



Universidad Nacional de La Plata



Facultad de Ciencias Naturales y Museo

Tesis de Doctorado para obtener el título de:
DOCTOR EN CIENCIAS NATURALES

**Título: REVISIÓN DE LA VARIABILIDAD MORFOLÓGICA
INTRAPOBLACIONAL E INTERPOBLACIONAL MEDIANTE
MÉTODOS DE ANÁLISIS CUANTITATIVOS DE LA FORMA.
ESPECIES DEL GÉNERO *AEGLA* LEACH (CRUSTACEA,
DECAPODA, ANOMURA) DE LA ARGENTINA**

Alumno: Lic. Federico Giri

Director: Dra. Estela C. Lopretto

Año: 2009

Dedicatoria

A Paloma, Dante y Vero

A Mario y Moni

A Carla, Willy y Tomás

A Pablo

A mis amigos

A Mariano

A Anna

A Franca y a Lorenzo

A Marco

Y, a las palabras que me inspiran...

Agradecimientos

A Verónica Williner

A Pablo Collins

A Estela Lopretto

A Juna Cesar Paggi

A Fernando, Florencia, Julieta y Paz

Especialmente a Anna Loy que me guió en mis inicios en la morfometría geométrica y lo continúa haciendo.

A Marco Corti que a pesar de haber tenido un contacto fugaz, me sigue inspirando

A las personas que trabajan en el INALI que de una manera u otra aportaron a la realización de esta tesis

A Leandro Monteiro, James Rohlf, Andrea Cardini, Ivan Pérez y a Georgina Bond-Buckup

A todos los que aportan a la lista de morfometría geométrica

Al Dr. Alejandro Tablado del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", al Dr. Cristian Ituarte y a la Dra. Inés I. César del Museo de La Plata, al Lic. Carlos Virasoro del Museo de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino", a la Lic. Marcela Peralta de la Fundación Miguel Lillo, a Gustavo Sola de la Dirección de Recursos Naturales Renovables de Mendoza, A la delegación de Parques Nacionales de Bariloche, a Cristian Debonis a Natalia König a María Victoria Torres y a las demás personas que colaboraron con el material de estudio de este trabajo

Y, a todos aquellos que aportaron a este trabajo y a mi formación que no tengo presente en este momento...

Índice

Resumen en español	1
Resumen en inglés	5
Introducción	9
Materiales y métodos	
Origen del material de estudio	18
Material de museos y recolección propia	18
Descripción de los sitios de muestreo	22
Obtención de imágenes y selección de <i>landmarks</i>	25
Fotografías digitales	25
Selección de caracteres o <i>landmarks</i>	27
Análisis de la forma	28
Morfometría geométrica	28
Análisis intra-interespecíficos	30
Biometría	32
Análisis estadístico	33
Análisis intraespecíficos	34
<i>Aegla platensis</i>	34
<i>Aegla scamosa</i>	39
<i>Aegla uruguayana</i>	43
<i>Aegla riolimayana</i>	47
Análisis interespecíficos	51
Análisis del quinto pereiópodo del macho	54
Resultados	
Análisis intraespecíficos	55
<i>Aegla platensis</i>	55
<i>Aegla scamosa</i>	78
<i>Aegla uruguayana</i>	91
<i>Aegla riolimayana</i>	103
Análisis interespecíficos	118
Análisis del quinto pereiópodo del macho	125
Discusión	
Análisis intraespecíficos por especie	128
<i>Aegla platensis</i>	128
<i>Aegla scamosa</i>	132
<i>Aegla uruguayana</i>	135
<i>Aegla riolimayana</i>	138
Análisis intraespecíficos generales	141
Análisis interespecíficos	146
Análisis del quinto pereiópodo del macho	154
Morfometría geométrica <i>versus</i> biometría	155
Conclusiones	156
Bibliografía citada	157
Apéndices	176

Resumen en español

Las especies de la familia Aeglidae habitan ambientes dulceacuícolas (ríos, lagos, arroyos, lagunas, cavernas) siendo su área de distribución la comprendida por Bolivia, Paraguay, Chile, Brasil, Uruguay y Argentina. En los últimos veinte años se han descrito cerca de 30 entidades nuevas, cuestionándose la representatividad de los caracteres taxonómicos utilizados. Las especies seleccionadas en el presente estudio son *Aegla uruguayana*, *A. platensis* -de gran dispersión en nuestro país-, *A. scamosa* y *A. riolimayana*, ambas recluidas a la zona de la cordillera de los Andes.

El estudio de la morfología se remonta a los inicios de la biología, cuando se comenzó a observar, clasificar y separar los organismos principalmente por su forma. A principios del siglo pasado D'Arcy W. Thompson sugirió una aproximación al análisis de las formas utilizando "grillas de transformación"; de esta manera, cada animal es la imagen de otro a partir de ciertos procesos de deformación. Más tarde los estudios de Thompson inspiraron el surgimiento de la morfometría geométrica. Ésta combinó la geometría, la estadística y la biología, en la que los métodos tradicionales basados en distancias y medidas fueron reemplazados por métodos geométricos. Estos métodos consisten en capturar la forma usando coordenadas cartesianas luego de eliminar cuestiones ajenas a ella. Lo que se busca analizar mediante esta técnica es la forma de los objetos discriminada del tamaño. Así, se entiende por forma "a toda la información geométrica que se conserva cuando los efectos de localización, escala y rotación son removidos de un objeto". El campo de la morfometría geométrica toma en cuenta las relaciones espaciales entre las variables medidas. Recientemente se desarrolló un método basado en "*thin-plate splines*", que permite el desarrollo de una grilla de transformación que mapea la configuración de los puntos homólogos (*landmarks*) de un organismo sobre otro. La morfometría geométrica analiza las formas a partir de imágenes digitalizadas. Los objetos se comparan entre sí considerando las configuraciones de *landmarks*, es decir, todos los puntos que -en cada caso- determinan y representan la forma de un objeto.

Con relación a la morfología de los aéglidos se presentan grandes controversias debido a su variabilidad intraespecífica, por lo que el propósito del presente trabajo es analizar la variabilidad morfológica intrapoblacional e interpoblacional de las especies mencionadas mediante la utilización de nuevas metodologías aplicadas al estudio del tamaño y la forma considerando principalmente los grupos con rostro "pacífico" y con rostro "atlántico".

Los cangrejos estudiados provienen de diversas campañas realizadas en diferentes regiones del país y de colecciones de museos y otras instituciones. En primer lugar se obtuvieron las imágenes digitales de cada ejemplar. Los *landmarks* utilizados en este estudio correspondieron al tipo I, II y/o III. Luego se llevó a cabo el análisis de las formas mediante la utilización de programas informáticos, principalmente de la serie TPS. La selección de los *landmarks* fue diferente para cada especie, de manera que se exploraron y utilizaron distintas configuraciones de *landmarks* y *semilandmarks*. Como parte de esta exploración se desarrolló un proceso de simetrización, considerando que el cefalotórax de *Aegla* se consideraría con simetría objeto. La sobreposición de las configuraciones medias se realizó mediante el método de GPA. Para cada análisis se llevó a cabo una ordenación exploratoria, utilizando un análisis de deformaciones relativas (*tpsRelw*) y variando los valores de alfa a fin de indagar cómo es el aporte de las variaciones de forma. Para analizar la influencia del tamaño sobre la forma (alometría) entre los individuos de diferentes tallas, los datos fueron testeados mediante el *tpsReg* utilizando una regresión entre las variables de forma y el valor del centroide. Se compararon las formas de los ejemplares en cada sitio de procedencia, indagando las probables diferencias de forma a nivel sexual, poblacional y ambiental. De la misma manera se procedió, finalmente, al análisis de las formas del rostro y de diferentes partes del cefalotórax entre las cuatro especies en estudio. En todas las especies se estudió el dimorfismo sexual y se compararon las poblaciones en relación con el tamaño y la forma. Los análisis estadísticos realizados fueron test t de Student, ANOVA, Kruskal-Wallis, MANOVA, MANCOVA, análisis discriminante, análisis de similaridad-disimilaridad. También se realizaron análisis de 2B-PLS mediante el programa *tpsPLS*, de manera exploratoria a fin de poner a prueba el proceso de simetrización y en relación con el estudio de las formas y las variables ambientales. Se realizaron análisis biométricos a partir de datos obtenidos de la bibliografía, analizándose las variables: largo del cefalotórax (LC), ancho del cefalotórax (AC), rostro (R) y frente (F). De la misma fuente se obtuvieron las relaciones AC/F y LC/R, en tanto las AC/R, LC/F y LC/AC resultaron originales. Los análisis realizados fueron de ANOVA, test t de Student y se correlacionaron algunas variables (correlación simple). Se realizaron correlaciones de Pearson y de Spearman a fin de estudiar la relación de las variables en el crecimiento.

En *Aegla platensis* los sexos no difirieron en la talla y sí en la forma del cefalotórax. Las variaciones mayores de forma entre machos y hembras correspondieron principalmente al ancho de la región posterior del cefalotórax (el vértice posterior del cefalotórax y la unión entre la línea branquial y la parte posterior de la *línea aeglica*

lateralis), siendo más ancha en las hembras ovígeras. Los análisis realizados con diferentes valores de alfa revelaron que el dimorfismo sexual estaría determinado por las variaciones de forma de mayor escala espacial, mientras que las variaciones entre poblaciones se explicaron por las variaciones de forma de menor escala espacial. Se observó alometría.

En *Aegla scamosa* el cefalotórax fue representado satisfactoriamente por 23 *landmarks*, configuración obtenida de una de 31 *landmarks*. Poblacionalmente y en el análisis total, no se observaron diferencias de talla entre los sexos. Con relación a la forma sí hubo diferencias significativas entre machos y hembras. Se observó alometría total y analizada por sexo. Las poblaciones se diferenciaron significativamente en tamaño y forma. Los análisis biométricos revelaron dimorfismo sexual en el rostro, la frente y las relaciones LC/R y AC/R.

En *Aegla uruguayana* la hipótesis acerca de la simetrización sobre el cefalotórax fue corroborada. La talla de los cangrejos en las poblaciones estudiadas fue similar entre machos y hembras, excepto en las poblaciones de Areco, Colón (A° Urquiza) y Federación. Analizando machos y hembras en forma conjunta, se observaron diferencias estadísticamente significativas. La forma de los sexos difirió estadísticamente, aunque no en el análisis visual de deformaciones relativas, siendo en los machos el ancho máximo menor a las hembras; éstas presentan un rostro más largo y una frente más angosta que los machos. Las formas de los individuos de poblaciones cercanas geográficamente se asemejan, agrupándose las poblaciones por subcuenca -río Paraná, Río de la Plata y río Uruguay- en forma independiente. Respecto de las variables ambientales, la forma se relacionó también por la pertenencia a las subcuencas en el eje 1 y a las poblaciones en el eje 2.

En *Aegla riolimayana* la relación entre la forma de machos y hembras dependió de las configuraciones exploradas (14L, 15L y 16L). Las hembras presentaron un rostro más largo y un cefalotórax más ancho que los machos, principalmente en la región posterior. Los machos presentan una frente más ancha mientras que el seno orbital es más profundo en relación con el extremo de la espina ánterolateral en los machos. Además se observaron diferencias significativas en la talla, siendo los machos más grandes. Los sexos se estudiaron separadamente, no observándose diferencias de forma y tamaño entre las hembras de diferentes poblaciones, ni influencia del tamaño en la forma. En cambio sí se observaron diferencias de forma y talla entre machos, así como alometría. Entre los machos la forma también difirió, de acuerdo al ambiente, entre los ejemplares de río y de lago. Las diferencias en la talla de los cangrejos fueron significativas en LC, AC, R y F entre machos y hembras.

Los análisis de las cuatro especies presentaron diferencias significativas en la talla del cefalotórax y en la forma del rostro, así como también se diferenciaron claramente las especies de rostro “atlántico” de las de rostro “pacífico”. Las configuraciones de *landmarks* comparadas, representando el cefalotórax, mostraron relaciones de forma particulares, observándose distinto grado de diferenciación entre las especies dependiendo de la zona analizada. Además, se observó que la integración morfológica dependió de la región del caparazón estudiada.

El estudio de la coxa reveló similitud entre las especies “atlánticas” diferenciándose significativamente de las especies “pacíficas”. Las diferencias de forma más importantes fueron observadas en la base del tubo sexual y en la expansión cordiforme.

Finalmente se observó que existe dimorfismo sexual en las especies estudiadas; hubo variaciones de tamaño entre poblaciones, ya sea formando patrones clinales en ciertos casos (*A. riolimayana*) o aleatorios en otros (*A. platensis*); que habría una adaptación al ambiente en relación con la talla, pero la forma del cefalotórax no estaría relacionada adaptativamente con el ambiente, al menos con relación a las características estudiadas, por lo que la forma del cefalotórax en aeglidos no sería una estructura adaptativa, sino coaptativa y modular. En particular podría verse una relación, asociando la forma del cefalotórax al ambiente, en ejemplares de *A. riolimayana* de río y lago que podría ser adaptativa.

Resumen en inglés

Species of family Aeglidae inhabit freshwater environments and its area of distribution includes Bolivia, Paraguay, Chile, Brazil, Uruguay and Argentina. In the last twenty years there have been described near 30 new species, but the representation of the taxonomical characters used have been put into question. In this study the selected species are *Aegla uruguayana*, *A. platensis* -of great dispersion in our country-, *A. scamosa* and *A. riolimayana*, both imprisoned to the zone of the Andes' mountain chain.

The study of the morphology goes back to the beginnings of the biology when organisms were begun to be observed, classified and separated principally by their shape. At the beginning of last century, D'Arcy W. Thompson suggested an approximation for the analysis of shapes using 'grids of transformation'; in this sense, each animal would be the image of another one from certain processes of deformation. Afterwards, Thompson's studies inspired the emergence of the geometric morphometrics. This technique combined the geometry, the statistics and the biology, allowing the traditional methods based on distances and measures were replaced by geometric approaches. These methods capture the shape using Cartesian coordinates after eliminating foreign aspects. This technology seeks to analyze the shape of objects discriminated from the size of them. This way, the shape is understood as 'all geometric information that remains when the effects of location, scale and rotation are removed of a certain object.' The field of the geometric morphometrics is focused on the spatial relations among measured variables. Recently, a method was developed based in 'thin-plate splines' that allows the development of a cricquet of transformation that draws the configuration of homologous points (landmarks) of an organism over another one. The geometric morphometrics analyzes the shape derived from digitized images. Objects are compared between them considering the configurations of landmarks, that is, all the points that, in each case, determine and represent the shape of an object.

There are big controversies in relation to the morphology of aeglids due to its intraspecific variability, for what the intention of the present work is analyzing the intra- and interpopulation morphological variability of the mentioned species by means of the utilization of new methodologies applied to the study of the size and the shape considering principally the groups with 'Pacific' and 'Atlantic' rostrum.

The crabs here studied belong to diverse campaigns made at different regions of the country and from collections of museums and other institutions. First, digital images of each specimen were obtained. The landmarks used in this study fitted to the type I, II y/o III. Then, the analysis of the shape was carried out by the utilization of computer

programs, principally using the series TPS. The selection of the landmarks was different for each species, so that different configurations of landmarks and semilandmarks were explored and used. Part of this exploration was focused on a development of a symmetrization process, since *Aegla*'s cephalothorax would be considered with object symmetry. The superposition of the average configurations was carried out using GPA's method. For each analysis, an exploratory arrangement was conducted considering an approach of relative deformations (tpsRelw) and changing the values of alpha in order to investigate the contribution of the shape variations. To analyze the influence of the size on the shape (allometry) among individuals of different heights, data were test by tpsReg using a regression between the variables of shape and the centroide value. Shapes of the specimens from each site of origin were compared, searching for possible differences of shape in a sexual, population and in an environmental level. In the same way, finally it was conducted the analysis of shapes of rostrum and of different parts of the cephalothorax among the four species in study. In all the species, sexual dimorphism was studied and population size and shape were compared. Statistical methods used in this study were t' Student test, ANOVA, Kruskal-Wallis, MANOVA, MANCOVA, discriminant analysis, similarity-dissimilarity analysis. Analysis of 2B-PLS were also made in an exploratory way using the tpsPLS program in order to test the process of symmetrization and in relation to the study of shapes and the environmental variables. Biometric analyses were conducted from information of bibliography and analyzing the next variables: cephalothorax length (LC), cephalothorax width (AC), rostrum (R) and front (F). From the same bibliographic source the relations AC/F and CL/R, were obtained, while the AC/R, CL/F and CL/AC relations were originals. Tests of ANOVA and t' Student was developed and some variables were correlated (simple correlation). Correlations of Pearson and Spearman were considered in order to study the relation of the variables on the growth.

In *Aegla platensis* the sexes did not differ in height but did in the shape of cephalothorax. The major variations of shape between males and females were based principally in the width of the posterior region of the cephalothorax (the posterior union of the cephalothorax and the link between the branchial line and the posterior part of the *linea aeglica lateralis*) being wider in the reproductive females. The analyses with different values of alpha revealed that the sexual dimorphism would be determined by the variations in shape of greater spatial scale, whereas the variations among populations would be explained by the variations in shape of minor spatial scale. Allometry was observed.

In *Aegla scamosa* the cephalothorax was represented by 23 landmarks with satisfaction, configuration obtained of one of 31 landmarks. Neither in the population analysis nor in the complete analysis were observed differences in height between the sexes. In relation to the shape, there were significant differences between males and females. Total allometry was noted as well as when it was analyzed by sex. The populations differ significantly in size and shape. Biometric analyses revealed sexual dimorphism in the rostrum, the forehead and the relations LC/R and AC/R.

In *Aegla uruguayana* the hypothesis concerning the symmetrization of the cephalothorax was corroborated. The size of the crabs in the studied populations was similar between males and females except for the populations of Areco, Colón (Urquiza stream) and Federación. Considering males and females together, there were statistically significant differences. The shape of the sexes differed statistically, although not in the relative deformations visual analysis which it showed that the maximum width of males was smaller than that of females; these ones present a longer rostrum and a narrower forehead than males. The shapes of specimens living in geographically close populations are similar, forming groups according to sub-basins, Paraná River, de la Plata River and Uruguay River, independently. With respect to the environmental variables the shape was also related for its belonging to the sub-basins in the axis 1 and to the populations in the axis 2.

In *Aegla riolimayana* the relationship between males and females shape's depended on the configurations explored (14L, 15L and 16L). Females presented a longer rostrum and a broader cephalothorax than males, principally in the posterior region. Males present a broader forehead whereas the orbital sinus is deeper in relation to the extreme of the anterolateral spine in males. Additionally, significant differences in size were noted being males the biggest ones. Sexes were studied independently with no differences in shape or size among females from different populations, or influence of the size on the shape. On the contrary, there were differences in shape and size among males, as well as allometry. Among males, shape also differed according to the environment, between the river and the lake specimens. Differences in size of the crabs were significant in LC, AC, R and F, between males and females.

Analyses of the four species showed significant differences respecting the size of the cephalothorax and in shape of the rostrum, as well as the species of 'Atlantic' rostrum differed clearly from those of 'Pacific' rostrum ones. The compared configurations of landmarks of the cephalothorax presented particular relations of shape and different degree of differentiation was observed among species depending on the

zone under analyses. In addition, the morphologic integration was observed to be dependent on the region of the shell under study.

The study of the coxa revealed similarity among the 'Atlantic' species differing significantly from the 'Pacific' ones. The most important differences in shape were observed in the basis of the sexual pipe and in the 'cordiform expansion.'

Finally, it was noted that sexual dimorphism exists among the species under study; there are variations of size among populations, forming clinal patterns in certain cases (*A. riolimayana*) or random ones in others (*A. platensis*); that there would be an adjustment to the environment in relation to the size, but the shape of the cephalothorax would not be related to the environment, at least not in relation to the characteristics here considered; so the shape of the cephalothorax in aeglids would not be an adaptative structure but a coaptative and modular one. In particular, could be a relationship, between cephalothorax shape and environment, in specimens of *A. riolimayana* from rivers and lakes that could be adaptive.

Introducción

“Los aéglicos son únicos ecológicamente, por ser la única familia de anomuros de ambientes dulceacuícolas, biogeográficamente, por ser endémicos de sitios templados de Sudamérica y, morfológicamente, porque poseen caracteres particulares en el cefalotórax y las branquias” (Martin & Abele 1986).

Por otra parte, “la dificultad de separar con claridad las entidades específicas...” (Ringuelet 1948a) confieren a la familia Aeglidae Dana, 1952 las características de un grupo muy particular de crustáceos decápodos para el estudio de las formas.

Estos cangrejos habitan ambientes dulceacuícolas (ríos, lagos, arroyos, lagunas, cavernas) siendo su área de distribución Bolivia, Paraguay, Chile, Brasil, Uruguay y Argentina (Schmitt 1942, Martin & Abele 1988, Bond-Buckup & Buckup 1994).

La familia Aeglidae (superfamilia Galattheoidea) presenta un único género (*Aegla*) que incluye, aproximadamente, 63 especies y subespecies, cuyas relaciones sistemáticas y filogenéticas todavía permanecen poco claras (Martín & Abele 1986, Pérez-Losada *et al.* 2004, Bond-Buckup *et al.* 2008) debido a que se continúan describiendo entidades nuevas. Pérez-Losada *et al.* (2002a) han propuesto la creación de una superfamilia Aegloidea partiendo del análisis de nucleótidos del gen ribosomal 18S, mostrando separación de esta familia de las del resto de la superfamilia Galattheoidea. Además, los análisis filogenéticos moleculares dentro de la familia plantean diversos caminos para definir las especies originales y la ubicación del grupo (Pérez-Losada *et al.* 2004).

En los últimos veinte años se han descrito cerca de 30 especies nuevas, cuestionándose la representatividad de los caracteres taxonómicos utilizados (Schuldt *et al.* 1988, Pérez-Losada *et al.* 2002a, b, Jara *et al.* 2003). Por otra parte, D'Amato & Corach (1997a) demostraron, a partir de análisis de secuencias de ADN, que las especies de esta familia sufrieron una especiación reciente.

En Argentina se encuentran unas 15 especies de aéglicos, de las cuales *Aegla jujuyana*, *A. humahuaca*, *A. intercalata*, *A. sanlorenzo*, *A. scamosa*, *A. neuquensis*, *A. singularis* y *A. ringueleti* son exclusivas de la fauna de agua dulce de nuestro país. Mientras que la mayoría de las especies de esta familia se caracterizan por ser endémicas -incluso propias de una sola localidad, como *A. ringueleti* de Cachi, en la provincia de Salta-, sólo algunas de ellas presentan una distribución más amplia, siendo *A. uruguayana*, *A. platensis* y *A. neuquensis* las de mayor dispersión.

En cuanto al origen del grupo, los primeros registros datan de sedimentos marinos en México -con la especie fósil *Protaegla minuscula* del Albiano medio o superior (110 m.a. aproximadamente)- y en Nueva Zelanda, correspondiente a la especie fósil *Haumuriaegla glaessneri* del Haumuriano del Cretácico Superior, Maastrichtiano (70 m.a. aproximadamente). Además, se hallaron pinzas de un organismo ancestral marino de *Aegla* en la formación Miraflores en el Cretácico Superior (97,5 - 74,5 m.a.) de Bolivia (Feldmann 1984, 1986, Feldmann *et al.* 1998).

Al considerar el origen de este grupo se presentan varias hipótesis. Ortmann (1902) sugirió que sería a partir del océano Pacífico por las costas chilenas y que la dispersión se debió a las glaciaciones o por conexiones entre los cuerpos de agua, "continentalización" que se habría dado cuando la cordillera aún no había surgido. Para proponer su hipótesis, este autor comparó la distribución de *Aegla sp.* con la de *Parastacus sp.* ("langostas" de agua dulce) sugiriendo que, como la distribución de ambos grupos es similar, tendrían luego una historia común. Schmitt (1942) propuso que los ancestros de *Aegla* estarían relacionados a *A. jujuyana* -o a una especie cercana a ésta- y que a partir de dicha especie se formaron dos grupos. El de rostro "atlántico" (cuya característica principal es un rostro prominente y más ornamentado), se habría extendido por la cuenca paranaense, más allá de las nacientes del río Uruguay en Rio Grande do Sul, Brasil. Las *Aegla* de rostro "pacífico" (caracterizadas por un rostro romo, más redondeado) se habrían extendido hacia el oeste hasta los Andes y Chile, y hacia el este hasta la Serra do Mar en Brasil. Por otra parte, Ringuelet (1949a) sugirió que la aparición de un ancestro cercano a *A. uruguayana* en el Río de la Plata -caracterizado por un rostro largo y senos extraorbitales anchos, con carena filosa y ornamentaciones- podría ser el origen de los aéglicos. Así, las formas más antiguas serían *A. uruguayana*, *A. platensis*, *A. singularis* y *A. parana*, incorporando más tarde a *A. neuquensis* y constituyendo el denominado grupo "*platensis*" (Lopretto 1980). Las tendencias -en oposición a Schmitt- serían de especies más ornamentadas a menos ornamentadas. Esta hipótesis fue sustentada por análisis biogeográficos realizados por Morrone & Lopretto (1994). Las especulaciones fueron hechas en ausencia de fósiles, lo que es importante destacar, ya que al encontrarse la evidencia fósil (Feldmann 1984), la hipótesis de Ortmann pareciera la más coincidente con ésta, pero por una cuestión distinta a la distribución geográfica, puesto que el fósil -fuertemente ornamentado- es similar a las especies del Pacífico. La llegada a América del Sur posiblemente tuvo lugar a través de una larva durante el Oligoceno (37 m.a.). De todas maneras, la colonización de *Aegla* en el continente americano presenta aún interrogantes. Recientemente Pérez-Losada *et al.* (2004), a partir de análisis

moleculares, dieron apoyo a la hipótesis de la ingresión por las costas del océano Pacífico -a través de Chile-, siendo *A. papudo* la especie más antigua y la posible conexión con la *Aegla* ancestral. Esta idea estaría soportada, además, por estudios realizados sobre los paleo-cauces así como la geomorfología de la región sur de América del Sur, a partir de los cuales se hipotetiza que la radiación de los aéglicos ocurrió a partir de la segunda ingresión marina (hace 60 m.a. aproximadamente). A pesar de los resultados obtenidos, en el estudio de los aéglicos todavía no está claro cuál fue la historia evolutiva y cuáles fueron los “camino” que siguieron estos cangrejos hasta alcanzar su distribución actual. Pérez-Losada *et al.* (2004) sugieren que, debido a la falta de “coherencia biogeográfica local” de sus resultados, los modelos de radiación de los grupos han ocurrido previamente a los modelos hidrográficos actuales.

En cuanto a los aspectos taxonómicos, biogeográficos y biológicos referentes a *Aegla* se registran cuantiosos estudios (Mouchet 1932, Schmitt 1942, Ringuelet 1948a, b, 1949a, b, c, 1959, 1960, Williamson & Martínez-Fontes 1955, Bahamonde & López 1961, Burns 1972, Lopretto 1977, 1978a, 1980, Rodrigues & Hebling 1978, Ringuelet & Lopretto 1980, Martin & Abele 1986, 1988, Martin & Felgenhauer 1986, Bisbal 1987, Morrone 1996, 1999, Morrone & Lopretto 1994, 1995, Bond-Buckup & Buckup 2000, Tudge 2003, Pérez-Losada *et al.* 2004, Bond-Buckup *et al.* 2008). Además, numerosos autores han realizado estudios morfológicos y/o biométricos de los aéglicos (Schmitt 1942, Vaz-Ferreira *et al.* 1945, Ringuelet 1948a, b, 1949a, b, c, 1960, 1961, Williamson & Martínez-Fontes 1955, Lopretto 1977, 1978a, b, 1979, 1980, 1981a, b, Hobbs 1979, Jara 1980, 1986, Jara & López 1981, Schuldt *et al.* 1988, Martin 1984, Martin & Abele 1988, Bond-Buckup & Buckup 1994). Sin embargo, no se han realizado estudios más complejos empleando las técnicas de morfometría geométrica aquí presentadas, a excepción de los realizados recientemente por Giri *et al.* (2002), Giri & Collins (2004) y Giri & Loy (2008), los que podrían ser considerados como una aproximación preliminar a lo que es el tema central de este trabajo.

Con relación a la morfología de los aéglicos se presentan grandes controversias debido a su variabilidad intraespecífica (Schuldt *et al.* 1988). Wierzejski (1897) considera que existen escasas diferencias interespecíficas entre las formas de Argentina, Chile y Brasil. Ringuelet (1948a) plantea que son los machos adultos los ejemplares que mejor presentan los caracteres taxonómicos utilizados para describir las especies. Así, la variabilidad de los aéglicos, tanto intraespecífica como interespecífica, hace que el estudio de la morfología del grupo permita una mejor aproximación a la interpretación de las relaciones entre poblaciones y entre especies, además de aportar

a la dilucidación de la radiación adaptativa pasada y a los fenómenos de dispersión actuales.

Martin & Abele (1988) destacan algunas particularidades y diferencias entre los aéglicos y el resto de los representantes de la superfamilia Galattheoidea. Entre ellas, la presencia de la cresta palmar en los quelípedos, la presencia de suturas en el caparazón características de los aéglicos, la ausencia de apéndices abdominales en los machos -aspecto que modifica la transferencia espermática- y la presencia de tricobranquias, siendo que los galateidos presentan filobranquias.

Con relación a estudios morfológicos y sistemáticos, Lopretto (1978a, b, 1979, 1980, 1981a) ha realizado diversos aportes analizando los apéndices implicados en la reproducción. Estos trabajos muestran relaciones entre distintas especies de la familia Aeglidae a través de una característica innovadora que no había sido utilizada anteriormente. El análisis miológico y anatómico del quinto par de pereopodos contribuye con evidencia a las ideas aportadas por Ringuelet y modela las relaciones filogenéticas de este grupo, estableciendo la presencia del grupo "*platensis*" que relaciona especies del norte y del sur de nuestro país.

Otro abordaje al conocimiento de la biología de los aéglicos son los estudios de talla de madurez sexual en *A. uruguayana* de acuerdo a características morfológicas, histológicas y funcionales realizados por Viau *et al.* (2006). Los análisis dieron como resultado que la madurez sexual morfológica en las hembras tiene lugar a los 11,5 mm de longitud del cefalotórax, utilizando el ancho del abdomen como carácter reproductivo. La madurez histológica de las gónadas fue observada en hembras de entre 15 y 17 mm de longitud del caparazón. En los machos, la quela izquierda fue la que se determinó como carácter reproductivo secundario, registrándose el cambio en el crecimiento en 15,4 mm de largo de caparazón, en tanto en el tubo sexual este cambio ocurrió entre los 14 y 16 mm de largo de caparazón. La maduración testicular fue señalada en ejemplares de largo de caparazón entre 17 y 19 mm. En esta especie, la madurez morfométrica se observaría antes que la funcional (Viau *et al.* 2006).

Respecto a las condiciones ambientales, hay diferencia en cuanto a los resultados obtenidos. De acuerdo con algunos estudios (Bahamonte & López 1961, López 1965, Rodrigues & Hebling 1978, Bueno *et al.* 2000, Swiech-Ayoub & Masunari 2001a), esta familia se encuentra en ambientes con altas concentraciones de oxígeno disuelto en agua y temperaturas relativamente bajas.

Las mayores contribuciones al conocimiento de la taxonomía, la ecología y la biología sobre la familia Aeglidae fueron realizadas sobre especies de la fauna brasileña y chilena (Buckup & Rossi 1977, Jara 1977, 1980, 1982, 1986, 1989, 1994,

Jara & López 1981, Bond-Buckup *et al.* 1996, 1999, Bueno & Bond-Buckup 1996, 2000, 2004, Jara & Palacios 1999, Bueno *et al.* 2000, Sperb *et al.* 2000, Oliveira *et al.* 2001, Swiech-Ayoub & Masunari 2001a, b, Noro & Buckup 2002, Castro-Souza & Bond-Buckup 2003, 2004, Fransozo *et al.* 2003, Lizardo-Daudt & Bond-Buckup 2003, Delevati-Colpo *et al.* 2005, Ferreira *et al.* 2005, Boos *et al.* 2006, Bond-Buckup *et al.* 2008).

Las formas de los seres vivos son determinísticas en un sentido amplio (establecidas por el plan básico, código genético, genotipo, etc.), pero no en un sentido estricto (influenciado por el azar, el ambiente y las interacciones) (Thom 1997).

El estudio de la morfología se remonta a los inicios de la biología, cuando se comenzó a observar, clasificar y separar los organismos principalmente por su forma. Con posterioridad, fue fundamentalmente el análisis de las formas el que permitió relacionar las respuestas de ajuste de individuos y poblaciones a las presiones selectivas del ambiente y sus divergencias -o convergencias- a nivel de especies y taxones de mayor jerarquía (Mayr & Ashlock 1991, Minelli 1993).

A lo largo de la historia de la biología han surgido diferentes perspectivas en el análisis de las formas tales como la morfología funcional (Bock 1999) y la morfología biométrica (Huxley 1932, Medawar 1945, Tessier 1960). Posteriormente se han incorporado otras que, gracias a las modernas herramientas de cómputo, avanzan más aún en los aspectos cuantitativos tales como la morfología estructural (Seilacher 1970), la morfometría geométrica (Hood 2000, Monteiro 2000) y la morfología teórica (Mcghee 1999).

Todas las metodologías biométricas tienen como base la información obtenida a partir de las características mensurables (discretas o continuas) de los ejemplares en estudio y tales medidas, o sus relaciones, son luego utilizadas para el estudio e interpretación de las formas, desde la simple representación gráfica de los resultados a los análisis estadísticos de mayor grado de complejidad tales como los multivariados.

Por otro lado, a principios del siglo pasado D'Arcy W. Thompson (1917) (Figura 1.1), sugirió una aproximación al análisis de las formas utilizando "grillas de transformación". Thompson intentó explicar y demostrar que la matemática y la física cumplen un rol importante en el crecimiento y la forma de los seres vivos (Witkowski 1998). De esta manera, cada animal es la imagen de otro a partir de ciertos procesos de deformación. Más tarde los estudios de Thompson inspiraron la morfometría geométrica.

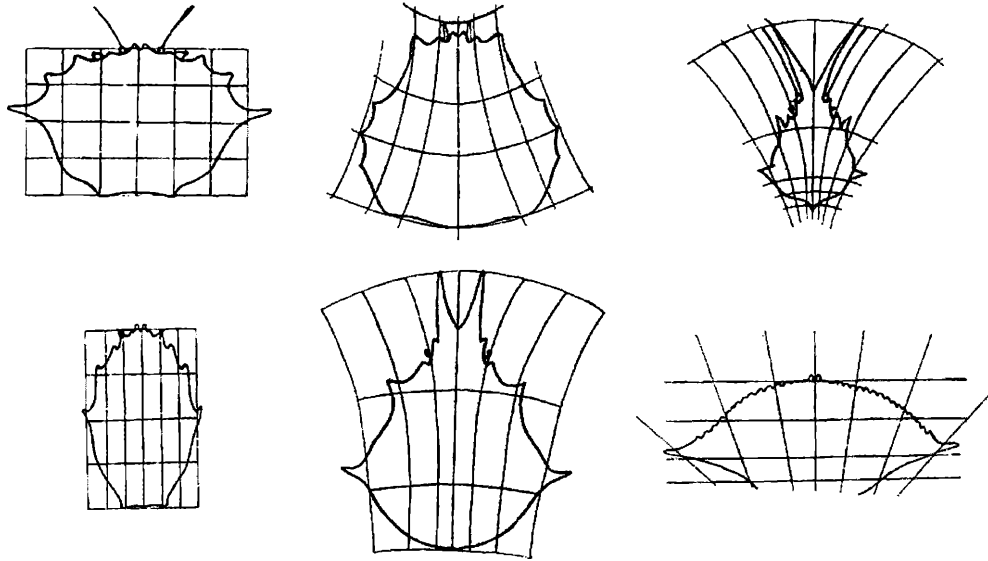


Figura 1.1. Diferencias de forma en los caparazones de diferentes especies de cangrejos según observaciones de D. W. Thompson (modificado de Thompson 1917).

En los '80 la morfometría clásica sufrió una revolución, denominada la síntesis morfométrica, que combinó la geometría, la estadística y la biología, en la que los métodos tradicionales basados en distancias y medidas fueron reemplazados por métodos geométricos (Corti 1993, Rohlf & Marcus 1993). Estos métodos consisten en capturar la forma usando coordenadas cartesianas luego de eliminar cuestiones ajenas a ella (Adams 1999). Lo que se busca analizar mediante esta técnica es la forma de los objetos discriminada del tamaño. Para lograrlo se pueden utilizar diferentes programas que serán detallados más adelante.

En el presente trabajo se entiende por forma (del inglés *shape*) "toda la información geométrica que se conserva cuando los efectos de localización, escala y rotación son removidos de un objeto" (Kendall 1977) o "todas las propiedades de una configuración de puntos que no se alteran por los efectos del tamaño, posición y orientación" (Bookstein 1989). Esta metodología consiste, básicamente, en el estudio de la variación de la forma y su covariación con otras variables, entendiendo este proceso como una parte integral de la biología de los organismos (Adams, 1999). Su objetivo no es la forma en sí misma, sino sus asociaciones, causas y efectos (Bookstein 1991). El campo de la morfometría geométrica toma en cuenta las relaciones espaciales entre las variables medidas (Rohlf 1999). Bookstein (1989), por su parte, desarrolló un método basado en "*thin-plate splines*" que permite el desarrollo de una grilla de transformación que mapea la configuración de los puntos homólogos (*landmarks*) de un organismo sobre otro (Rohlf & Slice 1990). Actualmente, debido al avance de la informática, se han desarrollado distintos programas específicos y se ha determinado que los cambios en

las grillas son más complejos a los realizados por Thompson (Rohlf & Slice 1990).

La morfometría geométrica analiza las formas a partir de imágenes digitalizadas. Estas imágenes pueden generarse de varias maneras, ya sea como fotografías, dibujos o por escáneres, *microscribes*, etc. En cada caso los registros deben ser realizados siguiendo ciertos procedimientos (MacLeod 1999, Zelditch *et al.* 2004) y pueden obtenerse en dos o tres dimensiones. Luego se realiza la determinación de las referencias (*landmarks*) en la imagen para establecer las formas a comparar. Un *landmark* es un punto determinado en un objeto (Dryden & Mardia 1998).

Los objetos se comparan entre sí considerando las configuraciones de *landmarks*, es decir todos los puntos que, en cada caso, determinan y representan la forma de un objeto; cada configuración está compuesta por k *landmarks* y m dimensiones ($m = 2$ o 3) (Zelditch *et al.* 2004). La selección de puntos se sigue mediante un criterio de homologías entre los puntos de los objetos a analizar. Por ejemplo, si lo que se quiere comparar es la forma entre individuos, se colocarán distintos *landmarks* en el individuo y en cada ejemplar se ubicarán los *landmarks* respetando la posición entre los caracteres anatómicos seleccionados. La idea de homología es importante, ya que según Bookstein (1991) lo que se compara, en última instancia, son homologías. Los *landmarks* son representados por una matriz de configuración X que es la matriz $k \times m$ de coordenadas cartesianas de k *landmarks* en m dimensiones (Dryden & Mardia 1998 en Zelditch *et al.* 2004).

Lo que interesa representar y analizar son las formas. De esta manera las formas tal como se observan en la naturaleza transitan diferentes espacios antes de alcanzar el plano, de manera que luego sea posible aplicar diferentes tipos de análisis estadísticos. Este pasaje a través de los espacios es fundamental en la morfometría, ya que posibilita la eliminación de parámetros ajenos a la forma (posición, orientación y tamaño). Este pasaje también es fundamental para comprender las ideas de representación que se aplican en la morfometría geométrica.

Las herramientas de morfometría geométrica se han aplicado a diferentes tipos de análisis. Se han realizado estudios sobre comparaciones de formas con relación al ambiente (Calvacanti *et al.* 1999, Kassam *et al.* 2003); trabajos utilizando morfometría geométrica y biogeografía fueron realizados por dos Reis *et al.* (2002a, b) y Loy & Corti (1996); Monteiro *et al.* (2003) indagaron sobre variaciones geográficas y su relación con variables ambientales. Varios autores han abordado el estudio de la simetría (Klingenberg & McIntyre 1998, Mardia *et al.* 2000, Kent & Mardia 2001, Klingenberg *et al.* 2002) y la integración morfológica a partir de morfometría geométrica (Klingenberg & Zaklan 2000, Klingenberg 2002, Monteiro *et al.* 2005, Young & Badyaev 2006,

González-José *et al.* 2008). Monteiro (1999) aplica morfometría geométrica a estudios teóricos de dimorfismo sexual y talla. También se han realizado estudios de especiación a partir del análisis del tamaño y la forma (Corti *et al.* 2001) y en complejos de especies y plasticidad fenotípica (Klingenberg *et al.* 2003). En el área de las investigaciones evolutivas, se investigaron mediante morfometría geométrica algunos aspectos morfológicos de mamíferos (Monteiro & Abe 1999) y de aves (Marugán-Lobón & Buscalioni 2006).

Los antecedentes en morfometría geométrica aplicada al estudio de los crustáceos son recientes y escasos. Rosenberg (1997, 2002) estudió las diferencias entre quelas del género *Uca*. Rufino *et al.* (2004, 2006) la aplicaron al análisis sobre dimorfismo sexual y a diferencias entre poblaciones de cangrejos marinos. Giri & Collins (2004) estudiaron diferencias sexuales y específicas en dos especies de *Aegla*, *A. platensis* y *A. uruguayana*. Otro aspecto analizado en ambas especies -simpátridas en el sistema del Río de la Plata- es la variación de la forma y sus implicancias ecológicas y evolutivas a través de morfometría geométrica (Giri & Collins 2004). En fecha reciente Giri & Loy (2008) analizaron la influencia del dimorfismo sexual, el ambiente y las interacciones entre dos especies de aéglicos -*A. riolimayana* y *A. neuquensis*- sobre la talla y la forma en diferentes poblaciones de cangrejos.

A partir del marco teórico plasmado en párrafos anteriores, se plantean los siguientes objetivos para el desarrollo de la presente Tesis Doctoral.

Objetivo general

Analizar la variabilidad morfológica intrapoblacional e interpoblacional de la familia Aegliidae mediante la utilización de nuevas metodologías aplicadas al estudio del tamaño y la forma, considerando principalmente los grupos con rostro “pacífico” y con rostro “atlántico”.

Objetivos específicos

a- Determinar las variaciones en el tamaño y forma de los grupos seleccionados mediante el análisis de morfometría geométrica.

b- Analizar la variabilidad intrapoblacional para las distintas especies en estudio.

c- Comparar la forma entre las distintas poblaciones (de la misma y de diferentes especies) teniendo en cuenta las variables ambientales.

d- Comparar los resultados alcanzados a partir de la morfometría geométrica con resultados obtenidos en estudios biométricos y morfológicos existentes.

e- Definir el número mínimo de *landmarks* que permitan evaluar las diferencias de forma sin perder representatividad.

Materiales y métodos

Origen del material de estudio

Material de museos y recolección propia

El presente trabajo se realizó a partir del análisis de las formas de ejemplares de *Aegla uruguayana*, *A. platensis*, *A. scamosa* y *A. riolimayana*. Los cangrejos utilizados pertenecen a colecciones de museos, institutos y recolecciones personales.

Los ejemplares de museos corresponden a las siguientes instituciones: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Museo de La Plata, Museo de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino”, Colección de la Fundación “Miguel Lillo” y ejemplares donados por el Laboratorio de Fisiología Animal Comparada, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental de la Facultad de Ciencia Exactas y Naturales de la UBA (Apéndice 6.3-6.6).

Los especímenes recolectados personalmente se obtuvieron mediante la realización de campañas, conformando una colección en el Laboratorio de Macrocrustáceos del Instituto Nacional de Limnología (INALI). Ejemplares de las cuatro especies en estudio fueron recolectados, siendo el total de cangrejos por especie variable de acuerdo con la disponibilidad de los ejemplares en los ambientes naturales y/o a la limitación numérica impuesta por las entidades oficiales (Parques Nacionales, Secretarías de Fauna, etc.). Sin embargo, el total de individuos utilizados siempre fue estadísticamente significativo para el análisis.

El material recolectado fue determinado utilizando las claves de Ringuelet (1948a, 1949b) y Bond-Buckup & Buckup (1994) y la determinación del sexo se realizó de acuerdo a la presencia del quinto pereiópodo modificado en los machos (Martin & Abele 1988).

La captura de los cangrejos se llevó a cabo mediante diferentes técnicas. Cada una de las artes de muestreo fue seleccionada de acuerdo con las características del ambiente, de la accesibilidad y de la capacidad de uso (ríos, arroyos, lagos, etc.). El muestreo manual fue la técnica más empleada y las capturas se realizaron a través de la remoción de rocas, troncos, u otros elementos que los aéglicos utilizan como refugio (Figura 2.1).



Figura 2.1. Muestreo manual – río Singuil, Catamarca.

También se utilizaron diferentes tipos de trampas: con copo de diferentes tamaños y/o con mediomundo, tipo Nasa, Surber y de embudo. Los muestreos con mediomundo o copo se llevaron a cabo mediante dos técnicas diferentes. Una consistió en colocarse de espaldas a la corriente y, fijando el muestreador al sustrato, remover con la mano o con los pies el sustrato; esta técnica se seleccionó principalmente en sitios con alta velocidad de corriente y aguas turbias. La otra forma de captura fue utilizada en sitios donde el sustrato estaba formado por material particulado fino, como arena o rocas muy pequeñas, obteniéndose una muestra de sustrato, filtrando el agua y removiendo el sustrato. Esta última técnica fue muy útil para la localización de cangrejos de pequeña talla (Figura 2.2).

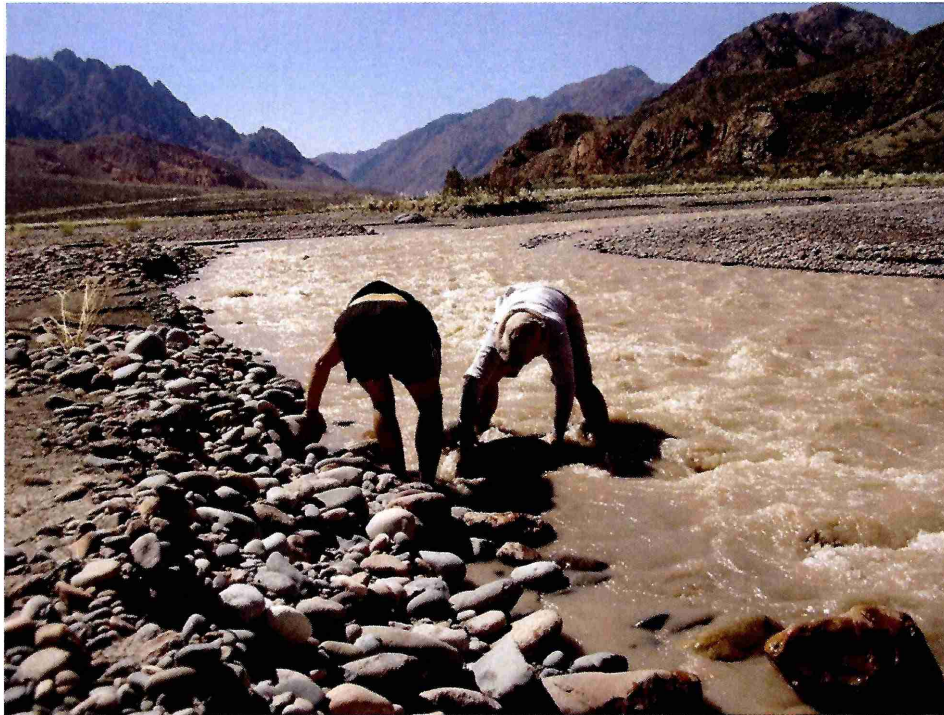


Figura 2.2. Muestreo con copo – río Mendoza, Mendoza.

La trampa Surber (Figura 2.3) se utilizó colocando la superficie conocida sobre el sustrato y capturando los ejemplares incluidos en el área.



Figura 2.3. Muestreo con trampa Surber – arroyo Los Nogales, Catamarca.

Los muestreos con la trampa de embudo (Figura 2.4) se realizaron colocando un cebo en el interior de la misma. Dicho cebo se instaló envuelto en una tela a fin de que no fuera posible su consumo, principalmente por parte de los peces. Las trampas fueron dejadas en el agua durante aproximadamente 12 horas, retirándose luego los ejemplares de cangrejos capturados.



Figura 2.4. Muestreo con trampa de embudo – río Chimehuín, Neuquén.

Los ejemplares que se utilizaron en este estudio fueron adultos. El criterio seleccionado para determinar la adultez en las cuatro especies analizadas fue el propuesto por Viau *et al.* (2006). Dichos autores determinaron la madurez sexual, morfométrica, gonadal y funcional de *Aegla uruguayana*, siendo este estudio la única referencia en el tema para el género. En el presente trabajo se estimó en 1,5 cm el largo del cefalotórax (LC) como la talla indicativa del tamaño de un individuo adulto. Esta medida fue definida relacionando los diferentes criterios utilizados por Viau *et al.* (2005) (Figura 2.5). Al ser determinada para una especie en particular, y ante la posibilidad de que los resultados fueran sesgados al incluir ejemplares juveniles de otra especie considerados como “adultos”, también se utilizaron caracteres sexuales secundarios -tales como el desarrollo de los pleópodos- para establecer la adultez en las cuatro especies.



Figura 2.5. Medida considerada para determinar los ejemplares adultos.

Descripción de los sitios de muestreo

A continuación se detallan los ambientes donde se realizaron las recolecciones personales, sin incluir los ejemplares provenientes de museos. Los muestreos se realizaron en las provincias de Entre Ríos, Santa Fe, Buenos Aires, Misiones, Córdoba, Catamarca, Santiago del Estero, San Luis, La Rioja, San Juan, Mendoza, Río Negro y Neuquén, cubriendo el área de distribución de las especies analizadas en el presente trabajo correspondiente a nuestro país (Figura 2.6). En algunos de estas provincias no se hallaron ejemplares durante las campañas.

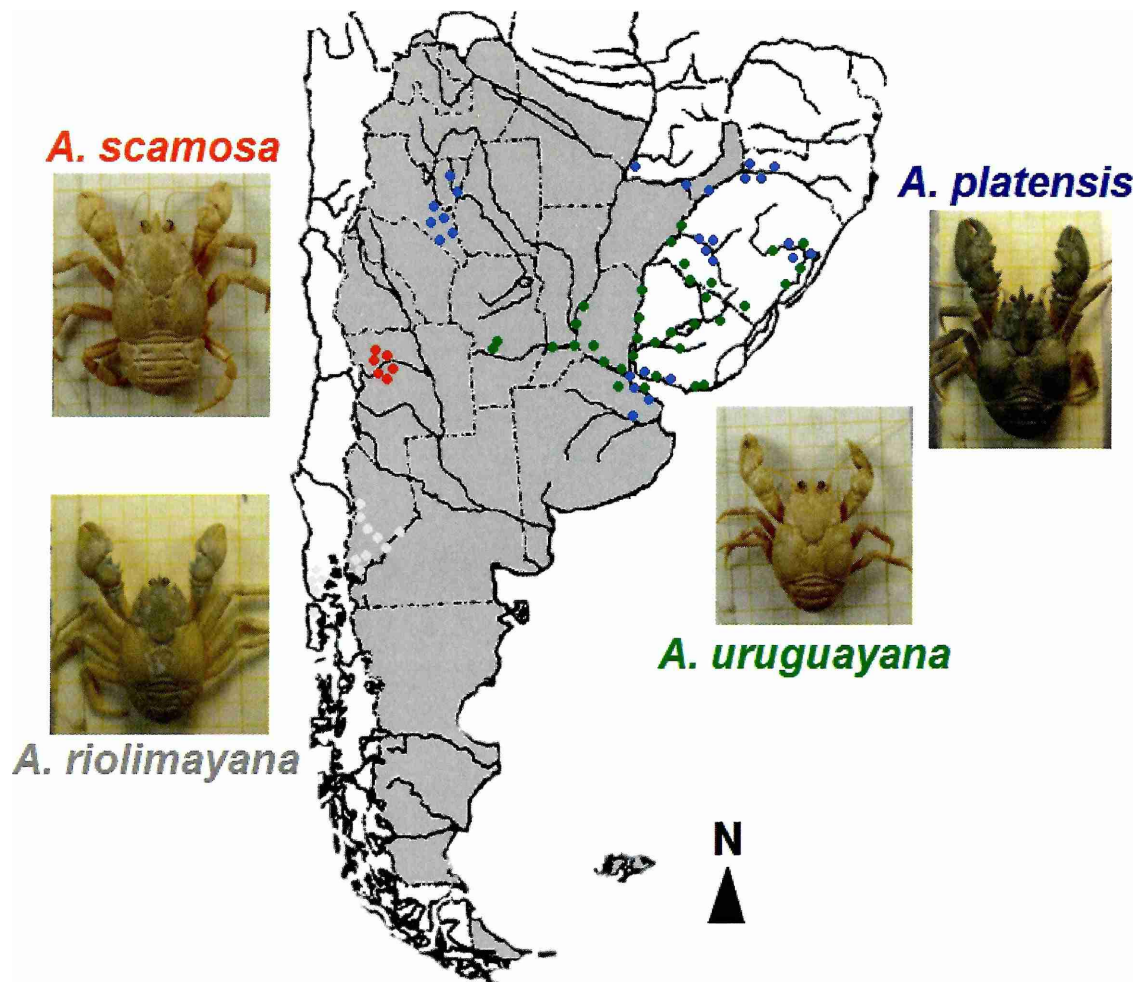


Figura 2.6. Área de distribución de las cuatro especies en estudio.

Las especies estudiadas de rostro “atlántico” (*Aegla platensis* y *A. uruguayana*) presentan una distribución que abarca las ecorregiones del Delta e Islas del Paraná, Pampa, Espinal, Chaco seco y Yunga. Existe un lote de la colección del Museo de La Plata (MLP 67 52 - 11900) consignado como proveniente de Mendoza; sin embargo, esta procedencia se considera dudosa, así como la presencia de *A. uruguayana* en dicha provincia -al igual que en San Luis- debido a que en las campañas personales realizadas no fue posible capturar ejemplares de esta especie. Por su parte, las especies de rostro “pacífico” (*A. scamosa* y *A. riolimayana*) se distribuyen en las ecorregiones de Monte de llanuras y mesetas, Altos Andes, Estepa patagónica y Bosques patagónicos (Brown & Pacheco 2006).

Las poblaciones muestreadas de *Aegla platensis* corresponden a las ecorregiones del Delta e Islas del Paraná, Pampa, Chaco seco y Yunga. Esta especie tiene una distribución amplia en la cuenca del Plata (Ringuelet 1949, Bond-Buckup & Buckup,

1994) y en la zona noroeste (ríos Paraná, Paraguay, Bermejo y Salado, entre otros). Los ejemplares se recolectaron en la provincia de Catamarca, muestreándose ambientes lóticos (arroyo Los Nogales, arroyo El Tala, río Pirquitas y río Singuil) y un sitio léntico (dique Pirquitas). Al momento del muestreo, el arroyo Los Nogales presentaba escasa agua, transparente y con presencia de rocas de gran tamaño a lo largo de su cauce, además de una pronunciada pendiente. Por su parte, el arroyo El Tala presentó características similares al arroyo Los Nogales, pero durante el muestreo mostró más caudal y mayor velocidad de corriente. El río Pirquitas corresponde a un cauce de mayor tamaño que los anteriores, con agua transparente y fondo de rocas grandes, que alterna con zonas de clastos de menor tamaño (roca-arena). La velocidad de corriente al momento del muestreo fue casi nula. El río Singuil tiene las características típicas de un río de altura, con fondo rocoso y arenoso, agua transparente y pastizales ribereños. El dique, de aguas profundas, se caracterizó por tener fondo rocoso de diversos tamaños intercalando con arena; la visibilidad fue menor debido a la profundidad y al desarrollo de poblaciones algales. Los ambientes muestreados -a excepción del río Singuil, que forma parte de la subcuenca del río Salí (cuenca de las Sierras Pampeanas)- integran un sistema endorreico que se desvanece al sur de la provincia de Catamarca.

Los ejemplares de *Aegla scamosa* fueron capturados en la provincia de Mendoza, abarcando el área de estudio sólo las ecorregiones de Altos Andes y Monte de llanuras y mesetas. De esta manera, se recolectaron ejemplares en el río Mendoza y sus tributarios (cuenca del Desaguadero/Colorado). El cauce principal presentó una alta velocidad de corriente y aguas turbias. El fondo se caracteriza por la presencia de rocas de gran tamaño y, en ciertos lugares, arena. Allí se recolectaron ejemplares en el cauce principal propiamente dicho y en áreas anegadas y sin corriente donde se formaban pequeñas lagunas de agua transparente. Las fluctuaciones en el caudal están determinadas principalmente por deshielos. Otro sitio de recolección correspondió al arroyo El Salto (Potrerillo), un afluente directo de orden inferior del río Mendoza, que presenta características similares a otros sitios muestreados con fondo constituido por clastos de arena y guijarros.

Aegla uruguayana, de distribución en las ecorregiones del Delta e Islas del Paraná, Pampa, Espinal y Chaco seco, se muestreó principalmente en la provincia de Entre Ríos (arroyo Doll, arroyo Las Pencas y arroyo Urquiza). Los dos primeros se ubican cercanos a la ciudad de Diamante y pertenecen a la cuenca del río Paraná. El arroyo Doll (13 metros de ancho en el sitio de recolección) es una cauce de mayores dimensiones que el arroyo Las Pencas (3,5 metros de ancho en el sitio de recolección),

siendo este último tributario del primero. Ambos son ambientes de poca profundidad, con aguas cuya transparencia varía de acuerdo al caudal y velocidad de corriente variable, también dependiente del caudal. Éste fluctúa principalmente por las lluvias. El fondo de ambos cursos de agua es de arena, barro y clastos sueltos y macizos. El arroyo Urquiza pertenece a la subcuenca del río Uruguay y se ubica cercano a la ciudad de Colón. Las aguas son transparentes y la velocidad de corriente también depende del volumen de lluvias junto con el volumen de agua contenido. El suelo de este arroyo está conformado por arena y cantos rodados pequeños, presentando agrupaciones de clastos más grandes distribuidos en forma azarosa. En la zona de recolección, la vegetación en el cauce fue escasa agrupándose por lo general en las márgenes o en zonas de menor velocidad de corriente. Estos cuerpos de agua atraviesan zonas de producción agrícola y ganadera, aumentando así su perturbación. En la provincia de Córdoba los ambientes muestreados correspondieron a arroyos de montaña (tributarios del Embalse Río Tercero). Estos sitios tienen suelo rocoso, alta velocidad de corriente y aguas transparentes. El sustrato está conformado por bloques y guijarros. La vegetación marginal o riparia es escasa, sin plantas acuáticas en el cuerpo de agua.

Los ambientes muestreados en la provincia de Neuquén y Río Negro -río Limay, lago Huechulafquen y río Chimehuín- para obtener *Aegla riolimayana*, corresponden a las ecorregiones de Bosque y Estepa patagónica. El río Limay nace en el lago Nahuel Huapi; es de aguas cristalinas, correntoso y con fondo rocoso. Su caudal depende de la altura del lago y de la época del año. En las márgenes del río existe abundante vegetación arbórea y arbustiva. El segundo sitio de muestreo fue el lago Huechulafquen, de características oligotróficas, grandes profundidades, fondo rocoso y agua proveniente de deshielos. El río Chimehuín es un ambiente con características similares al río Limay, aunque de menor tamaño y volumen de agua, siendo alimentado, principalmente, por aguas del lago Huechulafquen.

Obtención de imágenes y selección de *landmarks*

Fotografías digitales

En primer lugar se obtuvieron las imágenes digitales de cada individuo. Esta etapa es fundamental para la metodología utilizada porque, dependiendo del modo en que se obtengan las imágenes, se podrá lograr una buena representación de los objetos a estudiar. El análisis de imágenes se relaciona con objetos aislados en la imagen de la que luego se obtendrá información descriptiva de ese objeto (Rohlf 1990). Todas las

técnicas de obtención de imágenes a utilizar para análisis de morfometría geométrica deben respetar ciertos requisitos a fin de evitar la distorsión de la forma en los objetos a estudiar. Estas técnicas de análisis deben tomar las imágenes respetando principalmente el plano focal, el que está influenciado por la posición y ubicación del objeto a ser fotografiado y la distancia focal. El plano focal debe ser el mismo, utilizando siempre los mismos parámetros para determinarlo. La distancia puede variar de una fotografía a otra pero esto debe ser considerado en los análisis aplicando una corrección a fin de proporcionalizar la escala. Este último punto es importante para lograr análisis de tamaño además de forma (Monteiro & dos Reis 1999, Zelditch *et al.* 2004).

De esta manera, la toma de imágenes para los diferentes análisis se realizó respetando la distancia y el plano focal así como la posición centrada de los ejemplares en la plancha de apoyo (Zelditch *et al.* 2004). Luego de la toma de las fotografías se analizó la precisión de cada uno de los *landmarks* o caracteres seleccionados. Para esto se realizó un análisis de variación entre diferentes individuos en los que se repitió el proceso de colocación de *landmarks* tres veces, por parte de la misma persona, comparándose la variabilidad de cada *landmark* a fin de detectar errores en la digitalización y en relación con los demás *landmarks* (Cardini & O'Higgins 2004).

Para la toma de las imágenes de los ejemplares completos y sus partes se siguieron tres procedimientos:

Procedimiento 1: las imágenes fueron tomadas con una cámara digital SONY® DSC- F717 con una resolución de 5.1 megapíxeles. Las características de las fotografías fueron: macro, resolución óptima, sin *flash* y velocidad y apertura automática. La distancia de fotografiado fue de 15 cm.

Procedimiento 2: las imágenes fueron tomadas con una cámara digital NIKON® Coolpix de 7.1 megapíxeles. Las características de las fotografías fueron: macro, resolución óptima, calidad "FINE", sin *flash* y velocidad y apertura automática. La distancia de fotografiado fue de 15 cm.

Procedimiento 3: las fotografías fueron obtenidas mediante una lupa estereoscópica MOTIC® con una cámara MOTIC® para lupa con una resolución de 2 megapíxeles y un aumento de 30X.

En cada análisis realizado se utilizaron imágenes obtenidas a partir de un único procedimiento.

Selección de caracteres o *landmarks*

Los *landmarks* son puntos homólogos que deben representar la forma a analizar. En un análisis morfométrico, la condición de homología que deben cumplir los *landmarks* no es la aplicada a la homología biológica (Bookstein 1994) sino a la homología topológica, siendo necesaria una distinción entre ambas. En primer lugar, porque la homología biológica hace referencia a estructuras y no a "puntos infinitesimales" de la misma, es decir que la homología biológica no es considerada un parámetro, sino su presencia o ausencia (Bookstein 1994, MacLeod 1999). Por otro lado, al considerar un *landmark* se lo relaciona más a un parámetro que puede variar en relación con su desarrollo. Como segundo aspecto a considerar, es preciso mencionar que se puede hacer un análisis funcional donde los *landmarks* no se ponen necesariamente sobre estructuras homólogas en el sentido biológico del término. Un ejemplo de este último aspecto podría ser el planteo del estudio la hidrodinámica en organismos acuáticos, realizándose la comparación desde diferentes *landmarks* que no sean homólogos pero que respondan a un fenómeno funcional de las estructuras comparadas (MacLeod 1999). Así, en los estudios planteados desde la morfometría geométrica no se requiere la homología biológica. Más allá de este aspecto, en el presente trabajo se intentó aunar ambas homologías. En torno a esto, MacLeod (2005) menciona que "en la gran mayoría de los casos realmente no importa si topológicamente los *landmarks* son homólogos o no, en la medida en que éstos sólo deben ser considerados como consenso matemático utilizado para comparar las posiciones relativas de las estructuras..."

Los *landmarks* utilizados en este estudio correspondieron al tipo I, II y/o III. En el caso de los de tipo I, se colocan donde hay unión discreta de tejidos, es decir, donde se juntan suturas, en puntas de espinas u otro tipo de estructuras que sean inequívocamente identificables, como el extremo posterior de la línea dorsal longitudinal. Los de tipo II son los *landmarks* colocados en sitios de máxima concavidad o convexidad, como en la concavidad máxima de los senos orbitales. Los de tipo III son los que caracterizan puntos extremos como, por ejemplo, ancho máximo del cefalotórax (Bookstein 1997); en estos casos se utilizaron *semilandmarks* (ver explicación en el siguiente punto) representando las diferencias de forma (Adams *et al.* 2004). Luego de la selección de los caracteres a utilizar en las diferentes estructuras en estudio, se llevó a cabo el análisis de las formas mediante la utilización de programas informáticos específicos, a saber, la serie de programas TPS desarrollados por James Rohlf y Morpheus, desarrollado por Denis Slice (ver Apéndice 6.1 para su descripción). El tipo

de configuración a seleccionar es importante en relación con los objetivos del trabajo. Vale decir, qué aspectos de la forma se quieren analizar y comparar, así como cuáles caracteres se deben considerar para que la información obtenida de los análisis responda a las hipótesis.

Análisis de la forma

Morfometría geométrica

El paso siguiente a la obtención de las fotografías es la creación de archivos con las imágenes a ser estudiadas. Así, se construyó un archivo con extensión *.tps de las fotografías mediante el tpsUtil (Rohlf 2008). La asignación de los *landmarks* y su digitalización se realizaron a través del programa tpsDig (Rohlf 2004a).

En todas las formas analizadas se utilizaron diferentes configuraciones de *landmarks* para cada especie con el propósito de disminuir el número de variables respetando la representatividad de las formas y de aumentar el poder estadístico del análisis. La reducción del número de *landmarks* se realizó siguiendo diferentes criterios, considerándose luego los que mejor representan las formas tratadas. Al estudiar *A. platensis* y *A. scamosa* se consideró todo el cefalotórax, mientras el estudio de *A. uruguayana* y *A. riolimayana* se realizó reduciendo el número de *landmarks* al simetrizarse las formas analizadas (Apéndice 6.2).

Como se mencionara antes, debido a las características de las formas a estudiar, se consideraron ciertos *landmarks* como *semilandmarks* (SML). Estos puntos se pueden utilizar cuando en las estructuras en análisis no se encuentran puntos o referencias claras para establecer los *landmarks*, de modo tal que no se pierda información sobre las formas que pueda resultar valiosa para caracterizar los objetos en estudio. En ciertas estructuras que pueden contener información biológica relevante -por ejemplo, en el dimorfismo sexual o en diferencias poblacionales como el ancho máximo del cefalotórax de los cangrejos- es necesario respetar el criterio de homología antes comentado, el que, al no haber un punto de fijación justamente por el tipo de estructura, no podría ser utilizado mediante el método de *landmarks*. Así, la utilización de *semilandmarks* extiende el procedimiento estándar de sobreposición de Procrustes (Adams *et al.* 2004). Para su fijación se utilizó el criterio de Mínima Energía de Flexión (*Minimun Bending Energy criterion*). Según éste, la posición final de los *semilandmarks* se obtiene deslizando el punto a lo largo de la recta tangente al contorno, minimizando la energía de flexión entre la forma de referencia y la forma del objetivo (Bookstein *et al.* 2002, Pérez *et al.*, 2006) (Figura 2.7).

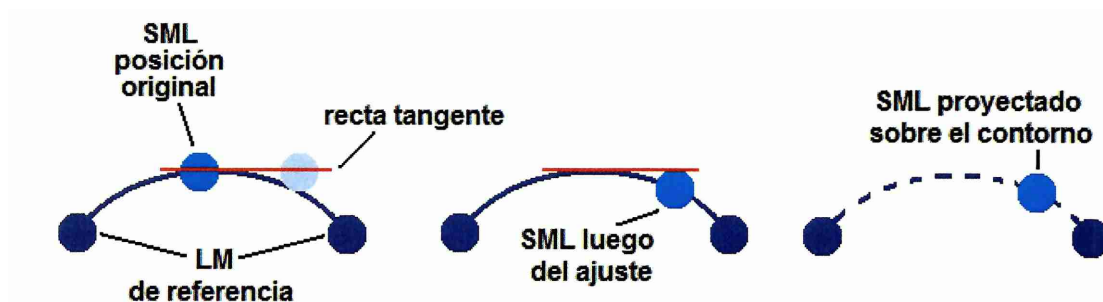


Figura 2.7. Criterio seleccionado para el tratamiento de los *semilandmarks*. Izquierda: *semilandmark* deslizado a través del contorno tangente; centro: *semilandmark* proyectado sobre el contorno; derecha: posición final del *semilandmark* (modificado de Pérez *et al.* 2006). LM: *landmark*. SML: *semilandmark*.

Una vez que los *landmarks* y los *semilandmarks* fueron ajustados de acuerdo al procedimiento detallado en el párrafo precedente, ambos se trataron de la misma manera en los análisis estadísticos (Adams *et al.* 2004).

La sobreposición de las configuraciones medias se realizó mediante el método de GPA (*Generalized Procrustes Analysis*) (Rohlf & Slice 1999). Con el propósito de comparar sólo la forma de los objetos, se removieron los parámetros no deseados ajenos a la forma como la posición (mediante la translación y rotación de los objetos) y el tamaño (mediante la proporcionalización) realizado mediante el programa tpsRelw (Rohlf 2007a), no modificándose las opciones por defecto. En los análisis donde éstas se modificaron, fue aclarado. Finalmente la dimensionalidad, que corresponde al espacio tangente de las formas (k), fue de $k = 2p - 4$ donde p corresponde al número de *landmarks* (y/o *semilandmarks*) y el 4 hace referencia a la eliminación de una dimensión correspondiente al tamaño (proporcionalización), una dimensión correspondiente a la posición (rotación) y dos dimensiones correspondientes a la orientación (traslación) (Monteiro & dos Reis 1999). Este procedimiento se realizó en todos los casos previos al análisis de la forma.

En cada análisis se realizó una ordenación exploratoria, utilizando un análisis de deformaciones relativas (*Relative warps* análisis o RW), el que es similar a un análisis de componentes principales (PCA) de coordenadas superpuestas. La diferencia entre ambas técnicas es el número de deformaciones relativas, que en la primera es igual al número de dimensiones del espacio de la forma, siendo en la segunda el número de dimensiones de los componentes principales, mayor que la dimensionalidad de la muestra. El análisis de deformaciones relativas se realizó seleccionando, en algunos casos, diferentes valores de alfa (Rohlf 1993), parámetro utilizado para dar peso a las variaciones de forma mediante la escala geométrica de las diferencias en la forma

(Slice *et al.* 1998). En algunos casos, como la dirección de los componentes principales es arbitraria, las visualizaciones fueron rotadas 180° a fin de facilitar la comparación (Klingenberg & Zaklan 2000). Un valor de alfa = cero, otorga el mismo peso a todas las deformaciones parciales (*Partial warps*) en todas las escalas espaciales; un valor de alfa > cero proporciona mayor peso a las variaciones con mayor escala espacial; y finalmente un valor de alfa < cero da mayor peso a las variaciones de menor escala espacial (Rohlf *et al.* 1996, Monteiro & Abe 1999). Los valores que el parámetro alfa puede tomar son $-1 \leq \text{alfa} \leq 1$. Los análisis de las variaciones de forma entre los individuos se realizan sobre la matriz de pesos (*Weight matrix*) obtenida de los residuos de la sobreposición. Este ordenamiento es un paso importante a fin de conocer las relaciones entre las formas a analizar sin designar *a priori* ningún tipo de relación excepto las de forma.

Para analizar la influencia del tamaño sobre la forma (alometría) durante el crecimiento entre los individuos de diferentes tallas, los datos fueron testeados mediante el tpsReg (Rohlf 2007b) utilizando una regresión entre las variables de forma y el tamaño (representado por el valor del centroide transformado al logaritmo natural - CSIn) (Monteiro 1999, Klingenberg *et al.* 2003). La alometría es un efecto del tipo de crecimiento que puede afectar a las formas y es preciso analizarla. A partir de aquí se plantearon las siguientes hipótesis a ser contrastadas: la forma no cambia en función del tamaño ($p > 0,05$), por lo tanto la relación entre forma y tamaño es isométrica (H0) y; la forma cambia de manera diferente al cambio de tamaño ($p < 0,05$), por lo tanto la relación entre forma y tamaño es alométrica (H1). En caso de encontrarse una relación alométrica se eliminó el efecto del tamaño, considerando el logaritmo natural de la talla (CSIn) como covariable, mediante un análisis de la covarianza (MANCOVA) utilizando aquellos valores aportados por la matriz de deformaciones parciales (*Partial warps*) y los componentes uniformes (*Uniform components*). Los dos componentes uniformes describen las diferencias de forma globales, en tanto las deformaciones parciales detallan las diferencias locales a partir de la forma promedio del objeto. Ambas forman la matriz de pesos (o *Weight matrix* = deformaciones parciales + componentes uniformes), matriz que representa el espacio tangente de la forma.

Análisis intra-interespecíficos

La metodología detallada en esta sección tiene como objetivo analizar la variabilidad intrapoblacional en las distintas especies en estudio. Así, se compararon las formas de los ejemplares en cada sitio de procedencia, indagando las probables

diferencias de forma a nivel sexual, poblacional y ambiental. Para determinar las relaciones entre las formas se seleccionaron *landmarks* que representen al máximo el cefalotórax de los cangrejos, considerando algunos de estos como *semilandmarks*. La elección del cefalotórax se debió a que, en su forma definitiva, resultó ser la estructura más adecuada para analizar los crustáceos dada su rigidez y representatividad en cada grupo (Sardá *et al.* 2005). Además es probable que sea la característica más notable del género *Aegla*, siendo susceptible de identificar variaciones intra- e interespecíficas (Martin & Abele 1988). Aldrich (1993 en Rufino *et al.* 2004) declaró que la variabilidad local en la forma y las características de la taxonomía de los crustáceos, podrían ser examinadas mediante el uso de un enfoque global de la forma del cefalotórax. Debido a sus características (exoesqueleto, presencia de espinas y suturas), los crustáceos decápodos son excelentes para estudios de morfometría geométrica (Rufino *et al.* 2006) y en este caso, la forma aplanada dorsoventralmente hace de los aéglicos un grupo casi perfecto para este tipo de análisis.

Las cuatro especies en estudio (*A. uruguayana*, *A. platensis*, *A. riolimayana* y *A. scamosa*) fueron analizadas de manera independiente. En el estudio de las características del cefalotórax de *Aegla* la selección de los *landmarks* fue diferente para cada especie, de manera que en los análisis por especies (a modo de modelo) se exploraron y utilizaron distintas posibilidades de representación de las formas (configuraciones de *landmarks*) y con algunos parámetros que ofrecen los programas (que se detallan en cada caso), pero siempre considerando aspectos propios de las especies en estudio. En todos los casos, como una primera aproximación a las relaciones entre las formas, se realizó el análisis exploratorio mediante el programa tpsRelw (Rohlf 2007a), tanto en los análisis intra- como interespecíficos.

De la misma manera se procedió, finalmente, al análisis de las formas del rostro y de diferentes partes del cefalotórax entre las cuatro especies en estudio.

Se realizaron análisis de 2B-PLS (*Two-block Partial Least-squares*) o análisis de dos bloques que, por ser relativamente nuevo, no es de uso frecuente en estudios de morfometría (Rohlf & Corti 2000, Corti & Rohlf 2001, Bookstein *et al.* 2003, Marugán-Lobón & Buscaglioni 2006, Pulcini *et al.* 2008). Dicho análisis permite explorar la covariación entre dos lotes de variables (Rohlf & Corti 2000) y es posible realizarlo utilizando formas solamente, o formas y variables. Así, el análisis de dos bloques permite encontrar pares de correlaciones como combinaciones lineales entre los bloques de variables (Pulcini *et al.* 2008). Se trata de un procedimiento sencillo y directo para obtener variables que representan la medida de la posible covariación entre dos conjuntos de variables. Aunque las variables obtenidas a partir de un análisis de 2B-

PLS se espera que no sean tan altamente correlacionadas como las obtenidas de un Análisis de Correlación Canónica (CCA), las correlaciones normalmente no son mucho más bajas que en éste. El análisis de dos bloques es similar al CCA, con la diferencia que se utiliza para encontrar variables latentes que pueden tener en cuenta la covarianza entre los dos conjuntos de variables, en tanto el CCA se utiliza para buscar pares de combinaciones lineales que están altamente correlacionadas. En el 2B-PLS los lotes de variables se tratan simétricamente, sin asumir que un lote cause la variación del otro (Rohlf & Corti 2000). En este estudio fue utilizado para formas entre sí y con variables ambientales. En el caso de las formas se aplicó el análisis entre distintas partes del cefalotórax producto de diferentes configuraciones de *landmarks* o para poner a prueba el proceso de reducción del número de *landmarks* (simetrización, Apéndice 6.2); en este caso, la representación de las variaciones de forma del cefalotórax total las explica de igual modo que si se reduce el número de *landmarks* a una mitad, producto del consenso de todo el cefalotórax a partir de un eje de simetría ántero-lateral. La hipótesis a contrastar, considerando la caracterización de formas simétricas por Mardia *et al.* (2000) y Klingenberg *et al.* (2002) es si el cefalotórax de *Aegla* es una estructura que permite analizarla como simétrica. Los análisis se realizaron mediante el programa tpsPLS (Rohlf 2006).

Con relación al estudio de las formas y las variables ambientales, las utilizadas fueron: temperatura, pH, nivel de oxígeno y conductividad, tipo de ambiente, velocidad de corriente, tamaño de sustrato, sitio y cuenca (Apéndice 6.3-6.6).

Biometría

Se realizaron análisis biométricos a partir de datos obtenidos de la bibliografía. En este caso se utilizaron los datos de Ringuelet (1948a, 1949b) sobre ejemplares de *Aegla* a fin de contrastar los datos obtenidos por dicho autor con los resultados del presente estudio. A partir de la tabla de “medidas y relaciones” se analizaron las variables: largo del cefalotórax (LC), ancho del cefalotórax (AC), rostro (R), frente (F) y las relaciones: AC/F, LC/R propuestas por el autor. Además, se obtuvieron nuevas relaciones (AC/R, LC/F y LC/AC). Los análisis realizados fueron de ANOVA, test t de Student y se correlacionaron algunas variables mediante correlación bivariada. Asimismo se realizaron gráficos de *box plot* y se efectuaron correlaciones utilizando el coeficiente de Pearson y de Spearman a fin de estudiar la relación entre variables durante el crecimiento.

Análisis estadístico

Los análisis estadísticos realizados -que se detallan en cada una de las secciones- fueron particulares, dependiendo de los objetivos en cada especie estudiada así como para el análisis en conjunto. Los programas utilizados fueron el SPSS (2007), el NTSYS (Rohlf 2007c), el tpsReg (Rohlf 2007b) y el tpsPLS (Rohlf 2006).

Análisis intraespecíficos

Aegla platensis

Origen del material

Para el análisis de esta especie se utilizaron 205 individuos pertenecientes a 10 poblaciones provenientes de diferentes ambientes (cuenca del Plata, cuenca del río Salí y cuencas endorreicas ubicadas en la provincia de Catamarca). Los ejemplares fueron obtenidos de colecciones de museos y de recolecciones realizadas durante el desarrollo de este trabajo, estos últimos fueron alojados en la Colección del Laboratorio de Macrocrustáceos del INALI (Figura 2.1., Apéndice 6.3). La agrupación por población se realizó considerando el lugar de recolección, es decir que lotes del mismo sitio se consideraron como de la misma población.

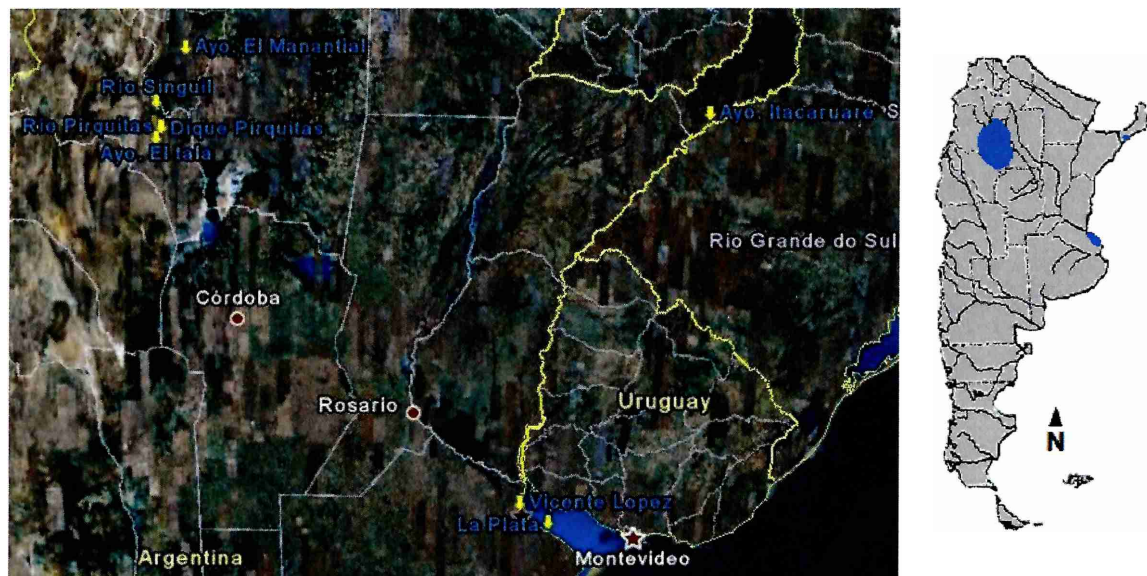


Figura 2.1. Sitios de muestreo de *A. platensis* (Fuente: Google Earth 4.1.7beta 2007).

Análisis de morfometría geométrica

Los ejemplares utilizados fueron adultos de ambos sexos, 89 hembras y 116 machos. Las fotografías digitales de los especímenes fueron tomadas mediante el procedimiento 2. En el cefalotórax de *A. platensis* se colocaron, con el fin de tener representación de todo el cefalotórax, 31 *landmarks* (L) de los cuales cuatro se consideraron como *semilandmarks* (SML) (Figura 2.2). Con la finalidad de evaluar el dimorfismo sexual se utilizaron diferentes configuraciones de *landmarks*: 31 *landmarks* y 4 *semilandmarks* (31L4SML), 29 *landmarks* y 4 *semilandmarks* (29L4SML), 27

landmarks y 4 semilandmarks (27L4SML), 26 landmarks y 5 semilandmarks (26L5SML), 22 landmarks (22L) y 10 landmarks (10L) (Tabla 2.1).

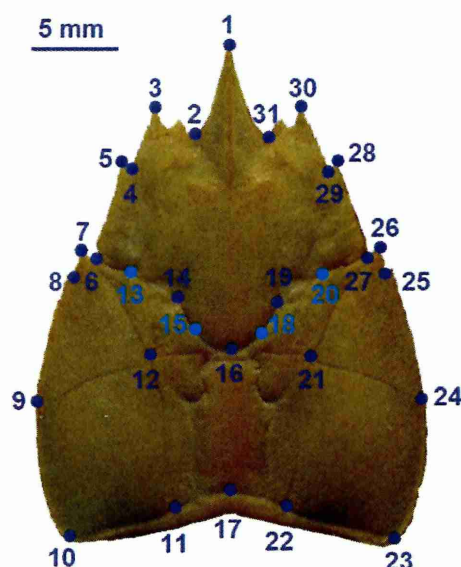


Figura 2.2. Landmarks (●) y semilandmarks (●) representando el cefalotórax de *A. platensis*.

Tabla 2.1. Descripción, identificación y localización de los landmarks (*semilandmarks = SML)

Localización	Configuración					
	31L	29L	27L	26L	22L	10L
Extremo del rostro	1	1	1	1	-	-
Concavidad máxima de los senos orbitales	2 y 31	2 y 29	2 y 27	2 y 26	-	-
Extremo de la espina ántero-lateral	3 y 30	3 y 28	3 y 26	3 y 25	-	-
Unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático	4 y 29	4 y 27	4 y 25	2 y 24	-	-
Espina de la unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático	5 y 28	5 y 26	5 y 24	5 y 23	-	-
Unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático	6 y 27	6 y 25	6 y 23	6 y 22	1 y 22	-
Espina de la unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático	7 y 26	7 y 24	7 y 22	7 y 21	2 y 21	-
Unión entre el diente epibranquial y la <i>línea aeglica lateralis</i>	8 y 25	8 y 23	8 y 21	8 y 20	3 y 20	-
Unión entre la línea branquial y la parte posterior de la <i>línea aeglica lateralis</i> (ancho máximo del cefalotórax)	9 y 24	9 y 22	-	9 y 19*	4 y 19	1 y 10
Vértice posterior del cefalotórax (ancho máximo de la región posterior del cefalotórax)	10 y 23	-	-	-	5 y 28	2 y 9
Extremo posterior de la línea dorsal longitudinal	11 y 22	10 y 21	9 y 20	-	6 y 17	3 y 8

Localización	Configuración					
	31L	29L	27L	26L	22L	10L
Extremos posterior y anterior de la "bar line"	12 y 21	11 y 22	10 y 19	10 y 18	7 y 16	4 y 7
Surco cervical	13 y 20*	12 y 19*	11 y 18*	11 y 17*	8 y 15	-
Surco cervical (área gástrica)	14 y 19	13 y 18	12 y 17	12 y 16	9 y 14	-
Surco cervical (área gástrica)	15 y 18*	14 y 17*	13 y 16*	13 y 15*	10 y 13	-
Centro anterior de la areola	16	15	14	14	11	5
Extremo centro-posterior del cefalotórax	17	16	15	-	12	6

El dimorfismo sexual se exploró de manera general y por poblaciones mediante análisis de forma y el tamaño, utilizando el programa tpsRelw (Rohlf 2007a). La talla se contrastó mediante un test t de Student (SPSS 15-0, 2006) a partir del logaritmo natural del centroide (CSIn), obtenido de una configuración de 31 *landmarks* (31L). Para determinar la configuración que representó mejor el dimorfismo sexual y las diferencias entre sexos se realizó análisis discriminante. Partiendo de estos valores discriminantes obtenidos, se regresionó la forma de cada matriz correspondiente a las diferentes configuraciones de *landmarks* a la función 1 utilizando el programa tpsReg (Rohlf 2007b), obteniéndose la grilla de deformación de cada sexo que se graficaron utilizando los valores de los centroides. Finalmente se estableció cuál de las configuraciones fue la que mejor explicó el dimorfismo sexual. Con el propósito de comparar la similitud entre las configuraciones, se correlacionaron las matrices de las deformaciones parciales y componentes uniformes mediante un test de Mantel (5000 permutaciones) con el programa Past (Hammer *et al.* 2001).

Luego se realizaron diferentes análisis de forma utilizando distintos valores de alfa (0, -1 o 1), observando la magnitud de las variaciones de forma entre machos y hembras. Se comparó el dimorfismo sexual sobre el eje 2 de las deformaciones relativas (RW2) mediante un test t de Student, indicando qué valor de alfa (0, -1 y 1) muestra mayor significancia con las variaciones de forma del cefalotórax entre los sexos.

A continuación se examinó el dimorfismo sexual por población. Se estudiaron las diferencias de forma mediante análisis de deformaciones relativas (tpsRelw. Rohlf 2007a) y se compararon los tamaños entre sexos (Kruskal-Wallis y test t de Student). Además se analizaron estadísticamente las formas mediante MANOVA, cuando los datos cumplieron con los supuestos del modelo (normalidad, homocedasticidad, linealidad y no autocorrelación de errores). Después se decidió continuar con la configuración que representó mejor las formas en relación con la distribución geográfica de las poblaciones.

En el análisis interpoblacional se analizaron las deformaciones relativas mediante el programa tpsRelw (Rohlf 2007a). En este paso nuevamente se analizaron las formas considerando diferentes valores de alfa (0, -1 y 1) a fin de determinar cómo influyen las variaciones de forma de diferente magnitud entre las poblaciones, primero mediante análisis de deformaciones relativas y luego mediante análisis discriminante. Por último se realizó un ANOVA con el cual se compararon las formas en relación con la deformación relativa 1. Una vez determinada la magnitud de las variaciones de forma que separa a las poblaciones, se realizó una prueba posterior de Bonferroni estudiando cómo se diferencian las formas de cada población con las demás. Con el propósito de estudiar las relaciones de tamaño interpoblacional se realizó un test de Kruskal-Wallis sobre el logaritmo natural del centroide (CSIn) para observar si se presentan o no diferencias significativas entre el tamaño de los individuos de las poblaciones y entre las cuencas.

A fin de contrastar la hipótesis de alometría se llevó a cabo la regresión de la forma como variable dependiente, sobre el valor del centroide (CSIn) (tpsReg. Rohlf 2007b). También se realizó esta prueba por población, cuando éstas superaron los 10 ejemplares de acuerdo al criterio propuesto por Kingenber *et al.* (2003). A partir de la relación observada entre tamaño y forma, cuando ésta fue alométrica se realizó, como se mencionara antes, un análisis de MANCOVA. En caso contrario se realizó un MANOVA. Luego se compararon los resultados en un análisis discriminante entre las poblaciones.

Las relaciones entre las poblaciones se evaluaron con un análisis discriminante considerando como variables la matriz de pesos (= deformaciones parciales + componentes uniformes) y los componentes uniformes; para ello se siguió el método de inclusión por pasos de distancia de Mahalanobis, utilizada con el criterio de F, entrada = 3,48; salida = 2,71. Para la clasificación, se utilizó el criterio de probabilidades previas, calculado según el tamaño de grupos y usando la matriz de covarianza intra-grupos. Para visualizar las diferencias de forma se regresionó la misma sobre los valores de la primera función discriminante (tpsReg. Rohlf 2007b) considerándose los valores del centroide.

Biometría

Tomando en consideración el trabajo de Ringuelet (1949b), se realizó un análisis biométrico sobre 14 ejemplares contrastando los datos obtenidos por dicho autor con los resultados del presente estudio. A partir de la tabla de “medidas y relaciones” de A.

platensis se analizaron las variables LC, AC, R, F, AC/F, LC/R propuestas por el autor, y también se obtuvieron otras relaciones (AC/R, LC/F y LC/AC). Los análisis realizados fueron ANOVA y test t de Student.

Aegla scamosa

Origen del material

Para el estudio de esta especie fueron utilizados 175 ejemplares pertenecientes a nueve poblaciones procedentes de las subcuencas del río Mendoza y del río Tunuyán en la provincia de Mendoza (cuena del Desaguadero/Colorado). Algunos lotes provinieron de las colecciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales (MACN) y Museo de La Plata (MLP), mientras que otros conforman la Colección de Crustáceos del INALI (Figura 2.3., Apéndice 6.4).

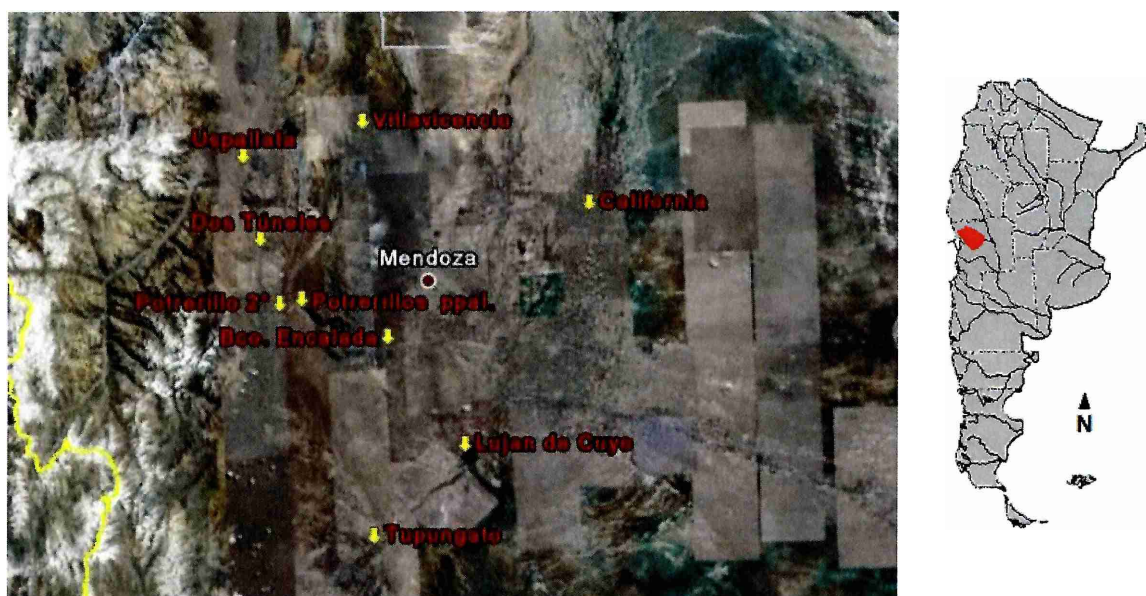


Figura 2.3. Sitios de muestreo de *A. scamosa* (Fuente: Google Earth 4.1.7beta 2007).

Análisis de morfometría geométrica

Se utilizaron un total de 98 hembras y 77 machos adultos. Las fotografías digitales fueron tomadas mediante el procedimiento 2.

En un principio, se utilizó una configuración de 31 *landmarks* (Figura 2.4., Tabla 2.2). A fin reducir el número de *landmarks* (L) y mantener la representación de la forma del cefalotórax, se evaluó la variabilidad de los mismos a partir de la observación de la varianza de la configuración inicial de 31 *landmarks* y 3 *semilandmarks* (31L3SML), obteniéndose finalmente una configuración de 23 *landmarks* y 4 *semilandmarks* (23L4SML). El criterio de reducción utilizado fue de acuerdo a la variabilidad, no considerando los *landmarks* menos variables, a excepción de aquéllos que contribuían a la representatividad de la forma del cefalotórax. Por último se contrastó

estadísticamente a partir de un análisis de la varianza multivariado (MANOVA) utilizado para comparar la representatividad de las formas.

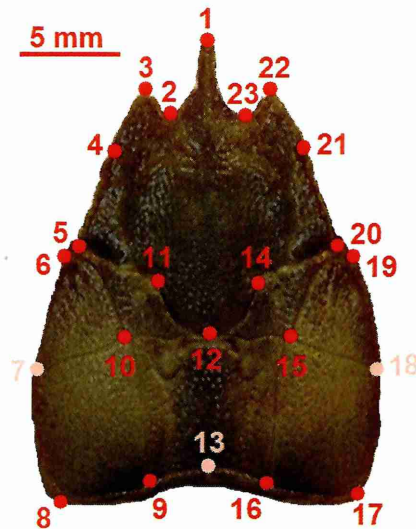


Figura 2.4. Landmarks (●) y semilandmarks (○) representando el cefalotórax de *A. scamosa*.

Tabla 2.2. Descripción y localización de los landmarks y semilandmarks* en *A. scamosa*.

Localización	Configuración	
	31L	23L
Extremo del rostro	1	1
Concavidad máxima de los senos orbitales	2 y 31	2 y 23
Extremo de la espina ántero-lateral	3 y 30	3 y 22
Unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático	4 y 29	4 y 21
Espina de la unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático	5 y 28	-
Unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático	6 y 27	5 y 20
Espina de la unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático	7 y 26	-
Unión entre el diente epibranchial y la <i>línea aeglica lateralis</i>	8 y 25	6 y 19
Unión entre la línea branchial y la parte posterior de la <i>línea aeglica lateralis</i>	9 y 24	7 y 18*
Vértice posterior del cefalotórax (ancho máximo de la región posterior del cefalotórax)	10 y 23	8 y 17
Extremo posterior de la línea dorsal longitudinal	11 y 22	9 y 16
Extremos posterior y anterior de la "bar line"	12 y 21	10 y 15
Surco cervical	13 y 20*	-
Surco cervical (área gástrica)	14 y 19	11 y 14
Surco cervical (área gástrica)	15 y 18*	-
Centro anterior de la areola	16	12
Extremo centro-posterior del cefalotórax	17	13*

También se contrastaron las configuraciones de landmarks mediante la observación visual de los ejemplares por población en un ordenamiento de deformaciones relativas

(RW) y se compararon las configuraciones de *landmarks* mediante un test de Mantel utilizando la distancia de similitud euclídea (test de permutaciones para correlaciones entre matrices de distancia o similaridad) mediante el programa PAST versión 1.62 (Hammer *et al.* 2001) entre las matrices de deformaciones parciales correspondientes a las diferentes configuraciones 23L3SML vs. 31L4SML (5000 permutaciones) evaluando, de esta manera, la representatividad de los 23L3SML en relación con la configuración inicial de 31L4SML. No se consideró el valor de probabilidad ya que los datos no son independientes (es decir que hay caracteres o *landmarks* en común) (Cardini *com. pers.*). Además se realizó el mismo test de Mantel por población.

Las posibles diferencias de forma entre los sexos (DS) fueron evaluadas con un análisis de deformaciones relativas (en este análisis se incluyó a las hembras ovígeras considerándolas como grupo distinto). La talla entre machos y hembras fue comparada mediante un test t de Student. No se incluyó en el análisis entre sexos la población del arroyo Villa (subcuenca del río Tunuyán) debido a que los cangrejos en estudio eran todos ejemplares hembra. Se realizó sobre la configuración de 23L4SML un ANOVA comparando el tamaño (CSIn) entre machos y hembras y un MANCOVA utilizando el tamaño (CSIn) como covariable en los casos en que había diferencias significativas en la talla. Estos análisis se realizaron sobre la matriz de pesos (= deformaciones parciales + componentes uniformes).

Luego de los análisis realizados sobre dimorfismo sexual se estudiaron los sexos por separado, planteándose un análisis de la forma del cefalotórax entre las poblaciones de *A. scamosa*. El análisis de deformaciones relativas permitió el ordenamiento de los ejemplares; en este caso se indicaron los ejemplares de acuerdo a la talla y considerando tres grupos: ejemplares incluidos en el primer tercio, los de menor tamaño; ejemplares del segundo tercio, los de talla media y ejemplares del tercer tercio, los de mayor tamaño. Las diferencias de tamaño entre las poblaciones en estudio se compararon con un análisis no paramétrico de varianza (Kruskal-Wallis). Finalmente, la influencia del tamaño sobre la forma fue testada mediante la regresión de la forma al tamaño para cada sexo (tpsReg. Rohlf 2007b).

La talla de los cangrejos y su forma fueron relacionadas en cada población mediante la comparación del logaritmo natural del centroide (CSIn) a través de un test de Kruskal-Wallis. Se realizó un análisis de deformaciones relativas (RW) a modo exploratorio para observar el ordenamiento de las formas. Luego los individuos fueron agrupados por sexo y por población. En este último caso se utilizó un análisis de MANCOVA evaluando las diferencias. Por último, se efectuó un análisis discriminante sobre la matriz de pesos (= deformaciones parciales + componentes uniformes) y

también incluyendo el tamaño (CSIn) utilizando el método de la distancia de Mahalanobis (criterio utilizando el F: entrada = 3,48; salida = 2,71), considerando el tamaño de los grupos y la matriz de covarianza total entre los grupos.

Biometría

A efectos de contrastar los datos obtenidos por Ringuelet (1948a) con los resultados del presente estudio, fueron analizados 45 ejemplares utilizando datos de la bibliografía. A partir de la tabla de “medidas y relaciones” de *A. scamosa* (Ringuelet 1948a), se analizaron las variables LC, AC, R, F, AC/F, LC/R propuestas por el autor, y también otras relaciones (AC/R, LC/F y LC/AC) no consideradas en el trabajo mencionado. La comparación de los datos fueron realizados con ANOVA, test t de Student y correlación de Pearson.

Aegla uruguayana

Origen del material

En el estudio de esta especie se utilizaron 17 poblaciones provenientes de las subcuencas del río Paraná, río Uruguay y del Río de la Plata, totalizando 301 cangrejos adultos (149 machos y 152 hembras). Los ejemplares estudiados pertenecen a colecciones de museos y del Laboratorio de Macrocrustáceos del INALI (Figura 2.5., Apéndice 6.5).



Figura 2.5. Sitios de muestreo de *A. uruguayana* (Fuente: Google Earth 4.1.7beta 2007).

Análisis de morfometría geométrica

Las fotografías digitales de los especímenes fueron tomadas mediante el procedimiento 1. El cefalotórax de *A. uruguayana* se consideró como un objeto simétrico de acuerdo con Mardia *et al.* (2000) por lo que a partir de una configuración de 32 *landmarks* (Tabla 2.3) se obtuvieron, mediante un proceso de simetrización, un total de 17 *landmarks* (Tabla 2.3., Figura 2.6., Apéndice 6.2) de los cuales cuatro se consideraron como *semilandmarks* (17L4SML). Primero se comparó el ordenamiento mediante un análisis de deformaciones relativas (RW) considerando la configuración original de 32L y la configuración simetrizada de 17L y de 17L4SML (Figura 2.6., Tabla 2.3).

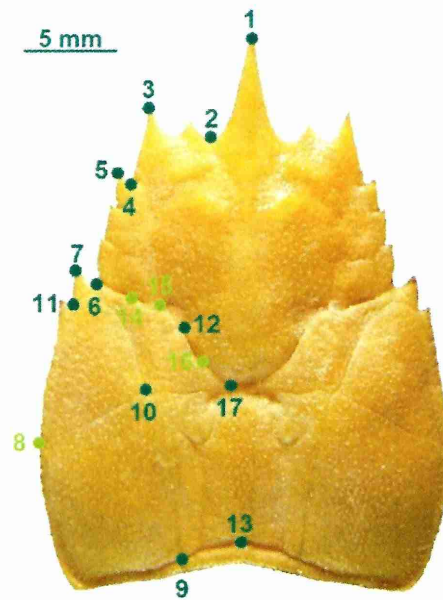


Figura 2.6. Landmarks y (●) semilandmarks (●) simetrizados representando el cefalotórax de *A. uruguayana*.

Tabla 2.3. Descripción de los landmarks y semilandmarks* seleccionados en *A. uruguayana*.

Localización	Configuración	
	32L	17L
Extremo del rostro	1	1
Concavidad máxima de los senos orbitales	2 y 19	2
Extremo de la espina ántero-lateral	3 y 18	3
Unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático	4 y 17	4
Espina de la unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático	5 y 16	5
Unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático	6 y 15	6
Espina de la unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático	7 y 14	7
Unión entre el diente epibranchial y la <i>línea aeglica lateralis</i>	20 y 24	11
Unión entre la línea branchial y la parte posterior de la <i>línea aeglica lateralis</i>	8 y 13	8*
Extremo posterior de la línea dorsal longitudinal	9 y 12	9
Extremos posterior y anterior de la "bar line"	10 y 11	10
Surco cervical	25 y 32	14*
	26 y 31	15*
Surco cervical (área gástrica)	21 y 23	12
	27 y 30	16*
Vértices anteriores de la areola	28 y 29	17
Extremo centro-posterior del cefalotórax	22	13

Se realizó un análisis de 2B-PLS (tpsPLS, Rohlf 2006). Este análisis permitió estudiar la covariación de las formas utilizadas (el cefalotórax completo y considerándolo un objeto simétrico) y testear la hipótesis acerca de si la simetrización aplicada es un método viable para el estudio del cefalotórax de *Aegla*. En esta evaluación se consideró que, al trabajar con menos variables, una reducción, aproximadamente, a la mitad (de 32L a 17L) podría repercutir en una pérdida de información sobre la forma del cefalotórax, siendo que toda la información contenida en 32L estaría representada en 17L. Sin embargo, es importante tener en cuenta que la reducción de la dimensionalidad en el análisis sin pérdida de información, es un aspecto sugerido por otros autores (Monteiro & dos Reis 1999, Rohlf en Rufino *et al.* 2006).

Una vez determinada la configuración a utilizar en el estudio de ejemplares de *A. uruguayana* (17L4SML) se analizó el tamaño (CSIn) entre los sexos, poblacional y total, mediante un test de comparación de medias (test t de Student). Los análisis exploratorios realizados fueron un RW por población y de la totalidad de los cangrejos de *A. uruguayana*, comparando, además, machos y hembras. Por último se estudió la forma en el dimorfismo sexual a través de un análisis discriminante, ingresando las variables independientes juntas, mientras que los grupos fueron clasificados por la cantidad de individuos de cada grupo, utilizando la matriz de covarianza entre grupos.

Se analizó la alometría y, además, se compararon las formas y el tamaño entre las poblaciones en estudio mediante un test F de Goodall (tpsReg, Rohlf 2007b). Con el propósito de ver las relaciones de las formas entre las poblaciones, se realizaron análisis asociando la distribución geográfica de los sitios de procedencia en relación con las tres subcuencas más importantes presentes en el sistema del Plata. Se utilizaron las distancias de Procrustes de la configuración de consenso de cada población y el análisis SAHN (*Sequential agglomerative hierarchical nested cluster analysis*), método de agrupación: UPGMA (NTSYSpc, Rohlf 2007c). Finalmente las grillas se obtuvieron utilizando el programa tpsTree (Rohlf 2003).

A partir del estudio exploratorio de las figuras obtenidas se determinó la relación entre las subcuencas que integran el sistema del Plata (tpsRelw, Rohlf 2007a) completándose el análisis con un MANCOVA (utilizando el tamaño como covariable) y, a partir de éstos, se agruparon las poblaciones en relación con su distribución en el sistema.

La talla de los ejemplares de cada población en las subcuencas se comparó mediante un análisis de la varianza (ANOVA). Luego se realizó un post-test de Tukey de comparaciones múltiples indicando cuáles subcuencas se diferencian.

Las formas de los ejemplares se compararon mediante MANOVA, incluyendo las variables de sexo y subcuenca de procedencia. En los casos en que la relación entre tamaño y forma resultó alométrica, se realizó un MANCOVA utilizando el logaritmo natural del centroide como covariable.

Finalmente se utilizó un análisis de 2B-PLS a fin de estudiar la covariación de la forma del cefalotórax y las variables ecológicas y geográficas (Apéndice 6.5). Las variables consideradas para cada subcuenca surgieron de tomar los valores medios obtenidos a partir de datos bibliográficos (Perdomo 1993, Villar *et al.* 1999 a, b, Gómez *et al.* 2004). Esto tuvo por objeto identificar y darle un determinado rasgo de identidad a cada sitio y subcuenca, además de la ubicación geográfica.

Aegla riolimayana

Origen del material

Para el análisis intraespecífico se utilizaron 104 ejemplares (63 machos y 41 hembras) de *A. riolimayana* provenientes de diferentes localidades de la cuenca del Río Negro (subcuenca Limay y cuenca alta) (Figura 2.7). Éstos provienen de colecciones de museos (MACN y MLP) y de recolecciones de integrantes del laboratorio de Crustáceos del Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL) (Apéndice 6.6).

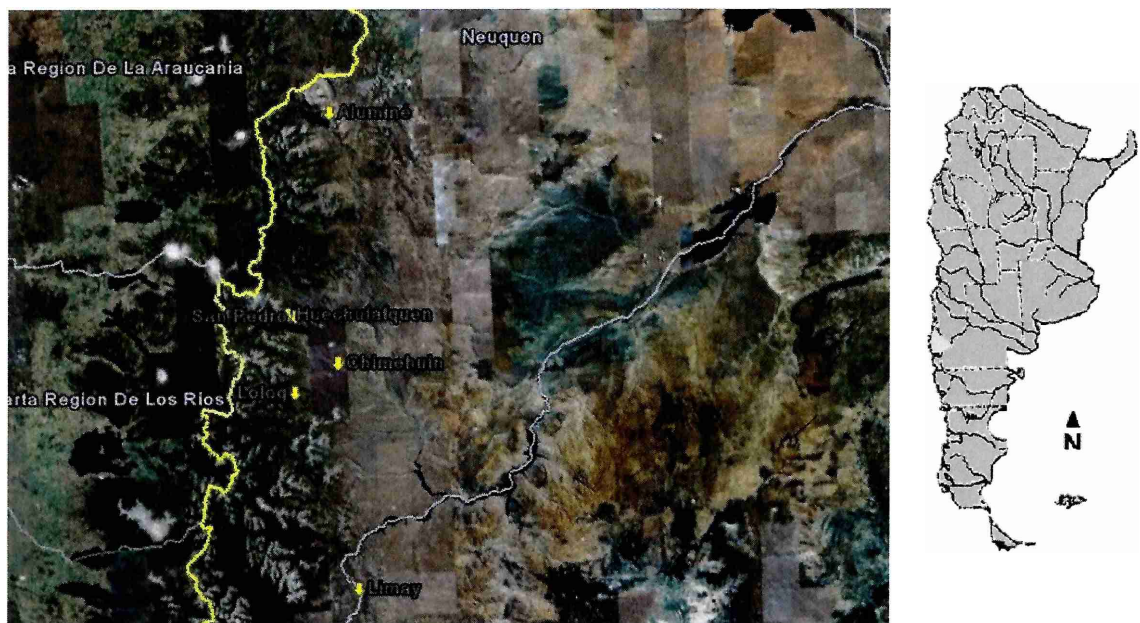


Figura 2.7. Sitios de muestreo de *A. riolimayana* (Fuente: Google Earth 4.1.7beta 2007).

Análisis de morfometría geométrica

Se tomaron fotografías mediante el procedimiento 1. Se seleccionaron 30 *landmarks* en la región dorsal del cefalotórax y luego, a partir de esta configuración inicial, se aplicó el proceso de simetrización (Apéndice 6.2). El análisis se realizó sobre una configuración de 16 *landmarks* (Figura 2.8., Tabla 2.4).

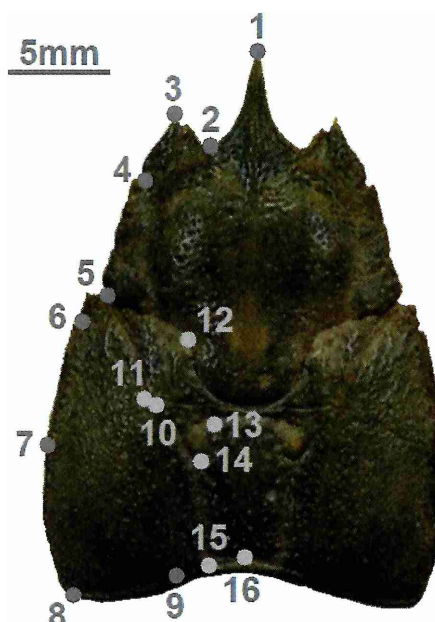


Figura 2.8. Landmarks (●) simetrizados representando el cefalotórax de *A. riolimayana*.

Tabla 2.4. Descripción y localización de los *landmarks*. Configuración original, previa a la simetrización y configuraciones simetrizadas (S).

Localización	Configuración			
	30L	16L(S)	15L (S)	14L (S)
Extremo del rostro	1	1	1	1
Seno orbital	2 y 30	2	2	2
Extremo de la espina ántero-lateral	3 y 29	3	3	3
Unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático	4 y 28	4	4	4
Unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático	5 y 27	5	5	5
Unión entre el diente epibranchial y la <i>línea aeglica lateralis</i>	6 y 26	6	6	6
Unión entre la línea branquial y la parte posterior de la <i>línea aeglica lateralis</i>	7 y 25	7	7	-
Vértice posterior del cefalotórax	8 y 24	8	-	-
Extremo posterior de la línea dorsal longitudinal	9 y 23	9	8	7
Extremos posterior y anterior de la "bar line"	10 y 22 11 y 21	10 y 11	9 y 10	8 y 9
Surco cervical (área gástrica)	12 y 20	12	11	10
Vértice anterior de la areola	13 y 19	13	12	11
Vértice medio de la areola	14 y 18	14	13	12
Vértice posterior de la areola	15 y 17	15	14	13
Extremo centro-posterior del cefalotórax	16	16	15	14

A fin de contrastar la hipótesis del dimorfismo sexual se comenzó con una variación-reducción del número de *landmarks*, considerando diferentes configuraciones. De esta manera se eliminaron el/los *landmark/s* que podrían influir en el dimorfismo sexual y que correspondieron a la unión entre la línea branquial y la parte posterior de

la *linea aeglica lateralis* (L7, ancho máximo del cefalotórax) y al vértice posterior del cefalotórax (L8, ancho máximo de la región posterior del cefalotórax). Se realizaron análisis de deformaciones relativas (RW) a efectos de determinar la configuración que explica mejor el dimorfismo sexual. Luego se comparó la relación talla y sexo obtenido del eje 1 de deformaciones relativas (16L) y se realizaron regresiones bivariadas a fin de determinar cuál de las deformaciones relativas revela el dimorfismo sexual.

Con el propósito de comparar la similaridad y analizar la representatividad del cefalotórax por diferentes números de *landmarks*, se correlacionaron las matrices de las deformaciones parciales y componentes uniformes de las configuraciones de 16L, 15L y 14L mediante un test de Mantel utilizando la distancia euclídea (5000 permutaciones) con el programa Past (Hammer *et al.* 2001). Los RW1 y 2 fueron regresionados al tamaño a fin de determinar cuál de estos ejes se independizaba del mismo. Luego se realizó un ANOVA sobre los RW1 y 2 de las diferentes configuraciones a efectos de contrastar los resultados obtenidos de la regresión. También se realizó un test t de Student con el objeto de determinar las relaciones de tamaño entre los sexos.

A partir de la observación de que la talla puede influir en el ordenamiento (RW) de los ejemplares y el dimorfismo sexual, se realizó un test de alometría (tpsReg, Rohlf 2007b), determinando la relación entre la variación de la forma y el tamaño de los cangrejos incluyendo la totalidad de los ejemplares y otro separados por sexo.

La variación de forma de los cangrejos de diferentes poblaciones, estudiando cada sexo por separado, se comparó mediante ANOVA, MANOVA y/o MANCOVA (con las hembras no se realizaron test estadísticos interpoblacionales dado que el *n* fue bajo). También se compararon las diferencias de forma de acuerdo al tipo de ambiente (test t de Student). Las variaciones y relaciones entre la forma del cefalotórax se visualizaron a partir de análisis de deformaciones relativas, tanto por población como por ambiente. En el caso de los cangrejos machos, se realizó un análisis discriminante sobre la matriz de pesos. Se testeó la influencia del ambiente mediante análisis SAHN (*Sequential agglomerative hierarical nested cluster analysis*), método de agrupación: UPGMA (NTSYSpc, Rohlf 2007c) utilizando las distancias de Procrustes de las configuraciones de consenso de cada población y de cada ambiente. Las formas fueron visualizadas mediante análisis de deformaciones relativas (tpsSpline, Rohlf 2004b) y un análisis discriminante.

Biometría

Los análisis biométricos realizados en base a medidas tomadas por Ringuelet (1948a) fueron: correlación entre variables mediada con relación al dimorfismo sexual, test de comparación de medias (test t de Student) comparando las tallas de machos y hembras, así como las relaciones LC, AC, R, F, AC/F, LC/R obtenidas por Ringuelet (1948a) y otras realizadas en este trabajo (AC/R, LC/F y LC/AC). Finalmente se efectuó una correlación no paramétrica (Spearman) comparando las medidas absolutas, con el propósito de determinar la relación de talla (alométrica o isométrica) en el crecimiento de las diferentes partes del cefalotórax.

Análisis interespecíficos

Material utilizado

Se fotografiaron 1.430 ejemplares adultos de cangrejos. Del total, 980 en la porción anterior del cefalotórax de las especies *Aegla platensis* (n = 208), *A. scamosa* (n = 175), *A. uruguayana* (n = 235) y *A. riolimayana* (n = 362). Los ejemplares utilizados fueron de museos y de la colección de crustáceos del INALI. El material de museos provino de las colecciones de Invertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” y del Museo de La Plata. El material procedente de recolecciones personales corresponde al Laboratorio de Crustáceos del Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL) (Apéndices 6.3-6.6). Además, se utilizaron 450 ejemplares adultos *A. platensis* (n = 107), *A. scamosa* (n = 91), *A. uruguayana* (n = 76) y *A. riolimayana* (n = 176) a efectos de comparar, mediante diferentes configuraciones de *landmarks*, las formas del cefalotórax entre las cuatro especies.

Morfometría geométrica

La toma de fotografías fue realizada utilizando el procedimiento 2. Las relaciones entre las formas de las cuatro especies fueron determinadas a partir de 7 *landmarks* (Tabla 2.5) representativos del rostro. Éste correspondió a la región anterior del cefalotórax, comprendiendo el rostro propiamente dicho y la frente (estructuras incluidas entre las espinas ántero-laterales) (Figura 2.9) (Ringuelet 1949b). Además se consideró la unión entre el primer y el segundo lóbulo hepático con el propósito de darle mayor claridad a la forma a analizar.

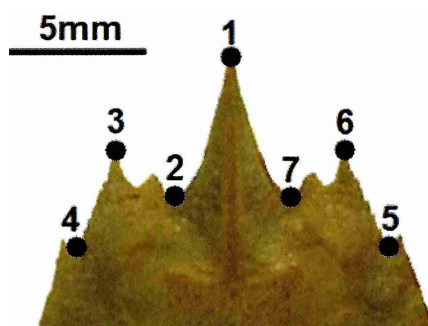


Figura 2.9. *Landmarks* (●) representando el rostro de las especies en estudio.

Luego se realizaron análisis utilizando diferentes configuraciones 10L, 12L, 22L4SML, 24L4SML y 31L4SML y por la mitad del cefalotórax de 11L y 16L (Tabla 6).

Tabla 6. Descripción y localización de los *landmarks* y *semilandmarks* (*).

Localización	Configuración						Configuración por la mitad	
	7L	31L	24L	22L	12L	10L	11L	16L
Extremo del rostro	1	1	-	-	-	-	1	-
Concavidad máxima de los senos orbitales	2 y 7	2 y 31	-	-	-	-	2 y 11	-
Extremo de la espina ántero-lateral	3 y 6	3 y 30	-	-	-	-	3 y 10	-
Unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático	4 y 5	4 y 29	-	-	-	-	4 y 9	-
Espina de la unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático	-	5 y 28	1 y 24	-	-	-	5 y 8	-
Unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático	-	6 y 27	2 y 23	1 y 22	-	-	6 y 7	-
Espina de la unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático	-	7 y 26	3 y 22	2 y 21	-	-	-	1 y 16
Unión entre el diente epibranchial y la <i>línea aeglica lateralis</i>	-	8 y 25	4 y 21	3 y 20	1 y 12	-	-	2 y 15
Unión entre la línea branchial y la parte posterior de la <i>línea aeglica lateralis</i> (ancho máximo del cefalotórax)	-	9 y 24	5 y 20	4 y 19	2 y 11	1 y 10	-	3 y 14
Vértice posterior del cefalotórax (ancho máximo de la región posterior del cefalotórax)	-	10 y 23	6 y 19	5 y 18	3 y 10	2 y 9	-	4 y 13
Extremo posterior de la línea dorsal longitudinal	-	11 y 22	7 y 18	6 y 17	4 y 9	3 y 8	-	5 y 12
Extremos posterior y anterior de la " <i>bar line</i> "	-	12 y 21	8 y 17	7 y 16	5 y 8	4 y 7	-	6 y 11
Surco cervical	-	13 y 20*	9 y 16*	8 y 15*	-	-	-	-
Surco cervical (área gástrica)	-	14 y 19	10 y 15	9 y 14	-	-	-	7 y 10
Surco cervical (área gástrica)	-	15 y 18*	11 y 14*	10 y 13*	-	-	-	-
Centro anterior de la areola	-	16	12	11	6	5	-	8
Extremo centro-posterior del cefalotórax	-	17	13	12	7	6	-	9

Se estudió el tamaño y la forma rostro en relación con el dimorfismo sexual a efectos de determinar posibles diferencias entre machos y hembras. La talla fue analizada mediante un test *t* de Student (a partir del valor del centroide - CSIn) considerando todo el cefalotórax. La forma del rostro se utilizó para testear el dimorfismo sexual mediante un análisis discriminante. Luego se regresionó el valor de la primera deformación relativa (RW1) sobre la forma a fin de obtener las grillas de deformación entre las especies.

Análisis del rostro

La forma del rostro fue testeada mediante un análisis múltiple de la varianza (MANOVA) sobre la matriz de deformaciones parciales más los componentes uniformes. También se compararon las formas del cefalotórax de las cuatro especies a partir de diferentes configuraciones de *landmarks* que representaron diferentes partes del mismo (tpsRelw, Rohlf 2007a) (Tabla 6). Por último, a fin de observar la integración morfológica del cefalotórax, se realizó un análisis de 2B-PLS utilizando el programa tpsPLS (Rohlf 2006), a partir de diferentes configuraciones de *landmarks* (10, 12, 22 y 24) y el rostro (7L). También se realizó el análisis considerando la mitad anterior del cefalotórax (11L) y la mitad posterior del mismo (16L) teniendo en cuenta que el surco cervical separa la cabeza (anterior) del tórax (posterior) (Martin & Abele 1988). En este caso se utilizaron 450 ejemplares adultos de las cuatro especies en estudio.

Análisis del quinto pereiópodo del macho

La coxa del quinto pereiópodo tiene importancia sistemática, por lo tanto las variaciones en la forma que presente son importantes. En este estudio se llevó a cabo un análisis de la coxa de machos de las especies en consideración. Se utilizaron 36 coxas de cuatro especies de *Aegla* (*A. platensis* = 7, *A. scamosa* = 9, *A. uruguayana* = 10, *A. riolimayana* = 10) (Apéndice 6.7). Se extrajo el quinto pereiópodo izquierdo de machos adultos utilizando microscopio estereoscópico. La coxa fue diseccionada para la obtención de las fotografías, las que se tomaron según el procedimiento 3. Fueron seleccionados un total de 5 *landmarks* y 5 *semilandmarks* (Figura 2.10). Los *landmarks* en la estructura analizada se seleccionaron a partir de los estudios realizados por Lopretto (1978a, b, 1980).

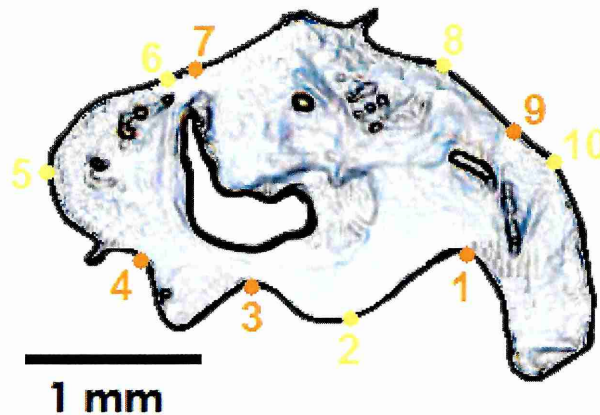


Figura 2.10. *Landmarks* (●) y *semilandmarks* (●) representando la coxa de las especies en estudio.

Las diferencias de tamaño de la coxa (CSIn) entre cada especie fueron comparadas mediante un test de Kruskal-Wallis. A través de un análisis de deformaciones relativas se estudió el ordenamiento de las especies con relación a la forma. Finalmente se realizó un MANOVA sobre la matriz de deformaciones parciales más componentes uniformes con el objeto de testear posibles diferencias entre los grupos “atlántico” y “pacífico”.

Resultados

Análisis intraespecíficos

Aegla platensis

Morfometría geométrica

- **Dimorfismo sexual y determinación del número de *landmarks***

Las diferencias entre los sexos no fueron estadísticamente significativas con relación a la talla de los individuos (test t de Student = 0,274_{gl= 203} p = 0,785).

Los machos y hembras se diferenciaron entre sí en este caso por la forma del cefalotórax, observándose los ordenamientos (RW1 y 2) de las diferentes configuraciones utilizadas en la figura 3.1 y en la tabla 3.1. El dimorfismo sexual es más evidente en algunos casos, por ejemplo, en las configuraciones de 31 y de 29 *landmarks* (Figura 3.1 A y B), mientras que en otros es más difuso, como en la configuración de 26 *landmarks* (Figura 3.1D).

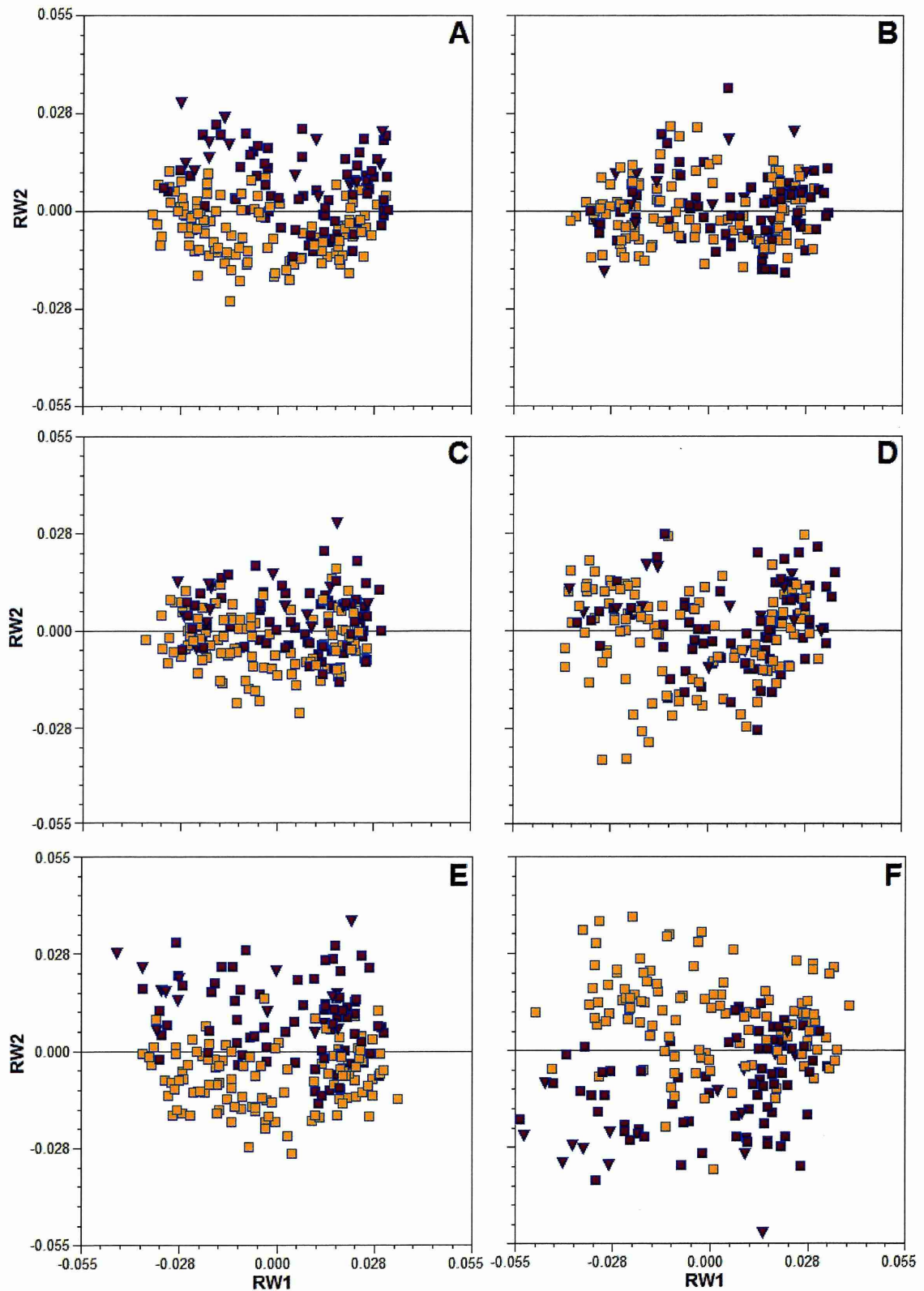


Figura 3.1. Análisis de dimorfismo sexual de ejemplares adultos de *A. platensis* utilizando diferentes configuraciones de *landmarks*: (A) 31L4SML, (B) 29L4SML, (C) 27L4SML, (D) 26L4SML, (E) 22L y (F) 10L (machos ■, hembras ■ y hembras ovígeras ▼).

Las formas analizadas desde diversas configuraciones permitieron observar que las diferencias principales entre los sexos se registran en la región posterior del cefalotórax (por detrás del surco cervical). Sin embargo, el dimorfismo sexual fue más notorio cuando se consideró al cefalotórax en su conjunto (análisis discriminante, Tabla 3.1). En la configuración de 31L las hembras presentaron un cefalotórax más ancho (L9 y L24, la unión entre la línea branquial y la parte posterior de la *línea aeglica lateralis* y L10 y L23, vértice posterior del cefalotórax), mientras que en los machos el rostro (L1) fue más largo y la frente (L3 y L30) levemente más ancha, así como también la región comprendida en la unión entre el 1er y el 2do lóbulo hepático y la espina ubicada sobre la unión (L4, L5, L28 y L28). Al analizar la configuración utilizando 29 *landmarks* -en la que no se consideró el ancho máximo de la región posterior del cefalotórax (L10 y L23)- las mayores diferencias de forma entre los sexos se observaron en el ancho máximo del cefalotórax (L9 y L22), mientras que las variaciones del rostro y la frente (L1, L3 y L28) fueron similares a la configuración de 31L aunque levemente en menor proporción. El análisis seleccionando de 27L reveló diferencias de forma poco notorias. La configuración de 26L presentó la mayor variación de forma con relación al dimorfismo sexual (DS) en la región de la unión entre la línea branquial y la parte posterior de la *línea aeglica lateralis* (L9 y L19, el ancho máximo del cefalotórax). Cuando se consideraron 22L las diferencias de forma ocurrieron principalmente en el vértice posterior del cefalotórax (L5 y L18, correspondiente al ancho máximo de la región posterior del cefalotórax) y, en menor medida, en la unión entre la línea branquial y la parte posterior de la *línea aeglica lateralis* (L4 y L19, el ancho máximo del cefalotórax). Por último, cuando se utilizaron 10 *landmarks* representando el cefalotórax, nuevamente las variaciones de forma se observaron en la región del vértice posterior del cefalotórax (L2 y L9, correspondiente al ancho máximo de la región posterior del cefalotórax) y en este caso se observaron diferencias en los extremos posterior y anterior de la “*bar line*” (L4 y L7) correspondiente a los *landmarks* L12 y L21 de la configuración de 31L. En todos los casos las variaciones mayores de forma entre machos y hembras correspondieron principalmente al ancho de la región posterior del cefalotórax (el vértice posterior del cefalotórax y la unión entre la línea branquial y la parte posterior de la *línea aeglica lateralis*) (Figura 3.2).

Tabla 3.1. Valores máximos y mínimos (de cada sexo) de la primera función del análisis discriminante por sexo a partir de los cuales se generaron las formas. *Hembras ovígeras.

Sexo/configuración	31L	29L	27L	26L	22L	10L
Hembras	5,255*	-3,815*	3,573	-3,314	5,141*	4,364*
Machos	-3,523	3,579	-3,076	3,402	-3,620	-3,073

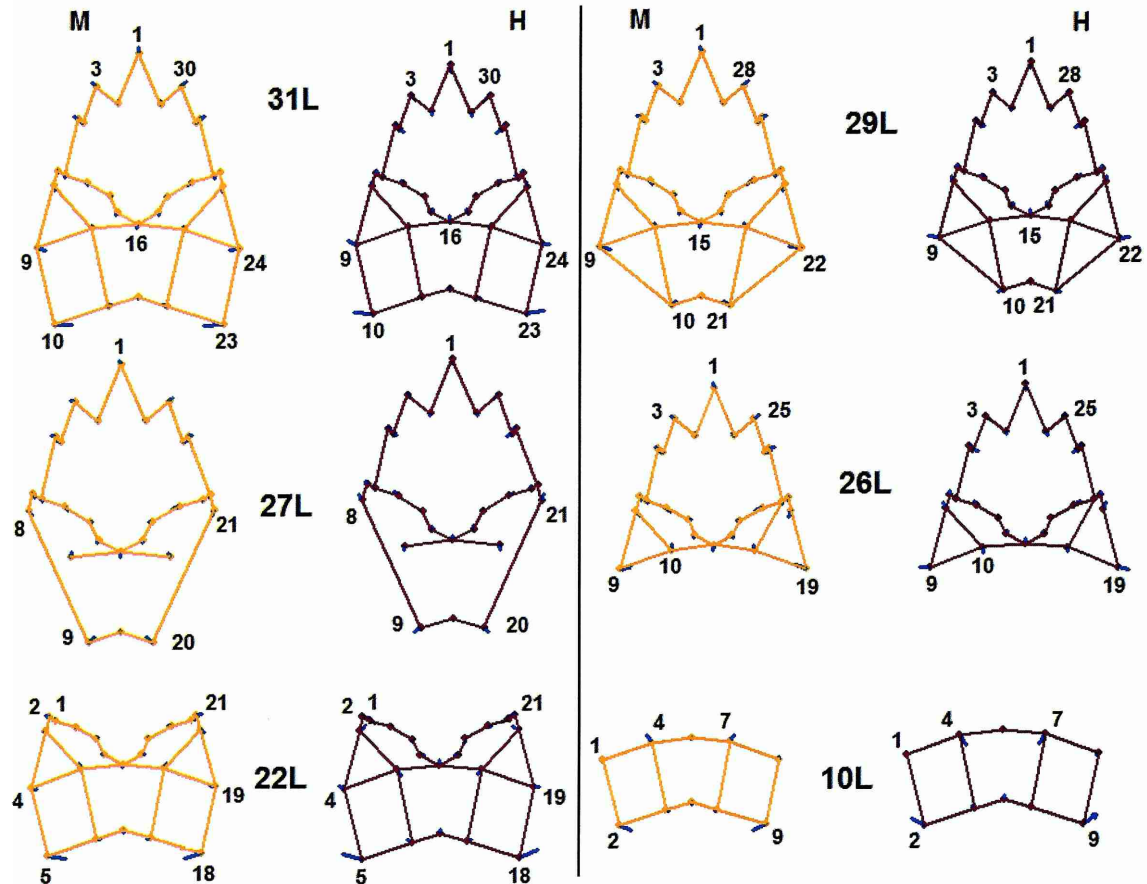


Figura 3.2. Contornos representando el cefalotórax realizadas para el análisis del dimorfismo sexual (vectores celestes) de *A. platensis* a partir de diferentes configuraciones de *landmarks*. Los contornos representados corresponden a los ejemplares extremos de cada sexo en el ordenamiento de las deformaciones relativas (RW2).

Utilizando la configuración de 31L4SML, en este caso el dimorfismo sexual se observa sobre el eje 2 (11,69%) de las deformaciones relativas. Las hembras ovígeras se separaron más claramente de los machos siendo algunos ejemplares los de mayor diferencia de forma en relación con los machos (RW2). En las configuraciones de 22L y 10L el RW2 se evidenciaron más claramente las diferencias de sexo (13,48% y 18,18%, respectivamente). Cuando se utilizaron en el análisis las configuraciones de 29L4SML, 27L4SML y 26L5SML el dimorfismo sexual no fue tan evidente (8,2%, 8,67% y 12,91%, respectivamente). El análisis discriminante respalda lo observado en los análisis de deformaciones relativas. El total de los casos de grupos originales correctamente clasificados para cada configuración fue: 95,6% (31L4SML); 87,8% (29L4SML); 88,8% (27L4SML); 81,0% (26L5SML); 89,8% (22L) y 85,4% (10L) (Tablas 3.3-3.5).

Tablas 3.3-3.5. Análisis discriminante de las diferentes configuraciones de *landmarks*: 31L4SML, 29L4SML, 27L4SML, 26L4SML, 22L y 10L.

Tabla 3.3. Resumen de la 1° función discriminante.

Función/configuración	Autovalores	Correlación canónica
1-31L	2,511	0,846
1-29L	1,486	0,773
1-27L	1,344	0,757
1-26L	0,928	0,694
1-22L	1,540	0,779
1-10L	1,176	0,735

Tabla 3.4. Valores de la test de lambda de Wilk.

Función/configuración	λ de Wilk	Chi ²	gl	p <
1-31L	0,285	218,527	58	0,0001
1-29L	0,402	160,274	54	0,0001
1-27L	0,427	151,623	50	0,0001
1-26L	0,519	117,525	48	0,0001
1-22L	0,394	170,618	40	0,0001
1 -10L	0,460	151,573	16	0,0001

Tabla 3.5. Resultados de la clasificación basado en los valores de las funciones discriminantes.

Configuración		sexo	Individuo predicho p/ el grupo		Total
			Hembras (H)	Machos (M)	
31L4SML	Valor	H	82	7	89
		M	2	114	116
	%	H	92,1	7,9	100
		M	1,7	98,3	100
29L4SML	Valor	H	75	14	89
		M	11	105	116
	%	H	84,3	15,7	100
		M	9,5	90,5	100
27L4SML	Valor	H	78	11	89
		M	12	104	116
	%	H	87,6	12,4	100
		M	10,3	89,7	100
26L5SML	Valor	H	67	22	89
		M	17	99	116
	%	H	75,3	24,7	100
		M	14,7	85,3	100
22L	Valor	H	75	14	89
		M	7	109	116
	%	H	84,3	15,7	100
		M	6,0	94,0	100
10L	Valor	H	70	19	89
		M	11	105	116
	%	H	78,7	21,3	100
		M	9,5	90,5	100

A pesar de haberse observado diferencias entre los sexos sobre el eje 2 de las deformaciones relativas (RW2), en el análisis de dimorfismo sexual se seleccionó una configuración de 31L4SML. El eje 1 del análisis mencionado (RW1) representaría las diferencias interpoblacionales y la influencia del tamaño en la forma. A partir de aquí, se trabajó con 31L4SML, considerándose diferentes valores de alfa para determinar las variaciones de forma que más aportan a la diferencia entre los sexos. Lo observado resultó favorable a la hipótesis del dimorfismo sexual, determinado principalmente por el ancho de la región posterior del cefalotórax (RW2) (Tabla 3.6).

Tabla 3.6. Correlación de las matrices (test de Mantel) de deformaciones parciales correspondientes a diferentes configuraciones de *landmarks*.

Correlación euclidiana (r)	10L	22L	26L	27L	29L	31L
10L	1					
22L	0,8470	1				
26L	0,5954	0,7451	1			
27L	0,5907	0,7699	0,8761	1		
29L	0,6898	0,8231	0,9323	0,9335	1	
31L	0,7424	0,8907	0,8772	0,8887	0,9518	1

Finalmente, en el análisis del dimorfismo sexual se utilizó la configuración de 31L (con un alfa de 0). Al mencionar este punto, es importante aclarar que son las variaciones de forma mayores (alfa = 1) las que determinan el dimorfismo sexual, explicando el RW2 las diferencias entre machos y hembras (Figura 3.3, Tabla 3.7). A pesar de ello se diferencian con mayor apoyo estadístico la forma entre los sexos con un valor de alfa igual a cero (donde se otorga igual peso a las variaciones de forma menores y mayores). Con menor apoyo con un valor de alfa igual a 1, las diferencias de forma son significativas pero el valor del test t de Student es menor (Tabla 3.8).

De este modo, el ordenamiento con un alfa = cero y alfa = 1 (RW1 y 2) fue más compacto, en tanto que con un alfa igual a -1 no se percibió el dimorfismo sexual explicando por otras características del cefalotórax las variaciones de forma, como la región anterior del mismo.

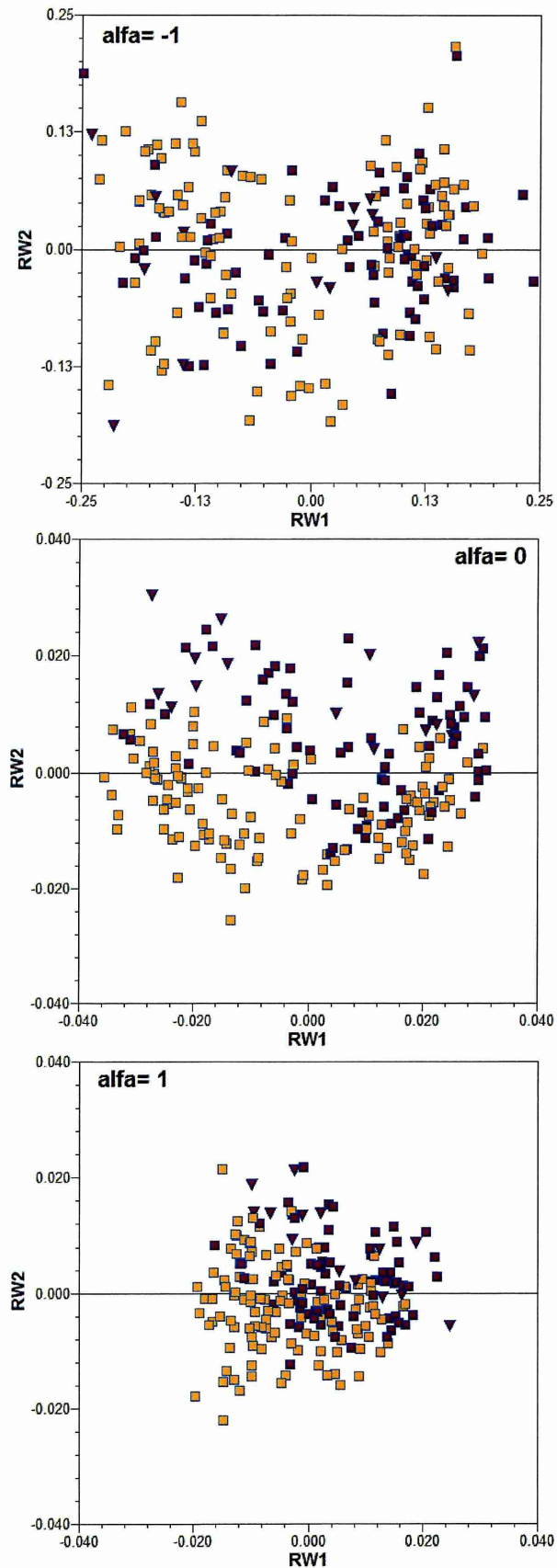


Figura 3.3. Análisis de DS (RW 1 y 2, tpsRelw) utilizando diferentes valores de alfa (-1; 0 y 1) (31L4SML). Ordenamiento con relación al sexo (machos ■, hembras ■ y hembras ovígeras ▼).

Tabla 3.7. Valores singulares y porcentaje de explicación de las deformaciones relativas (RW 1 y 2) correspondientes a una configuración de 31L4SML utilizando diferentes valores de alfa. Valores singulares (VS) y porcentaje explicado por las deformaciones relativas (RW). Porcentaje por eje (%E), porcentaje acumulado (%A).

Alfa	Eje - RW	VS	%E	%A
0	1	0,279	38,70%	38,70%
	2	0,153	11,69%	50,40%
-1	1	1,787	22,94%	22,94%
	2	1,099	8,69%	31,63%
1	1	0,146	46,28%	46,28%
	2	0,115	28,73%	75,01%

Tabla 3.8. Test t de Student donde se comparan cuál de los tres valores de alfa (0, -1 y 1) explicaría mejor el DS con relación al RW2.

RW2 - alfa =	t	gl	p
0 _{IVnA}	9,217	157	< 0,0001
-1 _{IVnA}	-0,879	202	= 0,3810
1	5,335	203	< 0,0001

IVnA = igualdad de varianza no asumida.

El cefalotórax de las hembras presenta una forma más compacta y corta que el de los machos, en los cuales el cefalotórax fue levemente más estilizado. La región de mayor diferencia entre los sexos es la parte posterior al surco cervical (*landmarks* 6, 7, 14, 16, 19, 26 y 27, y *semilandmarks* 13, 15, 18 y 20), principalmente el vértice posterior del cefalotórax (L10 y L23 ancho de la región posterior) más ancho en hembras y más largo en los machos. El ancho máximo (L9 y L23) es apenas mayor en las hembras. El rostro (L1) es más largo en los machos, en relación con la concavidad de los senos orbitales (L2), y más robusto, siendo la frente (L3 y L30) más ancha, con relación a la configuración de consenso (en este análisis sólo se consideró el eje 2 de las deformaciones relativas -RW2-; en cambio, en el análisis de las diferentes configuraciones se utilizaron las deformaciones parciales + los componentes uniformes = matriz de pesos) (Figura 3.4).

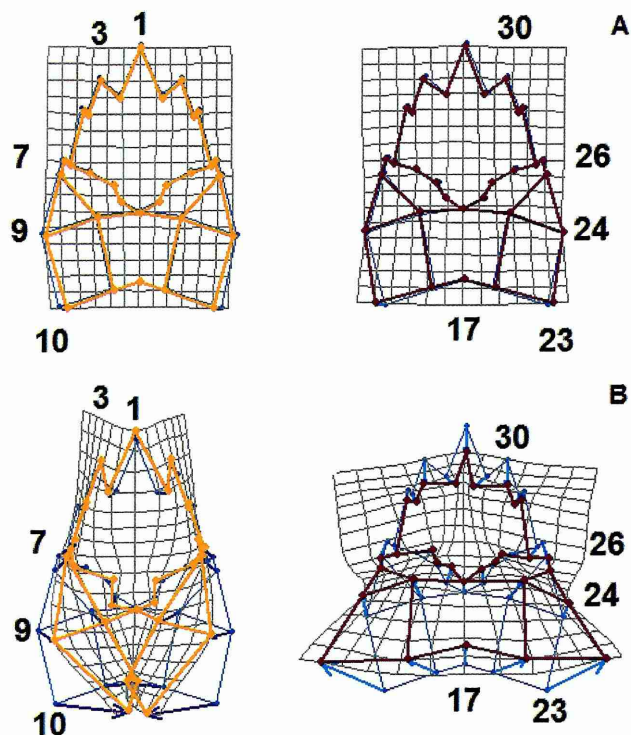


Figura 3.4. Diferencias de forma del cefalotórax entre machos (●) y hembras (●) (grillas de deformación y vectores) a lo largo del RW2. En celeste se visualiza la configuración de consenso y los vectores de deformación (superposición de los vectores por ajuste de Procrustes, tpsRelw) (A- rango normal, B- aumentada 10 veces).

Al realizar el análisis del dimorfismo sexual intrapoblacional, se observó que sólo tres de las poblaciones presentaron diferencias significativas en el tamaño, siendo generalmente la talla media mayor en los machos.

El análisis de deformaciones relativas (RW) (31L4SML) reveló visualmente diferencias de forma en tres poblaciones, observándose la separación entre sexos a lo largo del eje 1 (Figura 3.5 A, C, G). Estos resultados coinciden con lo observado en los análisis de comparación de medias (test t de Student).

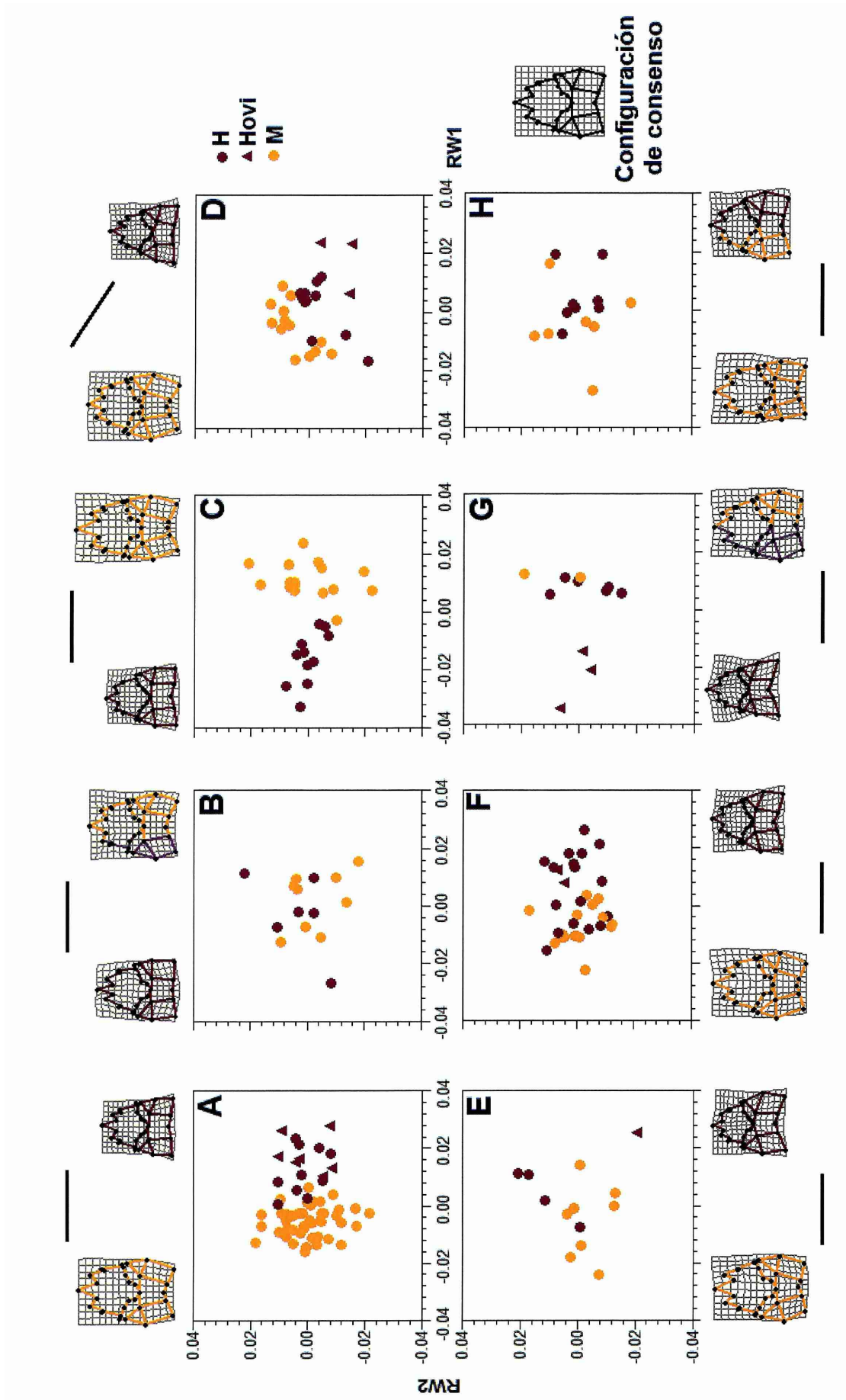


Figura 3.5 (página anterior). Análisis de dimorfismo sexual de ejemplares adultos de cada población utilizando 31 *landmarks* y 4 *semilandmarks*. A- Río de la Plata (Vicente López). B- Río Itacaruaré (San Javier). C- Arroyo El Manantial. D- Río Singuil. E- Arroyo El Tala. F- Arroyo Los Nogales. G- Dique Pirquitas. H- Río Pirquitas. Grillas de deformación obtenidas de las poblaciones con diferencias de tamaño estadísticamente significativas o de aquellos gráficos que se observaba una separación visual entre sexos, las líneas debajo de las grillas indican la dirección en los ejes seguida para obtenerlas (machos ○ hembras ● y hembras ovígeras ▲). Las grillas están magnificadas x3, tomando el máximo valor del RW1 o 2, para poder visualizar mejor las variaciones de forma.

Los resultados del dimorfismo sexual en cada una de las ocho poblaciones (el lote MLP63 no se incluyó en el análisis por contar con solo un ejemplar macho) fueron los siguientes:

A. Río de la Plata, Vicente López, Buenos Aires (MACN 25931): los ejemplares machos fueron de mayor tamaño y las diferencias fueron estadísticamente significativas (test t de Student $t_{IVnA} = -5,512$ $_{gl= 48}$ $p < 0,0001$ – $IVnA$ = igualdad de varianzas no asumida) (análisis de deformaciones relativas: VS RW1 = 0,08464 RW1 = 19,03%, VS RW2 = 0,06327 RW2 = 10,63%, porcentaje explicado acumulado RW1 y 2 = 29,66%). MANCOVA sobre la matriz de pesos 4SML (se realizó utilizando el tamaño CSIn como covariable en los casos en que había diferencias significativas en el tamaño) (lambda de Wilk < 0,0001 $F = 281,327$ $H_{gl= 58}$ $E_{gl= 1}$ $p = 0,047$), es decir que hay diferencias estadísticamente significativas entre la forma de los sexos (17H-44M).

B. Río Itacaruaré, San Javier, Misiones (MLP 16-11871): CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0,889$ $_{gl= 1}$ $p = 0,346$. Análisis de deformaciones relativas: VS RW1 = 0,04293 RW1 = 21,13%; VS RW2 = 0,03820 RW2 = 16,74%; porcentaje explicado acumulado RW1 y 2 = 37,87%). No se realizó el análisis estadístico multivariado debido a que el n fue bajo (6H-9M).

C. Arroyo El Manantial, Tucumán (MLP60 y MLP24): los ejemplares hembras fueron de mayor tamaño que los machos y las diferencias fueron estadísticamente significativas (test t de Student = 4,495 $_{gl= 25}$ $p < 0,0001$) (análisis de deformaciones relativas: VS RW1 = 0,07795 RW1 = 33,21%; VS RW2 = 0,04723 RW2 = 12,20%; porcentaje explicado acumulado RW1 y 2 = 45,41%). MANCOVA matriz de pesos 4SML (lambda de Wilk < 0,0001 $F = 476,012$ $H_{gl= 24}$ $E_{gl= 1}$ $p = 0,036$), es decir que hay diferencias estadísticamente significativas entre la forma de los sexos (11H-16M).

D. Río Singuil, Catamarca (INALI 25): los ejemplares machos fueron de mayor tamaño y las diferencias no fueron estadísticamente significativas (test t de Student = -1,406 $_{gl= 25}$ $p = 0,172$) (análisis de deformaciones relativas: VS

RW1 = 0,05702 RW1 = 24,30%; VS RW2 = 0,04475 RW2 = 14,97% (porcentaje explicado acumulado RW1 y 2 = 39,26%). MANOVA matriz de pesos 4SML (lambda de Wilk = 0,047 F = 0,815 $H_{gl}= 25$ $E_{gl}= 1$ p = 0,721), es decir que no hay diferencias estadísticamente significativas entre la forma de los sexos (14H-13M).

E. Arroyo El Tala, Piedras Blancas, Catamarca (INALI 18 y 19): CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0,021$ $_{gl}= 1$ p = 0,884. Análisis de deformaciones relativas: VS RW1 = 0,04791 RW1 = 28,40%; VS RW2 = 0,04119 RW2 = 20,99%; porcentaje explicado acumulado RW1 y 2 = 49,38%). No se pudo realizar el análisis multivariado de la varianza porque el *n* fue bajo (5H-8M).

F. Arroyo Los Nogales, El Rodeo, Catamarca (INALI 20 y 23): los ejemplares machos fueron de mayor tamaño y las diferencias fueron estadísticamente significativas (test t de Student = 0,790 $_{gl}= 33$ p = 0,435) (análisis de deformaciones relativas: VS RW1= 0,07041 RW1= 29,17%; VS RW2= 0,04181 RW2= 10,28%; porcentaje explicado acumulado RW1 y 2= 39,45%). MANOVA matriz de pesos 4SML (lambda de Wilk = 0,047 F = 0,620 $H_{gl}= 33$ $E_{gl}= 1$ p = 0,787) es decir que no hay diferencias estadísticamente significativas entre la forma de los sexos (19H-16M).

G. Dique Pirquitas, Catamarca (INALI 21): CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 2,000$ $_{gl}= 1$ p = 0,157. Análisis de deformaciones relativas: VS RW1= 0,04969 RW1 = 40,90%; VS RW2 = 0,03113 RW2 = 16,05% porcentaje explicado acumulado RW1 y 2 = 56,95%). No se pudo realizar el análisis multivariado de la varianza porque el *n* fue bajo (9H-2M).

H. Río Pirquitas, Catamarca (INALI 22): CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0,121$ $_{gl}= 1$ p = 0,728. Análisis de deformaciones relativas: VS RW1 = 0,04490; RW1 = 25,23%. VS RW2 = 0,03401 RW2 = 14,48%; porcentaje explicado acumulado RW1 y 2 = 39,71%). No se pudo realizar el análisis multivariado de la varianza porque el *n* fue bajo (8H-7M).

A partir de los datos precedentes se percibió que el dimorfismo sexual en *A. platensis* está influenciado por el tamaño en algunos casos (por ejemplo, en los cangrejos del Río de la Plata y del arroyo El Manantial), evidenciándose en la forma a través de las grillas de deformación, principalmente en el ancho máximo del cefalotórax (9L y 24L). Este último valor fue siempre más alto en los ejemplares de mayor tamaño independientemente del sexo.

Al comparar las formas entre sexos, se observó que las hembras presentaron un rostro (1L) más corto (considerando el L2) en relación con los machos y una región posterior del cefalotórax más ancha (10L y 23L). En los casos en que se evidenció superposición entre los sexos (en los extremos de los ejes, Figura 3.5 G y H) las diferencias en el ancho de la región posterior (10L y 23L) no fueron concluyentes para separar las formas, mientras que sí lo fue en el ancho máximo del cefalotórax (9L y 24L). Por ejemplo, entre los ejemplares del dique Pirquitas las hembras (ovígeras principalmente) fueron de mayor tamaño que los machos, habiendo superposición en el RW1+ en ambos sexos (H-LC = 1,41-1,72 cm, M-LC = 1,42-1,45 cm y H ovígeras-LC = 2,49-2,83 cm). En este caso las hembras presentaron la misma forma del cefalotórax que los machos, siendo las hembras ovígeras las que exhibieron las “características típicas” de forma observada en las hembras, en tanto las demás hembras se asemejaron a la forma de los machos. El rostro (1L) fue más prominente en relación con las espinas orbitales, caracterizadas por ser más cortas y orientadas hacia afuera (3L y 30L), el surco cervical fue más angosto, mostrando una zona ancha y mayor dirigida hacia atrás, a diferencia de los machos, en la región posterior (10L y 23L). De este modo, las hembras parecerían tener la región posterior al surco cervical de mayor tamaño (superficie, ancho, etc.).

En algunos casos (Figura 3.5 A y C) las hembras revelaron toda la región posterior al surco cervical más ancha pero no extendida hacia atrás.

Las hembras ovígeras siempre se diferenciaron un poco más de los machos que de las hembras en estado no reproductivo (Figura 3.5 A, D y G) mostrando, en algunos casos, una forma diferente a estas últimas. Esta separación de forma se observó más claramente cuando se realizó un análisis de dimorfismo sexual por población.

- **Análisis interpoblacionales**

En el ordenamiento de deformaciones relativas (RW) se observó que las poblaciones se diferencian a lo largo del RW1 (Figura 3.6). Estas diferencias en la forma de los cangrejos entre las poblaciones estudiadas corresponden a las variaciones de menor magnitud (valor de alfa igual a -1). Estas diferencias también estarían presentes en el análisis con alfa igual a cero (Tabla 3.9).

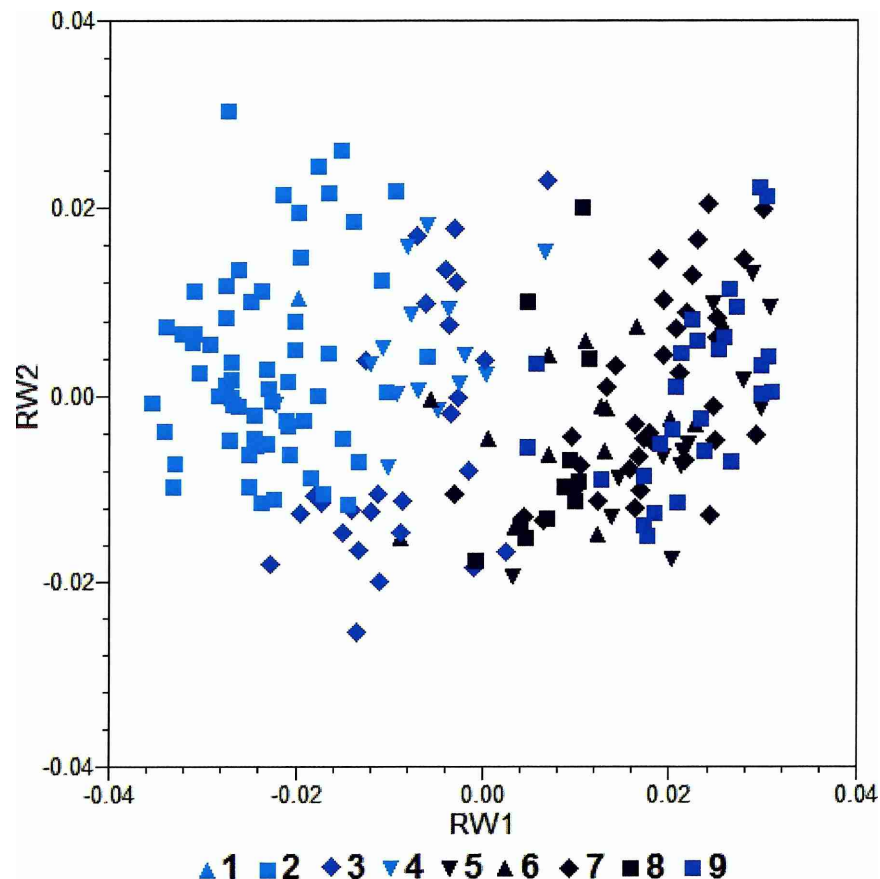


Fig. 3.6. RW 1 y 2, ordenamiento con relación a la forma entre las poblaciones y cuencas de *A. platensis*. 1- Río de la Plata (La Plata). 2- Río de la Plata (Vicente López). 3- Arroyo El Manantial. 4- Río Itacaruaré (San Javier). 5- Arroyo El Tala. 6- Río Pirquitas. 7- Arroyo Los Nogales. 8- Dique Pirquitas. 9- Río Singuil.

Los cangrejos más pequeños presentaron una frente más ancha (L3 y L 30) con relación a un rostro estilizado (L1), mientras que fue más robusto en los ejemplares más grandes (L1, L2, L3, L30 y L31). Los resultados sobre los individuos del Río de la Plata mostraron que la región del surco cervical (L6, L7, SML13, L14, SML15, L16, SML18, L19, SML20, L27 y L26) y las espinas, de la unión entre el 3er y el 4to lóbulo hepático (L6, L7 y L8 y L25, L26 y L27) son menos hercúleas que en los ejemplares de Catamarca que poseen, además, la región posterior al surco cervical más ancha (L9,

L10, L23 y L24). Así, se observa un cefalotórax más estilizado principalmente en los ejemplares provenientes del Río de la Plata (Figura 3.7).

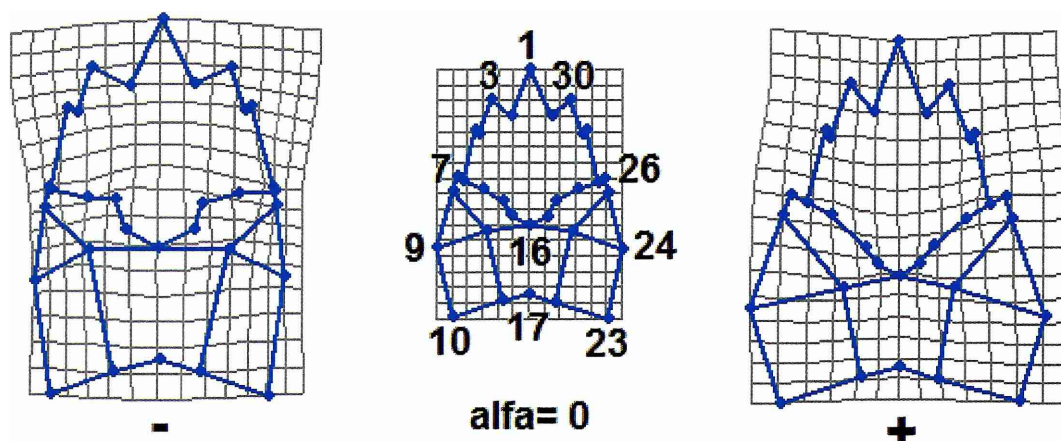


Figura 3.7. Grillas de deformación obtenidas del análisis por poblaciones (RW 1, tpsrelw) utilizando valor de alfa = 0 (31L4SML). Las grillas de la izquierda corresponden la población del Río de la Plata (valores negativos del RW1) y las de la derecha a las poblaciones del río Singuil y otras de Catamarca (valores positivos). Las poblaciones del arroyo El Manantial (Tucumán) y del río Itacaruaré (Misiones) son similares a la configuración de consenso (centro).

El análisis interpoblacional utilizando diferentes valores de alfa se realizó mediante un ANOVA y se observó que utilizando un valor de alfa = -1 las formas entre poblaciones difieren más ampliamente. Al utilizar un alfa = 0 se ajustarían bien las diferencias interpopulacionales (Tabla 3.9).

Tabla 3.9. ANOVA (Inter-grupos) entre las poblaciones como variable ordenadora y el RW1.

RW1	gl	Suma de cuadrados	F	p
$\alpha=0$	7, 204	9,728E+025	195,918	<0,0001
$\alpha=-1$	7, 204	4,007 E+027	202,940	<0,0001
$\alpha=1$	7, 204	1,963 E+025	50,339	<0,0001

En estos análisis de la varianza se realizó una prueba posterior mediante un test de Bonferroni y se observó que las poblaciones de Catamarca no difirieron entre sí con relación al RW1 (Tabla 3.10).

Tabla 3.10. Comparaciones múltiples donde se observa el análisis de las varianzas (ANOVA) entre las poblaciones con relación al RW1 (alfa = -1). Test de Bonferroni.

Sitio		p	Sitio		p
Río de la Plata	Ayo. El Manantial	<0,0001	Río Pirquitas	Río de la Plata	<0,0001
	Río Itacaruaré	<0,0001		Ayo. El Manantial	<0,0001
	Ayo. El Tala	<0,0001		Río Itacaruaré	<0,0001
	Río Pirquitas	<0,0001		Ayo. El Tala	=1,0000
	Ayo. Los Nogales	<0,0001		Ayo. Los Nogales	=1,0000
	Dique Pirquitas	<0,0001		Dique Pirquitas	=1,0000
	Río Singuil	<0,0001		Río Singuil	=1,0000
Arroyo El Manantial	Río de la Plata	<0,0001	Arroyo Los Nogales	Río de la Plata	<0,0001
	Río Itacaruaré	<0,0001		Ayo. El Manantial	<0,0001
	Ayo. El Tala	<0,0001		Río Itacaruaré	<0,0001
	Río Pirquitas	<0,0001		Ayo. El Tala	=1,0000
	Ayo. Los Nogales	<0,0001		Río Pirquitas	=1,0000
	Dique Pirquitas	<0,0001		Dique Pirquitas	=1,0000
	Río Singuil	<0,0001		Río Singuil	=1,0000
Río Itacaruaré	Río de la Plata	<0,0001	Dique Pirquitas	Río de la Plata	<0,0001
	Ayo. El Manantial	<0,0001		Ayo. El Manantial	<0,0001
	Ayo. El Tala	<0,0001		Río Itacaruaré	<0,0001
	Río Pirquitas	<0,0001		Ayo. El Tala	=1,0000
	Ayo. Los Nogales	<0,0001		Río Pirquitas	=1,0000
	Dique Pirquitas	<0,0001		Ayo. Los Nogales	=1,0000
	Río Singuil	<0,0001		Río Singuil	=0,8530
Arroyo El Tala	Río de la Plata	<0,0001	Río Singuil	Río de la Plata	<0,0001
	Ayo. El Manantial	<0,0001		Ayo. El Manantial	<0,0001
	Río Itacaruaré	<0,0001		Río Itacaruaré	<0,0001
	Río Pirquitas	=1,0000		Ayo. El Tala	=1,0000
	Ayo. Los Nogales	=1,0000		Río Pirquitas	=1,0000
	Dique Pirquitas	=1,0000		Ayo. Los Nogales	=1,0000
	Río Singuil	=1,0000		Dique Pirquitas	=0,8530

Al considerar las poblaciones de origen, se observaron diferencias significativas en el tamaño de los cangrejos ($\text{Chi-cuadrado} = 38,254_{\text{gl}=7} \text{ p} < 0,0001$). Este mismo resultado se observó al agrupar las poblaciones por cuenca (Endorreica Catamarca: todas las poblaciones de Catamarca menos la del río Singuil. Río Salí: las de Tucumán y río Singuil. Río de la Plata: Vicente López y La Plata y San Javier, Misiones) ($\text{Chi-cuadrado} = 14,434_{\text{gl}=2} \text{ p} < 0,001$) siendo los cangrejos de la cuenca Endorreica de Catamarca los de mayor tamaño, excepto los provenientes del Dique Pirquitas, cuyo tamaño medio fue el menor de todas las poblaciones analizadas. En relación con los

valores de media, los ejemplares del Río de la Plata fueron los más pequeños, seguidos por los del arroyo El Manantial (Tucumán) y los del río Itacaruaré (Misiones) (Tabla 3.11., Figura 3.8).

Tabla 3.11. Comparaciones del tamaño de individuos por cuenca (test de Dunnett T3, igualdad de varianza no asumida).

Cuenca		Error est.	p
Río de la Plata	Río Salí	0,03921	= 0,0220
	Endorreica Catamarca	0,03652	< 0,0001
Río Salí	Río de la Plata	0,03921	= 0,0220
	Endorreica Catamarca	0,04542	= 0,8000
Endorreica Catamarca	Río de la Plata	0,03652	<0,0001
	Río Salí	0,04542	= 0,8000

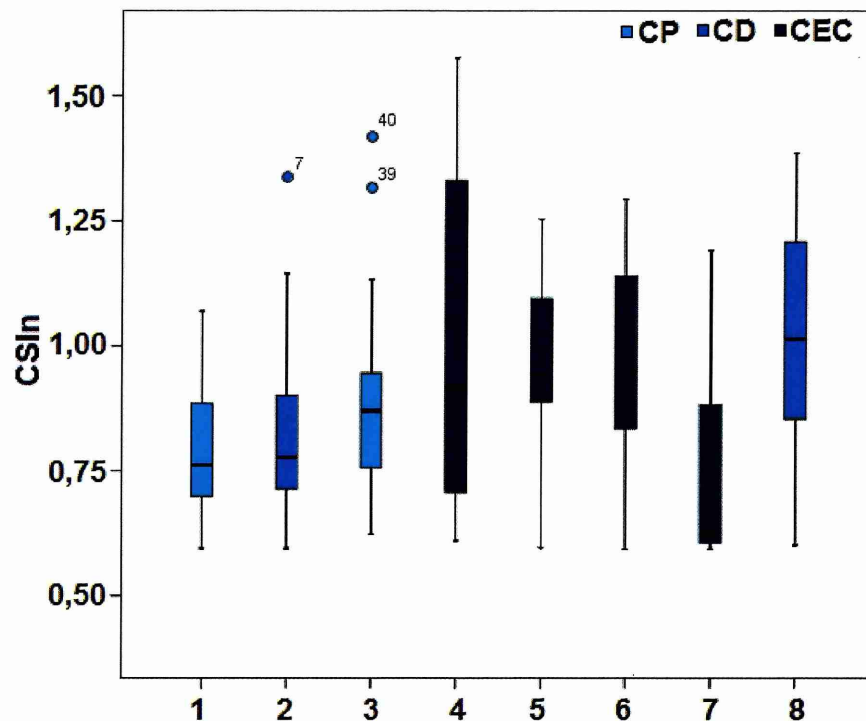


Figura 3.8. Tamaño de los cangrejos por sitio y por cuenca. 1- Río de la Plata (Vicente López). 2- Arroyo El Manantial. 3- Río Itacaruaré. 4- Arroyo El Tala. 5- Río Pirquitas. 6- Arroyo Los Nogales. 7- Dique Pirquitas. 8- Río Singuil (CP, Cuenca del Plata. CD, Cuenca el río Salí. CEC, Cuencas endorreicas de Catamarca).

Se observó que los ejemplares de la provincia de Catamarca presentan mayor tamaño, siendo similares en el resto de los sitios (Figura 3.8), excepto los ejemplares del Dique Pirquitas, que presentaron los individuos de menor talla media de las poblaciones de cangrejos estudiadas. La talla de los cangrejos influye sobre la forma, observándose diferencias estadísticamente significativas entre el tamaño y forma de los

ejemplares. Los resultados obtenidos indican que es posible rechazar la H_0 , existiendo relación alométrica entre tamaño y forma (test F de Goodall = 26,6466 $_{gl= 58, 11774}$ $p < 0,00001$); el ajuste del modelo es bajo, siendo que el porcentaje explicado por el tamaño de la variación de forma es 10,73% ($r^2 = 0,1$).

A partir de los resultados obtenidos, se corrió un análisis de MANCOVA, el que reveló diferencias significativas entre las formas de las poblaciones independizándose de la influencia del tamaño (Tablas 3.12-3.15).

Tabla 3.12. MANCOVA para corregir el efecto tamaño y verificar si existen diferencias de forma entre las poblaciones a partir del CSIn original como covariable. (H= hipótesis. E= error)

Efecto	λ de Wilk	F	H gl	E gl	p
CSIn	0,251	7,133	58	139	< 0,0001
Sitio	0,0001	5,307	406	980,3	< 0,0001

Al comparar los resultados de análisis discriminante entre las poblaciones se observó que la primera función discriminante separa las poblaciones (forma y tamaño), en tanto la segunda función determina el dimorfismo sexual con relación a las formas del cefalotórax a pequeña escala exceptuando el tamaño (Figura 3.9).

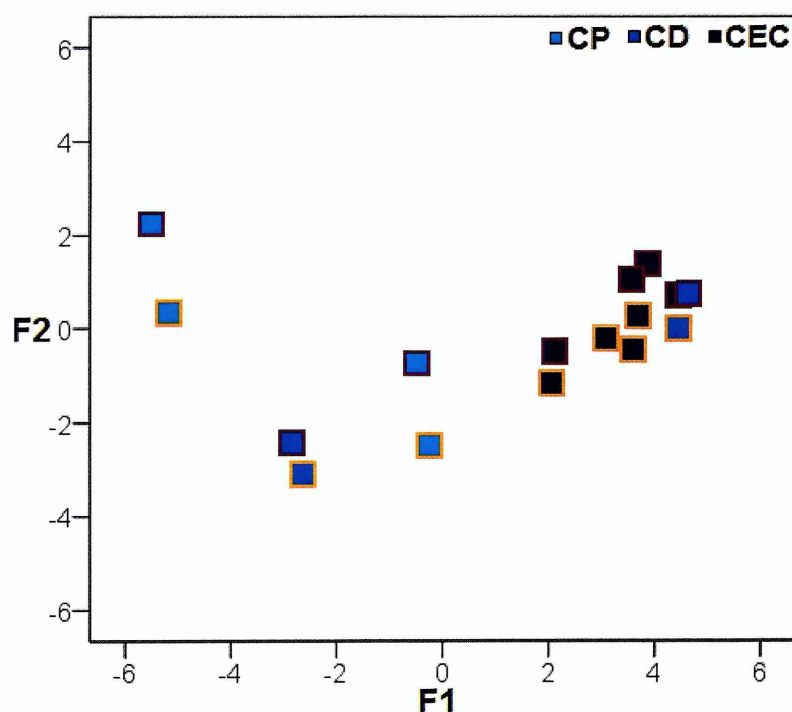


Figura 3.9. Relaciones entre poblaciones, cuencas y sexo obtenidas del valor del centroide a partir del análisis discriminante. Machos ■, hembras ■. F, función discriminante. CP, Cuenca del Plata. CD, Cuenca del río Salí. CEC, Cuenca endorreica de Catamarca.

De acuerdo con los resultados obtenidos, se destaca que la segunda función discriminante explicaría las diferencias de forma entre poblaciones o cuencas sin influencia del tamaño.

Tabla 3.13. Autovalores y correlación canónica obtenidos del análisis discriminante. Se muestran las dos primeras funciones discriminantes

Función	Autovalores	% de variación	% de variación acumulado	Correlación canónica
1	18,166	81,0	81,0	0,974
2	1,888	8,4	89,4	0,809

Tabla 3.14. Valores de la prueba lambda de Wilks obtenidos del análisis discriminante de la forma entre las poblaciones.

Funciones	λ de Wilk	Chi ²	gl	p
1 a 7	0,003	1110,152	105	< 0,0001
2 a 7	0,060	541,675	84	< 0,0001

Tabla 3.15. Resultados de la clasificación de los ejemplares a partir de los datos originales y los predichos por el análisis discriminante.

		Ejemplares predichos al grupo								
	Sitio	Río de la Plata (Vte. López)	Ayo. El Manantial	Río Itacaruaré	Ayo. El Tala	Río Pirquitas	Ayo. Los Nogales	Dique Pirquitas	Río Singuil	Total
Valor	Río de la Plata (Vte. López)	62	0	0	0	0	0	0	0	62
	Ayo. El Manantial	0	27	0	0	0	0	0	0	27
	Río Itacaruaré	1	0	14	0	0	0	0	0	15
	Ayo. El Tala	0	0	0	8	1	1	2	1	13
	Río Pirquitas	0	1	0	0	12	2	0	0	15
	Ayo Los Nogales	0	0	0	0	0	32	0	3	35
	Dique Pirquitas	0	0	0	0	1	1	8	1	11
	Río Singuil	0	0	0	1	1	2	0	23	27
%	Río de la Plata (Vte. López)	100	0	0	0	0	0	0	0	100
	Ayo. El Manantial	0	100	0	0	0	0	0	0	100
	Río Itacaruaré	6,7	0	93,3	0	0	0	0	0	100
	Ayo. El Tala	0	0	0	61,5	7,7	7,7	15,4	7,7	100
	Río Pirquitas	0	6,7	0	0	80,0	13,3	0	0	100
	Ayo. Los Nogales	0	0	0	0	,0	91,4	0	8,6	100
	Dique Pirquitas	0	0	0	0	9,1	9,1	72,7	9,1	100
	Río Singuil	0	0	0	3,7	3,7	7,4	0	85,2	100

90,7% de los grupos originales bien clasificados.

Las variaciones de forma entre los ejemplares de las diferentes poblaciones se caracterizan por un cefalotórax más estilizado y largo (L1 - L31) en los cangrejos del río Itacaruaré (cuenca del Plata) y del Arroyo El Manantial (cuenca del río Salí), mientras que en las demás poblaciones se observa un cefalotórax similar a la configuración de consenso, de cefalotórax más ancho en la región posterior al surco cervical (L7 - L26) y de frente más ancha (L3 y L30) y rostro más corto (L1). Las diferencias de forma fueron muy leves, por lo que se debió aumentar las grillas en 10x a fin de visualizarlas (Figura 3.10).

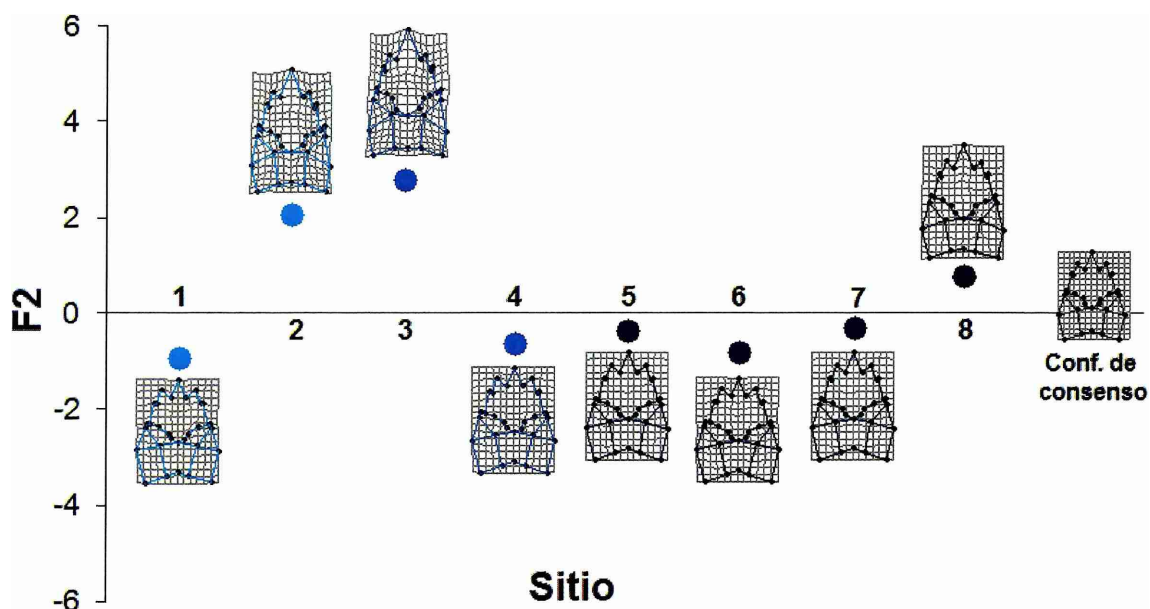


Figura 3.10. Función 2 del análisis discriminante donde se observan las diferencias de forma a partir de las grillas obtenidas de la regresión de la función discriminante 2 sobre la forma (tpsReg). Las grillas corresponden a los valores del centroide de cada sitio (eje x) (1- Río de la Plata. 2- Río Itacaruaré. 3- Arroyo El Manantial. 4- Río Singuil. 5- Arroyo El Tala. 6- Río Piriquitas. 7- Arroyo Los Nogales. 8- Dique Piriquitas) (grillas aumentadas x10).

Biometría

El tamaño no reveló diferencias significativas ($p > 0,05$) entre los sexos (LC, AC, R, F, LC/R, AC/F, LC/F, AC/R y LC/AC).

Cuando se compararon las medidas y relaciones entre poblaciones (Figura 3.11) se observaron algunas diferencias significativas en relación con las siguientes variables biométricas:

AC: Los ejemplares de Catamarca presentaron un cefalotórax significativamente más ancho que los ejemplares de Tucumán (test t de Student $t_{IVnA} = -3,871$ $_{gl= 11,734}$ $p = 0,002$).

LC/R: Los ejemplares de Catamarca presentaron una relación significativamente mayor (test t de Student $t = -5,028$ $_{gl= 12}$ $p < 0,0001$) que los ejemplares de Tucumán. Los primeros presentaron una diferencia entre el LC y el rostro, la que fue interpretada como un mayor crecimiento del rostro en relación al LC. Las diferencias en el crecimiento fueron mayores en los ejemplares de Catamarca (LC/R = 5,39) que en los de Tucumán, donde la relación (LC/R = 4,53) fue similar, tendiendo el crecimiento a la isometría.

AC/R: Los ejemplares de Catamarca presentaron una relación significativamente mayor (test t de Student $t = 9,1$ $_{gl= 12}$ $p < 0,0001$) que los ejemplares de Tucumán,

evidenciando diferencia entre el AC y el rostro e interpretándose como un mayor crecimiento del rostro con relación al AC. La diferencia en el crecimiento fue mayor en los ejemplares de Catamarca (LC/R = 4,66) que en los de Tucumán, donde la relación (LC/R = 3,56) fue similar.

LC/AC: En esta relación los ejemplares de Tucumán presentaron mayores valores a los de Catamarca, siendo esta diferencia significativa (test t de Student = 4,093_{gl= 12} p = 0,001). En este caso las relaciones en crecimiento fueron similares y cercanas a la isometría (LC/AC: Tucumán = 1,273; Catamarca = 1,157).

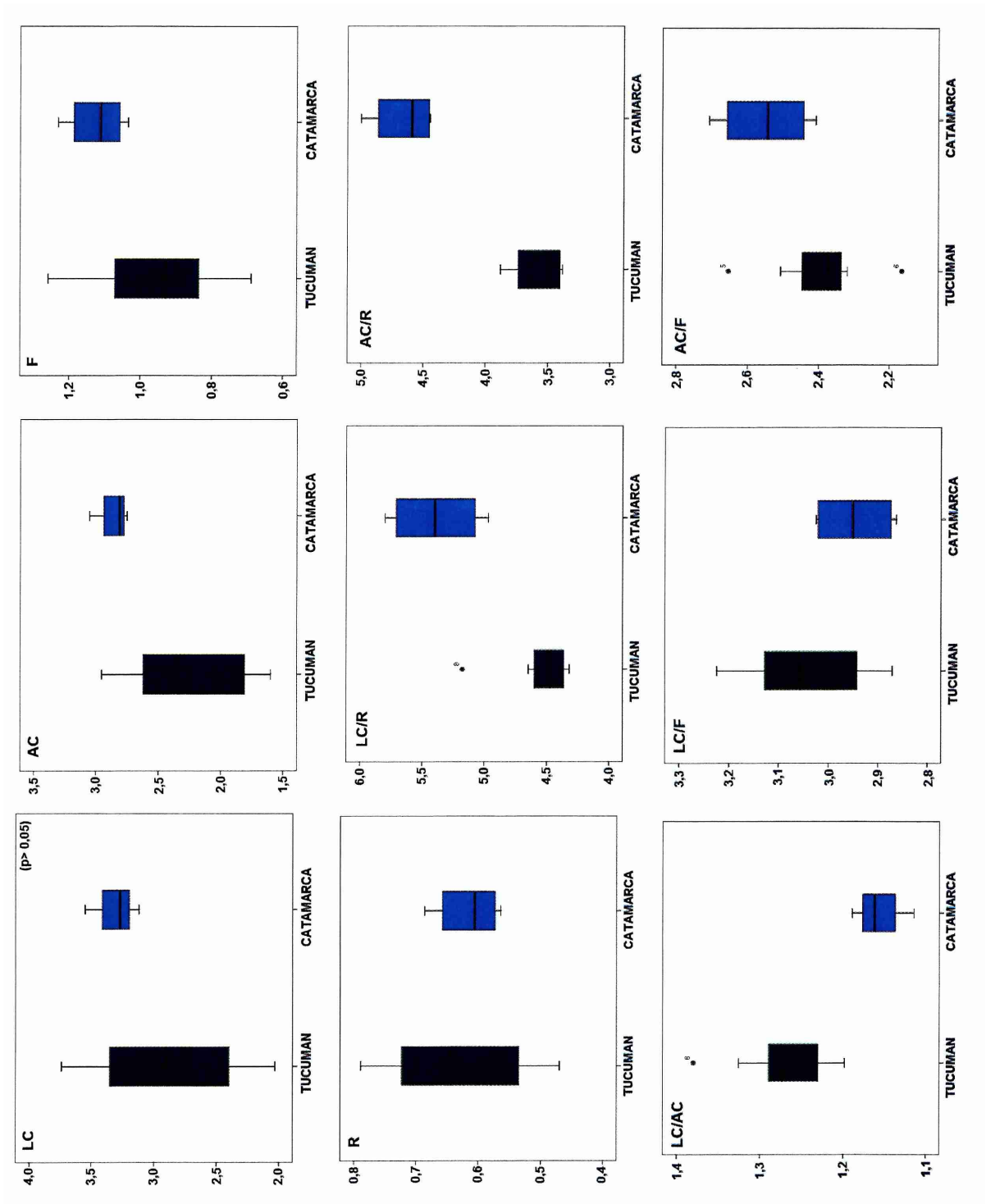


Figura 3.11. Relación entre las variables biométricas y las poblaciones estudiadas.

Aegla scamosa
Morfometría geométrica

• **Dimorfismo sexual y determinación del número de *landmarks***

A continuación se presentan los valores de la varianza por eje y total obtenidos a partir de la configuración de 31L4SML habiéndose eliminado los de menor varianza y restando un total de 23L (Figura 3.12, Apéndice 6.8).

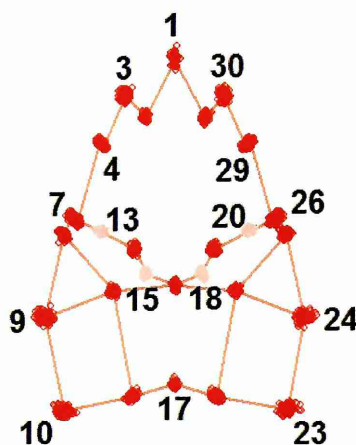


Figura 3.12. Configuración de consenso (31L4SML) y variabilidad (dispersión) de los *landmarks* en los cangrejos de *A. scamosa*. Los puntos eliminados son: 4, 7, 13, 15, 18, 20, 26 y 29. *Landmarks* (●) y *semilandmarks* (●).

La forma de *A. scamosa* representada por las dos configuraciones de *landmarks* (31L y 23L) exhiben una alta similitud euclídea $r = 0,9638$ (obtenida del test de Mantel).

Los ejemplares se ordenaron de manera similar sobre los ejes 1 y 2 de deformaciones relativas, no habiendo diferencias entre las relaciones de forma en cada población entre la configuración inicial (31L4SML) y la que representó al cefalotórax con menor número de *landmarks* (23L3SML) (Tabla 3.16, Figura 3.13).

Tabla 3.16. Test de Mantel a efectos de correlacionar dos matrices correspondientes a diferentes configuraciones de *landmarks*. 23L3SML vs. 31L4SML

Nro.	Sitio	Dist. euclídea (r)
1	Río Mendoza (Potrerillo principal)	0,9063
2	Río Mendoza (Bco. Encalada)	0,9534
3	Ayo. Villa (Tupungato)	0,9645
4	Ayo. Uspallata (Uspallata)	0,8926
5	Río Mendoza (California)	0,9808
6	Río Mendoza (Dos Túneles)	0,9332
7	En acequia (Villavicencio)	0,9479
8	Ayo. El Salto (Potrerillo 2°)	0,9722
9	Dique El Carrizal (Luján de Cuyo)	0,9024

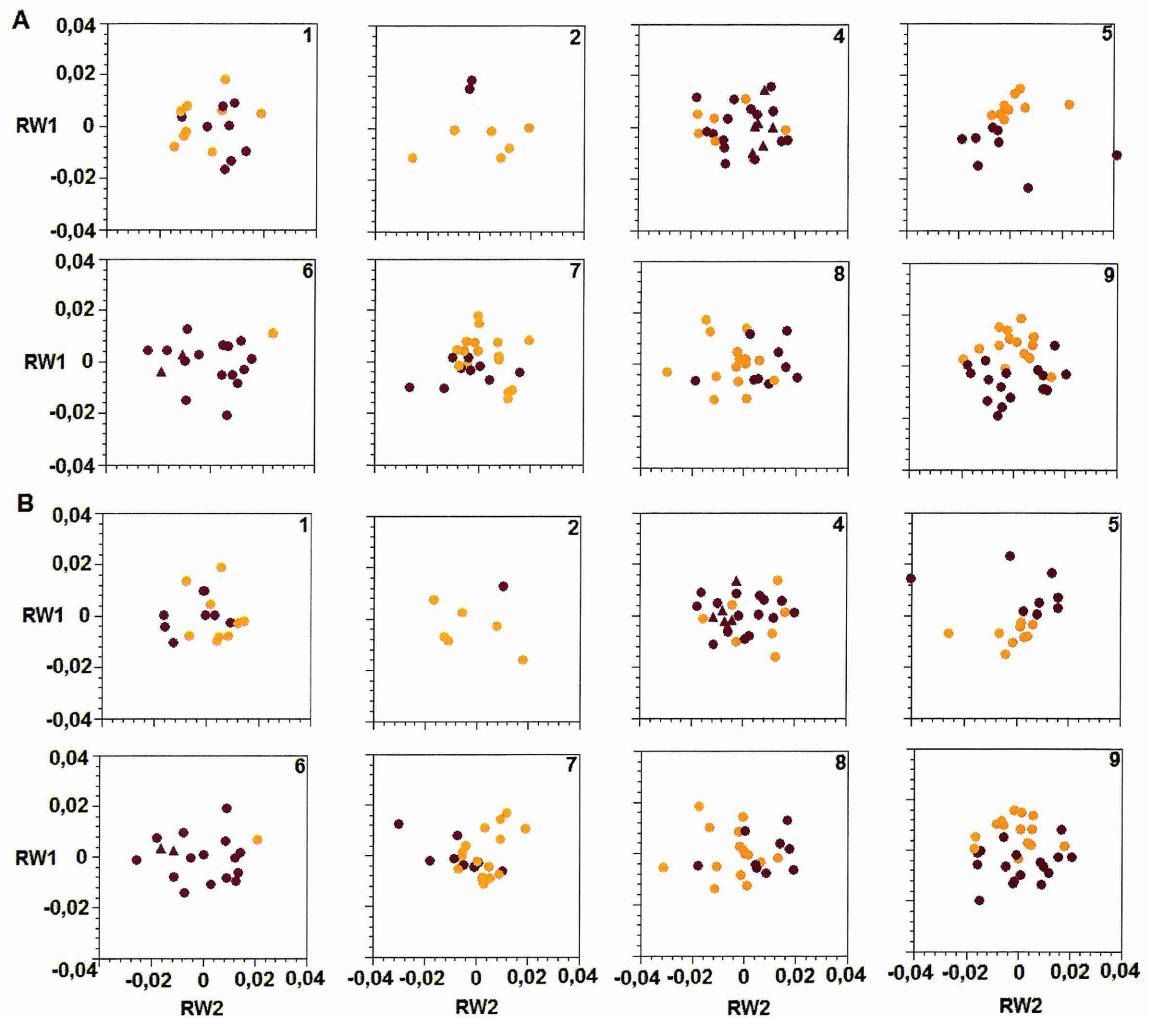


Figura 3.13. Ordenamiento de los individuos de cada población de *A. scamosa* según las configuraciones de 31E4SML(A) y 23L3SML (B). 1- Potrerillo principal. 2- Bco. Encalada. 4- Uspallata. 5- California. 6- Dos Túneles. 7- Villavicencio. 8- Potrerillo 2°. 9- Luján de Cuyo. (machos ■, hembras ■ y hembras ovígeras ▼).

Las comparaciones intrapoblacionales de tamaño (Kruskal-Wallis y ANOVA) y forma entre los sexos (MANOVA) utilizando 23L4SML, revelaron que no hay diferencias significativas entre machos y hembras.

1- Potrerillo principal: CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 1,333$ $_{gl=1}$ $p = 0,248$. No se realizó el análisis estadístico multivariado debido a que el n fue bajo (8H-9M).

2- Bco. Encalada: CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 2,778$ $_{gl=1}$ $p = 0,096$. No se realizó el análisis estadístico multivariado debido a que el n fue bajo (2H-6M).

3- Tupungato: 100% hembras. No se analizó esta población.

4- Uspallata: CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0,006$ $_{gl=1}$ $p = 0,937$. No se realizó el análisis estadístico multivariado debido a que el n fue bajo (21H-7M).

5- California: CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0,231$ $_{gl= 1}$ $p = 0,630$. No se realizó el análisis estadístico multivariado debido a que el n fue bajo (8H-9M).

6- Dos Túneles: CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 1,570$ $_{gl= 1}$ $p = 0,210$. No se realizó el análisis estadístico multivariado debido a que el n fue bajo (17H-1M).

7- Villavicencio: CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0,205$ $_{gl= 1}$ $p = 0,651$. No se realizó el análisis estadístico multivariado debido a que el n fue bajo (9H-16M).

8- Potrerillo 2°: CSIn test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 0,748$ $_{gl= 1}$ $p = 0,387$. No se realizó el análisis estadístico multivariado debido a que el n fue bajo (9H-15M).

9- Luján de Cuyo: CSIn ANOVA: $F = 3,622$ $_{gl1= 1}$ $_{gl2= 29}$ $p = 0,067$. MANOVA lambda de Wilks = 0,029 $F = 1,182$ $_{Hgl= 28}$ $Egl= 1$ $p = 0,634$. $n = 17H-14M$.

Al ser consideradas todas las poblaciones en conjunto, el ordenamiento de deformaciones relativas 1 y 2 (RW1 y 2) no reveló diferencias visuales de forma entre machos y hembras (Figura 3.14). En cambio, el análisis multivariado de la varianza sobre la matriz de pesos (DP + CU) sí evidenció diferencias significativas entre los sexos (Tabla 3.17). Las deformaciones relativas así como los análisis de MANOVA mostraron que ambas configuraciones representan al cefalotórax de manera similar para machos y hembras. Estos valores sugieren, siguiendo un criterio de disminución del número de variables sin perder representatividad de las formas, la utilización de 23 *landmarks* y, en este caso, 3 *semilandmarks* (Tabla 3.17).

Tabla 3.17. MANOVA donde se comparan dos configuraciones de *landmarks* con relación al sexo. (E: error).

Configuración	λ de Wilk	F	E gl	p
31L4SML	0,410	2,882	116	< 0,0001
23L3SML	0,444	3,930	132	< 0,0001

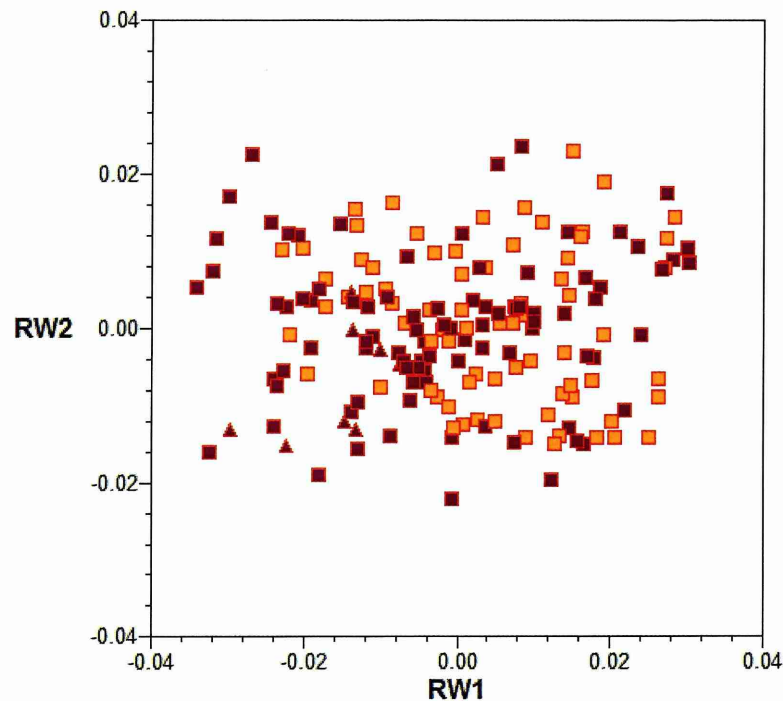


Figura 3.14. Dimorfismo sexual. Deformaciones relativas (RW) 1 y 2. RW: SV1 = 0,203; RW1 = 31,95%; sv2 = 0,128; RW2 = 12,69%; RW1-2 = 44,64%. (machos ■, hembras ■ y hembras ovígeras ▼).

La talla de machos y hembras no fue estadísticamente significativa (test t de Student = -1,765_{gl= 173} p = 0,079).

- **Análisis interoblacional diferenciado por sexo**
Machos

La forma del cefalotórax de los cangrejos machos se ve influida por su talla, observándose las variaciones de mayor magnitud en la región posterior del cefalotórax. Los ejemplares de mayor tamaño son más anchos (L7 y L18) que los más pequeños. También varían en el largo del rostro, evidenciando los más pequeños un rostro (L1) levemente más largo (Figura 3.15).

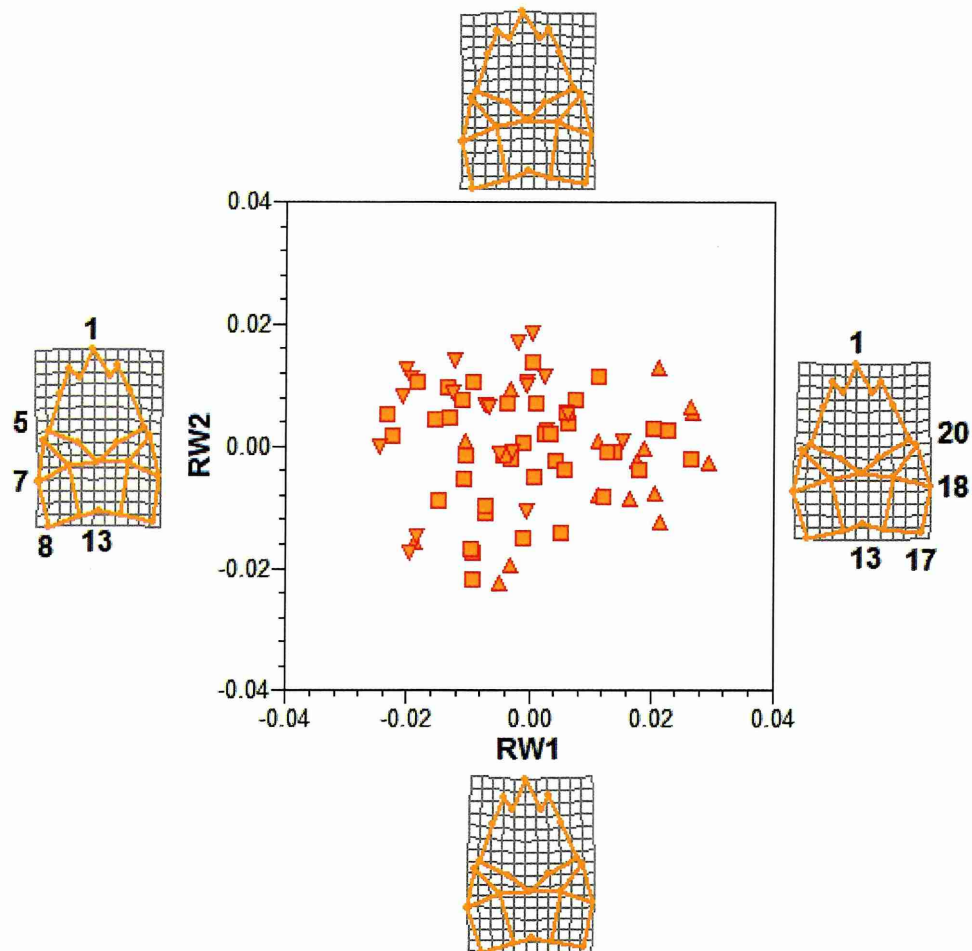


Figura 3.15. Análisis de deformaciones relativas (RW1 y 2) de cangrejos macho donde se observa la relación de forma y tamaño (alrededor de la media). Ejemplares: 1er tercio, menor tamaño ▽. 2do tercio, tamaño medio ■. 3er tercio, mayor tamaño ▲

Las diferencias de forma observadas con relación al tamaño en los machos se caracterizan porque los ejemplares de menor tamaño presentan un cefalotórax más estilizado (L1-L23) y una frente más ancha (L3 y L22), siendo el rostro más robusto (L1). La región posterior al surco ventral del cefalotórax es más angosta, con los extremos posteriores del cefalotórax levemente hacia atrás. Los ejemplares de mayor tamaño, por su parte, se caracterizan por una forma opuesta a la descrita, región posterior (L6-L19) más ancha y una frente más angosta (L3 y L22), así como un rostro (L1) más corto.

El análisis de la varianza reveló diferencias significativas en el tamaño de los individuos en las poblaciones (test de Kruskal-Wallis: $\text{Chi}^2 = 29,3$ $_{\text{gl}=7}$ $p < 0,0001$). De este modo, es posible rechazar la H_0 ya que en este caso el valor del test F generalizado de Goodall es significativo, $p < 0,00001$ ($F = 8,55$ $_{\text{gl}=42-3150}$), por lo que se

puede establecer que el tamaño influye sobre la forma. Para estos resultados el ajuste del modelo es $r^2 = 0,1$ (porcentaje explicado 10,23%).

Hembras

Las variaciones de forma de las hembras entre las diferentes tallas resultaron similares a las observadas en los machos (Figura 3.16).

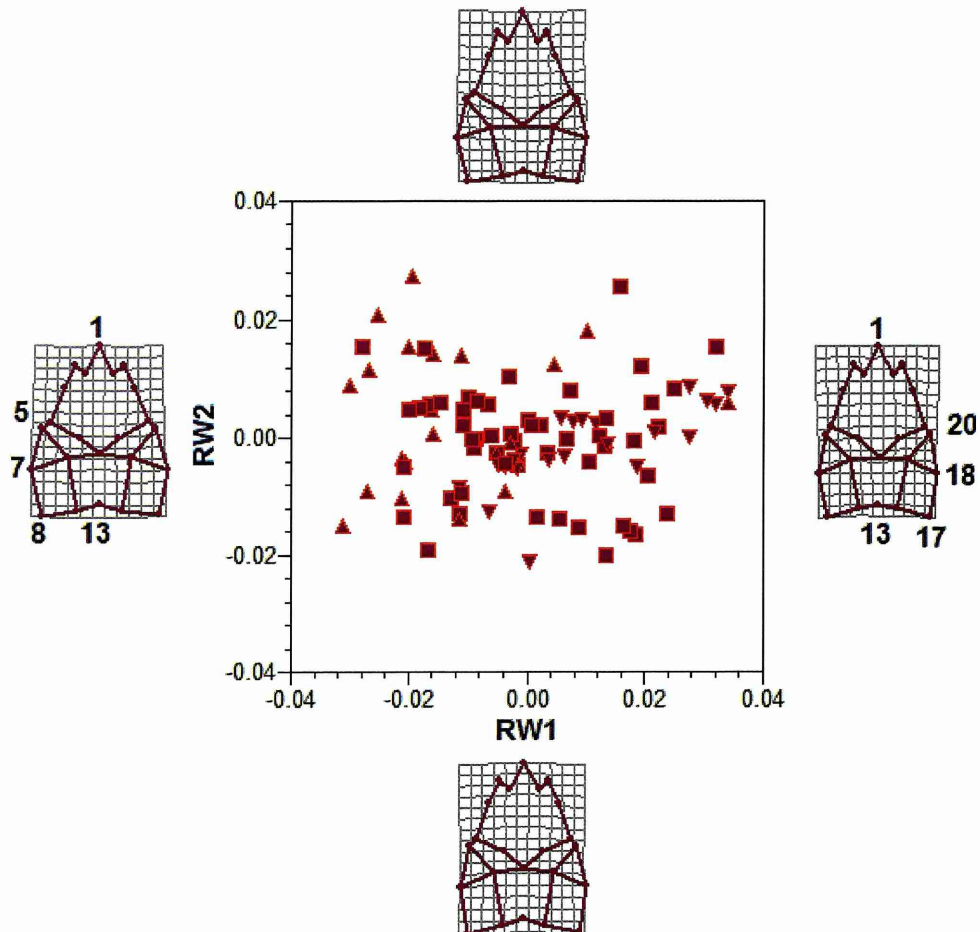


Figura 3.16. Análisis de deformaciones relativas (RW1 y 2) de cangrejos hembras donde se observa la relación de forma y tamaño (alrededor de la media). Ejemplares: 1er tercio, menor tamaño ■ . 2do tercio, tamaño medio ▼ . 3er tercio, mayor tamaño ▲.

Al realizar el análisis de la varianza se obtuvieron diferencias significativas en el tamaño de las poblaciones (test de Kruskal-Wallis: $\text{Chi}^2 = 17,4$ $_{gl=8}$ $p = 0,026$). Estos datos permiten rechazar la hipótesis de isometría ya que en este caso el valor del test F generalizado de Goodall es significativo, $p < 0,00001$ ($F = 13,58$ $_{gl=42-4032}$) por lo que el tamaño influye sobre la forma. El ajuste del modelo para estos resultados fue establecido como $r^2 = 0,1$ (porcentaje explicado 12,40%).

- **Diferencias interpopulacionales**

Las diferencias de tamaño de los individuos entre las poblaciones fue significativa (test de Kruskal-Wallis: $\chi^2 = 42,422$ $_{gl=8}$ $p < 0,0001$) (Figura 3.17).

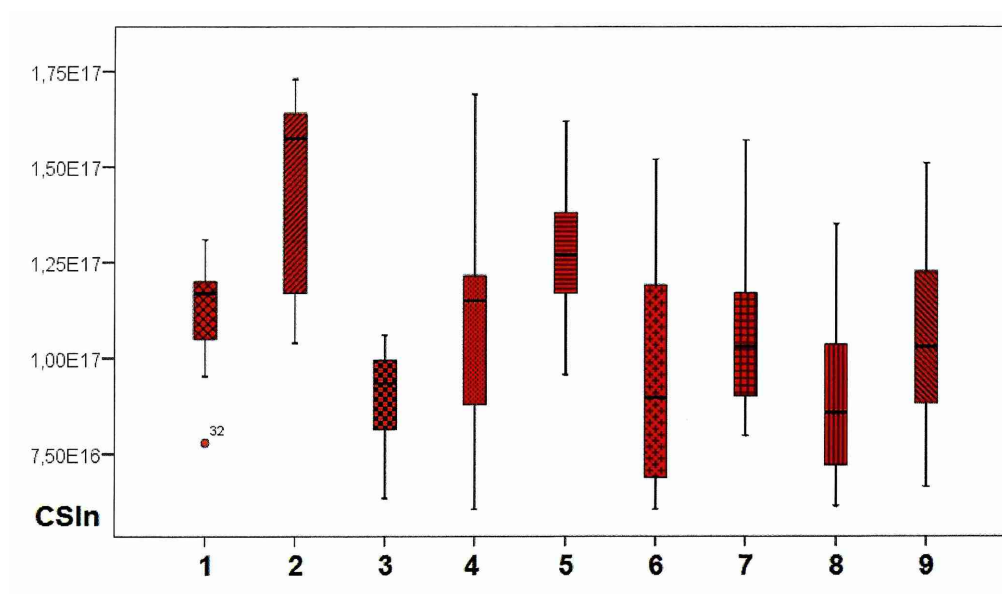


Figura 3.17. Diferencias de tamaño entre las nueve poblaciones de *A. scamosa* estudiadas. 1- Potrerillo principal. 2- Bco. Encalada. 3- Tupungato. 4- Uspallata. 5- California. 6- Dos Túneles. 7- Villavicencio. 8- Potrerillo 2°. 9- Luján de Cuyo.

Al analizar la forma de los organismos por población, pero considerando cada sexo por separado, se observó que machos como hembras presentan un ordenamiento similar. Las poblaciones se diferenciaron por la forma del cefalotórax en el análisis de deformaciones relativas (Figura 3.18).

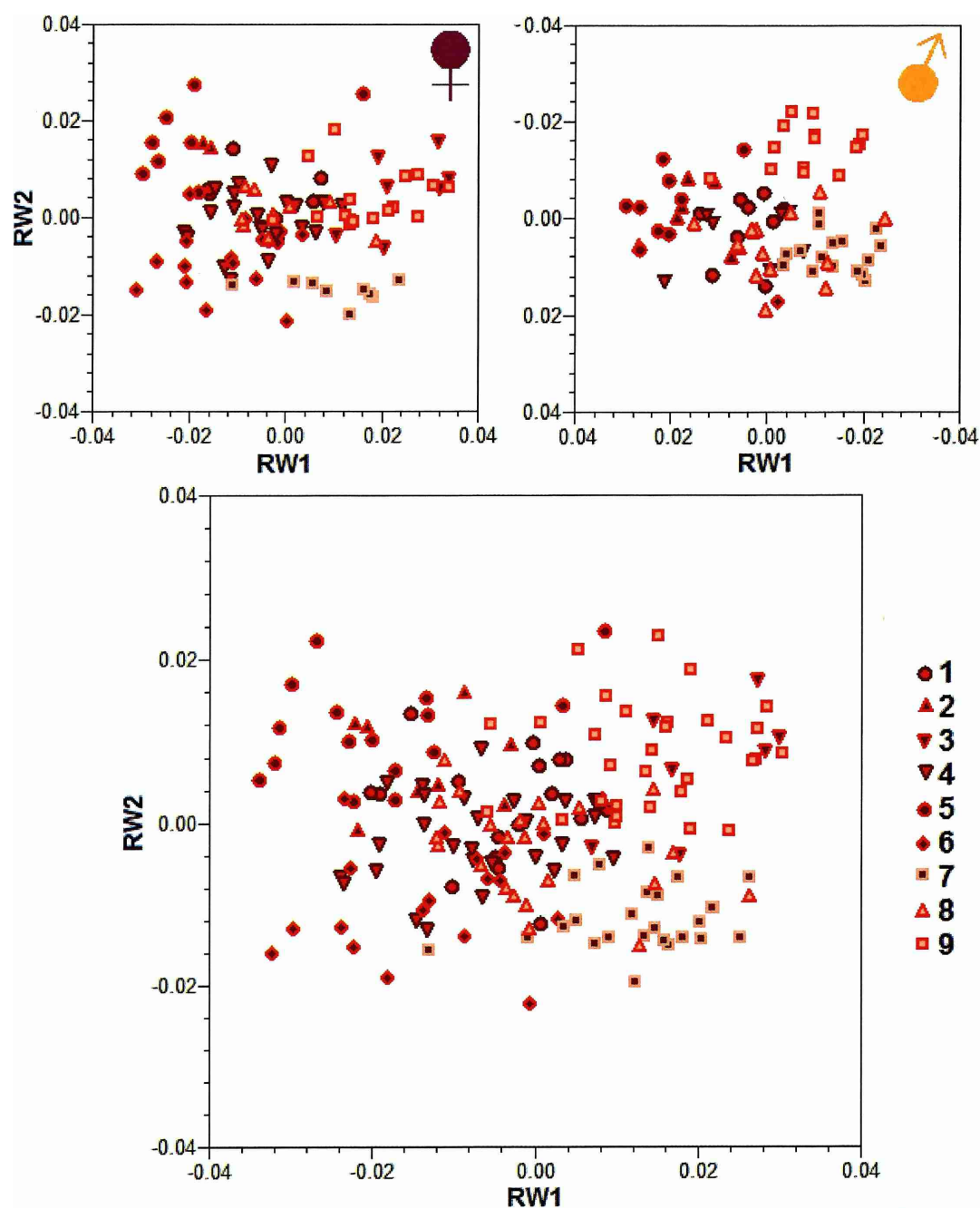


Figura 3.18. Análisis de deformaciones relativas (RW) en: a- Hembras, b- Machos (rotado horizontalmente), c- Total. Aquí se observa que el ordenamiento por sexo es similar al del total de los ejemplares en estudio. 1- Potrerillo principal. 2- Bco. Encalada. 3- Tupungato. 4- Uspallata. 5- California. 6- Dos Túneles. 7- Villavicencio. 8- Potrerillo 2°. 9- Luján de Cuyo.

Al considerar el tamaño como covariable, las diferencias de forma entre sexo y entre las poblaciones fueron significativas en tanto que, cuando se consideró la forma con relación al sexo por población, no se observaron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 3.18, Figura 3.19).

Tabla 3.18. MANCOVA donde se observan las relaciones entre sitios (poblaciones) y sexos eliminando las influencias del tamaño al considerarlo como covariable. (H: hipótesis. E: error).

Efecto	λ de Wilk	F	H gl	E gl	p
CSIn	0,230	9,221	42	116,000	< 0,0001
Sitio	0,001	3,735	336	930,773	< 0,0001
Sexo	0,482	2,963	42	116,000	< 0,0001
Sitio * Sexo	0,150	0,876	294	815,065	= 0,9110

Las poblaciones de *A. scamosa*, considerando la forma de los cangrejos, presentan similitudes por distribución geográfica, de acuerdo a la cuenca a la que pertenecen y a las distancias entre los ambientes (Tablas 3.19-3.21).

Tabla 3.19. Autovalores y correlación canónica de las dos primeras funciones discriminantes.

Función	Autovalor	% de variación	% Acumulado de variación	Correlación canónica
1	4,50	46,2	46,2	0,905
2	2,71	27,8	74,0	0,855

Tabla 3.20. Valores de la prueba lambda de Wilk y significancia de las dos primeras funciones discriminantes.

Funciones	λ de Wilk	Chi ²	gl	p
1 - 8	0,007	805,450	104	< 0,0001
2 - 8	0,039	527,575	84	< 0,0001

Las poblaciones de las cuencas del río Tunuyán y del río Mendoza son diferentes en lo que respecta al ancho y largo del cefalotórax, siendo los ejemplares de Tunuyán más estilizados que los de la cuenca del Río Mendoza, principalmente en la región posterior al surco cervical (determinada por los *landmarks* L5, L11, L12, L14 y L20). Por otro lado, los ejemplares de Villavicencio conformaron un grupo cuya forma en el eje 1 es similar a los ejemplares de la cuenca del río Tunuyán, aunque también se diferenciaron de las demás poblaciones en relación con el eje 2 (Figura 3.19).

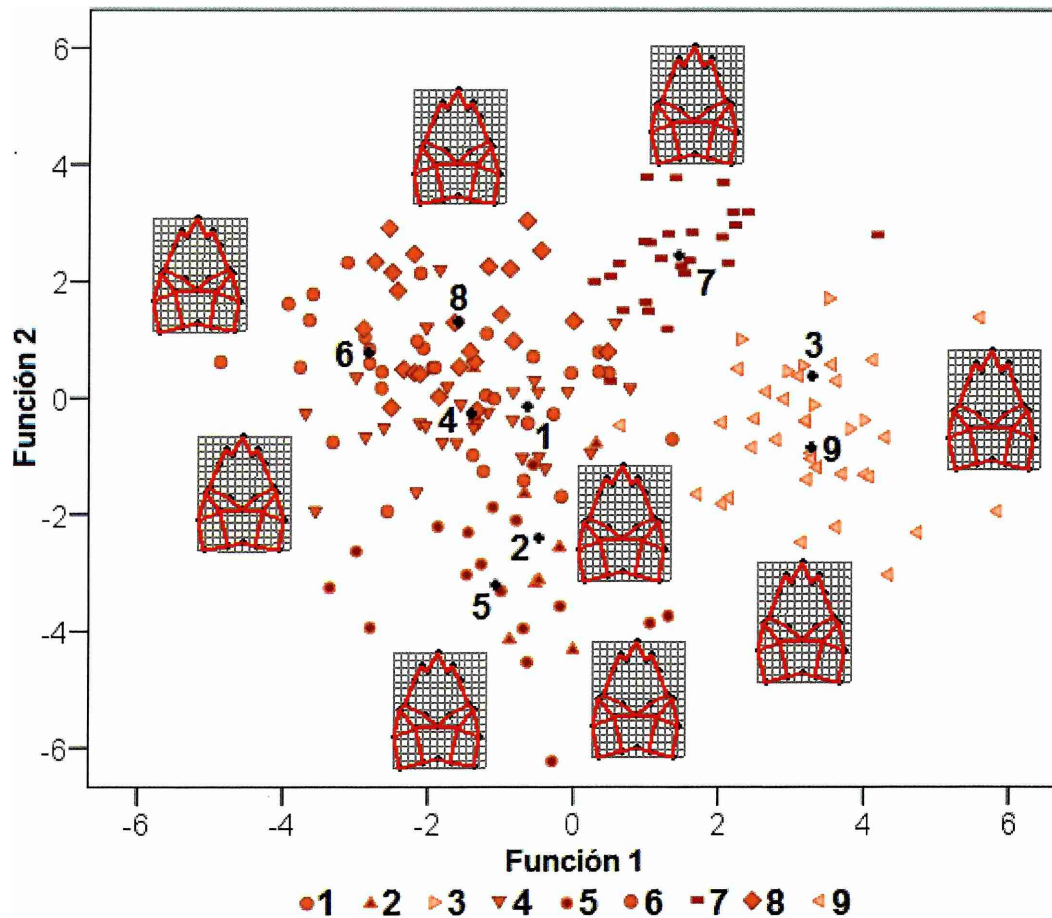


Figura 3.19. Análisis discriminante por sitio. Las grillas corresponden al tamaño del centroide de la función 1 y fueron obtenidas de la regresión en el tpsReg de la matriz de forma sobre la función discriminante. 1- Potrerillo principal. 2- Bco. Encalada. 3- Tupungato. 4- Uspallata. 5- California. 6- Dos Túneles. 7- Villavicencio. 8- Potrerillo 2°. 9- Luján de Cuyo.

Las diferencias de forma de cefalotórax de los cangrejos estudiados en relación con las funciones discriminantes 1 y 2 son similares, si bien las variaciones son menos notorias sobre la función 2. Se observa un cefalotórax compacto y más ancho con un rostro prominente con relación a las espinas orbitales más desarrolladas a uno más estilizados y angosto, de rostro más estilizado y espinas orbitales muy desarrolladas (Figura 3.20).

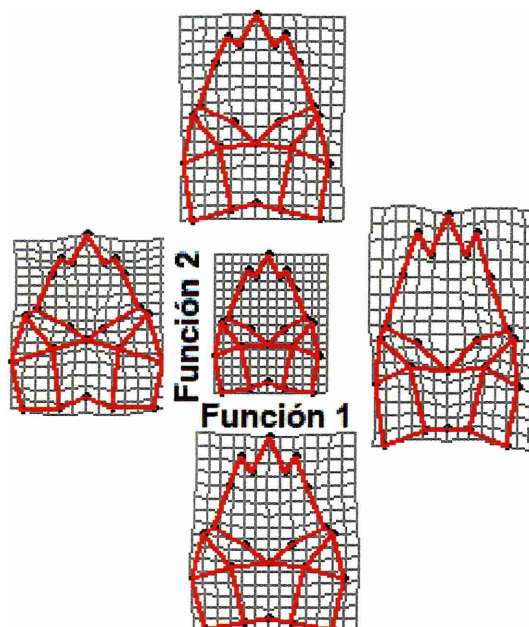


Figura 3.20. Grillas de deformación correspondientes a los individuos extremos de la función discriminante 1 y 2 obtenidas de la regresión de la forma sobre estas funciones (las grillas fueron aumentadas tres veces para la mejor observación de las diferencias).

Tabla 3.21. Clasificación de los ejemplares con relación a la población de procedencia y a lo predicho por el análisis discriminante.

	Sitio	Grupo de pertenencia predicho*									Total
		Potrerillo ppal.	Bco. Encalada	Tupungato	Uspallata	California	Dos Túneles	Villavicencio	Potrerillo 2°	Luján de Cuyo	
Valor	Potrerillo ppal.	13	0	0	1	0	1	0	2	0	17
	Bco. Encalada	1	5	0	0	2	0	0	0	0	8
	Tupungato	0	0	7	0	0	0	0	0	0	7
	Uspallata	0	0	0	24	0	2	1	1	0	28
	California	0	0	0	1	16	0	0	0	0	17
	Dos Túneles	0	0	0	2	1	14	0	1	0	18
	Villavicencio	0	0	0	0	0	0	25	0	0	25
	Potrerillo 2°	1	0	0	0	0	0	1	22	0	24
%	Luján de Cuyo	0	0	0	1	0	0	0	0	30	31
	Potrerillo ppal.	76,5	0	0	5,9	0	5,9	0	11,8	0	100
	Bco. Encalada	12,5	62,5	0	0	25,0	0	0	0	0	100
	Tupungato	0	0	100	0	0	0	0	0	0	100
	Uspallata	0	0	0	85,7	0	7,1	3,6	3,6	0	100
	California	0	0	0	5,9	94,1	0	0	0	0	100
	Dos Túneles	0	0	0	11,1	5,6	77,8	0	5,6	0	100
	Villavicencio	0	0	0	0	0	0	100	0	0	100
Potrerillo 2°	4,2	0	0	0	0	0	4,2	91,7	0	100	
Luján de Cuyo	0	0	0	3,2	0	0	0	0	96,8	100	

*89,1% de los ejemplares clasificados coincide con la población de procedencia.

Biometría

• Dimorfismo sexual

Las medidas y relaciones LC, AC, AC/F, LC/F y LC/AC no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre los sexos. Por el contrario, las variables que se mencionan a continuación fueron diferentes entre machos y hembras:

- Rostro: los machos presentaron un rostro significativamente más largo que las hembras (test t de Student = -2,361_{gl= 43} p = 0,023; t_{crit} = 1,671).
- Frente: los machos presentaron una frente que se diferenció significativamente de las hembras, siendo más ancha en estas últimas (test t de Student_{IVnA} = -2,040_{gl= 33,912} p = 0,049).
- LC/R: esta relación mostró valores mayores y estadísticamente significativos en las hembras (test t de Student = 2,2_{gl= 43} p = 0,032) lo que indicaría que los machos presentan un rostro más largo con respecto al largo de cefalotórax.
- AC/R: las hembras, en esta relación, evidenciaron resultados mayores y estadísticamente significativos (test t de Student = 2,724_{gl= 43} p = 0,009). Estos valores indican que los machos presentan un rostro largo en relación con el ancho del cefalotórax.

Análisis interpoblacionales

El número de individuos de *A. scamosa* en las distintas poblaciones fue muy variable, siendo en algunos sitios muy bajos. Por este motivo no se realizó el análisis de las diferencias de biométricas entre las poblaciones (Tabla 3.22, Figura 3.21).

Tabla 3.22. Correlación bivariada de Pearson indicando la relación (valores de r y p) entre las medidas del cefalotórax.

Medida		LC	AC	R	F
LC	r	1			
AC	r	0,968	1		
	p	0,0001			
R	r	0,946	0,924	1	
	p	0,0001	0,0001		
F	r	0,955	0,918	0,910	1
	p	0,0001	0,0001	0,0001	

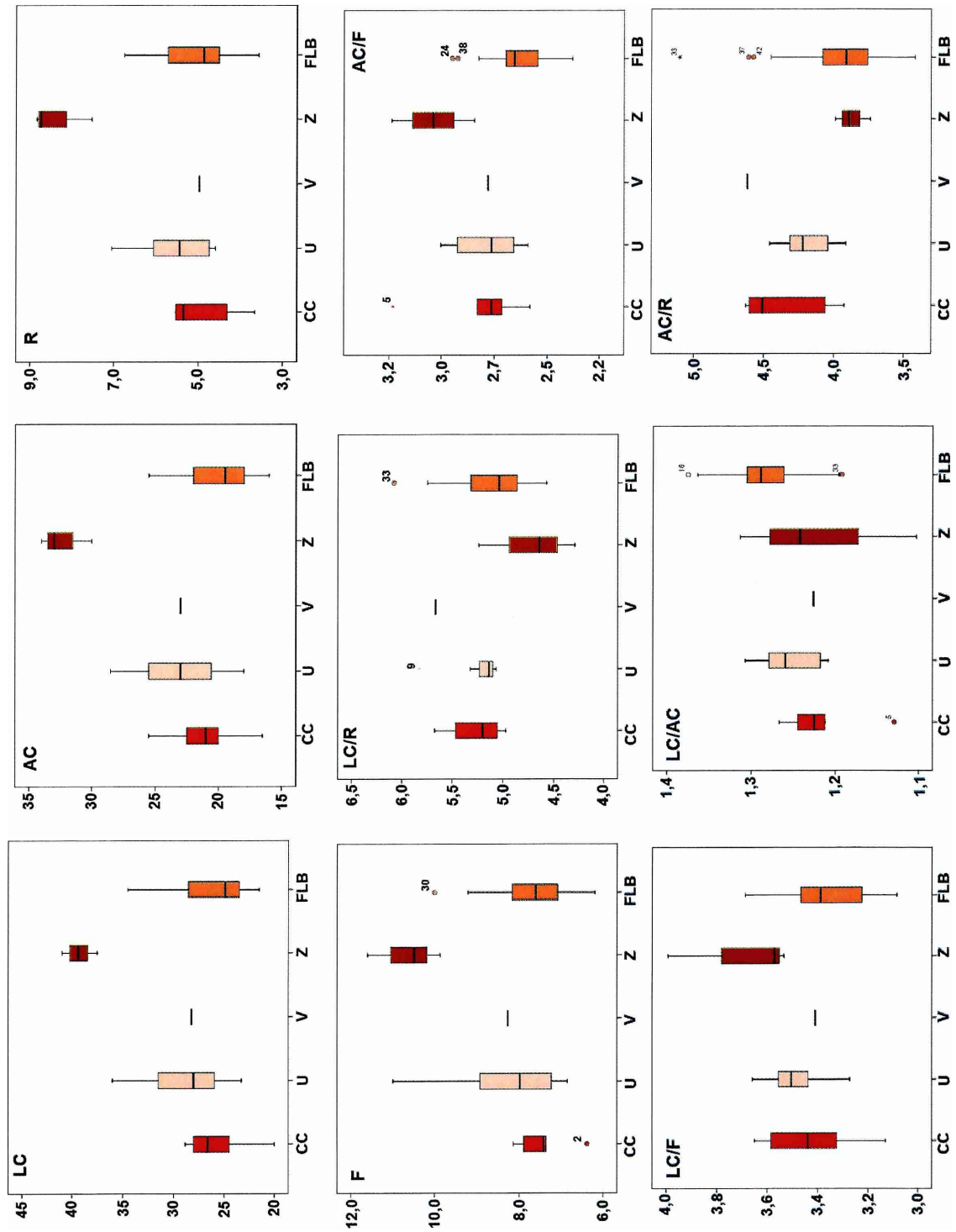


Figura 3.21. Tamaño y sus relaciones a partir de datos obtenidos por Ringuelet (1948b) comparando poblaciones. CC, Chacras de Coria (n = 5). U, Uspallata (n = 7). V, Viluco (n = 1). Z, El Zonda (n = 3). FLB, Fray Luis Beltrán (n = 29).

Aegla uruguayana
Morfometría geométrica

• **Simetrización y determinación del número de *landmarks***

A partir del análisis de deformaciones relativas se pudo evaluar cómo las formas representadas por diferentes configuraciones dan cuenta de sus variaciones y relaciones asociadas al DS y las diferencias poblacionales (Tabla 3.23).

Tabla 3.23. Valores singulares (VS) y porcentaje explicado por las deformaciones relativas (RW) (%E, por eje; %A, acumulado)

Configuración	32L			17L			17L4SML		
	VS	%E	%A	VS	%E	%A	VS	%E	%A
1	0,281	26,43	26,43	0,308	30,78	30,78	0,311	33,34	33,34
2	0,189	11,91	38,34	0,208	14,08	44,87	0,205	14,59	47,93

Se corroboró la hipótesis acerca de la simetrización sobre el cefalotórax de *A. uruguayana*. La comparación entre las configuraciones de *landmarks* (Figura 3.22), reveló que para la primera dimensión (D1) la covarianza explicada fue de 65,88% y para la D2 de 13,70%. La correlación entre las dimensiones fue en 24 dimensiones superior a $r = 0,9$ siendo el valor mínimo $r = 0,67$ en la D28 (Tabla 3.24).

Tabla 3.24. Coeficientes de correlación de las 30 dimensiones (D) obtenidas del análisis de 2B-PLS.

D	r
1	0,98641
2	0,98624
3	0,98542
4	0,98737
5	0,98499
6	0,97654
7	0,96499
8	0,97358
9	0,99209
10	0,96999

D	r
11	0,94395
12	0,95116
13	0,99294
14	0,93133
15	0,96888
16	0,93114
17	0,98181
18	0,97397
19	0,97054
20	0,96761

D	r
21	0,88819
22	0,84932
23	0,95037
24	0,94505
25	0,91238
26	0,95690
27	0,87785
28	0,67230
29	0,75025
30	0,86206

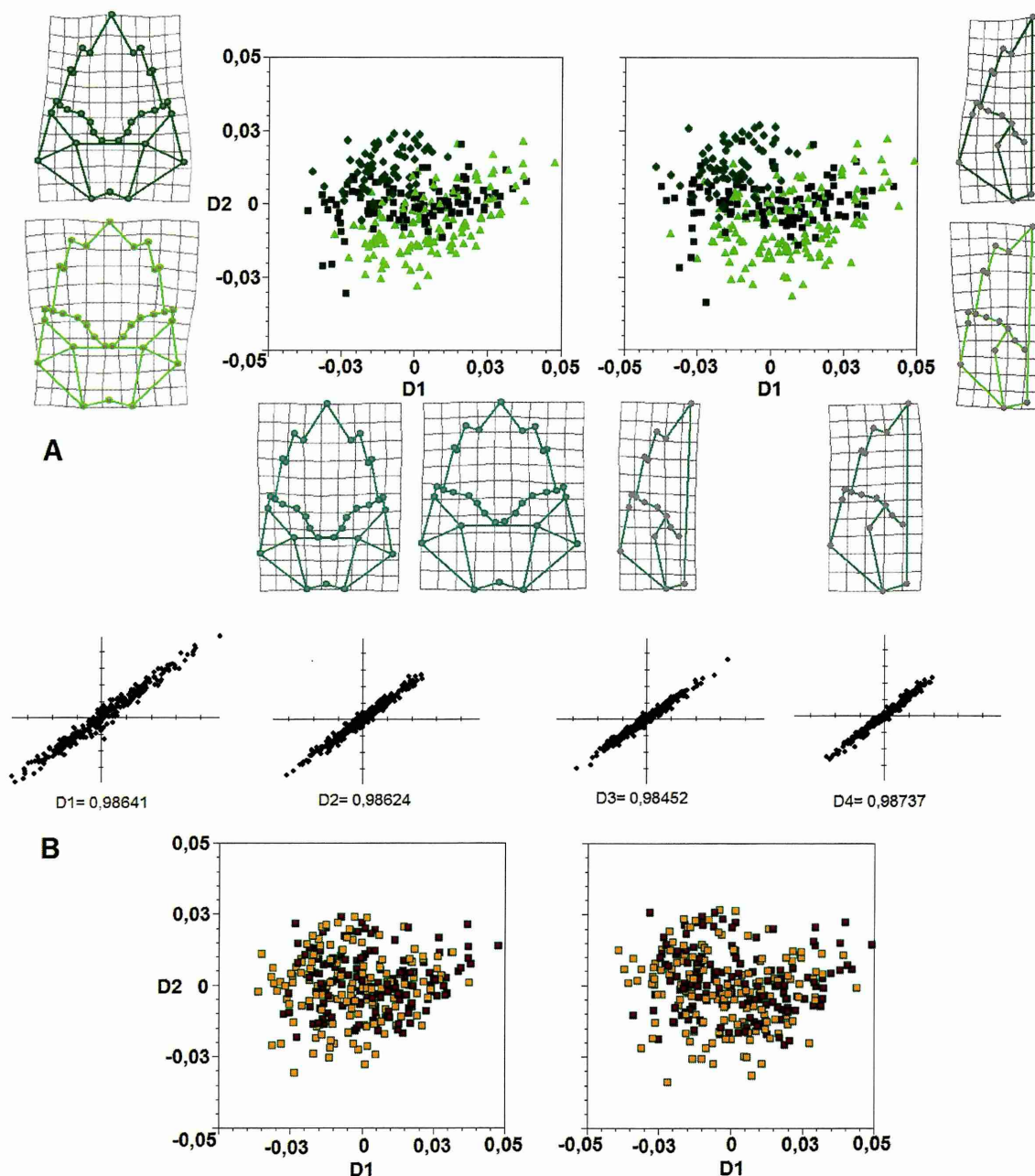


Figura 3.22. Covariación entre las dos configuraciones de *landmark* (32L-17L) mediante análisis 2BPLS. Los ejemplares se agruparon por cuenca (A) y por sexo (B). También se observan las grillas de deformación correspondientes a cada uno de los extremos de los ejes y las correlaciones de las primeras 4 dimensiones (río Paraná ▲, Río de la Plata ■ y río Uruguay ◆) (machos □, hembras ▣).

La configuración simetrizada (17L) a partir de la original (32L) se representa en los dos primeros ejes (Figura 3.22). En el ordenamiento se observa que la distribución de los ejemplares es similar, como así también la forma general de ambos ordenamientos y que la correlación entre ambos pares de vectores es muy alta (Tabla 3.24).

- **Dimorfismo sexual**

La talla de los cangrejos en las poblaciones estudiadas fue similar entre machos y hembras excepto en las poblaciones de Areco, Colón (Ayo. Urquiza) y Federación (Tabla 3.25). La forma de machos y hembras, a través de la visualización de los RW1 y 2, no evidenciaron diferencias (Figura 3.23) en relación con la dispersión y el ordenamiento de los datos en ambos ejes.

Tabla 3.25. Análisis de medias, test t de Student comparando el DS con la variable de tamaño (CSIn) por sitio (población).

Nro.	sitio	t de Student	gl	p
1	Laguna Setúbal (Santa Fe)	0,022	7	=0,983
2	Río Colastiné (Santa Fe)	-0,090	4	=0,933
3	Ayo. Pencas (Diamante)	-0,010	15	=0,992
4	Ayo. Doll (Diamante)	1,379	9	=0,201
5	Río Paraná (Rosario)	-0,341	10	=0,740
6	Río Areco (San Antonio de Areco)§	9,555	25	<0,0001
7	Río de la Plata (Isla Martín García)	-0,180	38	=0,858
8	Río de la Plata (Anchorena)	0,740	6	=0,487
9	Río Matanza (Camino de cintura, La Matanza)	1,161	43	=0,252
10	Río de la Plata (Adrogué)	0,905	5	=0,177
11	Río de la Plata (Belgrano)	-0,413	2	=0,720
12	Paraná (Brazo Largo)	-	-	-
13	Ayo. Sangreador (Colón)	0,149	2	=0,895
14	Ayo. Urquiza (Colón)	13,025	5	<0,0001
15	Río Uruguay (Federación)§	4,782	36	<0,0001
16	Ayo. Calamuchita (Sta. Rosa de Calamuchita)	2,066	9	=0,069
17	Embalse río Tercero (2° Usina) §	1,335	9	=0,215

§ igualdad de varianza no asumida (IVnA).

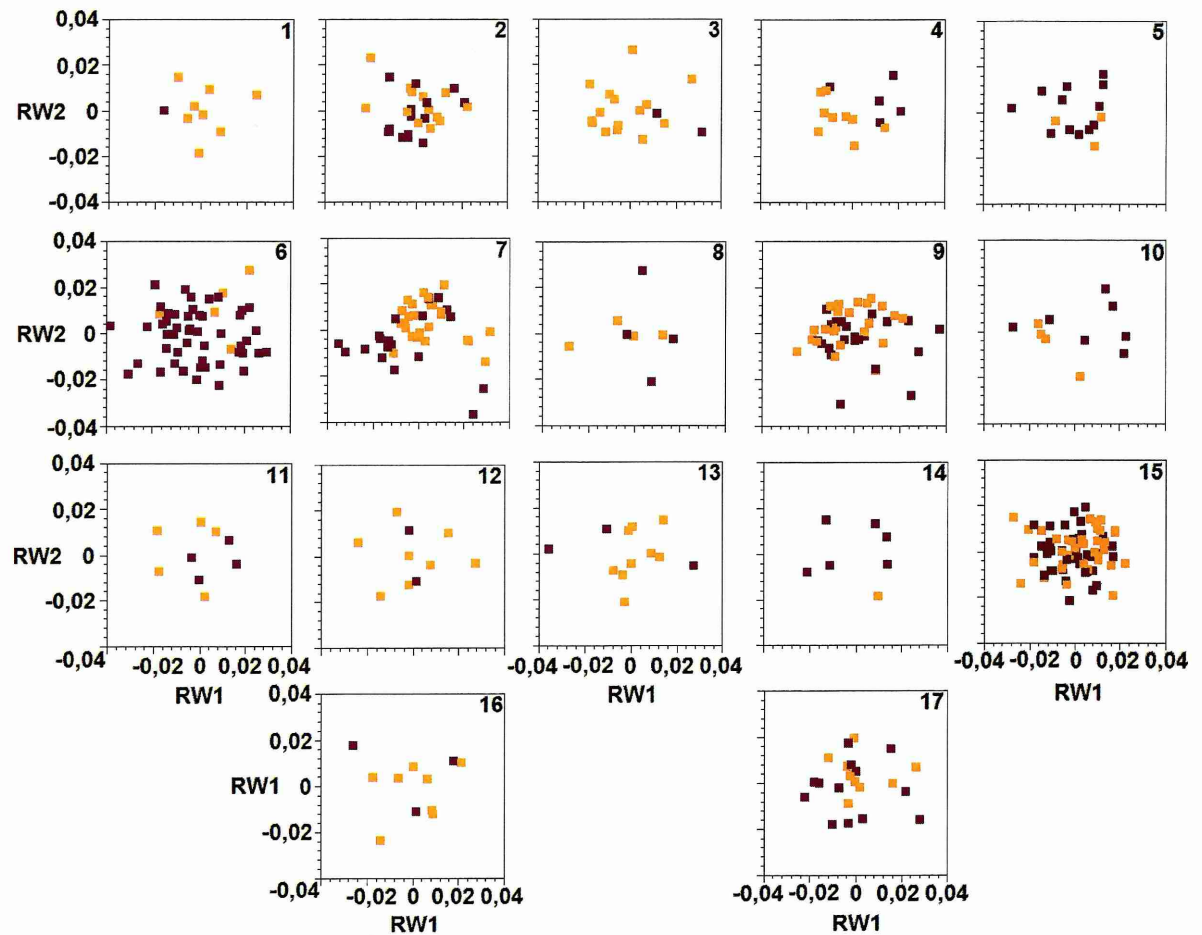


Figura 3.23. RW por población donde se estudió el DS. No hay evidencia de DS en las poblaciones de acuerdo a los RW1 y 2. 1- Laguna Setúbal. 2- Río Colastiné. 3- Ayo. Las Pencas 4- Ayo. Doll. 5- Río Paraná (Rosario). 6- Río Areco. 7- Río de la Plata (Isla Martín García). 8- Río de la Plata (Anchorena). 9- Río Matanza. 10- Río de la Plata (Adrogué). 11- Río de la Plata (Belgrano). 12- Brazo Largo (río Paraná). 13- Arroyo Sangreador (Colón). 14- Ayo. Urquiza (Colón). 15- Río Uruguay (Federación). 16- Ayo. Calamuchita (Sta. Rosa de Calamuchita). 17- Embalse río Tercero (2° Usina). (machos ■, hembras ■).

Al analizar conjuntamente machos y hembras se observaron diferencias estadísticamente significativas en el tamaño (test t de Student $t_{N/A} = -2,365$ $gl = 290$ $p = 0,019$) del largo del cefalotórax (LC) (Figura 3.24).

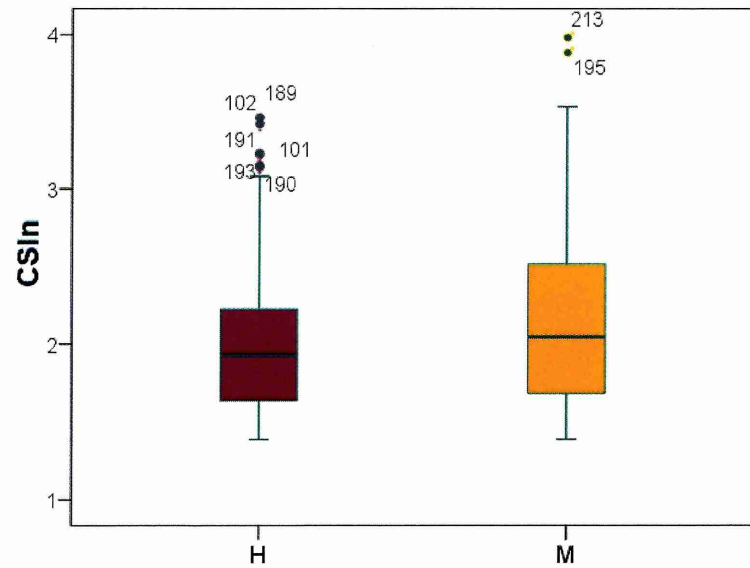


Figura 3.24. Comparación del tamaño entre machos y hembras.

El análisis visual sobre el ordenamiento (RW1 y 2) de las formas entre los sexos no evidenció diferencia entre machos y hembras (Figura 3.25). A pesar de ello, los análisis estadísticos revelan diferencias estadísticamente significativas en la forma del cefalotórax entre los sexos (λ de Wilk = 0,513; $\chi^2 = 189,316$ $_{gl = 30}$ $p < 0,0001$). La función discriminante canónica fue de $CC = 0,698$.

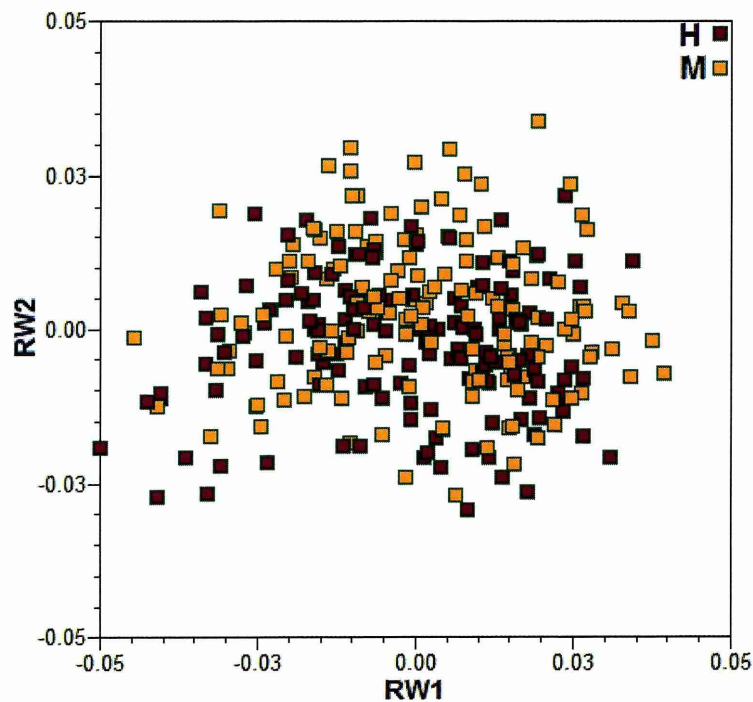


Figura 3.25. Ordenamientos de la forma del cefalotórax con relación al sexo. No hay evidencia de dimorfismo sexual en los ejemplares de *A. uruguayana* de acuerdo al eje 1 y 2 de deformaciones relativas (machos ■ hembras ■).

Estos valores de la función discriminante se obtuvieron a pesar de que no existieron diferencias visuales notorias de forma en el análisis de deformaciones relativas (RW). Mas allá de los valores significativos, el valor de lambda resultó alto y las diferencias de forma de los individuos en el análisis (RW) y lo observado en la regresión de la forma sobre la primera función discriminante revelan leves diferencias entre los sexos cuando se consideraron los valores originales o los extremos (Figura 3.26, Tabla 3.26).

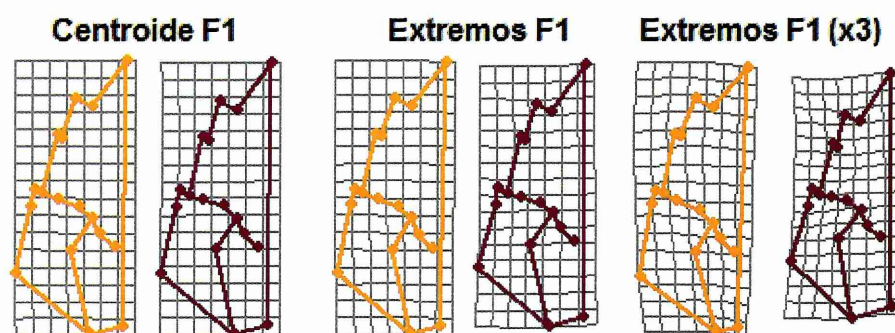


Figura 3.26. Grillas de deformación obtenidas de la regresión de la forma sobre la función discriminante que indica el dimorfismo sexual (valores del centroide, H = 0,961; M = -0,980). 1- correspondientes al centroide obtenido en la 1era función discriminante. 2- grillas obtenidas a partir de los valores extremos de la 1era función discriminante aumentado. 3- grillas obtenidas a partir de los valores extremos de la 1era función discriminante aumentado tres veces a fin de observar mejor las diferencias (machos ■, hembras ■).

Tabla 3.26. Resultados de la clasificación de DS a partir del análisis discriminante.

	sexo	Ejemplares clasificados para cada grupo*		Total
		H	M	
Total	H	125	27	152
	M	16	133	149
%	H	82,2	17,8	100
	M	10,7	89,3	100

*85,7% de los grupos originales fueron clasificados correctamente.

Las diferencias de forma entre sexos observadas en las grillas (aumentadas 3 veces, Figura 3.26), mostraron que los machos presentan un ancho máximo (L8) menor a las hembras, y éstas presentan un rostro más largo (L1) y una frente (L2 y L3) más angosta que los machos. En general el área del rostro (L1-L3) es más robusta en machos al igual que el área anterior (L1-L7), por delante del surco cervical. En los machos, el área comprendida entre los *landmarks* 9 y 10 la "bar line" (L9 y L10), el área gástrica del surco cervical (L12, L16 y L17) y el extremo centro-posterior del cefalotórax (L13) es más ancha, en detrimento de la región posterior del cefalotórax. Esta última región, de mayor superficie en las hembras, está comprendida por el ancho máximo (L8), por la unión entre el diente epibranchial, la *línea aeglica lateralis* (L20), el surco

cervical (L14, L15), el área gástrica del surco cervical (L12) y el extremo centro-posterior del cefalotórax (L13).

- **Relación de forma y tamaño: Análisis a través de tpsReg**

El crecimiento de los cangrejos es alométrico, influenciando la talla a la forma. Así, el análisis de alometría mostró la dependencia del tamaño en la variación de forma (test F de Goodall = 13,6191_{gl1 = 30 gl2 = 8970} p < 0,00001). El porcentaje explicado por el modelo de regresión es de 4,355% (r = 0,04). A partir de aquí, se rechaza la H0 que afirma que el crecimiento en estos organismos es isométrico. Estas variaciones de forma, influenciadas por el tamaño, fueron marcadas en los ejemplares más pequeños (1,5 cm) que presentaron un rostro más corto y romo (L1) y un ancho de cefalotórax (L8) menor. Por otro lado, los ejemplares más grandes (3,98 cm) mostraron un ancho de cefalotórax mayor teniendo la frente más ancha representada por el L3 principalmente y L2 en menor medida.

- **Análisis interpoblacionales**

Las agrupaciones observadas relacionan los individuos de poblaciones geográficamente cercanas a partir del análisis de las distancias de Procrustes. De este modo, se optó por agrupar a los organismos por subcuenca (metapoblación) en lugar de hacerlo por población. Es importante destacar la superposición de la forma (Figura 3.27) con relación a las tres subcuencas y a las poblaciones -excepto arroyo Calamuchita- limítrofes.

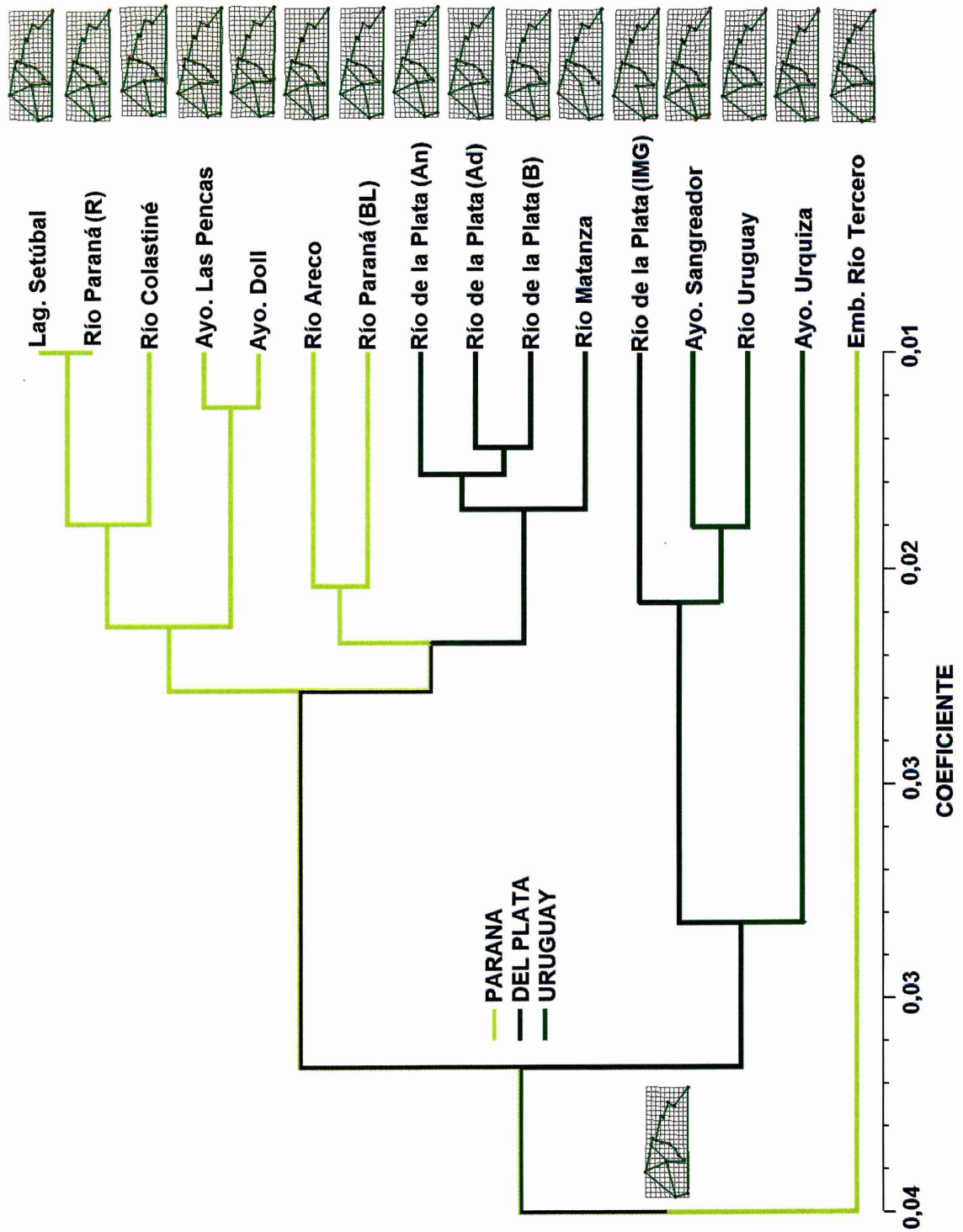


Figura 3.27. Dendrograma a partir de las distancias de Procrustes de las configuraciones de consenso de 16 poblaciones (290E17L4SML). Los colores indican las cuencas de procedencia de los ejemplares (Río Paraná ▲, Río de la Plata ■ y río Uruguay ◆). Laguna Setúbal, río Colastiné, Ayo. Las Pencas, Ayo. Doll, río Paraná (Rosario y Brazo Largo), Río Areco, Río de la Plata (Anchorena, Adrogué, Belgrano e Isla Martín García), río Matanza, Ayo. Sangreador, Ayo. Urquiza, río Uruguay y Embalse río Tercero.

De acuerdo con la forma del cefalotórax, las poblaciones en las subcuencas del sistema del Plata presentaron una agrupación coherente con su distribución geográfica. Vale decir que la forma del cefalotórax es más similar entre poblaciones más cercanas geográficamente. Luego las formas del cefalotórax de los cangrejos entre las diferentes subcuencas fueron diferentes significativamente (MANCOVA: lambda de Wilk = 0,121; $F = 16,776$ $E_{gl} = 536$ $p < 0,0001$). Los RW1 y 2 explican el porcentaje 47,93% (RW1 VS = 0,311 % = 33,34%. RW2 VS = 0,205% = 14,59%) (Figura 3.28).

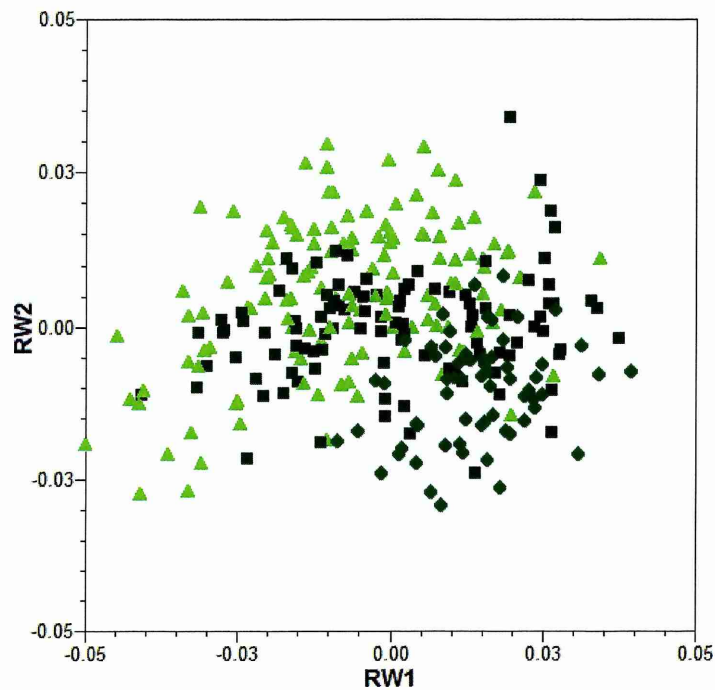


Figura 3.28. Ejemplares de *A. uruguayana* agrupados por subcuenca (▲Paraná machos n=60, hembras n= 73; ■ Río de la Plata machos n= 58, hembras n= 46 y ◆ Uruguay machos n= 31, hembras n= 33).

Las diferencias de forma encontradas en los ejemplares de las subcuencas se observan principalmente en el largo del rostro (L1). Éste es levemente más largo en los ejemplares de la subcuenca del Río Uruguay, mientras que la frente es más ancha en los ejemplares del Paraná (L2, L3). Además, se observó un ancho de cefalotórax mayor en los ejemplares del Uruguay (L9) en relación con los ejemplares del río del Plata y del Paraná. Con relación al tamaño de los cangrejos hay diferencias significativas (ANOVA $p = 0,006$) entre las subcuencas. Los análisis posteriores revelaron diferencias entre el tamaño de los ejemplares de la subcuenca del Río Uruguay con respecto al tamaño de los ejemplares de las otras dos subcuencas (Figura 3.29, Tabla 3.27).

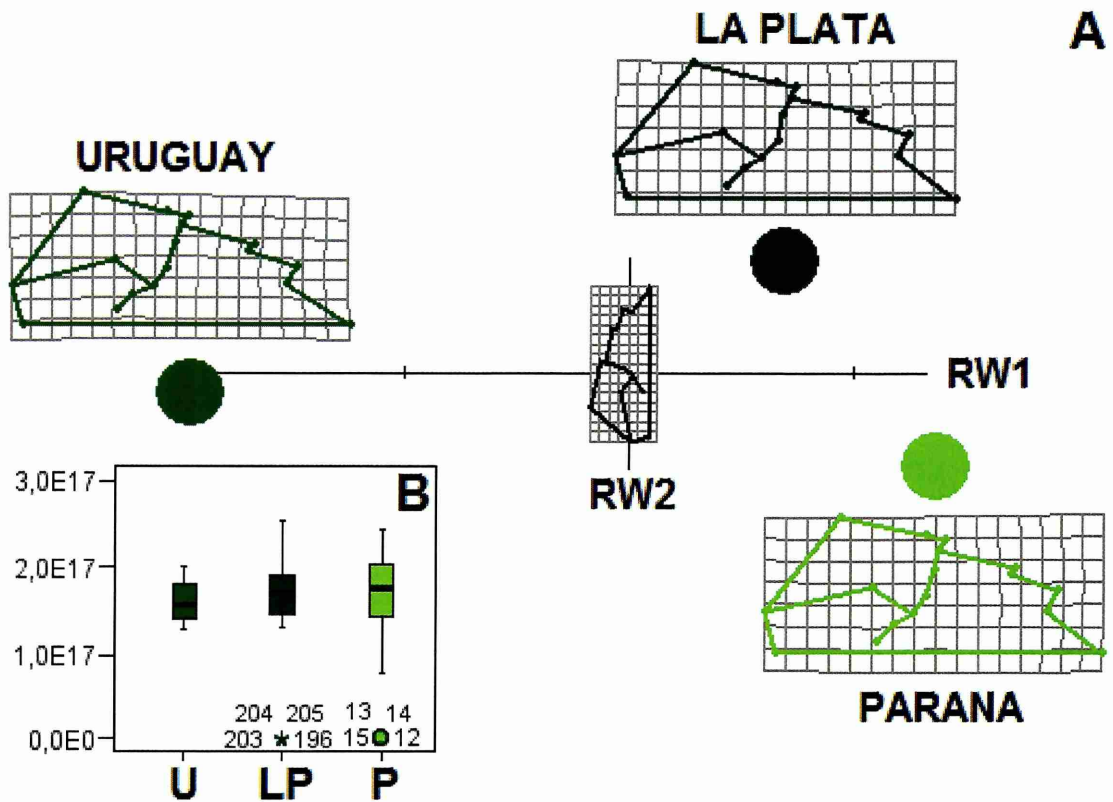


Figura 3.29. Diferencias de forma y tamaño entre las subcuencas. A- Grillas de deformación de la configuración media de los cangrejos. En el centro de los ejes se observa la configuración de consenso. B- Diferencias de tamaño.

Tabla 3.27. Comparaciones múltiples del tamaño por sitio
Variable dependiente: CSIn. Prueba posterior de Tukey.

Subcuenca		Diferencias de media (A-B)	E est.	p =
del Paraná	de la Plata	-0,04843	0,03085	0,260
	del Uruguay	0,07222	0,03586	0,111
de la Plata	del Paraná	0,04843	0,03085	0,260
	del Uruguay	0,12065	0,03745	0,004
del Uruguay	del Paraná	-0,07222	0,03586	0,111
	de la Plata	-0,12065	0,03745	0,004

Corroborando las diferencias de forma entre subcuencas y los sexos, el análisis multivariado de la covarianza indicó las disimilitudes entre los cangrejos (Tabla 3.28).

Tabla 3.28. MANCOVA sobre la forma y el tamaño discriminado por subcuenca y sexo.

Efecto	λ de Wilk	F	H gl	E gl	p <
CSIn	0,356	15,951(a)	30	265	0,0001
Sexo	0,504	8,709(a)	30	265	0,0001
Subcuenca	0,111	17,640(a)	60	530	0,0001
sexo * subcuenca	0,671	1,947(a)	60	530	0,0001

Hay relación entre la forma y la distribución en relación con las características de los ambientes a nivel de población y de subcuenca. La correlación entre la forma y las variables fue en D1, $r = 0,71$ (covarianza explicada = 70,03%, $p = 0,01$) y en D2, $r = 0,52$ (covarianza explicada = 22,89%, $p = 0,01$) Las diferencias de forma entre las subcuencas se detallaron más arriba. En relación con éstas, la distribución de las poblaciones en las subcuencas del sistema del Plata junto con la temperatura, el oxígeno disuelto y el pH, son las que explican la separación de las poblaciones en la dimensión 1 del análisis siendo ésta acorde con su distribución. Por su parte, la dimensión 2 -caracterizada por el tipo de río, el tamaño del sustrato, la velocidad de corriente y el sitio de procedencia- explica las diferencias entre poblaciones. Así, los vectores que se asocian con la distribución de las poblaciones sobre la dimensión 1 son los que caracterizan a las subcuencas, en tanto los que determinan la dimensión 2 corresponden a las variables que caracterizan a los ambientes de cada población (Tablas 3.29-3.30, Figura 3.30).

Tabla 3.29. Coeficientes de correlación de las variables físico-químicas relativas a las dos primeras dimensiones, donde se observa el aporte de cada variable en el ordenamiento de las poblaciones.

Variable	D1	D2
Subcuenca	0,98901	-0,02058
Sitio	0,56861	0,72933
Conductividad	-0,70438	-0,14191
Tamaño	,08038	0,92835
Tipo de río	0,21372	0,90391
Vel. de corriente	-0,37515	0,87112
pH	-0,99176	-0,00513
Temperatura	0,88017	-0,26311
O ₂	0,74056	0,45205

Tabla 3.30. Coeficientes de correlación de las variables físico-químicas relativas a las dos primeras dimensiones, donde se observa el aporte de cada variable en el ordenamiento de las formas.

Variable	D1	D2
Subcuenca	0,72731	-0,06915
Sitio	0,29729	0,41357
Conductividad	-0,28764	-0,24607
Tamaño	0,08158	0,40863
Tipo de río	0,14960	0,40660
Vel. de corriente	-0,31139	0,47716
pH	-0,73208	0,06387
Temperatura	0,62121	-0,11361
O ₂	0,59436	0,04765

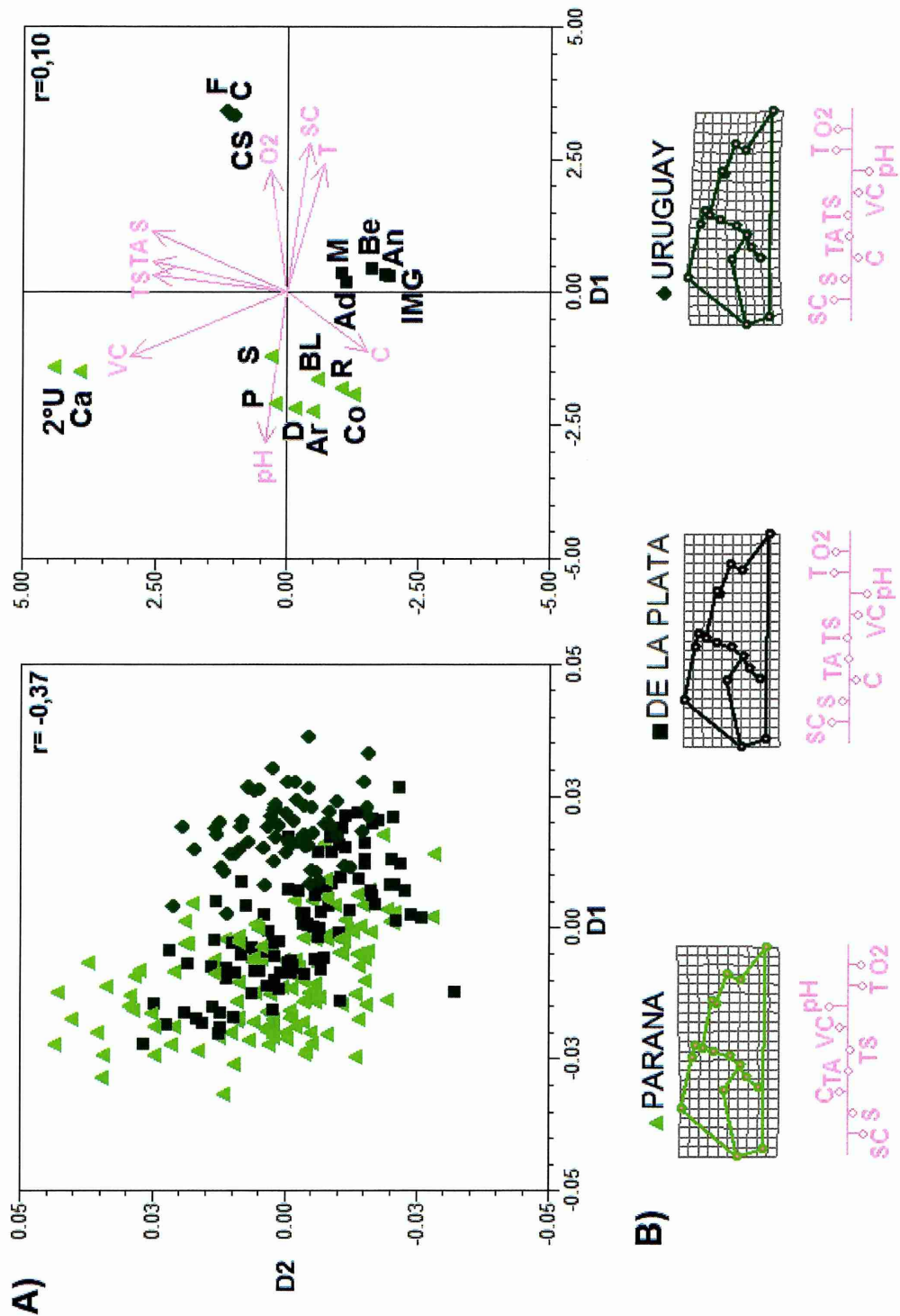


Figura 3.30. Análisis de la covariación entre la forma y variables ecológicas y de distribución (2B-PLS). A) Espacio de la forma y de las variables. B) Ordenación de las variables con relación a la forma y grillas de deformación correspondientes a cada subcuena sobre la D1. Sitios: 2° U, Bem. Río Tercero. Ca, Ayo. Calamuchita. P, Ayo. Las Pencas. D, Ayo. Doll., S, Laguna Setúbal. Co, Río Colastiné. R, Río Paraná (Rosario). Ar, Río Areco. BL, Río Paraná (Brazo Largo). Ad, Río de la Plata (Adrogué). Be, Río de la Plata (Belgrano). M, Río Matanza. An, Río de la Plata (Anchorena). IMG, Río de la Plata (Isla Martín García). Cs, Ayo. Sangreador. C, Ayo. Urquiza. F, río Uruguay. Variables: SC, subcuena. S, sitio. TS, tipo de sustrato. TA, tipo de ambiente. VC, velocidad de corriente. T, temperatura. O2, oxígeno disuelto. C, conductividad. pH (▲ río Paraná; ■ Río de la Plata y ◆ río Uruguay).

Aegla riolimayana

Morfometría geométrica

- **Dimorfismo sexual**

Las configuraciones analizadas (16L, 15L y 14L) presentaron diferencias en el ordenamiento de machos y hembras al analizar las deformaciones relativas (RW). En la configuración 16L, en la que se incluyó el ancho máximo de la región posterior (L8), el dimorfismo sexual fue más evidente (Figura 3.31). Los ordenamientos presentados corresponden a las configuraciones de 16L (RW1 = 23,90% y RW2 = 16,12%), 15L (RW1 = 23,19% y RW2 = 16,04%) y 14L (RW1 = 26,36% y RW2 = 18,07%).

Se observa que los ordenamientos (ejes 1 y 2) correspondientes a machos y hembras son diferentes cuando el cefalotórax de los cangrejos se representa por distintas configuraciones (de 16L a 15L a 14L) en los que no se incluye en el análisis los *landmarks* que representan la unión entre la línea branquial y la parte posterior de la *linea aeglica lateralis* (ancho máximo del cefalotórax, L7) y al vértice posterior del cefalotórax (ancho de la región posterior, L8). En este caso se visualiza el dimorfismo sexual en el eje 2, mientras que la talla sigue definida por el eje 1. A medida que se eliminan los *landmarks* 7 y 8, las diferencias de forma entre los sexos pasan de ser explicadas por el eje 1 a ser explicadas por el eje 2). Aún así las variaciones de forma en el eje 1 se observan en el largo del rostro (L1), estando los ejemplares de mayor tamaño agrupados en el lado negativo del eje x, más corto y de frente más ancha (L3). Además, las diferencias en la región posterior del cefalotórax se presentan en el ancho máximo del cefalotórax (L7) en los ejemplares de mayor talla, coincidiendo en los machos cuando se representó el cefalotórax por 16L. Los ejemplares de menor talla -hembras representadas por 16L- exhibieron el ancho de la región posterior más ancho que los machos (L8). A pesar de que no se utilizaron los L8 (configuración de 15L) y L7 y L8 (configuración de 14L), las deformaciones del cefalotórax observadas a partir de las grillas se mantuvieron similares entre machos y hembras (Figura 3.31).

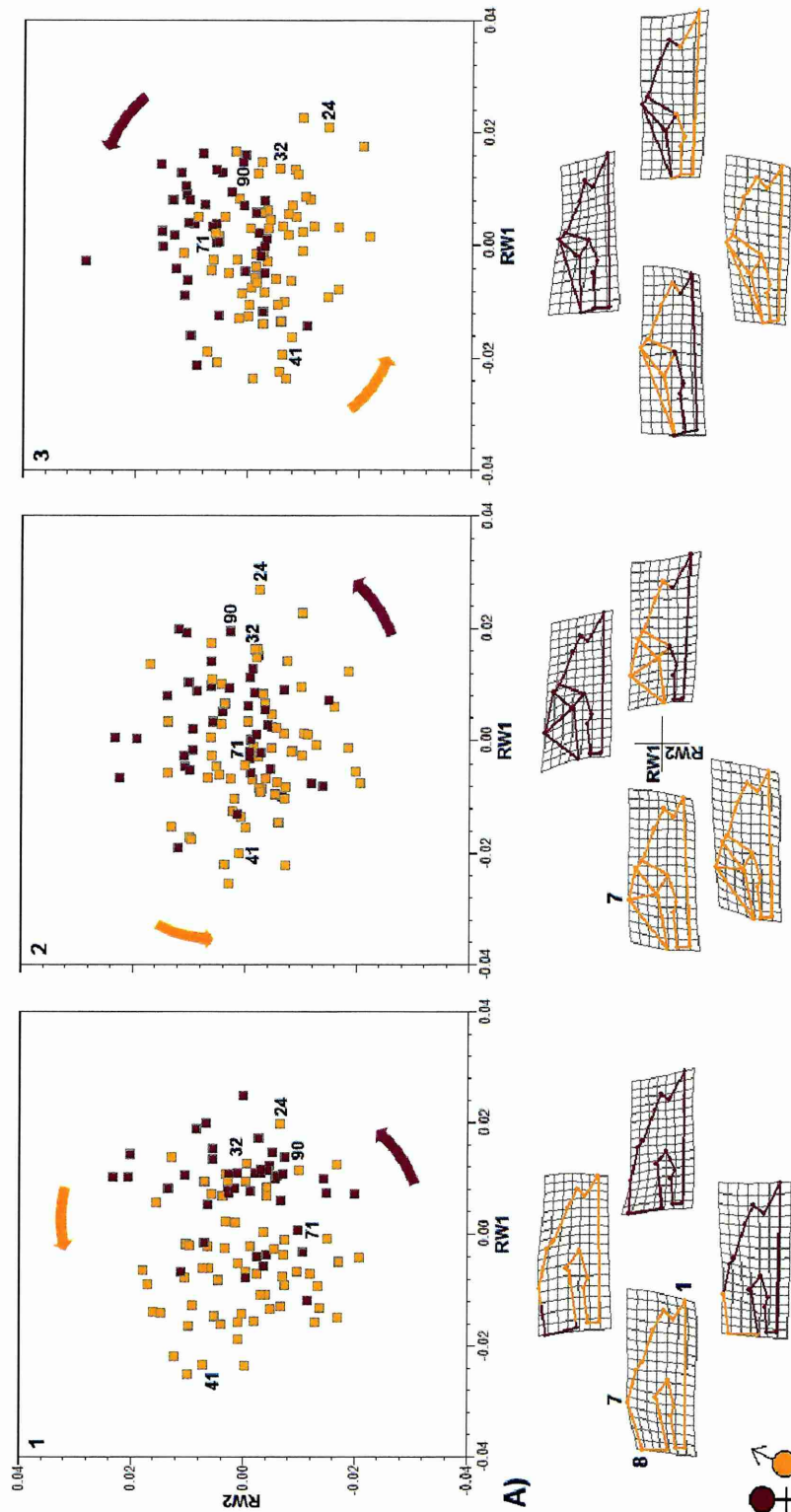


Figura 3.31. Análisis de deformaciones relativas (eje 1 y 2) donde se observan las diferencias de forma entre machos (■) y hembras (□) utilizando diferentes configuraciones de *landmarks* (1 = 16L. 2 = 15L. 3 = 16L) que repercuten para dar mayor o menor aporte de la forma entre machos y hembras de acuerdo a las configuraciones de *landmarks* utilizadas. Los ejemplares del lado negativo del eje 1 corresponden a los de mayor tamaño y los del lado positivo del eje 1 a los de menor tamaño (las deformaciones representadas por grillas están ampliadas tres veces).

En relación con el dimorfismo sexual las diferencias de forma se presentan en el largo del rostro (L1) -más largo en hembras- y en un cefalotórax más ancho, principalmente en la región posterior (L8); en las configuraciones donde no se incluyó este carácter se observó la tendencia a partir de las grillas. Los machos presentan una frente más ancha (L3) mientras que el seno orbital (L2) es más profundo con relación al extremo de la espina ántero-lateral en los machos (Tablas 3.31 y 3.32).

Tabla 3.31. ANOVA sobre las deformaciones relativas 1 y 2 de cada configuración de *landmarks* a partir de machos y hembras.

Configuración	gl	F	p
RW1-16L	1-102	46,348	< 0,0001
RW2-16L	1-102	0,002	= 0,9670
RW1-15L	1-102	4,856	= 0,0300
RW2-15L	1-102	9,032	= 0,0030
RW1-14L	1-102	2,780	= 0,0990
RW2-14L	1-102	48,784	< 0,0001

Tabla 3.32. Test de Mantel (utilizando distancia euclídea) comparando las matrices de las diferentes configuraciones de *landmarks* (L) donde se observa la representación de las formas entre las configuraciones.

Configuración	14L	15L	16L
14L	1		
15L	0,8702	1	
16L	0,7992	0,9061	1

Resulta evidente una relación entre el tamaño y el dimorfismo sexual cuando se incluyen los L7 y L8; a medida que estos caracteres se eliminan del análisis, es el tamaño el que más influye en la agrupación que más explicaría las diferencias (RW1). El dimorfismo sexual, por su parte, se observa en el eje 2, explicando en menor medida las diferencias entre los sexos (Tablas 3.33 y 3.34).

Tabla 3.33. Valores de la regresión al tamaño (CSIn) de los RW1 y 2 de las diferentes configuraciones de *landmarks* (16, 15, 14) a fin de determinar el DS sin influencia de tamaño.

Eje y configuración	r ²	F (ANOVA)	gl1-gl2	p (ANOVA)
RW1-16L	0,446	82,061	1-102	<0,0001
RW2-16L	0,036	3,7550	1-102	= 0,055
RW1-15L	0,410	70,850	1-102	<0,0001
RW2-15L	<0,0001	0,006	1-102	= 0,940
RW1-14L	0,351	55,157	1-102	<0,0001
RW2-14L**	0,013	1,395	1-102	= 0,240

** En este caso es donde se observa el dimorfismo sexual sin influencia del tamaño.

Tabla 3.34. Relación entre la alometría y el dimorfismo sexual en base a diferentes configuraciones de *landmarks*.

AL	16L	15L	14L	DS
RW1	11	11	10	RW1
RW2	00	01	01	RW2

*Cero (0) indica ausencia y uno (1) presencia. Los datos se obtuvieron a partir de la significancia estadística de los test de regresión de las RW1 y 2 sobre el CSIn (alometría-AL) y del ANOVA de los RW1 y 2 discriminado por el dimorfismo sexual (DS).

En la configuración de 16L se observa, además, que los machos más pequeños se asemejan en forma a las hembras pequeñas. También se evidencia que las hembras tienen una talla tendiente a la media en relación con el total de tamaños encontrados (Figura 3.32).

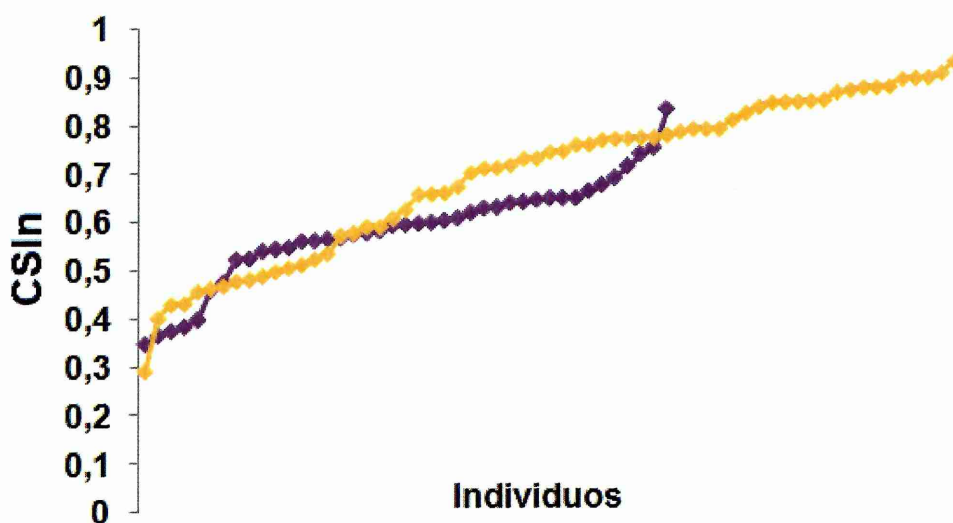


Figura 3.32. Comparación de tamaños entre los sexos considerando cada individuo (machos ■ y hembras ■).

La configuración de 16L y 15L no permitió la separación de los sexos en relación con el ordenamiento de éstos en función de su forma en el RW2; sin embargo, la configuración de 14L distinguió machos y hembras. Ésto hace referencia a las diferencias en la región posterior del cefalotórax (L7 y L8) entre ambos. La variación de la forma estuvo asociada al dimorfismo sexual principalmente en el eje 1 (23,90%) siendo éste el “parámetro ordenador” entre machos y hembras.

En los RW2 de la configuración de 16L y de 15L -a pesar de que el valor de $p > 0,05$ - no se observó con relación al ordenamiento (análisis de RW) separación entre los sexos en cuanto a la forma, pero sí en el caso del RW2 utilizando 14L para el análisis. Por lo tanto, y a partir de lo observado en los análisis de deformaciones relativas, las diferencias entre sexos en relación con la forma y el ancho de la región posterior del cefalotórax (L8) es una de las características que más aportaría al dimorfismo sexual. De esta manera, y principalmente en el eje 1 (23,9%), el dimorfismo sexual (asociado al tamaño) fue el que se observó como “parámetro ordenador” de la variación en la forma. Las hembras presentaron un ancho mayor de la región posterior (L8) en relación con los machos. Además se observó que los machos presentaron un rostro más corto y una frente más ancha.

Fueron observadas diferencias en las tallas (CSIn) entre machos y hembras. El análisis del cefalotórax entre machos y hembras reveló diferencias significativas en el tamaño (test t de Student $t_{VnA} = -4,386$ $gl = 102$ $p < 0,0001$) (Figura 3.33).

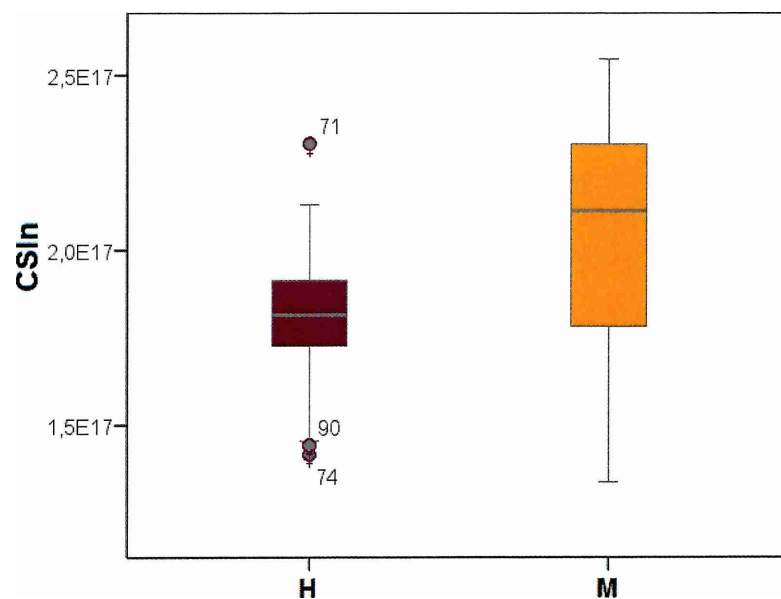


Figura 3.33. Tamaño (CSIn) del cefalotórax de hembras (H) y machos (M).

La forma varió de acuerdo con la talla de los cangrejos, por lo que las diferencias de forma observadas estarían influenciadas por el tamaño. Según el test F de Goodall: $F = 14,7826$ $_{gl1 = 28-2856}$ $p < 0,00001$ y $r^2 = 0,01$, por lo que el modelo explicaría 12,65% es decir, la fracción de la variación de forma (Y) explicada por tamaño (X). Por lo tanto, a pesar de que el ajuste (la regresión) del modelo es bajo, el crecimiento es alométrico.

• Análisis interpoblacional diferenciado por sexo Hembras

Las tallas de las hembras de *A. riolimayana* provenientes de los diferentes sitios y ambientes no presentaron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 3.35, Figura 3.34).

Tabla 3.35. Análisis de la varianza y test de igualdad de medias considerando al tamaño (CSIn) como variable dependiente.

Factor	Análisis	F	t	gl	p
Sitio	ANOVA	0,363	-	4-36	= 0,833
Ambiente	t de Student	-	-0,141	39	= 0,889

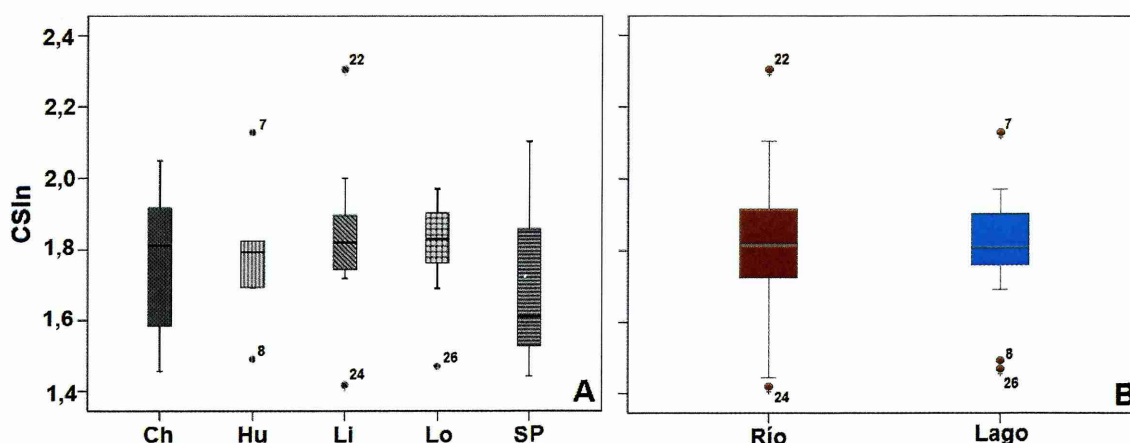


Figura 3.34. Hembras de *A. riolimayana* donde se observan los tamaños (CSIn) de los ejemplares de acuerdo al sitio (A) (población: Ch, Chimehuín. Hu, Huechulafquen. Li, Limay. Lo, Lolog. SP, San Pedro) y (B) al ambiente río (■) y lago (■).

Siguiendo con estos resultados, al realizarse la regresión (tpsReg, forma-CSIn) entre el valor del centroide y la forma, se comprobó que no hay efecto alométrico (test F

de Goodall: $F = 1,4108$ $_{gl = 28-1092}$ $p = 0,0768$). Las formas de las hembras no mostraron diferencias entre las poblaciones (Figura 3.34A). En el eje 3 y eje 7 del análisis de deformaciones relativas se observó que las formas se ordenaron de acuerdo a la población de procedencia (a la distribución) pero el porcentaje de explicación de estos ejes fue muy bajo: 12,68% y 4,36%, respectivamente (Figura 3.35.B).

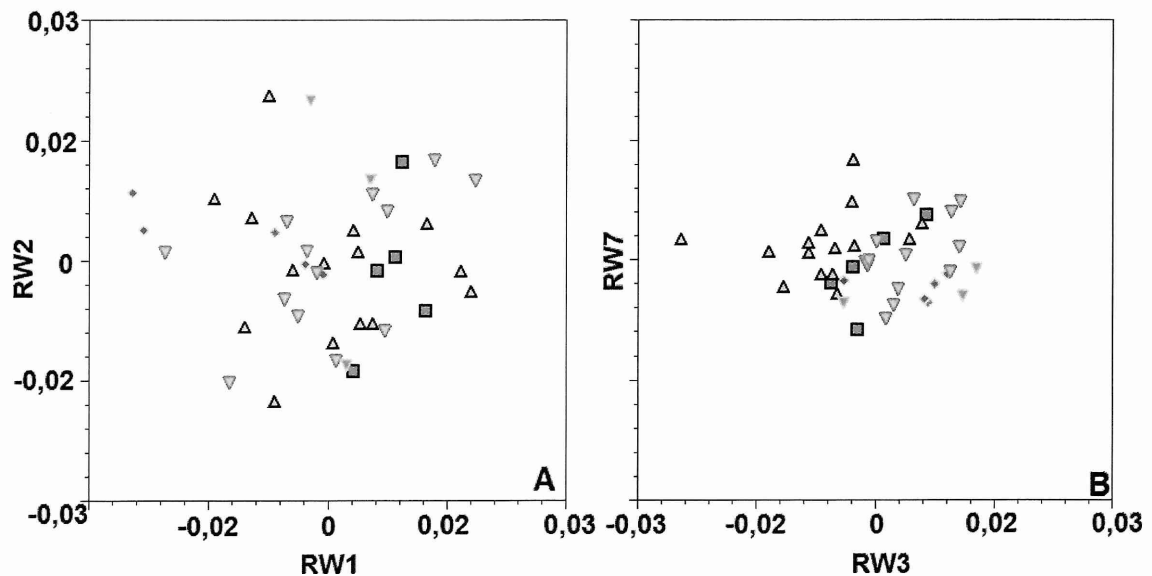


Figura 3.35. Análisis de deformaciones relativas (RW) de 41 hembras de *A. riolimayana* donde se observa el ordenamiento de los ejemplares de acuerdo al sitio (población) RW1 y RW2 (A) y RW3 y RW7 (B) siendo éstos los ejes donde se observa alguna diferencia de forma entre poblaciones (río Chimehuín \blacksquare , lago Huechulafquen \blacklozenge , río Limay \blacktriangle , lago Lolog \blacktriangledown , ayo. San Pedro \bullet).

La forma del cefalotórax no evidenció estar relacionada al ambiente (río y lago) ya que no se encontraron diferencias entre las hembras (MANOVA: lambda de Wilk = 0,267 $F = 1,175$ $_{Hgl = 28}$ $_{Egl = 12}$ $p = 0,398$) (Figura 3.36).

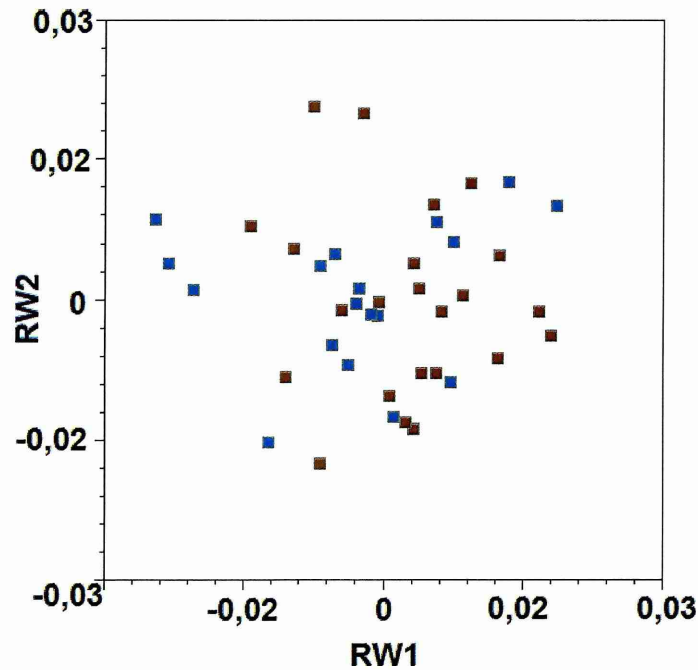


Figura 3.36. Análisis de deformaciones relativas (RW1 y 2) donde se visualiza un ordenamiento destacando el ambiente de procedencia de los ejemplares. Río (■) y lago (■)

Machos

El análisis de alometría reveló que hay evidencia suficiente para rechazar la H0 (test F de Goodall: $F = 12,4921$ $_{gl = 28-1680}$ $p < 0,00001$). Los resultados de la prueba revelan que la forma se relaciona alométricamente con el tamaño; el modelo explica 17,0345% ($r^2 = 0,1$).

Las diferencias de tamaño (CSIn) son significativas entre los machos de acuerdo a los sitios (ANOVA: $F = 20,062$ $_{gl = 3-58}$ $p < 0,0001$).

En el caso de los machos se observan diferencias entre las poblaciones determinadas por la forma de los ejemplares que provienen del lago Huechulafquen, diferenciándose de los cangrejos del río Limay (Figura 3.37).

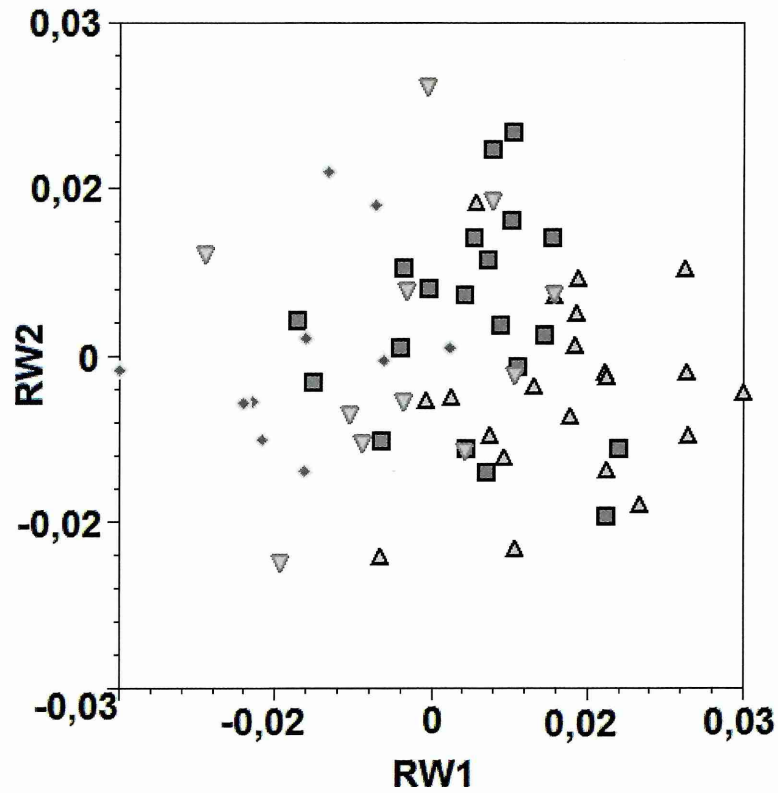


Figura 3.37. Análisis de deformaciones relativas (RW1 y 2) donde se observan las relaciones en base a la forma entre las poblaciones de *A. riolimayana*.
(río Chimehuín ■ , lago Huechulafquen ◆ , río Limay ▲ , ayo. San Pedro ▼)

La diferenciación entre las poblaciones estaría determinada por la forma y la talla de los machos de *A. riolimayana* (Tablas 3.36 y 3.37, Figura 3.38).

Tabla 3.36. Autovalores y correlación canónica (CC) de las dos primeras funciones discriminantes.

Función	Autovalor	% de variación	% acumulado	CC
1	2,627	78,4	78,4	0,851
2	0,606	18,1	96,4	0,614
3	0,119	3,6	100,0	0,327

Tabla 3.37. Valores del test de lambda de Wilk.

Función	λ de Wilk	Chi ²	gl	p
1 - 3	0,153	105,935	15	< 0,0001
2 - 3	0,556	33,135	8	< 0,0001
3	0,893	6,375	3	= 0,0951

Los cangrejos de cada sitio presentaron formas diferentes aún cuando se eliminó la influencia de la talla (MANCOVA: λ de Wilk = 0,021 $F_s = 2,834$ $H_{gl} = 84$ $p < 0,0001$).

Las formas entre las poblaciones presentaron diferencias poco notorias, por lo que las grillas se ampliaron 10 veces para facilitar su visualización (Figura 3.38). Éstas se encuentran en el largo del rostro (L1), el ancho de la frente (L3) y en el ancho máximo (L7) y de la región posterior (L8). Estas características de la forma del cefalotórax resultaron similares a las descritas cuando se consideraron todos los ejemplares en conjunto y reflejan la influencia de la talla. Las variaciones de forma sobre el eje 2 (F2) podrían estar independizadas del tamaño, por lo que se detallarán en relación con las poblaciones. Estas diferencias se presentan en un cefalotórax más comprimido, de rostro (L1) más corto, de frente (L3) y cefalotórax más ancho (L7); la región del surco cervical (L5 y L6) aparece como más angosta, correspondiendo esta forma a los ejemplares del Río Chimehuín y del arroyo San Pedro así como a ejemplares del Río Limay. En cambio los ejemplares del Lago Huechulafquen y algunos ejemplares del Río Limay presentaron características opuestas (Figura 3.38, Tabla 3.38).

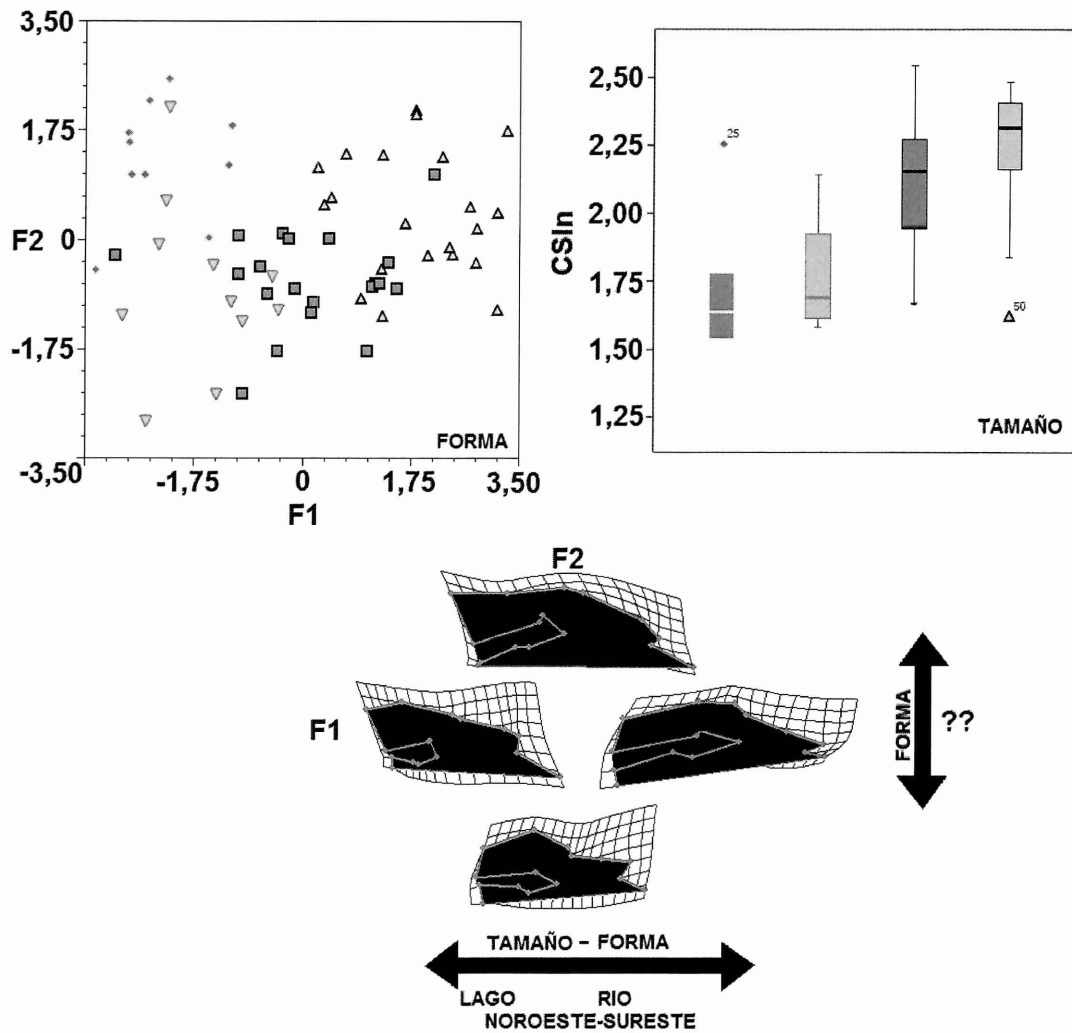


Figura 3.38. Función discriminante de las 4 poblaciones de *A. riolimayana* donde se observan las grillas de deformación correspondientes a la configuración media de cada población. Las grillas se obtuvieron de regresionar el valor de la primera función discriminante a la forma (río Chimehuín \blacksquare , lago Huechulafquen \blacklozenge , río Limay \blacktriangle , ayo. San Pedro \blacktriangledown). Las grillas se aumentaron 10X a fin de facilitar las diferencias en la forma.

Tabla 3.38. Resultados de la clasificación de los ejemplares con relación a su lugar de procedencia basado en la forma.

	Sitio	Ejemplar predicho en el grupo				Total
		Río Chimehuín	Lago Huechulafquen	Río Limay	Ayo. San Pedro	
Valor	Río Chimehuín	15	0	4	1	20
	Lago Huechulafquen	0	9	0	1	10
	Río Limay	3	0	18	0	21
	Ayo. San Pedro	3	2	0	6	11
%	Río Chimehuín	75,0	0	20,0	5,0	100
	Lago Huechulafquen	0	90,0	0	10,0	100
	Río Limay	14,3	0	85,7	0	100
	Ayo. San Pedro	27,3	18,2	0	54,5	100

77,4% de los grupos originales correctamente clasificados.

La forma de los cangrejos presentó similitudes caracterizadas por ambientes; principalmente fueron similares los cangrejos de poblaciones de río (Figura 3.39, Tabla 3.39).

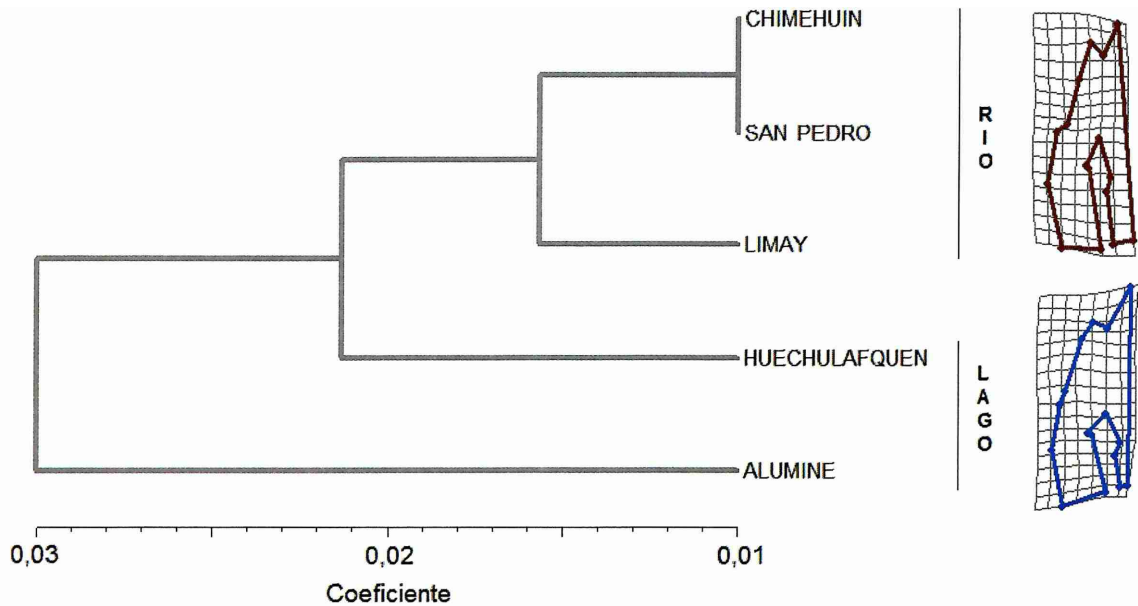


Figura 3.39. Dendrograma (UPGMA) de las cinco poblaciones donde se observa la relación entre los ejemplares desde la forma (grillas obtenidas del tpsReg 10X) obtenido de las distancias de Procrustes de la configuración de consenso de cinco sitios.

Tabla 3.39. MANCOVA entre los machos de los ambientes donde se encuentra *A. riolimayana*. En este caso el tamaño se utilizó como covariable (CSIn).

Efecto	λ de Wilk	F	Hgl	E gl	p
CSIn	0,421	1,624	28	33	= 0,091
ambiente	0,262	3,325	28	33	= 0,001

Las formas de los cangrejos fueron diferentes entre los ambientes. Las variaciones mayores se observaron en el rostro, siendo más largo en los ejemplares de lago y principalmente en la región de los *landmarks* 8L y 9L. Los ejemplares que habitan lagos resultaron más anchos en la región del ancho máximo del cefalotórax (8L) y presentaron la región posterior del cefalotórax (9L) hacia atrás con relación al *landmark* 10L. Las deformaciones relativas (eje 1) explicaron 26,75% de la variación; las principales diferencias de forma se observaron en el rostro (L1) -que los especímenes de lago tienen más alargado-; en la región posterior del cefalotórax los ejemplares de lago presentaron un cefalotórax más ancho (L7 y L8) y hacia atrás (L8).

Biometría

La correlación entre variables, discriminada por sexo, determinó que en los casos analizados el crecimiento resultó alométrico (Figura 3.40).

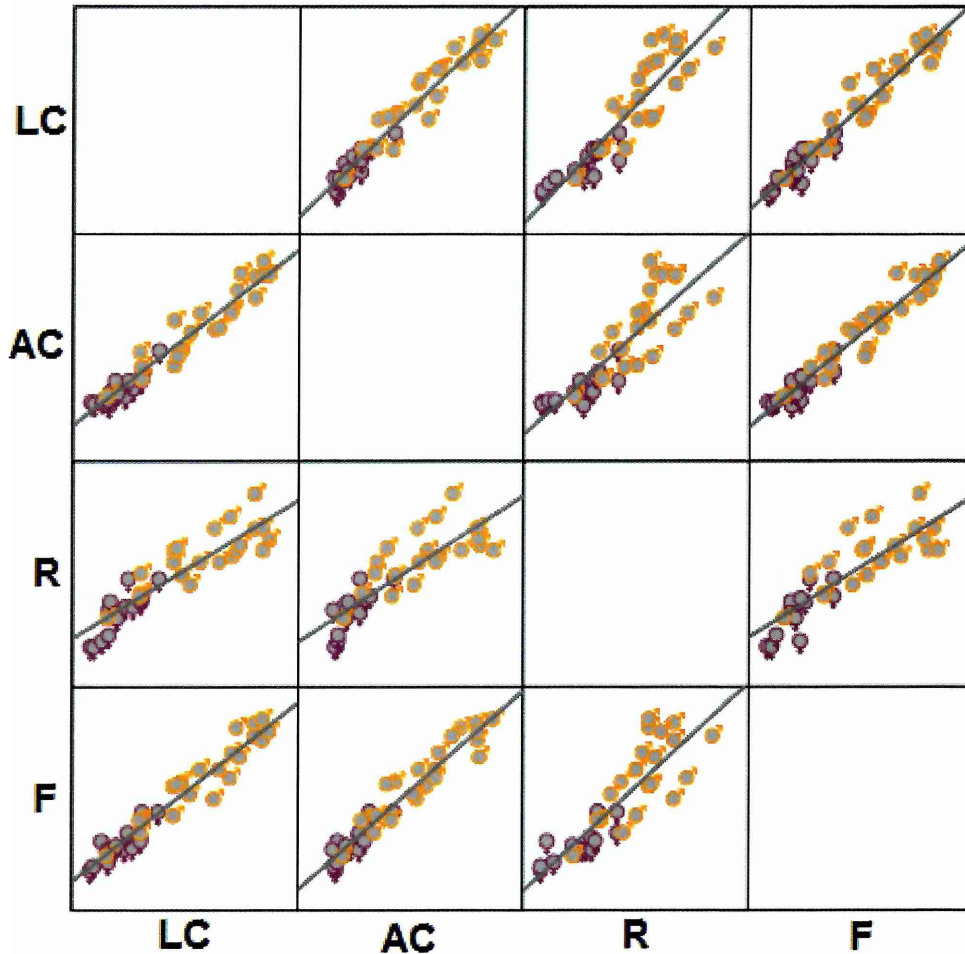


Figura 3.40. Correlación entre las medidas por sexo (obtenidas de Ringuelet 1948).

El dimorfismo sexual (machos $n = 21$, hembras $n = 15$) en base a las medidas obtenidas por Ringuelet (1948) mostraron diferencias significativas estadísticamente en las variables LC, AC, R y F, a saber:

LC: los machos presentaron un largo de cefalotórax significativamente más largo que las hembras (test t de Student $t_{IVmA} = -7,242$ $_{gl = 28,367}$ $p < 0,0001$).

AC: los machos presentaron un ancho de cefalotórax significativamente más largo que las hembras (test t de Student $t_{IVmA} = -7,108$ $_{gl = 27,389}$ $p < 0,0001$).

R: los machos presentaron un rostro significativamente más largo que las hembras (test t de Student $t_{IVmA} = -6,684$ $_{gl = 34}$ $p < 0,0001$).

F: los machos presentaron un ancho de la frente significativamente más largo que las hembras (test t de Student $t_{IVmA} = -7,146$ $_{gl = 28,914}$ $p < 0,0001$).

Las relaciones LC/R, LC/F, AC/R, AC/F y LC/AC, por su parte, no presentaron diferencias significativas debido a que el tipo de crecimiento resultó similar en todas las variables (medidas). Un macho del lote 95 de la localidad de Collón Cura (Neuquén) fue eliminado por presumirse que la medida del rostro no era correcta ya que en los análisis este valor apareció reiteradas veces como muy alejado (Figura 3.41).

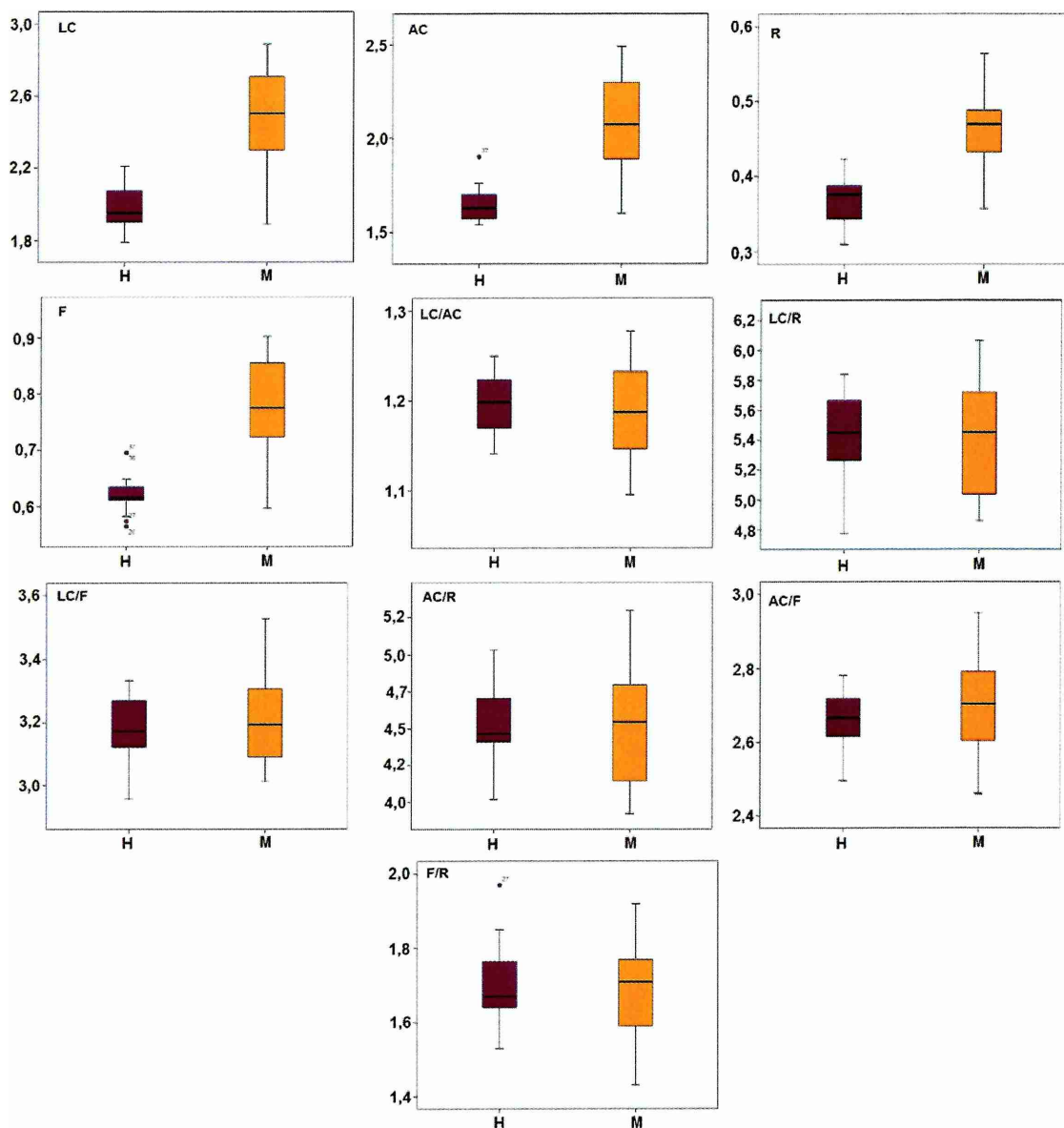


Figura 3.41. Medidas y relaciones a efectos de observar el dimorfismo sexual.

La frente (F) y el rostro (R) fueron las partes del cefalotórax que tuvieron mayor variación, principalmente la de aquellos ejemplares provenientes del Paso Limay (río Limay) (Figura 3.41, Tabla 3.40). En conjunto las relaciones ajustaron con un coeficiente de correlación, en todos los casos, superior a $\rho = 0,898$.

Tabla 3.40. Correlaciones no paramétricas de Spearman indicando la relación (r y p) entre las medidas del cefalotórax (n = 36).

Medida		LC	AC	R	F
LC	r	1			
	p				
AC	r	0,969	1		
	p	0,0001			
R	r	0,925	0,907	1	
	p	0,0001	0,0001		
F	r	0,967	0,960	0,898	1
	p	0,0001	0,0001	0,0001	

Análisis interespecífico Morfometría geométrica

- **Dimorfismo sexual**

Se observaron diferencias significativas entre la talla (CSIn del cefalotórax) de machos ($n = 499$) y hembras ($n = 481$) (test t de Student = $-4,584$ $_{gl = 978}$ $p < 0,0001$) (Figura 3.42).

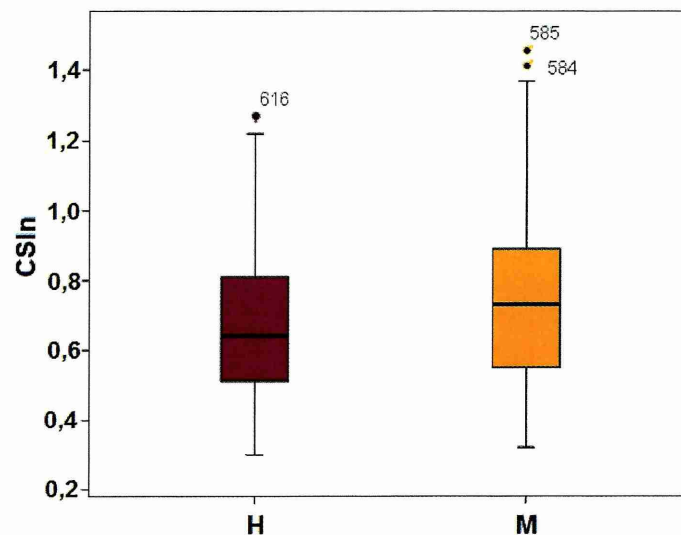


Figura 3.42. Relación de tamaño entre machos (M) y hembras (H).

Con relación a la forma del rostro, hubo diferencias significativas entre los sexos (λ de Wilk = $0,951$ $_{chi2 = 48,937}$ $_{gl = 10}$ $p < 0,0001$). El valor de la correlación canónica y el autovalor es $CC = 0,221$; $Au = 0,052$, respectivamente. Los resultados de la clasificación en relación con los grupos originales correctamente clasificados equivalen a $59,8\%$ (Figura 3.43, Tabla 3.41).

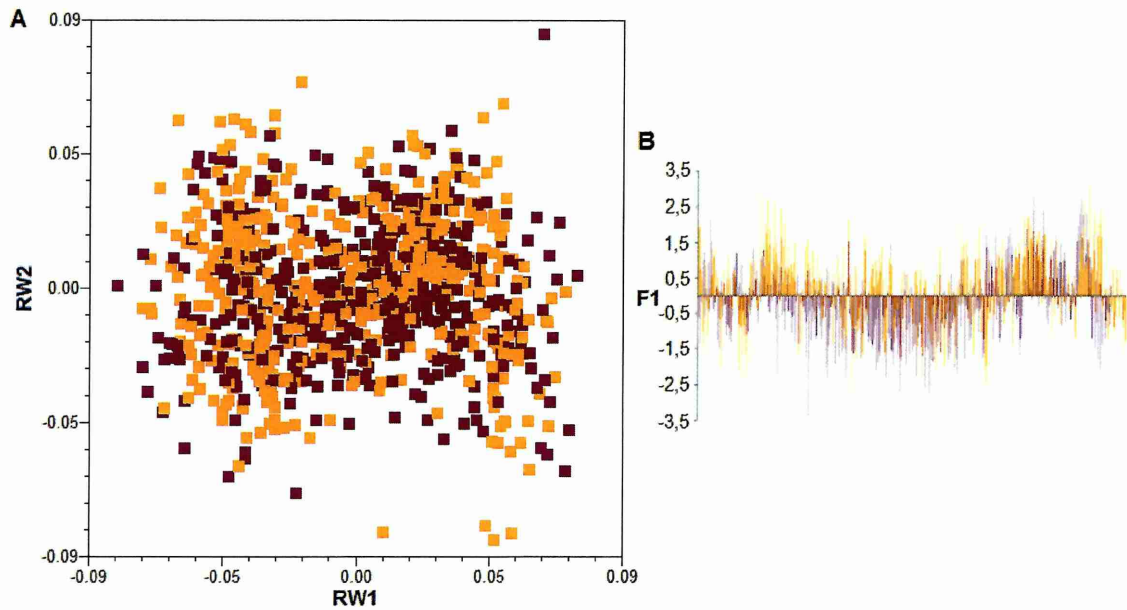


Figura 3.43. A- Deformaciones relativas (RW1 y 2) donde se visualiza la relación entre las formas discriminadas por sexo. B- Dimorfismo sexual resultante de la clasificación obtenida a partir de la primera función discriminante (F1) por individuo (eje x). Machos ■ y hembras ■

Tabla 3.41. Resultados de la clasificación por sexo obtenidos del análisis discriminante.

	sexo	Miembro predicho al grupo		Total
		H	M	
valor	H	279	202	481
	M	192	307	499
%	H	58,0	42,0	100
	M	38,5	61,5	100

• Análisis del rostro e integración morfológica

Las diferencias de forma observadas entre los grupos evolutivos (Figura 3.44) son rostro (L1) más largo y aguzado en las especies “atlánticas” con relación a un rostro romo y robusto en las especies “pacíficas”. En cuanto a los senos orbitales (L2 y L7) resultaron bien marcados y caracterizados por una frente (L3-L6) más ancha en los ejemplares de la cuenca del Plata, mientras que los ejemplares de Mendoza y Patagonia presentaron senos orbitales pequeños y frente más angosta.

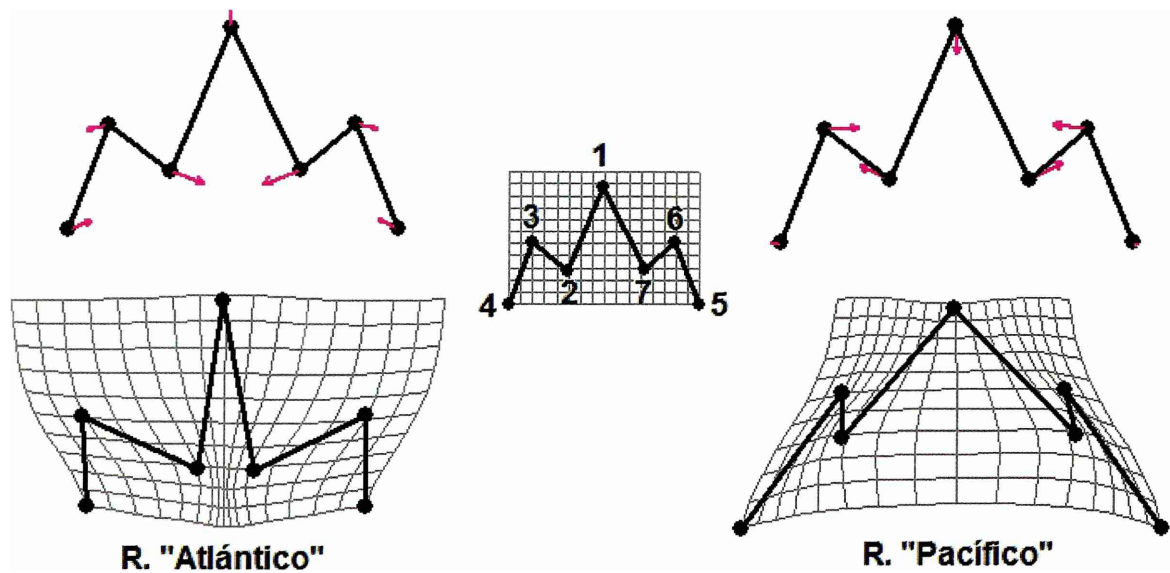


Figura 3.44. Rostro "atlántico" (*A. uruguayana* y *A. platensis*) y "pacífico" (*A. scamosa* y *A. riolimayana*). Grillas obtenidas de la regresión del RW1 sobre la forma (tpsReg, Rohlf 2007b). Las formas están aumentadas tres veces a fin de facilitar la observación de las diferencias.

Hubo diferencias significativas a partir del análisis multivariado de la varianza (MANOVA: λ de Wilk = 0,078; $F = 131,05$ $E_{gl} = 2839$ $p < 0,0001$). También se observaron diferencias significativas por especies y por sexo (Tabla 3.42).

Tabla 3.42. MANOVA entre las cuatro especies y el sexo sobre las deformaciones parciales y los componentes uniformes. (H: hipótesis. E: error)

Efecto	λ de Wilk	F	Hgl	Egl	p
Sp	0,076	132,303	30	2827,271	< 0,0001
Sexo	0,962	3,793	10	963	< 0,0001
sp * sexo	0,928	2,415	30	2827,271	< 0,0001

Las diferencias de forma entre las especies de rostro "atlántico" y "pacífico" fueron registradas por las deformaciones relativas 1 y 2 de las diferentes configuraciones de *landmarks* utilizadas. Entre éstas, las configuraciones del cefalotórax completo (31L), la que representa la mitad anterior (11L) y la del rostro (7L) son las que permiten visualizar las diferencias entre los grupos (Figura 3.45).

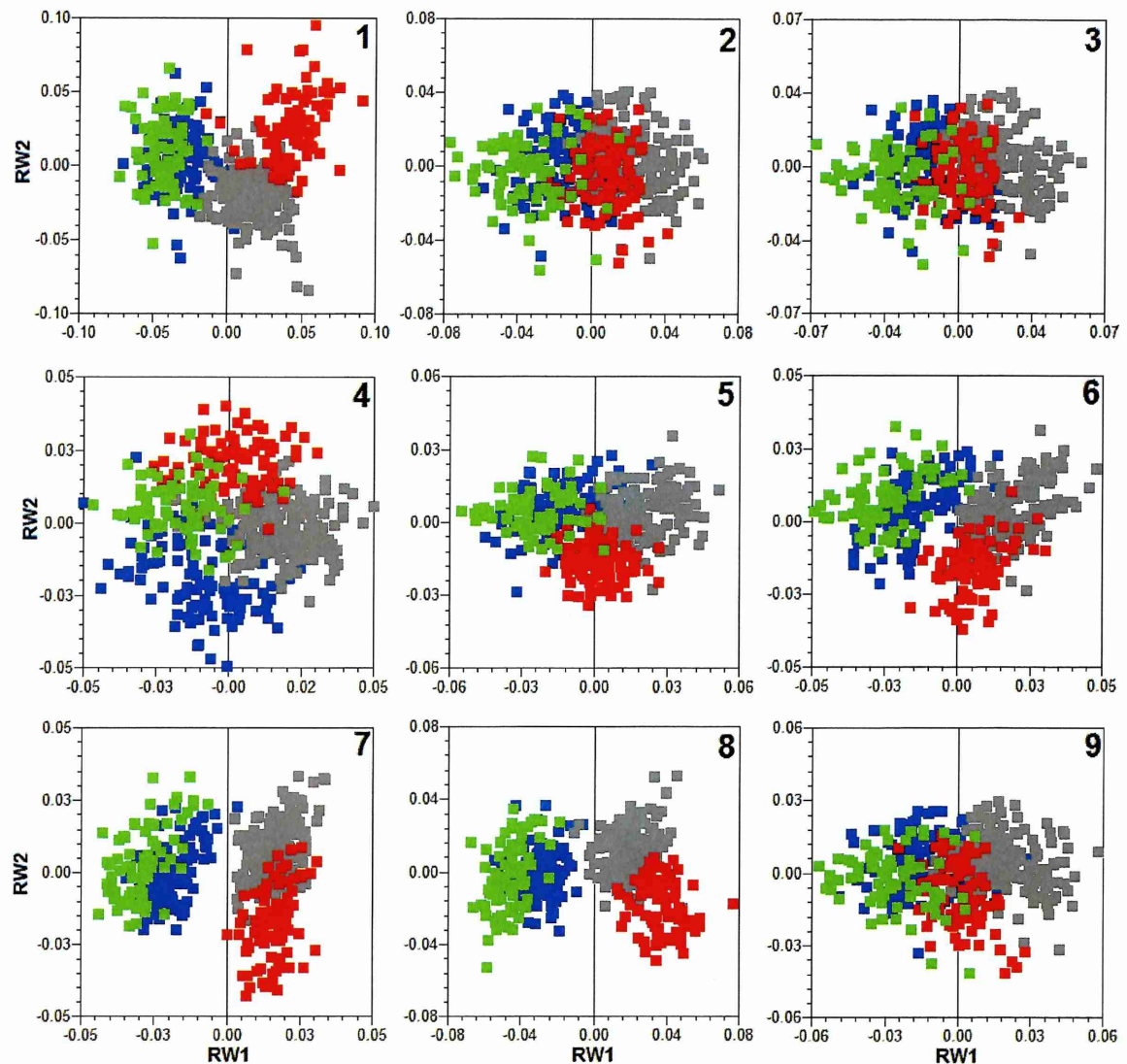


Figura 3.45. RW1 y 2 de diferentes configuraciones de *landmarks* evidenciando las relaciones entre especies “atlánticas” y “pacíficas”. Porcentaje de explicación de cada eje (1 y 2) para cada configuración: 1) 7L= 38,97%-22,22%. 2) 10L= 40,88%-18,07%. 3) 12L= 37,42%-14,89%. 4) 17L= 24,72%-18,58%. 5) 22L4SML= 32,57%-11,52%. 6) 24L4SML=31,49%-12,94%. 7) 31L4SML= 33,44%-15,87%. Integración por la mitad, 8) 11L= 50,44%-14,39%. 9) 16L=36,31%-12,05%. (A. *platensis* ■, A. *uruguayana* ■, A. *scamosa* ■, A. *riolimayana* ■).

La covarianza explicada en la relación entre las diferentes configuraciones, así como la correlación entre las formas, se observa en la tabla 3.43. Respecto de la integración, no se realizó el análisis de 2B-PLS entre la configuración del rostro (7L) y la de todo el cefalotórax (31L) debido a que, de acuerdo a los objetivos de este análisis, dicho testeo de la covarianza no tiene valor (Tabla 3.43, Figura 3.46).

Tabla 3.43. Resultados de los análisis de integración morfológica entre las diferentes partes del cefalotórax.

Configuración	Dimensión	(%)	r
7-10	D1	92,66	0,72
	D2	5,81	0,45
7-12	D1	87,31	0,72
	D2	10,84	0,53
7-17	D1	73,14	0,74
	D2	23,90	0,61
7-22	D1	80,43	0,77
	D2	16,89	0,61
7-24	D1	82,13	0,83
	D2	15,38	0,64
11-16	D1	91,91	0,75
	D2	6,09	0,57

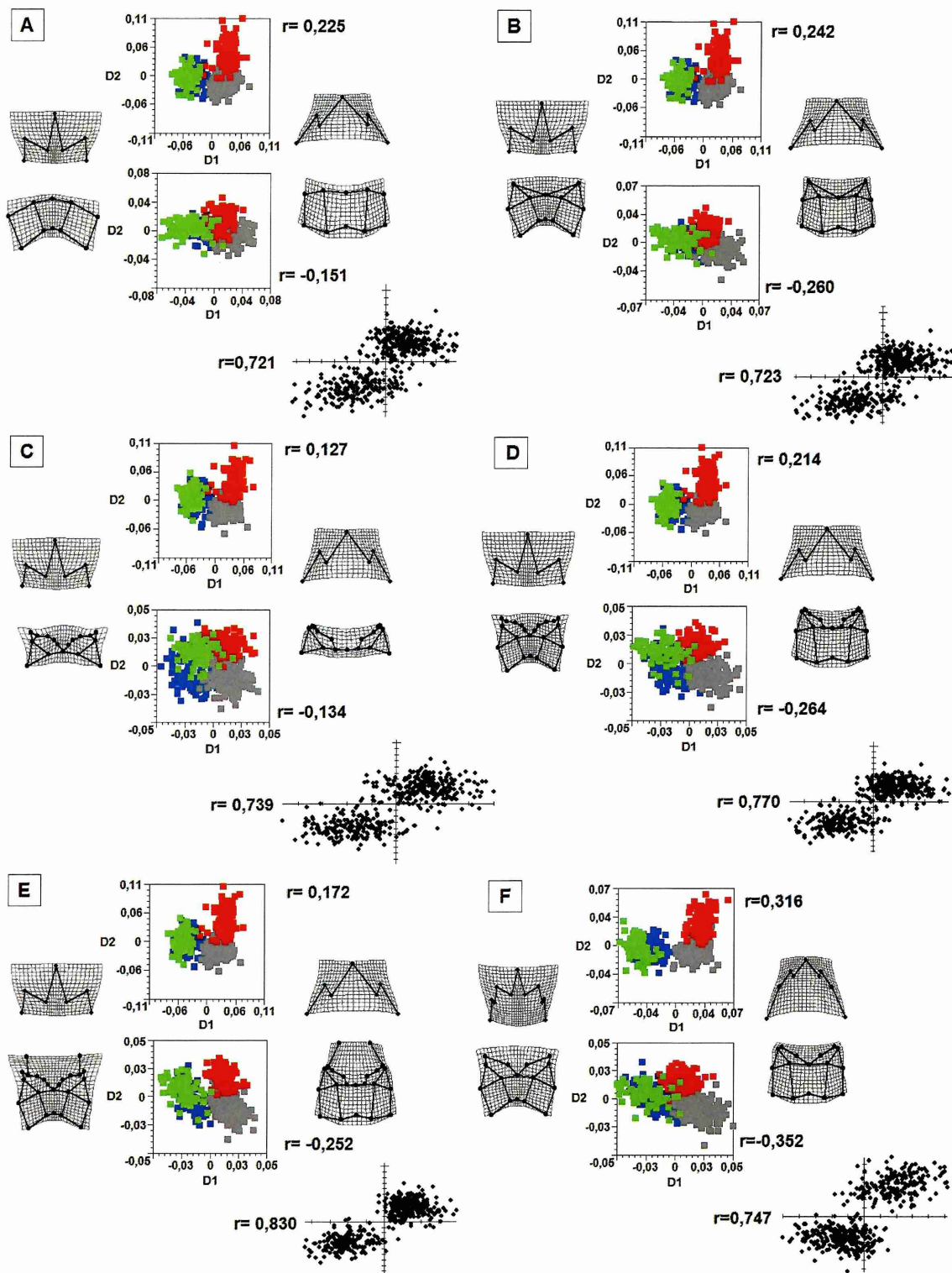


Figura 3.46. Integración de las diferentes partes del cefalotórax con relación a las especies. Las configuraciones comparadas fueron: A- 7Lvs10L, B- 7Lvs12L, C- 7Lvs17L, D- 7Lvs22L y E- 7Lvs24L. Además se integró el cefalotórax a la mitad (F), en la región anterior 11L y la región posterior 16L separados por el surco cervical (*A. platensis* ■, *A. uruguayana* ■, *A. scamosa* ■, *A. riolimayana* ■).

Las diferencias de forma observadas en el rostro son las que caracterizan a los ejemplares “atlánticos” de “pacíficos”: rostro estilizado (L1), frente ancha y espinas orbitales prominentes (L2 y L7 - C7L) a rostro romo y frente más angosta, respectivamente. En las demás partes del cefalotórax se observó que los ejemplares “atlánticos” presentan una región posterior del mismo más angosta donde el ancho máximo posterior (L10 y L23 - C31L) se proyecta hacia atrás combinado con que el extremo posterior de la línea dorsal longitudinal (L11 y L22 - C31L) y el extremo centro-posterior del cefalotórax (L17 - C31L) se contraen hacia la región anterior. El ancho máximo del cefalotórax (L9 y L24 - C31L) resultó similar en ambos grupos siendo aparentemente el surco cervical también similar en la forma.

Análisis del quinto pereiópodo del macho

Hubo diferencias significativas en el tamaño (test de Kruskal-Wallis: $\text{Chi}^2 = 10,424$ $\text{gl} = 3$ $p = 0,015$) (Figura 3.47).

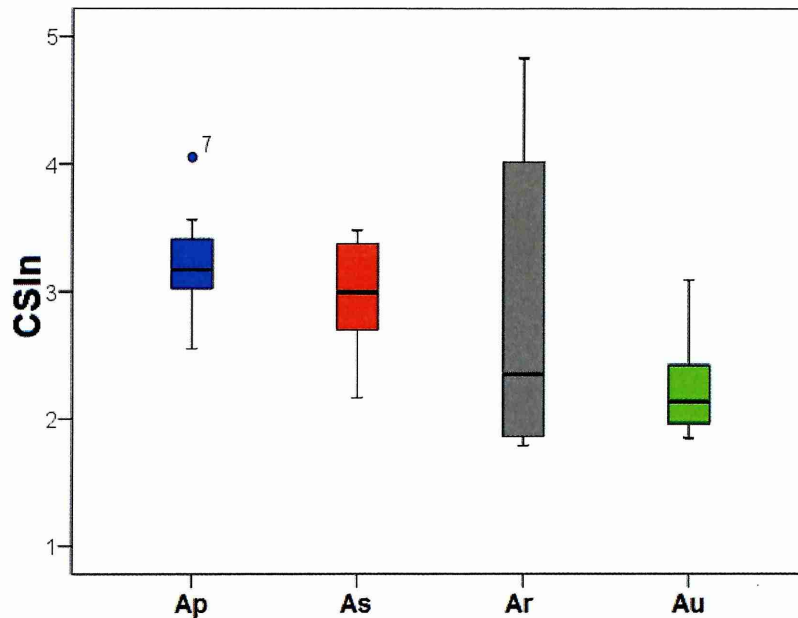


Figura 3.47. Relaciones de tamaño entre las 4 especies en estudio, *A. platensis* ■, *A. uruguayana* ■, *A. scamosa* ■, *A. riolimayana* ■).

El análisis de las deformaciones relativas sugirió que las especies presentan formas afines con relación a la distribución geográfica. *Aegla uruguayana* y *A. platensis* presentaron una forma similar y lo mismo sucedió para la forma de la coxa de *A. scamosa* y *A. riolimayana*. Estas agrupaciones revelaron una asociación que se corresponde con la separación de especies “atlánticas” de especies “pacíficas” a lo largo del eje 1, el que representó 41,52% de la variación; el eje 2 representó 20,60% de la variación de forma entre las coxas (Figura 3.48). El análisis de MANOVA reveló diferencias significativas entre la forma de la coxa por grupo evolutivo, independientemente del tamaño (λ de Wilk = 0,021 $F = 2,880$ $\text{Hgl} = 48$ $p < 0,0001$).

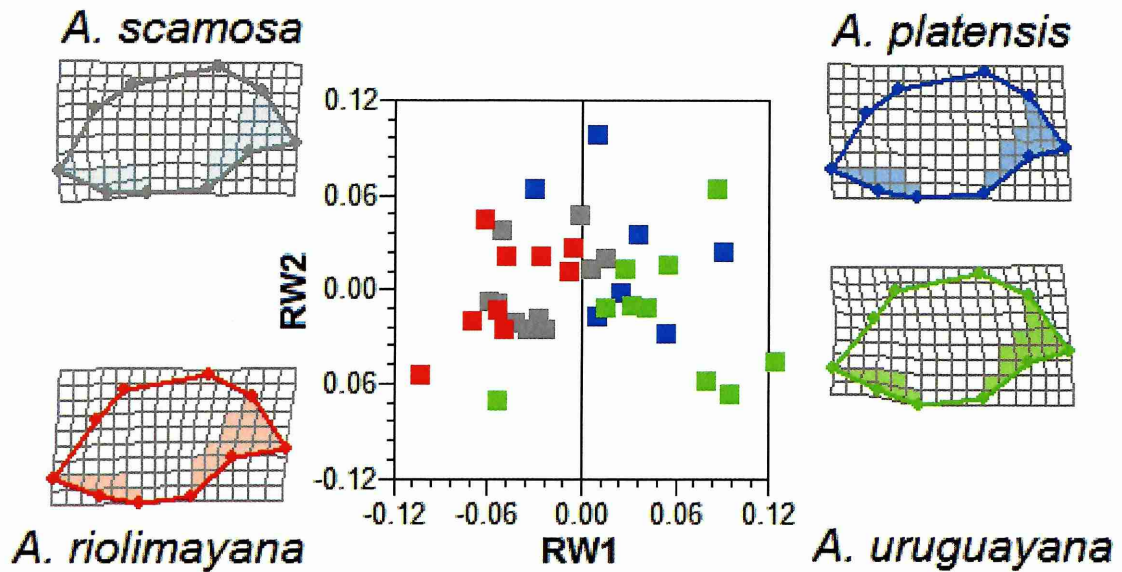


Figura 3.48. Análisis de RW1 y 2 donde se observan las relaciones entre la forma de la coxa de las especies en estudio. Las grillas corresponden a la configuración de consenso de cada especie. Las regiones de la coxa resaltadas corresponden a los caracteres con mayor variación morfológica (*A. platensis* ■, *A. uruguayana* ■, *A. scamosa* ■, *A. riolimayana* ■).

Las diferencias entre la coxa en relación con el tipo de grupo analizado (rostro “atlántico” y rostro “pacífico”) se presentan en la figura 3.49. En este caso las deformaciones están relacionadas con las diferencias de tamaño entre la coxa de las cuatro especies.

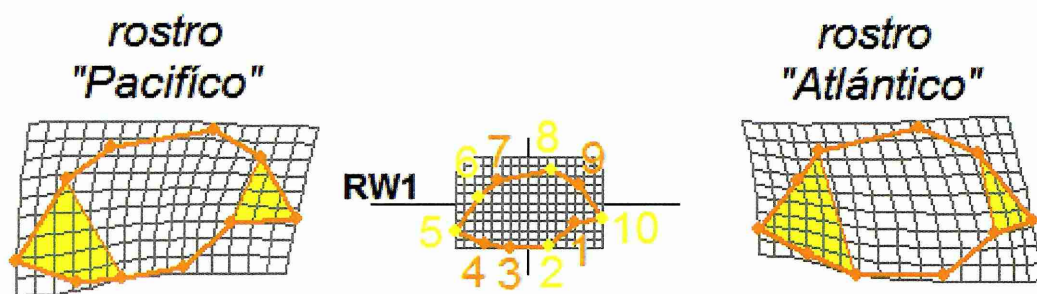


Figura 3.49. Grillas de deformación correspondientes al RW1 caracterizando a los grupos morfológicos estudiados (“Pacífico” y “Atlántico”). Los valores indican el máximo y mínimo valor de CSIn (4,83 y 1,79). En el centro se observa la configuración de consenso. Los *landmarks* están indicados en naranja y los *semilandmarks* en amarillo.

Las diferencias de forma más importantes fueron observadas en la base del tubo sexual (BTS) (triángulo formado por los L1, L9 y L10) y en la expansión cordiforme (EC) (polígono formado por los L3, L4 y L5) y el L6. La forma de la BTS presentó diferencias en la base del triángulo, siendo más larga en las especies “pacíficas” que en las

“atlánticas”. En la EC+L6 de las especies con distribución sobre el oeste del país, la coxa es más compacta y el L5 se encuentra hacia abajo en relación con su homólogo en las especies del este del país. La zona formada por los L3 a L5 está alineada en *A. platensis* y *A. uruguayana*, en tanto que en *A. scamosa* y *A. riolimayana* presenta un quiebre en el L4. En líneas generales, la coxa de las especies de la cordillera parecería más estilizada en sentido L1-L5, mientras que la coxa de las especies de la cuenca del Plata resultó más compacta en el sentido anterior y más ancha en sentido L2, L3-L7, L8.

Discusión

Análisis intraespecíficos por especie

Aegla platensis

El dimorfismo sexual (en adelante DS) analizado mediante morfometría geométrica y biometría no presentó diferencias significativas en el tamaño. En relación con la media obtenida a partir del valor de centroide, las hembras fueron levemente más grandes que los machos (Bueno *et al.* 2000, Giri & Collins 2004), mientras que en otros estudios se encontró un mayor tamaño en los machos con relación a las hembras (Ringuelet 1949a, Bond-Buckup & Buckup 1994). Los machos presentaron una talla, largo total del cefalotórax, mayor que las hembras (Ringuelet 1949a, Bond-Buckup & Buckup 1994). Estos autores no observaron diferencias significativas entre los sexos con excepción de la región anterior al surco cervical (ancho precervical/ancho de la frente). Otros caracteres que distinguieron entre machos y hembras fueron los que conforman la frente (rostro, senos orbitales y espinas ántero-laterales). A pesar de que las diferencias -machos con rostro largo y frente levemente más ancha que las hembras- no se destacaron, aparentemente influyen en la caracterización de la forma en cada sexo, ya que cuando se utilizó una configuración que representaba la región posterior exclusivamente (configuración de 10L) el dimorfismo no fue notorio. Análisis biométricos revelan que la frente es más ancha en los machos que en las hembras (a partir de la relación AC/F) (Ringuelet 1949a), mientras que en este estudio la frente fue similar en los dos sexos al igual que el rostro. En cuanto a las diferencias intraespecíficas del largo se plantea que los ejemplares medianos o hembras poseen, en base a la relación mencionada, un rostro más largo que los machos de mayor tamaño; el mismo patrón fue observado por Sardà y Demestre (1987 en Sardà *et al.* 2005) en camarones marinos.

La configuración de 31 *landmarks* es la que mejor representa el DS. Cuando no se consideraron los 4 *landmarks* (L9-L10-L23-L24, configuración de 27L), el DS comenzó a ser menos notorio al igual que en la configuración de 26L. En este caso las diferencias de forma entre todos los individuos es menor y la dispersión es más compacta (RW2) a pesar de que esto explica menos el ordenamiento.

La región posterior del cefalotórax, principalmente la unión entre la línea branquial y la parte posterior de la *linea aeglica lateralis* (ancho máximo del cefalotórax) y del vértice posterior del cefalotórax (ancho máximo de la región posterior del cefalotórax), es donde se presentan las mayores diferencias de forma entre los sexos (Giri & Collins 2004) a partir de analizar distintas configuraciones de *landmarks* coincidiendo con lo

observado en otras especies de este trabajo (ver discusión final). También la relación ancho/largo del cefalotórax es mayor en hembras que en machos (Ringuelet 1949a). Además, en cuatro de las seis configuraciones comparadas (31L, 29L, 22L y 10L), considerando que éstas incluyeron la región posterior del cefalotórax, los ejemplares de ancho mayor fueron hembras ovígeras (ver discusión general intraespecífica). Similar a esto fue lo sostenido por Bond-Buckup y Buckup (1994) al momento de referirse a que las hembras presentan un valor mayor comparado con los machos en la relación ancho precervical/ancho de la frente. Las hembras ovígeras en los casos de DS presentaron una forma que no se “mezcló” con los machos y fue extrema en la mayoría de los casos considerando el ancho de la región posterior al surco cervical (ver discusión general por especie). A partir de estos resultados podría decirse que, con relación a la forma del cefalotórax, el ancho de la región posterior es el “carácter” que determinaría -o más aportaría- al DS en *A. platensis*.

Bond-Buckup y Buckup (1994) plantearon la presencia de crecimiento alométrico en relación con el largo del rostro y largo de las córneas y el largo del cefalotórax, en tanto en el presente estudio se determinó que la forma del cefalotórax tiene crecimiento alométrico. Ringuelet (1949a) también sugiere la presencia de crecimiento alométrico negativo del rostro.

En cada población se observó que las hembras presentaron mayor variabilidad de formas que los machos (sobre el eje 1, RW1), siendo similares a las encontradas en los análisis de todas las poblaciones en conjunto. En las poblaciones de Buenos Aires y de Tucumán hubo diferencias estadísticamente significativas de forma y tamaño entre los sexos.

Los dos primeros ejes de deformaciones relativas (RW) explican las variaciones de forma entre sexos (RW2) y las relaciones de forma de los cangrejos entre las poblaciones (RW1), en este caso con influencia del tamaño (alometría).

Ringuelet (1949a), en base a estudios biométricos y morfológicos, no encontró diferencias entre las poblaciones del noroeste (Tucumán y Catamarca) y las del este (Río de la Plata). En este estudio las diferencias de forma se observaron principalmente asociadas al tamaño pero también cuando se eliminó su efecto.

Aparentemente se observa un patrón geográfico de las poblaciones con relación a las formas y a la pertenencia -o no- a una metapoblación, con excepción de los ejemplares del río Singuil (subcuenca del río Salí) con conexión a la población del arroyo El Manantial, también afluente del río Salí. De esta manera, debido a que la forma del cefalotórax difiere entre ambas poblaciones, se presume que la capacidad de migración entre estas poblaciones es baja y, a pesar de ser viable la conexión entre las

poblaciones, probablemente no ocurra. Así, la forma del cefalotórax de la población del río Singuil podría estar relacionada con poblaciones más cercanas geográficamente (de Catamarca) con las que posiblemente mantenía relaciones migratorias más frecuentes pero que se encuentran aisladas actualmente. El patrón observado agruparía a las poblaciones de Buenos Aires, Misiones (integrantes de la cuenca del Plata), Tucumán y Catamarca. Ringuelet (1949a) plantea que los ejemplares de Tucumán pertenecen a un sistema no conectado con la cuenca del Plata y cuya pérdida de conexión es reciente, idea que podría explicar por qué las poblaciones de la cuenca del Plata y del arroyo El Manantial son similares en la forma del cefalotórax.

Las diferencias poblacionales son aparentemente las variaciones de forma de menor escala espacial y también las diferencias de tamaño de los cangrejos debido a la influencia de éste sobre las formas (alometría). Considerando los diferentes tamaños observados éstos podrían ser una respuesta ecofenotípica al ambiente (Gould 1984, Cumming & Havlicek 2002). Los ejemplares de Catamarca (Ringuelet, 1949b) presentaron mayor tamaño que los cangrejos de las demás poblaciones estudiadas, destacándose además que el rostro es el más corto de las poblaciones estudiadas lo que coincidiría con Ringuelet (1949a) y Sardà *et al.* (2005) en que los cangrejos machos de mayor tamaño presentan un rostro más corto que los ejemplares hembra o medianos. Estas diferencias se pueden asociar con distintas áreas de distribución de la especie, considerando que algunas poblaciones (como las de Catamarca y las de Tucumán) se encuentran en cuencas en las que, actualmente, no hay conexión. Ringuelet (1949a) postula la no conexión pero sostiene que no hay diferencias de forma. Estudiando ejemplares de *Aegla franca*, Williamson y Martínez-Fontes (1955) también encuentran que los ejemplares de Catamarca son de mayor tamaño en su valor medio, similar a lo encontrado en este estudio para *A. platensis*. Estos autores atribuyen las diferencias de talla en las poblaciones de *A. franca* a las condiciones ambientales. Similares resultados a los obtenidos por morfometría geométrica fueron los observados mediante análisis biométricos, donde los ejemplares de Catamarca presentaron un cefalotórax más ancho y con una región posterior hacia atrás, mientras que el rostro fue levemente más prominente en ejemplares de la cuenca del Plata. También la frente fue más ancha en los ejemplares de la cuenca del Plata. De todas maneras se debe destacar que un ejemplar de Tucumán presentó la frente más ancha, observándose que no hay un patrón definido o formas características entre las diferentes metapoblaciones, sino que los ejemplares variarían en lo que sería el espacio de la forma de la especie (Giri & Loy 2008). Estas diferencias de forma, con el aporte del tamaño, se observan más entre ejemplares más alejados geográficamente

en la cuenca. Es decir que son más diferentes ejemplares de Catamarca respecto de ejemplares de poblaciones de Buenos Aires y de Misiones. Todas las diferencias planteadas entre las poblaciones de Tucumán y Catamarca son muy sutiles a pesar de que algunas sean estadísticamente significativas.

Los análisis realizados asignando diferente peso a las variaciones de forma permitieron establecer como éstas aportan a la determinación de asociaciones entre ejemplares. En el caso de *A. platensis*, las diferencias de forma fueron mejor explicadas para el DS por variaciones de mayor escala espacial; mientras que para las diferencias interpoblacionales fueron las variaciones de menor escala espacial las que mejor representaron las diferencias entre poblaciones. En ambos casos, cuando no se pesaron los valores de deformaciones parciales, las explicaciones fueron satisfactorias.

Al tratarse de un análisis intraespecífico es esperable la similitud, a pesar de la significancia, de forma entre poblaciones (y por lo cual influye mucho el tamaño) por lo que sus diferencias estarían mejor explicadas por las variaciones de forma menores. De este modo, desde un punto de vista metodológico, la utilización de diferentes valores de alfa es recomendada para analizar distintos aspectos como las potenciales variaciones a nivel de sexo o del tipo geográficas (Monteiro & Abe 1999).

Finalmente cabe señalar que los *landmarks* seleccionados fueron convenientes para el tipo de estudio. En el caso puntual de las espinas orbitales -consideradas como caracteres de importancia taxonómica por Schmitt (1942), Ringuelet (1948a, 1949b) y Bond-Buckup & Buckup (1994)- no se incluyeron en el análisis debido a la gran variabilidad intraespecífica presente en las especies en estudio, así como la ausencia en ocasiones de dichas espinas y por lo tanto del seno extraorbital. De esta manera y siguiendo a Williamson y Martínez-Fontes (1955) se consideraron como caracteres sin valor funcional (y en vías de desaparecer), postura que se siguió en todos los análisis.

Aegla scamosa

La configuración de 23 *landmarks* fue seleccionada como representativa de la forma del cefalotórax de *A. scamosa* a partir de análisis de variabilidad de una configuración inicial de 31L. Así, se redujo el número de dimensiones del análisis (Rohlf en Rufino *et al.* 2006). Además se seleccionaron 4 *semilandmarks* con características de tipo III que permitieron conservar ciertas variaciones de forma relevantes para este estudio y eliminar variaciones indeseables (Bookstein 1991). La correlación entre las configuraciones, considerando todos los ejemplares y por población, fueron altas (superiores a 0,96 y 0,89, respectivamente), por lo que la reducción del número de *landmarks* se consideró adecuada y representativa de la forma, con diferencias poco perceptibles entre las configuraciones.

Aegla scamosa fue la especie de mayor tamaño entre las cuatro analizadas (ver discusión final). Ringuelet (1948a) la caracterizó como una especie de tamaño grande.

Con relación al dimorfismo sexual se han indicado valores medios mayores en machos que en hembras (Ringuelet 1948a). Además, es importante considerar que las poblaciones analizadas no fueron las mismas que las estudiadas por Ringuelet. No se observaron diferencias significativas entre el tamaño de los sexos en relación con el largo y el ancho del cefalotórax (Ringuelet 1948a). Bond-Buckup y Buckup (1994) plantearon dimorfismo sexual en las relaciones de largo distal del rostro/largo máximo de la córnea, largo/ancho de la areola y ancho precervical/ancho de la frente. En el presente trabajo, y a partir de datos biométricos (Ringuelet 1948a), se observaron diferencias significativas entre sexos en algunas variables y sus relaciones (rostro, frente y las relaciones LC/R y AC/R) mientras que no las hubo en otras. En *A. scamosa* la forma del cefalotórax de las hembras ovígeras no difirió notoriamente de la de los machos y se observó superposición de formas en los ejes 1 y 2 de las deformaciones relativas, a diferencia de lo indicado en *A. platensis*.

Al estudiarse la forma, total y poblacional, de los cangrejos entre sexos se consideró que los análisis estadísticos estarían afectados por el *n* utilizado en cada caso. No existe evidencia (estadística) de DS entre los ejemplares de cada población a pesar de que sí se observaron diferencias en el análisis total. Este problema estaría relacionado con el teorema central del límite, donde la varianza de las medias es función del tamaño de las muestras (Sokal & Rohlf 1981). Aquí lo que se observa es una incoherencia de los análisis visuales *versus* estadísticos, ya que las poblaciones individuales parecerían ser diferentes a partir de los análisis de deformaciones relativas (RW) pero estadísticamente no fueron significativas; cuando se analizaron los datos de

todas las poblaciones juntas, estos análisis de RW no revelaron diferencias de forma entre los sexos (no hubo separación de los grupos) mientras que los análisis de varianza y covarianza multivariados sí presentaron diferencias estadísticamente significativas. Cuando el n es menor como en los análisis de DS poblacionales, la varianza es mayor minimizando las diferencias. En cambio, cuando el n aumenta -como en los análisis de DS totales- la varianza disminuye y las diferencias se tornan significativas estadísticamente. Esto permite diferenciar variaciones de forma muy sutiles entre los sexos e imperceptibles desde el análisis visual de deformaciones relativas.

Los cangrejos revelaron relaciones alométricas de la forma en seis poblaciones de las nueve estudiadas; mientras que también se describieron diferencias de forma durante el desarrollo cuando se analizaron los machos y las hembras de manera independiente. Además, la forma de *A. scamosa* estaría influenciada por un conjunto de factores que aportan a las diferencias entre las poblaciones. Entre éstas es posible mencionar la distancia geográfica, la que indica la posibilidad potencial de migraciones de individuos provocando el flujo génico; otra es el tamaño poblacional, que influye en las diferencias de forma sumado a la relación macho-hembra en las poblaciones estudiadas (a su forma, principalmente, ya que no hay diferencias de tamaño). Bond-Buckup y Buckup (1994) plantearon la variación alométrica del rostro en relación con la edad del animal tanto en machos como en hembras. Ésto fue observado en la forma cuando se estudió la alometría. Los ejemplares de mayor tamaño tenían un rostro (L1) más corto (en relación con los senos orbitales, L2-L23) y una frente más ancha pero con espinas orbitales (L3-L22) menos prominentes; estas diferencias son más notorias en machos que en hembras, siendo estas características de la forma del rostro similares a lo observado en *A. platensis* y en camarones marinos (Sardà *et al.* 2005). Cuando se correlacionaron las medidas tomadas (análisis biométrico) presentaron un coeficiente de correlación de Pearson mayor a 0,91 por lo que el largo del rostro con relación a la edad (en este caso “edad” se interpreta como “tamaño”) presentó una alometría, aunque baja. También el tamaño y el ancho del cefalotórax (mayor en ejemplares más grandes) (Bond-Buckup & Buckup 1994) presentó variaciones en el crecimiento en las relaciones ancho precervical/frente, largo distal del rostro/largo de la córnea en ambos sexos. En el presente estudio se observaron variaciones de forma en los sexos similares a las registradas por Bond-Buckup y Buckup (1994) en cuanto a variaciones en relación con el crecimiento de los cangrejos.

La forma del cefalotórax entre las poblaciones reveló un patrón de similaridad por cercanía geográfica, así como a la pertenencia -o no- a una metapoblación, en este

caso delimitadas por las cuencas. Por un lado, los ejemplares de la cuenca del río Tunuyán (arroyo Tupungato y dique El Carrizal) presentaron formas similares a los de las poblaciones de distribución en la cuenca del río Mendoza. Las demás poblaciones estudiadas correspondieron a la cuenca del río Mendoza; aún así, los cangrejos presentaron similitud de forma, separándose las poblaciones río arriba de las de río abajo de la ciudad de Mendoza. En relación con las diferencias interpoblacionales estudiadas, biométricamente no se pudieron obtener datos estadísticos debido al n bajo que representó a cada población. Se observó, sí, que los ejemplares de San Juan fueron de mayor tamaño en comparación con los de Mendoza.

Aegla uruguayana

El proceso de simetrización desarrollado y aplicado redujo el número de variables y se mantuvo la representatividad de la forma del cefalotórax. Esto aumenta el poder estadístico y evita problemas de álgebra (sugerencia de Rohlf, en Rufino *et al.* 2006). El análisis de 2B-PLS reveló -a través de los valores de correlación altos- lo ajustado de este método novedoso para poner a prueba la hipótesis de la simetría y la representatividad de la nueva configuración de *landmarks*. Es decir que estos análisis aportan evidencia favorable cuando se considera al cefalotórax de estos cangrejos como simétricos, haciendo factible la aplicación de este método con el fin de disminuir considerablemente el número de variables sin perder información morfológica. Además, estos resultados demuestran que las propiedades de la forma se conservan así como las relaciones entre los individuos y las poblaciones. Este método fue desarrollado a partir de una reciente propuesta de simetrización de las formas con simetría objeto. Las simetrizaciones en general no utilizan los *landmarks* que forman el eje de simetría (Mardia *et al.* 2000, Klingenberg *et al.* 2002), el que se utilizó en este trabajo por considerar que no hacerlo repercutiría en una magnificación de las diferencias de la forma de ambos lados de dicho eje.

De las 17 poblaciones estudiadas, en cinco se observaron diferencias en la forma del cefalotórax entre los sexos (río Areco, río Matanza, Río de la Plata -Adrogué-, arroyo Urquiza y río Uruguay en Federación), en tanto en tres poblaciones hubo diferencias de tamaño entre machos y hembras (Areco, Urquiza y Federación). Por su parte, Bond-Buckup y Buckup (1994) registraron diferencias de tamaño entre los sexos para esta especie. Las tallas para ambos sexos resultaron similares a lo hallado por los mencionados autores, ya que los machos fueron de mayor tamaño que las hembras tanto en valores medios como máximos. Como en otras especies de este estudio (*A. platensis* y *A. scamosa*), en el vértice posterior del cefalotórax (ancho máximo de la región posterior del cefalotórax) es donde más se evidencia la diferencia entre machos y hembras en coincidencia con lo observado por Giri y Collins (2004). Vaz-Ferreira *et al.* (1945), en su análisis biométrico de ejemplares de *A. uruguayana* observaron que, con relación a los valores de media, los machos son más anchos y largos que las hembras. Esta región analizada por los autores antes mencionados se relaciona con la región de unión entre el tercer y el cuarto lóbulo hepático, correspondiéndose en este estudio al *landmark* 6. Sin embargo, en el presente trabajo las variaciones en esta región no fueron evidentes.

Los ejemplares de Mendoza (lote 52 del MLP) no fueron considerados ya que se presumió dudosa su procedencia sumada a que, durante los muestreos realizados en la mencionada provincia, no se encontraron cangrejos de esta especie.

Se registró mayor similitud en la forma del cefalotórax de acuerdo a las cercanías geográficas (obtenida a partir de relacionar las distancias de *Procrustes*). Vale decir que las características ambientales -diferentes en los sitios de procedencia de las poblaciones- no determinaron la similitud, asemejándose la forma del cefalotórax por cercanía en la cuenca, lo que indicaría que las formas serían “producto” de las relaciones de migración entre los ejemplares de la metapoblación, revelando un patrón clinal. Ésto fue observado también en el análisis 2B-PLS entre las formas y las variables ambientales, el cual reveló que las principales diferencias (primera dimensión, D1) son debidas a la subcuenca de procedencia y, en cierta medida, a características ambientales comunes compartidas en el macrosistema o, por lo menos, similares dentro de cada subcuenca. Las características de distribución de las poblaciones y aquellas ambientales más propias (variables físico-químicas locales) de los ambientes (D2), por su parte, son las que influirían en la forma entre poblaciones. La subcuenca del Paraná presentó mayor variedad de ambientes y los cangrejos provenientes de ella los que ocuparon más el espacio de las formas. Lo que podría indicar que la forma del cefalotórax de estos cangrejos (*A. uruguayana*) presenta evidencias adaptativas en forma secundaria o está en vías de adaptación. Ello podría deberse a la especiación reciente de acuerdo con Pérez-Losada *et al.* (2004) -quienes ubican a *A. uruguayana* en un clado originado hace $25,1 \pm 0,9$ m.a.- o a la plasticidad de la misma, siendo que ésta es una de las tres especies de mayor distribución del género. En este contexto, las migraciones de los individuos entre los demes (Sultan & Spencer 2002) se ven reflejadas en la semejanza de forma entre las poblaciones más cercanas y la mayor diferencia entre las poblaciones más alejadas.

Los especímenes del Río de la Plata presentaron una forma de cefalotórax cercana a la configuración del consenso, coincidente con el centro geográfico de la distribución de esta especie en la cuenca del Plata. Debido a ello, la forma de los cangrejos del Río de la Plata podría ser el resultado de la convergencia de los individuos de los ríos Paraná y Uruguay. Además, si se considera una relación por flujo génico sobre la adaptación se aceptarían los resultados como coherentes, es decir que las agrupaciones principales se dan entre los demes de cada subcuenca, presentando entre ellas un patrón biogeográfico acorde con las relaciones entre estas subcuencas. Schmitt (1942) postuló que el flujo de los tributarios del Río de la Plata permitió el ingreso de los cangrejos a este cuerpo de agua. Entre los especímenes del Paraná y

Uruguay, los de la subcuenca del Paraná (75% de la descarga del sistema) presentan una forma más cercana a la forma de los ejemplares del Plata, probablemente porque su influencia es mayor que la subcuenca del Uruguay. Además se observa una mayor influencia del Paraná en relación con la descarga sobre las costas del lado argentino que del uruguayo (Piedra-Cueva & Fossati 2007).

En este caso se podrían postular dos hipótesis, una tomada de Ringuelet (1949a) según la cual los aéglicos ingresaron por el Río de la Plata y a partir de allí se distribuyeron por la cuenca y el sur del continente; la segunda contempla que la presencia en el Río de la Plata sea casual por actuar como corredor entre los ríos Paraná y Uruguay y que las poblaciones de este lugar se hayan formado debido a las migraciones de estos cangrejos (Schmitt 1942).

También es importante considerar la historia geomorfológica (Daniels *et al.* 2006) de las cuencas del sur de América del Sur a efectos de entender una parte importante de la historia evolutiva de estos cangrejos. La historia de los ríos de esta región es muy particular y el sistema hidrográfico se ha ido moldeando de acuerdo con diferentes eventos. Si se considera el origen de los aéglicos en 75 m.a. aproximadamente (Cretácico superior), los principales eventos geomorfológicos y climáticos en América del Sur serían la aparición de los Andes y las sucesivas ingresiones marinas (seis aproximadamente) (Potter 1997, Lundberg *et al.* 1998). Teniendo en cuenta las ingresiones, es posible que *A. uruguayana* haya estado presente antes de ellas y que durante las ingresiones las poblaciones se desplazaran hacia áreas marginales de la cuenca -re-colonizando luego los ambientes del sistema del Plata- o también que éstas hayan colonizado al retirarse el mar. Así, la relación intermedia de los ejemplares del Río de la Plata podría deberse a que fue impactado recientemente por la ingresión Querandense (Ringuelet 1956), la que se extendió hasta Rosario. Esto posiblemente afectó, en caso de estar presente, las poblaciones de *A. uruguayana*, obligándola a moverse hacia áreas marginales de la cuenca. Por lo tanto, a partir de esta evidencia y de lo sostenido por Pérez-Losada *et al.* (2004) sobre la aparición de *A. uruguayana*, se infiere que las poblaciones del Río de la Plata son recientes (del Cuaternario) y posiblemente hayan migrado desde el río Paraná o desde el río Uruguay, pero a juzgar por la mayor similitud de formas y por la mayor influencia hidrológica se presume que sean ejemplares que migraron de poblaciones del río Paraná. Patrones de distribución afectados por las ingresiones marinas fueron encontrados en coleópteros, los que influyeron también en la evolución del grupo (Donato *et al.* 2003).

Aegla riolimayana

El ordenamiento de machos y hembras cambia cuando no se incluye en el análisis el ancho máximo (unión entre la línea branquial y la parte posterior de la *linea aeglica lateralis*) y el vértice posterior del cefalotórax (ancho de la región posterior), disociándose el DS de la talla. Mediante el modelo de regresión lineal hubo evidencia para sostener que el tamaño estaría representado, con relación al DS, por los *landmarks* que caracterizaron a las hembras en este estudio, el ancho del cefalotórax por detrás del surco cervical. De esta manera, a medida que se extrajeron del análisis los caracteres mencionados, el DS dejó de estar asociado a la talla (en la regresión se observa que el ajuste del modelo adquiere valores bajos). Desde esta perspectiva, se considera que el ancho de la región posterior aporta al dimorfismo sexual y también al tamaño. Finalmente habría diferencias de forma entre sexos sin influencia de la talla cuando no se consideró el ancho máximo y el ancho de la región posterior del cefalotórax.

Los machos fueron más grandes que las hembras; esta diferencia fue observada en *A. uruguayana* (Schmitt 1942, Ringuelet 1948a, Jara 1980, Bond-Buckup & Buckup 1994), mientras que en *A. platensis* y *A. scamosa* las hembras presentaron una talla mayor. En relación con la forma, las hembras -aunque son más pequeñas que machos- muestran una región posterior más amplia con una areola más grande, lo que está en relación con los análisis de comparación de configuraciones donde la inclusión o no de los caracteres del ancho máximo determinan la relación entre tamaño y forma.

Bond-Buckup & Buckup (1994) plantearon la presencia de crecimiento alométrico en la región anterior del cefalotórax (ancho precervical/ancho de la frente). Sin embargo, en este análisis la variación alométrica se observó en todo el cefalotórax cuando se analizaron los datos mediante morfometría geométrica y las variables biométricas (Ringuelet 1948a).

Las comparaciones de forma y talla entre poblaciones se efectuaron sólo con los machos, debido a que las hembras no presentaron diferencias en tamaño y forma con relación a las variables estudiadas (Giri & Loy 2008). Los machos adultos son los ejemplares que mejor presentan los caracteres taxonómicos utilizados para describir las especies (Ringuelet 1948a). Además, esto podría fundamentarse en la regla de Rensch, la que postula que el tamaño de los machos es más variable o evolutivamente divergente que el de las hembras (Blanckenhorn *et al.* 2007). De esta manera la selección sexual sobre machos más grandes sería la fuerza que dirigiría el modelo alométrico en el tamaño en el dimorfismo sexual (Fairbairn & Preziosi 1994). Las

hembras no presentaron diferencias interpoblacionales, excepto en ejes de bajo porcentaje de explicación (RW3 y 7), es decir que no se observó un patrón entre los diferentes ambientes en el tamaño y/o en la forma. Las hembras no presentaron alometría en el análisis realizado con este grupo exclusivamente. Esto podría explicarse por la homogeneidad de tamaño debido a que las hembras adultas presentan menor variación de tamaño.

Cuando se estudiaron los machos se observó un patrón clinal, una correspondencia entre forma, talla y distribución geográfica (noroeste-sureste). La población del lago Huechulafquen es la ubicada más al oeste, en una de las nacientes de la cuenca; este lago desemboca en el arroyo San Pedro el cual es tributario del río Chimehuín y éste vuelca sus aguas en el río Limay. Lo que se observó fueron diferencias entre ambientes, caracterizados por ejemplares de lago y de río. Los ejemplares se diferenciaron de acuerdo con su distribución en el gradiente noroeste-sureste asociado a los ambientes. Los cangrejos de río presentaron un cefalotórax más estilizado que los de lago, lo que indicaría una adaptación al ambiente debido a las características particulares de cada uno. Las variaciones de forma interpoblacionales, y ubicadas en ambientes con características diferentes, podrían deberse a cambios microevolutivos, luego de un período considerable de estabilidad poblacional y de baja migración. Esto se debería a que los ríos y arroyos son sistemas más dinámicos que los lagos y más inestables (Wetzel 2001) variando en disponibilidad de recursos o accesibilidad, velocidad de la corriente, y en las condiciones físicas y químicas, en tanto que los lagos son más estables en relación con estos parámetros. En este caso las diferencias de forma resultaron opuestas a lo observado por Giri & Loy (2008) en *A. neuquensis*.

Los ejemplares de río son de mayor tamaño que los de lago -diferencias posiblemente dadas por el ambiente (Harrison & Crespi 1999)- pudiéndose pensar en este caso, además, que tamaños más variables se asocian a ambientes más variables. Por lo general lo que se observa en relación con las diferencias de río y lago sobre la forma en estos cangrejos atañe a la reducción de las espinas y de la ornamentación del cefalotórax (Jara 1977, 1982, 1989, 1999), mientras que se conoce poco acerca de los patrones generales de variación de tamaño y forma de estos ecotipos. Jara (1989), analizando ejemplares de aéglicos, encontró que *A. denticulata lacustris* -que habita en lagos- es de mayor tamaño que *A. d. denticulada*, que habita en ríos. Tales análisis se oponen a los presentados en este trabajo. Estudios en ríos del sur indican que los macroinvertebrados están influenciados por la velocidad de corriente, la conductividad, el tamaño del sustrato y la abundancia de vegetación acuática, mientras que secundariamente estarían afectados por la latitud y la temperatura (Miserendino 2001).

Las diferencias entre ambientes -ríos y lagos- se observan también en hembras del camarón *Palaemonetes argentinus*. En ese caso se registran diferencias en las características del ambiente influyendo en aspectos reproductivos asociados a la talla, por ejemplo, donde la madurez sexual se visualizó, en ejemplares de río, a mayor LC en relación con los de lago, en la fecundidad y en el peso húmedo de los embriones (Ituarte *et al.* 2007). También se observan diferencias en tamaño entre peces de la especie *Salaria fluviatilis*, siendo los ejemplares de lago más pequeños que los de río (Neat *et al.* 2003). Los autores caracterizaron algunas de estas diferencias desde una perspectiva adaptativa, por ejemplo, el mayor largo del pedúnculo caudal en los ejemplares de río utilizados para la natación, mientras que atribuyen la presencia de otros rasgos a la deriva génica o a mutaciones aleatorias, como el tamaño de los ojos en una de las poblaciones de lago que es significativamente mayor que las demás poblaciones.

En este caso es importante decir que no hay una clara separación de formas si se elimina la influencia del tamaño. Probablemente porque la distribución de estas especies es restringida y por lo tanto las migraciones en la metapoblación serían frecuentes.

Otra variable a considerar es la relación predador-presa coincidiendo con Correia (2001) y Vadeboncoeur *et al.* (2002), quienes indican que las características del ambiente influyen en la eficiencia y estrategias de los depredadores. Milano *et al.* (2006) observan que en los lagos la depredación sobre peces puede ser un importante factor ecológico que impacta sobre la morfología, y establecen que la piscivoría está negativamente correlacionada con la latitud. Así, los peces con mayor presencia de depredadores presentan cabezas más pequeñas y pedúnculos caudales más finos. Otro factor al que le atribuyen las diferencias morfológicas es a la dieta; en el caso de los aéglidos no se observaron diferencias de dieta entre las especies (Williner 2007).

En estudios de poblaciones de peces de *Galaxias platei* en lagos del sur, correspondientes a diferentes cuencas, las variaciones de forma fueron presumiblemente atribuidas a un gradiente latitudinal, siendo los peces de cuencas más australes de cabeza más grande, pedúnculo caudal más grueso y distancias pélvicas más cortas (Milano *et al.* 2006). Pero la distribución no sería la única variable que influiría sobre la morfología de los peces sino también la depredación y la dieta (factores ecológicos). Además, estos autores hacen hincapié en considerar otros factores como influyentes en las variaciones morfológicas, tales como la colonización de los ambientes así como la historia geológica de los mismos.

Análisis intraespecíficos generales

En este apartado se discuten cuestiones generales encontradas en los análisis intraespecíficos.

En los test de alometría realizados en las cuatro especies se observaron diferencias en la talla de los ejemplares en relación con la forma del cefalotórax. El crecimiento alométrico en aéglicos ha sido documentado por Ringuelet (1949a, b) y por Bond-Buckup y Buckup (1994), resultando diferente en machos y hembras, principalmente en las relaciones largo del rostro, largo de la córnea y largo del cefalotórax. En *A. uruguayana* dicha relación se modificó con el crecimiento de acuerdo al sexo -siendo más notoria en las hembras- en tanto que en *A. scamosa* no hubo prácticamente diferencias entre machos y hembras. Por otra parte, en *A. riolimayana* y también en *A. scamosa* la alometría ha sido observada en el ancho precervical y la frente (Bond-Buckup & Buckup 1994). En estudios de morfometría geométrica en quelas de *Uca pugnax* (Rosenberg 1997) se encontró desarrollo alométrico similar en quelas grandes y pequeñas, destacándose que los cambios de forma en la quela de mayor tamaño tienen importancia funcional, relacionada con la fuerza y el comportamiento de combate. En posteriores estudios de diferentes especies del género *Uca*, se observó que las quelas más grandes son alométricas en el tamaño y en la forma, mientras que las más pequeñas son, intraespecíficamente, isométricas en relación con el tamaño pero alométricas con relación a la forma (Rosenberg 2002). En estudios clásicos de crecimiento relativo es frecuente encontrar patrones de crecimiento alométrico positivo o negativo entre diferentes apéndices o estructuras de los decápodos (Huxley 1932, Hartnoll 1978, Hines 1982).

El dimorfismo sexual se puso de manifiesto en diferencias de talla entre los sexos en algunos casos, mientras que no difirieron en otros. Por ejemplo, en *A. platensis* la comparación general entre sexos, tanto utilizando el valor del centroide como datos biométricos, resultó del mismo tamaño, en tanto poblacionalmente sí se observaron diferencias de tamaño. En *A. scamosa* el análisis total tampoco evidenció diferencia de tamaño. En *A. uruguayana* se encontraron diferencias significativas si bien intrapoblacionalmente la mayoría no mostró diferencias de tamaño. La talla entre machos y hembras de *A. riolimayana* con relación al centroide presentó diferencias significativas, en tanto que los análisis biométricos manifestaron estas diferencias sólo en algunas poblaciones. Lo observado no concuerda, en parte, con que los machos son más grandes y en las mudas crecen más que las hembras debido a que éstas dedican mayor energía al desarrollo gonadal (Kurata 1962). Las mayores diferencias de forma

observadas en las especies estudiadas (*A. platensis*, *A. scamosa*, *A. uruguayana* y *A. riolimayana*) se registraron sobre la región del vértice posterior del cefalotórax y el ancho máximo (región posterior del cefalotórax), siendo en las hembras más ancha que en los machos. En términos generales se observó un patrón de forma entre machos y hembras donde fue el surco cervical el que separó la región anterior de la posterior del cefalotórax. Martin y Abele (1988) caracterizaron la región anterior como angosta y la posterior como más ancha. Esta característica estaría asociada a la reproducción. En el caso de *A. platensis* fueron las hembras ovígeras las que mayores diferencias de forma presentaron en el ancho posterior y máximo. Esto fue tratado en las discusiones de *A. platensis*, en base a los aportes de Kurata (1962) y Hartnoll (1978), quienes postulan que las hembras sufren una muda pre-reproductiva y en ese caso es la zona posterior del cefalotórax y del abdomen la que se ensancha. En *Aegla*, las hembras portan los huevos y los juveniles eclosionados presentan desarrollo directo, lo que se consideraría una adaptación al medio dulceacuícola (Kaestner 1980). De este modo se plantea a qué tipo de adaptación se atribuirían las diferencias entre machos y hembras. Una manera de entender qué sucede con la forma del cefalotórax -en este caso y en cuestiones que se discutirán a continuación- es recurrir al triángulo adaptativo (Gould 2004). Si se considera que la adaptación de un organismo es el resultado de tres causas -funcional, histórica y estructural- lo que se debería dilucidar es si las formas del cefalotórax son producto (1) adaptativo, (2) filogenético y/o (3) morfológico. De acuerdo a lo observado en este estudio, la hipótesis de la forma como producto directo de la adaptación (1) se debería considerar por motivos microevolutivos. En el caso de que fuera histórico (2) podría tener una base adaptativa, aunque si el ancestro es marino, es difícil asignar una función adaptativa al cefalotórax en los ambientes en los que viven los aéglicos. Si se considera el vértice estructural (3) como la causa más fuerte -pero no la única- de la forma de estos cangrejos, estaría justificado en los conceptos de *Baüplane* (Monteiro & Abe 1999). Siguiendo con esta idea, lo que se hipotetiza en el presente estudio es que el ancho del cefalotórax de la región posterior al surco cervical corresponde principalmente a una adaptación histórica, estructural en segundo término y funcional en una instancia posterior, posiblemente en asociación coaptativa con el desarrollo directo. Apoyan esta propuesta observaciones registradas en *A. neuquensis*, *A. platensis* y *A. uruguayana* (Bond-Buckup & Buckup 1994, Giri & Collins 2004, Giri & Loy 2008) y, si se considera parsimoniosamente, es más probable que ese rasgo haya surgido en antepasados a que sea una convergencia adaptativa en los aéglicos. Además, y como en otras especies de decápodos, se encontró un patrón similar, es decir, la región posterior del cefalotórax o abdomen más ancha en hembras en

comparación con los machos (López 1965, Lopretto 1978, Magalhães & Türkay 1996, Rufino *et al.* 2004, 2006, Costa & Soares-Gomes 2008).

Dimorfismo sexual fue registrado en una especie chilena, *Aegla pewencha*, en la que la longitud del cefalotórax de las hembras resultó menor que en los machos (Jara 1994). En cuanto a las características de robustez de la región anterior de los machos, ésta podría deberse a cuestiones de comportamiento agonístico, luchas por hembras y peleas por alimento o refugio (Williner & Collins 2001). En estudios sobre cangrejos marinos utilizando morfometría geométrica, Rufino *et al.* (2004, 2006) encuentran que las hembras presentan una región posterior del caparazón más ancha que los machos. En camarones marinos, por ejemplo, se observó que los machos presentan rostros más cortos debido a la segregación en el hábitat y relacionado también con la habilidad en la movilidad, en tanto hembras adultas y juveniles tienen rostros más largos (Sardà & Demestre 1987 en Sardà *et al.* 2005). Otra evidencia de dimorfismo sexual característica de cada especie ha sido tratada en discusiones precedentes.

Rufino *et al.* (2006) explicaron las variaciones de forma interpoblacionales en cangrejos marinos como debidas a mecanismos de aislamiento entre ejemplares, así como a límites impuestos por las variables ambientales o refugios originados en épocas anteriores. Respecto a las variaciones morfológicas entre las poblaciones de cada especie (*A. scamosa*, *A. uruguayana* y machos de *A. riolimayana*) aquí estudiadas, éstas podrían explicarse a través del aislamiento (falta de flujo génico), como en poblaciones de *A. platensis* o *A. scamosa*. El ambiente podría influir en el tamaño del cefalotórax en tanto que, respecto a la forma, no se observan evidencias de adaptación. Los autores antes mencionados no encontraron patrones en las variaciones de forma aunque ello podría deberse a que los cangrejos estudiados fueron marinos. Sin embargo, en este estudio se encontraron patrones de forma de acuerdo al gradiente geográfico para *A. scamosa*, *A. uruguayana* y en machos de *A. riolimayana*. En *A. platensis*, por su parte, se observaron diferencias interpoblacionales de forma que podrían estar determinadas por la pertenencia de las poblaciones a una metapoblación. En estudios realizados utilizando datos moleculares en poblaciones de *Aegla jujuyana*, se observó un patrón clinal latitudinal (D'Amato & Corach 1997b) semejante al observado en las especies aquí estudiadas. Por otra parte, en cangrejos del género *Cancer*, se observaron modelos macroevolutivos en los que la diversificación morfológica estuvo estrechamente relacionada con su tamaño, directamente dependiente del uso del hábitat e, indirectamente, con la presión de depredadores (Harrison & Crespi 1999). A pesar de estos antecedentes y según los datos aquí obtenidos, podría existir un equilibrio entre el aislamiento y el flujo génico. Al considerar

poblaciones que integran una metapoblación dentro de un modelo dinámico basado en migraciones (Hanski 1998), las diferencias morfológicas podrían darse hasta una cierta magnitud ya que el intercambio genético no permitiría la modificación de las formas, considerando que el fenotipo estaría contenido por el genotipo. Así, la forma se mantendría con pequeñas variaciones (microevolución), o los cambios tendrían una misma dirección hasta que tuviera lugar algún tipo de aislamiento. En el caso de poblaciones que presentaran aislamiento, esta variabilidad se podría acrecentar ante la falta de flujo génico, por lo que las diferencias de forma serían mayores y si se mantuvieran en el tiempo, el cefalotórax podría ocupar un nuevo espacio de la forma, observándose aumento de la variabilidad y posteriormente especiación (Mayr & Ashlock 1994). Esto fue observado en todas las especies a excepción de una población aislada de *A. platensis* del río Singuil. Esta falta de coherencia biogeográfica, donde son más similares ejemplares de cuencas diferentes que de la misma cuenca, debería ser analizada precisando los tiempos de aislamiento como una posible dilucidación de semejanzas de forma observadas, o abordada utilizando otro tipo de técnicas, como por ejemplo moleculares. Actualmente se interpreta el aislamiento geográfico entre poblaciones (alopatría) como uno de los principales modelos en la separación de especies y en la especiación por diferentes mecanismos (Wiens 2004a, b).

Este tipo de diferencias intraespecíficas se encontraron en análisis moleculares entre poblaciones del cangrejo de agua dulce sudafricano *Potamonautes perlatus*, donde se diferenciaron las poblaciones entre ríos con desagüe al oeste de las poblaciones de ríos con desagüe al sur (Daniels 2003). En análisis de morfometría geométrica en roedores se observan relaciones positivas entre la forma y la distancia geográfica entre grupos de poblaciones, pero no entre las poblaciones de cada grupo. Las discontinuidades en la forma fueron interpretadas como resultado de procesos históricos de diferenciación (dos Reis *et al.* 2002b).

En cuanto a las diferencias poblacionales y de dimorfismo sexual, Rufino *et al.* (2006) encontraron que cualquier diferencia de formas entre machos y hembras fue menor que las diferencias encontradas entre poblaciones. En el presente trabajo se observaron casos donde el dimorfismo sexual preponderó sobre las diferencias interpoblacionales en la diferenciación de formas y también casos en que las diferencias de forma se debieron a la distribución geográfica. Sin embargo, es importante destacar que en la mayoría de los casos el efecto de la alometría estuvo presente en estas diferencias. Por ejemplo, en el análisis de *A. platensis* se observó que el dimorfismo sexual estuvo determinado por variaciones de mayor escala espacial,

en tanto las diferencias en la forma del cefalotórax entre las poblaciones estuvieron determinadas por las variaciones de menor escala espacial.

Análisis interespecíficos

Las diferencias entre machos y hembras en la forma del rostro no fueron consideradas debido a que el valor de lambda de Wilks resultó cercano a 1. Esto indicó un gran parecido entre los grupos. Además, dicha semejanza estaría avalada por el análisis discriminante, el que presentó valores bajos de correlación canónica de la primera función discriminante. El valor de la clasificación con relación a los grupos originales fue cercano a la mitad. En el caso de la talla las diferencias resultaron significativas pero los valores de t observados con relación al crítico indican que no habría diferencias entre los grupos y, por lo tanto, se analizaron ambos sexos juntos.

La forma del rostro coincidió con la caracterización presentada por Schmitt (1942) tomada para este estudio, diferenciándose las especies analizadas de acuerdo a dos grupos evolutivos, rostro “atlántico” (*A. platensis* y *A. uruguayana*) y rostro “pacífico” (*A. scamosa* y *A. riolimayana*), con frente más ancha y rostro más largo en el primer grupo y características opuestas en el segundo. Respecto a estas particularidades del rostro, Ringuelet (1949b) planteó que existen rostros intermedios en esta división, y rostros correspondientes morfológicamente a uno u otro grupo de distribución cruzada, como *A. franca* y *A. jujuyana* -especies de rostro “pacífico”- mientras que *A. manni* de Chile presenta el rostro con características “atlánticas” (Martin & Abele 1988). Respecto a las características del rostro estudiadas en el presente trabajo y desde un punto de vista evolutivo, en los análisis de morfometría geométrica se observó una reducción de los senos orbitales (Schmitt 1942) entre las especies del este y las del oeste (Ringuelet 1949a). Esta tendencia a la reducción de los senos extraorbitarios también está presente en otros taxones, como *A. neuquensis* y *A. sanlorenzo* (Ringuelet 1949a). Las diferencias se mantuvieron, principalmente entre los grupos evolutivos, cuando se utilizaron distintas configuraciones de *landmarks* sobre el cefalotórax. La configuración de 31L, que incluyó todo el cefalotórax, fue la que mejor explicó las disimilitudes de forma entre las especies “atlánticas” y “pacíficas”. Las configuraciones de 7L -correspondiente al rostro- y de 24L -que no considera el rostro- también presentaron diferencias aunque no tan evidentes. En las demás comparaciones utilizando configuraciones de 22L, 12L y 10L, las especies presentaron mayor solapamiento. Respecto a la forma del cefalotórax, *Aegla scamosa* resultó la especie más diferente de las cuatro estudiadas.

Por otra parte, en este estudio *A. platensis* y *A. uruguayana* exhibieron una forma similar, pudiendo ser atribuido este parecido a varios factores. Las relaciones de semejanza entre las especies “atlánticas” podría deberse a que ambas mantienen en la

actualidad la misma zona de distribución (Morrone 1996). Las especies de la cuenca del Plata -que integrarían una metapoblación- en la que los individuos ocupan gran variedad de ambientes con características muy diferentes, el flujo génico ocurriría entre las poblaciones cercanas, limitando así la selección local y la adaptación (Lenormand 2002). Esto también fue sostenido por Bond-Buckup y Buckup (1984), haciendo hincapié en las semejanzas del cefalotórax y del rostro entre otros caracteres. Esta interpretación se vería respaldada porque las especies muestran, además, una gran similitud revelada por análisis moleculares (Pérez-Losada *et al.* 2004), donde resultan especies hermanas. Este patrón no se observa en especies aisladas, como entre algunas poblaciones de *A. platensis* de la cuenca del Plata y de la cuenca endorreica de Catamarca. Así, los escenarios de aislamiento entre poblaciones de la misma especie, como en *A. platensis*, podrían conducir, en caso de perpetuarse en el tiempo, a eventos de especiación (Wiens 2004a, b), ya que los modelos de variación interpopulacionales tienen un rol central en las etapas tempranas de la evolución (Schluter 2001).

Otra causa podría ser el amplio espectro de ambientes en los que se desarrollan *A. platensis* y *A. uruguayana* (ríos, arroyos, lagos, lagunas, etc.), pudiéndose pensar en especies plásticas. En este punto las migraciones entre demes pueden expandir las condiciones y favorecer la plasticidad (Kingsolver *et al.* 2002), lo cual es una forma en que los organismos se adaptan al ambiente. En un modelo metapoblacional, la plasticidad está favorecida sobre la especialización (con relación a un ambiente) en ambientes de amplio rango de condiciones, vale decir que en especies con gran capacidad de dispersión es más probable que los individuos sean “plásticos” -en lugar de especialistas- ante diferentes escenarios (Sultan & Spencer 2002). Con respecto a *A. riolimayana* y *A. scamosa* se ha observado una diferencia de forma más notoria entre ambas, a pesar de que se las menciona como muy semejantes (Ringuelet 1948a). Estas especies son de distribución andina y no existe solapamiento geográfico entre ellas, siendo los ambientes donde se encuentran de características bióticas y abióticas diferentes -en las ecorregiones de altos Andes y monte de llanuras y mesetas se encuentra *A. scamosa*; en las ecorregiones de bosque y estepa patagónica hace lo propio *A. riolimayana*- y el área de distribución más acotada respecto a las especies “atlánticas”. Esto limitaría la variabilidad y, por lo tanto, el espacio de la forma.

Las relaciones entre los grupos evolutivos podrían explicarse mediante diferentes argumentos. Según análisis recientes basados en caracteres moleculares (ADN nuclear y mitocondrial, Pérez-Losada *et al.* 2004), *A. scamosa* es la especie más antigua de las cuatro estudiadas en el presente trabajo, ubicándose como derivada del grupo interno

A. ringueleti y ésta derivada, a su vez, de *A. papudo*, considerada el taxón más basal del género, originado hace 74 m.a. aproximadamente. *Aegla scamosa* y *A. ringueleti* serían las especies basales de los grupos que incluyen a los aéglicos del sur de Argentina y Chile. *Aegla riolimayana* sería un taxón de aparición posterior a *A. scamosa*, en tanto las especies del este -*A. platensis* y *A. uruguayana*- estarían evolutivamente próximas (Pérez-Losada *et al.* 2004).

En lo que se refiere a la distribución, Morrone y Lopretto (1994) y Pérez-Losada *et al.* (2004) presentan esquemas biogeográficos similares aunque proponen la dirección de colonización y de dispersión del grupo en sentido opuesto: de este-oeste es la hipótesis de los primeros, mientras que de oeste-este es la hipótesis de los segundos. Los que plantean, en base a la evidencia molecular, una radiación oeste-este rechazan la propuesta de Ringuelet (1949a) sobre la ingesión del ancestro de los aéglicos por el Río de la Plata (Pérez-Losada *et al.* 2004). La falta de “coherencia biogeográfica local” de estos resultados se justificaría en que hubo eventos geológicos que modificaron las cuencas y sus conexiones (Potter 1997, Lundberg *et al.* 1998), ocultando evidencia para explicar las relaciones entre las especies de *Aegla*.

La consideración de *A. uruguayana* como grupo ancestral es lo que distingue las direcciones de colonización (Ringuelet 1949a, Morrone & Lopretto 1994). Estos autores, a partir de análisis biogeográficos, aportan evidencia a favor de un ancestro cercano filogenéticamente a *A. uruguayana* (Schmitt 1942, Ringuelet 1949a). Las pruebas paleontológicas (Feldmann 1986) indican que la colonización podría haber ocurrido por el este (Río de la Plata) o el oeste (costas de Chile) habiendo tenido lugar durante el Oligoceno una radiación por el Indo-Pacífico asociada a la deriva continental, ya que el fósil hallado en Nueva Zelanda (*Haumuriaegla glaessneri*) podría haber alcanzado las costas de América del Sur (por el este o el oeste) favorecido por las corrientes marinas. Otra evidencia son los restos fósiles encontrados en sedimentos marinos en México (*Protaegla minuscula*), de mayor antigüedad (110 m.a.) que los restos de Nueva Zelanda (75 m.a.) (Feldmann *et al.* 1998). Así a partir de estas pruebas se podría pensar que la colonización ocurrió desde el Caribe. Lovejoy *et al.* (2006), por su parte, proponen que los peces amazónicos presentan grupos hermanos marinos que habitan el Caribe, por lo que una de las hipótesis de colonización de las aguas continentales sería desde esa zona.

Interespecíficamente las variaciones en la forma del cefalotórax -o de partes de éste- han sido explicadas mediante diferentes causas, además de las ya mencionadas para los grupos evolutivos. Ringuelet (1949a), en primer término y como evidencia de su hipótesis de colonización, propone la adaptación como fundamento de las

diferencias de formas, planteado que la tendencia a la reducción de la ornamentación, largo del rostro y ancho de la frente representaría una adaptación a la vida entre las rocas o la arena en ríos o arroyos donde viven estas especies. A pesar de ello se observa que, por ejemplo, *A. uruguayana* y *A. platensis* -ambas de amplia distribución- habitan en sitios con características similares en la provincia de Córdoba las primeras y en Catamarca las segundas. Además, hay poblaciones de las especies “pacíficas” que habitan en lagos y otras en arroyos es decir, en ambientes diferentes respecto de condiciones físico-químicas, recursos, tipo de fondo, etc. Por lo que la adaptación de las formas al ambiente podría ser una causa de diferenciación a nivel poblacional e incipiente, no considerado, de acuerdo a los resultados obtenidos en este trabajo, a nivel supraespecífico (Gould 2004). En este caso las relaciones de forma -las que implica sus similitudes y diferencias- serían atribuidas a cuestiones de migraciones y de deriva génica más que a la adaptación. Ringuelet (1948a) plantea que las diferencias de forma no estarían relacionadas con las condiciones ecológicas, sosteniendo que esta relación no podría ser causa, en ningún caso, de diferencias morfológicas (Ringuelet 1949b). Sin embargo, como estas especies son simpátridas, se sugiere que las diferencias de la forma se deberían relacionar, probablemente, con una respuesta evolutiva después de la fragmentación de la población facilitada por la posible plasticidad de las especies (Schmitt 1942) y, como se planteara antes, por las relaciones filogenéticas entre éstas (Pérez-Losada *et al.* 2004). Por ejemplo, Bücken *et al.* (2008) encontraron que de 11 variables ambientales registradas, sólo dos fueron las que determinaron la distribución microespacial de *A. platensis* y de *A. itacolomiensis*, ambas relacionadas con la disponibilidad de la materia orgánica particulada gruesa. Daniels *et al.* (2001) estudiaron las variaciones morfológicas y genéticas en cangrejos de río y arroyo de agua dulce africanos, caracterizando la especiación en la falta de flujo génico entre poblaciones alopátridas y simpátridas (proponiendo la presencia de dos especies). Las evidencias, además de la ausencia de flujo génico, son morfológicas lo que les permiten hipotetizar acerca de la especiación. Estos autores destacan en su contribución los eventos geológicos y climáticos ocurridos en el Mioceno/Plioceno/Pleistoceno (23 - 1,8 m.a.) postulando que la separación entre las poblaciones se haya producido en estos períodos.

De acuerdo a lo discutido hasta aquí, se podría pensar que la forma del cefalotórax, a nivel supraespecífico, se relacionaría por deriva génica (no sería adaptativa) mientras que a nivel intraespecífico sería adaptativa, aunque por ser reciente no se observarían diferencias de forma notorias; además, el cefalotórax no sufriría fuertes presiones de selección y, en tanto el flujo génico continúe, la forma de los cangrejos a escala

poblacional se mantendrá. Por ejemplo la compresión dorso-ventral del cefalotórax no es una adaptación al agua dulce ni a los ambientes corrientosos, ya que esta característica del caparazón se observa en grupos marinos sin mayores modificaciones (Martin & Abele 1988) y tampoco la forma general, ecológicamente hablando y caracterizando por ejemplo rasgos generales, ya que son muy similares al fósil marino y al posible ancestro de los aéglicos, *Haumuriaegla glaessneri* (Feldman 1984) y con otros grupos vivientes como los integrantes del género *Munidopsis*. Según Macpherson *et al.* (2005), *Kiwa hirsuta* sería el grupo hermano de *Aegla* de acuerdo a las relaciones filogenéticas vinculadas a la semejanza morfológica y molecular. Además, la distribución cercana a las costas chilenas de esta especie coincidiría con lo propuesto por Ortmann (1902), Feldmann (1984) y Pérez-Losada *et al.* (2004) respecto a las áreas de colonización marina por parte del aéglico ancestral. Esta hipótesis fue propuesta para peces de agua dulce con patrones similares de distribución (Langerhans *et al.* 2003).

En relación con la oferta trófica no observaron diferencias en la alimentación entre las especies estudiadas, las que fueron caracterizadas como omnívoros-generalistas (Williner 2007). Sí podría haber diferencias en la accesibilidad y la disponibilidad de alimento. También podría haber diferencias entre los ambientes en relación con las presas de *Aegla*, pero esto no fue evaluado aunque se presume de importancia en relación con la adaptación.

Si se consideran dos grupos evolutivos que se agrupan en relación con la forma del cefalotórax, las relaciones filogenéticas serían las de mayor aporte a las diferencias de forma. Además, los tipos de ambientes colonizados por las cuatro especies en estudio son diferentes, pero no es posible encontrar una relación especie/ambiente. Por lo tanto se podría pensar que la forma del cefalotórax responde a una causa adaptativa histórica y/o estructural, más que funcional, que limita su espacio y la contiene (Gould 1984, 2004).

En cangrejos dulceacuícolas sudafricanos del género *Potamonautes* se han observado gradientes biogeográficos en relación con las tallas de las especies (Daniels *et al.* 2002). En este caso, a pesar de haber diferencias de tamaño interespecíficas, no hay un patrón biogeográfico definido por la talla. Por otro lado, Hui y McGeoch (2006) plantearon que el tamaño está vinculado al rango de tallas de la especie y a la composición del alimento y, a su vez, a las relaciones depredador-presa. Sardá *et al.* (2005) plantean que en camarones el largo del rostro está relacionado con los hábitos de estos decápodos respecto al escape entre depredadores. Caracterizan a los individuos bentónicos con rostro de medio a corto debido a que sería una ventaja

adaptativa contra depredadores, ya que al enterrarse en el sustrato utilizan su rostro y anténulas como órganos de atención. En este caso estos camarones bentónicos no presentan sistema de escape de nado hacia atrás, como otras especies neotónicas o pelágicas, y comportamiento característico en los aeglidos. Estos autores concluyen -quizá demasiado superficialmente- que la forma de una especie es una respuesta a su hábitat.

Si se considera que la segmentación en los crustáceos es evidencia de evolución modular en este grupo, se representa a partir de un ancestro con repetición seriada de segmentos (Williams & Nagy 2001) hasta grupos actuales con alto grado de especialización y diferenciación morfológica y funcional de los segmentos y sus apéndices (Abzhanov & Kaufman 2004). De esta manera es posible corroborar la hipótesis de diferenciación del rostro entre las especies estudiadas, propuesta en este trabajo. Lo que se plantea, a partir de los resultados obtenidos, es la hipótesis de que el desarrollo de cefalotórax es modular y que la región anterior puede sufrir mayores cambios debido a que es donde se encuentran los apéndices sensoriales más importantes (antenas, anténulas, ojos) y donde se encuentran los apéndices para la alimentación (maxilas, maxílulas, quelas) es decir que se trata de la región del cuerpo de mayor concentración de apéndices especializados. Estructuras altamente sensitivas al ambiente son más susceptibles de modificarse; habría así una integración morfológica en el desarrollo y la función de los apéndices, es decir que la función influiría sobre el desarrollo de estos apéndices (Young & Badyaev 2006). De esta manera, la región del cefalotórax correspondiente a la cabeza sería una estructura coaptativa en relación con los cambios sufridos en los apéndices mencionados.

Abzhanov y Kaufman (2004) plantean que los genes *Hox* han modificado sus modelos de expresión y sus roles y han proporcionado nuevos entornos genéticos y de desarrollo, condiciones que han sido aprovechadas durante la evolución para producir segmentos y apéndices diferentes. Dichos autores plantean que la tagmatización de los crustáceos superiores es producto de la selección natural actuando gradualmente (Abzhanov & Kaufman 2004).

Otra evidencia en apoyo a esta hipótesis es que, durante el desarrollo de los decápodos, los apéndices anteriores de la cabeza son los primeros en aparecer. Por ejemplo, en *A. platensis* los lóbulos ópticos, anténulas, antenas y mandíbulas aparecen en el estadio 5 de los *nauplii* (Lizardo-Daudt & Bond-Buckup 2003); en anomuros y braquiuros también observan que son las estructuras primordiales (primeras) los apéndices cefálicos (lóbulos ópticos, anténulas, antenas, y mandíbulas) y es la zona de la región media del cefalotórax por donde se mantiene el contacto y el vitelo se

incorpora, desarrollándose primero la región anterior y posterior del cefalotórax. En los palemónidos las estructuras de la cabeza se forman en los primeros momentos del desarrollo y el rostro va adquiriendo sus características a medida que avanzan los estadios, influenciado por los pedúnculos oculares (Jayachandran 2001). El surco cervical podría ser la zona última de reabsorción del vitelo (Lizardo-Daudt & Bond-Buckup 2003, García-Guerrero & Hendrickx 2006).

En términos generales se observó que las especies “atlánticas” se diferencian de las “pacíficas” a pesar de que cuando se compararon las formas de la región del surco cervical (configuración de 17L) hubo superposición entre las especies, principalmente entre *A. platensis* y *A. scamosa* sobre el RW1. Evolutivamente las diferentes “módulos” del cefalotórax presentaron diferentes grados de cambio. Por ejemplo, la forma del rostro resultó una de las características que más se distanció entre las cuatro especies y también cuando se consideró todo el cefalotórax (configuración de 31L). En este caso se podría hablar de evolución modular (o evolución en mosaico), la que refuta la concepción de evolución armónica e incluye la idea de que los órganos pueden tener historias filéticas diferentes (Gould 1977). El cefalotórax está compuesto por distintas estructuras que posiblemente se expresen durante el desarrollo de manera diferenciada. Los resultados obtenidos evidenciaron que las partes del cefalotórax han evolucionado a una tasa de cambio desigual entre las especies estudiadas. Se registraría un patrón en mosaico, donde partes del cefalotórax se diferenciaron más que otras -como por ejemplo el rostro- si no se considera el cefalotórax completo (configuración de 31L). Este tema fue tratado por Barton y Harvey (2000), quienes plantearon la evolución en mosaico de estructuras cerebrales en mamíferos.

Las líneas o suturas que dividen el cefalotórax en unidades discretas aparecen como una autapomorfía del género *Aegla*, destacándose que su presencia es incierta (Martin & Abele 1988).

Las correlaciones entre los módulos estudiados del cefalotórax de *Aegla* resultaron altas ($> 0,72$), lo que demuestra la “fuerza” de las asociaciones entre las estructuras, considerando que el análisis utilizado (2B-PLS) maximiza la covarianza y no las correlaciones (Klingenberg & Zaklan 2000). Los análisis de las diferentes configuraciones de *landmarks* y las relaciones entre las especies es evidencia de que la evolución a nivel macroevolutivo es diferente en cuanto a la amplitud del cambio en la morfología. Aparentemente hay estructuras que varían morfológicamente entre las especies (módulos). En los cangrejos estudiados, la región del rostro fue una de las más variables interespecíficamente, mientras que si se considera sólo la región

posterior (10L) o la región del surco cervical (17L), las diferencias entre las especies fue más difusa habiendo superposición de las formas entre las cuatro entidades.

Posiblemente las suturas del cefalotórax de *Aegla* tengan una explicación de desarrollo, como compartimentos. Estudios sobre alas de *Drosophila sp.* consideran que las suturas no delimitan unidades de desarrollo autónomas, pero que los límites entre placas sí se podrían reconocer como centros activos de patrones; o, tal vez, las suturas separen unidades de desarrollo autónomas (Klingenberg & Zaklan 2000). También se observa que, a medida que se completa el cefalotórax, los valores de correlación son más altos, lo que resulta esperable ya que estructuras cercanas deberían tener un desarrollo similar debido a la mayor asociación entre las partes y a su complementariedad.

Con relación a la integración morfológica (evolutiva), se observa que es diferente respecto a las partes comparadas. Es probable que la integración se deba a demandas funcionales variables (Monteiro *et al.* 2005) o de desarrollo. Se hipotetiza que la región anterior del caparazón está sometida a mayores variaciones por su asociación con los apéndices sensitivos y alimentarios, por lo que evolutivamente sería más diferente en la forma respecto a las demás partes del cefalotórax. Además las diferencias destacan la evolución modular (o en mosaico) en este grupo de anomuros. El rostro o la región de la cabeza, a pesar de estar fusionada al tórax, presentan diferente relación de forma entre las especies.

Podría considerarse al cefalotórax como una estructura pasiva y que, en el caso de *Aegla*, su forma general es producto de adaptaciones históricas y estructurales. Algunas de sus partes serían coaptativas, principalmente la región de la cabeza donde el rostro estaría sometido, según se mencionara antes, a variaciones en los apéndices anteriores. Además debería estar influenciado por la muda, la sujeción de músculos, el desarrollo de órganos internos como las gónadas, etc. Asimismo el cefalotórax es una estructura compleja formada por diferentes tagmas (cabeza y tórax) y segmentos, lo que facilita la evolución de diferentes respuestas morfológicas a presiones selectivas compartidas (Vermeij 1974, Young *et al.* 2007).

Análisis de quinto pereiópodo del macho

Los análisis mediante morfometría geométrica revelaron diferencias en la forma de la coxa tal como fuera expresado por Lopretto (1978b, 1979) en sus estudios de morfología aplicados a esta estructura. Esta metodología reveló, además, diferencias semejantes a las encontradas entre la forma del cefalotórax y del rostro de las especies en estudio, siendo coincidente con lo expresado por Schmitt (1942) respecto de la existencia de especies “atlánticas” y “pacíficas”. También Lopretto (1981) expresa que “...se establece una clara correspondencia entre los grupos de especies constituidos en base a los caracteres propios del quinto par de pereiópodos masculinos y a la distribución geográfica de sus componentes”.

Respecto al tamaño de la pieza anular, Lopretto (1980) encuentra valores absolutos mayores en longitud en los ejemplares analizados de *A. uruguayana* que en *A. platensis* (7,4 mm y 5,6 mm, respectivamente). Tales resultados son diferentes a lo hallado en este estudio, donde *A. platensis* presentó la coxa de mayor tamaño. Es importante considerar que el rango de tallas de los ejemplares estudiados fue distinto y que, cuando se obtuvo la relación largo del cefalotórax y largo de la coxa, se observó un valor mayor de longitud de la coxa (con relación al LC) en *A. platensis* que en *A. uruguayana* coincidiendo con lo encontrado en este estudio.

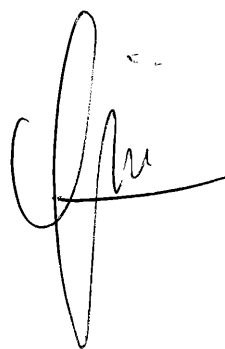
Morfometría geométrica versus biometría

En el presente estudio se observó que la morfometría geométrica es un método de análisis de la forma más detallado, resaltando o evidenciando las diferencias de forma entre sexos, intra- e interespecíficamente. Además permite realizar un análisis separado de tamaño y forma que permite diferenciar las variaciones detalladamente. Numerosos estudios han demostrado que la morfometría geométrica permite extraer mayor información biológica de un conjunto de datos que la morfometría tradicional (Monteiro & Abe 1999, Klingenberg *et al.* 2001b, 2003, dos Reis *et al.* 2002a, Nicola *et al.* 2003, Monteiro *et al.* 2005).

Conclusiones

A partir de lo expuesto en apartados anteriores, se arriba a las siguientes conclusiones finales:

- En las cuatro especies de *Aegla* estudiadas se evidenció la existencia de dimorfismo sexual.
- Se establecieron variaciones de tamaño entre poblaciones, ya sea formando patrones clinales en ciertos casos (*A. riolimayana*) o aleatorios en otros (*A. platensis*).
- Existen modelos clinales de distribución asociados a la forma del cefalotórax en las poblaciones donde ocurre el flujo génico.
- Se observaron patrones asociados al ambiente en relación a la talla.
- En el cefalotórax se identificaron módulos -posiblemente relacionados a tagmas- delimitados por líneas o suturas que coaptarían debido a los cambios sufridos por estructuras a él asociadas. De esta manera el cefalotórax no evolucionaría como una estructura única, sino como un mosaico.
- Las distintas regiones del cefalotórax comparadas han evolucionado en forma modular y se diferencian morfológicamente en mayor o menor grado, siendo la región del rostro la que más se diferenció entre las especies en estudio.
- La forma del cefalotórax en aéglicos resultó una estructura coaptativa y modular.
- La forma del cefalotórax no está relacionada adaptativamente con el ambiente respecto de las características estudiadas. Sin embargo, el caso particular de la forma del cefalotórax en machos de *A. riolimayana* de ambientes lénticos y lóticos, sí se interpreta como adaptativa.
- Aquellas poblaciones en las que el aislamiento geográfico y las diferencias de forma del cefalotórax son evidentes se consideran -en tanto las condiciones y las poblaciones persistan- en vías de especiación.
- El rostro es un buen indicador de carácter taxonómico, ya que con un número bajo de *landmarks* se observaron diferencias entre especies.
- Se considera que los tres vértices del triángulo aptativo intervienen en la forma del cefalotórax de *Aegla*, aunque el vértice funcional sería el de menor influencia, en tanto el histórico y el estructural resultaron los de mayor importancia.
- La simetrización desarrollada en este estudio constituyó un método válido y sugerible al estudio de formas simétricas.



Bibliografía citada

1. Abrams, P. A. 1980. Resource partitioning and interspecific competition in a tropical hermit crab community. *Oecologia* 46(3): 1432-1939.
2. Abzhanov, A. & Kaufman T. 2004. Hox genes and tagmatization of the higher Crustacea, pp. 43-74. En: Scholtz, G. (ed.) *Evolutionary developmental biology of crustacea*. Balkema, Lisse.
3. Adams, D. C. 1999. Methods for shapes analysis of landmark data from articulate structures. *Evolutionary Ecology Research* 1: 959-970.
4. Adams, D. C., Rohlf, F. J. & Slice, D. E. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71: 5-16.
5. Aldrich, J. C. 1993. The identification of biota through the analysis of their two-dimensional shapes, and the recognition of local forms in *Carcinus maenas* L., pp. 55-64. En: Aldrich, J. C. (ed.) *Quantified phenotypic responses in morphology and physiology*. Japaga Publishers, Ashford, Ireland.
6. Bahamonde, N. & López, M. T. 1961. Estudios biológicos de *Aegla laevis laevis* (Latreille) de El Monte (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Investigaciones Zoológicas Chilenas* 7: 19-58.
7. Barton, R. A. & Harvey, P. H. 2000. Mosaic evolution of brain structure in mammals. *Nature* 405:1055-1058.
8. Bisbal, G. A. 1987. Nuevos hallazgos de decápodos (Crustacea) en la provincia de Misiones, Argentina. *Iheringia* 66: 117-128.
9. Blanckenhorn, W. U., Dixon, A. F. G., Fairbairn, D. J., Foellmer, M. W., Gibert, P., van der Linde, K., Meier, R., Nylin, S., Pitnick, S., Schoff, C., Signorelli, M., Teder, T. & Wiklund, C. 2007. Proximate causes of Rensch's rule: Does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? *American Naturalist* 169: 245-257.
10. Bock, W. 1999. Functional and evolutionary explanations in morphology. *Netherlands Journal of Zoology* 49(1): 45-65.
11. Bond-Buckup, G. & Buckup, L. 1994. A familia Aeglididae (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Arquivos de Zoologia* 32(4):159-346.
12. Bond-Buckup, G. & Buckup, L. 2000. *Aegla rosanae* Campos Jr., um novo sinônimo de *Aegla paulensis* Schmitt (Crustacea, Aeglididae). *Revista Brasileira de Zoologia* 17(2): 385-386.

13. Bond-Buckup, G., Bueno, A. P. & Keunecke, K. A. 1996. Primeiro estágio juvenil de *Aegla prado* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Anomura, Aeglidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 13(4): 1049-1061.
14. Bond-Buckup, G., Bueno, A. P. & Keunecke, K. A. 1999. Morphological characteristics of juvenile specimens of *Aegla* (Decapoda, Anomura, Aeglidae), pp. 371-381. En: Schram, F. R. & Vaupel Klein, J. C. von (eds.) *Crustaceans and the biodiversity crisis - Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam, Volume I*. Brill, Leiden, The Netherlands.
15. Bond-Buckup, G., Jara, C. G., Pérez-Losada, M., Buckup, L. & Crandall, K. A. 2008. Global diversity of crabs (Aeglidae: Anomura: Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595(1): 267-273.
16. Bonetto, A. A. 1975. Hydrologic regime of the Paraná River and its influence on ecosystems, pp. 175-197. En: Hasler, A. D. (ed.) *Coupling of Land and Water Systems*. Springer, New York.
17. Bonetto, A. A. & Wais, I. R. 1995. Southern South American streams and rivers, pp. 257-293. En: Cushing, C. E., Cummins, K. W. & Minshall, G. W. (eds.) *Ecosystems of the World 22 River and stream ecosystems*. Elsevier, Amsterdam.
18. Bookstein, F. L. 1989. Principal warps: Thin-plate splines and the decomposition of deformation. *I.E.E.E. Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11: 567-585.
19. Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 435 pp.
20. Bookstein, F. L. 1994. Can biometrical shape be a homologous character? pp. 197-227. En: Hall, B. K. (ed.) *Homology: The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, San Diego.
21. Bookstein, F. L., Gunz, P. & Ingeborg, H. 2003. Cranial integration in *Homo*: Singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *Journal of Human Evolution* 44:167-187.
22. Bookstein, F. L., Streissguth, A. P., Sampson, P. D., Connor, P. D. & Barr, H. M. 2002. *Corpus callosum* shape and neuropsychological deficits in adult males with heavy fetal alcohol exposure. *Neuroimage* 15: 233-251.
23. Boos, H., Jr., da Silva-Castiglioni, D., Schacht, K., Buckup, L. & Bond-Buckup, G. 2006. Crescimento de *Aegla jarai* Bond-Buckup & Buckup (Crustacea, Anomura, Aeglidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 23(2): 490-496.

24. Brown, A. D. & Pacheco, S. 2006. Propuesta de actualización del mapa ecorregional de la Argentina, pp. 28-31. En: Brown, A. D., Martínez-Ortíz, U., Acerbi, M. & Corchera, J. (eds.) *La situación ambiental argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
25. Backup, L. & Rossi, A. 1977. O gênero *Aegla* no Rio Grande do Sul, Brasil, (Crustacea, Decapoda, Anomura, Aeglidae). *Revista Brasileira de Biologia* 37(4): 879-892.
26. Bucker, F., Gonçalves, R., Bond-Buckup, G. & Melo, A. S. 2008. Effect of environmental variables on the distribution of two freshwater crabs (Anomura: Aeglidae). *Journal of Crustacean Biology* 28(2): 248-251.
27. Bueno, A. A. P. & Bond-Buckup, G. 1996. Os estágios juvenis iniciais de *Aegla violacea* Bond-Buckup & Backup (Crustacea, Anomura, Aeglidae). *Nauplius* 4: 39-47.
28. Bueno, A. A. P. & Bond-Buckup, G. 2000. Dinâmica populacional de *Aegla platensis* Schmitt, em ambiente natural (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 17(1): 43-49.
29. Bueno, A. A. P. & Bond-Buckup, G. 2004. Natural diet of *Aegla platensis* Schmitt and *Aegla ligulata* Bond-Buckup & Backup (Crustacea, Decapoda, Aeglidae) from Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 16(2):115-127.
30. Bueno, A. A. P., Bond-Buckup, G. & Backup, L. 2000. Crescimento de *Aegla platensis* Schmitt em ambiente natural (Crustacea, Decapoda, Aeglidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 17(1): 51-60.
31. Burns, J. W. 1972. The distribution and life history of South American freshwater crabs (*Aegla*) and their role in the trout streams and lakes. *Transaction of American Fisheries Society* 101: 595-607.
32. Cardini, A. & Elton, S. 2007. Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology* 126: 121-134.
33. Cardini, A. & O'Higgins, P. 2004. Patterns of morphological evolution in Marmota (Rodentia, Sciuridae): geometric morphometrics of the cranium in the context of marmot phylogeny, ecology and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 385-407.
34. Castro-Souza, T. & Bond-Buckup, G. 2003. The morphology of cardiac and pyloric foregut of *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea: Anomura: Aeglidae). *Memoirs of Museum Victoria* 60(1): 53-57.

35. Castro-Souza, T. & Bond-Buckup, G. 2004. The trophic niche of two sympatric *Aegla* Leach species (Crustacea, Aeglidae) in a tributary of hydrographic basin of Pelotas River, Rio Grande do Sul, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21(4): 805-813.
36. Cavalcanti, M. J., Monteiro, L. R. & Duarte-Lopes, P. R. 1999. Landmark-based morphometric analysis in selected species of serranid fishes (Perciformes: Teleostei). *Zoological Studies* 38(3): 287-294.
37. Collins, P. A. 2005. A coexistence mechanism for two freshwater prawns in the Paraná River floodplain, Argentina. *Journal of Crustacean Biology* 25(2): 219-225.
38. Collins, P. A., Williner, V. & Giri, F. 2006. Trophic relationships in Crustacea Decapoda of a river with floodplain, pp. 59-86. En: Elewa, A. M. T. (ed.) *Predation in organisms: A distinct phenomenon*. Springer Verlag, Heidelberg.
39. Correia, A. M. 2001. Seasonal and interspecific evaluation of predation by mammals and birds on the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Crustacea, Cambaridae) in a freshwater marsh (Portugal). *Journal of Zoology* 255: 533-541
40. Corti, M. 1993. Geometric morphometrics: an extension of the revolution. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 302-303.
41. Corti, M., Aguilera, M. & Capanna, E. 2001. Size and shape changes in the skull accompanying speciation of South American spiny rats (Rodentia: *Proechimys* spp.). *Journal of Zoology* 253(4): 537-547.
42. Corti, M. & Rohlf, J. F. 2001. Chromosomal speciation and phenotypic evolution in the house mouse. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 99-112.
43. Costa, T. & Soares-Gomes, A. 2008. Relative growth of the fiddler crab *Uca rapax* (Smith) (Crustacea: Decapoda: Ocypodidae) in a tropical lagoon (Itaipu), Southeast Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 3(2): 94-100.
44. Cumming, G. S. & Havlicek, T. D. 2002. Evolution, ecology and multimodal distributions of body size. *Ecosystems* 5: 705-711.
45. D'Amato, M. E. & Corach, D. 1997a. Highly repetitive DNA sequences unique to Aeglidae (Anomura). *Journal of Crustacean Biology* 17(1): 184-191.
46. D'Amato, M. E. & Corach, D. 1997b. Population genetic structure in the freshwater anomuran *Aegla jujuyana* by RAPD analysis. *Journal of Crustacean Biology* 17(2): 269-274.
47. Daniels, S. R. 2003. Examining the genetic structure among populations of the common Cape River crab, *Potamonautes perlatus* from river systems in South Africa reveals hydrographic boundaries. *Journal of Crustacean Biology* 24: 936-950.

48. Daniels, S. R., Gouws, G. & Crandall, K. A. 2006. Phylogeographic patterning in a freshwater crab species (Decapoda: Potamonautidae: Potamonautes) reveals the signature of historic climatic oscillations. *Journal of Biogeography* 33: 1538-1549.
49. Daniels, S. R., Stewart, B. A. & Burmeister, L. 2001. Geographic patterns of genetic and morphological divergence amongst populations of a river crab (Decapoda, Potamonautidae) with the description of a new species from mountain streams in the Western Cape, South Africa. *Zoologica Scripta* 30(3):181-197.
50. Daniels, S. R., Stewart, B. A., Gouws, G., Cunningham, M. & Matthee, C. A. 2002. Phylogenetic relationships of the southern African freshwater crab fauna derived from multiple data sets reveal biogeographic patterning. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 25: 511-523.
51. Delevati-Colpo, K., Oliveira-Ribeiro, L. & Santos, S. 2005. Population biology of the freshwater anomuran *Aegla longirostri* (Aeglididae) from south Brazilian streams. *Journal of Crustacean Biology* 25(3): 495-499.
52. Donato, M., Posadas, P., Miranda-Esquivel, D. R., Ortiz-Jaureguizar, E. & Cladera, G. 2003. Historical biogeography of the Andean region: evidence from *Listroderina* (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhinini) in the context of the South American geobiotic scenario. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 339-352.
53. dos Reis, S. F., Duarte, L. C., Monteiro, L. R. & Von Zuben, F. J. 2002a. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). I. Geometric descriptors and patterns of variation in shape. *Journal of Mammalogy* 83: 333-344.
54. dos Reis, S. F., Duarte, L. C., Monteiro, L. R. & Von Zuben, F. J. 2002b. Geographic variation in cranial morphology in *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). II. Geographic units, morphological discontinuities, and sampling gaps. *Journal of Mammalogy* 83: 345-353.
55. Dryden, I. L. & Mardia, K. V. 1998. *Statistical shape analysis*. John Wiley & Sons, Chichester. 347 pp.
56. Eggleston, D. B. & Lipcius, R. N. 1992. Shelter selection by spiny lobster under variable predation risk, social conditions, and shelter size. *Ecology* 73(3): 992-1011.
57. Fairbairn, D. J. & Preziosi, R. F. 1994. Sexual selection and the evolution of allometry for sexual size dimorphism in the waterstrider, *Aquarius remigis*. *American Naturalist* 144: 101-118.
58. Feldmann, R. M. 1984. *Haumuriaegla glaessneri* n. gen. and sp. (Decapoda; Anomura; Aeglididae) from Haumurian (Late Cretaceous) rocks near Cheviot, New Zealand. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics* 27: 379-385.

59. Feldmann, R. M. 1986. Paleobiogeography of two decapod crustacean taxa in the Southern Hemisphere: global conclusions with sparse data, pp. 5-20. En: Gore, R. H. & Heck, K. L. (eds.) *Crustacean Biogeography 4*. A. A. Balkema, Rotterdam.
60. Feldmann, R. M., Vega, F. J., Applegate, S. P. & Bishop, G. A. 1998. Early Cretaceous arthropods from the Tlayúa Formation at Tepexi de Rodríguez, Puebla, México. *Journal of Paleontology* 72(1): 79-90.
61. Ferreira, B., Hack, H., de Oliveira, G. & Bond-Buckup, G. 2005. Perfil metabólico de *Aegla platensis* Schmitt (Crustacea, Aeglidae, Anomura) submetida a dietas ricas em carboidratos ou proteínas. *Revista Brasileira de Zoologia* 22(1): 161-168.
62. Fransozo, A., Costa, R. C., Reigada, A. L. D. & Nakagaki, J. M. 2003. Population dynamics of *Aegla castro* Schmitt, 1942 (Crustacea: Anomura: Aeglidae) from Itatinga (SP), Brasil. *Acta Limnologica Brasiliensia* 15(2): 13-20.
63. Futuyma, D. J. 1998. *Evolutionary biology*. 3rd edition. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts. 828 pp.
64. García-Guerrero, M. U. & Hendrickx, M. E. 2006. Embryology of decapod crustaceans III: Embryonic development of *Eurypanopeus canalensis* Abele & Kim, 1989, and *Panopeus chilensis* H. Milne Edwards & Lucas, 1844 (Decapoda, Brachyura, Panopeidae). *Belgian Journal of Zoology* 136(2): 249-253.
65. Giri, F. & Collins, P. A. 2004. A geometric morphometric analysis of two sympatric species of the family Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura) from La Plata basin. *Italian Journal of Zoology* 71: 85-88.
66. Giri, F. & Loy, A. 2008. Size and shape variation of two freshwater crabs in Argentinean Patagonia: the influence of sexual dimorphism, habitat, and species interactions. *Journal of Crustacean Biology* 28(1): 37-45.
67. Giri, F., Williner, V. & Collins, P. A. 2002. Análisis morfométrico de algunas especies del género *Aegla* (Crustacea: Decapoda) a través de vectores, p. 84. XXIV Congresso Brasileiro de Zoologia, Santa Catarina, Brasil.
68. Gómez, N., Hualde, P. R., Licursi, M. & Bauer, D. E. 2004. Spring phytoplankton of Río de la Plata: a temperate estuary of South America. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 61(2): 301-309.
69. González-José, R., Escapa, I., Neves, W. A., Cúneo, R. & Pucciarelli, H. M. 2008. Cladistic analysis of continuous modularized traits provides phylogenetic signals in *Homo* evolution. *Nature* 453: 775-778.
70. Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press. 501 pp. (17th printing, 2003).

71. Gould, S. J. 1984. Covariance sets and ordered geographic variation in *Cerion* from Aruba, Bonaire and Curaçao: a way of studying nonadaptation. *Systematic Zoology* 33(2): 217-237.
72. Gould, S. J. 2004. *La estructura de la teoría de la evolución*. Tusquets Editores (Colección Metatemas 82), Barcelona. 1432 pp. (versión original: 2002).
73. Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological. Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9 pp.
74. Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396: 41-49.
75. Harrison, M. H. & Crespi, J. B. 1999. A phylogenetic test of ecomorphological adaptation in *Cancer* crabs. *Evolution* 53: 961-965.
76. Hartnoll, R. G. 1978. The determination of relative growth in Crustacea. *Crustaceana* 34(3): 281-293.
77. Hines, A. 1982. Allometric constraint and variables of reproductive effort in brachyuran crabs. *Marine Biology* 69: 309-320.
78. Hobbs, H. H. 1979. A new species of the endemic South American genus *Aegla* from Parana, Brazil (Crustacea: Anomura: Aeglididae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 91(4): 982-988.
79. Hood, C. S. 2000. Geometric morphometric approaches to the study of sexual size dimorphism in mammals. *Hystrix* 11(1): 77-90.
80. Hui, C. & McGeoch, M. A. 2006. Evolution of body size, range size and food composition in a predator-prey metapopulation. *Ecological Complexity* 3: 148-159.
81. Huxley, J. S. 1932. *Problems of relative growth*. The John Hopkins University Press, Baltimore. 276 pp.
82. Ituarte, R. B., Spivak, E. D. & Anger, K. 2007. Intraspecific variability in life-history traits of a "freshwater shrimp", *Palaemonetes argentinus*. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 43(4): 293-302.
83. Jara, C. G. 1977. *Aegla rostrata* n. sp. (Decapoda, Aeglididae), nuevo crustáceo dulceacuícola del sur de Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 12: 165-176.
84. Jara, C. G. 1980. Dos nuevas especies de *Aegla* Leach (Crustacea, Decapoda, Anomura) del sistema hidrográfico del río Valdivia. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 13: 255-266.
85. Jara, C. G. 1982. *Aegla bahamondei*, new species (Crustacea: Decapoda: Anomura) from the coastal mountain range of Nahuelbuta, Chile. *Journal of Crustacean Biology* 2(2): 232-238.

86. Jara, C. G. 1986. *Aegla spectabilis*, a new species of freshwater crab from the eastern slope of the Nahuelbuta Coastal Cordillera, Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 99(1): 34-41.
87. Jara, C. G. 1989. *Aegla denticulata lacustris*, new subspecies, from lake Rupanco, Chile (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 102(2): 385-393.
88. Jara, C. G. 1994. *Aegla pewencha*, a new species of central Chilean freshwater decapod (Crustacea: Anomura: Aeglidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 107(2): 325-339.
89. Jara, C. G. & López, M. T. 1981. A new species of freshwater crab (Crustacea: Anomura: Aeglidae) from insular south Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 94(1): 88-93.
90. Jara, C. G. & Palacios, V. L. 1999. Two new species of *Aegla* Leach (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aeglidae) from southern Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 112(1): 106-119.
91. Jara, C. G., Pérez-Losada, M. & Crandall, K. A. 2003. *Aegla occidentalis* (Crustacea: Decapoda: Aeglidae), a new species of freshwater crab from the Nahuelbuta Coastal Range, Chile. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 116(4): 933-942.
92. Jayachandran, K. V. 2001. *Palaemonid prawns: biodiversity, taxonomy, biology and management*. Science Publishers Inc., Enfield. 624 pp.
93. Kaestner, A. 1980. *Invertebrate zoology*. Robert Krieger Ed., New York. 523 pp.
94. Kassam, D. D., Adams, D. C., Hori, M. & Yamaoka, K. 2003. Morphometric analysis on ecomorphologically equivalent cichlid species from Lakes Malawi and Tanganyika. *Journal of Zoology* 260: 153-157.
95. Kendall, D. G. 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9: 428-430.
96. Kent, J. T. & Mardia, K. V. 2001. Shape, Procrustes tangent projections and bilateral symmetry. *Biometrika* 88(2): 469-485.
97. Kingsolver, J. G., Pfennig, D. W. & Servedio, M. R. 2002. Migration, local adaptation, and the evolution of plasticity. *Trends in Ecology and Evolution* 17(12): 540-541.
98. Klingenberg, C. P. 2002. Morphometrics and the role of the phenotype in studies of the evolution of developmental mechanisms. *Gene* 287: 3-10.

99. Klingenberg, C. P., Barluenga, M. & Meyer, A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution* 56: 1909-1920.
100. Klingenberg, C. P., Barluenga, M. & Meyer, A. 2003. Body shape variation in cichlid fishes of the *Amphilophus citrinellus* species complex. *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 397-408.
101. Klingenberg, C. P., Leamy, L. J., Routman, E. J. & Cheverud, J. M. 2001b. Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics. *Genetics* 157: 785-802.
102. Klingenberg, C. P. & McIntyre, G. S. 1998. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution* 52: 1363-1375.
103. Klingenberg, C. P., Mebus, K. & Auffray, J. C. 2003. Developmental integration in a complete morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? *Evolution & Development* 5: 522-531.
104. Klingenberg, C. P. & Zaklan, S. D. 2000. Morphological integration between developmental compartments in the *Drosophila* wing. *Evolution* 54: 1273-1285.
105. Kurata, H. 1962. Studies on the age and growth of Crustacea. *Bulletin of the Hokkaido Regional Fisheries Research Laboratory* 24: 1-115.
106. Langerhans, R. B., Layman, C. A., Langerhans, A. K. & Dewitt, T. J. 2003. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society* 80(4): 689-698.
107. Lenormand, T. 2002. Gene flow and the limits to natural selection. *Trends in Ecology and Evolution* 17:183-189.
108. Levins, R. 1970. Extinction, pp. 77-107. En: Gesternhaber, M. (ed.) *Some mathematical problems in Biology*. American Mathematical Society, Providence, Rhode Island.
109. Lister, B. C. 1976. The nature of niche expansion in West Indian *Anolis* lizards I: ecological consequences of reduced competition. *Evolution* 30: 659-676.
110. Lizardo-Daudt, H. M. & Bond-Buckup, G. 2003. Morphological aspects of the embryonic development of *Aegla platensis* (Decapoda, Aegliidae). *Crustaceana* 76(1): 13-25.
111. López, M. T. 1965 Estudios biológicos en *Aegla odebrechtii paulensis* Schmitt (Crustacea, Decapoda, Anomura). *Boletim de Zoologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras - Universidade de São Paulo* 287(25): 301-314.

112. Lopretto, E. C. 1977. Estudio morfológico de los apéndices sexuales en los crustáceos argentinos del género *Aegla* y su valor taxonómico (Decapoda Anomura Aeglidae), p. 59. *VII Congreso Latinoamericano de Zoología*, Tucumán, Argentina.
113. Lopretto, E. C. 1978a. Las especies de *Aegla* Leach del centro-oeste argentino en base a la morfología comparada del quinto par de pereiópodos (Crustacea Anomura Aeglidae). *Neotrópica* 24(71): 57-68.
114. Lopretto, E. C. 1978b. Estructura exoesqueletaria y miológica del quinto par de pereiópodos del macho de la familia Aeglidae (Crustacea Anomura). *Limnobiós* 1(8): 284-298.
115. Lopretto, E. C. 1979. Estudio comparativo del quinto par de pereiópodos en los representantes del género *Aegla* de la Patagonia argentina (Crustacea Anomura). *Neotrópica* 25(73): 9-22.
116. Lopretto, E. C. 1980. Análisis de las características del quinto pereiópodo en las especies de *Aegla* del grupo "*platensis*" (Crustacea Anomura Aeglidae). *Physis B* 39(96): 37-56.
117. Lopretto, E. C. 1981a. Consideraciones sobre la estructura apendicular vinculada al dimorfismo sexual en los machos de las especies de *Aegla* del noroeste argentino (Crustacea Anomura Aeglidae). *Acta Zoológica Lilloana* 36(2): 15-35.
118. Lopretto, E. C. 1981b. Discusión sobre las presuntas subespecies de *Dilocarcinus* (*D.*) *pagei* (Crustacea Brachyura Trichodactylidae). Redescrición y referencia a su polifenismo. *Physis* 39(97): 21-31.
119. Losos, J. B. & De Queiroz, K. 1997. Evolutionary consequences of ecological release in Caribbean *Anolis* lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* 61: 459-483.
120. Lovejoy, N. R., Albert, J. S. & Crampton, W. G. R. 2006. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 5-13.
121. Loy, A. & Corti, M. 1996. Distribution of *Talpa europea* (Mammalia, Insectivora, Talpidae) in Europe: a biogeographic hypothesis based on morphometric data. *Italian Journal of Zoology* 63: 277-284.
122. Lundberg, J., Marshall, L., Guerrero, J., Horton, B., Malabarba, M. & Wesselingh, F. 1998. The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers, pp. 13-48. En: Malabarba L., Reis R., Vari R., Lucena Z. & Lucena C. (eds.) *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Museu de Ciências e Tecnologia, PUCRS, Porto Alegre.

123. MacLeod, N. 1999. Generalizing and extending the eigenshape method of shape space visualization and analysis. *Paleobiology* 25:107-138.
124. MacLeod, N. 2005. Book review: Geometric morphometrics for biologist: a primer. *The Palaeontological Association Newsletter* 58: 7278.
125. Macpherson, E., Jones, W. & Segonzac, M. 2005. A new squat lobster family of Galatheoidea (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the hydrothermal vents of the Pacific-Antarctic Ridge. *Zoosystema* 27(4): 709-723.
126. Magalhães, C. & Türkay, M. 1996. Taxonomy of the neotropical freshwater crab family Trichodactylidae. II. The genera *Forsteria*, *Melocarcinus*, *Sylviocarcinus*, and *Zilchiopsis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). *Senckenbergiana Biologica* 75 (1/2): 97-130.
127. Mardia, K. V., Bookstein, F. L. & Moreton, I. J. 2000. Statistical assessment of bilateral symmetry of shape. *Biometrika* 87: 285-300.
128. Martin, J. W. 1984. Natural history and morphology of aeglid crabs (Decapoda, Anomura) from Uruguay. *American Zoologist* 24: 217.
129. Martin, J. W. & Abele, L. G. 1986. Phylogenetic relationships of the genus *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglidae), with comments on anomuran phylogeny. *Journal of Crustacean Biology* 6(3): 575-616.
130. Martin, J. W. & Abele, L. G. 1988. External morphology of the genus *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 453: 1-46.
131. Martin, J. W. & Felgenhauer, B. E. 1986. Grooming behaviour and the morphology of grooming appendages in the endemic South American crab genus *Aegla* (Decapoda, Anomura, Aeglidae). *Journal of Zoology* 209: 213-224.
132. Marugán-Lobón, J. & Buscaglioni, A. D. 2006. Avian skull morphological evolution: exploring exo- and endocranial covariation with two-block partial least squares. *Zoology* 109(3): 217-230.
133. Mayr, E. & Ashlock, P. D. 1991. *Principles of systematic zoology. 2nd edition.* McGraw-Hill Inc., New York. 475 pp.
134. McGhee, G. R., Jr. 1999. *Theoretical morphology: The concepts and its applications.* Columbia University Press, New York. 316 pp.
135. Medawar, P. B. 1945. Size, shape and age, pp. 157-187. En: Le Gros Clark, W. E. & Medawar, P. B. (eds.) *Essays on growth and form presented to D'Arcy Wentworth Thompson.* Clarendon Press, Oxford.

136. Milano, D., Ruzzante, D. E., Cussac, V. E., Macchi, P. J., Ferriz, R. A., Barriga, J. P., Aigo, J. C., Lattuca, M. E. & Walde, S. J. 2006. Latitudinal and ecological correlates of morphological variation in *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in Patagonia. *Biological Journal of the Linnean Society* 87: 69-82.
137. Minelli, A. 1993. *Biological Systematics: The state of the art*. Chapman & Hall. 387 pp.
138. Miserendino, M. L. 2001. Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships. *Hydrobiologia* 444: 147-158.
139. Monteiro, L. R. 1999. Multivariate regression models and geometric morphometrics: the search for causal factors in the analysis of shape. *Systematic Biology* 48(1):192-199.
140. Monteiro, L. R. 2000. Geometric morphometrics and the development of complex structures: ontogenetic changes in scapular shape of dasipodid armadillos. *Hystrix* 11(1): 91-98.
141. Monteiro, L. R. & Abe, A. S. 1999. Functional and historical determinants of shape in the scapula of xenarthran mammals: evolution of a complex morphological structure. *Journal of Morphology* 241: 251-263.
142. Monteiro, L. R., Bonato, V. & dos Reis, S. F. 2005. Evolutionary integration and morphological diversification in complex morphological structures: mandible shape divergence in spiny rats (Rodentia, Echimyidae). *Evolution & Development* 7(5): 429-439.
143. Monteiro, L. R. & dos Reis, S. F. 1999. *Princípios de morfometria geométrica*. Holos Ed., Ribeirão Preto. 198 pp.
144. Monteiro, L. R., Duarte, L. C. & dos Reis, S. F. 2003. Environmental correlates of geographical variation in skull and mandible shape of the punaré rat *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae). *Journal of the Zoological Society of London* 261: 47-57.
145. Morrone, J. J. 1996. On the geographical distribution of the species of *Aegla* Leach: identification of areas of endemism (Decapoda: Aeglidae). *Biogeographica* 72(3): 113-119.
146. Morrone, J. J. 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica* 75(1): 1-16.
147. Morrone, J. J. & Lopretto, E. C. 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: a panbiogeographic approach. *Journal of Biogeography* 21: 97-109.

148. Morrone, J. J. & Lopretto, E. C. 1995. Parsimony analysis of endemism of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) from southern South America. *Neotrópica* 41(105-106): 3-8.
149. Mouchet, S. 1932. Notes sur la biologie du galathéide *Aeglea laevis* (Latr.). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 57: 316-340.
150. Nakata, K. & Goshima, S. 2003. Competition for shelter of preferred sizes between the native crayfish species *Cambaroides japonicus* and the alien crayfish species *Pacifastacus leniusculus* in Japan in relation to prior residence, sex difference, and body size. *Journal of Crustacean Biology* 23(4): 897-907.
151. Neat, F. C., Lengkeek, W., Westerbeek, E. P., Laarhoven, B. & Videler, J. J. Behavioural and morphological differences between lake and river populations of *Salaria fluviatilis*. *Journal of Fish Biology* (63): 374-387.
152. Neiff, J. J. 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verhandlungen International Vereinigung Limnologie* 26: 167-180.
153. Newman, W. A. & Knight, M. D. 1984. The carapace and crustacean evolution - a rebuttal. *Journal of Crustacean Biology* 4(4): 682-687.
154. Nicola, P. A., Monteiro, L. R., Pessoa, L. M., Von Zuben, F. J., Rohlf, F. J. & dos Reis, S. F. 2003. Congruence of hierarchical, localized variation in cranial shape and molecular phylogenetic structure in spiny rats, genus *Trinomys* (Rodentia: Echimyidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 385-396.
155. Noro, C. K. & Buckup, L. 2002. Biología reproductiva e ecología de *Aegla leptodactyla* Buckup & Rossi (Crustacea, Anomura, Aeglidae). *Revista Brasileira de Zoologia* 19(4): 1063-1074.
156. Oliveira, G. T., Fernandes, F. A., Bond-Buckup, G., Bueno, A. A. & Silva, R. S. M. 2001. Circadian and seasonal variations in the metabolism of carbohydrates in *Aegla platensis* (Crustacea, Aeglidae), p. 117. *Fifth International Crustaceans Congress*, Melbourne, Australia.
157. Ortmann, A. E. 1902. The geographical distribution of freshwater decapods and its bearing upon ancient geography. *Proceedings of the American Philosophical Society* 41(171): 267-400.
158. Perdomo, A., Texeira, J., Toyos, C., Urruti, P. & Orlando, P. 1993. Programa de calidad y control de la contaminación del río Uruguay, Informe de avance, etapa I 1987-1990. Di Lorenzi J, Amorin C y Orlando A (eds.) *Publicaciones de la Comisión Administradora del río Uruguay (CARU)* 2(1): 1-87.

159. Pérez, S. I., Bernal, V. & González, P. 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy* 208(6): 769-784.
160. Pérez-Losada, M., Bond-Buckup, G., Jara, C. G. & Crandall, K. A. 2004. Molecular systematics and biogeography of the southern South American freshwater "crabs" *Aegla* (Decapoda: Anomura: Aeglididae) using multiple heuristic tree search approaches. *Systematic Biology* 53(5): 767-780.
161. Pérez-Losada, M., Jara, C. G., Bond-Buckup, G. & Crandall, K. A. 2002a. Phylogenetic relationships among the species of *Aegla* (Anomura: Aeglididae) freshwater crabs from Chile. *Journal of Crustacean Biology* 22(2): 304-313.
162. Pérez-Losada, M., Jara, C. G., Bond-Buckup, G. & Crandall, K. A. 2002b. Conservation phylogenetics of Chilean freshwater crabs *Aegla* (Anomura, Aeglididae): assigning priorities for aquatic habitat protection. *Biological Conservation* 105(3): 345-353.
163. Pérez-Losada, M., Jara, C. G., Bond-Buckup, G., Porter, M. L. & Crandall, K. A. 2002c. Phylogenetic position of the freshwater anomuran family Aeglididae. *Journal of Crustacean Biology* 22(3): 670-676.
164. Piedra-Cueva, I. & Fossati, M. 2007. Residual currents and corridor of flow in the Rio de la Plata. *Applied Mathematical Modelling* 31(3): 564-577.
165. Pigliucci, M. 2001. *Phenotypic plasticity: Beyond nature and nurture*. The John Hopkins University Press, Baltimore. 328 pp.
166. Potter, P. E. 1997. The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history. *Journal of South American Earth Sciences* 10: 331-344.
167. Pulcini, D., Costa, C., Aguzzi, J. & Cataudella, S. 2008. Light and shape: a contribution to evidence morphological differences in diurnal and nocturnal teleosts. *Journal of Morphology* 269(3): 375-385.
168. Ringuelet, R. 1948a. Los "cangrejos" argentinos del género *Aegla* de Cuyo y la Patagonia. *Revista del Museo de La Plata (N. S.) Zoología* 5(34): 297-347.
169. Ringuelet, R. 1948b. Una nueva *Aegla* del nordeste argentino (Decapoda, Anomura). *Notas del Museo de La Plata Zoología* 13: 203-208.
170. Ringuelet, R. 1949a. Consideraciones sobre las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Aegla* Leach (Decápodos Anomuros). *Notas del Museo de La Plata Zoología* 14(120): 111-118.
171. Ringuelet, R. A. 1949b. Los anomuros del género *Aegla* del noroeste de la República Argentina. *Revista del Museo de La Plata (N.S.) Zoología* 6(36): 1-45.

172. Ringuélet, R. 1949c. La prioridad en el estudio biométrico de los decápodos anomuros del género *Aegla* Leach. *Notas del Museo de La Plata Zoología* 14(121): 119-121.
173. Ringuélet, R. A. 1956. Los factores históricos o geológicos en la zoogeografía de la Argentina. *Holmbergia* 5(11): 125-140.
174. Ringuélet, R. 1959. Notas sobre *Aegla* de Argentina y Paraguay (Crust. Decap. Anomura). *Physis* 21(61): 231-239.
175. Ringuélet, R. 1960. Identificación de los crustáceos anomuros del género *Aegla* de la República de Bolivia. *Actas y Trabajos del Primer Congreso Sudamericano de Zoología* 2: 245-249.
176. Ringuélet, R. A. & Lopretto, E. C. 1980. Zoogeografía causal de los crustáceos malacostracos del cono sur sudamericano, p. 18. *VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*, Mérida, Venezuela.
177. Rodrigues, W. & Hebling, N. J. 1978. Estudos biológicos em *Aegla perobae* Hebling y Rodrigues, 1977 (Decapoda, Anomura). *Revista Brasileira de Biologia* 38(2): 383-390.
178. Rohlf, F. J. 1990. An overview of image processing and analysis techniques for morphometrics, pp. 37-60. En: Rohlf, F. J. & Bookstein, F. L. (eds.) *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop* (Special Publication N° 2). Museum of Zoology, University of Michigan.
179. Rohlf, F. J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings, pp. 131-159. En: Marcus, L. F., Bello, E. & García-Valdecasas, A. (eds.) *Contributions to morphometrics*. Museo Nacional de Ciencias Naturales (Monografías, Volumen 8), Madrid.
180. Rohlf, F. J. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent space. *Journal of Classification* 16: 197-223.
181. Rohlf, F. J. 2003. tpsTree, version 1.18. Department of Ecology and Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.
182. Rohlf, F. J. 2004a. tpsDig, version 1.40. Department of Ecology and Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.
183. Rohlf, F. J. 2004b. tpsSpline, version 1.20 Copyright © 2004. Department of Ecology & Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.
184. Rohlf, F. J. 2006. tpsPLS, version 1.18 Copyright © 2006. Department of Ecology & Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.
185. Rohlf, F. J. 2007a. tpsRelw, version 1.45 Copyright © 2007. Department of Ecology & Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.

186. Rohlf, F. J. 2007b. tpsRegr, version 1.34 Copyright © 2007. Department of Ecology & Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.
187. Rohlf, F. J. 2007c. NTSYS-pc, version 2.20N, Exeter Software, Setauket, New York.
188. Rohlf, F. J. 2008. tpsUtil, version 1.40. Department of Ecology and Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook.
189. Rohlf, F. J. & Corti, M. 2000. The use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology* 49: 740-753.
190. Rohlf, F. J., Loy, A. & Corti, M. 1996. Morphometric analysis of Old World Talpidae (Mammalia, Insectivora) using partial-warp scores. *Systematic Biology* 45: 344-362.
191. Rohlf, F. J. & Marcus, L. F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends Ecology and Evolution* 8: 129-132.
192. Rohlf, F. J. & Slice, D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39(1): 40-59.
193. Rosenberg, M. S. 1997. Evolution of shape differences between the major and minor chelipeds of *Uca pugnax* (Decapoda: Ocypodidae). *Journal of Crustacean Biology* 17: 52-59.
194. Rosenberg, M. S. 2002. Fiddler crab claw shape variation: A geometric morphometric analysis across the genus *Uca*. *Biological Journal of the Linnean Society* 75: 147-162.
195. Rufino, M. M., Abelló, P. & Jones, D. A. 2004. An application of geometric morphometrics to crustaceans: male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda: Brachyura). *Italian Journal of Zoology* 71: 79-83.
196. Rufino, M. M., Abelló, P. & Yule, A. B. 2006. Geographic and gender shape differences in the carapace of *Liocarcinus depurator* (Brachyura: Portunidae) using geometric morphometrics and the influence of a digitized method. *Journal of Zoology* 269: 458-465.
197. Sardà, F., Company, J. B. & Costa, C. 2005. Shape, habitat and behaviour: a preliminary approach to the distribution of the decapod crustaceans in the water column. *Marine Biology* 147(3): 611-618.
198. Sardà, F. & Demestre, M. 1987. Estudio biológico de la gamba *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) en el Mar Catalán (NE de España). *Investigación Pesquera* 51(Supl. 1): 213-232.
199. Schluter, D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16(7): 372-380.

200. Schmitt, W. L. 1942. The species of *Aegla*, endemic South American freshwater crustaceans. *Proceedings of the United States National Museum* 91(3132): 431-520.
201. Schoener, T. W. 1986. Resource partitioning, pp. 91-126. En: Kikkawa, J. & Anderson, D. J. (eds.) *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Scientific, Melbourne.
202. Schuldt, M., Nuñez, P., Mersing, W., Del Valle, A. & Manceñido, M. 1988. *Aegla* (Crustacea, Anomura) en el lago Huechulafquen (Neuquén, Argentina) y algunas implicancias filogenéticas para Aeglidae del centro oeste de Argentina. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 217(50): 27-37.
203. Sheets, H. D., Keonho, K. & Mitchell, C. E. 2004. A combined landmark and outline-based approach to ontogenetic shape change in the Ordovician Trilobite *Triarthrus becki*, pp. 67-81. En: Elewa A. (ed.) *Applications of Morphometrics in Paleontology and Biology*. Springer, New York.
204. Slice, D. E. 2000. *Morpheus et al.* Copyright © 1994-2000, Ecology & Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook, New York.
205. Slice, D. E., Bookstein, F. L., Marcus, L. F. & Rohlf, F. J. 1998. A glossary of geometric morphometrics. State University of New York (SUNY) Stony Brook, New York. <<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>>
206. Sokal, R. & Rohlf, F. 1981. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Blume, Madrid. 832 pp.
207. Sperb, B., Cardoso, S. M., Lizardo-Daudt, H. M. L. & Bond-Buckup, G. 2000. Histological preparation of eggs of species of *Aegla* (Crustacea, Aeglidae). *Brazilian Journal of Morphological Sciences* 17(1): 27-29.
208. Sultan, S. E. & Spencer, H. G. 2002. Metapopulation structure favors plasticity over local adaptation. *American Naturalist* 160: 271-283.
209. Swiech-Ayoub, B. P. & Masunari, S. 2001a. Flutuações temporal e espacial de abundância e composição de tamanho de *Aegla castro* Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae) no Buraco do Padre, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 18(3): 1003-1017.
210. Swiech-Ayoub, B. P. & Masunari, S. 2001b. Biología reproductiva de *Aegla castro* Schmitt (Crustacea, Anomura, Aeglidae) no Buraco do Padre, Ponta Grossa, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira Zoologia* 18(3): 1019-1030.
211. Tessier, G. 1960. Relative growth, pp. 537-560. En: Waterman, T. H. (ed.) *The physiology of the Crustacea*. Academic Press, New York.

212. Thom, R. 1997. *Estabilidad estructural y morfogénesis*. Gedisa, Barcelona. 368 pp.
213. Thompson, D. W. 1917. *On Growth and Form*. Cambridge University Press, Cambridge. 793 pp.
214. Townsend, C. R. & Hildrew, A. G. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology* (31): 265-275.
215. Tudge, C. C. 2003. Endemic and enigmatic: the reproductive biology of *Aegla* (Crustacea: Anomura: Aeglidae) with observations on sperm structure. *Memoirs of Museum Victoria* 60(1): 63-70.
216. Turra, A. & Leite, F. P. P. 2001. Shell utilization patterns of a tropical rocky intertidal hermit crab assemblage: I. The case of Grande Beach. *Journal of Crustacean Biology* 21(2): 393-406.
217. Vadeboncoeur, Y., Vander-Zanden, M. J. & Lodge, D. M. 2002. Putting the lake back together: reintegrating benthic pathways into lake food web models. *Bioscience* 52 (1): 1-11.
218. Vaz-Ferreira, R., Gray, R. & Vaz-Ferreira, M. 1945. Notas biométricas sobre los crustáceos decápodos del género *Aegla* Leach. I. La variación de algunas magnitudes en *Aegla uruguayana* Schmitt. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo* 1(24): 1-6.
219. Vermeij, G. J. 1974. Adaptation, versatility, and evolution. *Systematic Zoology* 22: 466-477.
220. Viau, V. E., López-Greco, L. S., Bond-Buckup, G. & Rodríguez, E. M. 2006. Size at the onset of sexual maturity in the anomuran crab, *Aegla uruguayana* (Aeglidae). *Acta Zoologica* 87(4): 253-264.
221. Villar, C., Stripeikis, J., Tudino, M., d'Huicque, L., Troccoli, O. & Bonetto, C. 1999a. Trace metal concentrations in coastal marshes of the lower Parana River and the Río de la Plata Estuary. *Hydrobiologia* 397: 187-195.
222. Villar, C., Stripeikis, J., Tudino, M., d'Huicque, L., Troccoli, O. & Bonetto, C. 1999b. Cd, Cu and Zn concentrations in sediments and the invasive bivalves *Limnoperna fortunei* and *Corbicula fluminea* at the Río de la Plata basin, Argentina. *Hydrobiologia* 416: 41-49.
223. Wade, M. J. 2004. Selection in metapopulations: the coevolution of phenotype and context, pp. 259-273. En Hanski, I. and Gaggiotti, O. E. (eds.) *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*. Elsevier Academic Press, Amsterdam.
224. West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York. 794 pp.

225. Wetzel, R. G. 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystem. 3rd edition.* Academic Press, San Diego.
226. Wiens, J. J. 2004a. What is speciation and how should we study it? *American Naturalist* 163(6): 914-923.
227. Wiens, J. J. 2004b. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58(1): 193-197.
228. Wierzejski, A. 1897. Berichtigung betreffend die Entdeckung der *Aeglea laevis* in den Gewässern Argentians. *Bollettino dei Musei di Zoologia ed Anatomia Comparata della Reale Università di Torino* 12(281): 1-2.
229. Williams, T. A. & Nagy, L. M. 2001. Developmental modularity and the evolutionary diversification of arthropod limbs. *Journal of Experimental Zoology* 291: 241-257.
230. Williamson, S. I. & Martínez-Fontes, E. 1955. *Aegla franca* Schmitt (Crust. Dec. Anomura). Ampliación de su distribución geográfica y estudio biométrico comparativo. *Comunicaciones del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales - Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Ciencias Zoológicas 3 (2): 55-93.
231. Williner, V. 2007. Ecología trófica de algunas especies de la familia Aegliidae (Crustacea: Anomura) en la Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. 190 pp.
232. Williner, V. & Collins, P. A. 2000. ¿Existe jerarquización en poblaciones de palemónidos del valle aluvial del río Paraná? *Natura Neotropicalis* 31(1 y 2): 53-60.
233. Witkowski, N. 1998. D'Arcy Thompson, un excéntrico de la biología. *Mundo Científico* 188: 44-47.
234. Young, R. L. & Badyaev, A. V. 2006. Evolutionary persistence of phenotypic integration: Influence of developmental and functional relationships on evolution of complex trait. *Evolution* 60: 1291-1299.
235. Young, R. L., Haselkorn, T. S. & Badyaev, A. V. 2007. Functional equivalence of morphologies enables morphological and ecological diversity. *Evolution* 61: 2480-2492.
236. Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D. & Fink, W. L. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A primer.* Elsevier Academic Press, San Diego. 443 pp.

Apéndices

Apéndice 6.1. Descripción de los programas utilizados en el análisis de las formas. Las mismas se obtuvieron de los archivos de ayuda de los programas de la serie TPS desarrollados por J. F. Rohlf. Los programas pueden obtenerse en el siguiente sitio: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>.

tpsUtil (Rohlf 2008). Este programa permite realizar diferentes operaciones a fin de manipular archivos de extensión *.tps y *.nts a fin de ser utilizados en otros programas de la serie.

tpsDig (Rohlf 2004a). Este programa permite seleccionar landmarks a partir de las imágenes digitales. Además es posible tomar medidas y obtener contornos entre otras cosas.

tpsRelw (Rohlf 2007a). Este programa realiza diferentes operaciones matemáticas y estadísticas para el análisis de las formas. Es un programa del cual se obtienen resultado exploratorios sobre la variación de las formas en el espacio. En este caso la exploración se da principalmente a través de análisis de componentes principales.

Los parámetros ajenos a la forma (orientación, escala y traslación) son obtenidos mediante GPA.

El programa posibilita el trabajo con semilandmarks deslizantes, obteniendo el valor final del centroide de la

siguiente ecuación $CS = CS_0(CS_2/CS_1)$, donde CS_0 son los landmarks fijos. Luego del GPA se aplica la sobreposición con el centroide de los semilandmarks de utilizando los landmarks CS_1 y CS_2

Además es posible generar matrices las cuales pueden ser importadas a fin de analizarlas estadísticamente desde otros programas.

Los algoritmos utilizados por el TPSRelw son:

Para las deformaciones relativas (RW) $\frac{1}{\sqrt{n}} W = SDR^t$ donde SD es la matriz n por q de las

proyecciones de cada ejemplar en los ejes de las deformaciones relativas o de los componentes principales y R es el valor $2(p-3)$ por la matriz q que define el eje de deformación relativa.

tpsReg (Rohlf 2007b). Este programa se lo utiliza para explorar las relaciones entre la forma y una o más variables. En el mismo se incluyen diferentes test basados en regresiones múltiples.

Los algoritmos utilizados por el TPSReg son:

Los valores de las deformaciones parciales son regresionados a las q variables independientes usando regresiones múltiples para cada valor $B = (X^t X)^{-1} X^t W$

Luego una matriz de los valores de las deformaciones parciales estimados es obtenida usando los

coeficientes de regresión obtenidos más arriba $\hat{W}_i = W + B(X_i - X)$

tpsPLS (Rohlf 2006). Este programa permite relacionar las variables de formas entre sí o con variables independientes como ambientales por ejemplo. Particularmente mediante este programa se puede explorar la covariación entre formas.

Los algoritmos utilizados por el TPSPLS para obtener las covarianzas son:

$R_{12} = UDV^t$, donde U es la matriz $q \times k$ que proporciona las combinaciones lineales de las variables; V^t es la matriz $p \times k$ que proporciona las combinaciones lineales correspondientes de las deformaciones relativas y D es la matriz diagonal $k \times k$ de valores singulares

tpsTree (Rohlf 2003). Este programa permite explorar las variaciones de forma en relación a un árbol jerárquico.

tpsSpline (Rohlf 2004b). Este programa facilita la comparación de pares de configuraciones de *landmarks* en 2 dimensiones.

Apéndice 6.2. Proceso de simetrización.

A continuación se desarrolla un protocolo para reflejar *landmarks* (L) y así obtener figura/s simétrica/s a efectos de reducir el número de variables por individuo sin perder representatividad.

1. realizar un archivo *.TPS mediante tpsUtil con las imágenes a analizar
2. ubicar los *landmarks*
3. generar en tpsRelw (o en tpsSmall) la matriz de *aligned specimens* con extensión *.M
4. en Microsoft EXCEL (o cualquier programa donde se puedan realizar operaciones con matrices) correr la matriz generada *.M
5. generar la matriz *reflect* multiplicando los $L X^{-1}$ y los $L Y^{-1}$, es decir, los que mantienen su valor original (comprobar luego si la reflexión se realizó mediante tpsRelw comparando la matriz original y la matriz *reflect*, observando la *consensus configuration* y los *relative warps*); multiplicar también los L que formen el eje de simetría
6. guardar la nueva matriz *reflect* y generar un archivo *.NTS
7. abrir la matriz *reflect* en MORPHEUS (donde al observar los *landmarks* deben verse reflejados) y hacer la operación de *swap* (Ej.: *swap* p 2 29, es decir Im9 por Im29).
8. guardar la matriz como *.NTS (o como *.TPS) (comprobar luego si el *swap* se realizó mediante tpsRelw comparando la matriz original y la matriz *swap*, observando la *consensus configuration* y los *relative warps*)
9. en tpsUtil seleccionar la opción *append file* y juntar las dos matrices, la original y la *reflect+swap* (comprobar mediante tpsRelw, observando la *consensus configuration* y los *relative warps*, si en el nuevo archivo, formado por las dos matrices, coinciden los *landmarks* de ambos lados del eje de simetría)
10. en tpsUtil seleccionar la opción *Delete/reorder specimens* y generar tantas matrices (*.NTS) como individuos tenga. Cada archivo debe estar formado por dos individuos, el normal y el *reflect+swap*
11. en tpsRelw abrir cada archivo generado (*normal-reflect+swap.NTS*) y hacer la *consensus configuration* y guardarla (en *display-consensus-file-save-save consensus...*) con extensión *.TPS (es importante guardarla con esta extensión porque luego los programas TPS no reconocen el archivo si está como *.NTS)
12. en tpsUtil seleccionar la opción *append file* y "juntar" todos los archivos *consensus* individuales (con dos individuos el original+*reflect+swap*) y generar un archivo (*.TPS) con todos los individuos que se pretenden analizar (comprobar luego si el nuevo archivo es coherente con la matriz original, mediante tpsRelw observando la *consensus configuration* y los *relative warps*, ya que su distribución en las deformaciones relativas debe ser similar)
13. quitar los *landmarks* simétricos mediante tpsUtil opción *Delete/reorder landmarks*.

Nota 1: utilizar al menos 2L asimétricos como eje de simetría.

Nota 2: es importante que se conserve la matriz original ya que al realizar el proceso de simetrización se pierde el valor de referencia para estimar el tamaño (CS).

Modelo

Desde el punto de vista matemático la simetrización fue considerada para elementos con simetría objeto (o simetría bilateral) (Mardia *et al.* 2000), con el eje en sentido antero-lateral, es decir dividiendo a los organismos en derecha e izquierda. Los autores definen, en el área de la morfometría geométrica, a la forma de un objeto como bilateralmente simétrico si su imagen especular sobre algún eje (en este caso el plano medio), en 2 o 3 dimensiones, es la misma luego de renombrar algunos *landmarks*. Así la metodología propuesta para la simetrización podría ser utilizada para reducir las configuraciones de objetos simétricos a la configuración de su mitad. La configuración de landmarks es de $k + l$, donde $k \geq 2$ l pares, $l \geq 0$ l impares (eje de simetría) y m ($1, \dots, m$) es el número de dimensiones de acuerdo a la población que se represente (Mardia *et al.* 2000). Así, de acuerdo a la definición presentada más arriba, si μ es la matriz original ($k + l$) de m objetos, siguiendo algunos supuestos y si R es la matriz reflejo (de permutación) en la cual se han intercambiado pares de *landmarks*, es este caso si en μ , $k = x_1, x_2$; en R , $k = x_1^* - 1, x_2$; entonces μ es bilateralmente simétrica si para una matriz ortogonal $m \times m$ A de determinante -1 tenemos que $\mu = RA\mu$ (mas detalles ver Mardia *et al.* 2000).

Luego el modelo de simetrización utilizado en base a la definición, levemente modificada, de Mardia *et al.* (2000) es el siguiente:

$\mu = (k + l) \times m$, se obtiene la matriz reflejo (R) de μ , entonces $R = (k_r + l_r) \times m$, donde $k_r = x_1^* - 1, x_2$; y $l_r = x_1^* - 1, x_2$ luego de eliminar los parámetros "indeseables" para el tratamiento de la forma. Una vez reflejada la matriz original μ a R se obtiene la matriz bilateral, $B = \mu + R$.

$B = [(k + l) + (k_r + l_r)] \times 2m$ es la matriz total, luego se separan cada ejemplar con su reflejo, por ejemplo para el ejemplar 1: $B_1 = [(k + l) + (k_r + l_r)] \times m_1$ y se le obtiene de cada uno la configuración de consenso $B_{c1} = (k_{c1} + l_{c1}) m_1$ entonces ΣB_c con $B_c = 1, \dots, m$; es igual e $B_c = (k_c + l_c) m$. Luego se eliminan los l del lado derecho o izquierdo del eje de simetría para obtener configuración final simetrizada $B_s = (k_c/2 + l_c) \times m$.

Apéndice 6.3. Ejemplares utilizados en el análisis de la forma. Material de museo y de muestreos personales de *A. platensis*. Variables ambientales de los sitios muestreados.

<i>A. platensis</i>	Cuenca	Sub-cuenca	n	Localidad	Altitud	Temp	Cond	pH	OD%	O ₂ ppm	Coordenadas
INALI											
Ap 18	Endorreica Catamarca	Ayo. El Tala	8	(camping Municipal) (Catamarca) (18)	704	20,9	202	7,4	59,5	5,31	28°27' 55.9" S 65° 49' 55.1" O
Ap 19	Endorreica Catamarca	Ayo. El Tala	5	(1 Km camping Municipal) (Catamarca) (19)	878	20,8	147	7,29	71,6	6,4	28°25'52.1"S 65°50'47.7"O
Ap 20	Endorreica Catamarca	Ayo. Los Nogales	15	El Rodeo**(Catamarca) (20)	1316	20,2	80	7,29	81,3	8,06	28°12'58.2"S 65°52'55.1"O
Ap 21	Endorreica Catamarca	Dique Pirquitas	11	Pomancillo *(Catamarca) (21)	755	15,9	221	7,17	80,5	7,97	28°16'08.0"S 65°44'22.2"O
Ap 22	Endorreica Catamarca	Río Pirquitas	15	Pomancillo (Catamarca) (22)	680	15,9	181	7,18	89,6	8,91	28°17'13.3"S 65°43'46,00"O
Ap 23	Endorreica Catamarca	Ayo. Los Nogales	20	Chicha (Catamarca) (23)	1312	20	112	7,19	81	7,44	28°13'01.6"S 65°52'33.8"O
Ap 25	Río Sali	Río Singuil	27	(Catamarca) (25)	1171	16,2	303	7,2	105,7	10,7	27°51'0.05"S 65°50'02.5"O
MACN											
25931	del Plata	Río de la Plata	61	Río de la Plata, Vicente López (Buenos Aires)	-	-	-	-	-	-	34°31'35.36"S 58°27'45.25"O
MLP											
16-11871**	del Plata	Paraná	15	Ayo. Itacaruaré, San Javier (Misiones)	-	-	-	-	-	-	27°52'14.15"S 55°15'59.05"O
24-178	Río Sali		16	Arroyo Manantial, Manantial (Tucumán)	-	-	-	-	-	-	26°56'59.45"S 65°15'43.06"O
60-86	Río Sali		11	Arroyo Manantial, Manantial (Tucumán)	-	-	-	-	-	-	26°56'59.45"S 65°15'43.06"O
63-95-11857	del Plata		1	Río de la Plata, La Plata (Buenos Aires)	-	-	-	-	-	-	34°49'40.53"S 57°52'15.69"O

** El lote de *A. platensis* MLP s/n-16-11871 corresponde a la localidad de Itacaruaré (balneario sobre el río Itacaruaré) según Bond-Buckup (1994, p. 189), que coincidiría con el lote UFRGS 01333 (la autora lo llama río Itacamare (balneario), San Javier, Misiones; no se encontró una localidad ni un río con ese nombre; seguramente confundió "ru" con "m").

Apéndice 6.4. Ejemplares utilizados en el análisis de la forma. Material de museo y de muestreos personales de *A. scarmosa*. Variables ambientales de los sitios muestreados.

<i>A. scarmosa</i>	Cuenca	Tributario	n	Localidad	altitud	Temp	pH	cond	O2	Coord.
INALI-A										
As 36-1	Cuenca del Desaguadero/Colorado	Río Mendoza (Cauce ppal.)	18	Dos Túneles - Ruta a Chile (Mza2)	1333	19,4 - 22,3	8,08- 8,12	497- 719	7,34-7,29 ppm	32°47'45,6"S 69°18'47,0"O
As 36-2	Cuenca del Desaguadero/Colorado	A° El Salto (Potrerillo 2°)	24	Potreriillo (Mza.)	1749	15,8	8,09	248	7,83ppm	32° 57'30,8"S 69°16'03,5"O
MACN -In										
23160	Cuenca del Desaguadero/Colorado		11	Uspallata (Mza.)	-	-	-	-	-	32°35'25,80"S 69°21'4,62"O
23084	Cuenca del Desaguadero/Colorado (cuenca del río Tunuyán)	El Carrizal - Tupungato (alimentado por río Tunuyán)	31	Luján de Cuyo (Mza.)	-	-	-	-	-	33°19'36,69"S 68°44'37,92"O
25691	Cuenca del Desaguadero/Colorado	Río Mendoza	17	California (Mza1)	-	-	-	-	-	32°44'46,99"S 68°21'0,44"O
29361	Cuenca del Desaguadero/Colorado		6	Potreriillo (Mza.) - Potrerillo principal	-	-	-	-	-	32°56'57,68"S 69°12'9,84"O
32004	Cuenca del Desaguadero/Colorado	Ayo. Uspallata	17	Uspallata (Mza.)	-	-	-	-	-	32°35'25,80"S 69°21'4,62"O
MLP										
sn-10-206	Cuenca del Desaguadero/Colorado (cuenca del río Tunuyán)	Ayo. Villa-Tupungato	7	Tupungato (Mza.)	-	-	-	-	-	33°32'39,62"S 69° 1'32,28"O
33-11862	Cuenca del Desaguadero/Colorado	En acequia (agua de vertiente)	25	Villavicencio (Mza.)	-	-	-	-	-	32°31'16,01"S 69° 0'4,10"O
52-299-11830	Cuenca del Desaguadero/Colorado		11	Potreriillo-Las Chacritas (Mza.) - Potrerillo principal	-	-	-	-	-	32°57'49,67"S 69°15'9,66"O
53-295-11856	Cuenca del Desaguadero/Colorado	Río Mendoza	8	Bianco Encalada (Mza.)	-	-	-	-	-	33° 3'9,22"S 68°57'27,99"O

Apéndice 6.5. Variables ecológicas y geográficas de las poblaciones en estudio de *A. uruguayana*. Colecciones: INALI: Instituto Nacional de Limnología. MCNFA: Museo de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino". MLP: Museo de La Plata. MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia".

A. uruguayana	Cuenca	Sub-cuenca	Sitio	n	Localidad	pH	Temp	O2	Tamaño sustrato*	Tipo de río**	Vel. de corr.***	Cond. (µsims/cm)	Coordenadas
INALI													
INALI-A 19au	del Plata	Paraná	Ayo. Las Pencas	17	Sobre la ruta a km 70 - ciudad de Diamante	7,25	19,00	6,80	3	3	4	600	32° 17'89"S 60° 26'67"O
INALI-A 20au	del Plata	Paraná	Ayo. Doll	11	Sobre la ruta 11 a km 85 - ciudad de Diamante	7,25	19,00	6,80	3	2	4	600	38° 18' 34" S 60° 25' 54" O 32° 18' 23,74" S 60° 25' 31,39" O
Bs As-Au Areco	del Plata	Paraná	Río Areco	47	Camping Municipal de San Antonio de Areco	7,25	19,00	6,80	2	2	4	700	34° 04' 11" S 60° 05' 53" O
INALI-A 2ª usina	del Plata	Paraná	2ª Usina	18		7,25	19,00	6,80	5	4	8	172	32° 11' S 64° 18' O
INALI-A colon-inali	del Plata	Uruguay	Ayo. Urquiza	7	Sobre la Ruta 14, Colón2	7,10	21,50	7,70	3	3	3	65	32° 05' 20" S 58° 11' 27" O
MCNFA													
A-Au-10													
A-Au-87	del Plata	Paraná	Lag. Setúbal	9	Santa Fe	7,25	19,00	6,80	1	1	3	100	31° 34' 18" S 60° 38' 21" O
A-Au-93													
MLP													
10 A-Au-65 (48-11853)	del Plata	Paraná	Río Colastiné		Colastiné	7,25	19,00	6,80	1	1	3	100	31° 37' 35" S 60° 35' 15" O
MACN													
A-Au- 25703	del Plata	Paraná	Río Paraná	12	Rosario	7,25	19,00	6,80	1	1	3	107	32° 58' 62" S 60° 37' 07" O
A-Au 6735	del Plata	La Plata	Río matanza	45	La Matanza (camino de cintura)	7,18	21,20	6,60	1	2	2	163	34° 44' 53,85" S 58° 31' 19,89" O
A-Au-22926	del Plata	Paraná	Brazo Largo-ER	2		7,25	19,00	6,80	1	1	3	223	33° 51' 51" S 58° 52' 21" O*
A-Au-25545	del Plata	Paraná	Ayo. Calamuchita	11	Sta. Rosa de Calamuchita	7,25	19,00	6,80	4	4	8	172	32° 04' 43" S 64° 31' 55" O
A-Au- 23615	del Plata	Río de la Plata	I. Martín García	40	Isla Martín García	7,18	21,20	6,60	1	1	1	163	34° 12' 42" S 58° 15' 27" O
A-Au-20857	del Plata	Río de la Plata	Anchorena	8	Buenos Aires	7,18	21,20	6,60	1	1	1	163	34° 29' 07" S 58° 28' 50" O
A-Au-5095	del Plata	Río de la Plata	Adrogué	7	Buenos Aires	7,18	21,20	6,60	1	1	3	163	34° 39' 44" S 58° 23' 29" O

archivo	Cuenca	Sub-cuenca	sitio	n	Localidad	pH	Temp	O2	Tamaño sustrato*	Tipo de río**	Vel. de corr.***	Cond. (µsims/cm)	Coordenadas
MACN													
A-Au-25677	del Plata	Río de la Plata	Belgrano	4	Buenos Aires	7,18	21,20	6,60	1	1	1	163	34°32'23"S 58°26'23"O
13 A-Au 17281	del Plata	Uruguay	Sur la Calera - Barquin	4	Colón - Federación	7,10	21,50	7,70	3	3	3	65	31°53'48"S 58°13'27"O - 32°05'20"S 58°11'27"O
8 A-Au 17282	del Plata	Uruguay		53	Federación	7,10	21,50	7,70	3	3	3	65	31°53'48"S 58°13'27"O

* El tamaño de sustrato se obtuvo de la descripción de los ambientes y en base al tipo de sustrato predominante en cada sitio (1- arena. 2- arena de mayor grano y canto rodado pequeño. 3- arena de grano grueso, con zonas de fondo rocoso y también presencia de rocas de mayor tamaño. 4- fondo totalmente rocoso o canto rodado grueso con frecuentes rocas grandes. 5- canto rodado mediano-grande) ** El tipo de río se estableció de acuerdo a la relación de cada cauce con el canal principal de cada subcuenca (1- ríos de gran caudal. 2- ríos de mediano a bajo caudal. 3- ríos de bajo caudal. 4- Ríos rápidos de montaña) *** La velocidad de corriente se estimó de acuerdo al caudal aproximado y a la pendiente (1- gran caudal pero baja VC. 3-alto o medio caudal y media VC. 4- media o alta VC. 5- bajo caudal y media VC. 8- ríos de bajo caudal pero alta VC.

Apéndice 6.6. Muestreos, localidades, número de ejemplares y cuencas. Instituto Nacional de Limnología-Aegla (INALI-A). Colección Nacional de Invertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN -n). Colección de Carcinología, División Zoología Invertebrados, Museo de La Plata (MLP) (S/N, sin número).
* indica los muestreos realizados a campo.

<i>A. riolimayana</i>	Localidad	n	Cuenca	Temp.	pH	O2	Coordenadas
INALI							
INALI-A14*	Arroyo Chimehuín, Junín de los Andes (Neuquén)	1	Río Negro (Limay Cuenca alta)	-	-	-	39°57'24.48"S 71° 45.11"O
INALI-A15	Camping Toscas Blancas, Río Chimehuín	22	Río Negro (Limay Cuenca alta)	13,5	-	38(11,6)	S39°57'48,25" O71°04'39,25
INALI-A16*	Lago Huechulafquen (Neuquén)	15	Río Limay y Negro	10,5	5,5	123/30 (11,1)	39°45'13.13"S 71°19'57.14"O
INALI-A17*	Río Limay, Rincón Chico en Km. 1615,5 (Neuquén)	36	Río Limay y Negro	14	6	1	40°54'9.98"S 71° 29.03"O
MACN							
29269	Río Chimehuín, Junín de los Andes (Neuquén)	1	Río Limay y Negro	-	-	-	39°57'24.48"S 71° 45.11"O
MLP							
s/n(19)	Lago Aluminé (Neuquén)	1	Río Limay y Negro	-	-	-	38°56'15.74"S 71° 2'55.84"O
s/n(20)	Lago Lolog (Neuquén)	13	Río Limay y Negro	-	-	-	40° 4'26.77"S 71°19'12.51"O
s/n(72)	Arroyo San Pedro, lago Huechulafquen (Neuquén)	14	Río Limay y Negro	-	-	-	39°45'48.31"S 71°17'30.68"O
s/h (116)	Río Chimehuín (Neuquén)	1	Río Limay y Negro	-	-	-	39°57'24.48"S 71° 45.11"O

Apéndice 6.7. Detalle de la coxa del quinto pereiópodo utilizada en el análisis de la forma.

Especie	Localidad	n	Cuenca	Sitio
<i>A. platensis</i>	El Rodeo (Catamarca) (20y23)	7	Endorreica de Catamarca	A° Los Nogales
<i>A. scamosa</i>	2 Túneles - Ruta a Chile (Mendoza)	9	Cuenca del desaguadero/Colorado	Río Mendoza (Cauce ppal.)
<i>A. uruguayana</i>	Sobre la ruta 11 a km 70 - ciudad de Diamante	10	Paraná-del Plata	Arroyo Las Pencas
<i>A. riolimayana</i>	Camping Toscas Blancas Río Chimehuín	10	Río Negro (Limay Cuenca alta)	Arroyo Chimehuín

Apéndice 6.8. Varianzas de cada *landmark* (Lm) de *A. scamosa* de los especímenes alineados.

Lm	S ² x	S ² y	S ²	i	S ² x	S ² y	S ²
1+	0,00000380	0,00002650	0,00003030	17	0,00000381	0,00000884	0,00001265
2	0,00000542	0,00001195	0,00001737	18*#	0,00000634	0,00001030	0,00001664
3+	0,00001583	0,00002287	0,00003870	19	0,00000953	0,00001541	0,00002494
4*	0,00000569	0,00000752	0,00001321	20*#	0,00000901	0,00000678	0,00001580
5	0,00000502	0,00000889	0,00001391	21	0,00000843	0,00000968	0,00001811
6	0,00000463	0,00000975	0,00001438	22	0,00001357	0,00001314	0,00002671
7*	0,00000664	0,00000959	0,00001623	23+	0,00003534	0,00001895	0,00005428
8	0,00001217	0,00001403	0,00002620	24+	0,00003884	0,00002293	0,00006177
9+	0,00003712	0,00002264	0,00005976	25	0,00001236	0,00001443	0,00002678
10+	0,00003524	0,00001963	0,00005487	26*	0,00000674	0,00001027	0,00001701
11	0,00001222	0,00001194	0,00002416	27	0,00000550	0,00001227	0,00001777
12	0,00000998	0,00001009	0,00002007	28	0,00000585	0,00000854	0,00001438
13*#	0,00000925	0,00000690	0,00001616	29*	0,00000730	0,00000704	0,00001434
14	0,00000690	0,00001500	0,00002189	30+	0,00001253	0,00002387	0,00003640
15*#	0,00000445	0,00000839	0,00001284	31	0,00000659	0,00001497	0,00002156
16	0,00000310	0,00001265	0,00001575				

S = varianza. *eliminados del análisis. + *landmarks* que presentaron la mayor varianza. # *semilandmarks*.