



Desarrollo larval de *Palaemonetes mexicanus* y *P. hobbsi* (Caridea: Palaemonidae) cultivadas en el laboratorio

Larval development of *Palaemonetes mexicanus* and *P. hobbsi* (Caridea: Palaemonidae) reared in the laboratory

Gabino A. Rodríguez-Almaráz*, Rodolfo Muñiz-Martínez y Alejandro Millán-Cervantes

Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Av. Pedro de Alba s/n, Ciudad Universitaria, 66450 San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.

*Correspondencia: balanus2006@yahoo.com.mx

Resumen. Los langostinos del género *Palaemonetes* ocupan una amplia variedad de hábitats, desde condiciones marinas hasta agua dulce. El desarrollo larval de las especies marinas o salobres es prolongado, mientras que el de las especies de agua dulce es breve. En este estudio se compararon aspectos reproductivos y del desarrollo larval de *P. mexicanus* y *P. hobbsi*, especies residentes en cuerpos de agua dulce del noreste de México. Las hembras grávidas de cada especie fueron recolectadas en la localidad tipo y mantenidas en el laboratorio a temperaturas de 22 a 24°C. Las larvas recién eclosionadas obtenidas de estas hembras fueron cultivadas individualmente bajo las mismas condiciones de temperatura y suministrando como alimento larvas de *Artemia* recién eclosionadas y hojuelas para peces. Tanto *P. mexicanus* como *P. hobbsi*, tienen 3 estadios larvales y 2 etapas postlarvales. El tiempo de desarrollo promedio desde zoea I hasta la postlarva II fue de 12 días en *P. hobbsi* y 16 días en *P. mexicanus*. La morfología larval de ambas especies es casi idéntica. Sin embargo, existen caracteres morfológicos de cada estadio larval que permiten diferenciar las especies. Se discuten aspectos de fecundidad, biometría de hembras, huevecillos y larvas.

Palabras clave: Caridea, *Palaemonetes*, desarrollo larval, noreste de México.

Abstract. The caridean genus *Palaemonetes* occupies a wide variety of habitats from marine conditions to fresh-water. The marine and brackish species have an extended larval development, while fresh-water species have an abbreviated larval cycle. In this study reproductive aspects and type of larval development were compared between *P. mexicanus* and *P. hobbsi*, both fresh-water species from northeast Mexico. Ovigerous females of each species were collected at the type locality and maintained in the laboratory at temperatures between 22 a 24°C. The larvae were reared individually at the same temperature conditions, and newly hatched nauplii of *Artemia* and fish flakes were provided as food. *P. mexicanus* and *P. hobbsi* have an abbreviated development consisting of 3 larval and 2 postlarval stages. The larval cycle including the postlarva had a duration of 12 days for *P. hobbsi*, while in *P. mexicanus* lasted 16 days. The larval development of both species is almost identical. However, there are morphological features that can differentiate both species. Aspects of fecundity, biometry of females, eggs and larvae are discussed.

Key words: Caridea, *Palaemonetes*, larval development, northeast Mexico.

Introducción

Los langostinos palémonidos del género *Palaemonetes* ocupan una amplia variedad de hábitats desde condiciones marinas hasta ambientes de agua dulce (Dobkin, 1971; Strenth, 1976; Guerao, 1993). En Norteamérica, incluyendo México, se conocen 9 especies de agua dulce de *Palaemonetes* (Strenth, 1976; Strenth et al., 1988), y sólo para *P. kadiakensis* (Broad y Hubschman, 1963), *P. paludosus* (Dobkin, 1963), *P. cummingi* (Dobkin, 1971) y

P. antrorum (Strenth et al., 1988) se ha estudiado el ciclo larval en laboratorio. Estas especies, a excepción de *P. kadiakensis*, tienen un desarrollo abreviado que incluye 3 estadios de zoea y 1 o 2 fases postlarvales (Dobkin, 1963, 1971; Strenth et al., 1988; Strenth, 1991; Guerao, 1993). La reducción del ciclo larval de algunas especies de *Palaemonetes* y *Macrobrachium* ha permitido que se adapten y colonicen los ambientes de agua dulce (Álvarez et al., 2002). El presente estudio fue hecho en el laboratorio, con el propósito de contribuir con aspectos reproductivos y del desarrollo larval de *P. mexicanus* (Strenth, 1976) y *P. hobbsi* (Strenth, 1994), especies morfológicamente

Recibido: 27 abril 2010; aceptado: 03 junio 2010

similares, que coexisten en sistemas hidrológicos del noreste de México. *Palaemonetes mexicanus* fue previamente descrita y conocida de un arroyo a 24 km al oeste de Ciudad Valles, San Luis Potosí; posteriormente, Rodríguez-Almaraz y Muñiz-Martínez (2008) ampliaron la distribución de esta especie. Por otra parte, *P. hobbsi* es residente de ríos cercanos a Ciudad Mante, Tamaulipas (Strenth, 1994; Rodríguez-Almaraz y Muñiz-Martínez, 2008).

Materiales y métodos

Se recolectaron lotes de hembras grávidas de *P. hobbsi* y *P. mexicanus* en sus respectivas localidades tipo: río El Nacimiento, Ciudad Mante, Tamaulipas, México ($22^{\circ}43'06.66''$ N, $98^{\circ}59'11.22''$ O) para *P. hobbsi*, y río Nacimiento, 24 km al oeste de Ciudad Valles, San Luis Potosí, México ($21^{\circ}58'30.36''$ N, $99^{\circ}11'28.08''$ O) para *P. mexicanus*. Para la recolección se utilizaron redes tipo cuchara (abertura de malla de 4 mm), que se introdujeron entre la vegetación riparia y sumergida en las áreas someras de ambas localidades. Los muestreos se realizaron en junio de 2004, marzo de 2005 y mayo y octubre de 2006.

Los ejemplares fueron transportados al laboratorio en cajas de plástico que contenían plantas acuáticas del sitio de recolección y que sirvieron como sustrato y refugio para los langostinos. A los recipientes de traslado se agregó hielo para mantener la temperatura del agua entre 22 y 24°C, a fin de reducir la actividad de las hembras y evitar su mortalidad o la de los huevecillos.

En el laboratorio, las hembras grávidas se depositaron en recipientes individuales de vidrio (600 ml) con agua desclorada y renovada diariamente para eliminar restos del alimento (hojuelas Tetra Min para peces) y así evitar la contaminación de los huevecillos por hongos. Para estimar la fecundidad, se contabilizó el número de huevecillos que portaba otro lote de hembras, se midió la longitud del céfalo-tórax (LC) de las hembras, así como el ancho y largo de los huevecillos. Los recipientes se monitorearon 2 veces por día con el fin de observar la sobrevivencia de las hembras y la presencia de larvas recién eclosionadas que inmediatamente fueron separadas en recipientes individuales del mismo tipo y se mantuvieron bajo las mismas condiciones de cultivo.

El seguimiento del desarrollo larval se realizó mediante la observación de mudas de 30 organismos (zoea I) de cada especie, con un monitoreo de 3 veces al día. De esta manera se determinó la duración (días) de cada estadio larval. Las larvas fueron alimentadas con larvas recién eclosionadas de *Artemia* y hojuelas para peces; sin embargo, las larvas no aceptaron el alimento vivo, sólo el alimento artificial.

De cada estadio larval y postlarval (zoea I-III – postlarva I-II) se seleccionaron entre 2 y 10 organismos de cada especie para la medición de la longitud total (LT) y posteriormente se fijaron en etanol al 70%. Antes de la disección, las larvas fueron teñidas con verde de metilo al 1% durante 8 h y en seguida enjuagadas en etanol. Las partes corporales o de apéndices se introdujeron en una solución de etanol al 70% y glicerina, en portaobjetos excavados. Se midieron y dibujaron las piezas utilizando un microscopio estereoscópico Olympus SZX12 y un microscopio Carl Zeiss Axiostar adaptados con cámara clara. Los dibujos fueron digitalizados y editados en el programa Adobe Ilustrador Artwork 13.

Descripciones

La LC promedio de las hembras grávidas de *P. mexicanus* fue 11.1 mm, con talla mínima de 8.7 y máxima de 12.4 mm. En el caso de *P. hobbsi*, la talla promedio fue 10.8 mm, con un intervalo de 9.1 a 12.2 mm. Ambos promedios no presentaron diferencias significativas ($t = 1.26$; $p > 0.05$). El número de huevecillos adheridos en las hembras de *P. mexicanus* osciló de 5 a 17, mientras que en *P. hobbsi* fue de 18 a 31. En ambas especies los huevecillos fueron de forma ovalada y aspecto granuloso total o parcial, de color verde brillante. La talla mínima y máxima de los huevecillos de *P. mexicanus* ($n=40$) (largo \times ancho) fue 1.10×0.70 mm y 1.80×1.40 mm, y de *P. hobbsi* ($n=45$), 0.90×0.80 mm y 1.60×1.10 mm. El tiempo para la eclosión de huevecillos fue de 2 a 7 días, una vez que las hembras fueron confinadas en el laboratorio, desconociéndose el tiempo de incubación previo a la recolección de las hembras. Durante la incubación las hembras presentaron “un cuidado maternal” que consistió en movimientos rítmicos de los pleópodos y una vez que los huevecillos iniciaron la eclosión, las hembras permanecieron inmóviles en el fondo del recipiente, con sus pereiópodos erguidos y plegando el abdomen; posteriormente realizaron movimientos lentos, probablemente con el fin de liberar de 2 a 3 larvas recién eclosionadas. La primera zoea de ambas especies fue de poca actividad; las larvas permanecieron inmóviles y sin alimentarse. En etapas larvales posteriores, las larvas fueron más activas en movimiento y se alimentaron con trozos del alimento artificial. En la descripción de cada estadio larval y postlarval se incluye el valor promedio y el intervalo de longitud total.

El tiempo de duración de cada estadio larval y postlarval fue muy similar en ambas especies, excepto la postlarva II que en *P. hobbsi* fue de 1 día y en *P. mexicanus* de 2 a 3 (Cuadro 1). El promedio del ciclo larval fue de 16 días en *P. mexicanus* y 12 en *P. hobbsi*. Tanto *P. mexicanus* como

Cuadro 1. Comparación del tiempo promedio (en días) del desarrollo larval y postlarval entre *P. hobbsi* y *P. mexicanus*, los valores entre paréntesis indican el intervalo en días

Especie	Zoea I	Zoea II	Zoea III	Postlarva I	Postlarva II
<i>P. hobbsi</i>	2 (1-2)	3 (2-3)	3 (2-3)	3 (2-3)	1
<i>P. mexicanus</i>	3 (2-3)	3 (2-3)	3 (3-3.5)	4 (3-4)	3 (2-3)

P. hobbsi tienen un desarrollo larval breve, con 3 estadios de zoea y 2 estadios postlarvales.

***Palaemonetes mexicanus* Strenth, 1976**

Zoea I

LT promedio. 4.71 ± 0.10 mm, intervalo 4.58-4.89 mm (n=6).

Caparazón (Fig. 1A). Sin espinas. Rostro ligeramente curvado hacia abajo, con un diente dorsal cerca de la base. Ojos sésiles. Abdomen (Fig. 1A) de 6 segmentos muy similares. Anténula (Fig. 1B). Pedúnculo con 3 artejos, primer artejo 2.6 veces más largo que el segundo; segundo artejo de igual longitud que el tercero; tercer artejo con 1 seta plumosa apical y 1 flagelo con 3 setas plumosas apicales. Antena (Fig. 1C). Birránea. Protópodo sin artejos. Endópodo (flagelo) más pequeño que el exópodo (escafocerito). Endópodo no segmentado. Escafocerito con 11 setas plumosas, cubriendo la parte distal del margen interno y con 1 espina diminuta en el margen distal externo. Mandíbula (Fig. 1D) sin palpo; proceso incisivo con 4 dientes agudos; proceso molar no desarrollado. Maxílula (Fig. 1E). Endópodo con 1 seta simple. Endito superior más largo que el endito inferior; endito superior con 4 setas simples; endito inferior con 3 setas simples. Maxila (Fig. 1F) con 2 enditos. Endito superior con 3 setas simples y endito inferior con 2 setas simples. Endópodo sin segmentar con 3 setas simples apicales. Exópodo (escafognatito) con 6 setas plumosas, margen inferior con 1 seta plumosa robusta. Primer maxilípedo (Fig. 1G) birráneo. Protópodo con 3 setas simples internas. Exópodo con 3 artejos, segundo artejo 6 veces más largo que el primero; primero y tercer artejos casi de igual longitud. Tercer artejo con 3 setas simples apicales. Endópodo no segmentado, con 3 setas apicales simples. Segundo maxilípedo (Fig. 1H) birráneo. Exópodo con 4 artejos, primero y segundo artejos de igual longitud; tercer artejo más largo que el resto, con 2 setas plumosas distomarginales; cuarto artejo con 3 setas plumosas apicales. Endópodo con 3 artejos, segundo artejo 2 veces más largo que el primero y el tercero. Segundo artejo con 2 setas simples externas y tercer artejo con 2 setas simples apicales. Tercer maxilípedo (Fig. 1I) birráneo. Exópodo con 2 artejos, primer artejo 4.7 veces más largo que el

segundo. Primer artejo con 1 seta simple interna y 2 setas plumosas apicales; segundo artejo con 3 setas plumosas apicales. Endópodo con 3 artejos, primero y segundo similares en longitud y más largos que el tercero. Segundo artejo con 1 seta simple externa; tercer artejo con 3 setas simples apicales. Primero, segundo y tercer pereiópodos (Fig. 1J, 1-3) birráneos, con exópodo no segmentado. Endópodos del primero y el segundo pereiópodos con quela no funcional. Cuarto y quinto pereiópodos (Fig. 1J, 4-5) sin exópodos. Pleópodos (Fig. 1K, 1-5) pequeños, unisegmentados. Telson (Fig. 1L) triangular, con 14 setas plumosas en el margen distal.

Zoea II

LT promedio. 5.30 ± 0.06 mm, intervalo 5.23-5.42 mm (n=6).

Caparazón (Fig. 2A). Similar al estadio anterior. Abdomen (Fig. 2A) sin cambios notables. Anténula (Fig. 2B). Pedúnculo sin modificaciones. Primer artejo con estilocerito y 3 veces más largo que el segundo y tercer artejo; ápice del tercer artejo sin cambios en el patrón de setas. Antena (Fig. 2C). Protópodo sin cambios. Endópodo (flagelo) con 5 artejos, quinto artejo más largo que el resto de los artejos. Exópodo (escafocerito) sin cambios en la ornamentación. Mandíbula (Fig. 2D) similar al estadio anterior, pero proceso molar con 5 dientes. Maxílula (Fig. 2E) similar al estadio anterior, endito superior con 5 setas simples. Maxila (Fig. 2F) con 3 enditos, endito superior con 3 setas simples; endito medio e inferior con 2 setas simples. Primer maxilípedo (Fig. 2G). Exópodo con 4 artejos, segundo y tercero más largos que primero y cuarto. Tercer artejo con 1 seta simple interna y cuarto artejo con 2 setas simples apicales. Endópodo con 3 artejos similares en longitud; tercer artejo con 2 setas simples apicales. Segundo maxilípedo (Fig. 2H) similar al estadio anterior. Tercer maxilípedo (Fig. 2I). Exópodo con 3 artejos, segundo artejo 7 veces más largo que el primer artejo; tercer artejo 2 veces más largo que el primer artejo; segundo artejo con 2 setas simples apicales y tercer artejo con 3 setas plumosas largas apicales. Endópodo con 4 artejos, primer artejo 2.5 veces más largo que el resto de artejos. Primer artejo con 3 setas simples; segundo artejo con 1 seta simple; tercer artejo con 2 setas simples distomarginales y cuarto artejo con 3 setas plumosas apicales. Primero, segundo y tercer

pereiópodos (Fig. 2J, 1-3). Endópodos del primero y segundo pereiópodos con quela no funcional. Exópodos con 4 setas plumosas apicales. Cuarto y quinto pereiópodos (Fig. 2J, 4-5). Endópodos con mayor numero de artejos. Pleópodos (Fig. 2K) bisegmentados. Telson (Fig. 2L) similar, pero aparecen los primordios de los urópodos.

Zoea III

LT promedio, 5.50 ± 0.05 mm, intervalo 5.42-5.55 mm (n=4).

Caparazón (Fig. 3A) sin espina. Rostro con 2 dientes dorsales cerca de la base y ojo pedunculado. Abdomen (Fig. 3A) sin cambios notables. Anténula (Fig. 3B). Pedúnculo con 3 artejos, primer artejo 2.5 veces más largo que el segundo artejo y 4 veces más largo que el tercer artejo. Primer artejo con 4 setas plumosas en cada margen; segundo artejo con 1 seta plumosa externa y 3 setas plumosas internas; tercer artejo sin cambios en ornamentación. Antena (Fig. 3C). Protópodo desnudo. Endópodo (flagelo) más largo que el escafocerito, con 7 artejos desnudos. Escafocerito con 12 setas plumosas cubriendo la parte distal y margen interno; y 1 espina en el margen distal externo. Mandíbula (Fig. 3D). Proceso incisivo y proceso molar con 6 dientes agudos. Maxílula (Fig. 3E). Endito superior e inferior cada uno con 5 setas simples de distinta talla. Maxila (Fig. 3F). Primer endito con 2 setas simples; segundo y tercer endito con 3 setas simples. Endópodo sin cambios. Exópodo (escafognatito) con 18 setas plumosas y 1 seta plumosa robusta en su margen inferior. Primer maxilípedo (Fig. 3G). Protópodo con 7 setas simples internas. Exópodo con 4 artejos, tercer artejo más largo que el resto de los artejos; cuarto artejo con 3 setas plumosas apicales. Endópodo con segundo artejo más largo que primero y tercer artejo; segundo artejo con 1 seta simple distomarginal y tercer artejo con 3 setas plumosas apicales. Segundo maxilípedo (Fig. 3H). Protópodo con 3 setas simples internas. Exópodo con 4 artejos, tercer artejo más largo que el resto de artejos. Tercer artejo con 1 seta plumosa interna y cuarto artejo con 4 setas plumosas largas apicales. Endópodo con 5 artejos, segundo artejo más largo que el resto de artejos; tercero, cuarto y quinto artejos similares en longitud; primer artejo con 1 seta simple externa; segundo artejo con 3 setas simples externas y 1 seta simple interna; tercero y cuarto artejos con 2 setas simples distomarginales y quinto artejo con 4

setas plumosas apicales. Primero y segundo pereiópodos (Fig. 4J, 1-2). Endópodos con 1 quela funcional. Exópodos más desarrollados. Tercero, cuarto y quinto pereiópodos (Fig. 3J, 3-5) sin cambios morfológicos. Pleópodos (Fig. 3K) bisegmentados y más desarrollados. Telson (Fig. 3L) con márgenes laterales expandidos. Urópodos (Fig. 3L). Exópodo con 8 setas plumosas en margen distal. Endópodo menor que exópodo y en desarrollo.

Postlarva I

LT promedio. 5.58 ± 0.03 mm, intervalo 5.55-5.61 mm (n=2).

Caparazón (Fig. 5A). Con 1 espina bien desarrollada en el margen anterior. Rostro con 2 dientes dorsales cerca de la base. Pedúnculo ocular visible. Abdomen (Fig. 5A). Sexto somita más desarrollado que el resto. Anténula (Fig. 5B). Pedúnculo con 4 artejos, primer artejo con estilocerito y 6 veces más largo que el resto de artejos; tercero y cuarto artejos 1.4 veces más largos que segundo artejo. Primer artejo con 4 setas plumosas en cada margen; segundo artejo con 2 setas plumosas distomarginales. Tercer artejo con 1 seta plumosa interna y cuarto artejo desnudo y con 2 flagelos del mismo tamaño. Flagelo interno con 4 artejos y 4 setas plumosas apicales; flagelo externo con 3 artejos y con 3 setas plumosas apicales. Antena (Fig. 5C). Endópodo (flagelo) más largo que el escafocerito, con 14 artejos desnudos. Exópodo (escafocerito) con 15 setas plumosas cubriendo la parte distal y el margen interno y con 1 espina en el margen distal externo. Mandíbula (Fig. 5D). Proceso incisivo con 5 dientes agudos. Proceso molar con 4 dientes agudos. Maxílula (Fig. 5E). Endito superior con 5 setas como espinas y endito inferior con 6 setas simples. Maxila (Fig. 5F). Ornamentación de los 3 enditos similar al estadio anterior. Endópodo simple con 2 setas simples apicales. Exópodo sin cambios en la ornamentación. Primer maxilípedo (Fig. 5G). Protópodo con 2 setas simples internas. Exópodo con 4 artejos, primero y segundo de igual longitud, ambos 3 veces más largos que el tercero y cuarto artejos, respectivamente. Segundo y tercer artejo con 2 setas plumosas distomarginales; cuarto artejo con 3 setas plumosas apicales. Endópodo con 4 artejos similares en longitud. Primer artejo con 1 seta simple externa; segundo y tercer artejo con 2 setas plumosas distomarginales y cuarto artejo con 3 setas plumosas apicales. Segundo maxilípedo (Fig. 5H). Protópodo con 2 setas simples internas. Exópodo con 5 artejos, segundo artejo mayor en longitud. Cuarto artejo con 1 seta simple interna y quinto artejo con 4 setas plumosas apicales. Endópodo con 5 artejos, segundo artejo más largo que el resto de los artejos. Primero y segundo artejos con 1 seta simple interna; cuarto artejo con 3 setas simples distomarginales; quinto artejo con 3 setas plumosas apicales. Tercer maxilípedo (Fig. 5I). Protópodo



Figura 1. *Palaemonetes mexicanus* Strenth, 1976, zoea I: A, vista lateral; B, anténula; C, antena; D, mandíbula; E, maxílula; F, maxila; G, primer maxilípedo; H, segundo maxilípedo; I, tercer maxilípedo; J (1-5), primero al quinto pereípodo; K (1-5), pleópodo; L, telson. Escala a: A; escala b: B, C, D, E, G, H, I, J, K, L.

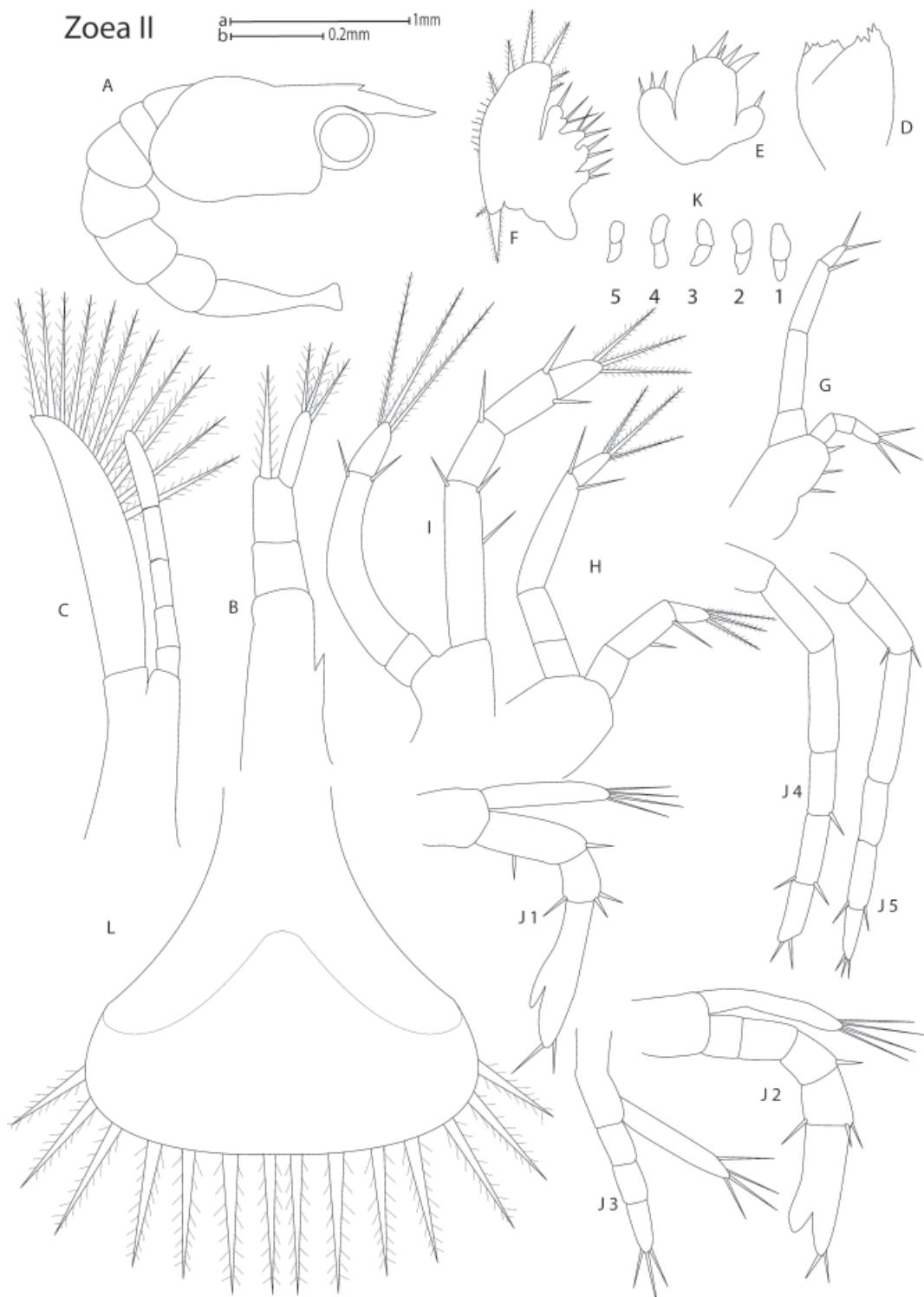


Figura 2. *Palaemonetes mexicanus* Strenth, 1976, zoea II: A, vista lateral; B, anténula; C, antena; D, mandíbula; E, maxílula; F, maxila; G, primer maxilípedo; H, segundo maxilípedo; I, tercer maxilípedo; J (1-5), primero al quinto pereíopodo; K (1-5), pleópodo; L, telson. Escala a: A; escala b: B, C, D, E, G, H, I, J, K, L.

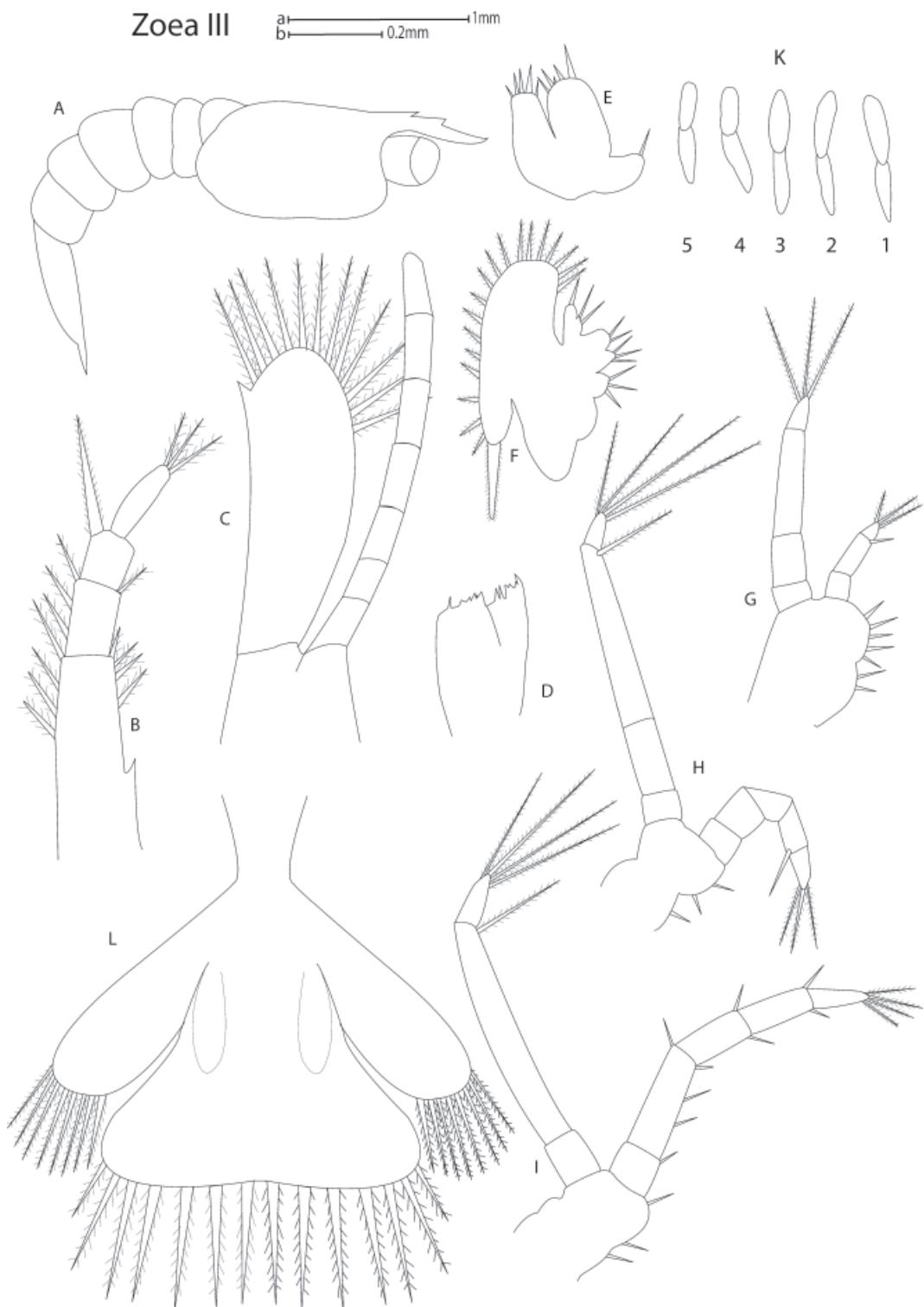


Figura 3. *Palaemonetes mexicanus* Strenth, 1976, zoea III: A, vista lateral; B, anténula; C, antena; D, mandíbula; E, maxílula; F, maxila; G, primer maxilípedo; H, segundo maxilípedo; I, tercer maxilípedo; K (1-5), pleópodo; L, telson y urópodos. Escala a: A; escala b: B, C, D, E, G, H, I, K, L.

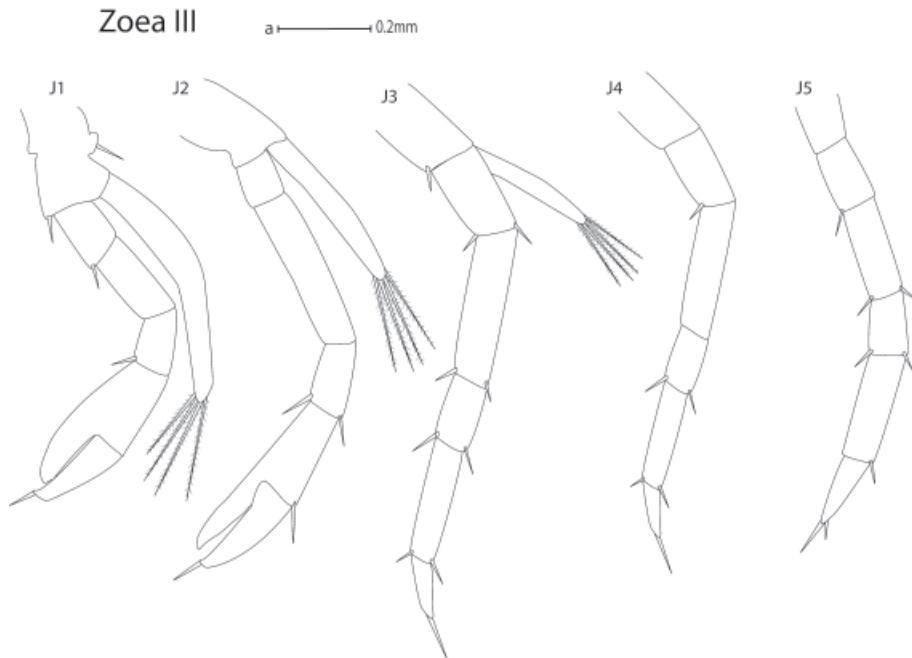


Figura 4. *Palaemonetes mexicanus* Strenth, 1976, zoea III; J (1-5), primero al quinto pereiopodo. Escala a: J

sin cambios. Exópodo con 5 artejos, tercer artejo 1.6 veces más largo que el segundo artejo; primero y cuarto artejos similares en longitud; quinto artejo 2 veces más largo que el cuarto y el primer artejo. Tercero y cuarto artejos con 2 setas plumosas distomarginales y quinto artejo con 4 setas plumosas apicales. Endópodo similar en ornamentación al estadio larval anterior, solamente que el cuarto artejo en vez de 2 setas tiene 3 setas simples. Primero, segundo y tercer pereiopodos (Fig. 6J, 1-3). Endópodos del primero y segundo pereiopodos con quetas más desarrolladas. Exópodos del primero y segundo pereiopodos con 4 artejos; tercer artejo con 2 setas plumosas distomarginales; cuarto artejo con 4 setas plumosas apicales. Tercer pereiopodo con exópodo simple. Cuarto y quinto pereiopodos (Fig. 6J, 4-5) sin cambios morfológicos. Pleópodos (Fig. 5K) birrámeos, endópodos con 2 setas simples y exópodos con 3 setas simples. Telson (Fig. 5L) rectangular con el margen distal ligeramente bilobulado, con 12 setas plumosas en el margen distal y con 1 espina en cada margen lateral. Urópodos (Fig. 5L) bien desarrollados. Exópodos con 7 setas plumosas en su margen distal y con 1 espina distolateral. Endópodos con 4 setas plumosas distales.

Postlarva II

LT promedio, 5.98 ± 0.07 mm, intervalo 5.87-6.06 mm (n=6).

Caparazón (Fig. 7A) similar a la postlarva I. Abdomen (Fig. 7A) sin cambios morfológicos. Anténula (Fig. 7B). Morfológicamente similar al estadio postlarval anterior. Estilocerito con 2 setas cortas plumosas. Tercer artejo del

pedúnculo con 2 setas plumosas internas. Ambos flagelos similares en longitud y con 4 artejos. Antena (Fig. 7C). Protópodo sin cambios. Endópodo 1.5 veces más largo que el escafocerito, con 16 artejos; artejo distal con 3 setas cortas simples. Exópodo sin cambios morfológicos con respecto a la postlarva I. Mandíbula (Fig. 7D). Proceso incisivo con 3 dientes agudos. Proceso molar con 7 dientes. Maxílula (Fig. 7E). Endópodo bilobulado con 1 seta simple; endito superior con 5 setas simples distales, 5 setas diminutas submarginales y 2 simples setas laterales; endito inferior con 6 setas simples distales y 1 seta simple lateral. Maxila (Fig. 7F). Endito superior con 2 setas simples, endito medio con 4 setas simples; endito inferior separado de los anteriores y desnudo. Endópodo sin setas. Exópodo similar al estadio postlarval anterior. Primer maxilípedo (Fig. 7G) diferente en forma a los estadios larvales anteriores. Endito superior con 13 setas plumosas y el endito inferior con 2 setas simples. Epípodo con 5 setas plumosas. Endópodo desnudo y más corto que el exópodo. Exópodo con 4 artejos, cuarto artejo con 4 setas plumosas apicales. Segundo maxilípedo (Fig. 7H) diferente en forma a los estadios larvales anteriores. Coxa con 2 setas simples internas. Exópodo con 2 artejos casi iguales en longitud. Segundo artejo con 1 seta simple larga y robusta. Endópodo con 4 artejos, tercer artejo con 1 seta simple externa; cuarto artejo expandido y con 12 setas plumosas y 2 setas simples. Tercer maxilípedo (Fig. 7I). Protópodo con 2 setas simples externas. Endópodo con 6 artejos, tercer artejo más largo que el resto de los artejos. Primer artejo con 3 setas simples externas; segundo artejo

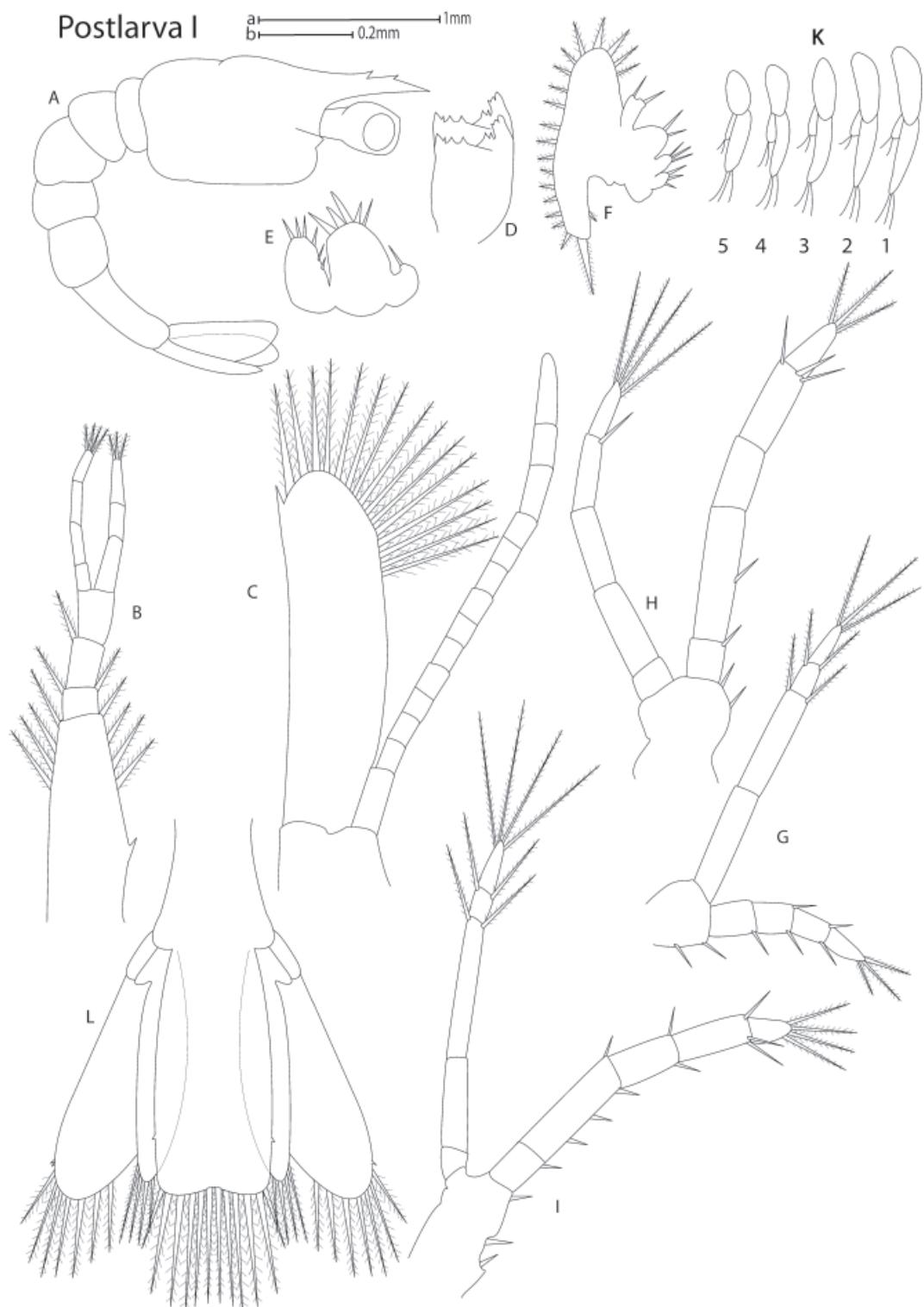


Figura 5. *Palaemonetes mexicanus* Strenth, 1976, postlarva I: A, vista lateral; B, anténula; C, antena; D, mandíbula; E, maxílula; F, maxila; G, primer maxilípedo; H, segundo maxilípedo; I, tercer maxilípedo; K (1-5), pleópodo; L, telson y urópodos. Escala a: A; escala b: B, C, D, E, G, H, I, K, L.

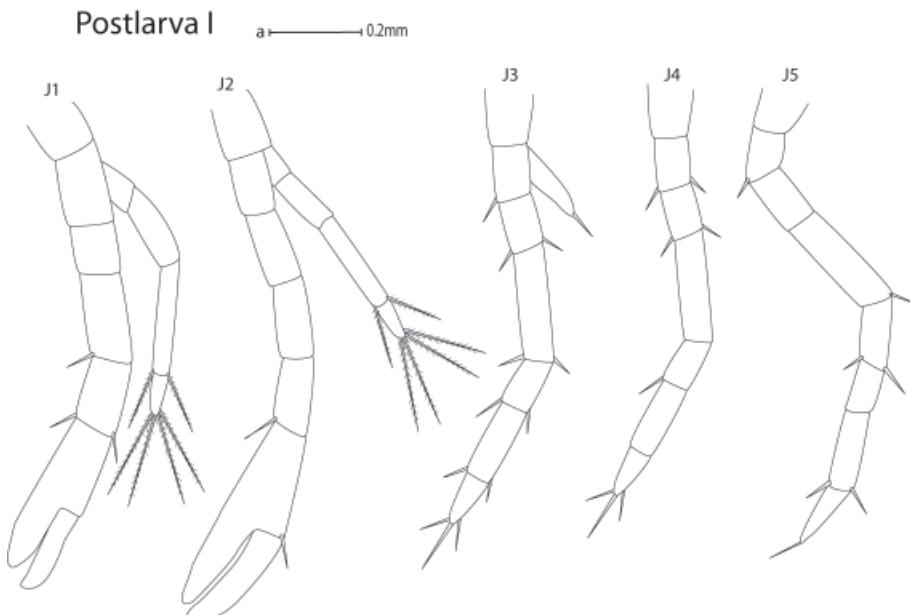


Figura 6. *Palaemonetes mexicanus* Strenth, 1976, postlarva I: J (1-5), primero al quinto pereíópodo. Escala a: J.

con 1 seta simple distomarginal; tercer artejo con 2 setas simples distomarginales y 1 seta simple externa; cuarto artejo con 2 setas simples distomarginales; quinto artejo con 2 setas plumosas en ambos márgenes; sexto artejo con 2 setas plumosas apicales. Exópodo con 3 artejos, tercer artejo con 3 setas plumosas apicales. Primero y segundo pereíópodos (Fig. 8J, 1-2). Endópodo del segundo pereíópodo más desarrollado que el primer endópodo y quela más desarrollada. Exópodos reducidos. Tercero, cuarto y quinto pereíópodos (Fig. 8J, 3-5). Exópodos ausentes. Endópodos sin quelas. Pleópodos (Fig. 7K) birrámeos. Endópodos más desarrollados llevando 3 setas simples. Exópodos con 4 setas simples. Telson (Fig. 7L) rectangular, con 11 setas plumosas en el margen distal y con 1 espina pequeña en cada margen lateral. Urópodos (Fig. 7L). Exópodos con 9 setas plumosas en el margen distal y con 1 espina distolateral. Endópodos con 10 setas plumosas en el margen distal.

Palaemonetes hobbsi Strenth, 1994

Zoea I

LT promedio, 4.97 ± 0.08 mm, intervalo 4.84-5.11 mm (n=10).

Caparazón (Fig. 9A). Sin espinas. Rostro ligeramente curvado hacia abajo, con 1 diente dorsal cerca de la base. Ojos sésiles. Abdomen (Fig. 9A) de 6 segmentos. Anténula (Fig. 9B). Pedúnculo con 3 artejos; primer artejo más largo que el segundo y tercer artejos; tercer artejo con 1 seta plumosa y 1 flagelo con 3 setas plumosas apicales. Antena (Fig. 9C). Birránea. Protópodo sin artejos.

Exópodo (escafocerito) más largo que el endópodo, con 10 setas plumosas, cubriendo la parte distal del margen interno y con 1 espina en el margen externo. Endópodo (flagelo) no segmentado y con 1 seta diminuta en el ápice. Mandíbula (Fig. 9D) sin palpo; proceso incisivo con 3 dientes agudos; proceso molar no desarrollado. Maxílula (Fig. 9E). Endópodo simple y desnudo. Endito superior más grande que el endito inferior, con 6 setas apicales; endito inferior con 1 seta simple. Maxila (Fig. 9F). Endito superior con 4 setas simples, endito medio con 3 setas simples y tercer endito con 2 setas simples. Endópodo sin segmentar, con 4 setas simples. Exópodo (escafognatito) con 5 setas plumosas apicales y en la parte inferior 1 seta plumosa robusta. Primer maxilípedo (Fig. 9G) birráneo. Protópodo con 3 setas plumosas internas. Exópodo con 3 artejos, segundo artejo 4.5 veces y 2.5 veces más largo que el primero y el tercer artejos. Tercer artejo con 3 setas plumosas apicales y 1 seta plumosa interna. Endópodo con 3 artejos casi de igual longitud; primer artejo con 1 seta plumosa externa; segundo artejo con 1 seta plumosa interna y el tercero con 3 setas plumosas apicales. Segundo maxilípedo (Fig. 9H) birráneo. Protópodo con 2 setas plumosas internas. Exópodo con 2 artejos, primer artejo 3 veces más largo que el segundo. Primer artejo con 1 seta plumosa distomarginal; segundo artejo con 4 setas plumosas apicales y 1 seta plumosa interna. Endópodo con 4 artejos, primer artejo más largo que el resto de los artejos. Tercer artejo con 2 setas plumosas distomarginales; cuarto artejo con 3 setas plumosas apicales. Tercer maxilípedo (Fig. 9I) birráneo. Protópodo con 1 seta plumosa lateral

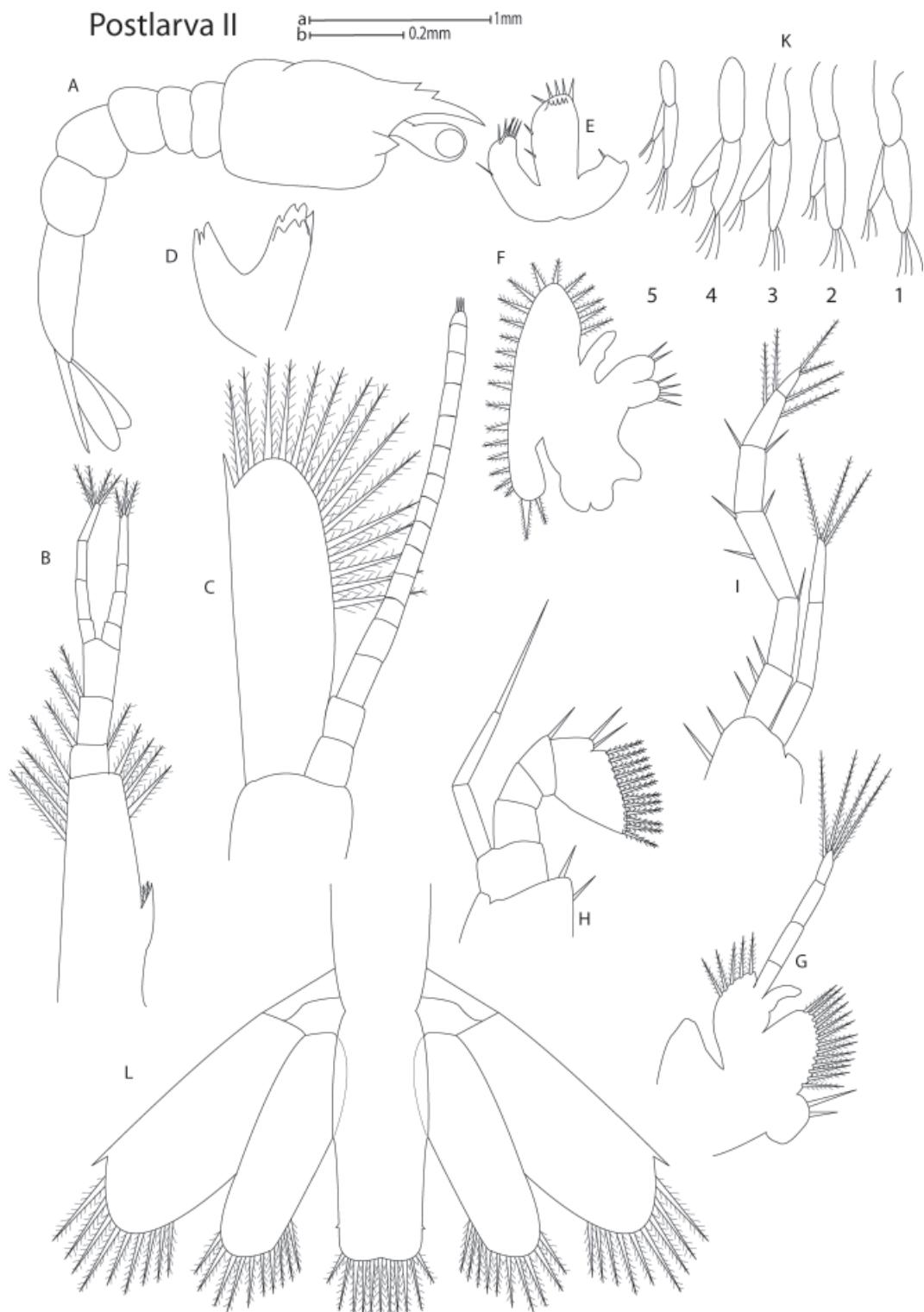


Figura 7. *Palaemonetes mexicanus* Strenth, 1976, postlarva II: A, vista lateral; B, anténula; C, antena; D, mandíbula; E, maxílula; F, maxila; G, primer maxilípedo; H, segundo maxilípedo; I, tercer maxilípedo; K (1-5), pleópodo; L, telson y urópodos. Escala a: A; escala b: B, C, D, E, G, H, I, K, L.

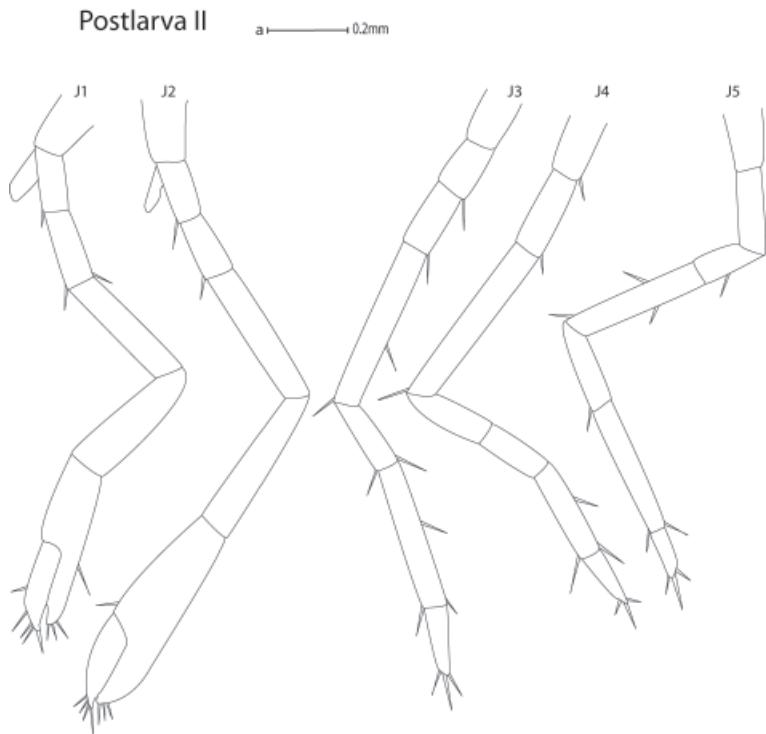


Figura 8. *Palaemonetes mexicanus* Streth, 1976, postlarva II: J (1-5), primero al quinto pereiópodo. Escala a: J.

interna. Exópodo no segmentado con 4 setas plumosas apicales y 3 setas plumosas en el margen interno. Endópodo con 5 artejos, primero y segundo artejo similares en longitud y más largo que el resto de los artejos. Primer artejo con 1 seta plumosa interna; segundo artejo con 1 seta plumosa interna y 1 seta plumosa externa; tercer artejo con 1 seta plumosa externa; cuarto artejo con 2 setas plumosas internas y quinto artejo con 4 setas plumosas apicales. Primero, segundo y tercer pereiópodos (Fig. 9J 1-3) birrámeos. Exópodo no segmentado. Endópodo del primero y segundo pereiópodo con quela no funcional. Cuarto y quinto pereiópodos (Fig. 9J 4-5) sin exópodos. Pleópodos (Fig. 9K) pequeños, unisegmentados. Telson (Fig. 9L) triangular, con 13 setas plumosas en el margen distal.

Zoea II

LT promedio, 5.47 ± 0.12 mm, intervalo 5.35-5.74 mm (n=6).

Caparazón (Fig. 10A). Rostro con 1 diente dorsal cerca de la base. Pedúnculo ocular visible. Abdomen (Fig. 10A) sin cambios notables. Anténula (Fig. 10B). Pedúnculo sin modificaciones en la longitud de los artejos. Primer artejo con 1 seta plumosa interna; segundo artejo con 3 setas plumosas internas; tercer artejo con 1 seta plumosa y 1 flagelo con 3 setas plumosas apicales. Antena (Fig. 10C). Protópodo sin cambios. Exópodo (escafocerito) de

igual longitud que el endópodo, con 11 setas plumosas cubriendo la parte distal del margen interno y con 1 espina en el margen externo. Endópodo (flagelo) con 4 artejos y 2 setas simples apicales. Mandíbula (Fig. 10D). Proceso incisivo con 3 dientes agudos; proceso molar con 3 dientes pequeños y 1 diente agudo. Maxílula (Fig. 10E). Endópodo sin cambios. Endito superior sin cambios; endito inferior con 4 setas simples y 1 distomarginal. Maxila (Fig. 10F). Endito superior e inferior con 2 setas simples y endito medio con 3 setas simples. Endópodo sin segmentar, con 1 seta simple. Exópodo (escafognatito) con 21 setas plumosas distomarginales y en la parte inferior 1 seta plumosa robusta. Primer maxilípedo (Fig. 10G). Protópodo sin cambios. Exópodo con 3 artejos, segundo artejo más largo que otros artejos. Segundo artejo con 1 seta plumosa externa; tercer artejo con 3 setas plumosas apicales. Endópodo similar al anterior estadio, excepto que el segundo artejo con 2 setas plumosas en vez de 1 seta. Segundo maxilípedo (Fig. 10H) sin cambios notables, excepto en la relación de la longitud de los artejos del exópodo y endópodo. Tercer maxilípedo (Fig. 10I). Protópodo similar al estadio anterior. Exópodo con 3 artejos; tercer artejo más largo que el resto de los artejos. Tercer artejo con 4 setas plumosas apicales y 3 setas plumosas más distomarginales. Endópodo con 5 artejos; segundo y cuarto artejo más largos que los otros artejos. Primer artejo con 1 seta plumosa interna; segundo artejo con 1 seta



Figura 9. *Palaemonetes hobbsi* Strenth, 1994, zoea I: A, vista lateral; B, anténula; C, antena; D, mandíbula; E, maxílula; F, maxila; G, primer maxilípedo; H, segundo maxilípedo; I, tercer maxilípedo; J (1-5), primero al quinto pereíópodo; K (1-5), pleópodo; L, telson. Escala a: A; escala b: B, C, D, E, G, H, I, J, K, L.

plumosa interna y 1 seta plumosa externa; tercer artejo con 2 setas plumosas distomarginales; cuarto artejo con 2 setas plumosas internas y 1 seta plumosa externa; quinto artejo con 4 setas plumosas apicales. Primero, segundo y tercer pereiópodos (Fig. 10J, 1-3). Exópodos con 4 setas plumosas. Endópodo del primero y segundo pereiópodos con 1 quela no funcional. Cuarto y quinto pereiópodos (Fig. 10J, 4-5) sin exópodo. Endópodos con mayor número de artejos. Pleópodos (Fig. 10K) bisegmentados. Telson (Fig. 10L) similar al estadio larval anterior, apareciendo más desarrollados los urópodos.

Zoea III

LT promedio, 5.48 ± 0.02 mm, intervalo 5.45-5.51 mm (n=2).

Caparazón (Fig. 11A) con espina en el margen anterior. Rostro con 2 dientes dorsales cerca de la base. Abdomen (Fig. 11A) sin cambios notables. Anténula (Fig. 11B). Primer artejo del pedúnculo con estilocerito y llevando 2 setas plumosas pequeñas; margen interno con 4 setas plumosas y margen externo con 2 setas plumosas. Segundo artejo con 3 setas plumosas internas; tercer artejo con 4 setas plumosas y 2 flagelos en el ápice. Flagelo interno con 2 artejos y 3 setas plumosas apicales; flagelo central unisegmentado y con 3 setas plumosas apicales. Antena (Fig. 11C). Exópodo con 13 setas plumosas apicales y con 1 espina en el margen externo. Endópodo notablemente más largo que el escafocerito, con 8 artejos y 3 setas simples apicales. Mandíbula (Fig. 11D). Proceso incisivo con 6 dientes agudos; proceso molar con 7 dientes pequeños. Maxílula (Fig. 11E). Endópodo con 1 seta simple. Endito superior con 6 setas apicales; endito inferior con 4 setas simples y 1 distomarginal. Maxila (Fig. 11F). Endito superior con 3 setas simples; endito medio e inferior con 2 setas simples. Endópodo sin artejos con 2 setas simples. Exópodo similar al estadio anterior, pero con 22 setas plumosas distomarginales. Primer maxilípedo (Fig. 11G). Protópodo con 5 setas plumosas internas. Exópodo sin cambios. Segundo artejo con 1 seta plumosa interna; tercer artejo con 3 setas plumosas apicales y 1 subapical. Endópodo sin cambios con respecto al estadio anterior. Segundo maxilípedo (Fig. 11H). Sin cambios notables, excepto en la relación de la longitud de los artejos del exópodo y endópodo. Tercer maxilípedo (Fig. 11I). Sin cambios notables con respecto al estadio larval anterior. Primero y segundo pereiópodos (Fig. 11J, 1-2) birrámeos. Endópodos con 1 quela funcional. Exópodo del primer pereiópodo con 3 setas simples apicales y 2 setas simples cercanas al ápice. Exópodo del segundo pereiópodo con 4 setas simples apicales y 2 setas simples cercanas al ápice. Tercero, cuarto y quinto pereiópodos (Fig. 11J, 3-5) sin exópodo. Pleópodos (Fig. 11K) bisegmentados, más

desarrollados. Telson (Fig. 11L) rectangular y cóncavo hacia el ápice, llevando 14 setas plumosas y 1 espina pequeña en cada margen. Urópodos (Fig. 11L). Exópodo con 16 setas plumosas; endópodo más corto y sin setas.

Postlarva I

LT promedio, 5.84 ± 0.03 mm, intervalo 5.81-5.87 mm (n=2). Caparazón (Fig. 12A) similar a la zoea III. Abdomen (Fig. 12A) sin cambios. Anténula (Fig. 12B) sin cambios con respecto a la zoea III, excepto que ambos flagelos de igual tamaño y flagelo externo con 3 artejos. Antena (Fig. 12C). Exópodo con 18 setas plumosas, cubriendo la parte distal del margen interno y con 1 espina en el margen externo. Endópodo casi 2 veces de largo que el exópodo, con 10 artejos y con 3 setas simples apicales. Mandíbula (Fig. 12D). Proceso incisivo con 3 dientes agudos; proceso molar con 4 dientes pequeños. Maxílula (Fig. 12E). Endópodo sin cambios. Ambos enditos con 6 setas simples. Maxila (Fig. 12F) con 4 enditos. Primero y segundo enditos con 2 setas simples; tercero con 1 seta simple y el cuarto endito sin setas. Endópodo con 1 seta simple. Exópodo con 27 setas plumosas marginales y en la parte inferior con 1 seta plumosa robusta. Primer maxilípedo (Fig. 12G) con cambios morfológicos notables. Enditos y coxa bien desarrollados. Endito superior con 8 setas simples y endito inferior con 7 setas simples. Epipodito desarrollado y con 3 setas simples. Exópodo con 2 artejos; primer artejo 3.3 veces más largo que el segundo artejo; segundo artejo con 2 setas simples apicales. Endópodo reducido y desnudo. Segundo maxilípedo (Fig. 12H) con cambios morfológicos notables. Protópodo con 2 setas plumosas internas. Exópodo con 4 artejos y con 2 setas simples apicales. Endópodo con 3 artejos; segundo artejo con 1 seta simple externa y tercer artejo expandido en la parte apical y llevando 16 setas simples. Tercer maxilípedo (Fig. 12I). Protópodo con 3 setas simples internas. Exópodo reducido y con 2 segmentos, segundo artejo con 2 setas simples apicales. Endópodo con 5 artejos; segundo artejo más largo que el resto de los artejos. Primer artejo con 2 setas simples internas; segundo artejo con 5 setas simples internas y con 1 seta simple externa; tercer artejo con 2 setas simples internas y con 1 seta simple externa; cuarto artejo con 1 seta simple externa y 1 seta simple interna; quinto artejo con 2 setas simples apicales. Epipodito con 1 seta simple interna. Primero y segundo pereiópodos (Fig. 13J, 1-2) con exópodos reducidos. Endópodo con 1 quela funcional. Tercero, cuarto y quinto pereiópodos (Fig. 13J, 3-5) sin exópodo. Pleópodos (Fig. 12K) birrámeos. Telson (Fig. 12L). Rectangular, con 10 setas plumosas en el margen distal y 1 espina en ambos márgenes. Urópodos (Fig. 12L). Exópodos con 10 setas plumosas y 1 espina en ambos márgenes. Endópodo sin cambios.

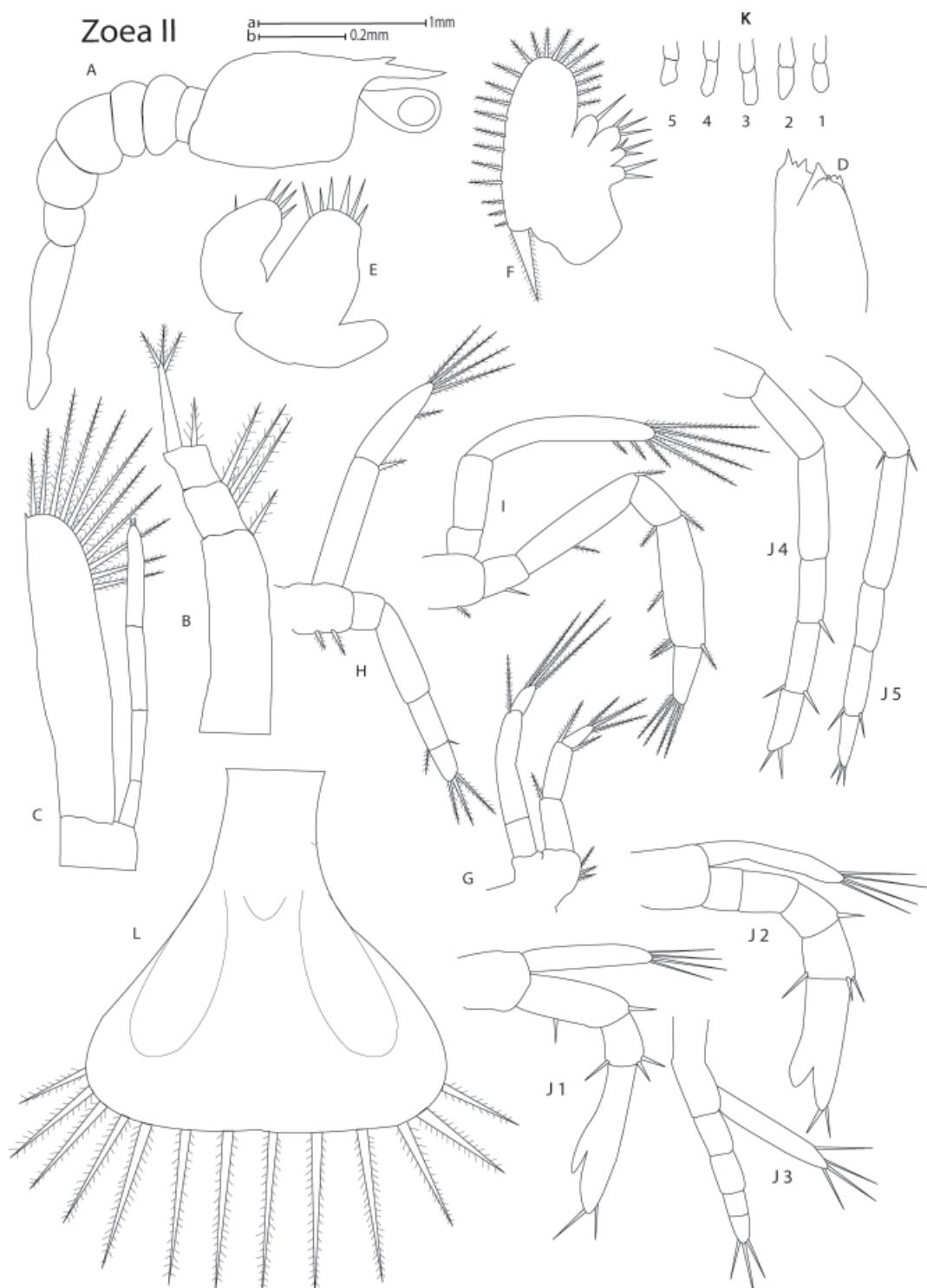


Figura 10. *Palaemonetes hobbsi* Strenth, 1994, zoea II: A, vista lateral; B, anténula; C, antena; D, mandíbula; E, maxílula; F, maxila; G, primer maxilípedo; H, segundo maxilípedo; I, tercer maxilípedo; J (1-5), primero al quinto pereípodo; K (1-5), pleópodo; L, telson. Escala a: A; escala b: B, C, D, E, G, H, I, J, K, L.

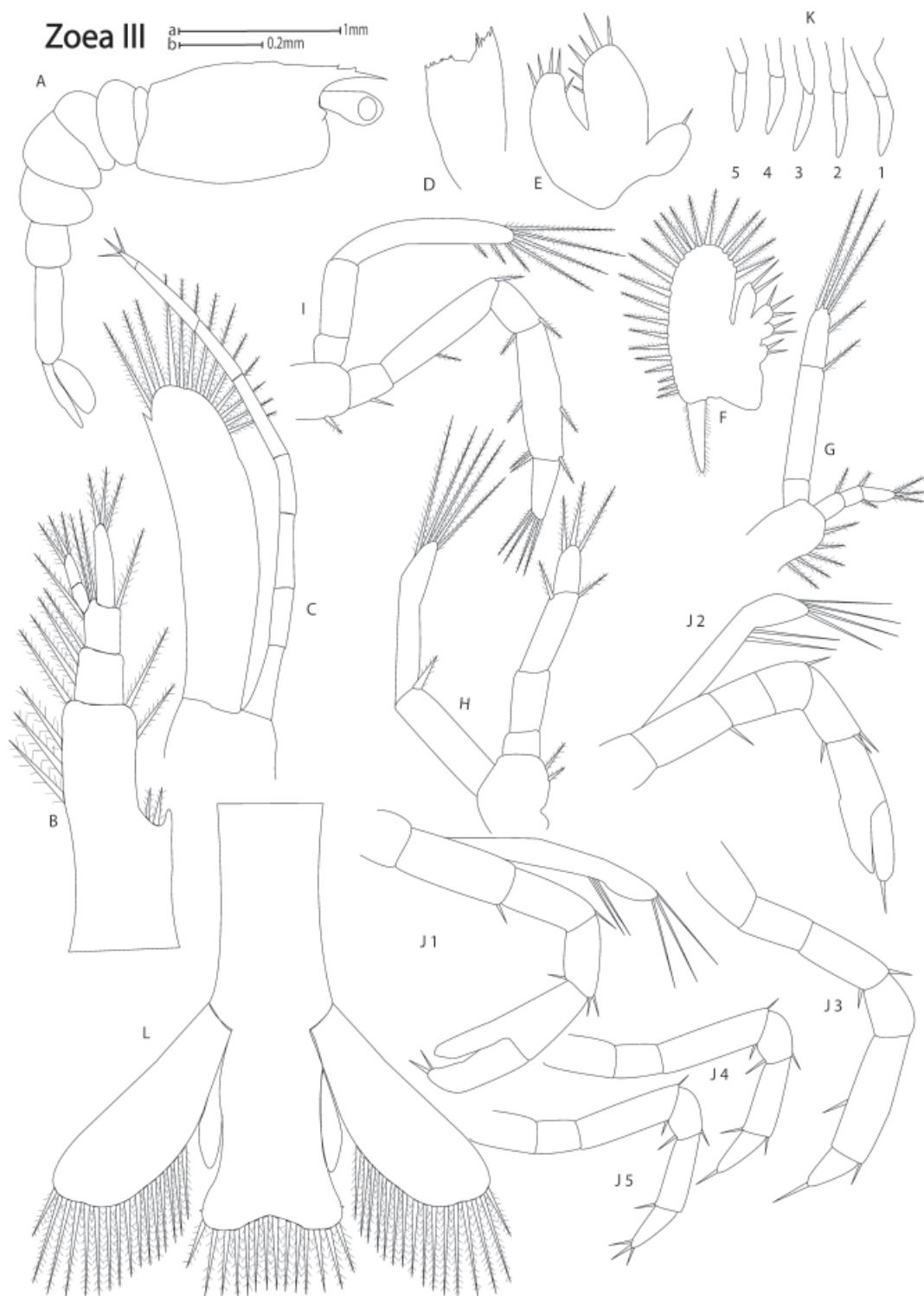


Figura 11. *Palaemonetes hobbsi* Strenth, 1994, zoea III: A, vista lateral; B, anténula; C, antena; D, mandíbula; E, maxílula; F, maxila; G, primer maxilípedo; H, segundo maxilípedo; I, tercero maxilípedo; J (1-5), primero al quinto pereiópodo; K (1-5), pleópodo; L, telson y urópodos. Escala a: A; escala b: B, C, D, E, G, H, I, J, K, L.

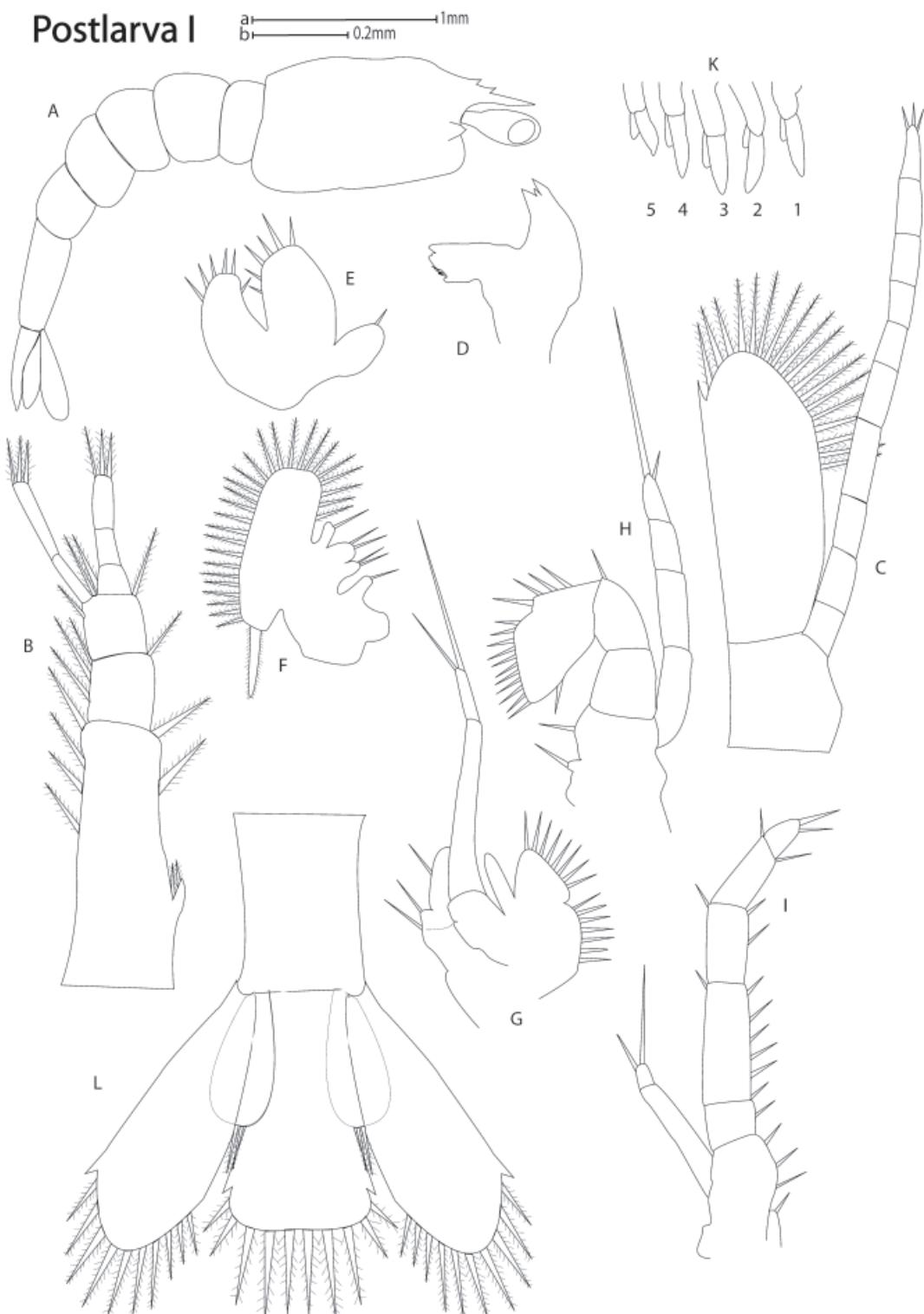


Figura 12. *Palaemonetes hobbsi* Strenth, 1994, postlarva I: A, vista lateral; B, anténula; C, antena; D, mandíbula; E, maxílula; F, maxila; G, primer maxilípedo; H, segundo maxilípedo; I, tercer maxilípedo; K (1-5), pleópodo; L, telson y urópodos. Escala a: A; escala b: B, C, D, E, G, H, I, K, L.

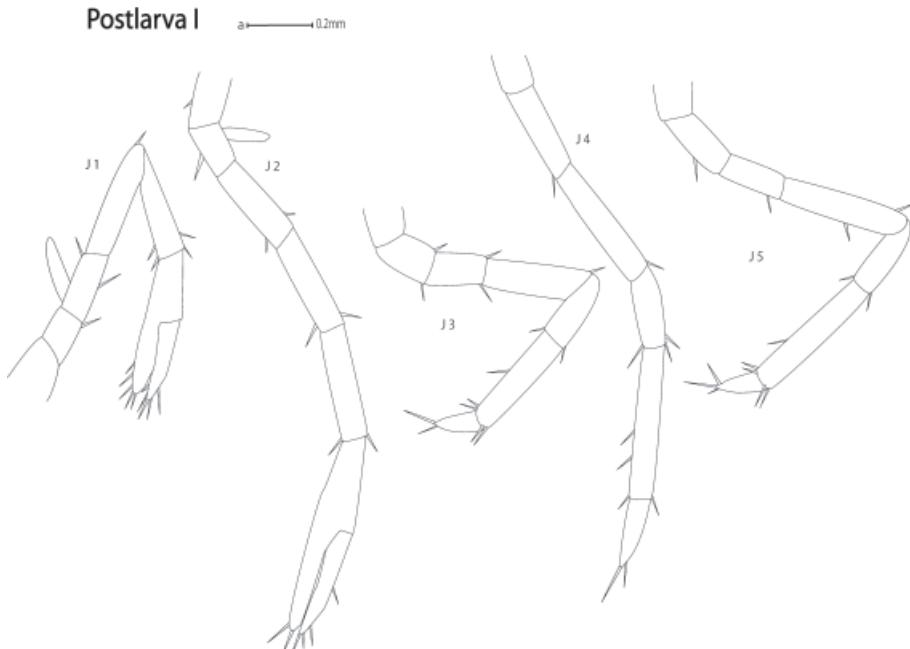


Figura 13. *Palaemonetes hobbsi* Strenth, 1994, postlarva I: J (1-5), primero al quinto pereiopodo. Escala a: J.

Postlarva II

LT promedio, 5.90 ± 0.03 mm, intervalo 5.87-5.94 mm (n=2).

Caparazón (Fig. 14A). Rostro con 3 dientes dorsales cerca de la base. Abdomen (Fig. 14A). Sexto somita más desarrollado. Anténula (Fig. 14B). Sin cambios con respecto a la postlarva I. Antena (Fig. 14C). Sin cambios con respecto a la postlarva I, excepto que el endópodo con 12 artejos y con 4 setas simples apicales. Mandíbula (Fig. 14D). Proceso incisivo con 4 dientes agudos; proceso molar con 6 dientes de distinto tamaño. Maxílula (Fig. 14E). Endópodo bilobulado y con 1 seta simple. Ambos enditos con 6 setas simples. Maxila (Fig. 14F) con 4 enditos. Primero y segundo enditos con 2 setas simples; tercero y cuarto enditos desnudos. Endópodo desnudo. Exópodo similar a la postlarva I, excepto que parte inferior con 2 setas plumosas. Primer maxilípedo (Fig. 14G). Enditos y coxa similares a la postlarva I. Endito superior con 12 setas simples y endito inferior con 4 setas simples. Exópodo con 2 artejos, ambos artejos desnudos. Endópodo notablemente reducido y desnudo. Segundo maxilípedo (Fig. 14H). Protópodo con 1 seta simple externa. Exópodo no segmentado y con 2 setas simples apicales. Endópodo con 4 artejos; primer artejo con 1 seta simple externa; segundo y tercer artejo con 1 seta simple interna; cuarto artejo expandido en la parte apical y llevando 14 setas simples apicales. Tercer maxilípedo (Fig. 14I). Protópodo con 2 setas simples internas y 1 seta simple externa. Exópodo con 2 artejos; primer artejo 2 veces más largo que

el segundo artejo. Primer artejo con 1 seta simple externa. Endópodo con 5 artejos; segundo artejo es más largo que el resto de los artejos; primer artejo con 1 seta simple interna; segundo artejo con 5 setas simples internas y 1 seta simple externa; tercer artejo con 3 setas simples internas y 1 seta simple externa; cuarto artejo con simple externa y 1 seta simple interna; quinto artejo con 2 setas simples apicales y 1 seta simple subapical interna. Primero y segundo pereiopodos (Fig. 15J, 1-2) similares a la postlarva I. Tercero, cuarto y quinto pereiopodos (Fig. 15J, 3-5) sin exópodo. Pleópodos (Fig. 14K) similares a la postlarva I, pero con racimos de setas delgadas en ambas ramas. Telson (Fig. 14L). Similar a la postlarva I. Urópodos (Fig. 14L). Ambas ramas bien desarrolladas. Exópodo con 16 setas plumosas y 1 espina conspicua en su margen latero-distal; endópodo con 7 setas plumosas.

Discusión

Los miembros del género *Palaemonetes* son de talla pequeña a mediana (Jayachandran, 2001); alcanzan una longitud total de más de 35 mm (Hendrickx, 1995; Falciai y Palmerini, 2002). Sin embargo, Cheper (1992) menciona que las hembras grávidas de *P. kadiakensis* alcanzaron tallas de 46 mm. Las hembras de este género son más grandes que los machos (Anderson, 1985). Las hembras grávidas de *P. mexicanus* y *P. hobbsi* presentaron tallas similares y no sobrepasaron los 13 mm de longitud del cefalotórax.

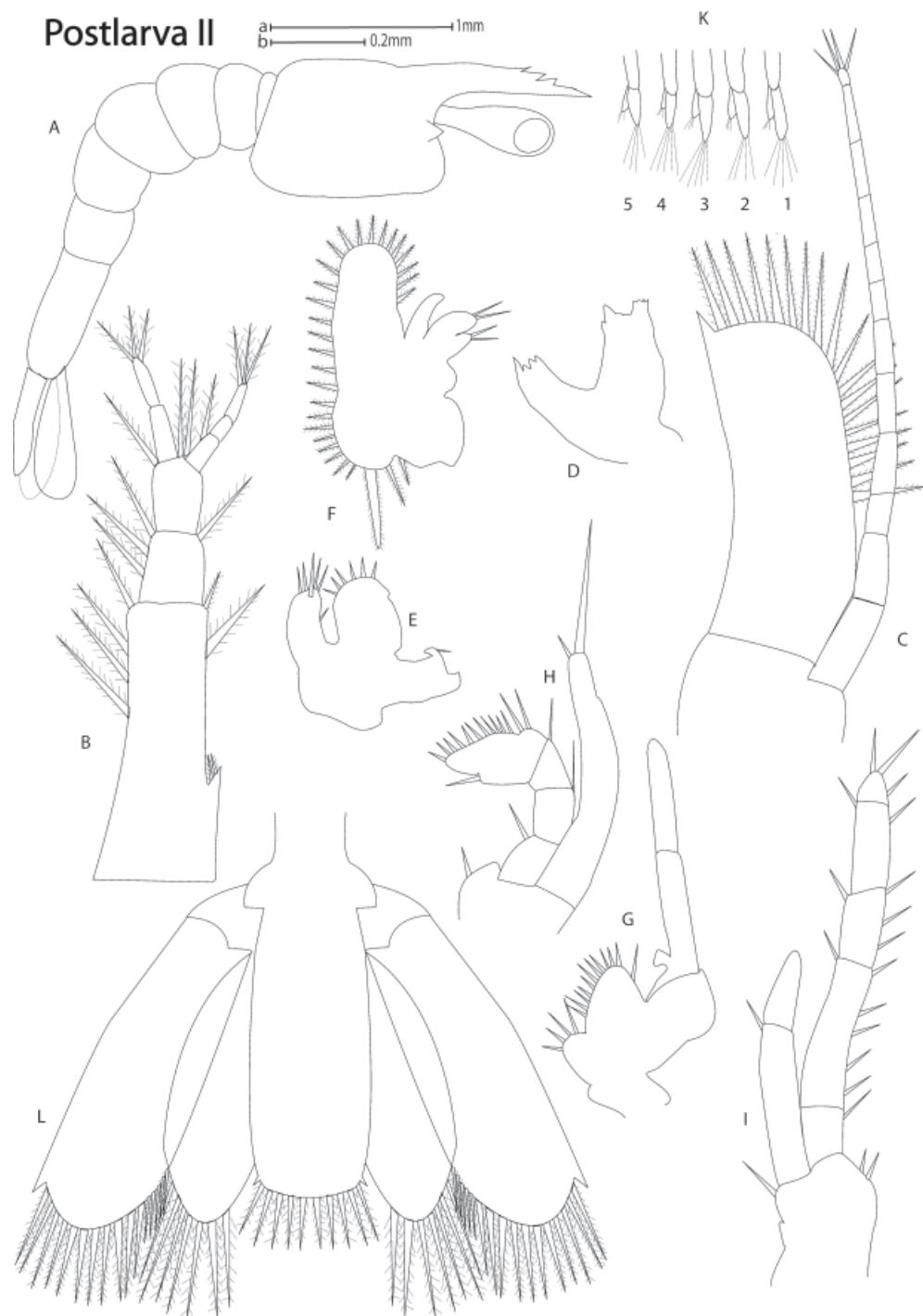


Figura 14. *Palaemonetes hobbsi* Strenth, 1994, postlarva II: A, vista lateral; B, anténula; C, antena; D, mandíbula; E, maxíllula; F, maxila; G, primer maxilípedo; H, segundo maxilípedo; I, tercer maxilípedo; K (1-5), pleópodo; L, telson y urópodos. Escala a: A; escala b: B, C, D, E, G, H, I, K, L.

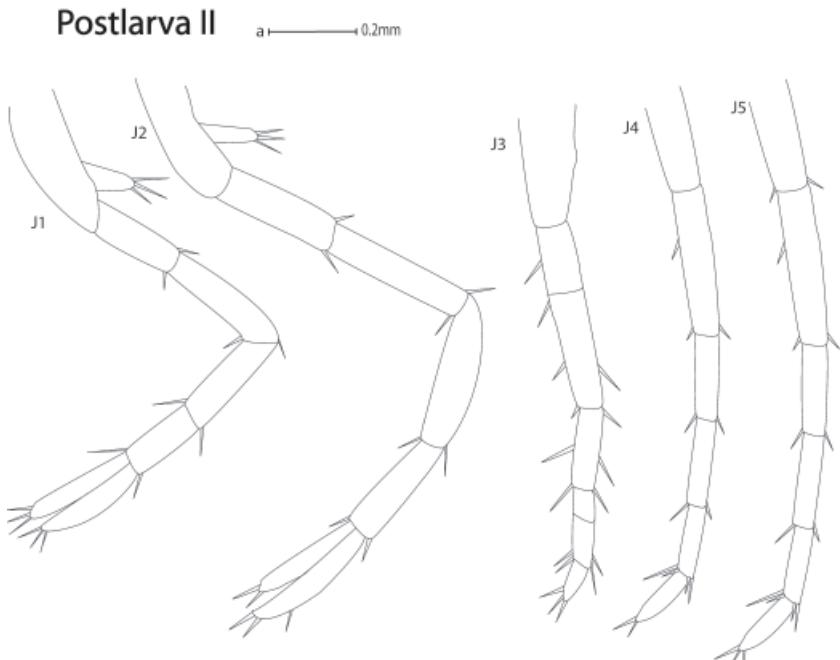


Figura 15. *Palaemonetes hobbsi* Strenth, 1994, postlarva II: J (1-5), primero a quinto pereiópodo. Escala a: J.

En otra especie mexicana, *P. suttkusi*, los machos y las hembras tienen una longitud promedio del cefalotórax de 6.77 y 7.23 mm, respectivamente (Rodríguez-Almaraz et al., 1997). La tasa de crecimiento de *Palaemonetes* depende de la especie, sexo y hábitat (Anderson, 1985).

Se conoce el número de huevecillos que producen las hembras de varias especies de *Palaemonetes* de agua dulce y salobre; la producción de las especies de agua dulce de Norteamérica, incluyendo México, es la siguiente: *P. cummingi* entre 30 y 35 huevecillos (Dobkin, 1971), *P. suttkussi* de 11 a 18 huevecillos (Rodríguez-Almaraz et al., 1997), *P. paludosus* de 8 a 85 huevecillos (Beck y Cowell, 1976) y *P. kadiakensis* hasta 154 huevecillos (Meehan, 1936). Esta última también reside en ambientes salobres (Holthuis, 1952). Tanto *P. hobbsi* como *P. mexicanus* presentaron fecundidad baja, característica de las especies de agua dulce, con valores máximos de 31 y 17 huevecillos, respectivamente.

Sollaudo (1923) y Strenth (1976) mencionan que las especies salobres de *Palaemonetes* producen mayor cantidad de huevecillos (hasta 486, como en *P. pugio*; Welsh, 1975), pero más pequeños que las especies de agua dulce. Esta reducción en talla de los huevecillos es consecuencia de la adaptación que sufren en ambientes con salinidad fluctuante, donde demandan mayor energía para la osmorregulación y para ello el vitelo cubre ese desgaste energético cuando se reproducen en bajas salinidades (Rodríguez et al., 1993).

El número de huevecillos se ha relacionado con la talla

de las hembras de *Palaemonetes* (Sollaudo, 1923; Corey y Reid, 1991; Falciai y Palmerini, 2002). En *P. pugio* se encontró una relación significativa entre ambos parámetros (Reinsel et al., 2001). En cambio en *P. suttkusi*, especie de agua dulce del norte de México, no se encontró una correlación significativa entre la talla y la fecundidad (Rodríguez-Almaraz et al., 1997). Sin embargo, para un análisis preciso de la producción de huevecillos en función de la talla de las hembras es necesario considerar las que porten huevecillos con un desarrollo embrionario temprano. Para la especie *P. varians* se definieron 5 estadios de desarrollo embrionario (Rodríguez et al., 1993).

Por esta razón, en *P. mexicanus* y *P. hobbsi* no se analizó la relación talla hembras-huevecillos adheridos, debido a que las hembras grávidas recolectadas portaban huevecillos de diferente estadio embrionario, siguiendo el criterio de Rodríguez et al. (1993). El valor de la fecundidad no sólo depende del estadio de desarrollo embrionario de los huevecillos, también debe considerarse el éxito durante la oviposición e incubación, ya que hay pérdida de huevecillos en el proceso. Adicionalmente, deben contemplarse factores ambientales que afectan la producción de huevecillos, como temperatura, fotoperíodo, salinidad, alimento y calidad del agua (Lowe y Provenzano, 1990) o la limitación física del abdomen, puesto que solamente una porción de huevecillos son retenidos por los pleópodos (Reinsel et al., 2001).

Los huevecillos de *P. mexicanus* y de *P. hobbsi* tienen las características comunes de los miembros de *Palaemonetes*;

son granulosos y de color verde claro (Dobkin, 1971; Strenth, 1976) y forma ligeramente oval (Strenth, 1976; Corey y Reid, 1991). En *P. varians* la apariencia granulosa total o parcial del huevecillo corresponde a los estadios I al IV (Rodríguez et al., 1993).

La medida máxima de los huevecillos en su eje más largo fue mayor en los de *P. mexicanus* (1.80 mm) que en los de *P. hobbsi* (1.60 mm). Estas tallas están dentro del intervalo registrado (1.4 a 1.96 mm, longitud máxima) para otras especies de *Palaemonetes* de agua dulce de Norteamérica y otras partes del mundo (Broad y Hubschman, 1963; Dobkin, 1963, 1971; Guerao, 1993; Rodríguez-Almaraz et al., 1997; Falciai y Palmerini, 2002) (Cuadro 2). Sin embargo, el tamaño de los huevecillos de *Palaemonetes* sufre cambios a medida que avanza el desarrollo embrionario (Dobkin, 1963; Guerao, 1993; Rodríguez et al., 1993). Estos cambios biométricos de los huevecillos reflejan los cambios morfogenéticos, como la elongación de la larva previa a la eclosión y la utilización del vitelo como fuente de energía (Rodríguez et al., 1993; Nazari et al., 2000).

El comportamiento de cuidado y protección de los huevecillos durante la incubación por parte de las hembras grávidas de *P. mexicanus* y *P. hobbsi* fue similar al comportamiento de *P. antennarius* que reside en agua dulce y salobre del Mediterráneo (Falciai y Palmerini, 2002). Las larvas recién eclosionadas de ambas especies tuvieron una natación lenta, pero la mayor parte del tiempo permanecieron inmóviles. La inmovilidad de las larvas zoea I de *Palaemonetes* se atribuye a que carecen de apéndices largos y la superficie dorsal está orientada hacia abajo, realizando movimientos horizontales (Anderson, 1985).

Las larvas y postlarvas de *P. mexicanus* y *P. hobbsi* en cultivo rechazaron como alimento larvas recién eclosionadas de *Artemia*, y sólo aceptaron partículas de hojuelas para peces, a partir de la zoea II. En otros estudios, larvas iniciales de *P. paludosus*, *P. cummingi* y

P. zariquieyi no fueron alimentadas, ya que subsisten del vitelo almacenado y hasta la fase larval tardía o postlarval comienzan a alimentarse (Dobkin, 1963, 1971; Guerao, 1993).

Las larvas zoea I de *P. mexicanus* y *P. hobbsi* fueron diferentes en su talla promedio, pero están dentro del intervalo de talla de las larvas de otras especies de *Palaemonetes*, incluyendo *P. kadiakensis*, *P. paludosus*, *P. antennarius*, *P. cummingi*, *P. zariquieyi* y *P. antrorum* (Broad y Hubschman, 1963; Dobkin, 1963, 1971; Strenth et al., 1988; Guerao, 1993; Falciai y Palmerini, 2002). Sin embargo, las larvas de *P. hobbsi* (5.11 mm) alcanzan las tallas más grandes, como las de *P. antrorum* (5.20 mm) (Strenth et al., 1988).

El tiempo de desarrollo larval y postlarval de *P. mexicanus* es similar al registrado para las larvas de *P. antennarius* (Falciai y Palmerini, 2002). En cambio, para *P. hobbsi* su ciclo larval de 12 días fue casi igual al de *P. paludosus* (Dobkin, 1963). Sin embargo, la duración del ciclo larval es difícil de comparar entre las especies debido a la influencia de las condiciones experimentales a las que fueron sometidas (Pereira y García, 1995; Álvarez et al., 2002).

El desarrollo larval de los langostinos palémonidos consta de 3 tipos de desarrollo (Sollaudo, 1923; Jalihal et al., 1993), que se presentan de igual forma en las especies de *Palaemonetes* y *Macrobrachium* (Dobkin, 1963, 1971). El tipo II consiste en un desarrollo parcialmente abreviado, con 3 estadios larvales y con 1 (Dobkin, 1963, 1971; Guerao, 1993; Falciai y Palmerini, 2002) o 2 fases postlarvales (Strenth et al., 1988). Las especies que presentan este tipo de desarrollo son habitantes de agua dulce y producen pocos huevecillos, pero más grandes que los de las especies marinas o salobres (Tipo I) (Sollaudo, 1923; Dobkin, 1963; Jalihal et al., 1993). La tendencia de abreviar las fases larvales, como en los miembros de *Palaemonetes* de agua dulce, está relacionada con la abundancia de vitelo en los huevecillos, que permite continuar el desarrollo dentro del

Cuadro 2. Comparación del eje mayor (largo) y eje menor (ancho) de los huevecillos de algunas especies de *Palaemonetes* de Norteamérica, incluyendo México

Especie	Intervalo eje mayor (mm)	Intervalo eje menor (mm)	Referencia
<i>P. hobbsi</i>	0.90-1.60	0.80-1.10	Este estudio
<i>P. mexicanus</i>	1.10-1.80	0.70-1.40	Este estudio
<i>P. paludosus</i>	1.10-1.80	0.80-1.00	Dobkin, 1963
<i>P. kadiakensis</i>	1.40	1.10	Broad y Hubschman, 1963
<i>P. cummingi</i>	1.40	----	Dobkin, 1971
<i>P. suttkusi</i>	1.50	1.10	Rodríguez-Almaraz et al., 1997
<i>P. pugio</i> *	0.60-0.90	0.50-0.60	Broad, 1957

* Habitante de ambientes estuarinos.

huevo por más tiempo (Falciai y Palmerini, 2002), con la adaptación a los ambientes de agua dulce (Sollaude, 1923; Magalhaes y Walker, 1988; Strenth, 1991), y reducir el tiempo de exposición de las larvas a las corrientes rápidas de ambientes lóticos.

Las especies de Norteamérica que hasta el momento tienen un desarrollo parcialmente abreviado son *P. paludosus* (Dobkin, 1963), *P. cummingi* (Dobkin, 1971) y *P. antrorum* (Strenth et al., 1988; Strenth, 1991). Este mismo patrón de desarrollo fue observado en *P. mexicanus* y *P. hobbsi* que tienen una relación más cercana con *P. antrorum* por presentar 2 estadios postlarvales como esta especie (Strenth et al., 1988). El tipo de desarrollo larval en las especies mexicanas contribuye a consolidar la hipótesis de una relación sistemática cercana entre todas las especies de *Palaemonetes* de agua dulce de Norteamérica, incluyendo México, propuesta por Strenth et al. (1988).

Palaemonetes kadiakensis es la excepción dentro de este grupo, ya que su desarrollo es más parecido a las especies marinas (Broad y Hubschman, 1963; Falciai y Palmerini, 2002).

La descripción ilustrada de cada fase larval y postlarval de *P. mexicanus* y *P. hobbsi* muestra que tuvieron un patrón de desarrollo similar, pero hay caracteres morfológicos que permiten establecer diferencias de un estadio larval a otro de la misma especie y entre ambas especies. Las principales diferencias morfológicas se encontraron en la antena, anténula, apéndices bucales y telson. Esta comparación se basó en la composición de los artejos y patrón de setas de estos apéndices (Cuadros 3-7). La información morfológica de los pereiópodos y pleópodos no fue suficiente para establecer diferencias entre ambas especies. Cabe destacar que las zoea I de *P. mexicanus* y *P. hobbsi* tienen el endópodo de la antena no segmentado,

Cuadro 3. Diferencias morfológicas de la zoea I entre *P. mexicanus* y *P. hobbsi*

	<i>P. mexicanus</i>	<i>P. hobbsi</i>
Antena	Exópodo con 11 setas plumosas; endópodo no segmentado, ultimo artejo sin setas	Exópodo con 10 setas plumosas; endópodo no segmentado, ultimo artejo con 1 seta diminuta
Proceso incisivo de la mandíbula	4 dientes agudos	3 dientes agudos
Maxílula, patrón de setas de endópodo, endito superior e inferior	1-4-3	0-6-1
Maxila	Endópodo con 3 setas simples; exópodo con 6 setas plumosas; 2 enditos	Endópodo con 4 setas simples; exópodo con 5 setas plumosas; 3 enditos
Primer maxilípedo	Endópodo no segmentado	Endópodo con 3 artejos
Segundo maxilípedo	Protopodo sin setas; exópodo con 4 artejos; endópodo con 3 artejos	Protopodo con 2 setas plumosas; exópodo con 2 artejos; endópodo con 4 artejos
Tercer maxilípedo	Protopodo sin setas, exópodo con 2 artejos; endópodo con 3 artejos	Protopodo con 1 seta plumosa; exópodo no segmentado; endópodo con 5 artejos
Telson	14 setas plumosas	13 setas plumosas

Cuadro 4. Diferencias morfológicas de la zoea II entre *P. mexicanus* y *P. hobbsi*

	<i>P. mexicanus</i>	<i>P. hobbsi</i>
Pedúnculo de la anténula	Estilocerito presente; sin setas en los primeros 2 artejos	Estilocerito ausente; con 1 y 3 setas plumosas en los 2 primeros artejos
Antena	Endópodo con 5 artejos, ultimo artejo sin setas	Endópodo con 4 artejos, ultimo artejo con 2 setas diminutas
Proceso molar de la mandíbula	5 dientes agudos	4 dientes agudos
Maxílula, patrón de setas de endópodo, endito superior e inferior	1-5-3	0-6-5
Maxila	Endópodo con 3 setas simples; exópodo con 6 setas plumosas; patrón de setas en enditos, 3-2-2	Endópodo con 1 seta simple; exópodo con 21 setas plumosas; patrón de setas en enditos, 2-3-2
Primer maxilípedo	Exópodo con 4 artejos; endópodo con 3 artejos	Exópodo con 3 artejos; endópodo con 3 artejos
Segundo maxilípedo	Protopodo sin setas; exópodo con 4 artejos endópodo con 3 artejos	Protopodo con 2 setas plumosas; exópodo con 2 artejos; endópodo con 4 artejos
Tercer maxilípedo	Protopodo sin setas, exópodo con 3 artejos; endópodo con 4 artejos	Protopodo con 1 seta plumosa; exópodo con 3 artejos; endópodo con 5 artejos
Telson	14 setas plumosas	13 setas plumosas

Cuadro 5. Diferencias morfológicas de la zoea III entre *P. mexicanus* y *P. hobbsi*

	<i>P. mexicanus</i>	<i>P. hobbsi</i>
Caparazón	Sin espina en el margen anterior; rostro con 2 dientes dorsales	Con espina en el margen anterior; rostro con 2 dientes dorsales
Pedúnculo de la anténula	Estilocerito sin setas; patrón de setas 8-4-0	Estilocerito con 2 setas; patrón de setas 6-3-4
Antena	Endópodo con 7 artejos, ultimo artejo sin setas	Endópodo con 8 artejos, ultimo artejo con 3 setas diminutas
Proceso molar de la mandíbula	6 dientes agudos	7 dientes agudos
Maxílula, patrón de setas de endópodo, endito superior e inferior	1-5-5	1-6-5
Maxila	Endópodo con 3 setas simples; exópodo con 18 setas plumosas; patrón de setas en enditos, 2-3-3	Endópodo con 3 setas simples; exópodo con 22 setas plumosas; patrón de setas en enditos, 3-2-2
Primer maxilípedo	Pedúnculo con 7 setas simples; exópodo con 4 artejos; endópodo con 3 artejos	Pedúnculo con 5 setas simples; exópodo con 3 artejos; endópodo con 3 artejos
Segundo maxilípedo	Protopodo con 3 setas simples; exópodo con 4 artejos, endópodo con 5 artejos	Protopodo con 2 setas plumosas; exópodo con 2 artejos; endópodo con 4 artejos
Tercer maxilípedo	Protopodo con 3 setas simples, exópodo con 3 artejos; endópodo con 5 artejos	Protopodo con 1 seta plumosa; exópodo con 3 artejos; endópodo con 5 artejos
Telson	Triangular	Rectangular
Urópodos	Exópodo con 8 setas plumosas	Exópodo con 16 setas plumosas

Cuadro 6. Diferencias morfológicas de la postlarva I entre *P. mexicanus* y *P. hobbsi*

	<i>P. mexicanus</i>	<i>P. hobbsi</i>
Pedúnculo de la anténula	Pedúnculo con 4 artejos; estilocerito sin setas; patrón de setas 8-2-1-0; flagelo interno con 4 artejos y flagelo externo con 3 artejos	Pedúnculo con 3 artejos; estilocerito con 2 setas; patrón de setas 6-4-4; Flagelo interno con 2 artejos y flagelo externo con 3 artejos
Antena	Endópodo con 14 artejos, ultimo artejo sin setas; exópodo con 15 setas plumosas	Endópodo con 10 artejos, ultimo artejo con 3 setas diminutas; exópodo con 18 setas plumosas
Proceso incisivo de la mandíbula	5 dientes agudos	3 dientes agudos
Maxílula, patrón de setas de endópodo, endito superior e inferior	1-5-6	1-6-6
Maxila	Endópodo con 2 setas simples; exópodo con 18 setas plumosas; patrón de setas en enditos, 2-3-3	Endópodo con 1 seta simple; exópodo con 27 setas plumosas; patrón de setas en enditos, 2-2-1-0
Primer maxilípedo	Exópodo con 4 artejos; endópodo con 4 artejos	Exópodo con 2 artejos; endópodo reducido y desnudo
Segundo maxilípedo	Exópodo con 5 artejos; endópodo con 5 artejos	Exópodo con 4 artejos; endópodo con 3 artejos, tercer artejo expandido distalmente
Tercer maxilípedo	Exópodo y endópodo con 5 artejos	Exópodo con 2 artejos reducidos; endópodo con 5 artejos
Primero y segundo pereiópodos	Exópodos segmentados y con setas plumosas	Exópodos reducidos
Telson	Margen distal ligeramente bilobulado con 12 setas plumosas	Margen distal continuo con 10 setas plumosas
Urópodos	Exópodo y endópodo bien desarrollados	Endópodo reducido

como lo ilustra Strenth (1976).

Dobkin (1971) considera que debido al desconocimiento de la variación normal entre los individuos de la misma especie, en la diferenciación de especies de *Palaemonetes* la utilización del patrón de setas de los apéndices de cada estadio larval debe tomarse con cautela. En otras especies de *Palaemonetes*, como *P. pugio* y *P. vulgaris*, las diferencias

morfológicas de sus larvas son muy leves; sin embargo, la distribución de los cromatóforos en la superficie ventral del abdomen puede servir para identificarlas (Broad, 1957). Aunque en este estudio no se consideró el patrón de distribución de cromatóforos de *P. mexicanus* y *P. hobbsi*, podría ser interesante examinar este carácter, pero implica observar organismos vivos o recién muertos. En el caso de

Cuadro 7. Diferencias morfológicas de la postlarva II entre *P. mexicanus* y *P. hobbsi*.

	<i>P. mexicanus</i>	<i>P. hobbsi</i>
Rostro	2 dientes dorsales	3 dientes dorsales
Pedúnculo de la anténula	Pedúnculo con 4 artejos; patrón de setas 8-2-2-0; flagelo interno y externo con 4 artejos	Pedúnculo con 3 artejos; patrón de setas 6-4-4; Flagelo interno con 2 artejos y flagelo externo con 3 artejos
Antena	Endópodo con 16 artejos, ultimo artejo con 3 setas diminutas	Endópodo con 12 artejos, ultimo artejo con 4 setas simples
Proceso incisivo de la mandíbula	3 dientes agudos	4 dientes agudos
Maxílula, patrón de setas de endópodo, endito superior e inferior	1-12-6	1-6-6
Maxila	Endópodo desnudo; exópodo con 21 setas plumosas; patrón de setas en enditos, 2-4-0	Endópodo desnudo; exópodo con 27 setas plumosas; patrón de setas en enditos, 2-2-0-0
Primer maxilípedo	Exópodo con 4 artejos; endópodo reducido	Exópodo con 2 artejos; endópodo notablemente reducido y desnudo
Segundo maxilípedo	Exópodo con 2 artejos; endópodo con 4 artejos	Exópodo no segmentado; endópodo con 4 artejos
Tercer maxilípedo	Exópodo con 3 artejos; endópodo con 6 artejos	Exópodo con 2 artejos reducidos; endópodo con 5 artejos
Telson	11 setas plumosas	10 setas plumosas
Relación de setas de Urópodos	Exópodo con 9 y endópodo con 10	Exópodo con 16 y endópodo con 7

P. cummingi y *P. paludosus*, la morfología larval es muy similar y la principal diferencia es la talla de sus larvas (Dobkin, 1971).

Agradecimientos

Gabino A. Rodríguez -Almaráz agradece al Fondo Sectorial SEMARNAT-CONACYT por apoyar económicamente este estudio a través del proyecto 2002-COI-0583, “Biosistemática y estado actual de la distribución ecológica-geográfica de los crustáceos decápodos de agua dulce del noreste de México y norte de Veracruz”. También se recibió apoyo complementario del Programa de Apoyo a la Investigación Científica y Tecnológica de la Universidad Autónoma de Nuevo León, durante 2004-2007. Rodolfo Muñiz-Martínez recibió una beca del CONACYT para realizar sus estudios de doctorado en la Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Alejandro Millán-Cervantes recibió una beca para concluir su tesis de licenciatura por parte de los Fondos Sectoriales SEMARNAT-CONACYT (Proyecto 0583).

Literatura citada

Álvarez, F., J. L. Villalobos y R. Robles. 2002. Abbreviated larval development of *Macrobrachium tuxtlaense* Villalobos and Álvarez, 1999, reared in the laboratory. Crustaceana

75:717-730.

- Anderson, G. 1985. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Gulf of Mexico) – Grass shrimp. U.S. Fish and Wildlife Service, Biological Report 82 (11.35) U.S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4, 19 p.
- Beck, J. T. y B. C. Cowell. 1976. Life history and ecology of the freshwater caridean shrimp, *Palaemonetes paludosus* (Gibbes). American Midland Naturalist 96:52-65.
- Broad, A. C. 1957. Larval development of *Palaemonetes pugio* Holthuis. Biological Bulletin 112:144-161.
- Broad, A. C. y J. H. Hubschman. 1963. The larval development of *Palaemonetes kadiakensis* M. J. Rathbun in the laboratory. Transactions of the American Microscopical Society 82:185-197.
- Cheper, N. J. 1992. *Palaemonetes kadiakensis* (Crustacea: Decapoda) in Oklahoma, 1982 and 1987. Proceedings of the Oklahoma Academy of Science 72:65.
- Corey, S. y D. M. Reid. 1991. Comparative fecundity of decapods crustacean I. The fecundity of thirty three species of nine families of caridean shrimps. Crustaceana 60:270-294.
- Dobkin, S. 1963. The larval development of *Palaemonetes paludosus* (Gibbes, 1850) (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. Crustaceana 6:41-61.
- Dobkin, S. 1971. The larval development of *Palaemonetes cummingi* Chace, 1954 (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. Crustaceana 20:285-297.
- Falciai, L. y E. Palmerini. 2002. Larval development of the freshwater shrimp, *Palaemonetes antennarius* (H. Milne Edwards, 1837) (Decapoda, Palaemonidae) reared in the laboratory. Crustaceana 74:1315-1333.
- Guerao, G. 1993. The larval development of freshwater prawns, *Palaemonetes zariquieyi* Sollaudo, 1939 (Decapoda,

- Palaemonidae) reared in the laboratory. *Crustaceana* 64:226-241.
- Hendrickx, M. E. 1995. Camarones *In* Guía FAO para la identificación de especies para fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. I. Plantas e invertebrados, W. Fischer, F. Krumpp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V. H. Niem (eds.). FAO, Roma. p. 415-537.
- Holthuis, L. B. 1952. The subfamily Palaemoninae, part II: a general revision of the Palaemonidae (Crustacea: Decapoda: Natantia) of the Americas. Allan Hancock Foundation Occasional Papers 12:396.
- Jalihal, D. R., K. N. Sankolli y S. Shenoy. 1993. Evolution of larval development patterns and the process of freshwaterization in the prawn genus *Macrobrachium* Bate, 1868 (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana* 65:365-376.
- Jayachandran, K. V. 2001. Palaemonid prawns: biodiversity, taxonomy, biology and management. Science, Enfield, New Hampshire, 624 p.
- Lowe, B. T. y A. J. Provenzano. 1990. Survival and reproduction of *Palaemonetes paludosus* (Gibbes, 1850) (Decapoda, Palaemonidae) in saline water. *Journal of Crustacean Biology* 10:639-647.
- Magalhães, C. e I. Walker. 1988. Larval development and ecological distribution of central Amazonian palaemonid shrimps (Decapoda: Caridea). *Crustaceana* 55:279-292.
- Meehan, O. L. 1936. Notes on the freshwater shrimp *Palaemonetes paludosa* (Gibbes). *Transactions of the American Microscopical Society* 55:433-441.
- Nazari, E. V., M. Rauh Müller y D. Ammar. 2000. Embryonic development of *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. *Crustaceana* 73:143-152.
- Pereira, G. A. y J. V. García. 1995. Larval development of *Macrobrachium reyesi* Pereira (Decapoda: Palaemonidae), with a discussion on the origin of abbreviated development in palaemonids. *Journal of Crustacean Biology* 15:117-133.
- Reinsel, K. A., P. S. Glas, J. R. Rayburn, M. K. Pritchard y W. S. Fisher. 2001. Effects of food availability on survival, growth, and reproduction of the grass shrimp *Palaemonetes pugio*: a laboratory study. *Marine Ecology Progress Series* 220:231-239.
- Rodríguez-Almaraz, G. A., J. A. González-Aguilar y R. Mendoza-Alfaro. 1997. Biological and ecological notes of *Palaemonetes suttkusi* (Crustacea: Palaemonidae) from Cuatro Cienegas basin, Coahuila, México. *The Southwestern Naturalist* 42:501-503.
- Rodríguez-Almaraz, G. A. y R. Muñiz-Martínez. 2008. Conocimiento de los acociles y langostinos del noreste de México: amenazas y propuestas de conservación. *In* Crustáceos de México: estado actual de su conocimiento, F. Álvarez y G. A. Rodríguez-Almaraz (eds.). Dirección de Publicaciones, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey p. 167-206.
- Rodríguez, F., F. J. Barroso y M. D. Galindo. 1993. Estudio biométrico y morfológico de los huevos de *Palaemonetes varians* Leach de dos localidades del suroeste español. *Limnetica* 9:67-72.
- Sollaard, E. 1923. Le développement larvaire des Palaemoninae. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique* 57:509-603.
- Strenth, N. E. 1976. A review of the systematics and zoogeography of the freshwater species of *Palaemonetes* Heller of North America (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology* 228:1-28.
- Strenth, N. E. 1991. The significance of the larval development of *Palaemonetes antrorum* Benedict (Crustacea: Decapoda) on the origin of subterranean palaemonids. *Stygologia* 6:149-153.
- Strenth, N. E. 1994. A new species of *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from northeastern Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 107:291-295.
- Strenth, N. E., J. D. Norton y G. Longley. 1988. The larval development of the subterranean shrimp *Palaemonetes antrorum* Benedict (Decapoda, Palaemonidae) from central Texas. *Stygologia* 4:363-370.
- Welsh, B. L. 1975. The role of grass shrimp, *Palaemonetes pugio*, in a coastal marsh ecosystem. *Ecology* 56:513-530.