética entre poblaciones acuáticas con distintos rangos de distribución e incluso se presentan diferencias en la estructura genética poblacional entre especies congéneres simpátricas, lo cual desacredita el paradigma de estas poblaciones de forma generalizada como sistemas panmícticos (con elevado flujo génico, con poca o nula diferenciación genética).

Los camarones carideos marino-estuarinos, *Palaemon pugio*, *P. mundusnovus* y *P. vulgaris* se distribuyen en el sureste de Canadá, la costa Este de Estados Unidos y en el Golfo de México. Habitan de forma simpátrica en la Laguna Madre de Tamaulipas, considerada como parte de uno de los sistemas hipersalinos de mayor tamaño en el mundo. La capacidad de dispersión de estos camarones es alta debido a que cuentan con un desarrollo larval prolongado, por lo cual, se espera que presenten valores de flujo genético elevados. No obstante que los camarones del género *Palaemon* son abundantes en sistemas estuarinos, existen pocos trabajos enfocados en estudiar la estructura genética y los procesos históricos y contemporáneos a los que están sujetas estas poblaciones.

La identificación de barreras geográficas y zonas de flujo o discontinuidad genética en un modelo estuarino como la Laguna Madre de Tamaulipas permitirá un mejor entendimiento de los procesos evolutivos que han actuado sobre las poblaciones de camarones y aportará datos para establecer estrategias de conservación y un manejo eficiente de las mismas.

ANTECEDENTES

Genética de poblaciones y especies en estudio

La genética de poblaciones es una rama de la biología que se encarga de estudiar los patrones y las causas de la diversidad genética poblacional, tomando como base la variación genética (Piñero *et al.*, 2008). Particularmente, sirve para medir la variabilidad intraespecífica y su distribución, con lo cual se pueden reconocer especies crípticas (Reuschel *et al.*, 2010), el origen de invasiones biológicas, utilizar el nivel de variabilidad para la conservación y manejo de poblaciones silvestres y elucidar la historia evolutiva de las especies (Woods *et al.*, 2017).

Entre las herramientas moleculares que han sido utilizadas para los estudios de genética poblacional podemos mencionar las isoenzimas, polimorfismos de fragmentos de restricción (RFLP), polimorfismos de ADN amplificados aleatoriamente (RAPD y AFLP), secuencias internas repetidas (ISSR), microsatélites y secuencias de ADN mitocondrial y de cloroplasto (Piñero *et al.*, 2008).

De éstas, las secuencias de ADN mitocondrial han sido ampliamente utilizadas para describir la variación genética inter e intrapoblacional en crustáceos, debido a que este genoma es de herencia materna, carece de recombinación (Hillis *et al.*, 1996) y tiene una alta tasa de mutación, características que lo hacen útil para realizar inferencias de eventos micro evolutivos como flujo genético, aislamiento por distancia, determinación de cuellos de botella, efectos fundadores y expansiones demográficas (Botello y Alvarez, 2010).

Dentro de los genes mitocondriales, el gen Citocromo oxidasa I (COI), con una tasa de mutación de 3% por millón de años (Trontelj *et al.*, 2005) es el gen más utilizado en estudios genético-poblacionales en camarones carideos.

Los camarones carideos marino- estuarinos, *Palaemon pugio*, *P. mundusnovus* y *P. vulgaris* presentan una distribución simpátrica que se extiende desde el sur del Golfo de Saint Lawrence, Canadá, hasta la costa atlántica de los Estados Unidos y el Golfo de

México (Barba *et al.*, 2005; Chace, 1972; Hildebrand, 1958; Rodríguez de la Cruz, 1965; Zarur, 1962).

En el sistema lagunar de Tamaulipas, estos camarones coexisten en pastos marinos y áreas de manglar, donde tienen un gran valor ecológico (Britton y Morton, 1997; Jordán-Hernández *et al.*, 2019). Debido a su abundancia en los estuarios, influyen en la transferencia de energía y nutrientes en las redes tróficas, ya que son una fuente disponible de alimento para invertebrados, peces, aves y mamíferos (Chaplin-Ebanks y Curran, 2007).

En un estudio efectuado por Jordán-Hernández *et al.*, (2019), cuyo objetivo fue dilucidar la validez taxonómica de estas tres especies utilizando los marcadores mitocondriales 12S, 16S y COI, se obtuvieron valores de divergencia menores al 3% con este último gen, lo cual podría indicar la presencia de estructura genética a lo largo de la Laguna Madre de Tamaulipas.

Genética poblacional en sistemas acuáticos

Por años se consideró que las especies acuáticas presentan una alta conectividad, facilitando la dispersión y permitiendo un flujo genético entre poblaciones elevado (Galarza *et al.*, 2009; Baeza y Fuentes, 2012), debido a que las barreras geográficas no son tan evidentes como en el ambiente terrestre. Sin embargo, estudios recientes han demostrado que existen distintos niveles de diferenciación genética entre poblaciones marinas y estuarinas con amplio rango de distribución e incluso se presentan diferencias en la estructura genética poblacional entre especies congéneres simpátricas, lo cual desacredita el paradigma de poblaciones acuáticas de forma generalizada como sistemas panmícticos (Reuschel *et al.*, 2010).

Entre las barreras identificadas en los ecosistemas acuáticos, se encuentran las barreras geográficas y ambientales tanto históricas como contemporáneas, la distancia geográfica, los sistemas oceanográficos, las surgencias o afloramientos, características ambientales de los lugares de desove, gradientes ambientales drásticos y el relieve del hábitat.

Dentro de los ecosistemas acuáticos, los ambientes estuarinos se consideran hábitats aislados por distintas barreras físicas, distancia geográfica entre los sistemas y condiciones fisicoquímicas muy variables, por lo cual resulta probable que se generen poblaciones fisiológica y morfológicamente adaptadas a distintas zonas que pudieran restringir el flujo genético, ocasionando la formación de meta-poblaciones con una mayor tasa de diferenciación genética, eventos de divergencia y de especiación en comparación con ambientes marinos y de agua dulce considerados sistemas más estables (Bilton *et al.*, 2002).

Otros factores como las inundaciones estacionales y huracanes también pueden cambiar o afectar la estructura genética poblacional naturalmente, ya que permiten a las especies expandir su rango de distribución de manera ocasional (Kondolf *et al.*, 2006; Furlong *et al.*, 2007). Asimismo, la conexión mediada por sistemas antrópicos como canales para riego influyen negativamente en la estructura genética de algunas especies ya que son mecanismos artificiales que propician su dispersión (Chaves-Campos *et al.*, 2010; Álvarez *et al.*, 2014).

Por otra parte, en especies de invertebrados acuáticos, factores como las estrategias del ciclo de vida, el tipo de desarrollo ontogénico, la duración de periodo larval y el comportamiento de las larvas, resultan de importancia en los patrones genéticos poblacionales.

De acuerdo con Rome *et al.*, (2009) y Reuschel *et al.*, (2010) la duración de la fase larval puede ser considerada como una aproximación de la capacidad de dispersión y los niveles de conectividad entre poblaciones. Es así que, las especies *P. pugio*, *P. mundusnovus* y *P. vulgaris* con un desarrollo larval extendido, que consta de 6 a 9 estadios larvales, son consideradas especies con capacidad de dispersión alta (Fincham, 1977), en comparación de otras especies como *P. varians* y *P. zariquieyi* con capacidad de dispersión intermedia con 5 y 3 estadios larvales, respectivamente, mientras que especies dulceacuícolas como *P. sutkusi* con desarrollo abreviado que presentan entre 2 y 3 estadios larvales son consideradas con poca capacidad de dispersión (Fincham, 1979; Guerao, 1993; Urzúa *et al.*, 2013; Chaves Campos *et al.*, 2010).

Igualmente, el grado de osmorregulación y la tolerancia a la salinidad están relacionadas con la amplitud de la distribución que pueden alcanzar estos organismos (González-Ortegón *et al.*, 2006) y la capacidad de colonización de nuevos ambientes (Botello y Alvarez, 2010; Esser y Cumberlidge, 2011; Álvarez *et al.*, 2014).

Estudios de genética poblacional en especies del género *Palaemon*

Hasta el momento, no existen estudios genético-poblacionales de las especies *P. pugio*, *P. mundusnovus* y *P. vulgaris*, sin embargo, otras especies del género *Palaemon* han sido estudiadas a este respecto, en su mayoría con el marcador mitocondrial COI.

Berglund y Lagercrantz, (1983) estudiaron poblaciones de las especies *P. adspersus* y *P. squilla* de la costa Atlántica de Europa, utilizando 22 enzimas correspondientes a 25 *loci*. En dicho estudio encontraron heterogeneidad genética entre las localidades muestreadas, descartando con ello la hipótesis de un flujo genético extensivo y panmítico. Asimismo, concluyen que algunas poblaciones están adaptadas localmente a distintos ambientes, lo cual traería como consecuencia un aislamiento genético a largo plazo.

Más adelante, Reuschel *et al.*, (2010) y Weiss *et al.*, (2017) estudiaron las poblaciones de *P. elegans* y *P. serratus*, respectivamente, utilizando los genes 16S y COI en el Atlántico Norte y Mediterráneo, encontrando una zona de quiebre filogeográfico que propicia la formación de haplogrupos con aislamiento genético entre las zonas estudiadas. De acuerdo con los valores de divergencia nucleotídica exhibidos por el gen COI, en ambos estudios, se consideró la presencia de especies crípticas. Además, Reuschel *et al.*, (2010), detectaron endemismos locales y aislamiento por distancia en algunas poblaciones del Atlántico.

En el Sureste de África, Teske *et al.*, (2007) y Woods *et al.*, (2017) evaluaron la estructura genética de la especie marino- estuarina *P. peringueyi*, utilizando también el gen COI. Determinaron que las discontinuidades ambientales del área de estudio y el comportamiento de las larvas (Ej. movimiento vertical), modificaban la dispersión de esta especie, favoreciendo la retención larval. En estos estudios también encontraron quiebres

genéticos correspondientes a distintas provincias con aguas templadas-frías, templadas-cálidas y subtropicales. Por último, concluyeron que los individuos adultos llegan a hábitats fuera de los estuarios debido a los patrones de corrientes marinas regionales.

Por su parte, Wood *et al.*, (2017), reportan una débil y moderada diferenciación genética para *P. peringueyi* y la especie anfídroma *P. capensis*, respectivamente, relacionada con una fase planctónica marina altamente dispersiva, sin embargo, se determinó que éstas no representan verdaderas poblaciones panmícticas, más bien, la poca estructura y la alta diversidad haplotípica encontrada en ambas especies sugiere que estas poblaciones han tenido una expansión reciente, a partir de un cuello de botella o un evento fundador.

En América, Baeza y Fuentes, (2012) estudiaron la estructura genética de la especie *P. floridanus* en el Caribe y Golfo de México. En este estudio, encontraron diferenciación genética en la mayoría de las poblaciones analizadas, excepto entre Panamá y el Este de Florida que resultaron genéticamente similares, probablemente producto de una introducción antrópica. Asimismo, explican la estructura genética encontrada en todas las poblaciones mediante diversos mecanismos como clasificación de linaje incompleto (*incomplete lineage sorting*), expansión demográfica y procesos históricos vicariantes y contemporáneos como la influencia de corrientes oceánicas y la dispersión reciente a través de aguas de lastre.

En cuanto a las especies estrictamente dulceacuícolas, González Ortegón *et al.*, (2015) estudiaron las especies *P. varians* y *P. zariquieyi* de la península Ibérica, encontrando patrones de aislamiento por distancia en ambas especies. En *P. zariquieyi*, dichos patrones se atribuyen a los efectos de una moderada osmorregulación y una capacidad de dispersión baja. Por el contrario, *P. varians* mostró alta tolerancia a un amplio rango de salinidad (eurihalinidad), lo cual le brinda la capacidad para colonizar estuarios geográficamente distantes.

En nuestro país, se ha estudiado a la especie *P. suttkusi*, habitante de la región del Valle de Cuatro Ciénegas. Chávez-Campos *et al.*, (2010), sugieren que probablemente existe flujo genético reciente entre las cuencas del valle, producto de la migración de estos camarones a través de canales artificiales utilizados para riego. Sin embargo, no descartan

que el flujo génico esté presente de forma intermitente desde millones de años atrás. Por otra parte, encontraron diferenciación significativa entre el área de Pozas Azules del resto de Cuatro Ciénegas y que, junto con las partes superiores del Río Salado, podrían ser considerados como unidades evolutivamente independientes. Al respecto, destacan la importancia de conservar dichas áreas cuyas variantes representan especies potenciales adaptadas geográficamente (Moritz, 1994).

Por su parte, Álvarez *et al.*, (2014), concuerdan con el estudio de Chávez Campos *et al.*, (2010) sobre la presencia tanto de conexiones ancestrales como contemporáneas que han permeado en la divergencia de poblaciones entre cuencas. Además, determinaron la posible existencia de especies crípticas.

En cuanto a la determinación del origen de invasiones biológicas, Lejeusne *et al.*, (2014) compararon la diversidad genética de poblaciones nativas e introducidas de la especie estuarina mundialmente invasora *P. macrodactylus*, con el objetivo de identificar rutas y fuentes de introducción utilizando el marcador mitocondrial COI. Como resultado, encontraron que la mayoría de las poblaciones introducidas presentan una alta diversidad haplotípica en comparación con las poblaciones nativas, motivo por el cual se sugiere que se han producido repetidos eventos de introducción temporal provenientes de poblaciones genéticamente distintas, compensando con ello la pérdida de diversidad genética a través de efectos fundadores durante los eventos de introducción. También, se determinó que las poblaciones nativas de Japón son el origen de la mayoría de las poblaciones introducidas.

Un estudio similar al anterior fue efectuado por Ogasawara *et al.*, (2021), donde utilizando el gen mitocondrial 16S, determinaron que las poblaciones introducidas de la especie *P. sinensis* en Japón provenían de poblaciones nativas de China, ya que no se encontró diferenciación genética. Se concluyó, además, que dichas poblaciones probablemente son importadas como cebo vivo para la pesca.

Asimismo, Zhao *et al.*, (2021), estudiaron la estructura genética de *P. sinensis* en China, utilizando el marcador COI, donde debido a su valor económico, sus poblaciones han ido declinando por sobreexplotación. Como resultado, la diversidad haplotípica resultó alta, mientras que la diversidad nucleotídica fue baja. Lo anterior es atribuido a

una expansión rápida de la población posterior a un periodo de tamaño efectivo poblacional bajo, mejorando la retención de mutaciones nuevas.

Por último, en los estudios más recientes que exploran la estructura genética poblacional se ha estudiado a las especies *P. serratus* (Perina *et al.*, 2019) y *P. elegans* (González-Castellano *et al.*, 2020), utilizando microsatélites como marcador molecular.

JUSTIFICACIÓN

Los estudios genético-poblacionales tienen como objetivo cuantificar el nivel de variación genética dentro y entre las poblaciones, estimar el flujo génico, determinar la divergencia y entender los procesos evolutivos que influyen en la distribución actual de los organismos (Botello, 2008).

Dentro de la Familia Palaemonidae, los camarones del género *Palaemon* representan el segundo grupo de palemónidos con mayor diversidad de especies. Este género tiene importancia ecológica ya que son parte esencial de las redes tróficas en ambientes marinos, estuarinos y dulceacuícolas. No obstante, a pesar de su abundancia e importancia son pocos los estudios enfocados en dilucidar la estructura genética poblacional en relación con el número de especies descritas.

Distintas investigaciones han demostrado que la estructura genética de las poblaciones puede variar dependiendo de distintos factores que actúan como barreras o facilitadores de dispersión presentes en un área de distribución en particular, por lo tanto, no es posible extrapolar resultados a nivel de género ni de especie.

Es así que, el estudio de las especies estuarinas *P. pugio*, *P. mundusnovus* y *P. vulgaris* distribuidas en el sistema lagunar de Tamaulipas es de interés debido a que se considera que los ambientes estuarinos representan hábitats aislados por distintas barreras físicas, distancia geográfica entre los sistemas y condiciones fisicoquímicas, por lo cual podrían generarse poblaciones fisiológica y morfológicamente adaptadas a distintas zonas con un flujo genético restringido propiciando una mayor tasa de diferenciación genética.

En este sentido, el estudio de la estructura genética de estas poblaciones aportará datos que permitirán identificar zonas con particularidades genéticas, hacia las cuales podrán enfocarse medidas de conservación específicas para el sistema lagunar de Tamaulipas.

HIPÓTESIS

Existe diferenciación genética entre las poblaciones del género *Palaemon* distribuidas en distintas zonas del sistema estuarino Laguna Madre, Tamaulipas, México.

OBJETIVO

Determinar y comparar la estructura genética poblacional en tres especies de *Palaemon* distribuidas en la Laguna Madre, Tamaulipas, México.

MATERIAL Y MÉTODO

Área de Estudio

El sistema lagunar de Tamaulipas está ubicado en la costa Nororiental de México (Ortiz y De la Lanza, 2006) dentro de la provincia fisiográfica de la Llanura Costera del Golfo Norte, en la subprovincia de la Llanura Costera Tamaulipeca (INEGI, 1983) y parte de la subprovincia del Golfo de México (Mora-Olivo *et al.*, 2008).

Es considerado como un sistema lagunar estuarino semiárido ya que se encuentra dominado por procesos marinos y un limitado drenaje fluvial (Yáñez-Arancibia y Day, 2004). Se encuentra inmerso entre dos regiones biogeográficas (Neártica y Neotropical), por lo cual, es muy importante en cuanto a su biodiversidad (Contreras-Balderas, 1993).

Esta zona forma parte del noreste de México y presenta un clima semiárido o subtropical, con periodos de evapotranspiración de dos a tres veces más altos que la precipitación (Tunnell *et al.*, 2002). La temperatura media anual es superior a los 18°C con rangos de variación de hasta 14°C. Se caracteriza por precipitaciones medias anuales de alrededor de 800mm, con un periodo de lluvias poco definido, que se repite a lo largo del año, con un porcentaje de lluvias invernales del 10 al 36%, dependiendo de la humedad propiciada por los nortes durante el invierno (Bello- Pineda *et al.*, 2009). Los vientos del norte, la humedad, tormentas tropicales y huracanes son causantes de cambios importantes en el sistema. (Tunnell *et al.*, 2002).

Las zonas estuarinas consideradas para el presente estudio abarcan los municipios de Matamoros, San Fernando y Soto la Marina en el estado de Tamaulipas (García *et al.*, 1991), desde el delta del Río Bravo; seguido de la Laguna Madre, hasta el inicio de la laguna Morales, al sur, en la desembocadura del río Soto la Marina, (INEGI, 1983; Britton y Morton, 1989; García *et al.*, 1991; Contreras-Balderas, 1993; Leija- Tristán, 2005).

Al respecto, la laguna Madre de Tamaulipas, es considerada como el segundo de los tres sistemas hipersalinos de mayor tamaño en el mundo y el cuerpo de agua más grande en México, además, está catalogada como Área de Protección de Flora y Fauna y se encuentra dentro de los sitios RAMSAR (Gunter y Edwards, 1969; García- Marín,

1981; INEGI, 1983; Rendón- von Osten y García- Guzmán, 1996; Arriaga Cabrera *et al.*, 1998; Villarreal, 2001; Leija- Tristán, 2005; Sánchez y Ocaña - Luna, 2015).

Las características ecológicas del sistema lagunar-estuarino están determinadas por su escasa profundidad (en promedio 1.5 m) (Solís, 1981; INEGI, 1983; Rendón-von Osten y García- Guzmán, 1996; Contreras, 2000; Leija-Tristán *et al.*, 2000; Vela y Villarreal, 2001), por el fuerte predominio de la evaporación y por las mínimas aportaciones de agua de los ríos (Britton y Morton, 1989). Comúnmente se registran concentraciones de salinidad superiores a los 100ppt (Tunnell *et al.*, 2002).

De forma cíclica, el sistema presenta conexiones temporales con el mar dependientes de huracanes, ya que éstos reestablecen la comunicación con el Golfo de México debido a la apertura de bocas o al aumento de la marea que permite la entrada de agua marina durante las estaciones de nortes y lluvias. Al paso de estos las islas de barrera se vuelven a cerrar y la salinidad comienza a aumentar. Asimismo, durante la bajamar emergen islotes y llanos que quedan expuestos (Tunnell *et al.*, 2002).

En cuanto a la trama trófica del sistema lagunar, esta se basa predominantemente en la vegetación acuática sumergida con pastos marinos de la especie *Halodule wrightii* como principal fuente de productividad primaria y de alimento para algunas aves, *Syringodium filiforme*, *Ruppia marítima*, y *Thalassia testudinum* además de especies de mangle, a saber, *Rhizophora mangle* (mangle rojo), *Avicennia germinans* (mangle negro), *Laguncularia racemosa* (mangle blanco) y *Conocarpus erectus* (mangle botoncillo) (Arriaga Cabrera *et al.*, 1998; Barba *et al.*, 2005).

Colecta de ejemplares

El material biológico fue colectado en las localidades mostradas en la Tabla 6. Para ello, el área de estudio fue dividido en zona Norte, Centro y Sur, correspondientes a los municipios de Matamoros, San Fernando y Soto la Marina respectivamente (Figura 30).

Tabla 6. Sitios de colecta de individuos del género *Palaemon* en el sistema estuarino de Tamaulipas y poblaciones externas. LM= Laguna Madre, LM2 = Laguna Morales.

Región	Localidad	Coordenadas
A-Norte	LM-Matamoros	25 57' 3.49"N; 97 8' 57"W
B-Centro	LM-San Fernando 1	24 29' 19.35"N; 97 45' 8.74"W
C-Centro	LM-San Fernando 2	24 28' 38.3"N; 97 41' 9.8"W
D-Centro	LM-San Fernando 3	24 27' 5.29"N; 97 44' 49.99"W
E-Centro	LM-San Fernando 4	24 24' 54.39"N; 97 47' 41.7"W
F-Sur	LM-Soto la Marina 1	23 45' 35.49"N; 97 45' 16.49"W
G-Aldama	LM2-Aldama	22 55' 28.5"N; 97 45' 59.9"W

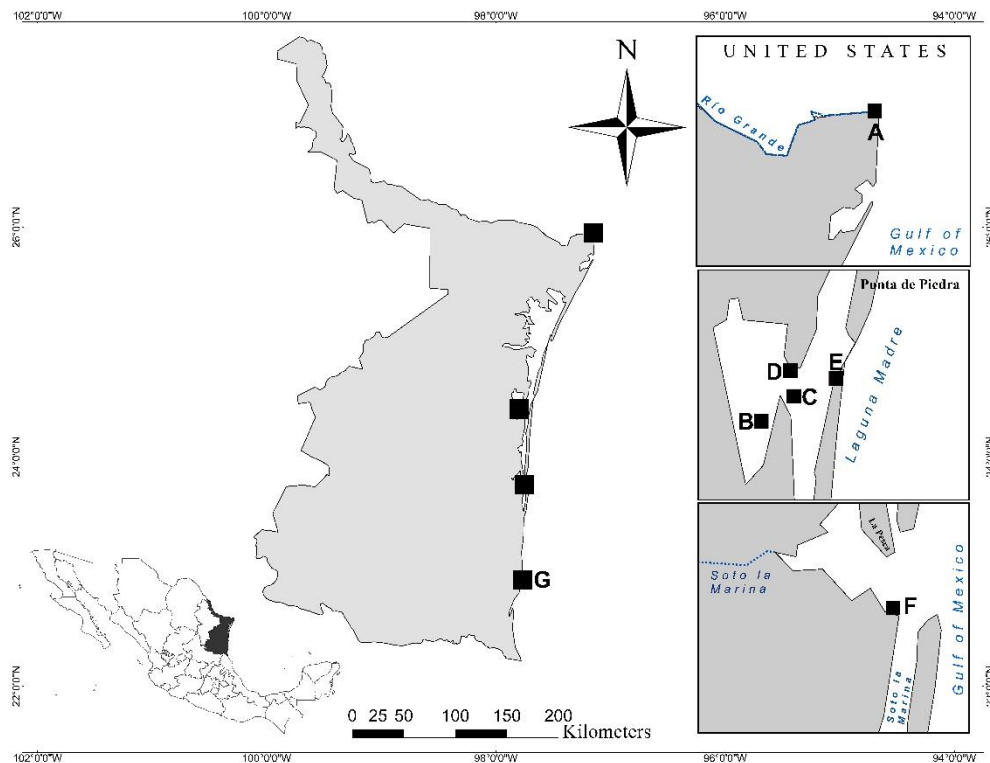


Figura 30. Localidades muestreadas. (A) Matamoros: Afluente del río Bravo, Lauro Villar. (B-E) San Fernando: Laguna Madre. (F) Soto La Marina: Laguna Morales. (G) Aldama. Las letras corresponden a las coordenadas mostradas en la Tabla 6.

Se colectaron alrededor de 50 ejemplares por localidad, entre pasto marino, áreas de mangle y en zona de ostiones, utilizando tamices de 1mm de malla, además de redes tipo cuchara y mediante colecta manual. El material fue etiquetado y fijado en alcohol etílico al 96%.

Posteriormente, los ejemplares fueron observados mediante un microscopio estereoscópico OLYMPUS SZX12 (Olympus Corporation) e identificados utilizando las claves taxonómicas de Holthuis (1952) y con base en el número de dientes en el dedo móvil de la quela de acuerdo con Jordán- Hernández, *et al.*, (2019).

Análisis molecular

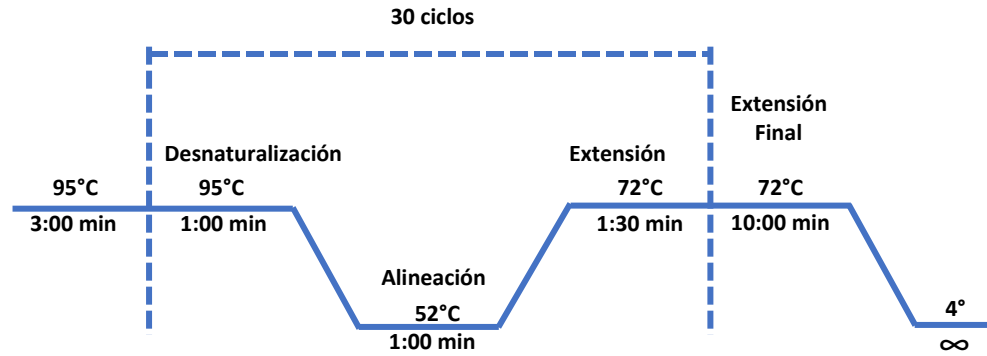
La extracción de ADN y la amplificación del gen mitocondrial COI por medio de la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) se llevaron a cabo en el Laboratorio de Ecología Molecular del Departamento de Ecología de la Facultad de Ciencias Biológicas, Unidad “B” de la Universidad Autónoma de Nuevo León.

Extracción, Amplificación y secuenciación

La extracción de ADN fue realizada a partir del músculo abdominal y branquias de 256 ejemplares previamente identificados como *P. pugio* (n=100), *P. mundusnovus* (n=100) y *P. vulgaris* (n=56), utilizando el kit Gentra Puregene Tissue (Qiagen group) siguiendo el protocolo del fabricante: DNA Purification from Tissue. El ADN genómico obtenido fue cuantificado utilizando un espectrofotómetro NanoDrop® 2000 - Thermo Scientific. La calidad de la extracción se determinó mediante los valores de absorbancia 260/280. Posteriormente, se realizaron diluciones de cada muestra a 20ng/μ utilizando agua grado molecular.

Para la amplificación de la región mitocondrial COI se utilizaron los primers Universales LCO1490: GGTCACAAATCATAAAGATATTGG y HCO2198: TAAACTTCAGGGTGACCAAAAAATCA (Folmer *et al.*, 1994) y el set de primers FWD: GGTCWACAAAYCATAAAGAYATTGG y RWD: TAAACYTCAGGRTGACCRAARAAYCA (Radulovici *et al.*, 2009).

Las condiciones de las reacciones para la amplificación fueron las siguientes: primers [2ng/μ], Taq polimerasa [1 U/μl], Buffer mix [2ng/μ] y ADN [2ng/μ], utilizando un volumen final de 25 μl por reacción. La amplificación se llevó a cabo en un termociclador T100 Thermal Cycler (Biorad) bajo el programa de PCR mostrado a continuación:



Posterior a la amplificación, 20µl de cada producto de PCR de las tres especies (*P. pugio*, *P. mundusnovus* y *P. vulgaris*) y 40 µl de cada primer [10pm/µl] fueron enviados para purificar y secuenciar a la empresa MACROGEN USA CorP. en Maryland, EUA, bajo las condiciones que el laboratorio solicita.

Cinco muestras de cada especie fueron secuenciadas en ambos sentidos para verificar la información brindada por los primers, mientras que en las muestras restantes sólo se secuenció el sentido Forward, debido a una mejor resolución.

Análisis de secuencias

Las secuencias obtenidas en el laboratorio fueron editadas utilizando el software Chromas Pro v.2.1.4 (Technelysium Pty, Ltd.). Posteriormente se realizó un alineamiento por especie y otro más de todas las secuencias, mediante el software MAFFT v.7 (Kato y Standley, 2014) incluyendo secuencias obtenidas de la base de datos de GenBank (Anexo). Posteriormente, se calculó una matriz de distancia genética para cada alineamiento utilizando el método de distancia *p* en el software MEGA Phylogenetic v.7 (Kumar *et al.*, 2008) para cuantificar el grado de similitud entre secuencias nucleotídicas. Asimismo, para corroborar la identidad de cada muestra, las secuencias obtenidas en el laboratorio fueron comparadas con las secuencias depositadas en el NCBI (Genbank) utilizando la herramienta BLAST. Por último, cada secuencia fue etiquetada con la especie correspondiente y la localidad.

Análisis de datos

La diversidad genética estima la cantidad de variación que se encuentra en una población. Dicha diversidad fue calculada mediante los valores de diversidad nucleotídica (π), diversidad haplotípica (h), número de haplotipos y sitios polimórficos (S) para cada especie y localidad utilizando el software DnaSP v5 (Librado y Rozas, 2009).

Para observar la relación entre los haplotipos obtenidos y su distribución, se construyeron redes de haplotipos para cada especie utilizando el algoritmo *Minimum Spanning Network* implementado en el software popARTv.1.7. Con ello, se determinó la frecuencia haplotípica y el número de haplotipos compartidos. También se realizó una red general para la detección visual de especies por haplotipos, sitios parsimoniosamente informativos y distancia genética utilizando el alineamiento con todas las secuencias.

Por otra parte, para estimar la proporción de variación genética dentro y entre las poblaciones, se calculó la diferenciación genética mediante un análisis molecular de varianza (AMOVA) y el índice de fijación F_{st} , cuya significancia fue determinada a partir de 10,000 permutaciones, implementadas en Arlequín v3.5, donde el valor de F_{st} va de 0 a 1, es decir, de diferenciación genética nula (flujo genético total) a diferenciación genética total (población aislada), respectivamente.

Para determinar la estructura genética se definieron dos grupos a comparar, aquellas poblaciones que estuvieran dentro del sistema lagunar tamaulipeco (Norte, Centro y Sur) y poblaciones que estuvieran fuera de éste (Aldama, EUA y Canadá).

A partir del estimador F_{st} , se infirió el número de migrantes por generación (Nm) para definir el nivel de influencia de la deriva y el flujo genético en las poblaciones (Piñero *et al.*, 2008) considerando la siguiente fórmula:

$$\text{Tasa de migración} = Nm = 0.5(1 - F_{st})/F_{st}$$

Donde una tasa de migración < 1 por generación, significa que la deriva génica actúa de forma independiente en cada población, mientras que una tasa de migración > 1 por generación contrarresta la deriva génica (Wright, 1969), es decir, el flujo génico supera los efectos de la deriva génica y previene la diferenciación local. En cambio, una

tasa de migración mayor de 4 significaría que las poblaciones se comportan como una gran población más o menos panmíctica (Piñero *et al.*, 2008).

Por último, se comparó la distancia genética y distancia geográfica para evaluar si existe aislamiento por distancia entre las localidades de cada especie, mediante una prueba de Mantel implementada en el software XLSTAT, bajo el supuesto de que, existe correlación entre ambas distancias, por lo tanto, a mayor distancia geográfica, mayor distancia genética (Piñero *et al.*, 2008), poniendo a prueba las siguientes hipótesis:

Ho: No existe aislamiento por distancia; Ha: Existe aislamiento por distancia

RESULTADOS

Distancia genética

Un total de 205 muestras fueron secuenciadas exitosamente, de las cuales 99 secuencias corresponden a *P. pugio* (614 pb), 69 a *P. mundusnovus* (632 pb) y 37 a *P. vulgaris* (649 pb).

De acuerdo con los valores de distancia genética obtenidos a partir de este estudio y comparándolas con secuencias depositadas en la base de datos de Genbank, se identificaron al menos cuatro especies. La primera, *P. pugio* con valores intraespecíficos de 0 en secuencias idénticas y hasta 5.2% de divergencia, mientras que los valores intraespecíficos de *P. mundusnovus* oscilaron entre 0 y 2.3%.

Para la especie *P. vulgaris* se detectaron dos grupos, el primero correspondiente a nuestras secuencias con valores de divergencia intraespecíficos de 0.7% a 1.3%. El segundo grupo corresponde a las secuencias depositadas en Genbank identificadas como *P. vulgaris* con distribución en Estados Unidos y Canadá (Anexo V), con una divergencia intraespecífica de 0 a 0.7%, mientras que, con respecto a nuestras secuencias presentaron valores de 8.8% a 9.9%, por lo cual, fueron analizadas de forma independiente y nombradas de aquí en adelante como “*Palaemon sp.*”.

En cuanto a la divergencia interespecífica, *P. pugio* y *P. mundusnovus* presentaron valores desde 7.2% hasta 13%; *P. pugio* y *P. vulgaris* tuvieron una divergencia de 12.1% hasta 15.5%; entre *P. pugio* y *Palaemon sp.* la divergencia fue de 14.3% a 16.2%; *P. mundusnovus* y *P. vulgaris* variaron de 14.1% hasta un 16%; *P. mundusnovus* y *Palaemon sp.* divergieron de 13.9% a 15.5%, y como se mencionó anteriormente la divergencia entre *P. vulgaris* y *Palaemon sp.* fue de 8.8% a 9.9%.

Estructura genética poblacional

Diversidad genética

El patrón de diversidad genética fue distinto para cada especie, con valores significativos de diversidad haplotípica entre 0.8 y 0.9 en la especie *P. pugio*, de 0.7 a 0.9 en *P. mundusnovus* y 0.7 en *Palaemon sp.*, mientras que en *P. vulgaris* fue entre 0.3 y 0.4. En cuanto al rango de diversidad nucleotídica, éste osciló entre 0.001 y 0.019, permaneciendo bajo en todas las especies (Tablas 7 - 10).

Tabla 7. Diversidad genética en poblaciones de *P. pugio* a partir del gen Citocromo Oxidasa I. n= número de individuos secuenciados, h= número de haplotipos, S= sitios polimórficos, Hd= diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p < 0.05$).

Región	<i>n</i>	<i>h</i>	<i>S</i>	<i>Hd</i>	π
Norte	2	1	0	0.000	0.000
Centro	33	14	15	0.852	0.005
Sur	54	23	37	0.919	0.011
EUA	7	5	27	0.857	0.019
Aldama	3	2	6	0.667	0.006
Total	99	37	46	0.906	0.012

Tabla 8. Diversidad genética en poblaciones de *P. mundusnovus* a partir del gen Citocromo Oxidasa I. n= número de individuos secuenciados, h= número de haplotipos, S= sitios polimórficos, Hd= diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p < 0.05$).

Región	<i>n</i>	<i>h</i>	<i>S</i>	<i>Hd</i>	π
Centro	27	8	8	0.775	0.002
Sur	36	18	16	0.913	0.006
EUA	6	4	12	0.867	0.009
Total	69	27	23	0.904	0.007

Tabla 9. Diversidad genética en poblaciones de *P. vulgaris* a partir del gen Citocromo Oxidasa I. n= número de individuos secuenciados, h= número de haplotipos, S= sitios polimórficos, Hd= diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p < 0.05$).

Región	<i>n</i>	<i>h</i>	<i>S</i>	<i>Hd</i>	π
Norte	1	-	-	-	-
Centro	18	6	9	0.490	0.00173
Sur	18	4	3	0.314	0.00068
Total	37	9	13	0.431	0.00164

Tabla 10. Diversidad genética en poblaciones de *Palaemon sp.* a partir del gen Citocromo Oxidasa I. n= número de individuos secuenciados, h= número de haplotipos, S= sitios polimórficos, Hd= diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p < 0.05$).

Región	<i>n</i>	<i>h</i>	<i>S</i>	<i>Hd</i>	π
EUA	41	9	8	0.765	0.00263
Canadá	6	3	2	0.733	0.00150
Total	47	10	9	0.763	0.00261

Haplotipos compartidos y su distribución

Por otra parte, el número de haplotipos totales y compartidos fue también distinto para cada especie (Figura 31). En *P. pugio* se muestreó un total de 37 haplotipos, de los cuales seis fueron haplotipos compartidos entre las regiones Norte, Centro, Sur y la región de Aldama (NCS: hap 1, CS: hap 2, hap 3, hap 13, SA: hap 20, hap 21). Por su parte, *P. mundusnovus* presentó 27 haplotipos, de los cuales 3 fueron compartidos entre las regiones Centro y Sur (hap 3, hap 2, hap 6). En la especie *P. vulgaris*, se observaron 9 haplotipos de los cuales dos fueron compartidos también entre las regiones Centro y Sur (hap 3, hap 7), mientras que en la especie *Palaemon sp.* se registró un total de 10 haplotipos, de los cuales dos resultaron compartidos entre Estados Unidos y Canadá (hap 3, hap 4). En las redes de haplotipos de todas las especies se muestran haplotipos derivados

únicos, los cuales corresponden a sitios variables presentes en sólo un individuo (singletons).

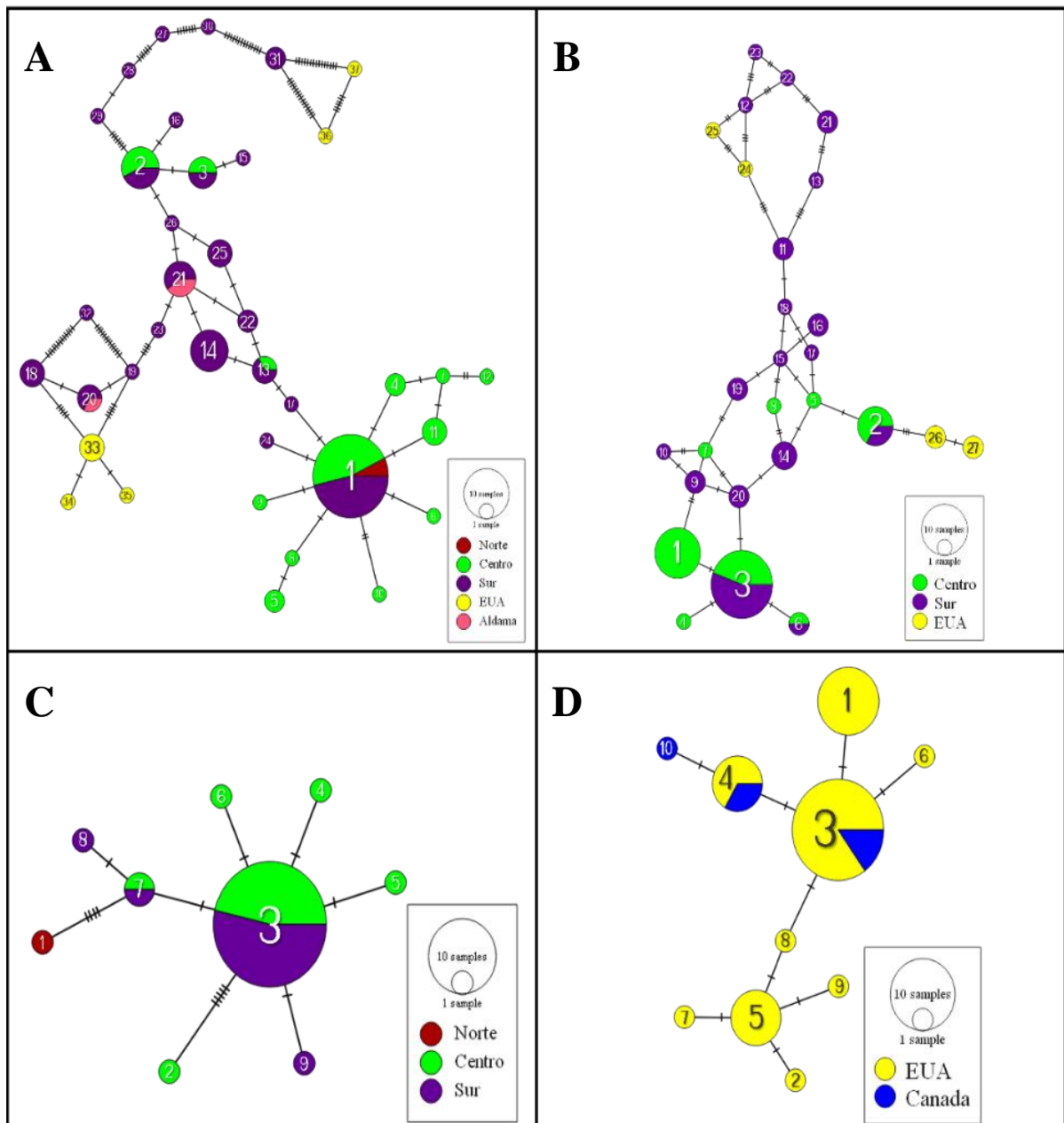


Figura 31. Redes de haplotipos de las especies A) *P. pugio*, B) *P. mundusnovus*, C) *P. vulgaris* y D) *Palaemon sp.* El tamaño de los círculos es proporcional al número de individuos con ese haplotipo. La línea de conexión representa un paso mutacional entre los haplotipos mientras que cada línea transversal representa un cambio mutacional adicional.

En cuanto a la distribución de haplotipos en las zonas de colecta de Tamaulipas (Norte, Centro, Sur y Aldama) y áreas reportadas en la base de datos de genbank (Estados Unidos y Canadá), se muestra la ubicación de los haplotipos compartidos mencionados anteriormente, así como las zonas con mayor frecuencia haplotípica, tal es el caso del centro y sur de la Laguna Madre, Tamaulipas en las especies *P. pugio* y *P. mundusnovus* con 29 y 26 haplotipos respectivamente, mientras que en la zona Norte sólo se logró muestrear un haplotipo tanto para *P. pugio* como para *P. vulgaris*. Por otra parte, la bahía de Chesapeake en Estados Unidos presentó de 4 a 8 haplotipos mientras que para Canadá se recuperaron 3 haplotipos, éstos últimos de *Palaemon sp.* de acuerdo con las secuencias de Genbank (Figura 32).

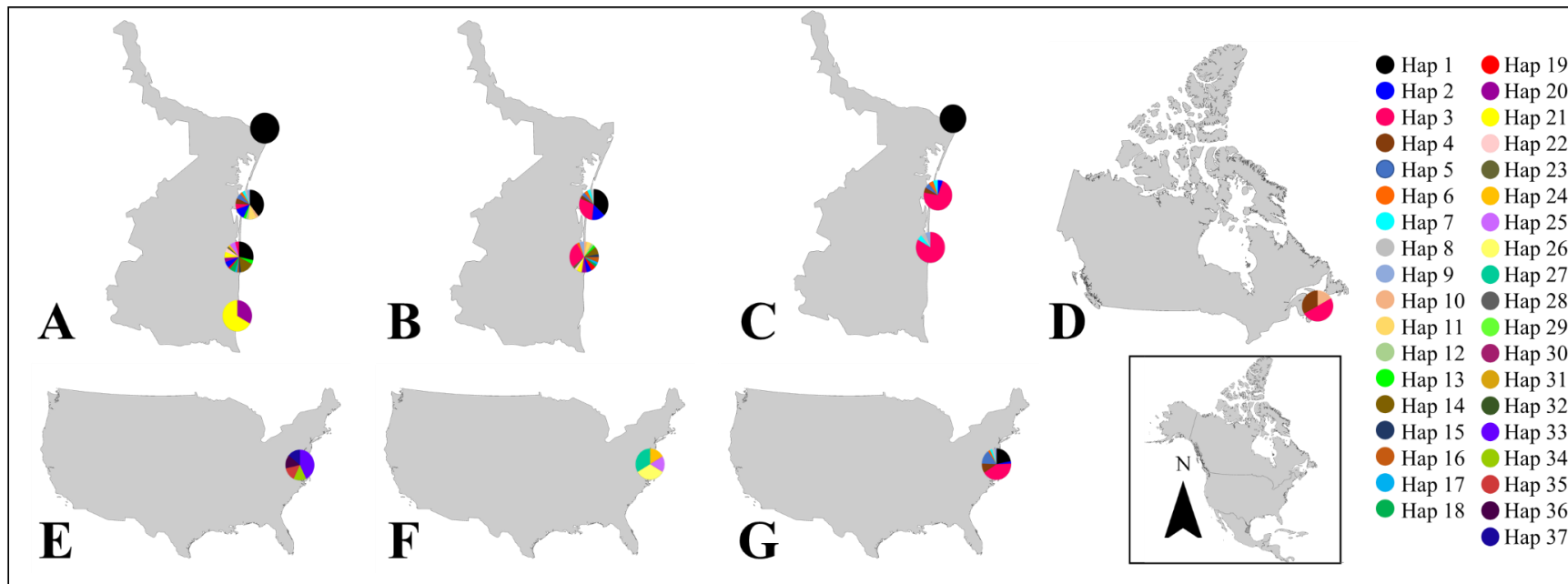


Figura 32. Distribución espacial y frecuencia haplotípica en distintas poblaciones del género *Palaemon*. A, E, *Palaemon pugio*; B, F, *P. mundusnovus*; C, *P. vulgaris*; D, G, *Palaemon sp.* (Genbank).

Análisis Molecular de Varianza

A partir del AMOVA se determinó que la variación molecular fue mayor dentro de las poblaciones en *P. pugio*, *P. mundusnovus* y *Palaemon sp.*, mientras que en *P. vulgaris* resultó mayor entre poblaciones (Tablas 11-14).

De acuerdo con la tasa de migración, la deriva génica estaría actuando de forma independiente en cada población de las especies *P. pugio* y *P. vulgaris* ($Nm < 1$ x generación), mientras que las poblaciones de *P. mundusnovus* y *Palaemon sp.* estarían contrarrestando la deriva génica ($Nm > 1$ x generación) (Tablas 11-14).

Tabla 11. AMOVA, componentes de la varianza genética y estadísticos F para las poblaciones de *P. pugio*.

Fuente de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación (%)
Entre grupos	1	82.744	3.91670Va	48.83
Entre poblaciones	3	54.653	0.93765Vb	11.69
Dentro poblaciones	94	297.684	3.16685Vc	39.48
Total	98	435.081	8.02120	

Índice de fijación F_{ST} : 0.60519 P -value= 0.00 \pm 0.00 $Nm= 0.32$

Tabla 12. AMOVA, componentes de la varianza genética y estadísticos F para las poblaciones de *P. mundusnovus*.

Fuente de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación (%)
Entre grupos	1	16.683	1.03003Va	32.30
Entre poblaciones	1	15.452	0.44523Vb	13.96
Dentro poblaciones	66	113.111	1.71380Vc	53.74
Total	68	145.246	3.18907	

Índice de fijación F_{ST} : 0.46260 P -value= 0.00 \pm 0.00 $Nm= 5.82$

Tabla 13. AMOVA, componentes de la varianza genética y estadísticos F para las poblaciones de *P. vulgaris*.

Fuente de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación (%)
Entre poblaciones	2	72.429	3.46781Va	58.36
Dentro poblaciones	34	84.111	2.47386Vb	41.64
Total	36	156.541	5.94167	
Índice de fijación F_{ST}: 0.58364 P-value= 0.01075 \pm 0.00265 N_m= 0.35				

Tabla 14. AMOVA, componentes de la varianza genética y estadísticos F para las poblaciones de *Palaemon sp.*

Fuente de variación	d.f.	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación (%)
Entre poblaciones	1	2.074	0.11639Va	11.98
Dentro poblaciones	45	38.480	0.85510Vb	88.02
Total	46	40.553	0.97150	
Índice de fijación F_{ST}: 0.11981 P-value= 0.03519 \pm 0.00598 N_m= 4.04				

Diferenciación genética

Por otra parte, los niveles de diferenciación genética obtenidos a partir del AMOVA fueron significativos ($p < 0.05$) (Tablas 11-14). El valor promedio de F_{ST} para *P. pugio*, fue de 0.60519, mientras que en *P. mundusnovus* fue de 0.46260, en *P. vulgaris* fue de 0.58364 y para *Palaemon sp.* fue de 0.11981, siendo este último el único valor obtenido debido a que sólo se consideraron dos poblaciones. Al comparar entre poblaciones, los valores de F_{ST} significativos fueron variables, presentándose niveles altos (0.8-0.9), medios (0.4- 0.6) y bajos (0.1-0.3) de diferenciación (Tablas 15-17).

Tabla 15. Valores Fst entre poblaciones de *P. pugio*. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p < 0.05$).

Población	Norte	Centro	Sur	Aldama	EUA
Norte	0.00000				
Centro	-0.17729	0.00000			
Sur	0.02265	0.12016	0.00000		
Aldama	0.57143	0.40406	-0.05401	0.00000	
EUA	0.65221	0.80514	0.64999	0.57220	0.00000

Tabla 16. Valores Fst entre poblaciones de *P. mundusnovus*. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p < 0.05$).

Población	Sur	Centro	EUA
Sur	0.00000		
Centro	0.21714	0.00000	
EUA	0.33829	0.61092	0.00000

Tabla 17. Valores Fst entre poblaciones de *P. vulgaris*. En negritas se resaltan los valores que resultaron significativos ($p < 0.05$).

Población	Norte	Centro	Sur
Norte	0.00000		
Centro	0.86835	0.00000	
Sur	0.00801	0.99432	0.00000

Aislamiento por distancia

Por último, la correlación entre las distancias genéticas de F_{st} y distancia geográfica efectuada por la prueba de Mantel, reveló que existe un patrón de aislamiento por distancia sólo en *P. pugio* ($r= 0.816$, $p= 0.004$), a diferencia de las especies *P. mundusnovus* ($r= 0.720$, $p= 0.500$), y *P. vulgaris* ($r= 0.940$, $p= 0.167$), donde no se recuperó una correlación significativa (Figura 33). Para la especie *Palaemon sp.* no fue posible realizar esta prueba debido a que sólo se consideraron dos poblaciones.

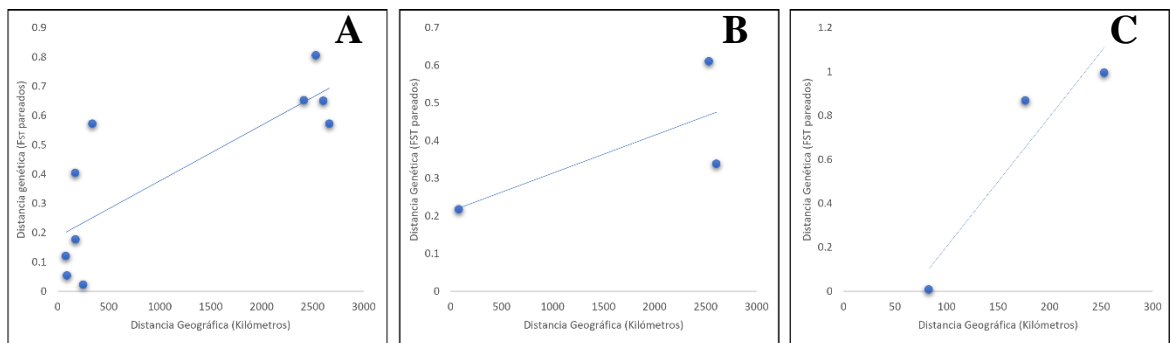


Figura 33. Prueba de Mantel. Correlación entre valores pareados de F_{st} y distancia geográfica. A) *Palaemon pugio*, B) *P. mundusnovus*, C) *P. vulgaris*, ($\alpha = 0.05$).

DISCUSIÓN

En el presente estudio se determinaron distintas estructuras genéticas en poblaciones de especies del género *Palaemon* distribuidas en el sistema lagunar estuarino de Tamaulipas, de acuerdo con el porcentaje de divergencia, la diversidad haplotípica, diversidad nucleotídica, diferenciación genética y número de haplotipos.

Lo anterior resulta consistente con los estudios genético poblacionales realizados en especies de *Palaemon*, en donde la estructura genética es variable dependiendo de la zona geográfica, el ambiente, la hidrografía de la región, el tipo de desarrollo larval, así como factores intrínsecos y extrínsecos de cada población (Berglund y Lagercrantz, 1983; Teske *et al.*, 2007; Chávez-Campos *et al.*, 2010; Reuschel *et al.*, 2010; Baeza y Fuentes, 2013; Álvarez *et al.*, 2014; Lejeusne *et al.*, 2014; González Ortégón *et al.*, 2015; Weiss *et al.*, 2017; Woods *et al.*, 2017; Perina *et al.*, 2019; González-Castellano *et al.*, 2020; Zhao *et al.*, 2021) rechazando con ello la hipótesis de sistemas acuáticos totalmente panmícticos (Reuschel *et al.*, 2010).

Se encontraron las tres especies previamente registradas en la Laguna Madre, Tamaulipas, *P. pugio*, *P. mundusnovus* y *P. vulgaris* (Barba *et al.*, 2005; Rodríguez-Almaráz *et al.*, 2000), sin embargo, se identificó una cuarta especie probablemente críptica de *P. vulgaris*, a partir de secuencias del gen COI obtenidas de la base de datos del Genbank cuya distribución se encuentra en Estados Unidos y Canadá, con una distancia genética respecto a nuestras secuencias del 9.9%. Asimismo, algunas secuencias de *P. pugio* presentaron una distancia genética de 5.2%.

Al respecto, dichas secuencias se compararon con secuencias de especies de *Palaemon* incluidas en la base de datos de Genbank, en especial de *P. floridanus* (Baeza y Fuentes, 2013). También se compararon secuencias del gen 16S de *P. northropi*, (Herrera-Barquín *et al.*, 2018) encontrando distancias genéticas entre 16% y 18% en ambos casos, con lo cual queda descartado que dichas secuencias pertenezcan a otras especies reportadas en la región del Golfo de México, sustentando la hipótesis de que se trata de al menos una especie críptica, es decir, “un linaje morfológico indistinto separado por diferencias genéticas a nivel de especie” (Belfiore *et al.*, 2003).

Se considera que la variación interespecífica con el gen COI está indicada por valores mayores al 3% de diferencia genética (Baeza y Fuentes, 2013; Chaves-Campos, *et al.*, 2011; Reuschel *et al.*, 2010; Teske, *et al.*, 2007; Weiss *et al.*, 2017; Wood *et al.*, 2017), lo cual resulta útil al momento de identificar especies crípticas. Por ejemplo, en el estudio de Weiss *et al.*, (2007) se detectó una marcada diferencia genética entre individuos del Mediterráneo y el Atlántico Norte mayor a 10.4%, lo que sugirió la existencia de una especie críptica potencial o una especiación en curso dentro de *P. serratus*.

La distancia genética interespecífica utilizando el gen COI, fue consistente con lo reportado por Jordán-Hernández *et al.*, (2019), presentándose una relación filogenética más estrecha entre *P. pugio* y *P. mundusnovus*, seguida de *P. pugio*-*P. vulgaris* y por último *P. mundusnovus*- *P. vulgaris*. En cuanto a la divergencia con la especie probablemente críptica, denominada en este estudio como *Palaemon sp.*, esta resultó más emparentada con *P. vulgaris* que con las otras especies en estudio.

De las tres especies habitantes de la Laguna Madre de Tamaulipas, morfológicamente *P. vulgaris* presenta los caracteres más distintivos, entre ellos, los dientes en el dactilo móvil y fijo de la quela del segundo pereiópodo y el número de dientes rostrales post-orbitales (Jordán-Hernández *et al.*, 2019). Resulta entonces factible que al menos los individuos a partir de los cuales se obtuvieron las secuencias reportadas en Genbank muestren caracteres muy similares a los de *P. vulgaris* causando una identificación errónea. Lo anterior queda a reserva ya que no contamos con el material procedente de Estados Unidos y Canadá para realizar una revisión morfológica exhaustiva y corroborarlo.

Por otro lado, la diversidad haplotípica promedio (H_d) resultó de moderada a alta en *P. pugio*, *P. mundusnovus* y *Palaemon sp.* con valores entre 0.7 y 0.9, similar a lo reportado en otros palemónidos como *P. sinensis* ($H_d = 0.7$) (Zhao *et al.*, 2021); *P. serratus* ($H_d = 0.6, 0.8-1$) (Weiss *et al.*, 2017), *P. varians* y *P. zariquieyi* ($H_d = 0.6- 0.9$) (González Ortegón *et al.*, 2015), mientras que *P. vulgaris* presentó una diversidad haplotípica entre 0.3 y 0.4, considerada baja de acuerdo con lo reportado en el género (Weiss *et al.*, 2017).

En contraste, la diversidad nucleotídica (π) resultó baja para todas las especies analizadas ($\pi = 0.0006-0.019$), al igual que en las especies *P. sinensis* ($\pi = 0.0004-0.0028$)

(Zhao *et al.*, 2021); *P. serratus* ($\pi = 0.0009, 0.008$) (Weiss *et al.*, 2017), *P. varians* y *P. zariquieyi* ($\pi = 0.004- 0.005$) (González Ortegón *et al.*, 2015).

Este patrón de diversidad haplotípica alta y diversidad nucleotídica baja es indicativo de una especie de origen y expansión poblacional reciente (Baeza y Fuentes, 2013; Zhao *et al.*, 2021). De acuerdo con Grant *et al.* (1998) la rápida expansión de una población es originada a partir de un periodo de bajo tamaño efectivo de la población, lo cual provoca la retención de nuevas mutaciones, a diferencia de las poblaciones que presentan bajos valores de diversidad haplotípica y nucleotídica ($Hd < 0.5, \pi < 0.005$) que indican un reciente cuello de botella o efecto fundador a partir de pocos individuos, tal sería el caso de *P. vulgaris*. Esto último ha sido detectado en algunas poblaciones de *P. serratus* ($Hd = 0.49; \pi = 0.0009$) con baja variedad genética (Weiss *et al.*, 2017).

De acuerdo con la filogenia presentada en el Capítulo 1, la especie *P. vulgaris* habría divergido hace ~6-8 Ma durante el Mioceno superior (~11.2- 5.3 Ma), mientras que *P. pugio* y *P. mundusnovus* se separaron hace ~4-5 Ma, durante el Plioceno inferior (~5.3 MA). Según la datación de Brown y Kraus, (1997) la Laguna Madre se originó durante el Pleistoceno, hace ~1.8 Ma, como resultado de periodos interglaciares y fluctuaciones marinas además del impacto de huracanes, tormentas tropicales y procesos eólicos que transportaron sedimentos formando ciénegas intermareales (Behrens, 1969). Por otro lado, Tunnell *et al.*, 2002, propone un origen aún más reciente de la Laguna Madre tanto de Texas como de Tamaulipas datando el inicio de su formación hace 5,000 – 4, 500 años y su término hace 2,800 a 2, 500 años, durante el Pleistoceno tardío e inicios del Holoceno.

A pesar de la diferencia en la estimación del origen de la Laguna Madre, lo anterior indica que *P. pugio*, *P. mundusnovus* y *P. vulgaris* tuvieron su origen en el ambiente marino antes de la formación del sistema estuarino, por lo cual es probable que frecuentemente hayan quedado retenidas algunas larvas, causando múltiples efectos fundadores durante el periodo inicial de la laguna dominado por temporadas de sequía y huracanes que causaban grandes fluctuaciones de salinidad desde un ambiente dulceacuícola hasta extremadamente salino por encima de los 80 ppt (Zamora-Tovar, 2005).

Ante este escenario el rango de tolerancia a la salinidad debió ser tal que permitiera a los organismos adaptarse a un sistema hipersalino cambiante.

Cabe destacar que *P. vulgaris* fue la especie con menos individuos colectados (n= 37) de los cuales sólo un ejemplar correspondió a la región Norte, lo cual podría estar influyendo en la diversidad baja encontrada, sin embargo, no se descarta un posible evento de cuello de botella o efecto fundador a partir del cual se pudo dar la expansión (Wood *et al.*, 2017), ya que la especie *Palaemon sp.* también con un número reducido de secuencias (n= 47) mostró una diversidad alta (Hd= 0.7), pudiendo ser la diversidad genética en este caso un factor intrínseco a las especies. Asimismo, de acuerdo con Zhao *et al.*, (2021) la baja diversidad también puede indicar una capacidad de natación deficiente, tal como se reporta para la especie *P. sinensis* (Zhao *et al.*, 2019).

El número de haplotipos resultó también variable entre las especies. La cantidad máxima de haplotipos fue de 37 en *P. pugio* (n= 99), seguido por *P. mundusnovus* (n= 69), *Palaemon sp.* (n= 47), y *P. vulgaris* (n= 37), con 27, 10 y 9 haplotipos respectivamente. En otros estudios se han reportado desde 41 haplotipos en *P. sinensis* (n= 326), (Zhao *et al.*, 2021), hasta 6 haplotipos en *P. zariquieyi* (n= 52) (González Ortegón *et al.*, 2015). Estos resultados parecen indicar que además del esfuerzo de muestreo, el número de haplotipos obedece a la estructura poblacional de las especies.

En nuestro estudio, todas las redes de haplotipos mostraron en su mayoría haplotipos derivados únicos (presentes en sólo un individuo) y de dos a seis haplotipos compartidos entre las distintas regiones. Caso similar es reportado por González Ortegón *et al.*, (2015) para las especies *P. varians* y *P. zariquieyi* con sólo uno o dos haplotipos ampliamente distribuidos.

Zhao *et al.*, (2021) reporta al haplotipo 1 como el haplotipo potencialmente ancestral materno para la especie *P. sinensis* ya que el 59.20% de los individuos colectados de seis localidades distintas lo presentó. En este estudio, el haplotipo 1 en *P. pugio* fue colectado en las regiones norte, centro y sur de la Laguna Madre, mientras que el haplotipo 3 de *P. mundusnovus* se colectó en la región centro y sur, sin embargo, a pesar de su distribución sólo el 28% y 26% de los individuos, respectivamente, lo presentaron, por lo cual consideramos que estos no representan el haplotipo ancestral, más bien la

conformación de haplotipos evidencia la diversidad haplotípica alta y concuerda con la hipótesis de un origen reciente de estas especies.

Por otra parte, los haplotipos compartidos entre regiones geográficamente distantes, como las regiones norte, centro y sur, o los haplotipos compartidos entre la Bahía de Chesapeake y Aldama de las especies *P. pugio* y *P. mundusnovus*, aunado a la alta diversidad haplotípica presentada, indican que pueden ser el resultado de una dispersión oceánica natural, producto de procesos contemporáneos regulados por la apertura estacional de bocas que sirven como conexión con el mar o bien procesos históricos de dispersión ocurridos incluso antes de la formación de los sistemas lagunares, tal como ha sido sugerido en poblaciones de la especie *P. floridanus* de Panamá y Este de Florida (Baeza y Flores, 2013).

Otra explicación que se ha dado a la amplia distribución de haplotipos ha sido debido a la descarga de aguas de lastre (Baeza y Flores, 2013) o múltiples introducciones como carnada viva (Reuschel *et al.*, 2010; Lejeusne *et al.*, 2014), sin embargo, estos dos escenarios son poco factibles en la Laguna Madre de Tamaulipas, puesto que no representa una zona de navegación marítima y si bien se practica la pesca deportiva, no se tienen reportes del uso de camarones carideos como cebo.

En cuanto la variación molecular, ésta fue mayor dentro de las poblaciones de *P. pugio*, *P. mundusnovus* y *Palaemon sp.*, consistente con lo reportado por Zhao *et al.*, (2021) para *P. sinensis* (73.07%), mientras que en *P. vulgaris* la variación resultó mayor entre poblaciones, lo cual nuevamente deberá tomarse con reserva debido a la cantidad de individuos muestreados.

Por su parte, la diferenciación genética promedio se considera moderada en *P. pugio* ($F_{ST}= 0.6$), *P. mundusnovus* ($F_{ST}= 0.4$) y *P. vulgaris* ($F_{ST}= 0.4$), similar a lo reportado en las especies *P. serratus* ($F_{ST}= 0.620$) (Weiss *et al.*, 2017), *P. zariquieyi* ($G_{ST}= 0.700$) y *P. varians* ($F_{ST}= 0.491$) (González- Ortegón *et al.*, 2015), mientras que *Palaemon sp.* presentó una diferenciación baja ($F_{ST}= 0.11$).

Las estructuras genéticas con diferenciación baja se consideran acorde con un sistema panmítico, puesto que el flujo genético alcanza una mayor distribución. Este tipo

de estructura se ha encontrado en algunas poblaciones de las especies *P. serratus* ($F_{ST}=0.045$) (Weiss *et al.*, 2017), *P. peringueyi* ($F_{ST}=0.133$) (Teske *et al.*, 2010), *P. capensis* ($F_{ST}=0.028$) (Wood *et al.*, 2017), *P. floridanus* ($F_{ST}=0.18-0.24$) (Baeza y Fuentes, 2013) y *P. macrodactylus* ($F_{ST}=0.267$) (Lejeusene *et al.*, 2014). A pesar de los reportes de poblaciones con una diferenciación baja, en nuestro caso no podemos descartar que este resultado sea debido a que solo fueron consideradas dos poblaciones, por lo cual se requiere también de un mayor esfuerzo de muestreo.

Particularmente, algunas poblaciones mostraron alta diferenciación genética. En *P. pugio*, se detectó una fuerte diferenciación entre las poblaciones del centro de la Laguna Madre de Tamaulipas y EUA ($F_{ST}=0.8$), lo cual es consistente con el aislamiento por distancia detectado a través de la prueba de Mantel ($r=0.816$, $p=0.004$). Asimismo, se detectó diferenciación genética alta entre las poblaciones entre norte-centro ($F_{ST}=0.8$) y centro-sur ($F_{ST}=0.9$) de *P. vulgaris*, mientras que entre el norte y el sur no se presentó diferenciación genética ($F_{ST}=0.008$) ya que estas regiones comparten el único haplotipo encontrado en el norte.

Entre los estudios que reportan una diferenciación genética alta, destacan los realizados en el Valle de Cuatro Ciénegas por Chávez-Campos *et al.*, (2010) y Álvarez *et al.*, (2014), sobre la especie *P. sutkusi* ($F_{ST}=0.84-0.98$), ya que son el claro ejemplo de poblaciones aisladas, cuyo flujo genético restringido es atribuido a conexiones ancestrales y a la formación de canales artificiales para el riego. Por otra parte, *P. elegans* ($F_{ST}=0.940$) también presentó una diferenciación alta, sin embargo, esto es debido a la presencia de un quiebre filogeográfico que propicia el desarrollo de haplogrupos (Reuschel *et al.*, 2010).

Caso contrario, se observó que *P. mundusnovus* presenta una baja diferenciación genética entre las poblaciones de la región sur con respecto al centro de la Laguna Madre, Tamaulipas y Estados Unidos ($F_{ST}=0.2-0.3$), lo cual resulta sorprendente por la distancia entre estas zonas. Este flujo genético podría deberse a una dispersión oceánica natural reciente o ancestral (Zhao *et al.*, 2021) o bien a una introducción humana (Baeza y Fuentes, 2013), sin embargo, se requiere de un análisis más exhaustivo para determinar con mayor certeza la causa de estos niveles de diferenciación. Otra especie que presenta

niveles bajos de diferenciación genética es *P. serratus*, donde algunas poblaciones del Mediterráneo indicaron un alto nivel de panmixia ($F_{ST}= 0.045$) (Weiss *et al.*, 2017)

De acuerdo con González Ortégón *et al.*, (2015), el patrón de aislamiento genético encontrado en *P. zariquieyi* es debido a su baja capacidad de dispersión, mientras que en *P. varians* se atribuye a las condiciones oceanográficas del Mediterráneo occidental.

En el caso de las poblaciones de *P. pugio*, *P. mundusnovus* y *P. vulgaris*, se encontraron tanto poblaciones con flujo genético como con cierto patrón de aislamiento genético observado a partir de los niveles bajos y altos de diferenciación genética respectivamente, lo cual puede atribuirse a factores contemporáneos como las condiciones variantes del sistema estuarino de Tamaulipas, que podrían estar funcionando como facilitadores o barreras de dispersión.

A este respecto, entre los facilitadores de dispersión se encuentra la formación de bocas que permiten una conexión temporal con el mar y las inundaciones en temporadas de lluvias y nortes, donde ingresa el agua de mar a la laguna, mientras que entre las barreras podemos mencionar a los montículos de arena y las zonas del estuario temporal o permanentemente cerrados.

Está documentado que la dispersión de larvas y adultos de algunos palemónidos puede ser nadando contra las corrientes (Nakata 1987), dejándose llevar por éstas (rafting) (Emmerson 1983; Wooldridge 1991; Teske *et al.*, 2007) o bien empleando vectores como algas flotantes (Baeza y Fuentes, 2013), lo cual podría explicar la dinámica de dispersión genética entre los haplotipos en las distintas regiones de la Laguna Madre, en conjunto con algunas corrientes oceánicas, por ejemplo la corriente del Golfo de México, que se dirige hacia el Atlántico, desde el estrecho de Florida o bien corrientes estacionarias reportadas en Soto la Marina, paralelas a la costa que fluyen hacia el Norte de mayo a agosto y en sentido opuesto de septiembre a marzo, sustentando la hipótesis de una dispersión oceánica.

Aunque los niveles de diversidad genética junto con el tiempo de origen de las especies y de la formación del sistema lagunar en Tamaulipas, indican que éstas están bajo un proceso de expansión genético- poblacional, no podemos descartar que las barreras

mencionadas pudieran estar actuando como medios de retención larval, lo cual representa áreas con potencial de especiación, cuyas variantes podrían ser consideradas en un futuro como endemismos locales (Reuschel *et al.*, 2010).

A pesar de los aspectos filogeográficos encontrados en este estudio, se requiere un mayor número de individuos y poblaciones analizadas para tener resultados concluyentes.

CONCLUSIONES

- La estructura genética poblacional de las especies de *Palaemon* del sistema estuarino de Tamaulipas es variable de acuerdo con la especie y población, teniendo zonas con flujo génico y zonas con cierto grado de diferenciación genética, producto de facilitadores y barreras de dispersión propios del sistema.
- La estructura genética encontrada puede ser explicada por eventos recientes relacionados a corrientes oceánicas y dispersión larval estacional.
- La alta diversidad haplotípica encontrada en dos de las tres especies sustenta que son especies de origen reciente.
- Posiblemente existe al menos una especie críptica de la especie *P. vulgaris* de acuerdo con la diferencia genética entre secuencias derivadas de este estudio las reportadas en la base de datos del Genbank.
- Se recomienda aumentar el número de individuos y localidades en el análisis para obtener datos concluyentes.

BIBLIOGRAFÍA

Álvarez F, Pedraza-Lara, C, y Villalobos, JL. 2014. Identity of freshwater shrimp populations (*Palaemon* Weber, 1795) from northern Mexico: Genetic variation at local and regional scales. *Journal of Crustacean Biology*, 34(4), 481–493.

Arriaga Cabrera L, Vázquez Domínguez E, González Cano J, Jiménez- Rosenberg R, Muñoz López E, Aguilar Sierra V (coordinadores). 1998. Regiones marinas prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. México.

Baeza JA, Fuentes, MS. 2013. Phylogeography of the shrimp *Palaemon floridanus* (Crustacea: Caridea: Palaemonidae): A partial test of meta-population genetic structure in the wider Caribbean. *Marine Ecology*, 34, 381–393.

Barba E, Raz-Guzmán A, y Sánchez, AJ. 2005. Distribution patterns of estuarine caridean shrimps in the southwestern Gulf of Mexico. *Crustaceana*, 78(6), 709–726.

Behrens EW. 1969. Hurricane effects on a hypersaline bay. En Ayala-Castanares A y Phleger FB (eds.). *Coastal Lagoons: A Symposium*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Belfiore NM, Hoffmann FG, Baker RJ y Dewoody JA. 2003. The use of nuclear and mitochondrial single nucleotide polymorphisms to identify cryptic species. *Molecular Ecology* 12, 2011–2017.

Bello-Pineda J, Gomez-Mendoza L, Magaña RV, Rodríguez- Herrero PH, Cervantes M. 2009. Descripción detallada de los sitios piloto. En: Buenfil- Friedman J (Ed.). *Adaptación a los impactos del cambio climático en los humedales costeros del Golfo de México. Volumen II*, México D.F.

Berglund A, Lagercrantz U. 1983. Genetic differentiation in populations of two *Palaemon* prawn species at the Atlantic east coast: does gene flow prevent local adaptation? *Mar. Biol.* 77, 49–57.

Bilton DT, Paula J, Bishop JD. 2002. Dispersal, genetic differentiation and speciation in estuarine organisms. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55: 937- 952.

Botello A, Álvarez F. 2010. Genetic variation in the stygobitic shrimp *Creaseria morleyi* (Decapoda: Palaemonidae), evidence of bottlenecks and re-invasions in the Yucatan Peninsula. *Biological Journal of the Linnean Society*. 99, 315–325.

Botello A. 2008. Estudios de variación genética en crustáceos de México. En: Álvarez F, Rodríguez-Almaraz G, (eds.). *Crustáceos de México: estado actual de su conocimiento*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, pp. 459-487.

Britton JC, Morton B. 1989. *Shore Ecology of the Gulf of México*, University of Texas Press, First edition. USA, 3-103pp.

Britton JC, y Morton B. 1997. *Shore ecology of the Gulf of Mexico*. Austin, TX: University of Texas Press.

Brown CA, Kraus NC. 1997. Environmental monitoring of dredging and processes in lower Laguna Madre, Texas: final report, year 1. Texas A&M University-Corpus Christi, Conrad Blucher Institute Technical Report No. TAMU-CC-CBI-96-01. Corpus Christi, Texas, USA. 134 pp.

Chace FA Jr. 1972. *Palaemon debilis* from Hawaii and the status of the genus *Palaemonetes* (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana*, 23, 12–19.

Chaplin-Ebanks SA, Curran MC. 2007. Prevalence of the bopyrid isopod *Probopyrus pandalicola* in the grass shrimp, *Palaemonetes pugio*, in four tidal creeks on the South Carolina-Georgia coast. *Journal of Parasitology*, 93(1), 73–77.

Chaves-Campos J, Johnson SG, García de León FJ, y Hulsey CD. 2011. Phylogeography, genetic structure and gene flow in the endemic freshwater shrimp *Palaemonetes suttkusi* from Cuatro Ciénegas. México. *Conservation Genetics*, 12(2).

Contreras EF. 2000. Las Lagunas Costeras Mexicanas y su importancia para la Biodiversidad. México. 2(1): 120-128.

Contreras-Balderas AJ. 1993. Avifauna de Laguna Madre, Tamaulipas. En: Salazar-Vallejo SI, González NE (eds.), Biodiversidad Marina y Costera de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Aprovechamiento de la Biodiversidad y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México.

Emmerson WD. 1983. Tidal exchange of two decapod larvae *Palaemon pacificus* (Caridea) and *Upogebia africana* (Thalassinidae) between the Swartkops River estuary and adjacent coastal waters. South African Journal of Zoology 18: 326–330

Esser LJ, Cumberlidge N. 2011. Evidence that salt water may not be a barrier to the dispersal of Asian freshwater crabs. The Raffles Bulletin of Zoology. 59(2):259–68.

Fincham AA. 1977. Larval development of British prawns and shrimps (Crustacea: Decapoda: Natantia): 1. Laboratory methods and a review of *Palaemon* (*Palaeander*) *elegans* Rathke, 1837. Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool. 31, 1–19.

Fincham AA. 1979. Larval development of British prawns and shrimps (Crustacea: Decapoda: Natantia). 2. *Palaemonetes* (*Palaemonetes*) *varians* (Leach, 1814) and morphological variation. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. 35, 127–182.

Folmer O, Black M, Wr H, Lutz R, Vrijenhoek R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. Mol Mar Biol Biotechnol. 3(5):294–99.

Furlong JN, Ivey J, Barrow J, Moya M, O’Quinn R. 2007. History and impacts of levees in the lower Río Grande valley. En: Roger JR (ed). Environmental and water resources: milestones in engineering history. American Society of Civil Engineers, Reston, VA.

Galarza JA, Carreras-Carbonell J, Macpherson E, Pascual M, Roques S, Turner GF y Rico C. 2009. The influence of oceanographic fronts and early-life-history traits on connectivity among littoral fish species. Proceedings of the National Academy of Sciences USA 106, 1473–1478.

García GJ, Benavides R, Domínguez RB, Niño AJ. 1991. Biología y conservación: Métodos y técnicas para determinar la biodiversidad en la Laguna Madre, Tamaulipas.

4to. Diplomado para la conservación y manejo de áreas naturales protegidas en Latinoamérica.

García- Marín E. 1981. Coloquio sobre el Desarrollo Integral de la Laguna Madre, Tamaulipas. Gob. del Edo. de Tamaulipas. Dirección General de Pesca. 234 pp.

González-Castellano I, González-López J, González-Tizón AM y Martínez-Lage A. 2020. Genetic diversity and population structure of the rockpool shrimp *Palaemon elegans* based on microsatellites: evidence for a cryptic species and differentiation across the Atlantic–Mediterranean transition. *Scientific Reports* 10:10784.

González-Ortegón E, Cuesta JA. 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, Ferran Palero, Lejeusne C., Drake P, Cuesta JA. A salt bath will keep you going? Euryhalinity tests and genetic structure of caridean shrimps from Iberian rivers *Science of the Total Environment* xxx (2015) xxx–xxx

Grant WS, Bowen BW. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *J Hered.* 89(5):415–26.

Guerao G. 1993. The larval development of freshwater prawns, *Palaemonetes zariquieyi* (Sollaud, 1939) (Decapoda, Palaemonidae) reared in the laboratory. *Crustaceana* 64:226–241.

Gunter G, Edwards JC. 1969. The relation of rainfall and freshwater drainage to the production of the penaeid shrimps (*Penaeus fluviatilis* Say and *Penaeus aztecus* Ives) in Texas and Louisiana waters. *FAO Fish. Rep.* 57 (3): 875-892.

Herrera-Barquín H, Leija-Tristán A, y Favela-Lara S. 2018. Updated checklist of estuarine caridean shrimps (Decapoda: Caridea) from the southern region of Laguna Madre, Tamaulipas, México, with new records and a key for taxonomic identification. *Check List*, 14(2), 479–494.

Hildebrand, HH. 1958. Estudios biológicos preliminares sobre la Laguna Madre de Tamaulipas. *Ciencia*, 17(7–9), 151–173.

Hillis DM, Mable BK, Larson A, Davis SK, Zimmer EA. 1996. Nucleic acids IV: sequencing and cloning. En: Hillis DM, Moritz C, Mable BK, (eds). *Molecular systematics*. Sunderland, MA: Sinauer Associates Inc., 321–381.

INEGI 1983. Síntesis geográfica del estado de Tamaulipas. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Secretaría de Programación y Presupuesto. 158 pp.

Jordán-Hernández M, Rodríguez-Almaráz G, Favela-Lara S. 2019. Delimitation of sympatric *Palaemon* (Decapoda, Palaemonidae) species of the Laguna Madre, Mexico. *Zool Scr.* 2019;00:1–12.

Katoh K, Standley DM. 2014. MAFFT: Iterative refinement and additional methods. En D. Russell (Ed.). *Multiple sequence alignment methods. Methods in molecular biology (Methods and protocols)* (Vol. 1079, pp. 131–146). Totowa, NJ: Humana Press.

Kondolf GM, Boulton AJ, O'Daniel S, Poole GC, Rahel FJ, Stanley EH, Wohl E, Bang A, Carlstrom J, Cristoni C, Huber H, Koljonen S, Louhi P, y Nakamura K. 2006. Process-based ecological river restoration: visualizing three-dimensional connectivity and dynamic vectors to recover lost linkages. *Ecology and Society* 11(2): 5.

Kumar S, Nei M, Dudley J, y Tamura K. 2008. MEGA: A biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences. *Briefings in Bioinformatics*, 9, 299–306.

Leija-Tristán A, Contreras-Arquieta, Contreras-Balderas AJ, Lozano-Vilano ML. 2000. Perspectivas de Conservación y aprovechamiento de los recursos bióticos de la Laguna Madre de Tamaulipas, México. *Revista de divulgación Científica Mexicoa*. Vol. 2, No. 1. 141 p.

Leija-Tristán A. 2005. Ecología y Estructura Poblacional de los Stocks Reproductora-Recluta, del Camarón Café *Farfantepenaeus aztecus* IVES, 1891, en la

Laguna Madre y Plataforma Continental de Tamaulipas, México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. 185 pp.

Lejeusne C, Saunier A, Petit N, Béguer M, Otani M, Carlton JT, Rico C, Green AJ. 2014. High genetic diversity and absence of founder effects in a worldwide aquatic invader. *Scientific Reports* 4(1): 1–9.

Leray M, Knowlton N. 2015. DNA barcoding and metabarcoding of standardized samples reveal patterns of marine benthic diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 112 (7), 2076-2081.

Librado P, Rozas J. 2009. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25, 1451–1452.

Mora-Olivo A, Villaseñor JL, Luna-Vega, Morrone JJ. 2008. Patrones de distribución de la flora vascular acuática estricta en el estado de Tamaulipas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 2(79)435-448.

Moritz C. 1994. Defining evolutionary significant units for conservation. *TREE* 9:373–375

Nakata Y. 1987. Swimming posture of *Palaemon paucidens* against the water current. BA Thesis, Kinki University, Japan

Ogasawara C, Imai T, Kodama A, Kofi Fatsi PS, Hashem S, Appiah EK, Tettey PA, Saito H. 2021. Population genetics of the non-native freshwater shrimp *Palaemon sinensis* (Sollaud, 1911) in Japan based on mitochondrial 16S rRNA sequence analysis. *Aquatic Invasions* 16 (in press).

Ortiz Pérez MA, de la Lanza Espino G. 2006. Diferenciación del espacio costero de México: un inventario regional, Serie Textos universitarios, Instituto de Geografía, UNAM, p. 138.

Perina A, Mari-Mena N, Torrecilla Z, González-Tizón AM, González-Castellano I, González-Ortegón E, Martínez-Lage A. 2019. Assessment of genetic diversity and population structure of the common littoral shrimp *Palaemon serratus* (Pennant, 1777) by

microsatellites: Towards a sustainable management. *Aquatic Conserv: Mar Freshwater Ecosyst.* 1–9.

Piñero D, Barahona A, Eguiarte L, Rocha A, Salas R. 2008. La variabilidad genética de las especies: aspectos conceptuales y sus aplicaciones y perspectivas en México. *Capital natural de México.* pp. 415-435.

Radulovici AE, Sainte-Marie B, Dufresne F. 2009. DNA barcoding of marine crustaceans from the Estuary and Gulf of St. Lawrence: a regional-scale approach. *Molecular Ecology Resources* 9 (Suppl. 1), 181–187.

Rendón-von Osten, García- Guzmán. 1996. Impacto ambiental en la Laguna Madre, Tamaulipas. En: Botello AE, Vázquez FJ, Rojas L, Benítez JA, Zárata D (eds.). *Golfo de México, Contaminación e Impacto Ambiental: Diagnóstico y Tendencias.* EPOMEX Serie Científica.

Reuschel S, Cuesta JA, Schubart CD. 2010. Marine biogeographic boundaries and human introduction along the European coast revealed by phylogeography of the prawn *Palaemon elegans*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55, 765–775.

Rodríguez de la Cruz, MC. 1965. Contribución al Conocimiento de los Palemónidos de México II. Palemónidos del Atlántico y Vertiente Oriental de México con Descripción de dos Especies Nuevas. *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Biológico– Pesqueras*, 1, 70–112.

Rodríguez-Almaráz GA, Leija-Tristán A, Mendoza, RA. 2000. Records of caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) from the coasts of the Mexican Pacific Ocean, Gulf of Mexico and Mexican Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 67(2), 857–867.

Rome N, Conner SL, Bauer RT. 2009. Delivery of hatching larvae to estuaries by amphidromous river shrimp: tests of hypotheses based on larval moulting and distribution. *Freshw. Biol.* 54, 1924–1932.

Sánchez R M, Ocaña-Luna A. 2015. Estructura y variación estacional de la comunidad ictioplanctónica en una laguna hipersalina del oeste del Golfo de México: Laguna Madre. Tamaulipas. *Hidrobiológica*, 25(2), 175–186.

Solis R. 1981. El sistema Hidrodinámico de la Laguna Madre, Tamps. En: García-Marín E. (Ed.). Coloquio sobre el desarrollo integral de la Laguna Madre, Tamaulipas, Gob. Edo, Tamps. Direcc. Gral. Pesca, 234pp.

Teske PR, Froneman PW, Barker N P, McQuaid CD. 2007. Phylogeographic structure of the caridean shrimp *Palaemon peringueyi* in South Africa: Further evidence for intraspecific genetic units associated with marine biogeographic provinces. African Journal of Marine Science, 29(2), 253–258.

Trontelj P, Machino Y, Sket B. 2005. Phylogenetic and phylogeographic relationships in the crayfish genus *Austropotamobius* inferred from mitochondrial COI gene sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 34: 212– 226.

Tunnell JW Jr, Hilbun NL, Withers K. 2002. Comprehensive bibliography of the Laguna Madre of Texas y Tamaulipas. Center for Coastal Studies, Texas A&M University, The Nature Conservancy of Texas. Corpus Christi.

Urzúa A, Guerao G, Cuesta JA, Rotllant G, Estévez A, Anger K. 2013. The bioenergetic fuel for non-feeding larval development in an endemic palaemonid shrimp from the Iberian Peninsula, *Palaemonetes zariquieyi*. Mar. Freshw. Behav. Physiol. 46, 381–397.

Vela CMP, Villarreal JM. 2001. Ordenamiento Ecológico y modelos para el manejo sustentable de la Laguna Madre-Tamaulipas. Informe Final. Centro de Calidad Ambiental, Inédito. ITESM. Campus Monterrey y Pronatura Noreste, A.C., Monterrey, N.L.

Villarreal JM. 2001. Caracterización y Diagnostico de la Laguna Madre, Tamaulipas. En: Diagnóstico Ecológico del estado de Tamaulipas 2001. Informe final, 110pp.

Weiss R, Torrecilla Z, González-Ortegón E, González-Tizón A, Martínez-Lage, A, Schubart C. 2017. Genetic differentiation between Mediterranean and Atlantic populations of the common prawn *Palaemon serratus* (Crustacea: Palaemonidae) reveals uncommon phylogeographic break. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 98, 1425–1434.

Wood LE, De Grave S, Daniels SR. 2017. Phylogeographic patterning among two codistributed shrimp species (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) reveals high levels of connectivity across biogeographic regions along the South African coast. PLoS ONE, 12(3), e0173356.

Wooldridge TH. 1991. Exchange of two species of decapod larvae across an estuarine mouth inlet and implications of anthropogenic changes in the frequency and duration of mouth closure. South African Journal of Zoology 87: 519–525

Wright S. 1969. Evolution and the genetics of populations. The Theory of Gene Frequencies. vol. 2. University of Chicago Press, Chicago.

Yáñez-Arancibia A, Day JW. 2004. Environmental sub-regions in the Gulf of Mexico coastal zone: the ecosystem approach as an integrated management tool, Ocean y Coastal Management, Volume 47, Issues 11–12. ISSN 0964-5691.

Zamora Tovar C. 2005. Elaboración del proyecto técnico: Restauración de la Cuenca Hidrográfica de la Laguna Madre. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Instituto de Ecología y Alimentos. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. CJ057. México, D. F.

Zarur AM. 1962. Some geobiological considerations about Términos Lagoon, Campeche. Revista De La Sociedad Mexicana De Historia Natural, 23, 51–70.

Zhao YY, Zhu XC, Jiang Y, Li Z, Li X, Xu WB, Wei H, Li Y, Li XD. 2021. Genetic diversity and variation of seven Chinese grass shrimp (*Palaemonetes sinensis*) populations based on the mitochondrial COI gene. BMC Ecol. Evo. 21:167.

Zhao YY, Zhu XC, Li Z, Xu WB, Li XD. 2019. Genetic diversity and structure of Chinese grass shrimp, *Palaemonetes sinensis*, inferred from transcriptome-derived microsatellite markers. BMC Genet. 20(1):75.

ANEXOS

ANEXO I. Especies del género *Palaemon* a nivel mundial. En negritas se muestran las especies distribuidas en el continente americano.

Espece	Autor	Distribución	Afinidad ecológica	Sinonimia (De Grave y Ashelby, 2013)
<i>P. adspersus</i>	Rathke, 1837	Noroeste de Europa, Mediterráneo, Mar Negro	Marino-Estuarino	
<i>P. affinis</i>	Milne Edwards, 1837	Nueva Zelanda	Marino	
<i>P. africanus</i>	Balss, 1916	Nigeria	Marino	<i>Palaemonetes africanus</i>
<i>P. annandalei</i>	Kemp, 1917	Norte de China	Estuarino-Dulceacuícola	<i>ExoPalaemon annandalei</i>
<i>P. antennarius</i>	Milne Edwards, 1837	Norte del Mediterráneo desde Italia a Turquía	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes antennarius</i>
<i>P. antrorum</i>	Benedict, 1896	San Marcos, Texas, Estados unidos	Dulceacuícola-Subterráneo	<i>Palaemonetes antrorum</i>
<i>P. argentinus</i>	Nobili, 1901	Sur de Brasil hasta Argentina	Dulceacuícola-Salobre	<i>Palaemonetes argentinus</i>
<i>P. atrinubes</i>	Bray, 1976	Queensland, Oeste de Australia, Nueva Caledonia	Estuarino	<i>Palaemonetes atrinubes</i>
<i>P. australis</i>	Dakin, 1915	Oeste de Australia	Estuarino- Dulceacuícola	<i>Palaemonetes australis</i>
<i>P. camranhi</i>	Nguyen, 1997	Vietnam	Salobre	<i>Palaemonetes camranhi</i>
<i>P. capensis</i>	De Man in Weber, 1897	Sur de África	Dulceacuícola	
<i>P. carteri</i>	Gordon, 1935	Venezuela, Guyana, Suriname y Guyana Francesa	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes carteri</i>
<i>P. carinicauda</i>	Holthuis, 1950 ^a	Norte de China	Estuarino	<i>ExoPalaemon carinicauda</i>
<i>P. concinnus</i>	Dana, 1852	Oeste del Indo-Pacífico	Marino, salobre y dulceacuícola	
<i>P. cummingi</i>	Chace, 1954	Florida, Estados Unidos	Subterráneo	<i>Palaemonetes cummingi</i>
<i>P. curvirostris</i>	Nguyen, 1992	Vietnam	Salobre	

<i>P. debilis</i>	Dana, 1852	Oeste del Indo- Pacífico	Marino, Salobre y dulceacuícola	
<i>P. dolospinus</i>	Walker y Poore, 2003	Tasmania y Sureste de Australia	Marino	
<i>P. elegans</i>	Rathke, 1837	Noroeste de Europa, Mediterráneo, Mar negro, Mar Rojo	Marino-Estuarino	
<i>P. floridanus</i>	Chace, 1942	Florida, Texas, Estados Unidos, Panamá, Belize, Laguna Madre, Tamaulipas, México	Marino	
<i>P. gladiator</i>	Holthuis, 1950b	Isla de Clipperton, Islas Galápagos	Marino	
<i>P. gracilis</i>	Smith, 1871	Nicaragua a Panamá	Dulceacuícola	
<i>P. gravieri</i>	Yu, 1930	Norte de China a Corea	Marino	
<i>P. guangdongensis</i>	Liu, Liang y Yan, 1990	Sur de China	Marino	
<i>P. hainanensis</i>	Liang, 2000	Sur de China	Marino-Salobre	<i>ExoPalaemon hainanensis</i>
<i>P. hancocki</i>	Holthuis, 1950b	Colombia a Ecuador	Dulceacuícola	
<i>P. hiltoni</i>	Schmitt, 1921	California a norte de México	Estuarino	<i>Palaemonetes hiltoni</i>
<i>P. hobbsi</i>	Streth, 1994	México	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes hobbsi</i>
<i>P. intermedius</i>	Stimpson, 1860	Oeste, Este y Sur de Australia, Tasmania	Marino- estuarino	
<i>P. ivonicus</i>	Holthuis, 1950b	Brasil, Colombia, Bolivia, Paraguay, Perú, Venezuela	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes ivonicus</i>
<i>P. kadiakensis</i>	Rathbun, 1902	Centro de Estados Unidos a Norte de México	Dulceacuícola-Salobre	<i>Palaemonetes kadiakensis</i>
<i>P. karukera</i>	Carvacho, 1979	Guadeloupe, Mar Caribe	Salobre	<i>Palaemonetes karukera</i>
<i>P. khori</i>	De Grave y Al-Maslamani, 2006	Qatar, Arabia Saudita	Salobre	
<i>P. kwangtung</i>	Guo, Wang y Zhang, 2005	Sur de China	Estuarino	<i>ExoPalaemon guangdongensis</i>

<i>P. lindsayi</i>	Villalobos Figueroa y Hobbs Jr., 1974	México	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes lindsayi</i>
<i>P. litoreus</i>	McCulloch, 1909	Nueva Gales del Sur, Sur de Australia	Marino	
<i>P. longirostris</i>	Milne Edwards, 1837	Noroeste de Europa a Sur de España, Marruecos, Algeria	Estuario	
<i>P. macrodactylus</i>	Rathbun, 1902	Japón, Corea, China	Estuarino	
<i>P. maculatus</i>	Thallwitz, 1892	Senegal a Sur de Angola	Salobre-Marino	
<i>P. mani</i>	Sollaud, 1914 *ExoPalaemon	Vietnam	Dulceacuícola	<i>ExoPalaemon mani</i>
<i>P. mercedae</i>	Pereira, 1986	Brasil, Colombia, Venezuela	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes mercedae</i>
<i>P. mesogenitor</i>	Sollaud, 1912	Tunisia, Algeria	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes mesogenitor</i>
<i>P. mesopotamicus</i>	Pesta, 1913	Siria, Turquía	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes mesopotamicus</i>
<i>P. mexicanus</i>	Strenth, 1976	México	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes mexicanus</i>
<i>P. miyadai</i>	Kubo, 1938	Noreste de China	Dulceacuícola	
<i>P. modestus</i>	Heller, 1862	Sur de China a Siberia, Taiwan	Dulceacuícola	<i>ExoPalaemon modestus</i>
<i>P. mundusnovus</i>	Holthuis, 1949	Massachusetts a Texas, EUA; Yucatán a Quintana Roo, México	Salobre	<i>Palaemonetes intermedius</i>
<i>P. northropi</i>	Rankin, 1898	Bermuda, a Uruguay, Brasil, Caribe, Campeche, Quintana Roo, Laguna Madre, Tamaulipas	Marino	
<i>P. octaviae</i>	Chace, 1972	Guadeloupe, Mar Caribe, Quintana Roo	Marino	<i>Palaemonetes octaviae</i>
<i>P. ogasawaraensis</i>	Kato y Takeda, 1981	Islas Ogasawara en Oceano Pacífico, Mar de las Filipinas	Estuarino	
<i>P. orientis</i>	Holthuis, 1950a	Japón, Corea, Sureste de China, Taiwan	Marino-Salobre	<i>ExoPalaemon orientis</i>
<i>P. ortmanni</i>	Rathbun, 1902	Japón, China, Taiwan	Marino	

<i>P. pacificus</i>	Stimpson, 1860	Oeste Indo Pacífico	Marino	
<i>P. paivai</i>	Fausto Filho, 1967	Noreste Brasil	Marino	
<i>P. paludosus</i>	Gibbes, 1850	Nueva Jersey a Este de Texas	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes paludosus</i>
<i>P. pandaliformis</i>	Stimpson, 1871	Guatemala a Sur y Este de Brasil, Caribe	Dulceacuícola	
<i>P. paucidens</i>	De Haan, 1844	Siberia a Sur de China, Japón	Salobre-Dulceacuícola	
<i>P. peringueyi</i>	Stebbing, 1915	Sur de Africa a Sur de Namibia	Marino-Estuarino	
<i>P. peruanus</i>	Holthuis, 1950b	Norte de Perú	Salobre	
<i>P. powelli</i>	Ashelby y de Grave, 2009	Nigeria	Salobre	
<i>P. pugio</i>	Holthuis, 1949	Norte de Massachusetts a Yucatán	Salobre a Dulceacuícola	<i>Palaemonetes pugio</i>
<i>P. ritteri</i>	Holmes, 1895	California a Perú, Islas Galápagos	Marino	
<i>P. schmitti</i>	Holthuis, 1950b	Panamá a México	Marino	<i>Palaemonetes schmitti</i>
<i>P. semmelinkii</i>	De Man, 1881	India, Tailandia, Myanmar, Filipinas, Singapore, Vietnam, Territorio del Norte (Australia)	Marino	
<i>P. serenus</i>	Heller, 1862	Queensland a Victoria (Australia), Tasmania	Marino	
<i>P. serratus</i>	Pennant, 1777	Noroeste de Europa a Azores, Mediterráneo, Mar Negro	Marino-Estuarino	
<i>P. serrifer</i>	Stimpson, 1860	Myanmar, India, Indonesia, Sur de China a Siberia, Taiwan, Japón, Territorio del Norte	Marino	
<i>P. sewelli</i>	Kemp, 1925	India, Tailandia, China, Vietnam	Salobre	
<i>P. sinensis</i>	Sollaud, 1911	Siberia a Vietnam, Myanmar	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes sinensis</i>
<i>P. styliferus</i>	Milne Edwards, 1840	Pakistan, India, Tailandia, Indonesia	Salobre-Marino	<i>Exopalaemon styliferus</i>
<i>P. suttkusi</i>	Smalley, 1964	México, Coahuila	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes suttkusi</i>
<i>P. tenuidactylus</i>	Liu, Liang y Yan, 1990	Norte de China a Corea	Salobre	

<i>P. texanus</i>	Strenth, 1976	Texas, EUA	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes texanus</i>
<i>P. tonkinensis</i>	Sollaud, 1914	Sur de China, Hong Kong, Vietnam	Dulceacuícola- Salobre	<i>Coutierella tonkinensis</i>
<i>P. turcorum</i>	Holthuis, 1961	Turquía	Dulceacuícola	<i>Palaemonetes turcorum</i>
<i>P. varians</i>	Leach, 1813	Norte de Europa a Marruecos, Mediterráneo	Salobre	<i>Palaemonetes varians</i>
<i>P. vicinus</i>	Ashelby, 2009	Cabo verde a Camerún	Marino	
<i>P. vietnamicus</i>	Nguyen, 1992	Vietnam	Marino-Salobre	<i>Exopalaemon vietnamicus</i>
<i>P. vulgaris</i>	Say, 1818	Costa Este y sureste de EUA, Veracruz, Tabasco, Campeche, Laguna Madre, Tamaulipas, Yucatán, Quintana Roo	Marino y Salobre	<i>Palaemonetes vulgaris</i>
<i>P. xinjiangensis</i>	Liang, 2000	Noroeste de China		<i>Exopalaemon xinjiangensis</i>
<i>P. xiphias</i>	Risso, 1816	Mediterráneo, Islas canarias	Marino	
<i>P. yamashitai</i>	Fujino y Miyake, 1970	Norte de China	Marino	
<i>P. zariquieyi</i>	Sollaud, 1938	España	Salobre-Dulceacuícola	<i>Palaemonetes zariquieyi</i>
<i>P. yuna</i>	Carvalho, Magalhaes y Mantelatto, 2014	Brasil, (Amazonas, Pará), Venezuela (Apure)	Dulceacuícola	

ANEXO II. Secuencias del gen 16SrRNA utilizadas para la inferencia molecular del género *Palaemon sensu lato*.

Especie	Localidad	Número de Catálogo	Genbank – Número de acceso	Referencia
<i>P. adspersus</i>	Portugal	PAL-001	JN674330	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. affinis</i>	Nueva Zelanda	OUMNH-ZC 2004-12-0002	KP178972	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. antennarius</i>	Grecia	OUMNH-ZC 2003-03-0002	KP178973	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. antrorum</i>	Estados Unidos	OUMNH-ZC 2011-02-0033	KP178969	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. argentinus</i>	Argentina	PAL-324	JN674351	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. atrinubes</i>	Australia	OUMNH-ZC 2009-21-0012	KP178977	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. australis</i>	Australia	TIM-1450	JN674353	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. camranhi</i>	Vietnam	OUMNH-ZC 2014-01-0001	KP178978	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. carteri</i>	Brasil	CCDB 4339	KF923720	Carvalho <i>et al.</i> , 2014
<i>P. carinicauda</i>	China	PAL-310	JN674325	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. concinnus</i>	Taiwan	OUMNH-ZC 2010-02-0079	KP178966	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. debilis</i>	Polinesia Francesa	UF 18572	KP178979	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. debilis</i>	Estados Unidos	PAL-066	JN674332	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. dolospinus</i>	Australia	OUMNH-ZC 2009-25-0002	KP178980	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. elegans</i>	Portugal	CCDB 2749	KP178988	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. floridanus</i>	México			Este estudio
<i>P. gracilis</i>	Panamá	PAL-017	JN674334	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. gravieri</i>	China		KC515045	Kou <i>et al.</i> , 2013
<i>P. guangdongensis</i>	China	PAL-315	JN674335	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. hancocki</i>	Costa Rica	UCR 2477-02	KF923715	Carvalho <i>et al.</i> , 2014
<i>P. hobbsi</i>				
<i>P. intermedius</i>	Australia	MV J60843	KF923725	Carvalho <i>et al.</i> , 2014
<i>P. ivonicus</i>	Brasil	CCDB 4632	KF923728	Carvalho <i>et al.</i> , 2014
<i>P. kadiakensis</i>	México			Este estudio
<i>P. lindsayi</i>	México			Este estudio
<i>P. litoreus</i>	Australia	UF 18979	KP178982	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. longirostris</i>	Portugal	CCDB 2750	KF923724	Carvalho <i>et al.</i> , 2014
<i>P. macrodactylus</i>	Japón	OUMNH-ZC 2011-11-0027	KP178984	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. mercedae</i>	Brasil	CCDB 4878	KP178971	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. mesopotamicus</i>	Turquía	OUMNH-ZC 2012-01-0016	KP178974	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. mexicanus</i>	México	CNCR 24904	KP178990	Carvalho <i>et al.</i> , 2017

ANEXO II. Continuación.

<i>P. modestus</i>	Kazajistán	OUMNH-ZC 2012-01-0068	KP178986	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. mundusnovus</i>	México	UANL-FCB-EM1.2-6	MH780195	Jordán-Hernández <i>et al.</i> , 2019
<i>P. northropi</i>	Brasil	CCDB 4332	KF923722	Carvalho <i>et al.</i> , 2014
<i>P. octaviae</i>	Brasil	CCDB 4335	KP179129	Carvalho, No publicado
<i>P. ogasawaraensis</i>	Japón	OUMNH-ZC 2014-01-062	KP178985	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. orientis</i>	China		KC515036	Kou <i>et al.</i> , 2013
<i>P. ortmanni</i>	Japón	PAL-021	JN674339	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. pacificus</i>	Taiwan	UF 29428	KP178994	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. paivai</i>	Brasil	CCDB 4334	KP179002	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. paludosus</i>	México			Este estudio
<i>P. pandaliformis</i>	Brasil	CCDB 813	KF923713	Carvalho <i>et al.</i> , 2014
<i>P. paucidens</i>	Japón	PAL-092	JN674342	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. peringueyi</i>	Sudáfrica	OUMNH-ZC 2003-09-0001	KP178991	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. pugio</i>	México	UANL-FCB-EM1.1-51	MH780193	Jordán-Hernández <i>et al.</i> , 2019
<i>P. ritteri</i>	Costa Rica	CCDB 4227	KP179162	Carvalho, No publicado
<i>P. schmitti</i>	Costa Rica	PAL-306	JN674356	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. semmelinkii</i>	Singapur	OUMNH-ZC 2014-11-321	KP179003	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. serenus</i>	Australia	OUMNH-ZC 2009-09-0011	KP178983	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. serratus</i>	Reino Unido	OUMNH-ZC 2012-06-0015	KP178992	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. serrifer</i>	Corea del Sur	PAL-022	JN674347	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. sinensis</i>	Japón	OUMNH-ZC 2003-06-0005	KP178996	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. suttkusi</i>		CNCR 326	JF491336	Botello y Álvarez
<i>P. tonkinensis</i>	Hong Kong	OUMNH-ZC 2003-07-0001	KP179004	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>P. turcorum</i>	Turquía	RMNH-D 13971	JQ042302	Cuesta <i>et al.</i> , 2012
<i>P. varians</i>	Reino Unido	PAL-040	JN674357	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. vietnamicus</i>	Malasia		KC515037	Kou <i>et al.</i> , 2013
<i>P. vulgaris</i>	México	UANL-FCB-EM1.3-1	MH780188	Jordán-Hernández <i>et al.</i> , 2019
<i>P. xiphias</i>	España	PAL-003	JN674349	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>P. zariquieyi</i>	España	ICMD-20111108-09	JQ042299	Cuesta <i>et al.</i> , 2012
<i>P. yuna</i>	Brasil	CCDB 2994	KF923716	Carvalho <i>et al.</i> , 2014
<i>Brachycarpus biunguiculatus</i>		PAL-307	JN674323	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>Creaseria morleyi</i>			EU448998	Botello y Álvarez, 2010
<i>Leander paulensis</i>	Brasil	CCDB 3436	KP179007	Carvalho <i>et al.</i> , 2017

ANEXO II. Continuación.

<i>Leander tenuicornis</i>	Estados Unidos	PAL-304	JN674327	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>Leptocarpus potamiscus</i>		PAL-309		Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>Macrobrachium olfersii</i>	Brasil	CCDB<BRA>:2279	JQ805824	Rossi y Mantelatto, 2013
<i>Macrobrachium potiuna</i>	Brasil	CCDB<BRA>:2844	JX466947	Carvalho, No publicado
<i>Macrobrachium americanum</i>	Costa Rica	CCDB<BRA>:2883	JQ805797	Rossi y Mantelatto, 2013
<i>Macrobrachium lar</i>		MNHN_MC_1144	KC506876	Castelin <i>et al.</i> , 2013
<i>Macrobrachium carcinus</i>	Brasil	CCDB 2122	HM352448	Pileggi y Mantelatto, 2010
<i>NematoPalaemon tenuipes</i>		PAL-090	JN674329	Ashelby <i>et al.</i> , 2012
<i>Procaris ascensionis</i>			GQ487495	Bracken <i>et al.</i> , 2010
<i>Urocaridella cyrtorhyncha</i>	Singapur	OUMNH-ZC 2011-02-0002	KP179006	Carvalho <i>et al.</i> , 2017
<i>Urocaridella antonbruunii</i>	Taiwan	TAI-040	JN674359	Ashelby <i>et al.</i> , 2012

ANEXO III. Matriz de caracteres.

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35		
Ancestro hipotético	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Procaris ascensionis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Calathaemon holthuisi</i>	2	1	1	1	2	1	1	1	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	3	0	0	0	0	0	0
<i>P. adspersus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	1	1	1	?	
<i>P. affinis</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	1	1	1	1	
<i>P. africanus</i>	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	4	1	1	?	?	?	?	
<i>P. antenarius</i>	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	?	?	?	?	
<i>P. antrorum</i>	2	0	1	1	2	1	1	1	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	4	9	0	0	0	0	0		
<i>P. argentinus</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	2	8	1	1	1	?	?	
<i>P. atrinubes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	1	1	1	?	
<i>P. carteri</i>	1	1	1	2	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	1	5	1	1	1	1	1	
<i>P. concinnus</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	1	1	1	1	
<i>P. cummingi</i>	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	1	1	1	?	?	
<i>P. debilis</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	1	1	1	1	
<i>P. elegans</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	3	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	4	1	1	1	?	?	?	
<i>P. floridanus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	3	4	1	1	1	1	1	1	
<i>P. gladiator</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	3	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	4	1	1	1	1	1	?	
<i>P. gracilis</i>	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	3	4	1	1	1	1	1	1	
<i>P. hancocki</i>	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	3	4	1	1	1	1	1	1	
<i>P. hiltoni</i>	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	4	6	1	1	1	1	?		
<i>P. hobbsi</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1	2	1	1	?	?	?		
<i>P. ivonicus</i>	1	1	2	2	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	2	5	1	1	1	?	?		
<i>P. kadiakensis</i>	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	2	3	1	1	1	?	?		
<i>P. lindsayi</i>	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	2	2	1	1	1	1	?		
<i>P. longirostris</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	5	1	1	1	1	1	1		
<i>P. macrodactylus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	3	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	9	1	1	1	1	1	1	
<i>P. maculatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	1	1	1	?	
<i>P. mercedae</i>	1	0	1	2	0	2	1	0	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	2	3	1	1	1	?	?		

ANEXO III. Continuación.

Taxa	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	
<i>P. mesogenitor</i>	1	1	1	1	0	1	2	1	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	
<i>P. mesopotamicus</i>	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	1	1	?	
<i>P. mexicanus</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	2	2	1	1	?	?	?	
<i>P. mundusnovus</i>	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	3	5	1	1	1	1	1	
<i>P. northropi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	3	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	3	7	1	1	1	1	?
<i>P. octaviae</i>	1	1	2	1	0	1	2	0	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	2	5	1	1	1	?	?
<i>P. orientis</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	1	1	1	1
<i>P. ortmani</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	3	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	4	1	1	1	1	1	1
<i>P. pacificus</i>	1	0	1	1	1	1	2	1	3	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	4	1	1	1	1	1	1
<i>P. paivai</i>	1	1	1	1	1	1	1	?	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	5	5	1	1	1	1	?
<i>P. paludosus</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	2	3	1	1	1	1	?
<i>P. pandaliformis</i>	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	2	5	1	1	1	1	1
<i>P. paucidens</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	?
<i>P. peruanus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	5	4	1	1	?	?	?	?
<i>P. pugio</i>	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	3	5	1	1	1	1	1
<i>P. ritteri</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	3	5	1	1	1	1	?
<i>P. schmitti</i>	1	1	1	1	0	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	6	8	1	1	1	1	?
<i>P. semmelinkii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	4	1	1	1	1	1	1
<i>P. serratus</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	1	1	1	1
<i>P. serrifer</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	8	1	1	1	1	1
<i>P. sinensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	?	?	?
<i>P. suttkusi</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	1	5	1	1	1	1	1
<i>P. texanus</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	1	1	?
<i>P. tonkinensis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	1	?	?	?
<i>P. varians</i>	1	1	1	1	0	1	2	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	?
<i>P. vulgaris</i>	1	1	1	1	1	1	2	0	2	1	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	3	6	1	1	1	1	1	
<i>P. xiphias</i>	1	1	1	1	1	1	2	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	1	1	1	1
<i>P. yuna</i>	1	1	?	2	0	2	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	2	5	1	1	1	1	1

ANEXO III. Continuación.

Taxa	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	
Ancestro hipotético	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Procaris ascensionis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Calathaemon holthuisi</i>	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	1	1	0	1	1	2	1	3	2	2	2	2	0	2	5	1	0	5	1	1	0	1	
<i>P. adspersus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	1	1	\$	1	2	1	3	2	2	1	1	0	1	2	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. affinis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	4	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	1	1	0	1	2	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. africanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	?	?	1	2	1	1	1	2	0	1	0	1	
<i>P. antenarius</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	3	2	3	2	0	2	1	1	1	2	0	1	1	1	
<i>P. antrorum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	3	2	2	2	2	0	2	5	1	2	1	1	1	0	1	
<i>P. argentinus</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	2	1	1	1	1	#	1	2	1	2	2	2	3	2	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. atrinubes</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	2	2	0	2	1	2	1	2	3	2	3	2	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. carteri</i>	1	1	?	?	?	?	?	3	6	1	2	2	0	2	1	2	1	3	2	2	2	2	0	1	3	6	2	7	0	2	0	3	
<i>P. concinnus</i>	1	1	?	?	?	?	?	?	6	1	2	3	0	2	1	3	1	3	1	2	3	2	0	1	2	3	3	1	0	1	1	2	
<i>P. cummingi</i>	?	?	?	?	?	?	?	3	2	1	1	1	0	0	1	2	1	1	3	2	3	1	0	1	1	4	1	2	0	3	0	1	
<i>P. debilis</i>	1	1	1	1	1	?	?	?	8	2	2	3	0	2	2	3	2	2	2	1	2	3	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. elegans</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	2	2	1	2	1	2	1	2	2	2	2	1	0	1	2	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. floridanus</i>	1	1	1	1	?	?	?	5	7	1	2	2	1	2	1	3	2	2	2	2	2	2	1	1	1	2	2	1	1	0	1	0	1
<i>P. gladiator</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	1	1	0	1	2	1	3	2	2	4	2	0	1	2	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. gracilis</i>	1	1	1	1	1	1	1	6	9	2	2	3	0	2	2	3	2	4	2	1	4	3	0	1	4	5	2	6	0	1	0	4	
<i>P. hancocki</i>	1	1	1	1	1	1	1	7	0	2	2	3	0	2	2	3	2	4	2	1	4	3	0	1	4	5	2	6	0	1	0	1	
<i>P. hiltoni</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	3	1	1	1	1	0	1	2	1	2	2	2	4	3	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. hobbsi</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	3	2	3	2	0	2	1	1	1	1	0	1	0	1	
<i>P. ivonicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	3	1	1	1	0	2	1	2	1	3	2	1	1	3	0	1	3	6	2	7	0	2	0	3	
<i>P. kadiakensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	2	1	1	1	0	0	1	2	1	1	3	2	4	3	0	2	1	4	1	2	0	3	0	1	
<i>P. lindsayi</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	3	1	1	1	0	1	1	2	1	1	3	2	3	2	0	2	1	1	1	2	0	3	0	1	
<i>P. longirostris</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	4	1	2	2	1	2	1	2	1	3	2	2	2	1	0	1	2	3	1	1	0	1	0	1	
<i>P. macrodactylus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	4	1	1	1	1	2	1	2	1	3	2	2	2	2	0	1	2	3	1	1	0	2	0	1	
<i>P. maculatus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	3	2	2	2	0	2	1	2	1	2	2	2	3	3	0	1	1	3	1	1	0	1	0	1	
<i>P. mercedae</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	2	1	1	1	0	2	1	2	1	3	2	2	3	1	0	1	3	6	2	7	0	2	0	1	

ANEXO III. Continuación.

Taxa	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	
<i>P. mesogenitor</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	2	1	0	0	1	2	1	1	3	1	1	1	0	2	1	1	1	2	0	4	1	1	
<i>P. mesopotamicus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	3	1	1	1	0	2	1	2	1	1	3	2	3	2	0	2	1	1	1	2	0	4	0	1	
<i>P. mexicanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	0	0	1	2	1	1	3	2	3	2	0	2	1	1	1	1	0	1	0	1	
<i>P. mundusnovus</i>	?	?	?	?	?	?	?	3	4	1	1	1	0	*	1	2	1	2	2	2	3	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. northropi</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	4	1	2	2	1	2	1	3	1	2	2	2	2	2	1	0	1	2	2	1	1	0	1	0	1
<i>P. octaviae</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	2	1	1	1	0	0	1	2	1	2	2	2	3	2	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. orientis</i>	1	1	?	?	?	?	?	?	6	2	2	3	1	2	1	3	1	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	1	0	1	0	1
<i>P. ortmani</i>	1	1	1	1	?	?	?	?	7	2	2	3	1	2	2	3	2	2	1	2	3	2	1	1	2	2	1	1	0	1	1	2	
<i>P. pacificus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	4	1	2	2	1	2	1	3	2	3	1	2	1	1	0	1	2	2	1	1	0	1	1	1	
<i>P. paivai</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	2	1	1	1	0	0	1	2	1	2	2	2	2	2	1	0	1	2	2	1	1	0	1	1	1
<i>P. paludosus</i>	?	?	?	?	?	?	?	3	3	1	1	1	0	0	1	2	1	1	3	2	3	3	0	1	1	1	1	2	0	1	0	1	
<i>P. pandaliformis</i>	1	1	1	1	?	?	?	4	7	2	2	3	0	2	2	3	2	4	2	1	4	3	0	1	2	5	2	1	0	1	0	1	
<i>P. paucidens</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	2	2	0	2	1	2	1	3	1	2	2	1	0	1	2	3	1	1	0	1	1	1	
<i>P. peruanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	1	1	1	0	1	2	1	3	2	2	4	3	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. pugio</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	4	1	1	1	0	*	1	2	1	2	2	2	3	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. ritteri</i>	?	?	?	?	?	?	?	3	3	1	1	1	1	0	1	2	1	4	2	2	2	2	1	0	1	2	2	1	1	0	1	1	1
<i>P. schmitti</i>	?	?	?	?	?	?	?	3	3	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	3	2	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. semmelinkii</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	4	1	2	3	0	0	1	3	1	2	2	2	2	1	1	0	1	1	3	1	1	0	1	0	1
<i>P. serratus</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	4	1	2	2	1	2	1	2	1	3	2	2	2	1	1	0	1	2	3	1	1	0	1	1	1
<i>P. serrifer</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	4	1	1	1	1	2	1	2	1	2	2	2	2	2	0	1	2	2	1	1	0	1	1	2	
<i>P. sinensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	1	0	0	1	2	1	3	2	2	2	2	1	0	3	1	1	1	3	1	1	0	1
<i>P. suttkusi</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	4	1	1	1	0	1	1	2	1	1	3	2	3	2	0	2	1	1	1	1	0	3	0	1	
<i>P. texanus</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	3	1	1	1	0	0	1	2	1	1	3	2	3	2	0	1	1	1	1	2	0	1	0	1	
<i>P. tonkinensis</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	2	1	1	1	0	0	1	2	1	3	2	1	2	3	0	2	1	1	1	4	1	1	0	1	
<i>P. varians</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	2	1	0	\$	1	2	1	1	3	2	3	2	0	3	1	1	1	2	0	3	0	1	
<i>P. vulgaris</i>	1	?	?	?	?	?	?	3	5	1	1	1	0	2	1	2	1	2	2	2	3	2	0	1	1	2	1	1	0	1	0	1	
<i>P. xiphias</i>	?	?	?	?	?	?	?	?	4	1	2	2	1	2	2	2	1	4	2	2	1	1	1	1	2	2	1	1	0	1	1	1	
<i>P. yuna</i>	?	?	?	?	?	?	?	2	4	1	2	2	0	2	1	3	1	3	2	1	4	3	0	1	3	6	2	7	0	2	0	3	

ANEXO III. Continuación.

Taxa	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99
<i>Ancestro hipotético</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Procaris ascensionis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	2	0
<i>Calathaemon holthuisi</i>	2	3	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	2	1	0	0	0	0	1	4	2	0	2	0	2	0	0	0	0	2
<i>P. adspersus</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	2	?	?	0	0	1	1	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. affinis</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	2	2	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. africanus</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	1	2	2	2	1	?	?	1	0	1	1	0	0	2	0	1	2	?	2	2	1
<i>P. antenarius</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	1	2	2	1	1	?	?	1	0	1	1	0	0	?	0	1	?	/	2	2	1
<i>P. antrorum</i>	3	2	1	1	1	3	1	1	1	0	0	1	2	1	2	3	0	0	0	0	1	4	0	0	3	1	2	2	2	1	2	1
<i>P. argentinus</i>	1	1	1	2	2	2	1	0	1	1	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. atrinubes</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	1	2	2	1	1	?	?	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. carteri</i>	2	2	1	1	2	2	1	0	1	0	0	1	2	2	1	1	1	2	0	0	1	9	0	0	3	0	1	2	1	2	2	1
<i>P. concinnus</i>	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	2	1	2	0	0	1	5	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. cummingsi</i>	1	1	2	2	2	2	1	0	0	1	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	3	1	1	2	1	1	2	1
<i>P. debilis</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	1	2	2	1	1	?	?	0	0	1	1	0	0	?	0	1	?	?	2	2	1
<i>P. elegans</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	1	2	1	2	?	?	0	0	1	1	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. floridanus</i>	1	1	2	2	2	2	1	0	0	1	0	0	0	2	1	2	1	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. gladiator</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	1	?	?	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. gracilis</i>	1	2	1	1	2	2	1	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	1	7	1	1	2	0	1	2	1	1	1	1
<i>P. hancocki</i>	1	2	1	1	2	2	1	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	0	0	1	1	7	1	1	2	0	1	2	1	1	1	1
<i>P. hiltoni</i>	1	1	2	2	2	2	1	0	0	1	0	1	2	2	1	2	1	2	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. hobbsi</i>	1	1	2	2	2	2	1	0	1	1	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	3	1	1	2	2	1	2	1
<i>P. ivonicus</i>	2	2	1	1	2	2	1	0	1	0	0	1	2	2	1	1	2	1	0	0	1	9	0	0	2	0	1	2	1	2	2	1
<i>P. kadiakensis</i>	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	3	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. lindsayi</i>	1	1	1	2	1	3	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. longirostris</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	1	?	?	0	0	1	1	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. macrodactylus</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	2	?	?	0	0	1	?	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. maculatus</i>	1	1	2	2	2	2	1	0	0	1	0	0	1	2	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	?	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. mercedae</i>	2	2	1	1	2	2	1	0	1	0	0	1	2	2	1	2	2	2	0	0	1	9	0	1	2	2	1	2	3	2	1	1

ANEXO III. Continuación.

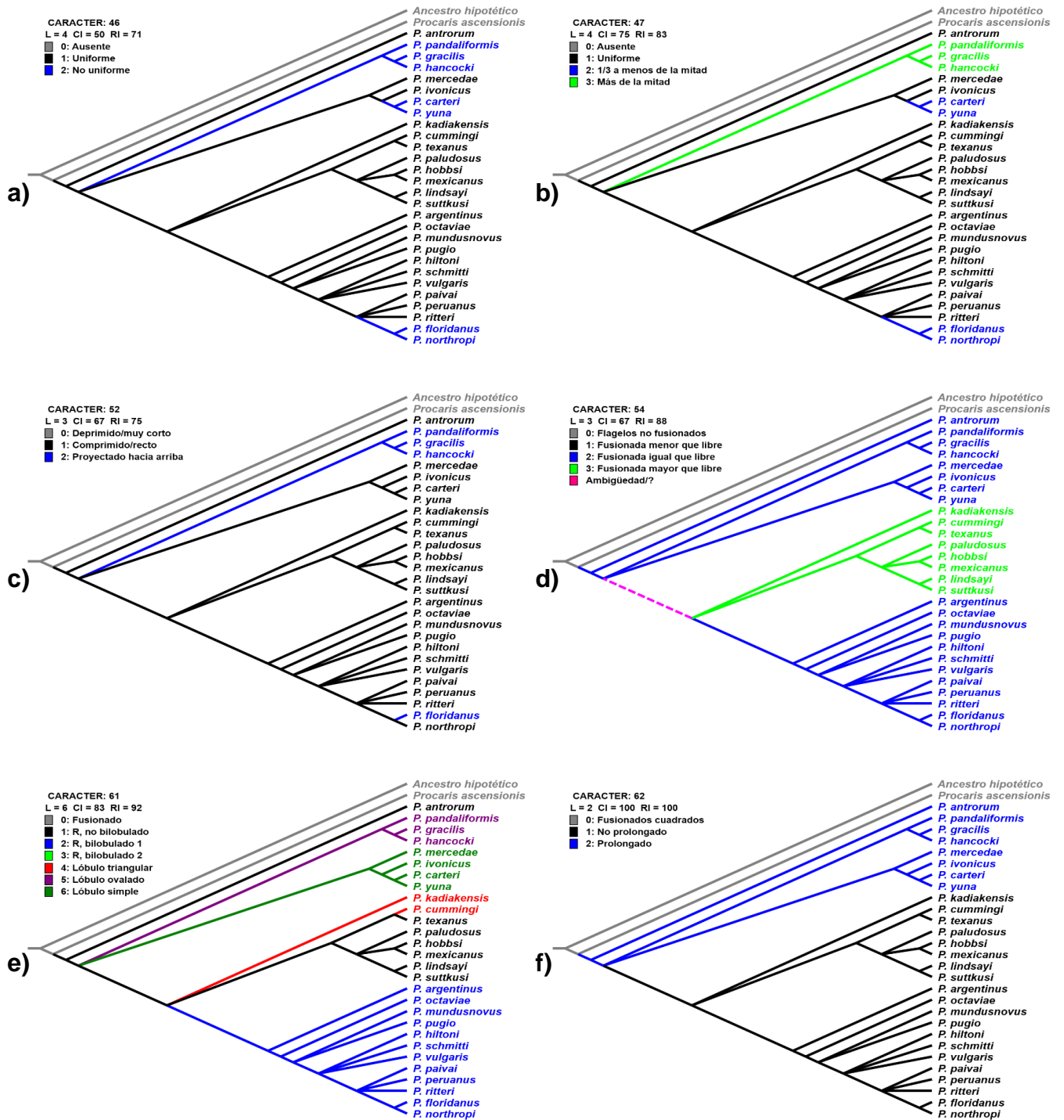
Taxa	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99
<i>P. mesogenitor</i>	1	1	2	1	?	?	?	?	?	?	?	1	2	2	1	1	?	?	0	0	1	3	0	0	?	0	1	2	2	2	2	1
<i>P. mesopotamicus</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	1	2	2	1	1	?	?	0	0	1	3	0	0	?	0	1	2	3	2	2	1
<i>P. mexicanus</i>	1	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	3	1	1	2	1	1	2	1
<i>P. mundusnovus</i>	1	1	2	2	2	2	1	0	0	1	0	1	2	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. northropi</i>	1	1	2	2	2	2	1	0	0	1	0	0	1	2	1	2	0	1	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. octaviae</i>	1	1	2	2	?	?	1	0	0	1	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. orientis</i>	1	2	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	2	?	?	0	0	1	?	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. ortmani</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	2	1	2	0	0	1	?	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. pacificus</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	2	?	?	0	0	1	1	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. paivai</i>	1	2	2	2	?	?	1	0	0	1	0	0	0	2	1	?	0	0	0	?	1	?	0	0	2	0	1	2	1	2	2	1
<i>P. paludosus</i>	1	1	1	2	2	3	1	0	1	1	1	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	1	2	2	1	2	1
<i>P. pandaliformis</i>	1	2	1	1	2	2	1	0	1	0	0	0	0	2	1	1	0	1	0	1	1	7	0	1	2	0	1	2	1	2	2	1
<i>P. paucidens</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	1	?	?	1	0	1	6	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. peruanus</i>	1	2	?	?	?	?	1	?	?	?	?	0	0	2	1	2	0	2	0	0	1	?	0	0	2	0	1	2	1	2	2	1
<i>P. pugio</i>	1	1	2	2	2	3	1	0	0	1	1	1	2	2	1	2	0	0	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. ritteri</i>	1	2	1	2	2	2	1	0	1	1	0	0	0	2	1	2	1	2	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	2	2	1
<i>P. schmitti</i>	1	1	2	2	2	2	1	0	0	1	0	1	2	2	1	2	1	2	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	2	2	1
<i>P. semmelinkii</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	1	2	1	2	?	?	0	0	1	8	0	0	?	0	1	?	?	2	2	1
<i>P. serratus</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	2	?	?	0	0	1	1	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. serrifer</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	2	?	?	0	0	1	5	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. sinensis</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	1	2	2	1	1	?	?	0	0	1	2	0	0	?	0	1	2	3	2	2	2
<i>P. suttkusi</i>	1	1	1	2	2	3	1	0	1	1	1	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. texanus</i>	1	1	2	2	2	2	1	0	0	1	0	1	2	2	1	1	0	0	0	0	1	2	0	0	3	0	1	2	1	2	2	1
<i>P. tonkinensis</i>	1	1	1	1	3	3	1	0	0	0	0	1	2	2	2	1	0	0	0	0	1	2	0	0	2	0	1	1	2	2	2	1
<i>P. varians</i>	1	1	1	1	?	?	?	?	?	?	?	1	2	2	1	1	?	?	0	0	1	1	0	0	?	0	1	2	1	2	2	1
<i>P. vulgaris</i>	1	1	1	2	2	2	1	0	1	1	0	1	2	2	1	2	1	2	0	0	1	1	0	0	2	0	1	2	1	1	2	1
<i>P. xiphias</i>	1	1	2	2	?	?	?	?	?	?	?	0	0	2	1	2	?	?	0	0	1	1	0	0	?	0	1	?	?	?	2	1
<i>P. yuna</i>	2	2	1	1	2	2	1	0	1	0	0	1	2	2	1	1	1	0	0	?	1	?	0	0	2	0	1	2	1	2	2	1

ANEXO III. Continuación.

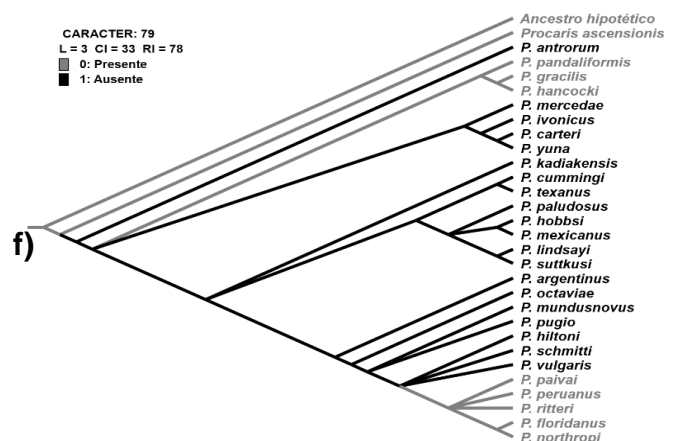
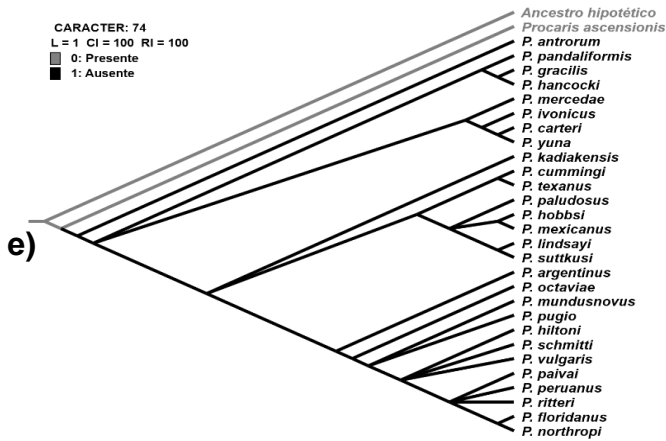
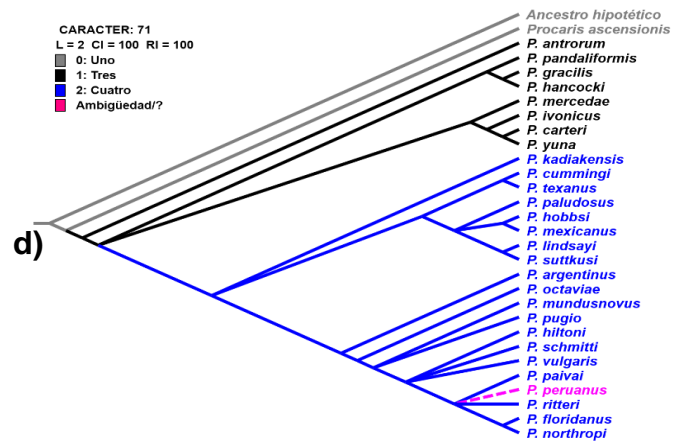
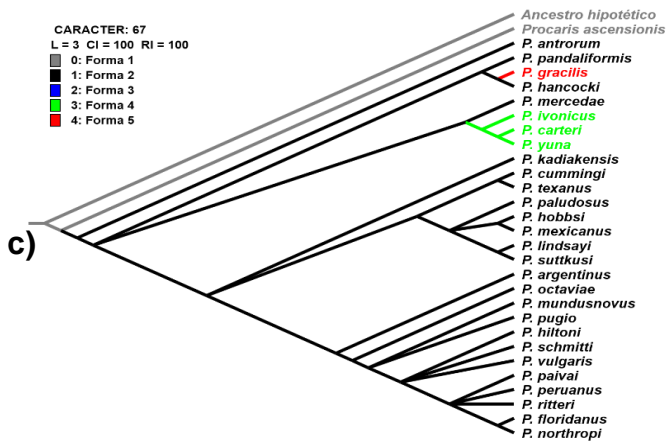
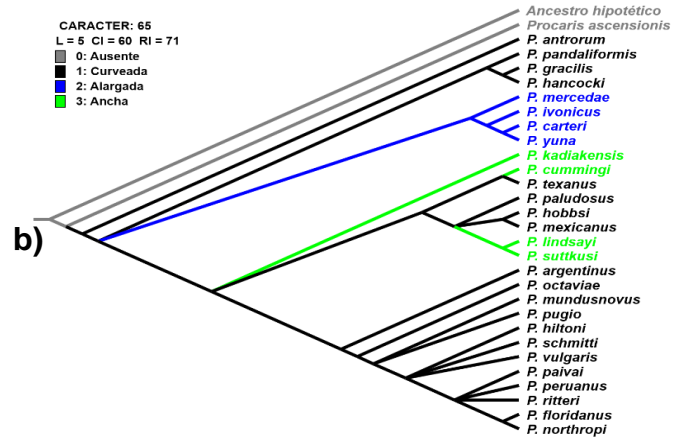
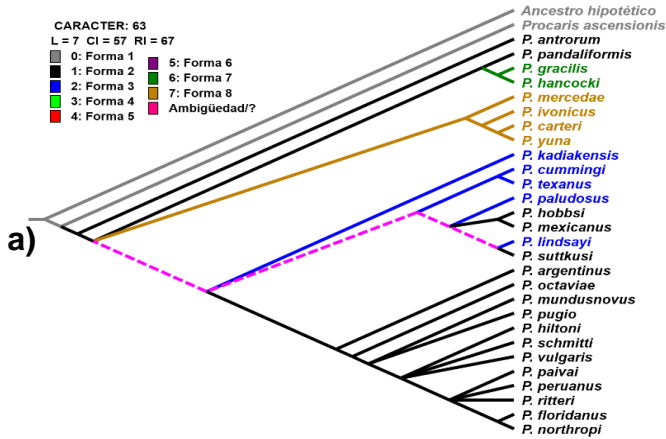
Taxa	100	101	102	103	104	105	106	107	Taxa	100	101	102	103	104	105	106	107
Ancestro hipotético	0	0	0	0	0	0	0	0	<i>P. mesogenitor</i>	2	1	1	1	?	?	1	3
<i>Procaris ascensionis</i>	0	0	0	?	0	0	?	0	<i>P. mesopotamicus</i>	2	1	?	1	1	1	1	3
<i>Calathaemon holthuisi</i>	2	2	1	1	?	?	?	4	<i>P. mexicanus</i>	2	1	1	1	1	1	1	3
<i>P. adspersus</i>	1	1	?	0	?	?	0	0	<i>P. mundusnovus</i>	2	1	0	0	0	0	0	2
<i>P. affinis</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	<i>P. northropi</i>	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. africanus</i>	2	1	?	0	?	?	1	0	<i>P. octaviae</i>	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. antenarius</i>	2	1	?	1	?	?	1	3	<i>P. orientis</i>	2	1	?	0	?	?	0	0, 1
<i>P. antrorum</i>	2	2	1	1	1	1	1	4	<i>P. ortmani</i>	1	1	?	0	?	?	0	0
<i>P. argentinus</i>	2	1	0	0	0	0	0	2	<i>P. pacificus</i>	1	1	?	0	?	?	0	0
<i>P. atrinubes</i>	1	1	0	1	0	0	0	1	<i>P. paivai</i>	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. carteri</i>	2	1	0	1	1	1	1	3	<i>P. paludosus</i>	2	1	1	1	1	1	1	3
<i>P. concinnus</i>	2	1	?	0	?	?	0	0, 2	<i>P. pandaliformis</i>	2	1	0	0	0	0	0	2
<i>P. cummingi</i>	2	1	0	1	1	1	1	4	<i>P. paucidens</i>	2	1	?	0	?	?	0	2
<i>P. debilis</i>	2	1	?	0	?	?	0	0, 2	<i>P. peruanus</i>	2	1	0	0	0	0	0	1
<i>P. elegans</i>	1	1	?	0	?	?	0	0	<i>P. pugio</i>	2	1	0	0	0	0	0	2
<i>P. floridanus</i>	2	1	0	0	0	0	0	0	<i>P. ritteri</i>	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. gladiator</i>	2	1	?	0	0	0	0	0	<i>P. schmitti</i>	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. gracilis</i>	2	1	0	0	0	0	0	2	<i>P. semmelinkii</i>	2	1	?	0	?	?	0	0
<i>P. hancocki</i>	2	1	0	0	0	0	0	2	<i>P. serratus</i>	1	1	?	0	?	?	0	0
<i>P. hiltoni</i>	2	1	0	0	0	0	0	1	<i>P. serrifer</i>	1	1	?	0	?	?	0	0
<i>P. hobbsi</i>	2	1	1	1	1	1	1	3	<i>P. sinensis</i>	2	1	?	1	1	1	1	3
<i>P. ivonicus</i>	2	1	0	1	1	1	1	3	<i>P. suttkusi</i>	2	2	1	1	1	1	1	3
<i>P. kadiakensis</i>	2	1	0	0	1	1	0	2	<i>P. texanus</i>	2	1	0	1	1	1	1	3
<i>P. lindsayi</i>	2	2	1	1	1	1	1	3	<i>P. tonkinensis</i>	2	1	0	1	1	1	1	2
<i>P. longirostris</i>	2	1	?	0	?	?	0	1	<i>P. varians</i>	2	1	?	0	?	?	1	1
<i>P. macrodactylus</i>	1	1	?	0	?	?	0	1	<i>P. vulgaris</i>	2	1	0	0	0	0	0	0, 1
<i>P. maculatus</i>	2	1	0	0	0	0	0	1	<i>P. xiphias</i>	1	1	?	0	?	?	0	0
<i>P. mercedae</i>	2	1	0	1	1	1	1	3	<i>P. yuna</i>	2	1	0	1	1	1	1	3

? sin información; * caracter polimórfico (0,1,2); # caracter polimórfico (0,1); \$ caracter polimórfico (0,2); / caracter polimórfico (1,2)

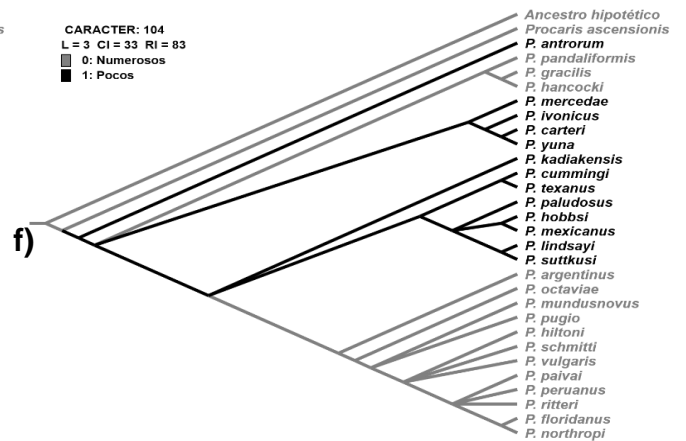
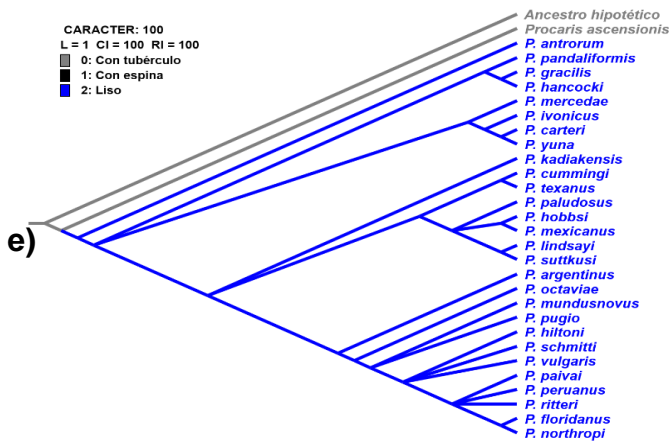
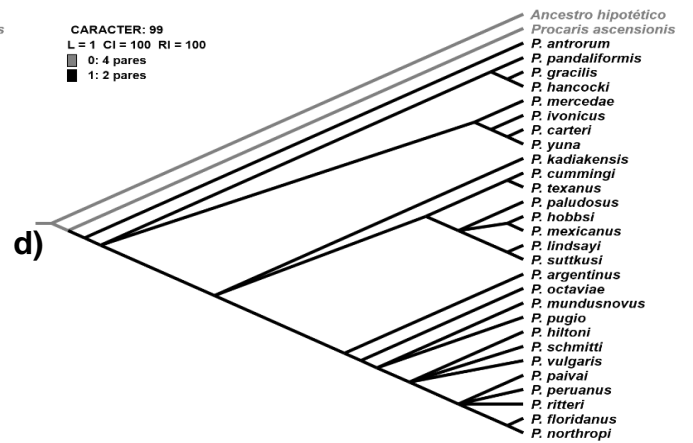
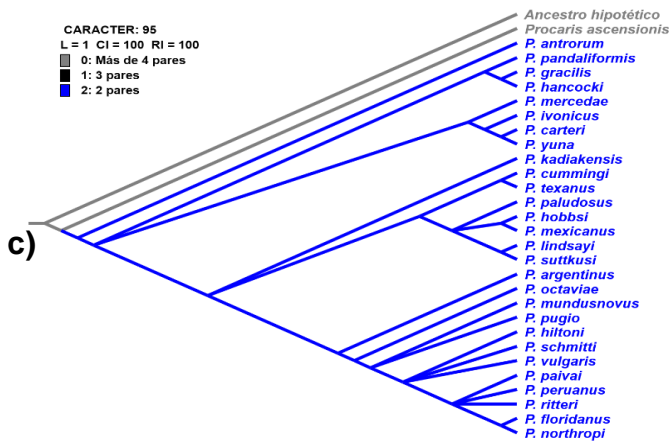
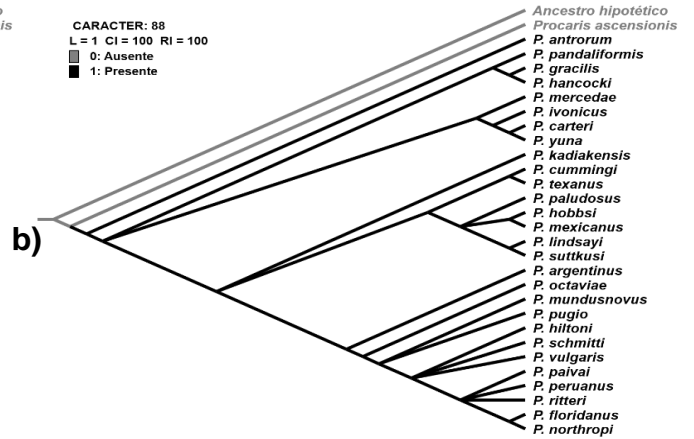
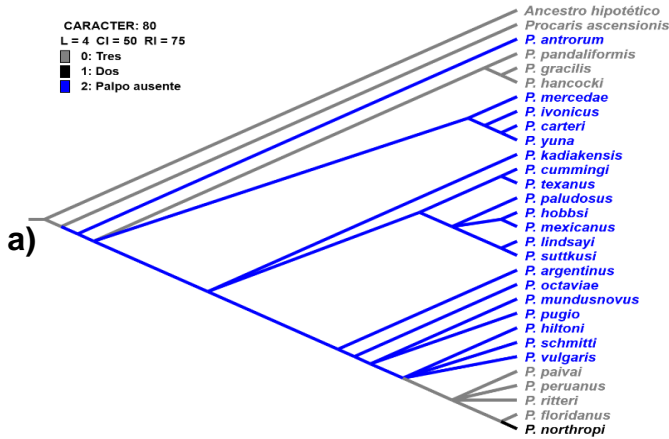
ANEXO IV. Mapeo estocástico de caracteres.



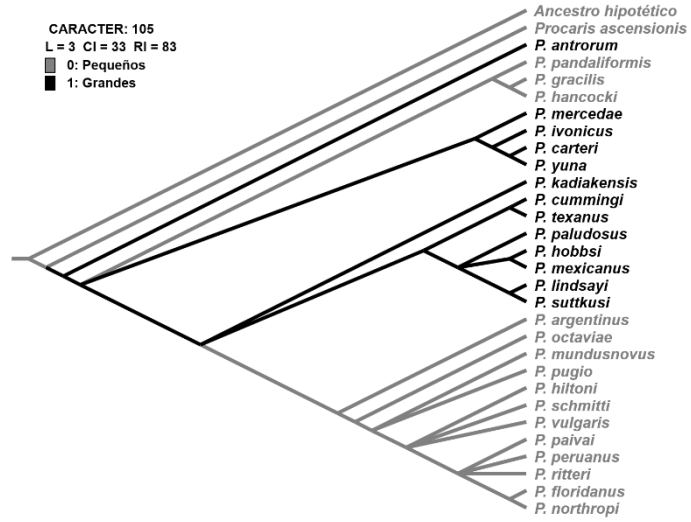
AIV-1. Mapeo estocástico de caracteres: Género *Palaemon*. a) caracter 46, Distribución de los dientes dorsales del rostro; b) caracter 47, Distribución de los dientes rostrales en el borde distal dorsal; c) caracter 52, Forma del rostro; d) caracter 54, Longitud de la parte fusionada respecto a la parte libre del flagelo antenular; e) caracter 61, Epipodito del primer maxilípedo; f) caracter 62, Lóbulos del epipodito del primer maxilípedo.



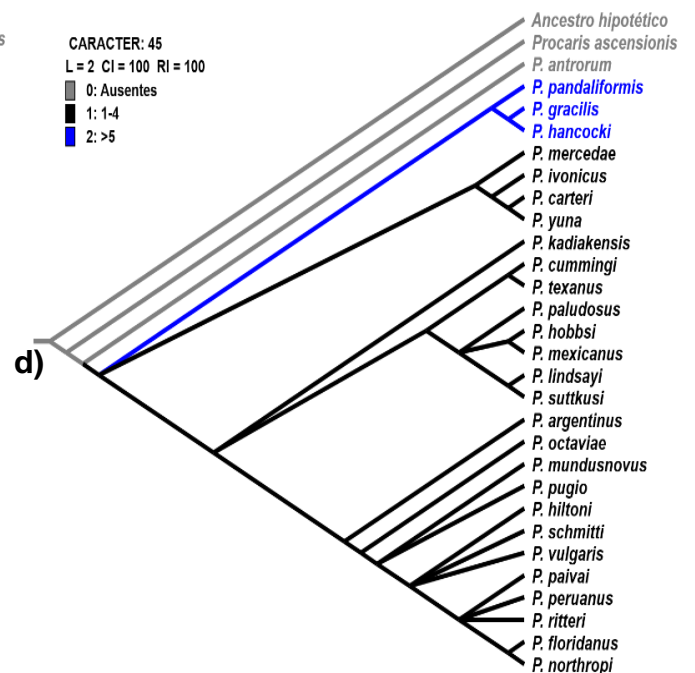
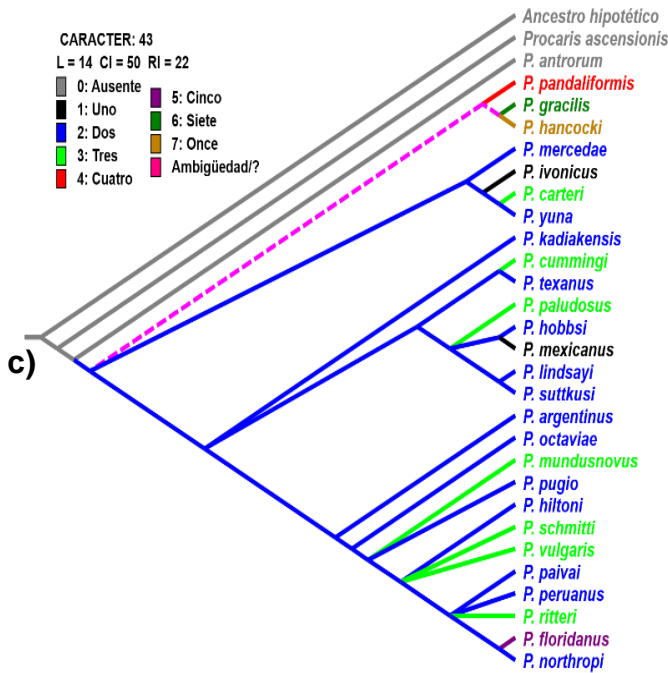
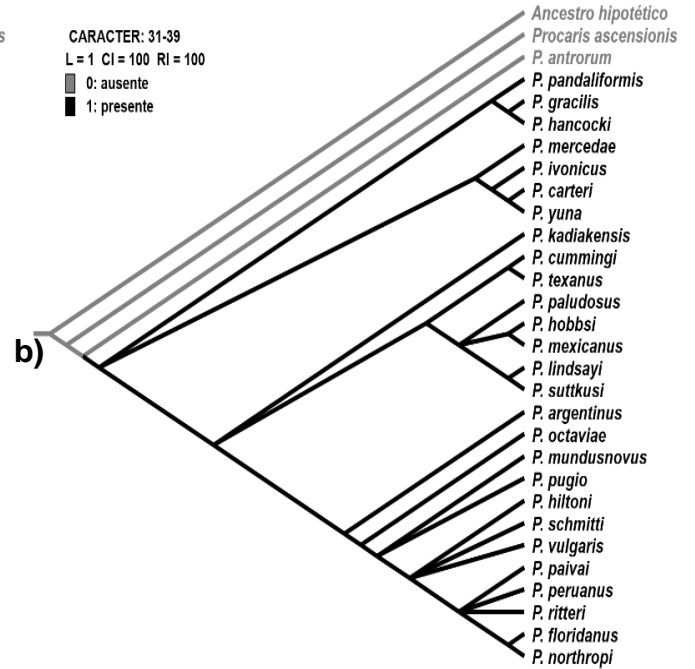
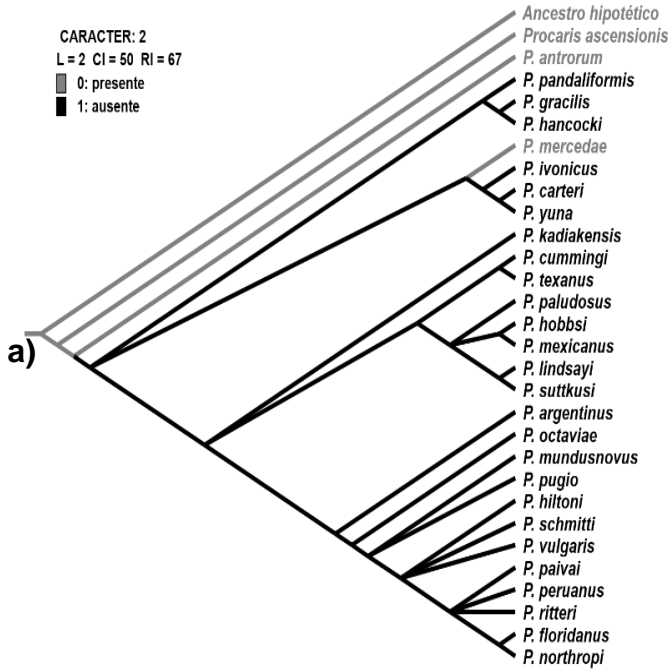
AIV-2. Mapeo estocástico de caracteres: Género *Palaemon*. a) caracter 63, Endito del primer maxilípedo; b) caracter 65, Parte frontal de la lacinia interior de la maxilla I; c) caracter 67, Forma de la lacinia superior de la maxilla I; d) caracter 71, Dientes en el proceso incisivo izquierdo (máximo); e) caracter 74, Forma I-1/1 Proceso incisivo y molar fusionados; f) caracter 79, Palpo mandibular.



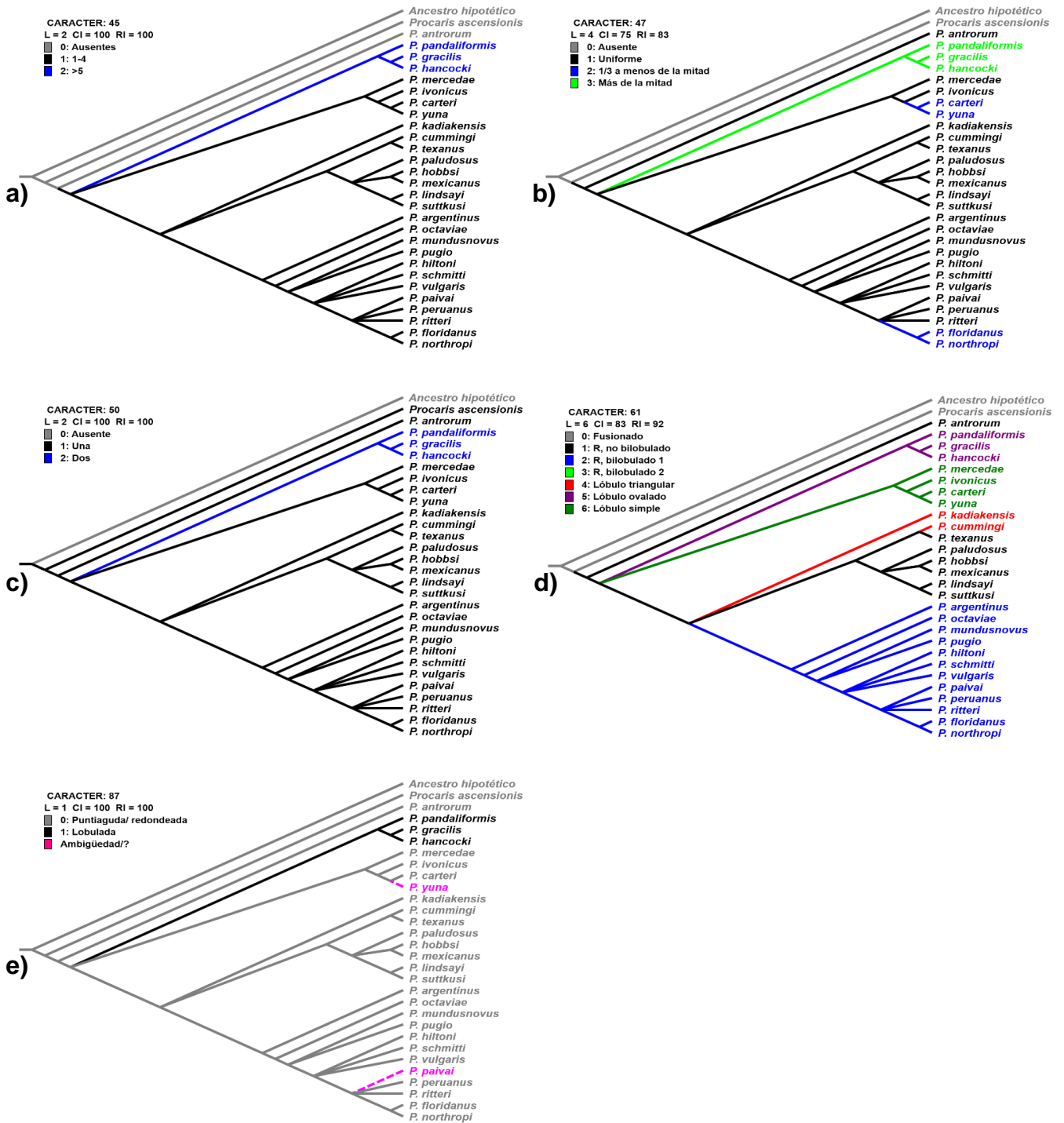
AIV-3. Mapeo estocástico de caracteres: Género *Palaemon*. a) caracter 80, Segmentos en el palpo mandibular; b) caracter 88, Apéndice interno pleópodo II-V; c) caracter 95, Número de espínulas del telson; d) caracter 99, Patrón de espinas distales en el telson; e) caracter 100, Placa anal; f) caracter 104, Cantidad de huevecillos.



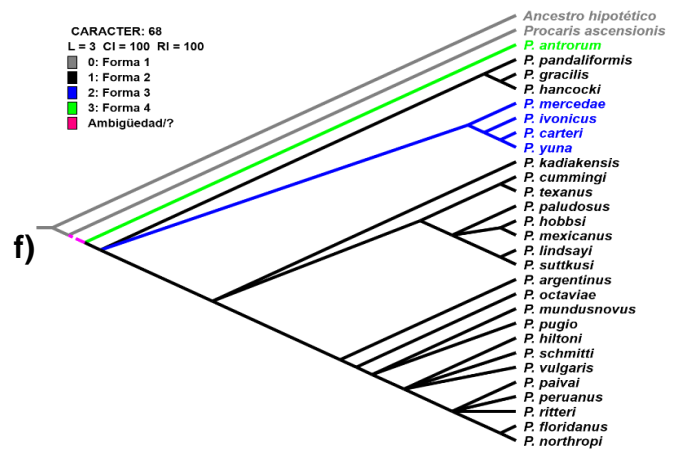
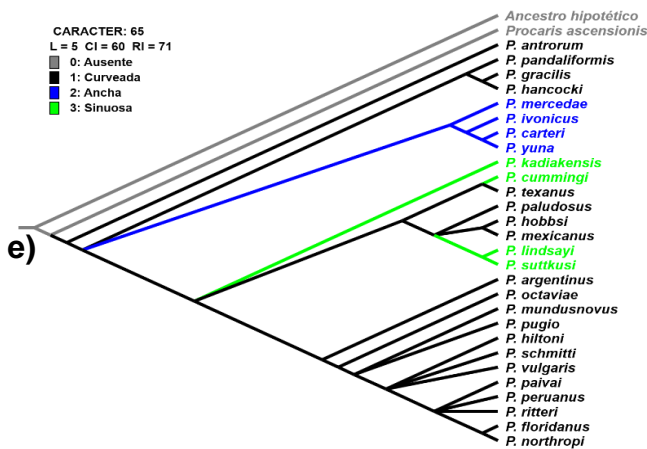
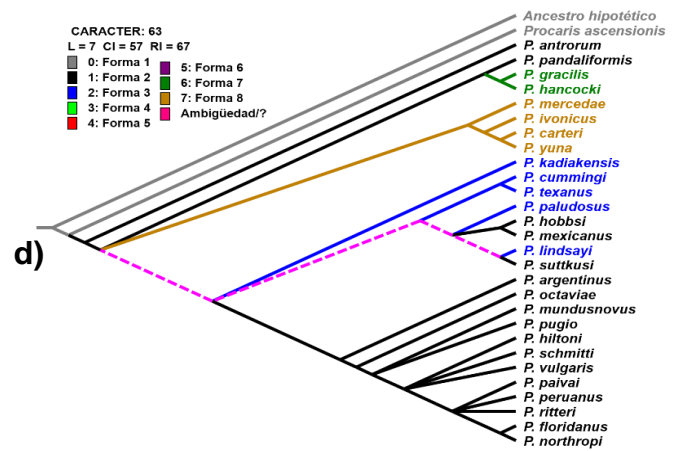
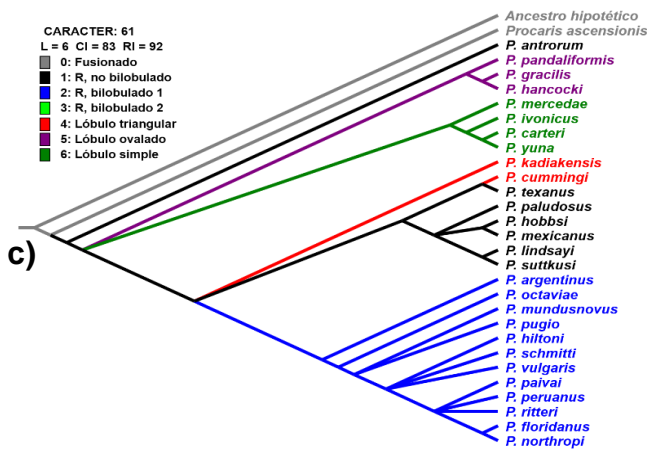
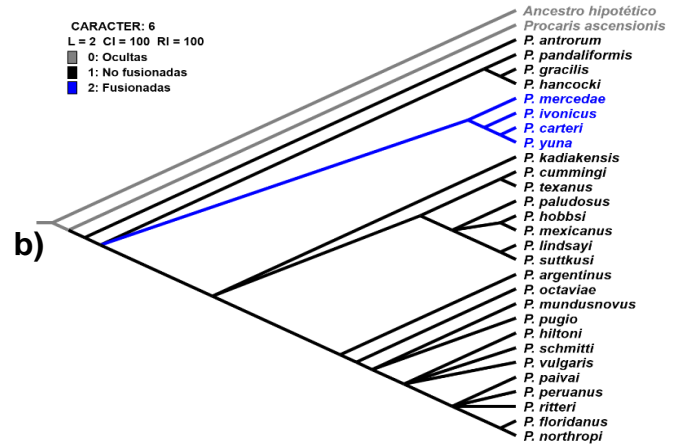
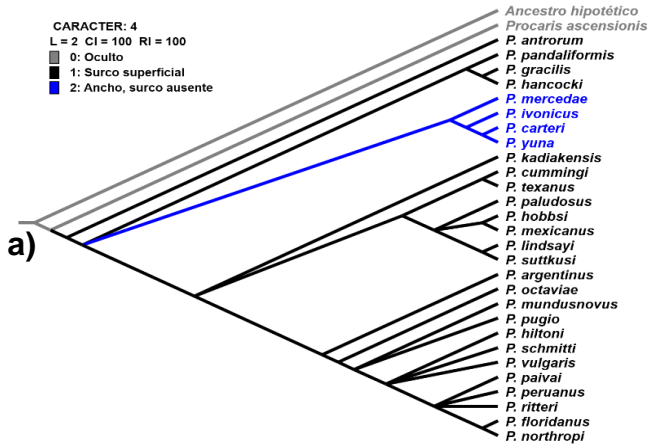
AIV-4. Mapeo estocástico de caracteres: Género *Palaemon*. Caracter 105, Tamaño de huevecillos.



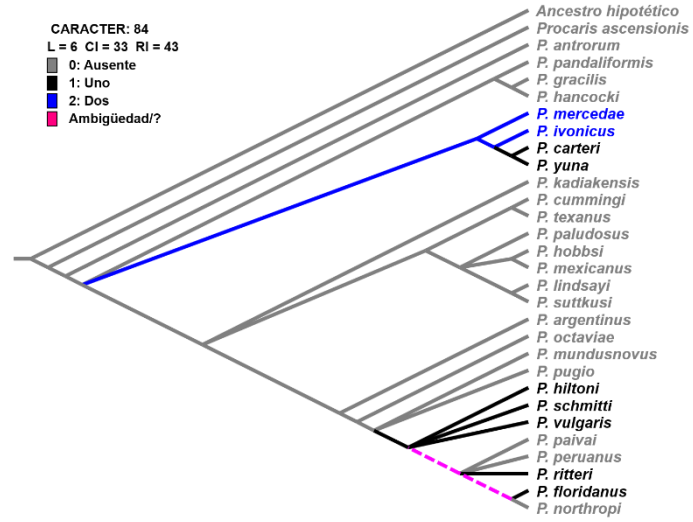
AIV-5. Mapeo estocástico de caracteres: Género *Palaemon*, excepto *P. antrorum*. a) caracter 2, Espina frontal del primer esternito; b) caracter 31-39, Dientes rostrales ventrales (1-12); c) caracter 43, Dientes rostrales ventrales (mínimo); d) caracter 45, Dientes rostrales ventrales (Pereira, 1997).



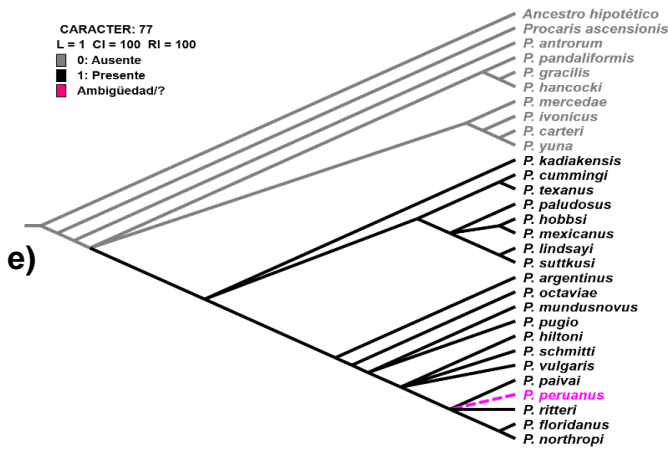
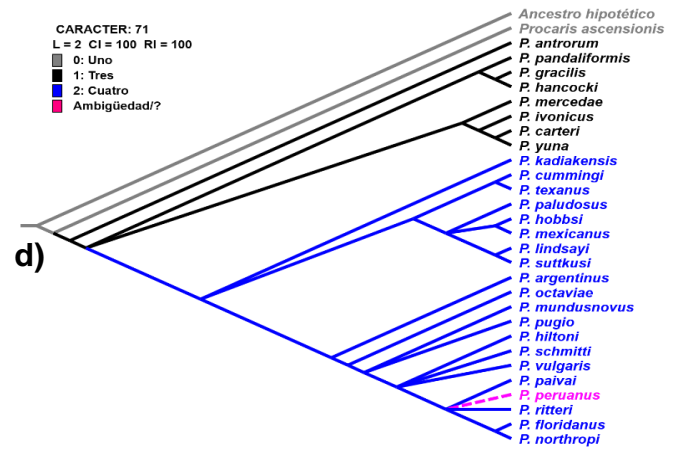
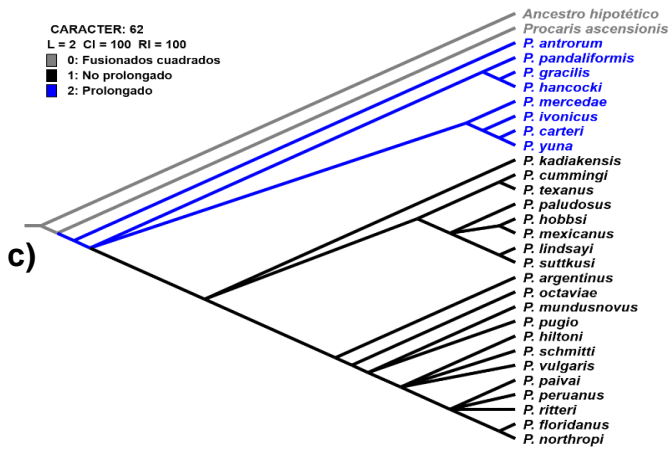
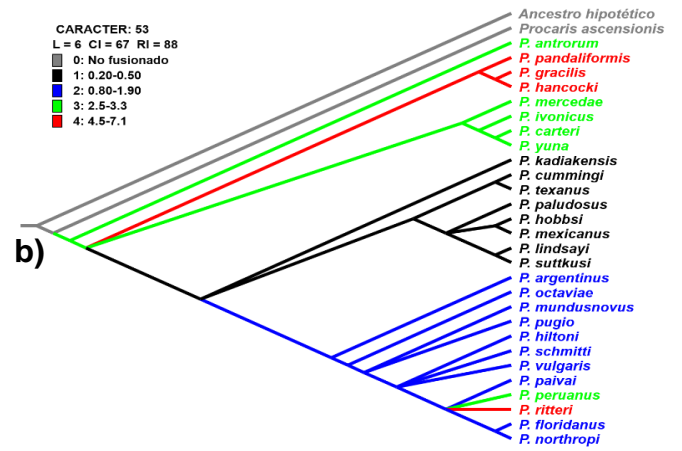
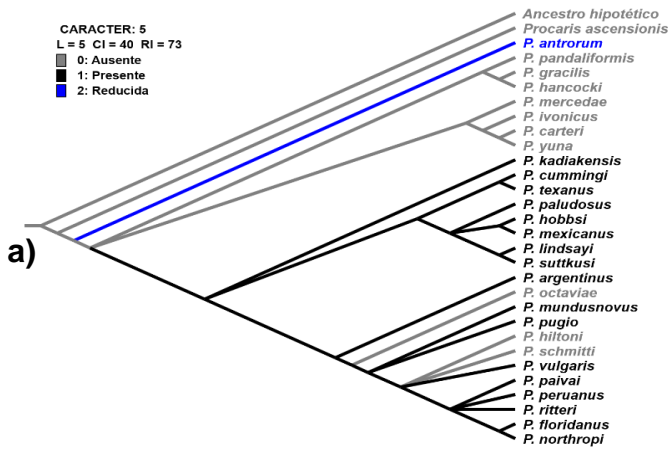
AIV-6. Mapeo estocástico de caracteres: Grupo *Alaocaris* 1. a) caracter 45, Dientes rostrales ventrales (Pereira, 1997); b) caracter 47, Distribución de los dientes rostrales en el borde distal dorsal; c) caracter 50, Espina subapical del rostro; d) caracter 61, Epipodito del primer maxillípodo; e) caracter 87, Borde posterior de la pleura del V somita abdominal.



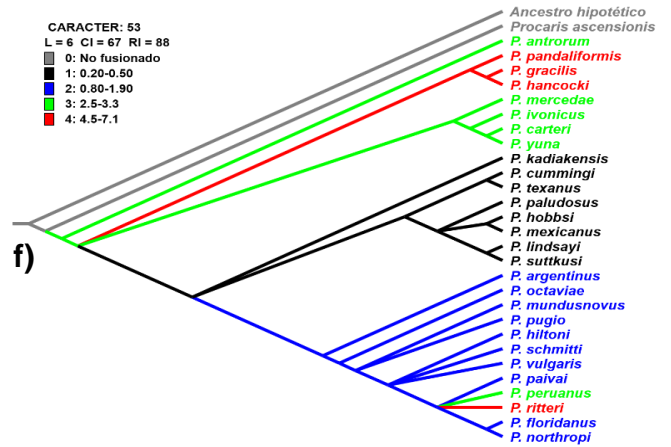
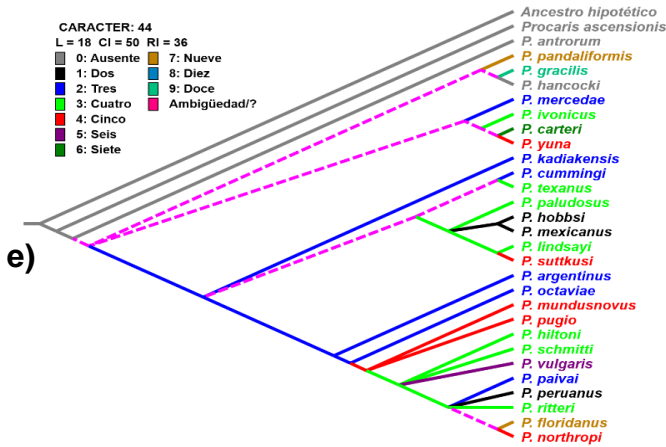
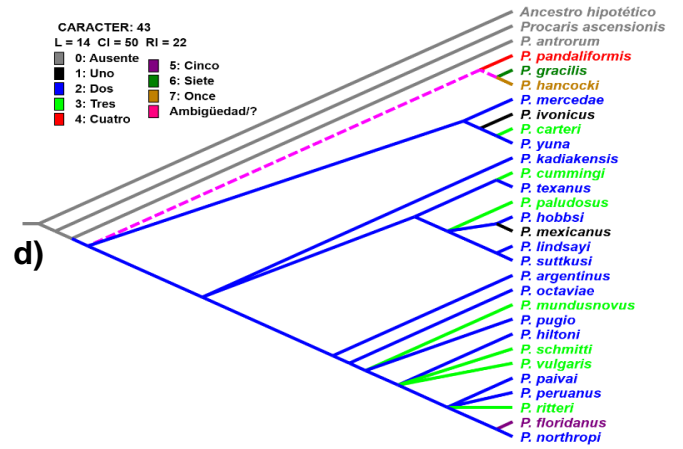
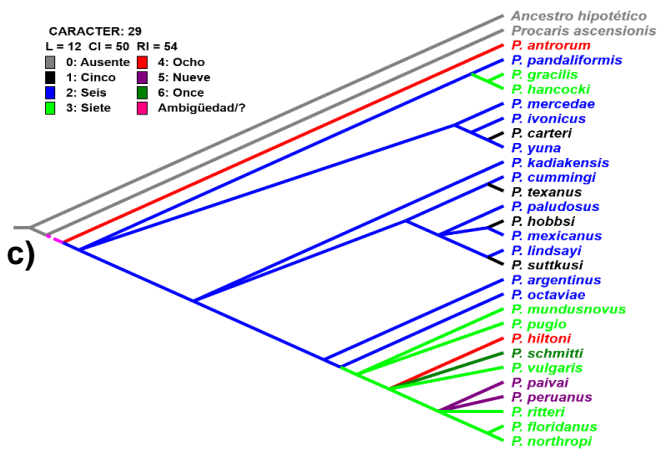
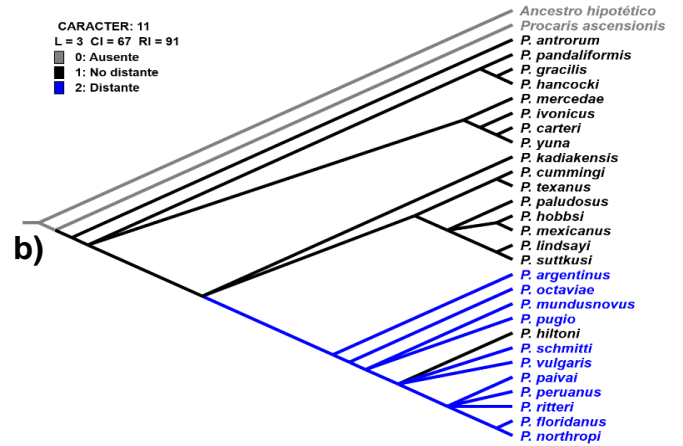
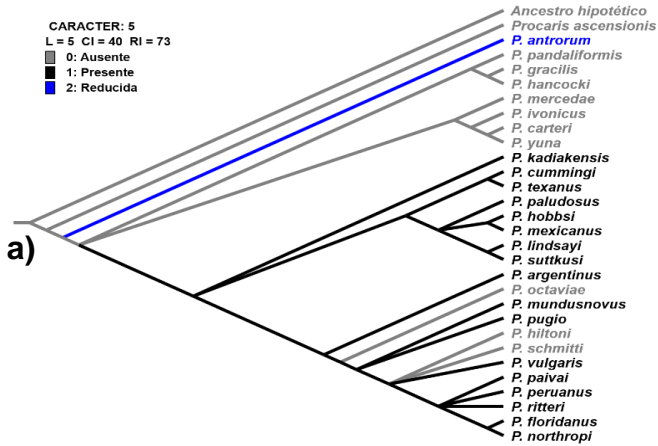
AIV-7. Mapeo estocástico de caracteres: Grupo *Alaocaris* 2 y *P. mercedae*. a) caracter 4, Forma del surco del quinto esternito; b) caracter 6, Crestas laterales del segundo esternito; c) caracter 61, Epipodito del primer maxillípodo; d) caracter 63, Endito del primer maxillípodo; e) caracter 65, Parte frontal de la lacinia interior de la maxilla I; f) caracter 68, Proceso molar.



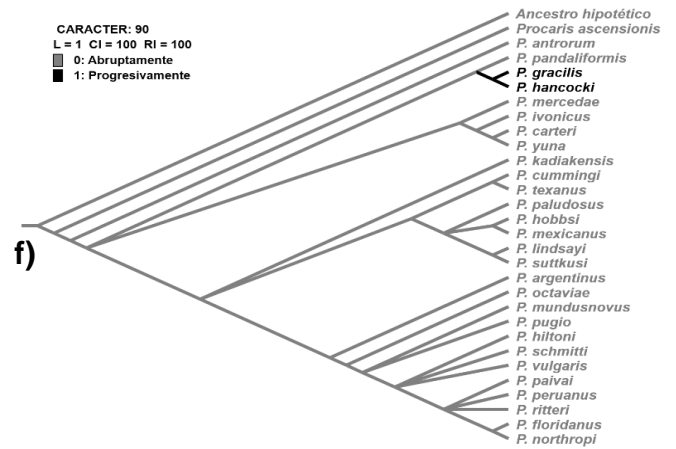
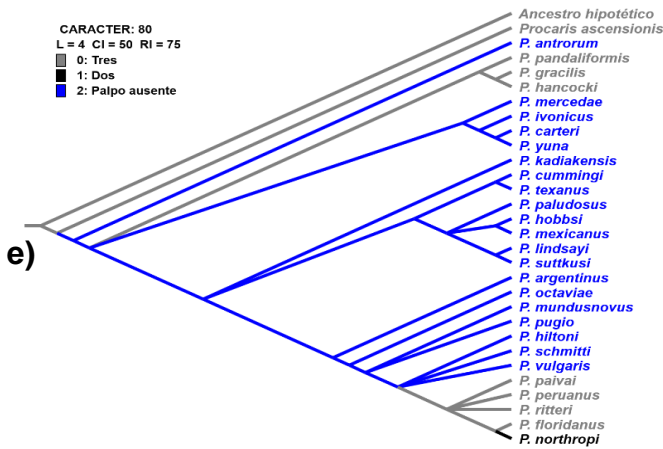
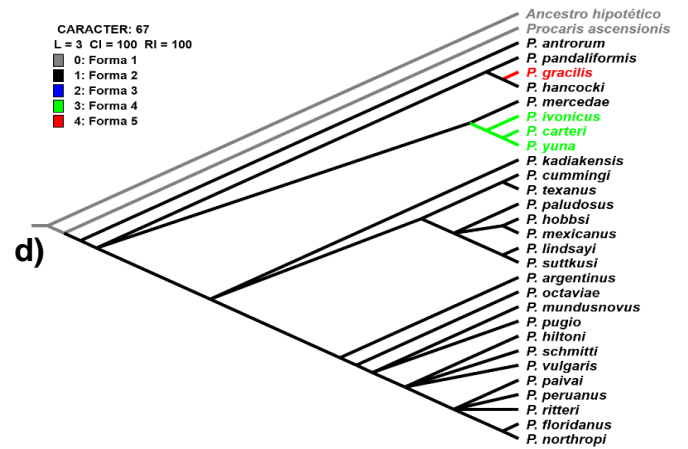
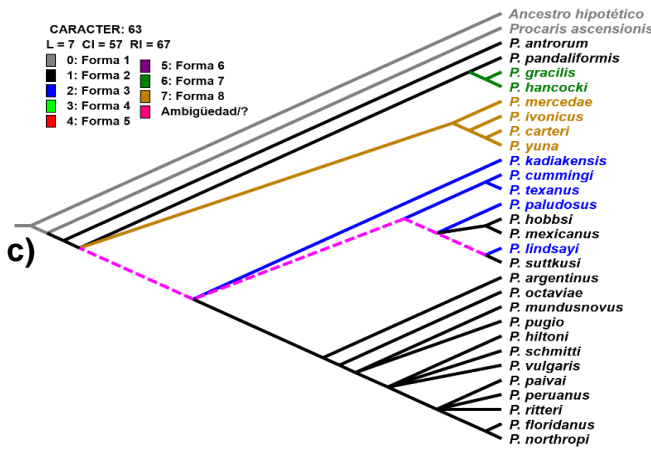
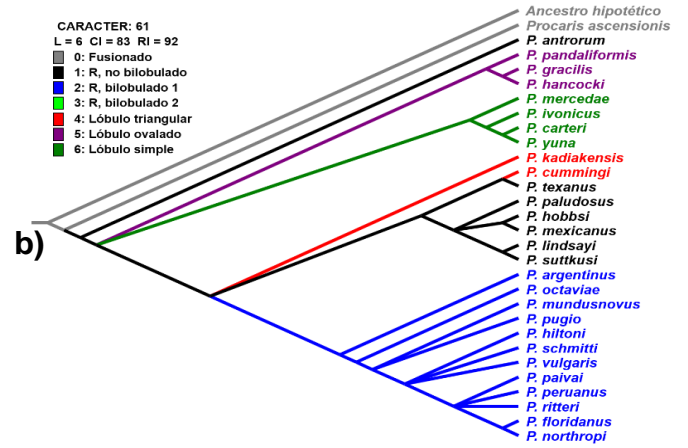
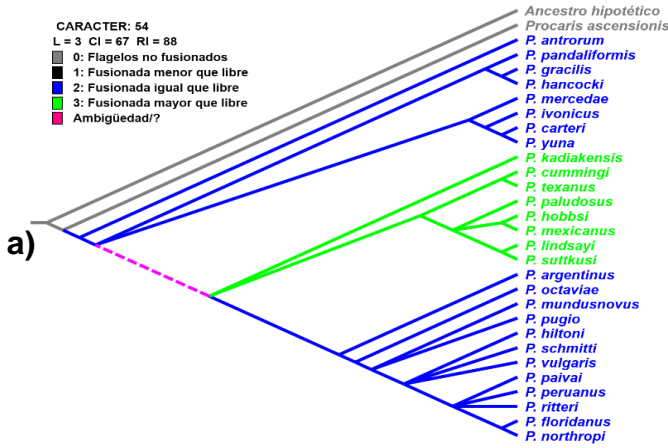
AIV-8. Mapeo estocástico de caracteres: Grupo *Alaocaris* 2 y *P. mercedae*. Caracter 84, Dientes en dedo fijo (borde cortante) de la quela.



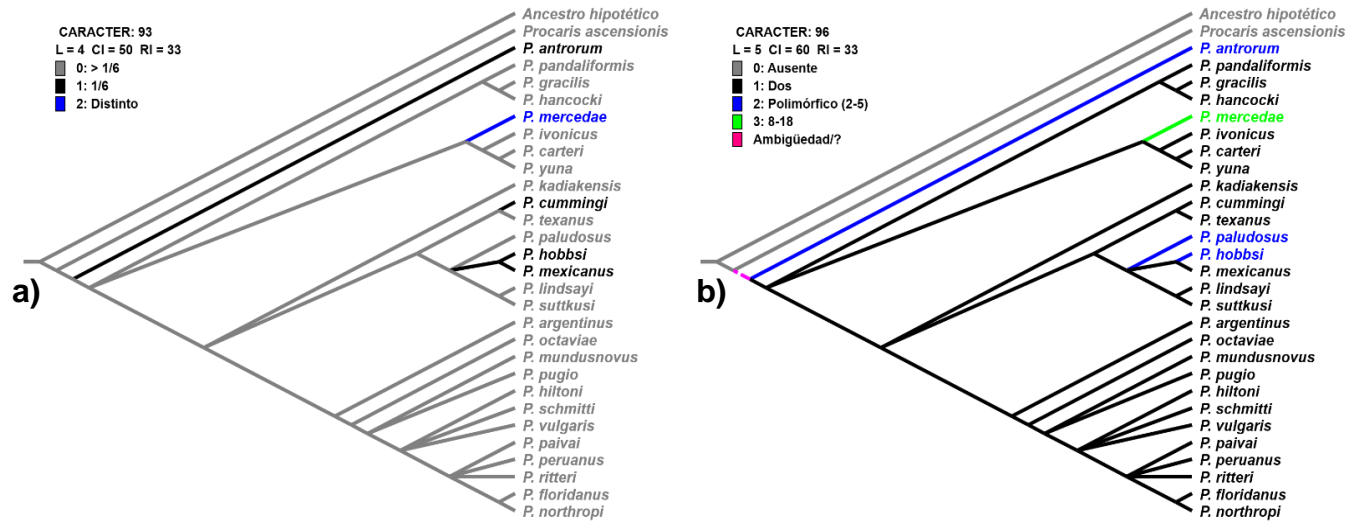
AIV-9. Mapeo estocástico de caracteres: Grupo *Palaemon sensu stricto*. a) caracter 5, Espina del quinto esternito; b) caracter 53, Proporción del número de segmentos libres y número de segmentos fusionados en el flagelo superior de la Antena I; c) caracter 62, Lóbulos del epipodito del primer maxilípodo; d) caracter 71, Dientes en el proceso incisivo izquierdo (máximo); e) caracter 77, Forma IV- 4/3 dientes en el proceso incisivo (izquierdo/derecho).



AIV-10. Mapeo estocástico de caracteres. a) caracter 5, Espina del quinto esternito; b) caracter 11, Posición del primer diente de rostral; c) caracter 29, Dientes rostrales dorsales mínimo; d) caracter 43, Dientes rostrales ventrales mínimo; e) caracter 44, Dientes rostrales ventrales máximo; f) caracter 53, Proporción del número de segmentos libres y número de segmentos fusionados en el flagelo superior de la Antena I.



AIV-11. Mapeo estocástico de caracteres. a) caracter 54, Longitud de la parte fusionada respecto a la parte libre del flagelo antenular; b) caracter 61, Epipodito del primer maxillípodo; c) caracter 63, Endito del primer maxillípodo; d) caracter 67, Forma de la lacinia superior de la maxilla I; e) caracter 80, Segmentos en el palpo mandibular; f) caracter 90, Punta del telson.



AIV-12. Mapeo estocástico de caracteres. a) caracter 93, Segundo par de espinas dorsales posteriores del telson; b) caracter 96, Número de setas plumosas del telson.

ANEXO V. Secuencias del gen COI utilizadas en el análisis genético poblacional.

Especie	Localidad	Genbank – Número de acceso	Referencia
<i>Palaemon pugio</i>	USA: North Carolina, Carteret County, Coastal NC, Core Sound, Thorofare Bay, Island Road.	MK308074 MK308204	Aguilar R, Ogburn MB y Hines AH. (datos no publicados).
	USA: Maryland, Rhode River, Fox Point.	KT959457	
	USA: Maryland, Charles County, Thoroughfare Island, Mattawoman Creek, Potomac River, Chesapeake bay.	MH235862	
	USA: Maryland, Talbot County, Smith Point, Harris Creek, Choptank River, Chesapeake Bay.	MH235911	
	USA: Maryland, Talbot County, Little Neck Point, Harris Creek, Choptank River, Chesapeake Bay.	KT959373 MH235857	
<i>Palaemon mundusnovus</i>	USA: Maryland, Talbot County, Rabbit Point, Harris Creek, Choptank River, Chesapeake Bay.	MH087532 MH087698	Aguilar R, Ogburn MB y Hines AH. (datos no publicados).
	USA: Maryland, Somerset County, Little Annemessex River, Janes Island Gut.	KU905885 KU905899 KU906116	Aguilar R, Ogburn MB, Driskell AC, Weigt LA y Hines AH. (datos no publicados).
<i>Palaemon vulgaris</i> (<i>Palaemon sp.</i>)	USA: Maryland, Anne Arundel County, Rhode River Mouth, Chesapeake Bay.	MH087592	Aguilar R, Ogburn MB y Hines AH. (datos no publicados).
	USA: Maryland, Somerset County, Little Annemessex River, Janes Island Gut.	KT959369 KT959459 KU905889 KU906070	Aguilar R, Ogburn MB, Driskell AC, Weigt LA y Hines AH. (datos no publicados).
	USA: Virginia, Eastern.	KP254034 KP254314 KP254387 KP254513 KP254546 KP254631 KP254725 KP254930	Leray M, y Knowlton N.

		KP255083	
	USA: New York, Suffolk Co., Mastic Beach.	MZ595232 MZ595233	Hasapidis M, Ortolan M, Simon J, Suske A, Ostensen J, Petracca J, Ghiban C, Pepenella S, Fernandez-Marco C, Nash B, y Micklos D. (datos no publicados).
	USA: New York, Moriches, Crystal Beach NY.	MH631051 MH631052	Squicciarini J, Marco C, Micklos D, Badzo S, D'Ambrosia V, Lyons B, Jacobsen N, Alvarez C, Nash B, Ghiban C, y Pepenella S. (datos no publicados).
	USA: New York, Brookhaven, Smith Point Beach, NY.	MH631048 MH631049	Squicciarini J, Marco C, Micklos D, Badzo S, D'Ambrosia V, Lyons B, Jacobsen N, Alvarez C, Nash B, Ghiban C, y Pepenella S. (datos no publicados).
	USA: New York, Bronx, Soundview Park.	MG889394	Cucco A, y Fitzgerald A. (datos no publicados).
	Canada: Nova Scotia.	FJ581830	Radulovici AE, Sainte-Marie B, y Dufresne F.
	Canada: New Brunswick.	FJ581833	Radulovici AE, Sainte-Marie B, y Dufresne F.

