



6
00366
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México



U N A M

RIQUEZA DE FAMILIAS, PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y VARIABILIDAD GENÉTICA DE LOS
TANAIDÁCEOS (CRUSTACEA : PERACARIDA) DEL MAR PROFUNDO DEL OESTE DEL GOLFO DE
MÉXICO

T E S I S
que para obtener el grado de académico de
M a e s t r a e n C i e n c i a s
(Biología Marina)

Presenta

Biól. Diana Raquel Hernández Robles

Director de tesis: Dra. Elva G. Escobar Briones

Comité Tutorial: Dr. Michel Hendrickx Reners

Dr. Fernando Álvarez Noguera

Dr. Alberto Abreu Grobois

Dra. Trisha Spears

México, D.F.

Junio, 2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Índice

Lista de Tablas	i
Lista de Figuras	ii
Resumen	iv
Introducción	1
Antecedentes	8
Objetivos	12
Hipótesis	13
Justificación	13
Área de Estudio	14
Metodología	
Trabajo de Campo	19
Trabajo de Gabinete	21
Resultados y Discusión	27
Conclusiones	59
Propuestas	61
Apéndices	62
Referencias	75
Agradecimientos	84

Lista de Tablas

- Tabla 1. Ubicación de las estaciones de muestreo de la campaña SIGSBEE - 1 (junio, 1997).
- Tabla 2. Ubicación de las estaciones de muestreo de la campaña SIGSBEE - 2 (junio, 1999).
- Tabla 3. Listado de especies de Tanaidáceos para el Golfo de México, Mar Caribe y Océano Atlántico Tropical.
*Citado en Ogle *et al.* (1982). Abreviaturas: n.d. no disponible.
- Tabla 4. Número de individuos de las familias de tanaidáceos registrados en ambas campañas. N.I. = no identificados
- Tabla 5. Valores de diversidad (H'), equidad (J') y número de familias (S_F) de tanaidáceos por zona batimétrica en las campañas SIGSBEE-1 y SIGSBEE-2. n.d.= no disponible.
- Tabla 6. Parámetros ambientales de la columna de agua, del agua de fondo y del sedimento registrados en la campaña SIGSBEE-1. Abreviaturas: Prof. = profundidad; Temp. = temperatura del agua de fondo; O.D. = concentración de oxígeno disuelto del agua de fondo; Chl c.a.= concentración máxima de clorofila a en la columna de agua; M.O.= contenido de materia orgánica en el sedimento.
- Tabla 7. Parámetros ambientales de la columna de agua, del agua de fondo y del sedimento registrados en la campaña SIGSBEE-2. Abreviaturas: Prof. = profundidad; Temp. = temperatura del agua de fondo; O.D. = concentración de oxígeno disuelto del agua de fondo; Chl c.a.= concentración máxima de clorofila a en la columna de agua; Chl.S = concentración de pigmentos en el sedimento; M.O.= contenido de materia orgánica en el sedimento; n.d.= no disponible.
- Tabla 8. Valores promedio de densidad y biomasa de tanaidáceos obtenidos en las muestras de la campaña SIGSBEE-1. Std.= desviación estándar n.d. = no disponible.
- Tabla 9. Valores promedio de densidad y biomasa de tanaidáceos obtenidos en las muestras de la campaña SIGSBEE-2. Std.= desviación estándar n.d. = no disponible.

Lista de Figuras

- Figura 1. Área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo para las campañas SIGSBEE- 1 (●) (junio, 1997) y SIGSBEE – 2 (○) (junio, 1999). Batimetría tomada de <http://ibis.grdl.noaa.gov/cgi-bin/bathy/bathD.pl>.
- Figura 2. Esquema generalizado de un tanaidáceo que muestra las estructuras morfológicas principales
- Figura 3. Localización de los sitios de registro de las especies de tanaidáceos del MIA listadas numéricamente en la Tabla 3. Se muestra la isóbata de 200 m (comienzo del mar profundo).
- Figura 4. Vista lateral de un organismo de la familia Tanaidae, suborden Tanaidomorpha, recolectado en la campaña SIGSBEE-2.
- Figura 5. a) Porcentaje acumulativo de la abundancia promedio de las familias de tanaidáceos; b) Caracterización de las Familias por su abundancia y frecuencia: 1= ocasionales, 2= dominantes, 3= raras, 4= comunes. Campaña SIGSBEE-1.
- Figura 6. Imágenes del MEB de un organismo de la familia Anarthruridae. a) vista ventral; b) vista lateral; c) anténulas y antenas; d) partes bucales; e) quelípedo; f) pleotelson; g) urópodos.

- Figura 7. Vista lateral de un organismo de la familia Sphyrapidae, suborden Apseudomorpha, recolectado en la campaña SIGSBEE-1.
- Figura 8. a) Porcentaje acumulativo de la abundancia promedio de las familias de tanaidáceos; b) Caracterización de familias por su abundancia y frecuencia: 1= ocasionales, 2= dominantes, 3= raras, 4= comunes. Campaña SIGSBEE-2.
- Figura 9. Relación entre diversidad y número de familias (S_F) de los tanaidáceos de mar profundo del Golfo de México. a) Campaña SIGSBEE-1; b) Campaña SIGSBEE-2.
- Figura 10. Variación de los parámetros ambientales en la columna de agua, en el agua de fondo y en el sedimento superficial (datos estandarizados mediante raíz cuarta) en el gradiente batimétrico. a) Campaña SIGSBEE-1; b) Campaña SIGSBEE-2. Abreviaturas: igual que en tablas 6 y 7. Ver Apéndices V y VI.
- Figura 11. Distribución de los tipos de sedimento en el gradiente batimétrico. SIGSBEE – 2.
- Figura 12. Distribución de la densidad promedio de tanaidáceos en el gradiente batimétrico. Puntos llenos: SIGSBEE-1; Puntos vacíos: SIGSBEE-2.
- Figura 13. Distribución de la biomasa promedio de tanaidáceos en el gradiente batimétrico. Puntos llenos: SIGSBEE-1; Puntos vacíos: SIGSBEE-2.
- Figura 14. Distribución de la densidad de tanaidáceos por zona batimétrica. a) campaña SIGSBEE-1; b) campaña SIGSBEE-2.
- Figura 15. Campaña SIGSBEE-1. a) Análisis de agrupamiento de estaciones con unión de Ward y distancias Euclidianas; b) Análisis de escalamiento multidimensional (MDS). GI= Grupo I; GII= Grupo II.
- Figura 16. Campaña SIGSBEE-2. a) Análisis de agrupamiento de estaciones con unión de Ward y distancias Euclidianas; b) Análisis de escalamiento multidimensional (MDS). GI= Grupo I; G II= Grupo II.
- Figura 17. Productos de PCR de ADNr de tanaidáceos (T) del mar profundo del Golfo de México y de Mashas Sand (FL.) utilizando primers para ITS-1. a) m. Marcador molécula pGEM; 1-4. T. del Golfo de México, extracción con "Gene Releaser"; 5-6. T. de Mashas Sand, extracción con buffer; 7-8. T. de Mashas Sand, extracción con Proteínasa K. b) Gel de Agarosa 1.5% /1XTAE: 1. T. de Mashas Sand, extracción con buffer; 2. T. de Mashas Sand, extracción con Gene Releaser; 3. T. de Mashas Sand, extracción con "G-nome DNA isolation kit"; 4. T. de Mashas Sand, extracción con Proteínasa K; 5. T. de Mashas Sand, extracción con "DNeasy™ Tissue"; m. Marcador molecular pGEM; 6 - 7. T. del Golfo de México, extracción con "Gene Releaser"; 8. T. de Mashas Sand, extracción con "Gene-Releaser". Las bandas de interés de ambos geles se encuentran entre la banda de 517 y 396 pb del marcador molecular (pGEM3Zf).
- Figura 18. Secuencias de la región ITS de tanaidáceos de Florida y Veracruz, secuenciados con Tsub. Amplificaciones con primers C/5.8SA. Los asteriscos indican que ambas secuencias son iguales.
- Figura 19. Productos de amplificación de PCR del segmento de expansión V7 (18S ADNr) de tanaidáceos utilizando los primers 329/HI. 1 y 4. Tanaidáceo de Veracruz; 2. Tanaidáceo de mar profundo del Golfo de México; 3. Tanaidáceo de Florida.
- Figura 20. Secuencias del segmento de expansión V7 (18S, ADNr) de tanaidáceos de Florida (FL) y Veracruz (VER). Amplificaciones con primers 329/HI. Los asteriscos indican que ambas bases son iguales.
- Figura 21. Productos de amplificación de PCR de la región D9-10 (28S ADNr) de tanaidáceos, utilizando los primers D9/10-. m. Marcador molecular pGEM3Zf; 1. Tanaidáceo de referencia; 2. Tanaidáceo de Veracruz; 3. Tanaidáceo de mar profundo del Golfo de México; Tanaidáceo de Florida.

Resumen

Las investigaciones realizadas en los ambientes marinos han demostrado que los tanaidáceos constituyen uno de los grupos más numerosos de la infauna bentónica. Su abundancia comúnmente se mantiene o crece con el aumento de la profundidad, logrando tener densidades mayores que otros grupos de peracáridos, como los isópodos o los anfípodos, en el talud continental y la planicie abisal. Los miembros de este grupo han sido clasificados como indicadores de ambientes marinos saludables. Por ello, el presente estudio destaca la importancia de este grupo de crustáceos en el mar profundo del Golfo de México y tiene como objetivo principal, describir la riqueza de familias, los patrones de distribución y la variabilidad genética de los tanaidáceos en el gradiente batimétrico. Las muestras se obtuvieron en dos campañas oceanográficas realizadas a bordo del B/O *Justo Sierra*, que abarcaron estaciones en dos transectos a lo largo del gradiente batimétrico, de 200 a 3700 m en la campaña SIGSBEE-1 y de 76 a 3795 m en la campaña SIGSBEE-2, ambas en el sector occidental del Golfo de México.

Un total de ocho familias de tanaidáceos se identificaron en la zona de estudio, lo que representa el 46% de las familias reconocidas a la fecha para Golfo de México, Mar Caribe y Océano Atlántico Tropical Oeste (Mar Intra Americano) y el 33% de las familias reconocidas mundialmente. La familia con mayor abundancia y frecuencia en las muestras de ambas campañas fue Anarthruridae. Los valores máximos de densidad de tanaidáceos (28 y 85.33 ind m⁻²) se registraron en la elevación continental (2620 y 2900 m), en tanto que los valores máximos de biomasa (2.44 – 3.28 mg C m⁻²) se registraron en la planicie abisal, lugar donde también co-ocurrieron los valores más bajos de biomasa (0.003 mg C m⁻²). El análisis de clasificación y el de escalamiento multidimensional mostraron que la distribución estuvo determinada en mayor grado (>70%) por el factor profundidad, y en menor grado por factores como la concentración de pigmentos en columna de agua y el contenido de materia orgánica en el sedimento. La distribución de los organismos del grupo fue de manera agregada ($s^2/x > 1$). Se reconoció que las regiones genéticas de ADN_r, ITS-1 y V7 del 18S, son marcadores útiles para realizar análisis de variabilidad genética entre especies de tanaidáceos, sin embargo, se reconoció que el segmento V7 no tiene la resolución necesaria para distinguir diferencias intra-específicas en el grupo.

Este estudio es el primero de naturaleza ecológica y genética sobre el grupo taxonómico en el mar profundo Golfo de México, por lo cual sirve de referencia para estudios posteriores de orden ecológico, taxonómico y genético de los tanaidáceos en el mar profundo en la cuenca. Así mismo, éste sienta las bases para establecer más estudios acerca de la influencia hidrodinámica y geológica del MIA en la ocurrencia y distribución de este grupo de peracáridos en el mar profundo del Golfo de México.

Introducción

El mar profundo (>200 m de profundidad) (Pequegnat, 1983) es un ambiente cuya diversidad biológica es comparable a la de los arrecifes coralinos (Grassle y Macioleck, 1992). El bentos (grupo de organismos que viven en relación íntima con el sustrato) es uno de los grupos biológicos más abundantes y diversos del mar profundo. Dentro de los taxones más representativos en este ambiente se incluyen a los anélidos poliquetos, los crustáceos, los moluscos y los nemátodos.

Entre los invertebrados bentónicos, los crustáceos representan uno de los grupos más diversificados, con distribución amplia y de mayor interés para los estudios ecológicos y taxonómicos debido a su importancia comercial y como parte de los procesos de transferencia de energía. Dentro de las más de 26,000 especies de crustáceos descritas, existen miríadas de individuos diminutos pobremente estudiados que ocupan una posición estratégica en las cadenas alimenticias marinas (Barnes, 1986). Además, se estima que aún se desconoce un porcentaje elevado de especies nuevas de crustáceos habitantes del mar profundo (Williamson, 1997).

El superorden Peracarida, que representa aproximadamente el 50 % del total de los crustáceos, tiene representantes en todos los ambientes marinos, muchos de los cuales han sido escasamente descritos (Espinosa-Pérez y Hendrickx (2001). En muestras de mar profundo, este grupo contribuye con 32 al 51% de las especies de la macrofauna (Gage y Tyler, 1991). A este grupo pertenecen los organismos objeto de este estudio, los tanaidáceos.

Los miembros del orden Tanaidacea habitan una variedad amplia de ambientes que incluye desde la zona intermareal hasta el mar profundo y desde los polos hasta las regiones tropicales del mundo. Son organismos bentónicos marinos semi-sésiles que habitan dentro de pequeños tubos o túneles construidos por ellos mismos. Actualmente se han descrito más de 850 especies de este orden. A pesar de que en su mayoría son organismos muy pequeños (< 5 mm de largo), ocupan papeles clave en la cadena alimenticia del bentos (Brusca y Brusca, 1990).

Los tanaidáceos carecen de formas larvarias de vida libre que faciliten su dispersión, por lo que el intervalo de extensión de sus poblaciones depende de la movilidad de las fases juveniles una vez que salen del tubo materno y construyen el propio (Sieg, 1983). Los tanaidáceos, en su mayoría, se desarrollan dentro del tubo materno hasta

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

llegar a la etapa juvenil, en la cual, salen y las hembras construyen un tubo nuevo muy cerca del tubo de la madre. Lo anterior ocasiona que presenten una distribución por parches con altas densidades poblacionales cuando las condiciones ambientales son favorables, razón por la cual han sido clasificados como organismos indicadores de zonas batimétricas o de ambientes marinos sanos y con buen aporte de materia orgánica (Sieg, 1983). Los machos al llegar a la etapa adulta se dedican únicamente a reproducirse, etapa durante la cual no ingieren alimento. Durante la época de reproducción éstos localizan a las hembras rastreando sobre el sedimento, actividad que los expone a presiones altas de depredación, y al contacto directo con los factores físicos del agua de fondo (corrientes, giros, entre otros.), lo que, combinado con su estilo de vida sin alimento, hace que su longevidad disminuya. Por lo anterior, los machos pocas veces son capturados y por tanto están escasamente descritos (Larsen, 2001).

El dimorfismo sexual es una característica de los tanaidáceos y está relacionada con el desarrollo postmarsupial. Los caracteres principales que definen el dimorfismo sexual son: el alargamiento de las quelas del macho, una prolongación adicional de la primera antena y la reducción de las partes bucales, también en los machos. Sin embargo, esta diferenciación de caracteres no es general a todos los tanaidáceos. La presencia o ausencia del dimorfismo es una característica que dificulta el estudio de la taxonomía y sistemática en el grupo (Sieg, 1983). Dicha característica es resultado del hermafroditismo que presentan los tanaidáceos, en los cuales se han registrado casos simultáneos de hermafroditas protoginios (muda de hembra a macho) y protándricos (muda de macho a hembra) (Holdich y Jones, 1983). En situaciones donde disminuyen las poblaciones de machos, éstas son restablecidas bajo diferentes condiciones: 1) a partir de un macho juvenil (macho primario), 2) a partir de una hembra que ya haya tenido su primera cría (macho secundario) y 3) a partir de una hembra que haya tenido dos crías (machos terciarios) y posiblemente en etapas de desarrollo más avanzadas. La morfología de los machos primarios es radicalmente diferente a la de las hembras y a la de los machos secundarios y terciarios, los cuales a su vez difieren unos de otros (Highsmith, 1983).

La diversidad y abundancia de los crustáceos disminuye conforme aumenta la profundidad. Sin embargo, como excepción a ese patrón de distribución vertical se encuentran algunas familias de tanaidáceos. Sieg (1986) observó que, a pesar de que existe una correlación negativa entre el número de especies de tanaidáceos y la profundidad, se han registrado valores altos de diversidad a profundidades mayores a 6000 m. Dentro de las familias que se han caracterizado como típicas del mar profundo están: Sphyrapidae, Leviapseudinae, Neotanaidae, Agathotanaidae, Leptognathiidae, Apseudidae y Tanaidae. Las familias Pseudotanaidae y Anarthruridae se han caracterizado por ser habitantes comunes desde las aguas someras hasta la zona hadal (Sieg, 1983). La clasificación actualizada de los tanaidáceos se presenta en el Apéndice I.

Se han reconocido miembros de muchas familias de tanaidáceos que habitan el mismo intervalo batimétrico y que ocupan la misma área pero con diferentes nichos ecológicos. Por ejemplo, en aguas someras, los miembros de la familia Tanaidae están asociados a algas y colonias de hidroides. En tanto que los miembros de la familia Paratanaidae se encuentran en fondos arenosos. Por su parte, las familias Nototanaidae y Apseudidae tienen preferencia por los fondos lodosos (Sieg, 1986). Neotanaidae, por su parte, es una familia característica del mar profundo y abundante en ambientes con sedimentos finos como arcillas y limos (Gardiner, 1975)

Por su estrecha dependencia del sitio que habitan en el sedimento, los tanaidáceos, como integrantes de las comunidades bentónicas, son importantes para estudiar y tratar de entender la respuesta de la biota marina ante los efectos de la contaminación. Los organismos bentónicos en general, toleran las perturbaciones ambientales, siempre que no sean demasiado severas para ocasionar su desaparición local, por ende, dada su dependencia con el sedimento y debido a que éste último almacena temporalmente muchos contaminantes, es más fácil de asignar la respuesta de dichos organismos ante perturbaciones ambientales a un agente causal concreto. Por lo anterior, el bentos puede considerarse como una agrupación de elementos integradores de la calidad del agua de fondo y de los sedimentos marinos (Salazar, 1991).

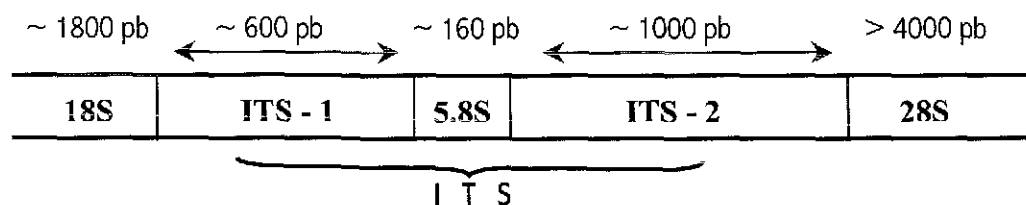
Se ha demostrado que varios grupos de crustáceos, entre ellos los peracáridos, conforman grupos poco estables taxonómicamente, ya que presentan convergencia y reversión de caracteres morfológicos. Los tanaidáceos en particular, constituyen un buen ejemplo de lo anterior, lo que conlleva a que la elección de los caracteres adecuados para su identificación se dificulte y por ende a un escaso conocimiento de especies cuyo papel en los sistemas bentónicos es significativo. Como resultado de dicha inestabilidad taxonómica se han reportado casos de especies que son transferidas de una familia a otra o entre los géneros de una misma familia (Larsen y Wilson, 1998).

Las técnicas moleculares que se han utilizado en estudios sistemáticos, filogenéticos y ecológicos han sido útiles como herramientas adicionales para mejorar el conocimiento de dichos grupos (Spears y Abele, 1999). Los análisis de ADN se han realizado con fines múltiples, principalmente para estudios filogenéticos en diversos niveles taxonómicos. Así mismo, la información proporcionada por las secuencias genéticas (ribosomales, mitocondriales o nucleares) se ha utilizado para conocer las relaciones entre poblaciones de una misma especie o de diferentes especies que fueron separadas por barreras físicas y/o geográficas (France y Kocher, 1996; Schizas *et al.*, 1999).

Los genes eucarióticos comunes a diferentes especies se pueden secuenciar, alinear y analizar para estudiar las relaciones filogenéticas entre los taxa más profundos del árbol filogenético. En contraparte, existen otros genes que se pueden utilizar para estudiar las relaciones entre especies distintas, cercanamente relacionadas, pero morfológicamente indistinguibles. Este amplio espectro de estudios ha sido posible mediante el empleo de genes de ARN ribosomal (ARNr) y sus regiones espaciadoras asociadas, que en conjunto se conoce como ADN ribosomal (ADNr) (Hillis y Dixon, 1991).

Una de las razones por las que el ADNr es útil para realizar estudios en múltiples niveles taxonómicos es que sus diferentes genes y regiones genéticas evolucionan a velocidades muy distintas. Dicha información es útil para reconocer diferencias genéticas en cualquier nivel taxonómico (Hillis y Dixon, 1991). Lo anterior origina la existencia de dos grupos de genes: los genes con *tasa evolutiva rápida*, que son útiles para realizar comparaciones de taxa relacionados cercanamente; los genes con *tasa evolutiva lenta*, que son útiles para realizar comparaciones entre taxa lejanamente relacionados (Simon *et al.*, 1994).

El ADNr eucariótico consiste de cientos de copias repetidas, dentro de las cuales se localiza una unidad de transcripción, que codifica para los genes 18S, 5.8S y 28S con dos espaciadores transcritos internos, ITS1 y ITS2:



Las regiones ITS-1 e ITS-2, junto con la sub-unidad 5.8S, se designan en conjunto como la región ITS (Harris y Crandall, 2000). Debido a su longitud corta y a la naturaleza altamente conservada de los genes adyacentes (18S y 28S), esta región se puede amplificar fácilmente a partir de cantidades pequeñas de ADN genómico mediante la reacción en cadena de la polimerasa (Polymerase Chain Reaction – PCR) (Saiki *et al.*, 1988).

Las secuencias cercanas a los extremos 3' y 5' del ITS-1 son altamente variables y, por tanto, no pueden alinearse con las secuencias de otros organismos por lo que pueden reconocerse diferencias ínter específicas. Sin embargo, la región cercana al centro del ITS-1 está altamente conservada, por lo que puede alinearse con las secuencias de organismos de otras especies, géneros o incluso familias (Baldwin *et al.*, 1998) permitiendo su comparación.

La utilidad del ITS-1 radica en que es una región con alto número de repeticiones en el genoma nuclear, y que es una región altamente variable. Su número amplio de copias facilita su amplificación y secuenciación. Otro aspecto útil es que debido a que la familia de genes de ADNr tuvo una evolución conjunta, diferencias intragenómicas son homogéneas y permiten una reconstrucción confiable de las relaciones entre especies (Baldwin *et al.*, 1998).

Las secuencias de ADNr nuclear se han utilizado ampliamente para hacer análisis de filogenias en muchos organismos, siendo el ITS-1 uno de los usados más ampliamente en estudios poblacionales ó a niveles de especie debido a su tasa rápida de evolución (Baldwin *et al.*, 1998; Harris y Crandall, 2000).

El reciente empleo de los métodos moleculares no sólo se relaciona con la generación de hipótesis filogenéticas, sino que además permite comprobar hipótesis sobre biogeografía, ecología, etología, fisiología y desarrollo ontogenético, entre otros, de los organismos estudiados (Moritz y Hillis, 1996).

Además de los estudios taxonómicos y moleculares, en las últimas décadas se ha desarrollado una serie amplia de estudios ecológicos en las comunidades bentónicas. En general, dichos estudios se han enfocado a entender y explicar la relación entre los organismos y los procesos naturales de su ambiente y por tanto, a describir los patrones resultantes de la distribución, abundancia, diversidad e interacciones de los organismos (Cosson *et al.*, 1997; Underwood *et al.*, 2000; McClain y Rex, 2001), con el fin de proponer programas de protección y manejo de recursos, así como para establecer mecanismos de alerta ecológica en las zonas con alto grado de estrés y riesgo ecológico (natural o inducido por el hombre) (Rodríguez-Villanueva *et al.*, 2000; Cao y Larsen, 2001).

Es sabido que los factores físicos que actúan como fuertes limitantes del desarrollo de las comunidades bentónicas de mar profundo, sin embargo, el alimento es quizá el factor más restrictivo para su existencia, ya que dependen de la exportación de materia orgánica, la mayor parte de la cual se origina a partir del hundimiento de la producción "nueva" generada en la zona eufótica durante el proceso de la fotosíntesis (Gage y Tyler, 1991).

Las fuentes alimenticias principales de los organismos bentónicos son dos: 1) la caída de fuentes grandes de alimento (cadáveres de vertebrados, detrito de plantas costeras, heces fecales, mudas de animales planctónicos, agregados de plancton), conocidos en conjunto como *Materia Orgánica Particulada (MOP)* y 2) la contenida y

disuelta en el agua intersticial de los sedimentos, conocida como *Materia Orgánica Disuelta (MOP)* (Gage y Tyler, 1991).

En virtud de que la abundancia de los organismos del mar profundo está determinada en su mayor parte por el aporte de materia orgánica proveniente de la capa eufótica hacia las capas inferiores, las zonas bentónicas de mayor abundancia o biomasa se han relacionado con las áreas superficiales de productividad elevada. Sin embargo, se ha visto que las regiones bentónicas con valores altos de abundancia no necesariamente se caracterizan por presentar una diversidad elevada.

Sin embargo otros factores no biológicos también tienen influencia en la distribución de las comunidades bentónicas. Se han reconocido patrones geográficos que permiten realizar generalizaciones en la estructura y forma de organización de las comunidades bentónicas de mar profundo. En el caso de la abundancia, existe un patrón con tendencia general de disminución exponencial con el incremento de la profundidad (Rex *et al.*, 1997). De manera similar, se han reconocido cambios en la composición faunística que generan intervalos verticales caracterizados por diferentes taxa. Dicho comportamiento ha permitido reconocer que los valores de diversidad más elevados en las comunidades bentónicas de mar profundo ocurren entre los 3 y 4 km de profundidad (Sanders, 1968).

La diversidad en el mar profundo se ha explicado con base en diversas hipótesis, generadas a partir de la influencia de múltiples factores que incluyen: el área de extensión que cubre cada una de las zonas en el gradiente batimétrico, la antigüedad de la fauna en las cuencas oceánicas y su efecto en la especiación, la competencia por recursos, la heterogeneidad espacial en la escala pequeña reflejada en el tipo de sustrato y en el tamaño de grano del sedimento, los mecanismos asociados al reclutamiento de especies con larvas pelágicas y a la perturbación generada por los pulsos efímeros de alimento (Gage, 1996). Otro enfoque incluye las corrientes de fondo que generan perturbaciones en las escalas mediana y grande (Mann y Lazier, 1991; Rex *et al.*, 1997). Dichas hipótesis serán confirmadas o rechazadas con los resultados experimentales que se obtengan a partir de estudios ecológicos interdisciplinarios en mar profundo.

Hutchinson (1978) clasificó las causas de los patrones de dispersión de las poblaciones con base en tres procesos principales: 1) *vectoriales*, que son las causas químicas o físicas que influyen en los patrones locales de abundancia; 2) *reproductivos*, que incluyen el tipo de apareamiento, el número de crías y su desarrollo, los cuidados paternos y el comportamiento social o las asociaciones de grupos de individuos; 3) *de interacciones biológicas*, considerando la

relación entre dos o más especies (p.e. presa-depredador o comensalismo, entre otros) que generan o modifican los patrones de dispersión de una o varias poblaciones. Además, consideró que dichos patrones pueden ser sólo el resultado de procesos estocásticos. En las comunidades bentónicas del mar profundo, tales procesos actúan de manera conjunta en la determinación de la estructura poblacional y comunitaria así como de sus patrones de distribución. La distribución espacial de los invertebrados macrobentónicos se ha evaluado en tres niveles o escalas: 1) *local* (escala pequeña) 2) *regional* (mesoescala) y 3) *global* (escala grande). El presente estudio, de tipo ecológico, se llevó a cabo tomando en cuenta dos escalas: pequeña ($<1 \text{ m}^2$) como son las réplicas de cada muestra y regional ($>300 \text{ km}$, cuenca del golfo de México) el sector que incluye los dos transectos estudiados.

Antecedentes

El interés por el estudio de los tanaidáceos creció en las décadas de los 70's y 80's con los estudios de Sieg y Kudinova-Pasternak debido a la falta de información taxonómica y filogenética del orden. Sin embargo, las dificultades que se presentan en la identificación de los organismos a nivel de especie o incluso de familia interrumpieron los estudios de la biología y la distribución del grupo (Sieg, 1983). Durante las últimas cuatro décadas, la mayoría de las descripciones se han realizado en el nivel de familia, por lo que los estudios sistemáticos, ecológicos y zoogeográficos en este grupo son más comunes en ese nivel. Una de las dificultades mayores en la identificación de especies de tanaidáceos, se atribuye a la talla reducida que presentan, como es el caso de los organismos registrados en el sector occidental del Golfo de México, cuyas tallas son menores a 5 mm (Hernández, 1999).

El primer registro de tanaidáceos para el Golfo de México fue el de Richardson (1905) para *Apseudes propinquus* en la costa oeste de Florida. Posteriormente, Dawson (1966) publicó sobre el género *Apseudes* en el norte del Golfo de México. Más tarde, Ogle (1977) publicó un listado de 18 especies para el Golfo de México, basándose en publicaciones previas, colecciones personales y trabajos inéditos. A partir de 1982, diversos autores (Ogle *et al.*, 1982; Sieg *et al.*, 1982; Sieg y Heard 1983, 1985, 1988, 1989; Viskup y Heard, 1989; Meyer y Heard, 1989; Hansknecht y Heard, 2001) han llevado a cabo una serie de publicaciones de la fauna de tanaidáceos del Golfo de México.

La literatura de las familias del orden Tanaidacea es escasa. De manera global cabe destacar los trabajos de Lang (1968), quien contribuyó en forma determinante al establecimiento de los caracteres principales en la sistemática del orden, aportando bases para el entendimiento de la filogenia del orden; los de Sieg (1975 - 1986), quien clasificó las familias de tanaidáceos reconocidas a nivel mundial y en 1983 realizó un estudio de la distribución de los tanaidáceos del mar Caribe y del Golfo de México. Este mismo autor concluyó que la región tropical mundial alberga el número mayor de especies de tanaidáceos, y resaltó que el Atlántico Tropical es una de las regiones con mayor diversidad, con 17 familias y 164 especies (Sieg, 1986); sin embargo, atribuyó dichos resultados a que una incidencia mayor en la investigación se ha realizado en esta parte del océano mundial.

Estudios ecológicos realizados en las últimas décadas revelaron la existencia de una fauna rica, diversa y poco descrita de tanaidáceos en las plataformas y taludes continentales del mundo (Sieg, 1984; Holdich y Bird, 1985; Sieg y Heard, 1989; Larsen, 1999; Hansknecht y Heard, 2001). En algunas áreas del talud continental, la

abundancia de los tanaidáceos es mayor a la de otros grupos de malacostracos (Sieg y Heard, 1988). Basados en el análisis de colecciones de la plataforma y del talud continental de las costas del sureste y del norte del Golfo de México, Sieg y Heard (1989) encontraron que el número total de especies de tanaidáceos en esta región podría exceder a 250. En el estudio de Gallaway *et al.* (1988) (citado en Sieg y Heard, 1988) en el talud continental del norte del Golfo de México, se registraron más de 168 taxa de tanaidáceos, representando el segundo grupo más diverso después de los poliquetos. En cuanto a la densidad, los tanaidáceos ocuparon el cuarto lugar en ese estudio después de los poliquetos, los ostrácodos y los bivalvos. En dicho estudio, la familia Anarthruridae contribuyó con más de dos tercios de los taxa registrados de tanaidáceos, con un número grande de géneros y especies nuevos (Sieg y Heard, 1988).

A pesar de todos los estudios realizados anteriormente, la taxonomía de los tanaidáceos está llena de contradicciones e inconsistencias debido al método tradicional de estudio, a la inestabilidad taxonómica del grupo y a la dificultad en la elección de caracteres taxonómicos, por lo que se ha cuestionado la validez de su taxonomía y sistemática actual a nivel mundial (Larsen y Wilson, 1998). Aunado a lo anterior, no se cuenta con un listado actualizado de especies de tanaidáceos del Golfo de México (R. Heard, com. pers., 2001)

Los estudios realizados sobre la distribución de los tanaidáceos y el efecto de la dinámica del hábitat en su distribución, también son escasos. Entre los estudios existentes se reconoce el de Sieg (1983), quien presentó un listado de las especies distribuidas en todo el mundo, el mismo autor en 1986 introdujo un código de descripción de la distribución de las especies que siguió el concepto de las provincias zoogeográficas que propusieron Ekman (1953) y De Lattin (1967), citados por Sieg (1986). De acuerdo con dicha clasificación, se propuso que la fauna de tanaidáceos del Golfo de México conocida para la plataforma de la costa este y noreste del Golfo de México está vinculada con la fauna de la costa este de Centro América y de América del Sur. De este análisis se observó que los tanaidáceos tienen más especies en los trópicos. En un análisis comparativo con las zonas tropicales, se observó que el océano Atlántico presenta mayor diversidad de tanaidáceos (164 especies) que el océano Pacífico (102 especies), sin embargo, este patrón de distribución es quizá resultado de un esfuerzo mayor de recolecta y de los estudios realizados en regiones tropicales del Atlántico con respecto al Pacífico.

Una de las preocupaciones de la investigación marina a nivel mundial es evaluar los procesos que determinan las tasas de recolonización de la fauna en sedimentos del mar profundo (Bird y Holdich, 1989). Lo anterior se ha desarrollado bajo los objetivos de explorar el potencial de explotación de recursos del mar profundo; evaluar el

efecto de los desechos químicos y radiactivos y, establecer mecanismos que permitan la subsistencia de las comunidades bentónicas (Levin y Smith, 1984). Entre los invertebrados que se han registrado como indicadores en los experimentos de recolonización están los tanaidáceos, debido al intervalo limitado de su distribución en el bentos, resultado de su estrategia reproductiva (Reidenauer y Thistle, 1985; Bird y Holdich, 1989).

El complejo de eventos de microsucesión en el sedimento se ha considerado como uno de los factores clave en el mantenimiento de la diversidad alta de especies en los ecosistemas tanto someros como profundos y es posible que algunas especies de tanaidáceos estén involucradas en las etapas tempranas de sucesión, actuando como colonizadores altamente especializados, oportunistas e invasores rápidos de los sedimentos perturbados (Bird y Holdich, 1989). Como ejemplo de lo anterior, Reidenauer y Thistle (1985) realizaron un estudio de la respuesta de las poblaciones de tanaidáceos que habitan a 4.8 km de profundidad y que están expuestos a corrientes de fondo intensas derivadas de la Corriente del Golfo (*Gulf Stream*) y encontraron que la densidad de los tanaidáceos bajo dichas condiciones fue mayor a la registrada en otras regiones a profundidades similares. Dichos autores postulan que este patrón es resultado de procesos de evolución como supervivencia a tales condiciones.

Debido a la relevancia de la información resultante para el desarrollo de hipótesis, la postulación de teorías de evolución y, el establecimiento de fundamentos para apoyar el desarrollo de programas de conservación de áreas protegidas (Hedgecock *et al.*, 1982) y delimitación de regiones marinas prioritarias, generados a partir de estudios moleculares, los estudios de este tipo en crustáceos comenzaron desde finales de la década de los 70's e inicios de la década de los 80's (Beattie y Skinner, 1972; Bulnheim y Scholl, 1981) y posteriormente se aplicaron en peracáridos en estudios de reconstrucción filogenética (Meyran *et al.*, 1997; Spears y Abele, 1997).

Los análisis de variabilidad genética de la región ITS-1 en crustáceos enfocados en estudios de filogenia y de genética de poblaciones comenzaron recientemente. Schizas *et al.*, (1999) usó esta región genética para investigar la estructura de la población de un copépodo bentónico marino. Harris y Crandall (2000) demostraron la variación intragenómica del ITS-1 en langostinos de agua dulce; Murphy y Goggin (2000) reportaron tasas de divergencia elevadas del ITS-1 entre especies de *Sacculina* y Chu *et al.*, (2001) utilizaron el ITS-1 para analizar la variabilidad genética inter específica e intra específica en diferentes grupos de crustáceos (cangrejos, percebes, cladóceros, camarones y langostas).

Los estudios de este tipo en tanaidáceos son escasos, al igual que en la mayoría de los componentes de la infauna. Larsen (2001) realizó uno de los trabajos pioneros para el grupo, utilizando organismos costeros del sureste de Australia. Sin embargo, estos estudios son inexistentes en el Golfo de México, a pesar de que se ha detectado un número elevado de formas e individuos diferentes de crustáceos de mar profundo aún no identificados (Escobar *et al.*, 1999). En particular, las recolectas realizadas sobre la plataforma y el talud continental del Golfo de México desde inicios del siglo 20 y hasta la fecha, han permitido reconocer un número elevado de especies y géneros cuya posición taxonómica y clasificación actual es incierta, por lo que se espera que los análisis moleculares puedan mejorar nuestro conocimiento al respecto.

En la medida que el conocimiento sobre los caracteres filogenéticos crezca, se facilitará la identificación de los tanaidáceos y eventualmente se estabilizará la sistemática del orden, lo que permitirá a su vez que se reconozca la alternancia de grupos taxonómicos y su papel ecológico en los ambientes marinos y en las cadenas alimenticias.

El uso de estos alcances moleculares en el presente estudio, i.e. extracción y amplificación de ADN, permitirá sentar las bases para proponer mecanismos alternativos para confirmar la identidad de los tanaidáceos recolectados en el Golfo de México, lo que ayudará en el esclarecimiento de la diversidad del grupo, en la descripción de los patrones de distribución y proporcionará información útil para análisis de filogenias de especies en la región.

Objetivos

General

Reconocer las familias de tanaidáceos y describir sus patrones de distribución con base en las condiciones ecológicas en las que ocurren (intervalo batimétrico, naturaleza del sedimento superficial y factores físico-químicos del agua de fondo) en dos transectos a profundidad en el oeste del Golfo de México. Reconocer la variabilidad genética de la región ITS-1 del ADNr de las familias de tanaidáceos reconocidas en este estudio.

Particulares

1. Elaborar un listado de las especies de tanaidáceos que ocurren desde la plataforma continental hasta la zona abisal del Golfo de México, Mar Caribe y Atlántico Occidental Tropical¹, con base en los registros de la literatura.
2. Determinar la riqueza de familias de tanaidáceos que ocurre en los dos transectos a profundidad del oeste del Golfo de México.
3. Describir las condiciones ambientales del agua de fondo y de la naturaleza del sedimento superficial en que habitan los tanaidáceos en los dos transectos a profundidad del oeste del Golfo de México.
4. Describir la distribución de los tanaidáceos en los dos transectos a profundidad a partir de su densidad (ind m^{-2}) y la biomasa (mgC m^{-2}) totales con respecto al total de la macrofauna².
5. Interpretar la distribución de los tanaidáceos en el gradiente batimétrico con base en los factores ambientales del agua de fondo y la naturaleza de sedimento superficial.
6. Desarrollar una técnica de extracción y amplificación de ADN de tanaidáceos del mar profundo del Golfo de México para proponer una estrategia de estudio de genética de poblaciones en estos organismos.
7. Reconocer la variabilidad genética del espaciador interno ITS-1 del ADNr de las familias de tanaidáceos reconocidas en los dos transectos a profundidad del oeste del Golfo de México.

¹ De aquí en adelante esta región se denominará como Mar Intra-Americano (MIA).

² Grupo de organismos bentónicos cuya talla es menor de 1000 μm y mayor a 250 μm (Gage y Tyler, 1991)

Hipótesis

La estrategia reproductiva de los tanaidáceos (desarrollo directo y bajo número de crías) influida por condiciones ambientales localizadas en el mar profundo del oeste del Golfo de México (concentraciones altas de oxígeno disuelto, aporte limitado de alimento, fisiografía accidentada y compleja, diversidad de sedimentos y contenido variable de materia orgánica), conlleva a postular que la riqueza de familias de los tanaidáceos sea elevada y que su distribución en el gradiente batimétrico tienda a ser en forma agregada. Así mismo, permite proponer que la variabilidad genética de las poblaciones de tanaidáceos sea elevada.

Justificación

El presente estudio surge como resultado del conocimiento escaso del orden Tanaidacea en el mar profundo del Golfo de México, por lo que, en una primera etapa se elaboró un listado de las especies descritas previamente en el Mar Intra-Americano (MIA) del cual forma parte el Golfo de México. Lo anterior se realizó con base en el reconocimiento de los Ecosistemas Marinos Grandes (*Large Marine Ecosystems*), que considera la existencia de la interconexión entre cuencas marinas y la similitud en las condiciones batimétricas, hidrográficas, de productividad y dependencia trófica dentro de una misma región (Sherman, 1990).

La descripción de los factores ambientales de la masa de agua de fondo y del sedimento superficial de los transectos a profundidad del oeste del Golfo de México, contribuye con herramientas para interpretar la distribución de los tanaidáceos en la escala pequeña ($< 1\text{m}^2$) en localidades del mar profundo y facilita la descripción del patrón de distribución del grupo en la región.

Hipótesis

La estrategia reproductiva de los tanaidáceos (desarrollo directo y bajo número de crías) influida por condiciones ambientales localizadas en el mar profundo del oeste del Golfo de México (concentraciones altas de oxígeno disuelto, aporte limitado de alimento, fisiografía accidentada y compleja, diversidad de sedimentos y contenido variable de materia orgánica), conlleva a postular que la riqueza de familias de los tanaidáceos sea elevada y que su distribución en el gradiente batimétrico tienda a ser en forma agregada. Así mismo, permite proponer que la variabilidad genética de las poblaciones de tanaidáceos sea elevada.

Justificación

El presente estudio surge como resultado del conocimiento escaso del orden Tanaidacea en el mar profundo del Golfo de México, por lo que, en una primera etapa se elaboró un listado de las especies descritas previamente en el Mar Intra-Americano (MIA) del cual forma parte el Golfo de México. Lo anterior se realizó con base en el reconocimiento de los Ecosistemas Marinos Grandes (*Large Marine Ecosystems*), que considera la existencia de la interconexión entre cuencas marinas y la similitud en las condiciones batimétricas, hidrográficas, de productividad y dependencia trófica dentro de una misma región (Sherman, 1990).

La descripción de los factores ambientales de la masa de agua de fondo y del sedimento superficial de los transectos a profundidad del oeste del Golfo de México, contribuye con herramientas para interpretar la distribución de los tanaidáceos en la escala pequeña ($< 1\text{m}^2$) en localidades del mar profundo y facilita la descripción del patrón de distribución del grupo en la región.

Área de Estudio

El área de estudio se localiza en el sector oeste del Golfo de México. Las campañas oceanográficas se realizaron a lo largo de dos transectos en un gradiente batimétrico, que incluyeron la plataforma, el reborde, el talud, la elevación continental y la planicie abisal (Figura 1; Tablas 1 y 2) frente a Tamaulipas (24° a $25^{\circ}25'$ N y $97^{\circ}12'$ a $93^{\circ}07'$ W) y frente a Veracruz (21° a $23^{\circ}32'$ N y 97° a $92^{\circ}17'$ W).

Este sector del golfo presenta una plataforma estrecha, generalmente menor a 50 km de ancho, la cual termina a una profundidad de 100 – 200 m (Bergantino, 1971). El talud continental es abrupto y está caracterizado por la presencia de plegamientos paralelos a la línea de costa denominados Cordilleras Mexicanas, que se extienden entre los 24° y 19° N (Antoine *et al.*, 1974) (Figura 1). Éstas actúan como barrera para el sedimento de origen continental, por lo que generan uno de los taludes continentales únicos en el mundo por su naturaleza y origen (Garrison y Martin, 1973; Moore y Del Castillo, 1974). En el Golfo de México se ha delimitado el inicio del mar profundo a partir de la zona de transición entre la plataforma y el talud continental (Pequegnat, 1983).

Hacia el este y el sur del talud continental se extiende una planicie abisal amplia. Entre el talud continental y esta planicie abisal se presenta una elevación continental estrecha (Ewig y Antoine, 1966). La planicie abisal de Sigsbee es una de las superficies más llanas de la corteza terrestre, se extiende de 90° W a 95° W y de 22° N a 25° N, cuenta con una extensión de 450 km de largo y 290 km de ancho, y cubre un área de 103,600 km². Dicha planicie está cubierta por una sección sedimentaria ancha (>9 km); las fuentes principales de estos sedimentos son los aportes de los ríos Bravo y Mississippi (Bryant *et al.*, 1991). La planicie abisal es parte de la provincia terrígena del Golfo (Uchupi, 1975). La uniformidad del suelo en esta zona se rompe por una serie de diapiros salinos que se elevan sobre la planicie y conforman los Nodos de Sigsbee, ubicados en la parte sur de la fosa de Sigsbee (Figura 1) (Antoine y Bryant, 1969; Bryant *et al.*, 1991).

La zona de estudio presenta tres estratos de profundidad, los cuales se distinguen por el tipo de sedimento. El primer estrato de profundidad está conformado de lodos y se aproxima al límite del aporte terrígeno de los ríos Bravo, Soto la Marina y Pánuco. Además, a lo largo de la plataforma interior, al norte de los ríos Pánuco y Soto la Marina, se han registrado parches de grava y arena gruesa mezclados con lodos. El segundo estrato de profundidad es sedimento terrígeno acarreado que cubre las cordilleras Mexicanas (Antoine, 1972). El tercer estrato está conformado en su mayoría por lodos de origen biogénico (Escobar y Soto, 1997), los cuales se originan en los arrecifes de la plataforma continental de Florida, Yucatán, Veracruz y Texas – Louisiana y llegan a la zona abisal por medio de corrientes oceánicas (Pica-Granados *et al.*, 1991).

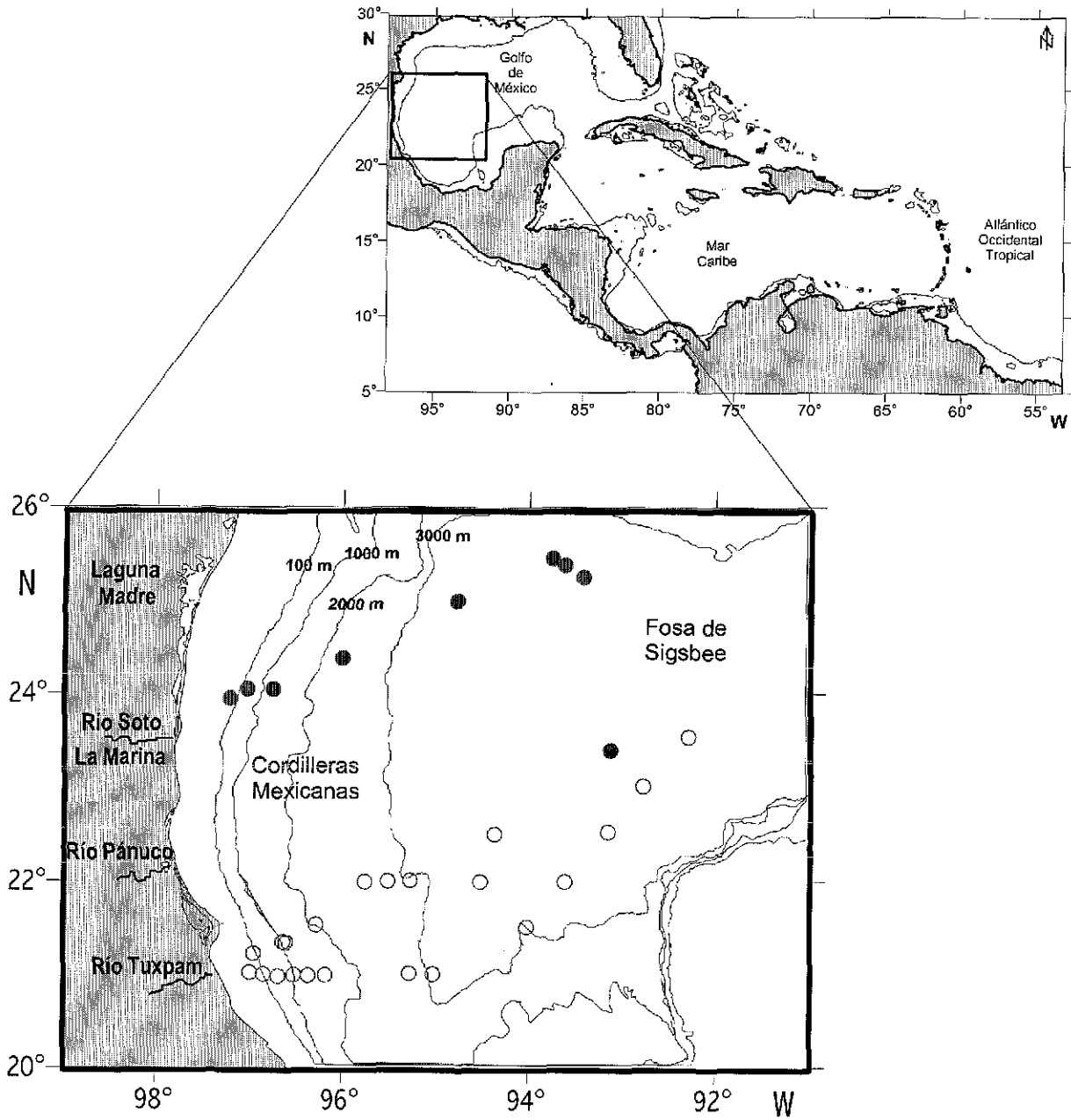


Figura 1. Área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo para las campañas SIGSBEE- 1 (●) (junio, 1997) y SIGSBEE – 2 (○) (junio, 1999). Batimetría tomada de <http://ibis.grdl.noaa.gov/cgi-bin/bathy/bathD.pl>

Los sedimentos superficiales que cubren la cima de los Nodos de Sigsbee son lodos (oozes) pelágicos, principalmente formados de restos de foraminíferos y algunas capas delgadas de turbiditas (Bryant *et al.*, 1991). En general, los sedimentos del sector oeste del Golfo de México están clasificados dentro de las provincias 3, 4 y 7 que propone Antoine (1972).

La hidrodinámica del área de estudio está determinada por los patrones de circulación general que prevalecen en el sector occidental del Golfo y que han sido descritos por Vidal *et al.* (1992), donde se destaca la presencia de los giros anticiclónicos y ciclónicos liberados de la corriente de Lazo que se trasladan en dirección oeste de la cuenca. La década pasada Vidal *et al.* (1990; 1994b) mostraron que en el centro de dichos anticiclones la circulación vertical es descendente, provocando el hundimiento de la masa de agua, en tanto que en el centro de los ciclones la circulación vertical es ascendente, provocando afloramientos con intensidades de hasta 15 m d^{-1} . Este patrón de circulación es responsable de la alta productividad primaria y secundaria del Golfo y afecta parcialmente las masas de agua más profundas ($\sim 3740 \text{ m}$) (Vidal *et al.*, 1990). Así mismo, Vidal *et al.* (1998) reconocieron que los giros anticiclónicos que se desprenden de la corriente de Lazo migran hacia el oeste del golfo hasta chocar con el talud continental occidental, donde generan intensas corrientes de chorro con velocidades de 32 a 85 cm s^{-1} que se dispersan hacia el norte. Además, en la unión del giro anticiclónico con los giros ciclónicos existen corrientes de chorro, con dirección sur, que movilizan volúmenes de agua grandes desde la plataforma continental hacia el mar profundo y viceversa (Vidal *et al.*, 1994a). Por consiguiente, estos giros anticiclónicos constituyen el mecanismo primordial mediante el cual ingresan, se dispersan y se diluyen las masas de agua del Golfo. La traslación de estos giros ($\sim 6 \text{ km d}^{-1}$), su tiempo de residencia (~ 9 a 12 meses) y su colisión contra el talud occidental del Golfo de México son determinantes en la distribución de las propiedades fisicoquímicas de las masas de agua presentes desde la superficie hasta el fondo, del campo de circulación y del transporte que controla el intercambio de las masas de agua de la plataforma continental y de la región oceánica del Golfo de México (Vidal *et al.*, 1998).

Diversos estudios de la circulación profunda del Golfo de México (Pequegnat, 1972; Hoffman y Worley, 1986; Sturges *et al.*, 1993) han demostrado en conjunto, que ésta se caracteriza por un campo energético de eddies. Recientemente Welsh y Inoue (2000) crearon un modelo de simulación de corrientes de fondo y demostraron que a medida que la corriente de Lazo se extiende hacia el norte del Golfo de México, se desarrolla en el fondo un par de giros anticiclón – ciclón por debajo de la formación del nuevo anillo. El eje del par de giros profundos migra hacia el oeste siguiendo la batimetría. A medida que se separan los anillos la circulación que va por debajo de la corriente de Lazo migra hacia el oeste y cambia de anticiclónica a ciclónica. Las velocidades máximas de los giros profundos

varían de 10 a 21 cm s⁻¹ entre los 1650 y 2250 m de profundidad y se incrementan en los escarpes de Campeche y Sigsbee debido a la fricción con estas formaciones. La formación y migración de los pares de giros profundos por debajo de los anillos de la corriente de Lazo y la interacción de éstos con la topografía de fondo, proporcionan un mecanismo de ventilación de las aguas profundas del Golfo de México (Welsh y Inoue, 2000).

Las condiciones físico-químicas del Golfo de México son resultado principalmente de la hidrodinámica de la cuenca. En el talud superior se ha reconocido una capa de concentración mínima de oxígeno disuelto como consecuencia de una de las bisecciones de la distribución de la circulación baroclínica. Las condiciones oceánicas que predominan en el sector oeste están caracterizadas por un perfil térmico con tres zonas: la capa de mezcla, la termoclina y la capa profunda. Este perfil térmico se extiende en un intervalo de más de 23° a 4° C. Debajo de la capa de mezcla se localiza el máximo de salinidad (36.7 ups)³, que disminuye rápidamente y forma la haloclina hasta los 400 m. A partir de este estrato la salinidad disminuye y alcanza un mínimo de 34.88 ups a 750 m donde se reconoce el Agua Antártica Intermedia (AAI). La masa de agua localizada por debajo de los 1,500 m se caracteriza por tener temperatura de 4.02 ° C y salinidad de 34.98 ups y corresponde al Agua Profunda del Atlántico Norte (APAN) (Nowlin y McLellan, 1967).

La condición estratificada de la columna de agua en el oeste del Golfo de México prevalece desde abril (temperatura de 23.7° C) hasta la temporada de lluvias, que termina en septiembre, cuando las aguas superficiales alcanzan temperaturas máximas de 29° C y la capa de mezcla está a una profundidad de 50 m en la plataforma externa (Escobar y Soto, 1997).

Al inicio de la temporada de nortes, en octubre, se establece la mezcla convectiva de la columna de agua, que termina en marzo. Esta mezcla, generada por viento, es común en la columna de agua y su efecto deprime la estratificación a 150 m de profundidad en las aguas de la plataforma exterior. Los anillos anticiclónicos que chocan en la plataforma de Tamiahua maximizan el proceso de mezcla en esa época (Escobar y Soto, 1997).

El Golfo de México se reconoció recientemente como parte del mar Intra-Americano (MIA ó IAS por sus siglas en inglés), el cual es una unidad geográfica limitada principalmente por las islas del Mar Caribe y las masas de tierra continental de los Estados Unidos, México, Centro y el norte de Sur América (Gallegos *et al.*, 1993). En ese mismo año, se mencionó que la naturaleza y la composición biológica de los ecosistemas del MIA son funciones de sus

³ Unidades prácticas de salinidad.

singulares atributos físicos. Así, se ha propuesto que el clima regional y temporal y los ciclos hidrológicos están afectados significativamente por la hidrodinámica del MIA. Dicho mar se ha reconocido como un excelente laboratorio físico dentro del cual los procesos oceanográficos importantes pueden ser estudiados y extrapolados a otras partes del océano global y sirve de escenario para el presente estudio de los tanaidáceos. La parte del IAS que corresponde al Golfo de México cubre una superficie que mide $1.5 \times 10^6 \text{ km}^2$ y encierra un volumen de agua de $2.3 \times 10^6 \text{ km}^3$ (National Research Council y Academia Mexicana de Ciencias, 1999).

Metodología

1. Trabajo de Campo

El material se obtuvo de las colectas correspondientes a las campañas oceanográficas SIGSBEE –1, en junio de 1997, y SIGSBEE –2, en junio de 1999, realizadas a bordo del B/O *Justo Sierra*. Las muestras provienen de dos transectos perpendiculares a la línea de costa que cubrieron un gradiente batimétrico de 200 a 3760 m en la primera campaña y de 76 a 3795 m en la segunda campaña, ambos en dirección a la planicie abisal y los Nodos de Sigsbee (Figura 1, Tablas 1 y 2).

Tabla 1. Ubicación de las estaciones de muestreo de la campaña SIGSBEE - 1 (junio, 1997).

Estación	Réplicas n	Latitud N	Longitud W	Profundidad m
1	5	23° 57' 10"	97° 12' 09"	200
2	5	24° 03' 20"	97° 01' 07"	498
3	5	24° 03' 09"	96° 44' 40"	1231
4	3	24° 09' 20"	96° 34' 07"	1698
5	3	24° 12' 09"	96° 09' 50"	2220
6	3	24° 23' 08"	96° 00' 07"	2620
7	3	24° 03' 08"	94° 42' 60"	3760
8	4	23° 24' 06"	93° 07' 09"	3760
9.1	3	25° 15' 30"	93° 25' 07"	3620
9.2	3	25° 15' 08"	93° 26' 09"	3650
9.3	3	25° 22' 20"	93° 33' 50"	3600
9.4	3	25° 23' 10"	93° 37' 07"	3635
9.5	3	25° 27' 30"	93° 45' 09"	3690
10	3	24° 59' 50"	94° 46' 09"	3700

1.1 Masa de Agua de fondo. En ambas campañas, se midieron los parámetros ambientales de la masa de agua profunda, tales como temperatura y salinidad de fondo, utilizando una sonda CTD (General Oceanics Mark III WOOCE) en cada una de las estaciones de muestreo. Las muestras de agua de fondo se tomaron con la roseta del CTD y se emplearon para conocer la concentración de oxígeno disuelto. Se empleó el método de Wrinkler (Strickland y Parsons, 1972) en análisis por duplicado; los datos obtenidos se cotejaron con los obtenidos por lectura con un oxímetro YSI modelo 51B y sensor YSI modelo 5905 con precisión de $\pm 0.1 \text{ mg l}^{-1}$ (calibración por temperatura ó 2% de la lectura). Por otra parte, con apoyo de un perfilador Biospherical modelo PNF-300, se realizó un perfil de clorofila *a* que permitió conocer su patrón de distribución en la capa eufótica de la columna de agua, su máximo y la profundidad de ocurrencia de éste.

Tabla 2. Ubicación de las estaciones de muestreo de la campaña SIGSBEE - 2 (junio, 1999)

Estación	Réplicas	Latitud	Longitud	Profundidad m
	n	N	W	
1	3	21° 01' 00"	96° 59' 06"	76
2	3	20° 59' 54"	96° 50' 18"	304
3	3	20° 58' 37"	96° 41' 00"	690
4	3	20° 59' 22"	96° 30' 51"	1400
5	3	20° 58' 57"	96° 21' 30"	1680
6	3	20° 59' 13"	96° 10' 40"	1920
7	3	21° 59' 31"	95° 45' 06"	2300
8	3	20° 59' 48"	95° 30' 09"	2730
9	3	20° 00' 15"	95° 16' 16"	2900
10	3	20° 59' 52"	95° 01' 01"	3360
11	3	20° 59' 35"	94° 30' 41"	3300
12	3	21° 30' 31"	94° 00' 37"	3290
13	3	21° 59' 28"	93° 36' 10"	3300
14	3	22° 31' 39"	93° 08' 42"	3600
15	3	23° 00' 37"	92° 46' 19"	3780
16	3	23° 32' 05"	92° 17' 13"	3795
17	3	23° 08' 03"	93° 22' 26"	3730
18	3	22° 30' 12"	94° 21' 47"	3750
19	3	22° 00' 16"	95° 15' 40"	3200
20	3	21° 31' 39"	96° 16' 19"	1960
21	3	21° 20' 01"	96° 35' 44"	1400
21a	3	21° 20' 37"	96° 37' 34"	1365
22	3	21° 12' 06"	96° 56' 01"	246
22b	3	21° 13' 12"	96° 56' 15"	253

1.2 *Sedimento*. Las muestras de sedimento se obtuvieron en fondos blandos con un nucleador de caja tipo US-NEL con área de 0.25 m² (Holme y McIntyre, 1984). El sedimento contenido en el nucleador se dividió en cuatro cuadrantes, tres de los cuales se destinaron a la obtención de muestras de macroinfauna; el cuarto cuadrante se utilizó para recolectar muestras para el análisis de la materia orgánica, el tipo de sedimento y la concentración de pigmentos en sedimento. Estas últimas muestras sólo se tomaron en ocho estaciones de la campaña SIGSBEE-2. Las muestras para analizar la materia orgánica y los pigmentos en el sedimento se obtuvieron con núcleos (jeringas de 20 ml), tomando sólo los primeros 5 ml del sedimento contenido en la jeringa. Ambas muestras se guardaron en tubos de centrifuga y se congelaron. Las muestras destinadas para el análisis de pigmentos se cubrieron con papel aluminio antes de congelarse para evitar la degradación por luz de los mismos. Las muestras para el análisis del tipo de sedimento se obtuvieron con una espátula, tomando los primeros 10 cm del sedimento; se guardaron en bolsas de plástico etiquetadas y se almacenaron a temperatura ambiente hasta su análisis en el laboratorio. La macroinfauna bentónica se obtuvo de la capa superficial (10 cm) del sedimento obtenido en el nucleador, se tomaron de tres a cinco réplicas con un área de

0.0625 m² cada una. Después de resuspender cada réplica en agua marina, el sedimento se filtró a través de tres tamices con luz de malla de 1.0, 0.5 y 0.25 mm. Los organismos retenidos en el primer tamiz se recolectaron y se colocaron en frascos de vidrio con etanol absoluto. El sedimento que permaneció en los demás tamices también se recolectó, se fijó con etanol absoluto y se tiñó con Rosa de Bengala (colorante biológico). Tanto el material separado en frascos como el contenido en las bolsas se guardaron a -10° C hasta su análisis en el laboratorio.

2. Trabajo de Gabinete

2.1 Contenido de materia orgánica. Su determinación se realizó de acuerdo con el procedimiento y constantes de conversión de Stetson y Trask (1953) con base en los valores de nitrógeno orgánico, analizado elementalmente con base en la estrategia descrita en Escobar y Soto (1997).

2.2 Determinación del tipo de sedimento. Se siguió el método de pipeta, empleando la ley de Stokes para conocer las tasas de sedimentación de las partículas (Folk, 1968). La muestra de 10 mg de sedimento se colocó en una cápsula de porcelana (secada y pesada previamente) y se pesó. El sedimento se pasó a través de un tamiz de abertura de malla de 4 phi (ϕ), la fracción que permaneció en el tamiz se recolectó y se pesó (esta fracción correspondió a la arena contenida en el sedimento). La fracción que pasó por el tamiz se colocó en una probeta de 1000 ml, aforando con agua destilada. Se tomó la temperatura del agua para poder determinar los tiempos de pipeteo. Se agregaron 0.5 g de dispersante para evitar la floculación y se agitó la muestra durante un minuto para homogeneizar el contenido de la probeta. Al terminar de agitar, se consideró el tiempo cero, donde inicia el depósito o sedimentación del material. Transcurridos 20 segundos se tomó la primera alícuota a 20 cm de profundidad, correspondiente al tamaño de 4 ϕ (0.0625 mm), la cual se vació en una cápsula de porcelana de 60 ml para secarla en un horno a temperatura de 60 a 70°C. Las siguientes clases de tamaños se obtuvieron de la misma manera disminuyendo la profundidad de pipeteo a 10 cm (para 5, 6, 7 y 8 ϕ). Las alícuotas de los tamaños correspondientes de 9 y 10 ϕ se tomaron a 5 cm de profundidad. Después de secar las alícuotas, se enfriaron las cápsulas en un desecador para ser pesadas en una balanza analítica. Finalmente se calcularon los porcentajes individuales así como los porcentajes acumulativos. Se graficaron los datos y finalmente se realizaron los cálculos estadísticos de acuerdo con lo propuesto por Lewis (1994).

2.3 Concentración de pigmentos en el sedimento. Se tomaron 5 ml del sedimento contenido en las jeringas y en un tubo de centrifuga de 60 ml se les añadieron 10 ml de acetona al 90%. Dicha mezcla se dejó reposar de 12 a 20 horas en oscuridad y a 4°C. Posteriormente se centrifugaron a 1700 rpm durante 15 minutos. Se midió el

volumen del sobrenadante y se tomaron alícuotas de éste, las cuales se diluyeron con acetona al 90% según fuera necesario. Las diluciones se leyeron en el Fluorómetro 10-AU Turner Design, a 680 nm, calibrado con una solución estándar y con un blanco (acetona al 90%). Los resultados se expresaron en $\mu\text{g m}^{-3}$.

2.4 Separación de organismos. Las muestras se enjuagaron con agua corriente y se filtraron a través de un tamiz con abertura de malla de $125\mu\text{m}$. Una vez enjuagadas, las muestras se analizaron bajo microscopio estereoscópico a 1.2 y 2 aumentos. Los organismos se separaron del sedimento y se clasificaron a nivel phylum basándose en la clasificación de Brusca y Brusca (1990); en el caso de los crustáceos la clasificación se realizó hasta el nivel de orden, siguiendo la clasificación propuesta por McLaughlin (1980). Se contabilizó la abundancia de tanaidáceos separados por réplica y los organismos cuyo tamaño lo permitió se pesaron en una balanza analítica Sartorius (± 0.001 mg de precisión) para obtener los valores de peso húmedo fijado (phf). Los organismos así separados se almacenaron por taxa en frascos de vidrio con etanol absoluto.

2.5 Densidad y biomasa. La densidad de los tanaidáceos se calculó a partir de los valores de abundancia de cada réplica (área inicial de 0.0625 m^2), los resultados se expresaron como ind m^{-2} . La biomasa (expresada como mgC m^{-2}) de los organismos con talla mayor a 3 mm, se obtuvo mediante la transformación de los valores de phf a miligramos de carbono utilizando las constantes de conversión propuestas por Rowe (1983) para el Golfo de México. La biomasa de los organismos con talla menor a 3 mm se estimó a partir de las constantes de peso húmedo fijado (phf) propuestos para el Golfo de México por Gettleson (1976); dichos valores se transformaron a miligramos de carbono de la misma forma que en los organismos de talla mayor.

2.6 Clasificación Taxonómica. Los organismos clasificados dentro del orden Tanaidacea, se reconocieron mediante la observación bajo los microscopios de disección y óptico a partir de las siguientes características generales (Figura 2):

1. Cuerpo cilíndrico o dorsoventralmente aplanado
2. Fusión de los primeros dos segmentos torácicos con la cabeza formando un cefalotórax
3. Último segmento abdominal fusionado con el telson, formando el pleotelson
4. Segundo par de toracópodos en forma de quelípedos (también llamados gnatópodos)
5. Seis pares de pereiópodos (3 a 8) aparte de los quelípedos
6. Urópodos filiformes, uni o birramificados

La clasificación inicial se realizó al nivel de suborden, con base en la clasificación propuesta por Sieg y Winn (1978) y Sieg (1980) (citado en Schram, 1986). Los organismos de talla reducida se observaron para su clasificación en el microscopio óptico, en tanto que los organismos de talla mayor sólo se observaron en el microscopio de disección para clasificarlos al nivel de familia.

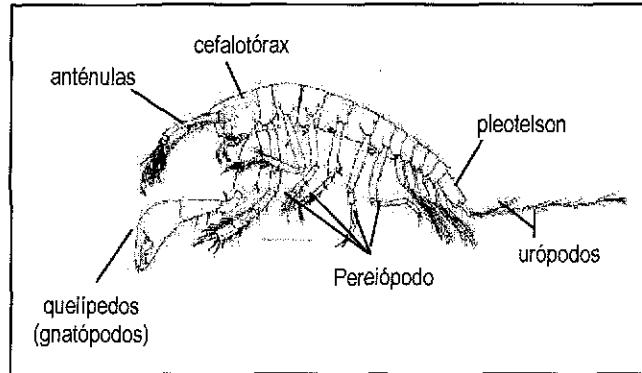


Figura 2. Esquema generalizado de un tanaidáceo que muestra las estructuras morfológicas principales

La identificación de las familias del suborden Apseudomorpha se llevó a cabo siguiendo la clave propuesta por Gutu (1996). La identificación de las familias del suborden Tanaidomorpha se llevó a cabo de acuerdo con la clave propuesta por Sieg y Winn (1978) y las descripciones de cada familia por autores diversos (Sieg, 1982; Sieg y Heard, 1988; Bird, 1999; Gutu y Sieg, 1999). Las familias del suborden Neotanaidomorpha se reconocieron de acuerdo a la descripción de Gardiner (1975). La clasificación taxonómica actual del grupo se presenta en el Apéndice I.

Con el fin de analizar los caracteres taxonómicos de difícil visualización en el microscopio óptico, los organismos se deshidrataron utilizando un gradiente de etanol a distintos porcentajes (5, 10, 20..., 100%), posteriormente, se pasaron por un gradiente semejante de xilol para transparentarlos y finalmente teñir los bordes con la técnica de negro absoluto (Kiernan, 1981).

Otros ejemplares (principalmente del suborden Tanaidomorpha) se prepararon para observarse al microscopio electrónico de barrido (MEB) y tomar fotografías. La preparación de los organismos para el MEB siguió el método propuesto por Felgenhauer (1987). Los caracteres analizados incluyeron:

- anténula
- rostró
- ojos (presencia o ausencia)
- base del maxilípodo

coxa del quelípodo
pereiópodos (4-6)
pleópodos (ausencia o presencia)
urópodos

La zona de recolecta de los organismos para este estudio fue el sector occidental del Golfo de México, pero en virtud al conocimiento incipiente en este sector y a esa profundidad y con el fin de poder establecer las posibles familias, géneros y especies que pudieran distribuirse desde el sur del MIA hasta este sector, fue necesario tomar en cuenta los registros de tanaidáceos de toda la región.

2.7 Análisis Estadístico. El patrón de distribución de los tanaidáceos por estación en las distintas zona batimétricas se realizó mediante la estimación de la relación de la varianza (s^2) y la media (x): considerando $s^2/x = 1$ distribución aleatoria, $s^2/x > 1$ distribución por parches y $s^2/x < 1$ distribución uniforme (Valiela, 1984; Holme y McIntyre, 1984).

Con el fin de reconocer las familias dominantes, ocasionales, frecuentes y raras, se realizó la prueba de Olmstead y Tukey (Sokal y Rholf, 1995) a partir de los valores de frecuencia y abundancia de cada familia.

La diversidad de familias se evaluó utilizando el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Valiela, 1984):

$$H' = - \sum p_i \log p_i$$

Y el de equidad:

$$J = H' / H'_{\max}$$

Donde H' = diversidad

$$H'_{\max} = \log s$$

S = riqueza de familias reconocida

El análisis de la diversidad en estudios ecológicos comúnmente se realiza a nivel específico o genérico, pero dada las limitaciones para la identificación de los tanaidáceos de mar profundo y la falta de bibliografía para ello y, tratándose del primer estudio al respecto en el Golfo de México, el análisis de diversidad se realizó a nivel familia.

Para realizar dicho análisis se utilizó la zonación del oeste del Golfo de México propuesta por Hernández (1999), que reconoce cinco zonas batimétricas:

Zona	Profundidad (m)
I	200 – 500
II	1200 – 2250
III	2275 – 3200
IV	3225 – 3700
V	3700 – 4000

Los datos de las variables ambientales, densidad y biomasa y se transformaron mediante raíz cuarta (Field *et al.*, 1982; Smith *et al.*, 1988) para realizar los análisis estadísticos de correlación de Spearman, únicamente para conocer la relación entre las variables ambientales. El análisis de Regresión Múltiple se realizó con el fin de analizar el efecto conjunto de las variables ambientales con la densidad y la biomasa (Smith *et al.*, 1988), asumiendo que en el bentos la respuesta comúnmente no es univariada sino multivariada. Los patrones de distribución espacial de los organismos, una vez clasificados por familia, se analizaron mediante un índice de similitud para agrupamiento por análisis de clasificación (Legendre y Legendre, 1983) que contempló unión de Ward y un índice de enlace de distancias Euclidianas, permitiendo reconocer grupos de estaciones de cada campaña a partir de los valores de las variables ambientales, densidad y biomasa. El análisis de escalamiento multidimensional se llevó a cabo con el fin de validar los grupos formados con el análisis de agrupamiento y así mismo evaluar el efecto de las variables ambientales en la distribución de los tanaidáceos en el gradiente batimétrico (Smith *et al.*, 1988).

2.9 Análisis Molecular. El análisis molecular se realizó en el Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad Estatal de Florida (Florida State University). Se probaron diferentes métodos de extracción de ADN anteriormente utilizados para organismos de talla reducida, pero no probados en tanaidáceos. En este estudio dichas pruebas se realizaron inicialmente con tanaidáceos costeros de Veracruz y Florida y una vez probada su efectividad se aplicaron en los organismos de mar profundo. Los métodos probados fueron los siguientes: extracción con proteinasa – K, extracción con proteinasa - K y Gene Releaser™ (Bioventures, Inc) (Schizas *et al.*, 1997), kit de aislamiento de DNA: G-nome DNA de BIO 101, Inc., kit de extracción de DNA: DNeasy™ Tissue Kit de Qiagen y el método de extracción con Buffer/Fenol/CIA (modificado de Kocher *et al.*, 1989). En el método de extracción de ADN con proteinasa K y Gene Releaser™ se colocó un organismo en un tubo de microcentrífuga de 1.5 ml, enjuagado con agua destilada, se añadieron 10 µl de buffer de PCR 10X "Taq GIBCO BRL" y se maceró con un mortero de plástico estéril. Se añadió 1 µl de proteinasa K (concentración final de 1 µg µl⁻¹) y se colocó en un baño de agua a 55°C para incubarlo durante 3 horas (mezclando suavemente cada hora). Después de la incubación se centrifugó 15 segundos

a 14000 rpm y se colocó en un baño de agua a 100°C durante 15 minutos (para inhibir la acción de la proteinasa). Nuevamente se centrifugó 15 segundos a 14,000 rpm. El contenido se pasó a un nuevo tubo de microcentrífuga de 500 µl y se añadieron 10 µl de Gene Releaser y se mezcló suavemente con la micropipeta. Se agregaron 40 µl de aceite mineral para cubrir la reacción y se colocó en el amplificador "Perkin Elmer Cetus, DNA Thermal Cycler 480" con el siguiente perfil térmico: 30 s a 65°C, 30 s a 8°C, 90 s a 65°C, 180 s a 97°C, 60 s a 8°C, 180 s a 65°C, 60 s a 97°C, 60 s a 65°C y finalmente 60 s a 80°C.

Para aislar y amplificar la región de transcripción interna "Internal Transcribed Spacer region" (ITS-1), los primers se diseñaron basándose en el análisis de las secuencias publicadas en la base de datos GenBank para algunos artrópodos, incluyendo crustáceos anfípodos y fueron los siguientes: 5.8A (5': CCA CGA GCC TAG TGA TCC :3') y C- (5': GTA CAC ACC GCC CGT: 3'). A la fecha de realizar este estudio no existían datos de esta región genética para tanaidáceos. La región ITS-1 contiene un número elevado de copias en el genoma, lo que facilita su aislamiento y amplificación, además tiene una tasa evolutiva lo suficientemente rápida para distinguir diferencias a nivel especie y/o población. Para aislar y amplificar el segmento de expansión V7 del gen 18S ADNr, una porción que es hipervariable en los peracáridos (T.Spears, com. pers.; Crease y Colbourne, 1998), se utilizaron los primers HI- (5': GTG CAT GGC CGT TCT TAC TTG: 3') y 329+ (5': TAA TGA TCC TCC CGC AGG TT: 3'). Estos primers amplificaron ~700 pb desde el extremo 3' del gen 18S de ARNr, hasta el extremo 5' del gen 5.8 de ARNr.

Para realizar las reacciones de PCR de los genes y segmentos mencionados, se utilizó el siguiente perfil térmico: 5 min. a 95°C, seguido de 40 ciclos de 40 s a 95°C, 25 s a 50°C, 3 min. a 72°C y 10 min. a 72°C, finalmente tiempo indefinido de reposo a 4°C.

Los productos de PCR se visualizaron mediante electroforesis en geles de agarosa al 0.8% en TBE (Tris-Borato-EDTA) 1X y se purificaron usando el equipo de purificación "Gibco BRL Concert™ Rapid PCR Purification System". Posteriormente se realizó electroforesis en geles de agarosa de alta calidad "SeaPlaque® GTG®" al 1.5% en TAE 1X (Tris-Acetato-EDTA) para separar y purificar el fragmento de interés.

Debido a que en todos los casos la cantidad de ADN (fragmento ITS-1, V7 del gen 18S) obtenida no fue suficiente para realizar la reacción de secuenciación, se reamplificaron los productos de la PCR usando los mismos primers.

La secuenciación de los productos de PCR se llevó a cabo en el secuenciador "Applied Biosystems Model 3100 Capillary Automated Sequencing System" en la unidad de secuenciación de FSU utilizando química de ABI Big Dye.

Resultados y Discusión

1. Listado de especies de tanaidáceos para el Mar Intra-Americano (MIA)

Los registros y estudios de taxonomía, sistemática y ecología de tanaidáceos realizados en el MIA son escasos (Sieg, 1983, 1986) además, no existe un listado actualizado de las especies reconocidas en esta región. Por ello se realizó una revisión basada en los trabajos publicados hasta la fecha, que permitió conformar el presente listado de las especies de este orden registradas en la región del océano, conformada por el Golfo de México, el Mar Caribe y el Atlántico Oeste Tropical (Tabla 3).

En el MIA se reconocieron 48 especies de tanaidáceos agrupadas en 15 familias y 3 subórdenes (Tabla 3). El suborden más diversificado fue Apseudomorpha con siete familias y 22 especies, seguido por Tanaidomorpha, con siete familias y 23 especies. Del suborden Neotanaidomorpha se reconocieron dos especies agrupadas en una familia.

En el Golfo de México se ha reconocido a los tres subórdenes de tanaidáceos: Apseudomorpha, con seis familias y 13 especies, Neotanaidomorpha, con una familia y una especie y Tanaidomorpha, con seis familias y 19 especies. Los registros en Apseudomorpha y Tanaidomorpha son, en su mayoría, de especies que habitan en zonas someras, intermareales y en la plataforma continental. Únicamente se tiene registro de cuatro familias para el mar profundo (>200 m): Apseudidae, Sphyrapidae, Leptocheliidae y Neotanaidae. En el caso de Neotanaidomorpha, la familia Neotanaidae se encontró a profundidades mayores a 1500 m (Tabla 3, Figura 3).

En el Mar Caribe, también hay registros de especies pertenecientes a los tres subórdenes: Apseudomorpha, con cinco familias y siete especies, Neotanaidomorpha, con una familia y una especie, y Tanaidomorpha, con tres familias y seis especies (Tabla 3, Figura 3).

En la región oeste del Océano Atlántico Tropical también se tienen registrados los tres subórdenes: Apseudomorpha, con tres familias y siete especies, Neotanaidomorpha, con una familia y una especie (diferente de la registrada en el Golfo de México y del mar Caribe) y Tanaidomorpha, con una familia y una especie (Tabla 3, Figura 3).

Se reconocieron siete especies comunes (*Apseudes spinosus*, *Apseudes propinquus*, *Parapseudes latifrons*, *Neotanais armiger*, *Leptochelia elongata*, *Leptochelia tenuicola* y *Leptochelia forrestii*) en las cuencas del Golfo de México y el Mar Caribe. Sin embargo, no se reconocieron especies comunes a las tres cuencas.

Tabla 3. Listado de especies de Tanaidáceos para el Golfo de México, Mar Caribe y Océano Atlántico Tropical.

*Citado en Ogle *et al.* (1982). Abreviaturas: n.d. no disponible.

Golfo de México

Suborden	Familia	Especie	Localidad	Profundidad	Referencia
Apeudomorpha	Apeudidae	1. <i>Atlantapseudes lindae</i>	Norte del Golfo de México	444 – 850 m	Meyer y Heard, 1989
		2. <i>Apseudes spinosus</i>	Norte del Golfo	n.d.	Dawson, 1966
		3. <i>Apseudes olimpiae</i>	Noreste y norte del Golfo (costas de Alabama y Florida)	19 - 47 m	Hansknecht y Heard, 2001; Gutu, 1996
		4. <i>Apseudes propinquus</i>	Costa oeste de Florida	n.d.	Richardson, 1905
		5. <i>Apseudes alicii</i>	Costa oeste de Florida	intermareal	Menzel, 1971
	Kalliapseudidae (Lang, 1956) (Cirratodactylidae, Gardiner 1973a)	6. <i>Psammokalliapseudes (Cirratodactylus) floridensis</i>	Norte de Bal Harbor, Florida	15 m	Lang, 1956; Gardiner, 1973a
		7. <i>Kalliapseudes sp.</i>	Plataforma de Texas (Norte del Golfo de México)	30 – 50 m	Flint y Holland, 1980
	Metapseudidae	8. <i>Metapseudes sp.</i>	Norte del Golfo de México	Plataforma continental	Ogle, 1977
	Pagurapseudidae	9. <i>Pagurapseudes largoensis</i>	Monroe County, Key Largo, Florida	0.1 - 1.5 m	McSweeney, 1982; (Messing, 1983)
	Parapseudidae	10. <i>Discapseudes holtthuisi</i>	Laguna de Sontecomapan, Veracruz;	Laguna costera	Winfield-Aguilar y Franco-López, 1992
		11. <i>Parapseudes latifrons</i>	Norte del Golfo de México	Plataforma continental	Ogle, 1977
		12. <i>Halmyrapseudes bahamensis</i>	St. Marks, Wakulla Beach, Florida	Intermareal, marea baja	Sieg <i>et al.</i> , 1982
	Sphyrapidae	13. <i>Pseudosphyrapus siegi</i>	Norte del Golfo de México	595 - 2400 m	Viskup y Heard, 1989
Neotanaidomorpha	Neotanaidae	14. <i>Neotanais armiger</i>	Costa de Alabama, Cayos de Florida	1550 - 1740 m; 598 m	Gardiner, 1975
Tanaidomorpha	Tanaidae	15. <i>Zeuxo maledivensis</i>	Florida	n.d.	Sieg, 1980
		16. <i>Sinelobus stanfordi</i>	Costa de Quintana Roo	0 - 30 m	Markham <i>et al.</i> , 1990
	Anarthruridae	17. <i>Leptognatia sp.</i>	Norte del Golfo de México	Plataforma continental	Ogle, 1977
	Nototanaidae	18. <i>Teleotanais gerlachi</i>	Crystal River, Florida	Intermareal	Sieg y Heard, 1983
		19. <i>Nototanoides trifurcatus</i>	Costa de Texas-Louisiana	19-190 m	Sieg y Heard, 1985
	Leptochellidae	20. <i>Mesotanais longisetosus</i>	Norte del Golfo, Florida	335-1386m	Sieg y Heard, 1989
		21. <i>Mesotanais vadicola</i>	Norte del Golfo, Florida	22 m 335-1386 m	Sieg y Heard, 1989
		22. <i>Hargeria rapax</i>	Costa de Alabama (Norte del Golfo); Península de Yucatán	Intermareal;	Modlin y Harris, 1989; Markham <i>et al.</i> , 1990; Kneib, 1992
		23. <i>Heterotanais limicola</i>	Península de Yucatán	0-30 m	Markham <i>et al.</i> , 1990

		24. <i>Leptochelia elongata</i>	Norte del Golfo de México	plataforma continental	Ogle, 1977
		25. <i>Leptochelia savignyi</i>	Norte del Golfo de México	plataforma continental	Ogle, 1977
		26. <i>Leptochelia tenuicula</i>	Norte del Golfo de México	plataforma continental	Ogle, 1977
		27. <i>Leptochelia forresti</i>	Península de Yucatán	0-30 m	Markham <i>et al.</i> , 1990
		28. <i>Leptochelia dubia</i>	Costa oeste de Florida	intermareal	Menzel (1971)
		29. <i>Leptochelia rapax</i>	Costa oeste de Florida	intermareal	Menzel (1971)
	Paratanaidae	30. <i>Paratanais sp.</i>	Norte del Golfo de México	plataforma continental	Ogle, 1977
	Pseudotanaidae	31. <i>Iungentitanais primitivus</i>	Cayos de Florida	30 – 33m	Sieg y Heard, 1988
		32. <i>Pseudotanaais (Akanthinotanaais) mortenseni</i>	Pumpkin Creek, Cayo Largo, Florida	n.d.	Sieg y Heard, 1988
		33. <i>Pseudotanaais (Pseudotanaais) mexicolpos</i>	Este de Texas	72 m	Sieg y Heard, 1988
Mar Caribe					
Apseudomorpha	Apseudidae	2a. <i>Apseudes spinosus</i>	Costa oeste de Cuba	Intermareal	Makkaveeva, 1968 *
		4a. <i>Apseudes propinquus</i>	Costa oeste de Cuba	Intermareal	Makkaveeva, 1968 *
	Metapseudidae	34. <i>Calozodion wadei</i>	Kingston Harbor, Jamaica; mar Caribe (costas de Jamaica)	6.1 m; intermareal	Gardiner, 1973b; Gutu, 1984
		35. <i>Calozodion multispinosum</i>	Sur de Cuba, Mar Caribe	Intermareal	Gutu, 1984
	Pagurapseudidae	36. <i>Pagurapseudes gutarti</i>	Mar Caribe	6 – 15 m	Gutu y Gómez, 1976
	Parapseudidae	11a. <i>Parapseudes latifrons</i>	Costa oeste de Cuba	Intermareal	Makkaveeva, 1968 *
	Tanapseudidae	37. <i>Paradoxapseudes cubensis</i>	Mar Caribe (oeste de Cuba)	22 m	Gutu, 1991
Neotanaidomorpha	Neotanaidae	14a. <i>Neotanaais armiger</i>	Costa Atlántica de Panamá	938 m	Gardiner, 1975
Tanaidomorpha	Tanaidae	38. <i>Tanais robustus</i>	Golfo de Batabanó; Cojímar, C. Habana. Cuba	Litoral, asociado a pilotes de madera	Ortiz, 1983
	Paratanaidae	39. <i>Heterotanaais sp.</i>	Costa oeste de Cuba	intermareal	Makkaveeva, 1968 *
		24a. <i>Leptochelia elongata</i>	Costa oeste de Cuba	intermareal	Makkaveeva, 1968 *
		26a. <i>Leptochelia tenuicola</i>	Costa oeste de Cuba	intermareal	Makkaveeva, 1968 *
		27a. <i>Leptochelia forresti</i>	Costa oeste de Cuba	intermareal	Makkaveeva, 1968 *
	Pseudozeuxidae	40. <i>Pseudozeuxo belizensis</i>	Belice (arrecife coralino)	1 - 5 m	Sieg, 1982

Océano Atlántico Occidental (Tropical)

Apseudomorpha	Apseudidae	41. <i>Leviapseudes preamazonica</i>	Noroeste de Guyana Francesa	4000 – 4500m	Bacescu, 1984 a
		42. <i>Leviapseudes demerarae</i>	Noroeste de Guyana Francesa	4000 – 4500m	Bacescu, 1984 a
		43. <i>Leviapseudes drachi</i>	Desembocadura río Amazonas	4460 m	Bacescu, 1984 b
	Kalliapseudidae	44. <i>Kalliapseudes soniadae</i>	Golfo de Paria, Costa Noroeste de Trinidad	8 – 10 m	Bamber, 1993
	Parapseudidae	45. <i>Halmyrapseudes spaansi</i>	Costa noreste de Suramérica	intermareal	Bacescu y Gutu, 1975
		46. <i>Discapseudes surinamensis</i>	Desembocadura de Río Surinam	intermareal	Bacescu y Gutu, 1975
		10a. <i>Discapseudes holthuisi</i>	Costa oeste de Surinam	intermareal	Bacescu y Gutu, 1975
Neotanaidomorpha	Neotanaidae	47. <i>Neotanais persephone</i>	Trinchera de Puerto Rico	7720 – 8350 m	Messing, 1977
Tanaidomorpha	Pseudotanaidae	48. <i>Pseudotanais baresnauti</i>	Trinchera de Barbados	4935 m	Bird, 1999

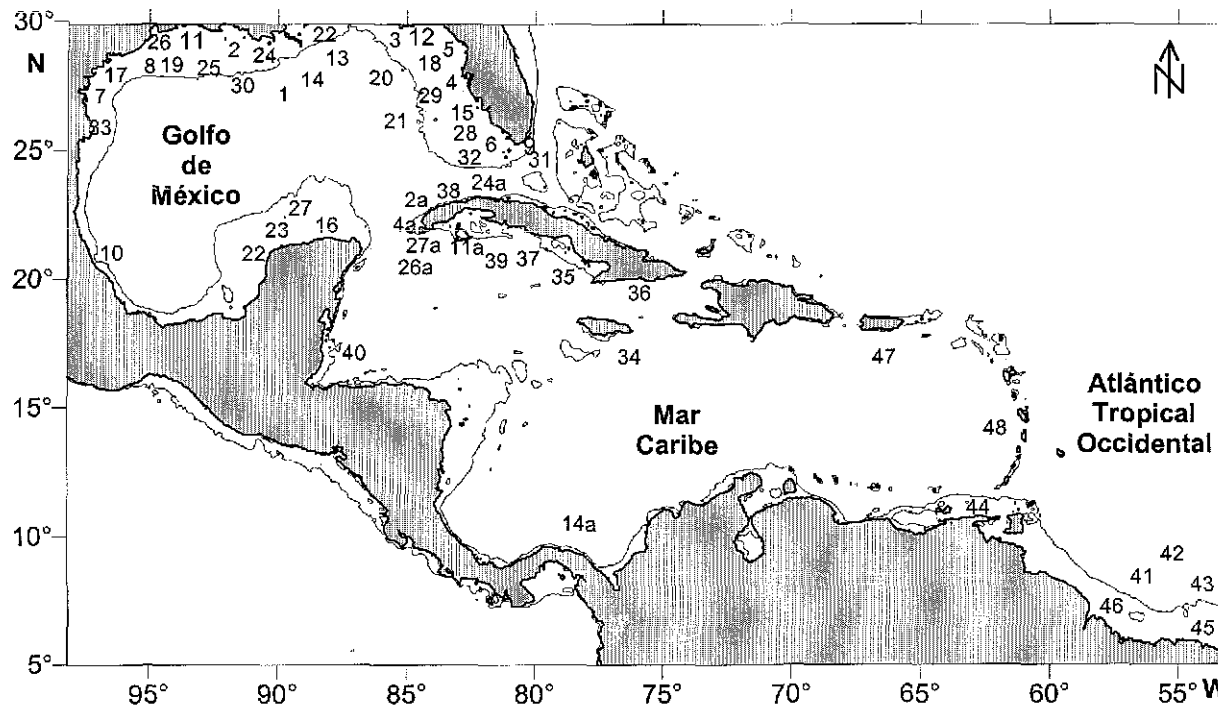


Figura 3. Localización de los sitios de registro de las especies de tanaidáceos del MIA listadas numéricamente en la Tabla 3. Se muestra la isóbata de 200 m (comienzo del mar profundo)

A partir de la revisión realizada, se observa que los registros de tanaidáceos en esta región del océano corresponden, en su mayoría, a especies que habitan aguas someras, lo que se debe en gran medida a la falta de muestreos y estudios en mar profundo tropical así como a la pérdida de organismos de talla reducida debido a la luz de malla amplia (>0.5 mm), utilizada de manera rutinaria para tamizar muestras de macroinfauna de mar profundo.

Sieg (1986) propuso que los mares tropicales albergan un número alto de especies de tanaidáceos, en contraste con los registros existentes en las latitudes altas para el mismo orden. Así mismo, propuso que el patrón de distribución mundial de este orden es contrario al descrito para otros órdenes de peracáridos (i.e. isópodos, anfípodos; Abele, 1982), cuya diversidad es mayor en las latitudes altas. Sieg (1986) realizó un listado de especies y familias localizadas en la región tropical del océano Atlántico (incluyendo el mar Mediterráneo y las costas del oeste de África), donde incluyó 172 especies y 17 familias. La revisión presentada en la tabla 3 permitió reconocer 48 especies y 15 familias, lo cual es consistente con el listado de Sieg (1986), sobre todo a nivel de familia, ya que dos de las familias que el autor incluye, fueron incluidas recientemente como subfamilias dentro de otras familias mayores (Cirratodactylidae en Kalliapseudidae; Agathotanaidae en Anarthruridae; Heard *et al.*, 2002). La revisión a nivel especie género o incluso familia se ha complicado debido a que constantemente están siendo renombradas o reubicadas.

Los resultados obtenidos con esta revisión conllevan a proponer que son necesarios más muestreos en la región, en particular en el mar profundo, en donde es posible que el número de especies sea comparable o mayor que las existentes en aguas someras (<200 m) (Sieg, 1986). Dicha riqueza potencial se fundamenta en que la fauna de tanaidáceos de mar profundo, así como la diversidad de la fauna bentónica en general, es resultado de la interacción del avance y la regresión de los límites oceánicos durante las glaciaciones y los periodos interglaciares, por lo que es posible que muchas especies del mar profundo se hayan originado a partir de la adaptación de las especies de aguas someras a las condiciones de mar profundo (Beurlen, 1931; Menzies e Inbrie, 1958; Rex *et al.*, 1997). En esta tónica se ha sugerido que el mar profundo funciona como refugio de algunos grupos de crustáceos y, en el caso de los tanaidáceos en particular, de las especies del suborden Neotanaidomorpha cuya distribución está limitada a profundidades mayores a 500 m (Gardiner, 1975; Sieg, 1986).

Las hipótesis que explican la distribución de tanaidáceos en el océano mundial son diversas; sin embargo, se ha concluido, con base en los registros de las distintas familias, que su distribución es amplia y que únicamente algunas especies y géneros son endémicos de ciertas regiones (Sieg, 1986). En el caso del Golfo de México, se ha supuesto

que la fauna de tanaidáceos se originó en diferentes tiempos geológicos y a partir de diferentes áreas geográficas, lo que resulta en un potencial elevado de riqueza de especies de la cuenca (Sieg, 1986). Sin embargo, sólo cuando se lleven a cabo esfuerzos abocados a la sistemática del grupo, el número existente de especies permitirá corroborar dicha hipótesis. Los estudios existentes al nivel de familia proporcionan datos válidos para realizar estudios ecológicos y hacer análisis comparativos con otros estudios del grupo realizados en otras regiones. Warwick (1988), mostró la validez de realizar estudios ecológicos al nivel de la categoría taxonómica de familia.

2. Riqueza Taxonómica

La riqueza taxonómica de los tanaidáceos incluyó los subórdenes: Apseudomorpha, Neotanaidomorpha y Tanaidomorpha. Los subórdenes Apseudomorpha y Tanaidomorpha se registraron en todas las zonas batimétricas de ambas campañas, en tanto que el suborden Neotanaidomorpha únicamente se registró en la zona abisal de la campaña SIGSBEE-2.

El suborden dominante en ambas campañas fue Tanaidomorpha, contribuyendo con más del 85% de la riqueza de familias y con 62% de la abundancia en la campaña SIGSBEE-1 y en la campaña SIGSBEE-2 con más del 95% de la riqueza de familias y 70% de la abundancia. Los organismos pertenecientes a este suborden se encontraron en todas las zonas batimétricas y presentaron tallas < 5 mm (Figura 4).

Los miembros del suborden Apseudomorpha fueron menos abundantes y aportaron menos del 15% del total de la riqueza de familias y el 18.5% de la abundancia total en la campaña SIGSBEE-1, en tanto que en la campaña SIGSBEE-2 aportaron el 5% de la riqueza y el 7.5% de la abundancia total. Los organismos pertenecientes a este suborden se registraron solamente sobre el talud continental y la zona abisal. El intervalo de tallas fue de > 3mm hasta 14 mm (Figura 7).

El suborden Neotanaidomorpha solamente se registró en la campaña SIGSBEE-2, aportando menos del 2% de la riqueza taxonómica y 3% de la abundancia total. Los organismos pertenecientes a este suborden se registraron en el talud continental inferior y en la elevación continental (1680 – 2730 m). El intervalo de tallas de estos organismos fue de 3 - 4 mm .

Un promedio de 25% de los tanaidáceos registrados en ambas campañas no se identificó al nivel taxonómico de familia debido al mal estado de preservación de los organismos, por lo que sólo se identificó al nivel de orden.

2.1 *Tanaidomorpha*. De seis familias reconocidas en el MIA, se registraron cinco familias pertenecientes a este suborden en ambas campañas (Tabla 4). Las características taxonómicas principales de las familias de este suborden registradas en este estudio se presentan en el apéndice II. La morfología general de los miembros pertenecientes a este suborden se representan en la Figura 4. Las características morfológicas que se consideraron en la identificación de las familias del suborden Tanaidomorpha y que observaron en el MEB, se representan en la Figura 6 con un organismo de la familia Anarthruridae.

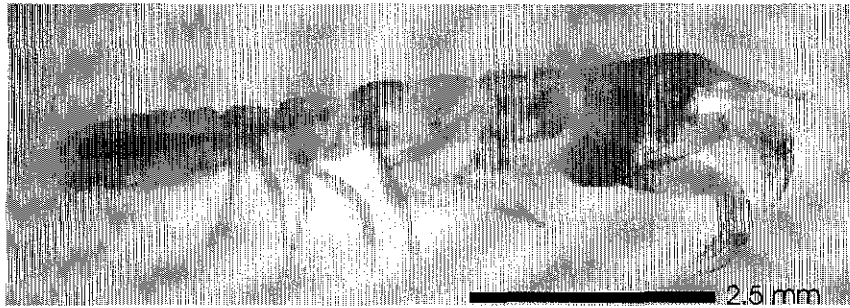


Figura 4. Vista lateral de un organismo de la familia Tanaididae, suborden Tanaidomorpha recolectado en la campaña SIGSBEE-2.

Un total de cuatro familias pertenecientes a este suborden se registraron en la campaña SIGSBEE-1 (Tabla 4).

1. **Anarthruridae**, fue la familia mejor representada, con 17 organismos que contribuyeron con el 40% de la abundancia total de la campaña (Figura 5a).
2. **Pseudotanaididae**, fue la segunda familia en orden de abundancia, con nueve organismos, que aportaron 21% de la abundancia total de la campaña (Figura 5a).
3. **Paratanaididae**, presentó sólo dos organismos, contribuyendo con 4.76% de la abundancia total de la campaña (Figura 5a).
4. **Nototanaididae**, también presentó dos organismos, aportando así mismo el 4.76% de la abundancia total de la campaña (Figura 5a).

Las dos familias más abundantes (*Anarthruridae* y *Pseudotanaididae*) (Figura 5a) se registraron en todas las zonas batimétricas muestreadas en la campaña, en tanto que las familias *Paratanaididae* y *Nototanaididae* sólo se registraron en la zona del reborde continental (Apéndice IV), lo cual es similar a los registros previos para el Golfo de México donde se ha reconocido su presencia en la zona de plataforma y reborde continental (<200 m) (Sieg y Heard, 1983, 1985; Markham *et al.*, 1990).

La familia Anarthruridae presentó los valores de abundancia más elevados de las familias reconocidas en esta campaña (13 individuos), y se localizó en siete (77%) de las estaciones donde se registraron tanaidáceos. La prueba de Olmstead y Tukey (Sokal y Rohlf, 1995) caracterizó a esta familia como dominante (Figura 5b). La familia Pseudotanaiidae, que estuvo presente en tres (33%) estaciones, también se caracterizó como dominante (Figura 5b). Las familias Paratanaiidae y Nototanaiidae se caracterizaron como raras debido a sus abundancias y frecuencias bajas en las estaciones de la campaña SIGSBEE-1 (Figura 5b). En esta campaña fue común encontrar co-ocurrencia de dos familias dentro de una misma estación o incluso dentro de una misma réplica. Lo anterior demuestra que es posible la co-existencia de individuos pertenecientes al menos a dos poblaciones diferentes de familias diferentes en una escala espacial de 0.0625 m².

La familia Anarthruridae constituye la familia más diversa del suborden, ya que la comprenden 52 géneros, por lo que es común encontrar individuos pertenecientes a esta familia en todo el gradiente batimétrico (Sieg, 1986). Gallaway *et al.*, (1988) encontró que, en el norte del Golfo de México, la familia Anarthruridae contribuyó con más de dos tercios de los taxones registrados y con un número elevado de géneros y especies que se consideraron nuevos.

Sieg (1986) reconoció a la familia Pseudotanaiidae como un componente de amplia distribución, localizándose en todas las profundidades, pero principalmente en el mar profundo. Las familias Paratanaiidae y Nototanaiidae se han reconocido como componentes comunes de la plataforma continental (Sieg, 1986; Sieg y Heard, 1983, 1985).

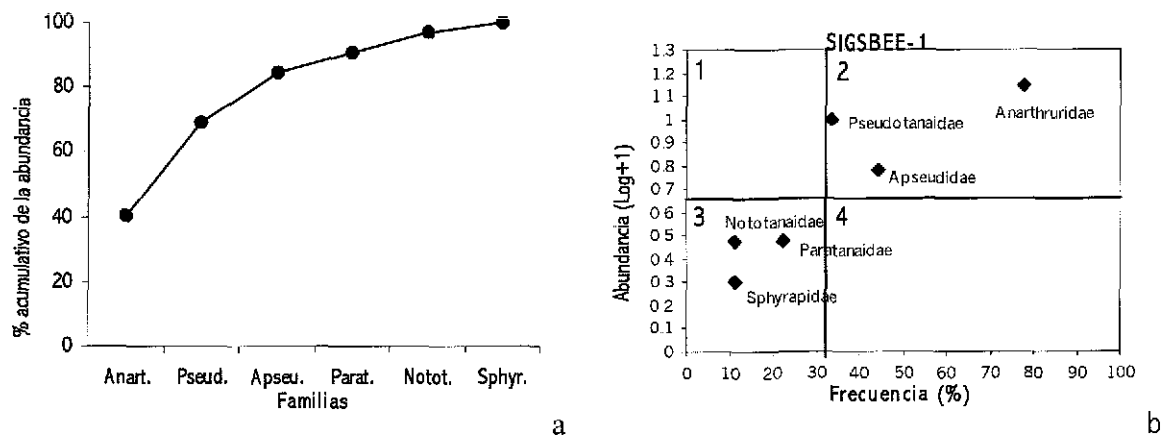


Figura 5. a) Porcentaje acumulativo de la abundancia promedio de las familias de tanaidáceos; b) Caracterización de las familias por su abundancia y frecuencia: 1= ocasionales, 2= dominantes, 3= raras, 4= comunes. Campaña SIGSBEE-1.

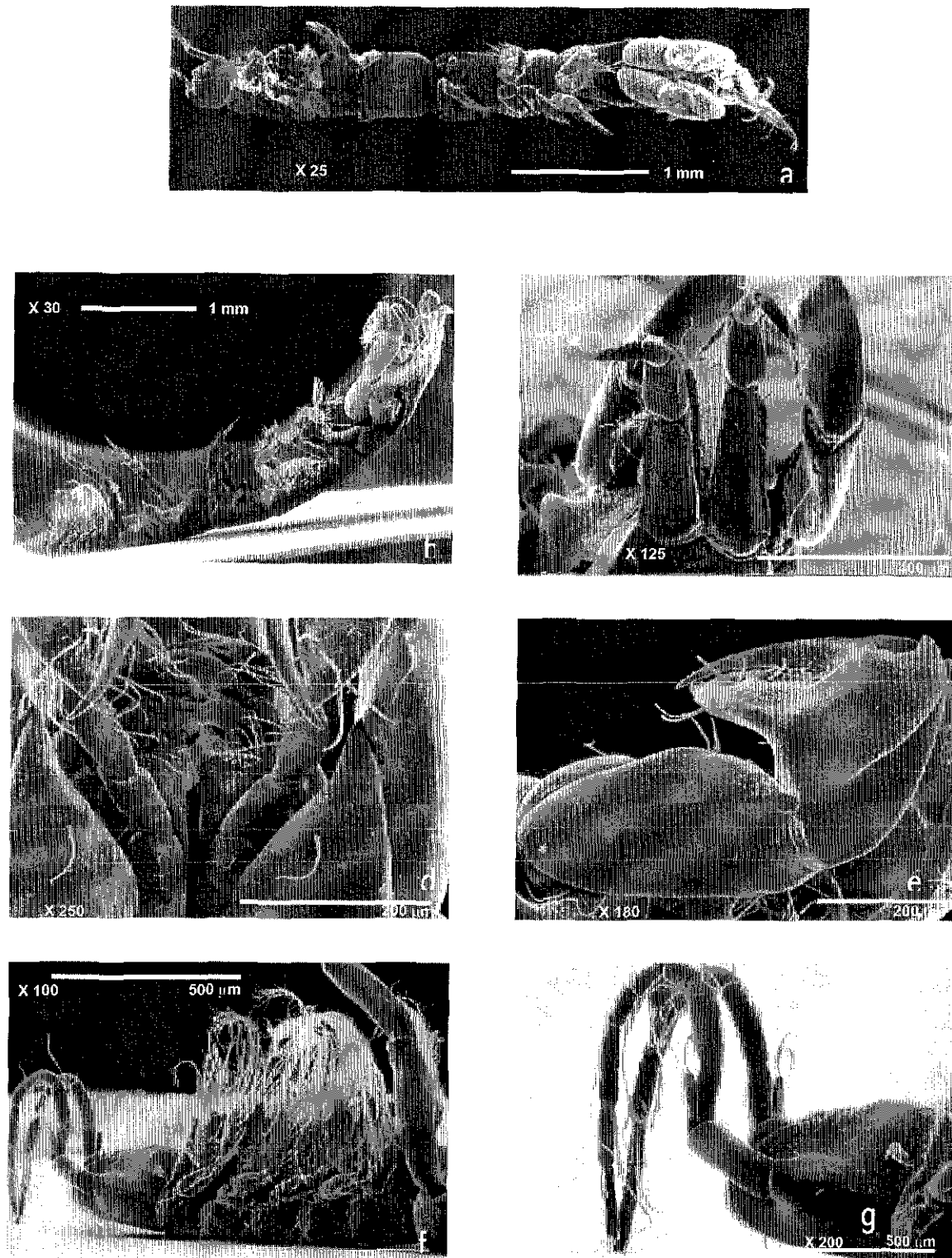


Figura 6. Imágenes del MEB de un organismo de la familia Anarthruridae. a) vista ventral; b) vista lateral; c) anténulas y antenas; d) partes bucales; e) quelípedo 6; f) pleotelson; g) urópodos.

Durante la campaña SIGSBEE-2 se registraron cuatro familias del suborden Tanaidomorpha (Tabla 4; Figura 8a).

1. **Anarthruridae** fue la familia mejor representada, con 71 individuos, contribuyendo con 52.98% de la abundancia total de la campaña (Figura 8a).
2. **Pseudotanaidae** estuvo representada con ocho individuos, aportando el 5.97% de la abundancia total de la campaña (Figura 8a).
3. **Tanaidae** presentó dos individuos, que aportaron el 1.49% de la abundancia total de la campaña (Figura 8a).
4. **Nototanaidae** sólo presentó un individuo que aportó el 0.74% de la abundancia total de la campaña (Figura 8a).

La familia Anarthruridae se registró en 21 (95%) estaciones con valores de abundancia altos, por lo que la prueba de Olmstead y Tukey (Sokal y Rohlf, 1995) la caracterizó como dominante (Figura 8b). Las familias Pseudotanaidae y Tanaidae se caracterizaron como ocasionales y Nototanaidae como una familia rara (Figura 8b) en las estaciones de esta campaña.

2.2 **Apseudomorpha.** Se registraron dos familias pertenecientes a este suborden en ambas campañas (Tabla 4). En el apéndice III se presentan los caracteres morfológicos que permitieron reconocer a las familias de este suborden reconocidas en este estudio. La morfología externa general de los organismos pertenecientes a este suborden se representa en la figura 7.

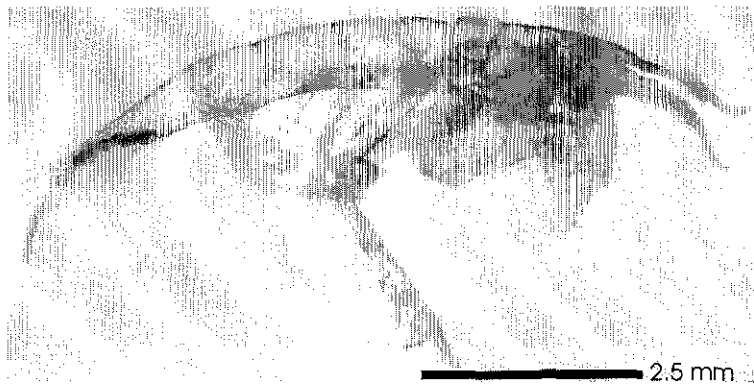


Figura 7. Vista lateral de un organismo de la familia Sphyrapidae, suborden Apseudomorpha, recolectado en la campaña SIGSBEE-1.

En la campaña SIGSBEE-1 se registraron seis organismos pertenecientes a dos familias del suborden Apseudomorpha (Tabla 4):

1. **Apseudidae**, con cinco individuos que aportaron el 11.9% de la abundancia total de los tanaidáceos en la campaña (Figura 5a).

2. *Sphyrapidae* con un individuo, que aportó el 2.38% de la abundancia total de los tanaidáceos colectados en la campaña (Figura 5a).

Los organismos de la familia Apseudidae se localizaron en el talud continental, a 498 y 1231 m de profundidad, y en la zona abisal a 3700 y 3760 m de profundidad (Apéndice IV). Esta familia estuvo representada en cuatro (44%) estaciones de la campaña SIGSBEE-1, por lo que se caracterizó como un componente dominante (Figura 5b) en la campaña. Se ha reconocido que esta familia presenta una de las distribuciones más amplias del suborden, habitando desde aguas someras hasta las profundidades abisales (Sieg, 1986). La familia Sphyrapidae se caracterizó como una familia rara dentro del muestreo (Figura 5b), con un solo individuo en el talud continental inferior (1231 m) (Apéndice IV). En contraste, Sieg (1986) reconoció a la familia Sphyrapidae como componente común de aguas profundas del océano mundial, habitando el talud y la elevación continental. En el norte del Golfo de México también se ha registrado en el talud continental (595 – 2400 m; Viskup y Heard, 1989).

En la campaña SIGSBEE-2 se registraron siete organismos pertenecientes al suborden Apseudomorpha (Tabla 4) y todos pertenecieron a la familia Apseudidae. Esta familia estuvo representada en seis (25%) estaciones de muestreo y contribuyó con 5.22% de la abundancia de los tanaidáceos de dicha campaña (Figura 8a) por lo que se caracterizó como rara (Figura 8b). La distribución de los organismos de esta familia fue más amplia que en la primera campaña, ya que se registraron desde el talud continental (1680 y 1920 m), la elevación continental (2300 y 2730 m) y hasta la planicie abisal (3600 m) (Apéndice IV).

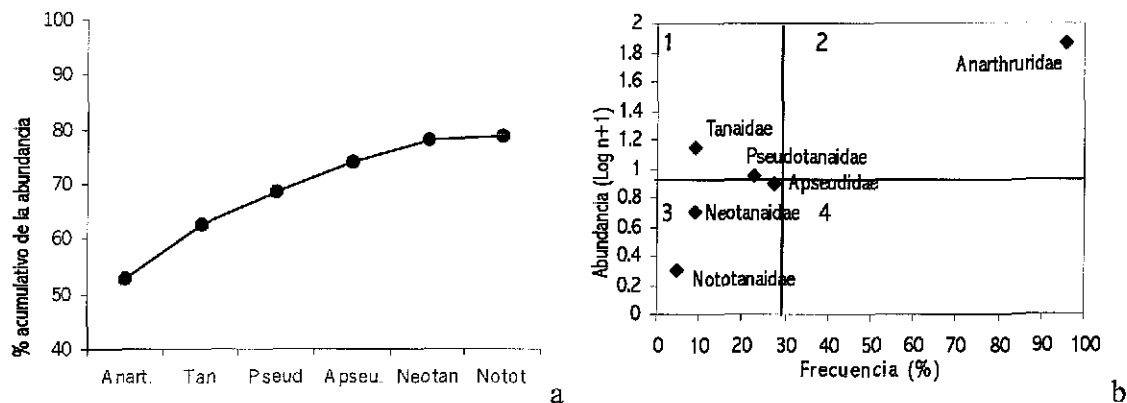


Figura 8. a) Porcentaje acumulativo de la abundancia promedio de las familias de tanaidáceos; b) Caracterización de las familias por su abundancia y frecuencia: 1= ocasionales, 2= dominantes, 3= raras, 4= comunes. Campaña SIGSBEE-2.

2.3 *Neotanaidomorpha*. Este suborden únicamente se registró en la campaña SIGSBEE-2, con cuatro organismos (Tabla 4), que representaron el 2.98% de la abundancia de tanaidáceos de la campaña. Dos

de ellos se registraron en el talud continental inferior (1680 m) y los otros dos en la elevación continental (2730 m) (Apéndice IV). Los cuatro ejemplares pertenecieron a la familia **Neotanaidae**. La morfología externa general de los organismos de este suborden se representa en la Figura 9. Debido a su baja frecuencia y abundancia, fue reconocida como rara dentro del muestreo (Figura 8b). Dicha familia se ha reconocido como característica del mar profundo (Gardiner, 1975; Larsen, 1999). En el Golfo de México se registraron organismos de esta familia a 598 m y a 1740 m de profundidad, en el Mar Caribe se registraron a 938 m de profundidad, en tanto que en el Atlántico Tropical Occidental se registraron a profundidades mayores a 3700 m y hasta 8350 m (Tabla 3).

Tabla 4. Número de organismos de las familias de tanaidáceos registrados en ambas campañas. N.I. = no identificados

Suborden	Familias	No. de organismos	
		SIGSBEE -1	SIGSBEE - 2
Apseudomorpha	Apseudidae	5	7
	Sphyrapidae	1	0
Neotanaidomorpha	Neotanaidae	0	4
Tanaidomorpha	Tanaidae	0	13
	Anarthruridae	17	71
	Nototanaidae	2	1
	Paratanaidae	2	0
	Pseudotanaidae	9	8
N.I.		6	30
Total		42	134

La identificación de las familias de tanaidáceos recolectados en las campañas SIGSBEE-1 y 2 mostró que con el método de recolección empleado y el esfuerzo de recolecta se obtuvieron ocho familias de tanaidáceos (Tabla 4), lo que representa el 37% de las familias de tanaidáceos reconocidas mundialmente y el 52% de las familias reconocidas en el MIA (ver Tabla 3). Sin embargo, tomando en cuenta que la mayor parte de los registros se han realizado en zonas costeras e intermareales en contraste con las zonas abisales, es posible observar que la representatividad de tanaidáceos del mar profundo del Golfo de México es elevada y que representa casi el doble de las reconocidas a dichas profundidades en la región.

La identificación al nivel de familia en el grupo de los tanaidáceos se ha dificultado hasta la fecha debido a la variación ontogenética de los organismos y a su polimorfismo sexual (Masunari, 1983; Bird y Holdich, 1985; Larsen y Wilson, 1998; Larsen, 2001).

3. Diversidad

La diversidad (H') de familias por zonas batimétricas en ambas campañas fue baja. En la campaña SIGSBEE-1 osciló entre 0.151 y 0.587 bits ind⁻¹ (Tabla 5). El valor de diversidad más alto se registró en la zona de transición de la plataforma y el talud continental (Zona II, 200 – 500 m de profundidad) en tanto que el mínimo se registró en la elevación continental (Zona IV, 3225 – 3700 m). La relación de la diversidad con el número de familias presentó un valor de $r^2 = 0.9$, lo que indica que el aumento de la diversidad está determinado por el número de familias (Figura 9a). En la campaña SIGSBEE-2 los valores de diversidad (H') variaron de 0.195 a 0.413 bits ind⁻¹ (Tabla 5). El valor más alto de diversidad se registró en el talud continental (Zona II, 1200 – 2250 m de profundidad), en tanto que el mínimo se registró en la zona abisal (Zona V, >3700 m de profundidad). La relación de la diversidad con el número de familias presentó un valor de $r^2 = 0.86$, mostrando que la diversidad en esta campaña aumentó también con el incremento del número de familias en cada zona batimétrica (Figura 9b). En ambos casos la diversidad y el número de familias fueron más elevadas en las zonas del reborde continental y del talud continental. Sin embargo, la zona abisal presentó tanto los valores más altos como los más bajos de diversidad.

Los valores bajos de diversidad se deben a que el mayor porcentaje de la riqueza la aportó únicamente la familia *Anarthruridae*. Cabe mencionar que esta familia es la más diversa del grupo de tanaidáceos y que ha sido subdividida en tres subfamilias que se diversifican a su vez en 52 géneros (Heard *et al.*, 2002). Por lo anterior se reconoce que esta familia puede contribuir con una diversidad elevada si el análisis se realiza en una jerarquía taxonómica inferior (i.e. a nivel de género o de especie).

La información proporcionada a nivel familia es válida, ya que sirve como análisis exploratorio del grupo en la zona. Además, los estudios de la fauna bentónica a nivel familia sirven como base para realizar toma de decisiones respecto a investigaciones futuras, así como para conocer el potencial de especies que no han sido descritas hasta la fecha (Rodríguez-Villanueva *et al.*, 2000). Bournaud *et al.* (1996) encontraron que la identificación a nivel familia de las comunidades bentónicas es suficiente para observar cambios longitudinales en la estructura de dichas comunidades. Asimismo, observaron que la identificación hasta ese nivel taxonómico permite realizar análisis más amplios y comparativos. Warwick (1988) demostró que los estudios a nivel familia son más útiles para realizar comparaciones con estudios de índole diversa; por lo anterior reconocieron la sensibilidad de este nivel taxonómico para realizar estudios marinos de tipo ecológico y para analizar los patrones de distribución de las comunidades bentónicas.

Tabla 5 Valores de diversidad (H'), equidad (J') y número de familias (S_F) de tanaidáceos por zona batimétrica en las campañas SIGSBEE-1 y SIGSBEE - 2. n.d.= no disponible.

Zona Batimétrica	Profundidad (m)	SIGSBEE-1			SIGSBEE-2		
		H'	J'	S_F	H'	J'	S_F
I	200 – 500	0.587	0.975	4	0.195	0.650	2
II	1200 – 2250	0.346	0.725	3	0.413	0.591	5
III	2275 – 3200	0.276	0.917	2	0.224	0.372	4
IV	3225 – 3700	0.151	0.502	2	0.327	0.544	4
V	3700 - 3900	0.540	0.897	4	n.d.	n.d.	1

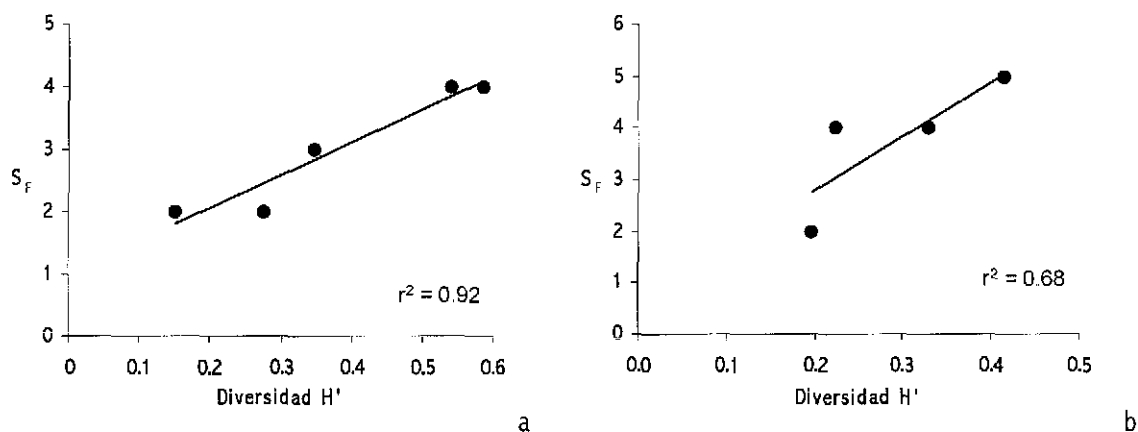


Figura 9. Relación entre diversidad y número de familias (S_F) de los tanaidáceos de mar profundo del Golfo de México. a) Campaña SIGSBEE-1; b) Campaña SIGSBEE-2

4. Caracterización Ambiental del Área de Estudio

Los parámetros ambientales de la masa de agua de fondo y del sedimento superficial del área de estudio se analizaron a partir de los datos obtenidos en dos campañas oceanográficas: SIGSBEE-1 (junio de 1997) y SIGSBEE-2 (junio de 1999) (Figura 1; Tablas 6 y 7; Apéndices V y VI).

4.1 Temperatura del agua de fondo. Los valores de temperatura fueron consistentes para ambas campañas.

En la campaña SIGSBEE-1 el valor máximo de temperatura de agua de fondo (19.5°C) se registró sobre el reborde continental a 200 m de profundidad y el valor mínimo (4°C) en la zona abisal, desde los 3600 m de profundidad. En la campaña SIGSBEE-2 el valor máximo de temperatura de fondo (20°C) se registró sobre la plataforma continental a 76 m de profundidad y el valor mínimo (4°C) desde la elevación continental (2900 m)

hasta la zona abisal. En ambas campañas se reconoció una correlación negativa de la temperatura con la profundidad ($r = -0.90$ y $r = -0.93$, $p < 0.1$, respectivamente (Figuras 10 a y b; Tablas 6 y 7; Apéndices V y VI).

4.2 Oxígeno disuelto en el agua de fondo. La concentración de oxígeno disuelto en el agua de fondo fue

elevada a lo largo del gradiente batimétrico en ambas campañas. En la campaña SIGSBEE-1, el valor mínimo (2.8 mg l^{-1}) se registró en el reborde continental y el máximo (6.2 mg l^{-1}) se registró en la elevación continental (2620 m), en la zona abisal ($>3600 \text{ m}$) se registraron valores de 6 mg l^{-1} . En la campaña SIGSBEE-2 el valor mínimo (4.26 mg l^{-1}) y se registró en el talud continental superior, el valor máximo (8.15 mg l^{-1}) se registró en la elevación continental (2300 m), en la zona abisal se registraron valores promedio de 6.8 mg l^{-1} (Figuras 10 a y b; Tablas 6 y 7; Apéndices V y VI). La concentración de oxígeno disuelto se correlacionó positivamente con la profundidad ($r = 0.63$, $p < 0.05$) en ambas campañas. El intervalo de valores fue amplio, pero dominaron los valores elevados de oxígeno en todo el gradiente.

Morrison *et al.* (1983) reconocieron que los valores de oxígeno disuelto en el Golfo de México tienen una variación mínima en el plano longitudinal, pero que en el plano vertical, aumentan con la profundidad. Los valores aquí presentados son consistentes con los que se han registrado anteriormente en esta región del Golfo. Por ejemplo, Morrison y Nowlin (1977) reconocieron que por debajo de los 1500 m de profundidad el cambio en la concentración de oxígeno es mínimo y se conserva un valor promedio de 7.14 mg l^{-1} (5 ml l^{-1}). Los valores en ambas campañas permitieron reconocer la presencia de una capa de oxígeno mínimo sobre el reborde continental. Dicha capa ha sido registrada a profundidades intermedias (talud continental superior y medio) en el Golfo de México, con valores de $3.9 - 4.2 \text{ mg l}^{-1}$ ($2.75 - 2.95 \text{ ml l}^{-1}$) (Morrison *et al.*, 1983). Esta capa está asociada con el régimen de corrientes y con la presencia del agua central del Atlántico Tropical (Metcalf, 1976). La existencia de esta capa determina la distribución y estructura de las comunidades bentónicas, por lo que define la dominancia de los taxa con mayor tolerancia a la disminución en este parámetro (Levin *et al.*, 1991; McClain y Rex, 2001). La concentración de oxígeno disuelto en el agua de fondo es un factor determinante para la presencia y supervivencia de las comunidades bentónicas. Existen respuestas diferentes por parte de los organismos según el taxón en cuestión (Josefson y Widbom, 1988). Los crustáceos, en general, son sensibles a las fluctuaciones de oxígeno y los tanaidáceos no son la excepción, por lo que estos organismos sirven como indicadores de ambientes cuya concentración de oxígeno disuelto excluye la hipoxia.

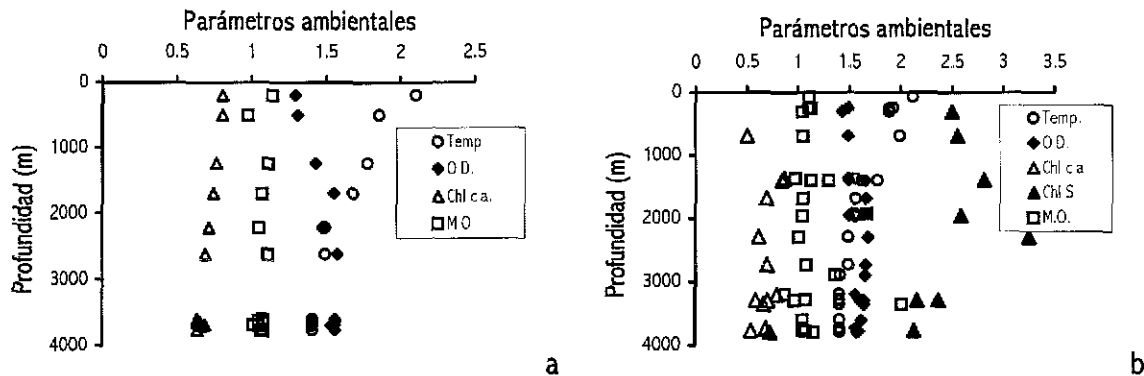


Figura 10. Variación de los parámetros ambientales en la columna de agua, en el agua de fondo y en el sedimento superficial (datos estandarizados mediante raíz cuarta) en el gradiente batimétrico. a) Campaña SIGSBEE-1; b) Campaña SIGSBEE-2. Abreviaturas: igual que en tablas 6 y 7. Ver Apéndices V y VI.

4.3 Concentración máxima de clorofila a en la capa eufótica. En la campaña SIGSBEE-1, la concentración

máxima de clorofila en la zona eufótica mostró un valor máximo de 0.43 mg m^{-3} sobre el talud continental a 114 km de distancia a la costa, el valor mínimo fue de 0.17 mg m^{-3} y se registró en la zona abisal, ubicada a 400 km de distancia a la costa (Figura 10a; Tabla 6; Apéndice V). Hubo una relación inversa con el incremento de la distancia a la costa ($r = -0.92$, $p < 0.05$), lo cual es consistente con lo observado en un gradiente desde la zona nerítica a la zona oceánica tropical en el verano (Mann, 1982). En la campaña SIGSBEE-2 la concentración máxima de clorofila en la zona eufótica tuvo un valor máximo de 0.59 mg m^{-3} sobre el reborde continental a 150 km de distancia a la costa; el valor mínimo fue de 0.06 mg m^{-3} sobre el talud continental medio, a 200 km de distancia a la costa (Figura 10b; Tabla 7; Apéndice VI). Esto permite reconocer variación interanual de la producción primaria en el área de estudio.

4.4 Contenido de pigmentos en el sedimento. Este parámetro sólo fue medido en la campaña SIGSBEE-2. El

valor máximo fue de 2.03 mg m^{-2} en la zona de la elevación continental a 2730 m de profundidad; el valor mínimo fue de 0.37 mg m^{-2} en la zona abisal a 3795 m (Figura 10b; Tabla 7; Apéndice VI). Se observó una correlación negativa de la concentración de pigmentos con respecto al aumento de profundidad ($r = -0.79$, $p < 0.05$). Dichos valores son consistentes con otros estudios (Boon y Duinevald, 1998) y muestran que la exportación de la producción primaria en la zona eufótica hacia el fondo disminuye con el aumento de la profundidad. Una de las formas del acoplamiento pelágico-bentónico ocurre mediante la exportación de los productos resultado de la producción primaria hacia los sedimentos, dicho aporte de material refleja los pulsos que se dan en la producción superficial, generando así diferencias en la cantidad del material depositado en la

cama de sedimentos (Gage, 1997; Grenz *et al.*, 2000). Se ha demostrado que una proporción sustancial (10 - 50%) de la producción primaria de la zona eufótica se hunde o es exportada hacia el sedimento; dicha proporción depende de la hidrodinámica de la zona, de la profundidad del piso marino y de la velocidad de hundimiento (Grenz *et al.*, 2000).

Tabla 6. Parámetros ambientales de la columna de agua, del agua de fondo y del sedimento registrados en la campaña SIGSBEE-1. Abreviaturas: Prof. = profundidad; Temp. = temperatura del agua de fondo; O.D. = concentración de oxígeno disuelto del agua de fondo; Chl c.a. = concentración máxima de clorofila a en la columna de agua; M.O. = contenido de materia orgánica en el sedimento.

Estación	Prof. m	Temp. °C	O.D. mg.l ⁻¹	Chl c.a. mg.m ⁻³	M.O. %	Arenas %	Lodos %
1	200	19.5	2.8	0.42	1.68	0.4	99.6
2	498	12	3	0.43	0.92	44.07	55.93
3	1231	10	4.2	0.35	1.53	1.28	98.72
4	1698	8	5.8	0.31	1.3	3.24	96.76
5	2220	5	4.8	0.27	1.22	1.05	98.95
6	2620	5	6.2	0.23	1.53	2.69	97.31
7	3760	4	6	0.23	1.07	7.98	92.02
8	3760	4	5.6	0.21	1.22	13.68	86.32
9.1	3620	4	6	0.17	1.3	6.23	93.77
9.2	3650	4	6	0.17	1.38	2.93	97.07
9.3	3600	4	6	0.17	1.38	2.83	97.17
9.4	3635	4	6	0.17	1.22	3.12	96.88
9.5	3690	4	6	0.17	1.38	3.76	96.24
10	3700	4	6	0.19	1.38	5.19	94.81

4.5 Materia Orgánica. Los valores de materia orgánica en el sedimento no presentaron variaciones

significativas a lo largo del gradiente batimétrico. En la campaña SIGSBEE-1, el contenido de materia orgánica en el sedimento osciló entre valores de 1.68% en la plataforma continental (200 m) y 0.92% en el talud continental superior (498 m) (Figura 10a; Tabla 6; Apéndice V). Estos valores se correlacionaron positivamente con el porcentaje de lodos presente en el sedimento ($r=0.68$, $p<0.05$) lo que demuestra que el tamaño de grano es determinante en la captura del material orgánico utilizado posteriormente por la fauna bentónica (Snelgrove y Butman, 1994). En la campaña SIGSBEE-2 el contenido de materia orgánica en sedimento presentó un máximo de 16.5% en la zona abisal (3360 m) y un mínimo de 0.6% también en la zona abisal (3200 m) (Figura 10b; Tabla 7; Apéndice VI), lo que muestra la variabilidad que existe en el aporte hacia zonas que aparentemente son homogéneas. Dicha variabilidad es resultado de la resuspensión de los sedimentos y el material orgánico causada por el efecto de la hidrodinámica de fondo. Aunado a lo anterior, la variación del contenido orgánico de los sedimentos es resultado los pulsos de producción primaria y de la agregación del

material exportado hacia el fondo durante su transporte en la columna de agua (Honjo *et al.*, 1982; Jeffrey *et al.*, 1983; Turley *et al.*, 1995).

Tabla 7. Parámetros ambientales de la columna de agua, del agua de fondo y del sedimento registrados en la campaña SIGSBEE-2. Abreviaturas: Prof. = profundidad; Temp. = temperatura del agua de fondo; O.D. = concentración de oxígeno disuelto del agua de fondo; Chl c.a. = concentración máxima de clorofila a en la columna de agua; Chl S = concentración de pigmentos en el sedimento; M.O. = contenido de materia orgánica en el sedimento; n.d. = no disponible.

Estación	Prof. m	Temp. °C	O.D. mg l ⁻¹	Chl c.a. mg m ⁻³	Chl S mg m ⁻²	M.O. %	Arenas %	Limos %	Arcillas %
1	76	20	n.d.	n.d.	n.d.	1.50	4.43	44.44	51.16
2	304	13	4.26	n.d.	n.d.	1.20	0.93	30.71	68.56
3	690	10	4.99	n.d.	0.71	1.20	9.45	21.96	68.59
4	1400	10	7.73	0.06	0.77	2.85	7.25	22.49	70.26
5	1680	6	7.71	0.52	n.d.	1.20	4.00	22.11	73.89
6	1920	6	7.85	0.24	n.d.	7.95	7.86	18.85	73.29
7	2300	5	8.15	n.d.	n.d.	1.05	6.69	19.19	74.12
8	2730	5	7.72	0.15	2.03	1.35	8.33	11.22	80.38
9	2900	4	7.63	0.24	n.d.	3.45	6.72	9.01	84.26
10	3360	4	7.46	n.d.	n.d.	16.50	8.71	13.33	77.96
11	3300	4	7.42	0.21	n.d.	0.90	5.96	18.63	75.41
12	3290	4	7.34	0.27	n.d.	1.35	9.27	13.33	77.39
13	3300	4	6.81	n.d.	0.57	0.90	10.39	8.26	81.35
14	3600	4	7.02	0.12	0.39	1.20	9.34	15.86	74.80
15	3780	4	6.61	n.d.	n.d.	1.35	13.45	15.85	70.70
16	3795	4	6.18	0.09	0.37	1.80	17.25	11.90	70.85
17	3730	4	5.98	0.29	n.d.	1.20	9.70	15.80	74.49
18	3750	4	6.16	0.24	n.d.	1.20	13.39	11.99	74.62
19	3200	4	6.10	0.23	n.d.	0.60	8.15	11.83	n.d.
20	1960	6	5.21	0.42	n.d.	1.20	17.72	14.68	67.60
21	1400	7	5.04	n.d.	0.81	1.65	6.22	22.62	71.16
21a	1365	6	5.04	n.d.	1.13	0.90	6.22	22.62	71.16
22	246	14	5.04	0.59	n.d.	1.50	0.63	23.28	76.09
22b	253	13	5.04	n.d.	n.d.	1.65	0.63	23.28	76.09

4.6 Tipo de sedimento. El análisis de tamaño de grano de sedimento recolectado en la campaña SIGSBEE-1

permitió determinar la composición de arenas y lodos. Hubo predominancia de los lodos en más de un 80% a lo largo del gradiente batimétrico. Este porcentaje únicamente se redujo a 55% en el talud continental superior y el porcentaje de arenas fue de 45%. En esta zona Welsh e Inoue (2000) propusieron la existencia de una corriente de fondo fuerte. Se apreció una correlación negativa entre el tamaño de grano y el contenido de materia orgánica ($r = -0.68$, $p < 0.05$), lo que confirma que el tamaño reducido del sedimento retiene mayor cantidad de materia orgánica. En la campaña SIGSBEE-2, el predominio fue de la fracción arcillo-limosa en más

del 70% (Figura 11; Tabla 7). Estos resultados coinciden con la clasificación de sedimentos para el Golfo de México propuesta por Pica-Granados (1991).

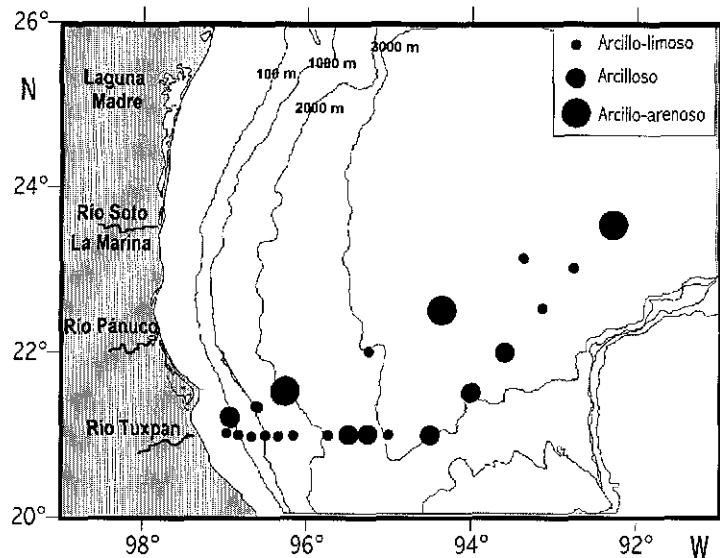


Figura 11. Distribución de los tipos de sedimento en el gradiente batimétrico. SIGSBEE – 2.

5. Distribución Espacial de los Tanaidáceos

5.1 Abundancia y Densidad. La abundancia, o número de individuos, fue diferente en ambas campañas. De

las 14 estaciones de muestreo realizadas en la campaña SIGSBEE-1 sólo en nueve se registró la presencia de tanaidáceos, con un total de 42 individuos, que correspondió al 2.76% del total de los crustáceos obtenidos en todas las estaciones y al 0.87% del total de la comunidad bentónica muestreada en dicha campaña. El número de individuos en las estaciones varió de uno a siete y el promedio de individuos presentes en las estaciones fue de cuatro. De lo anterior se puede resaltar que la representatividad de los tanaidáceos en cada estación fue baja, en contraste con los registros bibliográficos, aportando desde 0.30% del total de la macrofauna registrada en la estación 10, correspondiente a la planicie abisal (3700 m), hasta el 2.41% de la macrofauna de la estación 6, en la elevación continental (2620 m). La densidad máxima de tanaidáceos (28 ind m⁻²) se registró en la elevación continental (2620 m) y en la planicie abisal (3690 m), en tanto que el valor mínimo (5 ind m⁻²) se registró así mismo en la planicie abisal (3700 m) (Figura 12; Tabla 8). Sin embargo, no existió una tendencia definida de aumento o disminución de la densidad con la profundidad, es decir, su distribución fue constante a lo largo del gradiente batimétrico, lo cual muestra una complejidad mayor de las poblaciones bentónicas que la que se conoce en la planicie abisal del Golfo de México. El análisis de regresión múltiple, mostró ausencia de relaciones significativas entre la densidad de tanaidáceos y las variables ambientales medidas en este estudio,

lo que sugiere analizar a futuro otras variables que pudieran tener mayor efecto en la escala en la que habitan las poblaciones de macroinfauna, tales como aminoácidos, proteínas, fosfolípidos, feopigmentos, agua intersticial, bacterias o el grado refractario de la materia orgánica (Gray, 1981). Otro factor que es recomendable medir es la capa de discontinuidad en el sedimento, en relación con la variabilidad del potencial redox; esta capa marca la transición entre condiciones oxigenadas y reducidas del sedimento, lo que indirectamente indica el cambio en el tipo de materia orgánica disponible (Gray, 1981).

En la campaña SIGSBEE-2 se realizaron 24 estaciones de muestreo, de las cuales 22 registraron la presencia de tanaidáceos, obteniendo un total de 134 individuos, los cuales representaron el 23% del total de crustáceos registrados en todas las estaciones y el 3.5% del total de la comunidad bentónica recolectada en la campaña. El número de individuos registrados en las estaciones varió de uno a 16, en tanto que el promedio de individuos por estación fue de seis. La representatividad de los tanaidáceos en de esta campaña fue mayor que la registrada en la campaña SIGSBEE-1. Lo anterior refleja la distribución heterogénea de las poblaciones de tanaidáceos en el sedimento. Una posible explicación a la diferencia en la abundancia de los tanaidáceos de una campaña a la otra es la variabilidad interanual que aún no se ha descrito para el mar profundo. Otra posible explicación es la presencia de corrientes de fondo con velocidades elevadas en los sitios de muestreo, como en el caso de la campaña SIGSBEE-2, que se llevó a cabo en la zona donde Welsh e Inoue (2000) han predicho velocidades altas de las corrientes de fondo, proceso que contribuye a la resuspensión del material orgánico depositado y en consecuencia al aumento en la disponibilidad a ser consumido por las comunidades bentónicas. Además, en esta zona del Golfo se ha descrito también la presencia de un giro anticiclónico desprendido de la corriente de Lazo (Vidal *et al.*, 1998), el cual contribuye a la mezcla de la columna de agua, y favorece la exportación del carbono biogénico al fondo.

La representatividad de los tanaidáceos en cada estación de la campaña SIGSBEE-2 fue mayor que en SIGSBEE-1, aportando desde 0.5% del total de la macrofauna registrada en la estación 1, ubicada en la plataforma continental (76 m), hasta 14.41% de la macrofauna de la estación 9, ubicada en la elevación continental (2900 m). La densidad máxima de tanaidáceos en esta campaña (85 ind m^{-2}) se registró en la zona de la elevación continental (2900 m), en tanto que el valor mínimo (5 ind m^{-2}) se registró en el talud continental medio (690 m) y en la planicie abisal (3600 a 3780 m) (Figura 12; Tabla 9). El análisis de regresión múltiple de esta campaña, mostró que las variables ambientales que presentaron mayor influencia en la densidad de tanaidáceos fueron: el contenido de pigmentos en el sedimento, el tipo de sedimento, la concentración de oxígeno disuelto de agua de

fondo, con valor de $R_{\text{múltiple}} = 0.93$, $p < 0.04$. Dicha dependencia de la población con los factores ambientales se ha descrito anteriormente, relacionando la abundancia y la distribución de las poblaciones bentónicas con el comportamiento de las características del sedimento y de la masa de agua de fondo, así como con la consecuente existencia y disponibilidad de alimento (Snelgrove y Butman, 1994). No obstante, de la relación existente entre dichos factores y la densidad de los tanaidáceos, es recomendable analizar a futuro otros factores cuyo efecto en la escala en la que habitan las poblaciones de macroinfauna, sea más determinante, tales como la concentración de aminoácidos, proteínas, fosfolípidos y feopigmentos en el sedimento y el agua intersticial, así como grado refractario de la materia orgánica (Gray, 1981; Andersen, 1997).

A diferencia del nivel comunitario, los efectos de la variabilidad de los parámetros ambientales en un grupo en particular se visualizan en los primeros niveles de organización, tales como el molecular, fisiológico así como en las interacciones intra e inter-específicas (Andersen, 1997). Los programas mundiales para la salud del océano han propuesto proyectos de monitoreo en diferentes niveles de organización biológica para proporcionar un mejor entendimiento de los vínculos entre los diferentes niveles y para mejorar los programas de manejo de recursos marinos y de desecho de contaminantes. Para dicho fin, se propuso evaluar principalmente los niveles más bajos de organización (molecular, celular, fisiológico y de comportamiento), en los cuales se detectan más fácilmente y a tiempo las condiciones de cambio o daño ambiental, lo que a su vez proporciona una alerta temprana de futuros daños en la salud del ecosistema (reflejados finalmente en los niveles superiores de organización) (Andersen, 1997).

Los valores altos de la densidad de tanaidáceos en el talud y la elevación continental, coinciden en profundidad con la zona en la que Hoffman y Worley (1986) y Hamilton (1990) registraron corrientes de fondo con velocidades de 20 cm s^{-1} y circulación de fondo de tipo ciclónico con velocidades $> 10 \text{ cm s}^{-1}$. Así mismo, las densidades elevadas de la planicie abisal coinciden con la presencia de giros profundos con velocidades elevadas que Hoffman y Worley (1986) han descrito en el escarpe de Campeche y la fosa de Sigsbee, en donde las masas de agua profunda ejercen fricción con estas estructuras topográficas. Al momento se desconoce la persistencia de dichas corrientes en tiempo y espacio, sin embargo, es posible que la resuspensión consecuente de los sedimentos (Kerr, 1980) y la redistribución del material orgánico contenido en éstos, generen zonas de disponibilidad elevada del alimento (Dagg, 1988) para la fauna bentónica con hábitos alimenticios principalmente detritívoros, como los tanaidáceos (Reidenauer y Thistle, 1985). En consecuencia, es posible encontrar variabilidad alta en los patrones de distribución de las poblaciones bentónicas en una misma zona batimétrica, ya que la resuspensión y redistribución del material orgánico no ocurre de manera homogénea. Lo

anterior ocurre, por una parte, como resultado de la diferencia en las velocidades de sedimentación de la materia sobre el fondo, y por otra, debido a que las diferentes densidades de las capas de agua inmediatas a la capa de sedimento ejercen un efecto de selección de las partículas durante su sedimentación de acuerdo a su tamaño (Mann y Lazier, 1991).

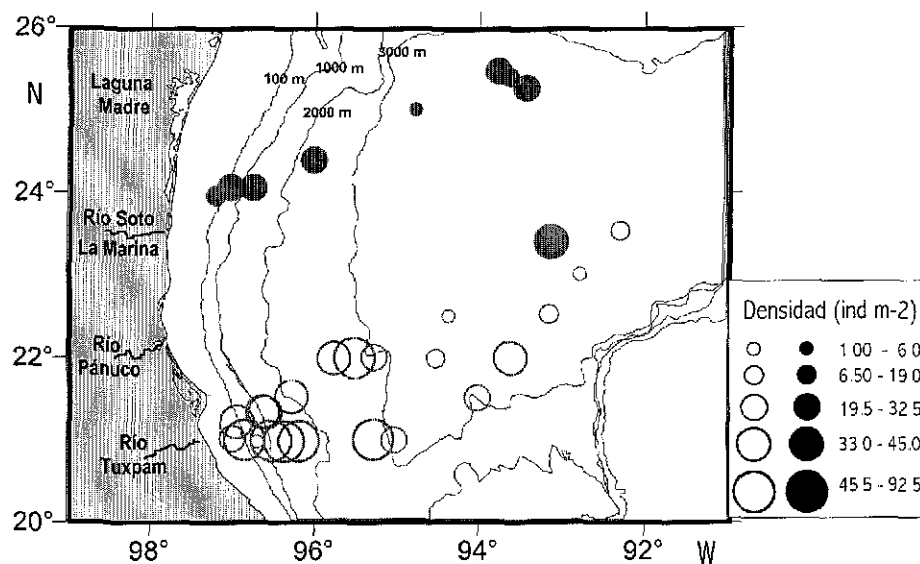


Figura 12. Distribución de la densidad promedio de tanaidáceos en el gradiente batimétrico. Puntos llenos: SIGSBEE-1; Puntos vacíos: SIGSBEE-2.

Tabla 8. Valores promedio de densidad y biomasa de tanaidáceos obtenidos en las muestras de la campaña SIGSBEE-1. Std. = desviación estándar n.d. = no disponible.

Estación	Profundidad m	Densidad ind m ⁻²	Std.	Biomasa mg C m ⁻²	Std.
1	200	12.80	17.52	0.01	0.01
2	498	22.40	24.26	0.46	0.87
3	1231	22.40	21.47	0.08	0.16
4	1698	n.d.	-	n.d.	-
5	2220	n.d.	-	n.d.	-
6	2620	26.67	24.44	0.02	0.01
7	3760	n.d.	-	n.d.	-
8	3760	28.00	24.00	1.53	1.91
9.1	3620	21.33	24.44	0.01	0.02
9.2	3650	n.d.	-	n.d.	-
9.3	3600	n.d.	-	n.d.	-
9.4	3635	10.67	9.24	0.01	0.01
9.5	3690	26.67	9.24	3.28	4.36
10	3700	5.00	9.23	0.003	0.00

5.2 *Biomasa*. La biomasa de los tanaidáceos en ambas campañas fue baja en todo el gradiente batimétrico.

En ambas campañas los valores elevados de biomasa correspondieron a las estaciones donde se registraron organismos del suborden Apseudomorpha, cuyas tallas son mayores a 5 mm y alcanzan hasta 14 mm. En la campaña SIGSBEE-1 el valor mínimo ($0.003 \text{ mg C m}^{-2}$) se presentó en la planicie abisal (3700 m), en tanto que el valor máximo (3.28 mg C m^{-2}) se registró también en la planicie abisal (3690 m) (Figura 13; Tabla 8).

El análisis de regresión múltiple mostró que ninguna variable ambiental definió el patrón de distribución de la biomasa en el gradiente batimétrico. En la campaña SIGSBEE-2 el valor mínimo ($0.003 \text{ mg C m}^{-2}$) se registró en el talud continental (690 m) y en la planicie abisal (3750 y 3780 m), en tanto que el valor máximo (2.44 mg C m^{-2}) se registró en la planicie abisal (3600 m) (Figura 13; Tabla 9). El análisis de regresión múltiple no mostró correlación alguna entre las variables ambientales y el patrón de distribución de la biomasa.

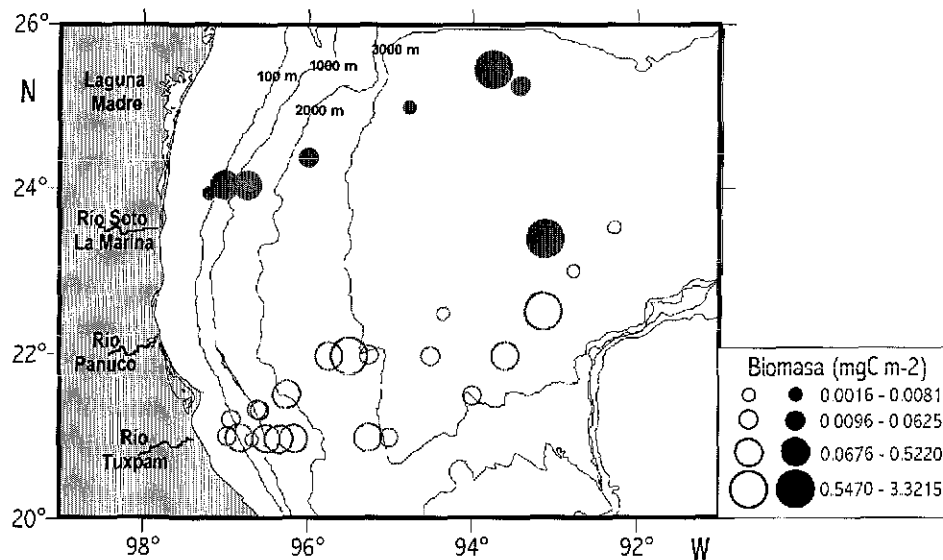


Figura 13. Distribución de la biomasa promedio de tanaidáceos en el gradiente batimétrico. Puntos llenos: SIGSBEE-1; Puntos vacíos: SIGSBEE-2.

Tabla 9. Valores promedio de densidad y biomasa de tanaidáceos obtenidos en las muestras de la campaña SIGSBEE-2. Std.= desviación estándar n.d. = no disponible.

Estación	Profundidad m	Densidad ind m ⁻²	Std	Biomasa mg C m ⁻²	Std
1	76	21.33	18.48	0.01	0.01
2	304	69.33	51.43	0.08	0.09
3	690	5.33	9.24	0.003	0.01
4	1400	42.67	24.44	0.07	0.08
5	1680	58.67	56.19	0.09	0.11
6	1920	69.33	36.95	0.13	0.11
7	2300	32.00	27.71	0.07	0.11
8	2730	48.00	27.71	0.69	1.15
9	2900	85.33	93.75	0.15	0.23
10	3360	21.33	18.48	0.02	0.02
11	3300	16.00	27.71	0.01	0.02
12	3290	21.33	24.44	0.02	0.04
13	3300	32.00	27.71	0.31	0.51
14	3600	10.67	18.48	2.44	4.24
15	3780	5.33	9.24	0.003	0.01
16	3795	10.67	18.48	0.01	0.01
17	3730	n.d.	-	n.d.	-
18	3750	5.33	9.24	0.003	0.01
19	3200	26.67	24.44	0.02	0.01
20	1960	37.33	33.31	0.15	0.20
21	1400	32.00	16.00	0.02	0.01
21a	1365	37.33	51.43	0.02	0.03
22	246	n.d.	-	n.d.	-
22b	253	37.33	24.44	0.02	0.01

5.3 Patrones de distribución. Los tanaidáceos registrados en ambas campañas, presentaron una distribución agregada, lo cual pudo comprobarse debido a que en todos los casos se registró una diferencia significativa entre la varianza y la media ($s^2/x > 1$). Dicho patrón de distribución concuerda con lo reportado por otros autores para tanaidáceos en la región (Sieg, 1983, 1986; Bird y Holdich, 1989; Kneib, 1992) y con la estrategia reproductiva del grupo taxonómico (Gutu y Sieg, 1999). Así mismo, la varianza elevada de la densidad de tanaidáceos, así como la desviación estándar y el error estándar (Figura 14) en las zonas batimétricas de ambas campañas confirmaron la distribución agregada de los tanaidáceos.

Debido a que los organismos no están distribuidos uniformemente en el espacio, y que tal heterogeneidad ocurre además en escalas espaciales diferentes (tamaño de cada unidad de muestra), Valiela (1984) propuso que se puede utilizar el tamaño del parche con mayor abundancia o las distancias entre tales parches como un mecanismo para evaluar el grado de heterogeneidad en la distribución de las poblaciones. En este estudio el

tamaño del parche corresponde al área de cada réplica (0.0625 m^2) y la distancia que separa a las réplicas de una misma estación es $\leq 0.0625 \text{ m}^2$, lo cual es consistente con la escala en la que habitan dichas poblaciones y es útil para estimar la distribución agregada de los tanaidáceos. La fauna estudiada alcanza un intervalo de tallas de 1 a 14 mm, por lo que es posible aplicar esta fórmula de distribución con confianza en el área contemplada de las tres réplicas. Algunas poblaciones bentónicas de mar profundo presentan tendencia de agregarse cuando su densidad es baja y se distribuyen uniformemente o al azar cuando alcanzan densidades mayores al umbral del mantenimiento de la población (Rice y Lamshead, 1994). Lo anterior concuerda con el patrón observado en este estudio, donde la densidad poblacional baja de los tanaidáceos en todo el gradiente batimétrico ocasiona que su distribución sea agregada. Diversos estudios de distribución y estructura de comunidades bentónicas de mar profundo han reconocido que diversos taxa tienden a agregarse, tal es el caso de los copépodos (Thistle, 1978), ofiuridos (Smith y Hamilton, 1983), poliquetos, tanaidáceos y bivalvos (Thistle *et al.*, 1991). Lo anterior ocurre como consecuencia de la naturaleza heterogénea y parchada del aporte de los recursos alimenticios (Rice y Lamshead, 1994 ; Cosson *et al.*, 1997).

5.4 Relación de la densidad con el tipo de sedimento. En ambas campañas, los tanaidáceos se concentraron en las zonas batimétricas que abarcan el talud (200 a 2300 m) y la elevación continental (2300 – 3200 m) (Figura 14). Ambas zonas se caracterizaron por presentar sedimento fino, pobremente clasificado, de tipo arcillo-limoso. La diversidad de sedimentos en el gradiente batimétrico tiene un papel determinante en el número de individuos de las comunidades bentónicas (Etter y Grassle, 1992). El talud continental y la elevación continental son considerados regiones de alta energía, debido a la presencia y efecto de las corrientes de frontera oeste, por lo que generan resuspensión del sedimento (Gage, 1997). En consecuencia, en dichas zonas las corrientes de fondo conforman un relieve complejo y promueven valores elevados de riqueza taxonómica y densidad y densidad (Rice y Lamshead, 1994).

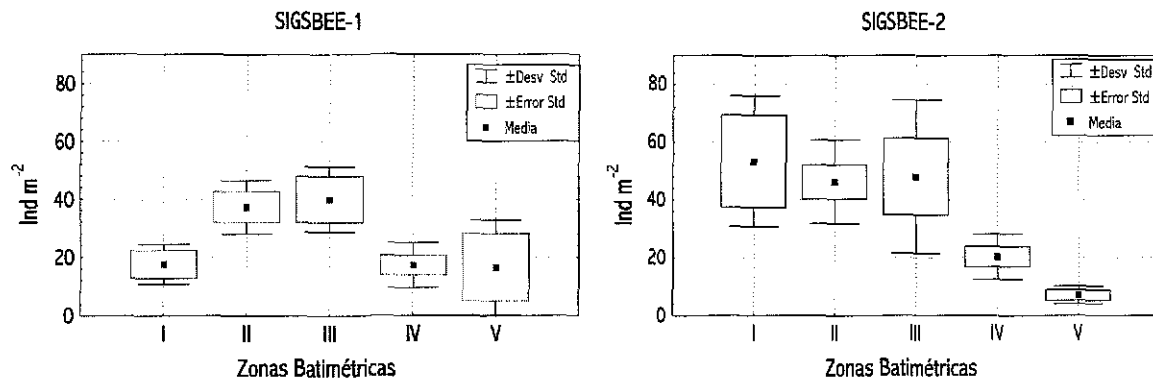


Figura 14. Distribución de la densidad de tanaidáceos por zona batimétrica. a) campaña SIGSBEE-1; b) campaña SIGSBEE-2

5.5 Relación multifactorial con los parámetros de la masa de agua de fondo y del sedimento. La distribución

de los organismos bentónicos está determinada por factores ambientales diversos que varían de una zona batimétrica a otra. Las estaciones de muestreo de ambas campañas se agruparon a partir de la densidad y biomasa de los tanaidáceos con base en los parámetros ambientales medidos en cada campaña. El análisis de agrupamiento formó dos grupos de estaciones (Figura 15a) en la campaña SIGSBEE-1. Así mismo, el análisis de escalamiento multidimensional, corroboró la formación de dichos grupos (Figura 15b). El grupo I se conformó por las estaciones menos profundas (< 1200 m) donde se localizaron los valores más elevados de la concentración de pigmentos en la columna de agua ($0.35 - 0.43 \text{ mg m}^{-3}$). El grupo II comprendió las estaciones profundas (>1500 m), con valores bajos de la concentración de pigmentos en la columna de agua ($<0.30 \text{ mg m}^{-3}$). La profundidad fue el parámetro con mayor influencia (>70%) en este agrupamiento.

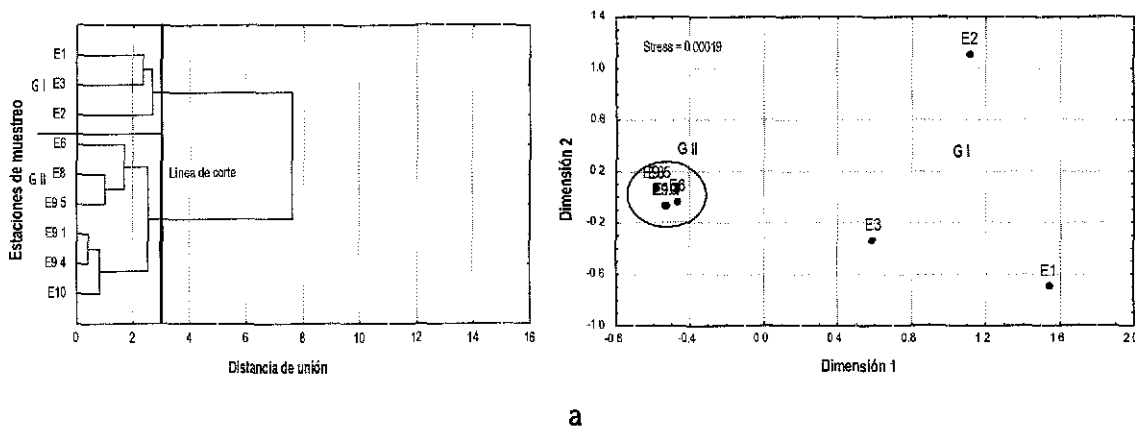


Figura 15 Campaña SIGSBEE-1. a) Análisis de agrupamiento de estaciones con unión de Ward y distancias Euclidianas; b) Análisis de escalamiento multidimensional (MDS). GI= Grupo I; GII= Grupo II.

Para la campaña SIGSBEE-2 se reconocieron dos grupos (Figura 16), determinados principalmente por la profundidad (>70%). El grupo I estuvo conformado por las estaciones menos profundas (<500m), con sedimento

con bajo contenido de arenas (1 – 4.5%); el contenido de materia orgánica en estas estaciones varió de 1.2 a 1.65%. Este grupo se caracterizó por presentar valores de densidad altos (21.3 a 69.3 ind m⁻²) y bajos de biomasa. El grupo II comprendió las estaciones más profundas (>500 m). Dicho grupo se subdividió a su vez en tres subgrupos (Figuras 16a y b). El primer subgrupo comprendió las estaciones del talud continental medio y superior (690 – 1680 m), las cuales se caracterizaron por tener sedimento de tipo arcillo-limoso (arcillas: 70%, limos: 20%). El segundo subgrupo, comprendido por las estaciones ubicadas en el talud continental inferior, la elevación continental y una de la zona abisal (1400 – 3300 y 3600 m), se caracterizó por tener concentraciones altas de oxígeno disuelto de fondo (5 – 7.7 mg l⁻¹), concentraciones altas de pigmentos en columna de agua (0.21 – 0.42 mg m⁻³) y contenido alto de materia orgánica en sedimento (1.2 – 7.95 %). Además, este grupo se caracterizó por presentar valores altos de densidad (\bar{x} =42.65 ind m⁻²) y biomasa (\bar{x} =0.48 mg C m⁻²). Finalmente, el tercer subgrupo estuvo formado por las estaciones más profundas, una de ellas ubicada en la elevación continental y el resto localizadas en la planicie abisal. Este grupo se caracterizó por tener sedimento de tipo fino (arcilloso o arcillo-limoso) y por presentar los valores más bajos de densidad (\bar{x} = 19.73 ind m⁻²) del gradiente, sin embargo la biomasa fue relativamente elevada (\bar{x} = 0.126 mg C m⁻²).

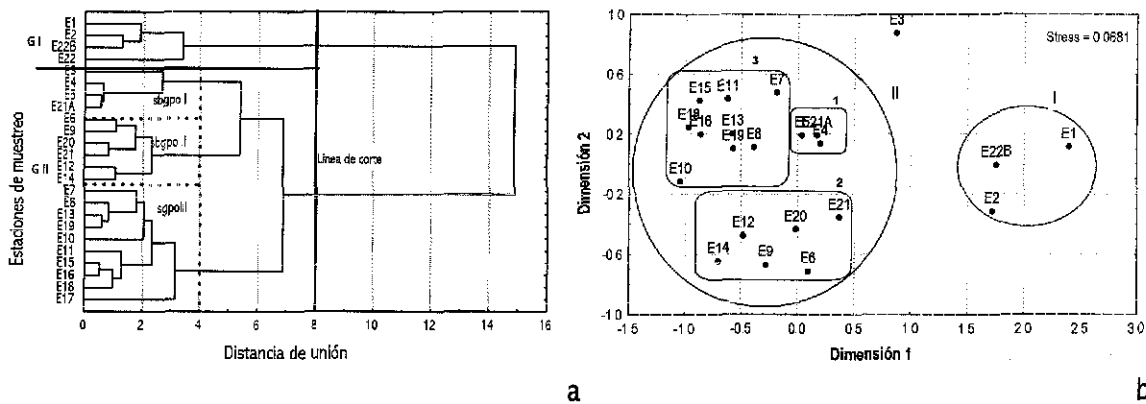


Figura 16. Campaña SIGSBEE-2. a) Análisis de agrupamiento de estaciones con unión de Ward y distancias Euclidianas; b) Análisis de escalamiento multidimensional (MDS). GI= Grupo I; G II= Grupo II

6. Variabilidad Genética

La carencia de una técnica de extracción de ADN establecida para los tanaidáceos de mar profundo del Golfo de México, llevó a realizar pruebas con diversos métodos utilizados con otros grupos de crustáceos marinos de talla reducida. Con el fin de no emplear los organismos de este estudio para ensayar y establecer la técnica, se recolectaron tanaidáceos de la zona costera de Mashers Sand, Florida y de la Laguna de Alvarado, Veracruz. Las pruebas que se hicieron de los diferentes métodos de extracción de ADN en tanaidáceos costeros demostraron que

el método más eficiente y confiable fue el de extracción con proteinasa K y Gene Releaser™. Dicho método se aplicó en todas las extracciones de ADN de los tanaidáceos de este estudio.

Debido a que la cantidad de tejido suave (músculo) disponible para extraer el ADN en este tipo de crustáceos es muy baja se buscó un marcador molecular con un número elevado de copias en el genoma y con tasa evolutiva lo suficientemente rápida para distinguir entre especies y/o poblaciones. Por ello se amplificó el primer espaciador transcrito interno (Internal Transcribed Spacer –1, ITS-1), el cual se localiza entre los genes 18S y 5.8S ADNr y cuya tasa de evolución es lo suficientemente rápida para proporcionar secuencias diferentes a escala poblacional. Las reacciones de amplificación con este marcador dieron buenos resultados en los organismos costeros, con productos de PCR de ~ 500 pares de bases (pb), procediendo a amplificar la misma región genética en los organismos de mar profundo del Golfo de México. Los resultados obtenidos fueron aparentemente positivos. Sin embargo, estas amplificaciones fueron de menor calidad en comparación con las obtenidas en los organismos costeros, ya que presentaron un patrón de bandas múltiples (Figura 17).

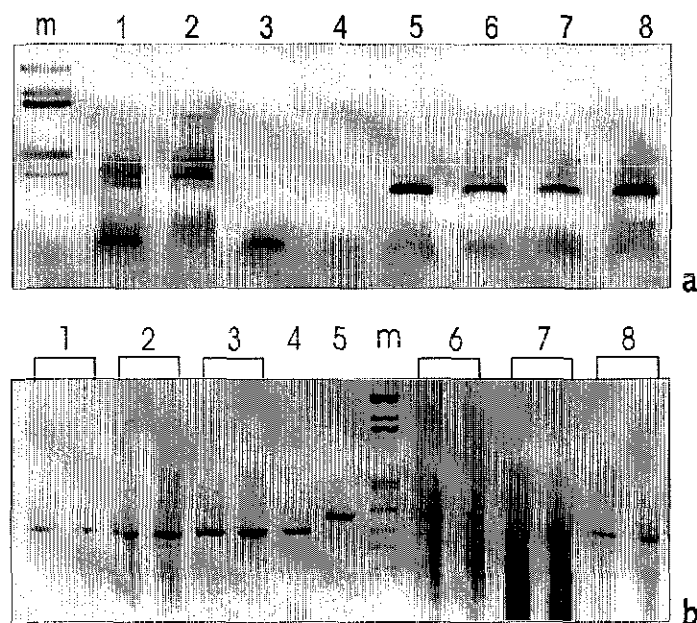


Figura 17 Productos de PCR de ADNr de tanaidáceos (T) del mar profundo del Golfo de México y de Mashas Sand (FL) utilizando primers para ITS-1 a) m. Macador molecular pGEM; 1-4 T. del Golfo de México, extracción con “Gene Releaser”; 5-6. T. de Mashas Sand, extracción con buffer; 7-8 T de Mashas Sand, extracción con Proteinasa K. b) Gel de Agarosa 1 5% /1XTAE: 1 T. de Mashas Sand, extracción con buffer; 2. T. de Mashas Sand, extracción con Gene Releaser; 3. T. de Mashas Sand, extracción con “G-nome DNA isolation kit”; 4. T. de Mashas Sand, extracción con Proteinasa K; 5. T. de Mashas Sand, extracción con “DNeasy™ Tissue”; m. Marcador molecular pGEM; 6 - 7. T. del Golfo de México, extracción con “Gene Releaser”; 8. T de Mashas Sand, extracción con “Gene-Releaser”. Las bandas de interés de ambos geles se encuentran entre la banda de 517 y 396 pb del marcador molecular (pGEM3ZI).

No obstante, las bandas principales de ambos productos se aislaron, purificaron y secuenciaron. Las secuencias de todos los organismos costeros fueron similares entre sí pero no idénticas (Figura 18); sin embargo la secuencia de

los organismos de mar profundo fue de menor calidad y por tanto imposible de comparar con los resultados obtenidos de los organismos costeros. El grado de diferencia entre las secuencias de los organismos costeros de Florida y Veracruz sugiere que éste marcador tiene resolución suficiente para distinguir entre poblaciones diferentes de una misma especie.

FL	AACCTGCGGA	AGGATCATT	AAGAATTTAT	ATTTTAAATA	CGGATCCTTC	TGTATATATT
VER	AACCTGCGGA	AGGATCATT	AAGAATTTAT	ATTTTAAATA	CGGATCCTTC	TGTATATATT
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	AGCAAGTTTA	TTCGTTTATT	TTTTTATATA	TATAACGAAT	ATATCTTTGC	TAATACATTT
VER	AGCAAGTTTA	TTCGTTTATT	TTTTTNATTT	ANNTAACGAA	TATATCNTNG	CTCATACATN
	*****	*****	*****	*	*	*
FL	TTTTTACTTT	TNAACAATC	AAATCCGATT	GTGGCCAATA	TTATTGGTCC	TATTTATTAT
VER	ATNNTNCTTN	NTAACANNN	ANANNCNTG	GCGGGCNNTA	TTNNTGGNCG	NNNTTATTAT
	* * **	****	* * * *	* * * * *	** * ** *	*****
FL	TTTTTTGCTT	TTTTGGCGAA	AAAAATAATA	TTAATTTTAT	GAATAACTTG	TAGCGGTGGA
VER	TTTTTTGNTT	TNNNGGCGAA	AAAAANANNA	TTAATTTNAT	NAATAACNNG	NCGGGGGGGN
	*****	**	*	*****	**	*****
FL	TCACTCGGCT	CGTGGANNNN				
VER	NNACTCNGCN	NGCGGGGGGG				
	** * **	* **				

Figura 18. Secuencias de la región ITS de tanaidáceos de Florida y Veracruz, secuenciados con Tsub. Amplificaciones con primers C/5.8SA.

Los asteriscos indican que ambas secuencias son iguales.

Se realizó una búsqueda en la base de datos de "Gen Bank" para comparar las secuencias del ITS-1 obtenidas en los organismos costeros y corroborar que realmente se tratara de una secuencia de crustáceo. Dichas secuencias no se agruparon con ninguna especie, sin embargo era lo esperado debido a la naturaleza variable de la región ITS-1 y al hecho de que hasta la fecha en que se realizó el análisis muy pocos crustáceos (ningún tanaidáceo) habían sido estudiados con este marcador molecular. Las variaciones más comunes entre las copias de la región ITS-1 en organismos de una misma especie son sustituciones simples de pares de bases. Otras variaciones incluyen eventos de inserción y deleción, pero éstos ocurren menos frecuentemente que las sustituciones (Baldwin *et al.*, 1998).

Debido a la incertidumbre de haber obtenido realmente secuencias de ITS-1 de tanaidáceos, se amplificó una región del extremo 3' del gen 18S ADNr, el segmento de expansión V7, que es una región muy variable en los peracáridos (T. Spears, com. pers.) y que proporciona resolución a nivel específico. Dichas amplificaciones se realizaron a partir de las extracciones de los tanaidáceos costeros y de mar profundo. Los productos de PCR de esta región mostraron que los organismos costeros de Florida y Veracruz presentaron el tamaño esperado de banda; sin embargo, los organismos de mar profundo mostraron una banda de tamaño menor, indicando que carecen de esa región de expansión única de peracáridos (Figura 19).

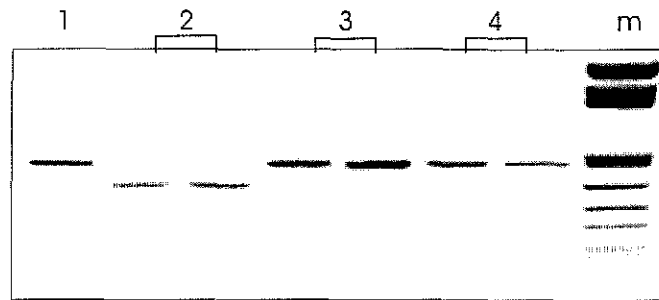


Figura 19. Productos de amplificación de PCR del segmento de expansión V7 (18S ADNr) de tanaidáceos utilizando los primers 329/HI. 1 y 4. Tanaidáceo de Veracruz; 2. Tanaidáceo de mar profundo del Golfo de México; 3. Tanaidáceo de Florida.

Las secuencias de los organismos costeros fueron similares entre sí, con excepción de la inserción de una base (Citosina) en la secuencia de ~620 pb's del tanaidáceo de Florida (Figura 20).

Dicho resultado corroboró que ambas poblaciones pertenecen a la misma especie. El análisis en la base de datos de "Gen Bank" de las secuencias del segmento V7 de los organismos costeros mostró que en realidad sí se amplificó un segmento de ADN de crustáceos. Sin embargo, al no observar diferencias significativas en las secuencias de los organismos de las poblaciones de Florida y Veracruz, se comprobó que este marcador molecular no tiene la resolución necesaria para distinguir entre poblaciones de lo que se asume es una misma especie de tanaidáceos.

La secuencia de los organismos de mar profundo fue diferente a las de los costeros y no presentó el segmento de expansión V7; la búsqueda en "Gen Bank" agrupó la secuencia de los organismos de mar profundo con organismos del reino Fungi. Lo anterior sugirió que el ADN extraído de los tanaidáceos del mar profundo del Golfo de México estaba degradado y posiblemente contaminado por algún hongo u otro taxón aún no caracterizado. Sin embargo, Spears (com. pers.) tiene evidencia de que todos los peracáridos que expresan segmentos de expansión del gen 18S, incluyendo los tanaidáceos, co-amplifican el gen 18S de un simbionte interno, que por lo general es un organismo del reino fungi y que carece de ese segmento de expansión.

Con el fin de amplificar y secuenciar exitosamente el ADN de los organismos del mar profundo del Golfo de México, se amplificó la región D9-D10 del gen 28S ADNr, la cual también contiene un segmento de expansión hypervariable presente en todos los peracáridos (T. Spears, com. pers.). La amplificación de dicho fragmento en los tanaidáceos de mar profundo generó un patrón de bandas múltiples, confirmando la degradación del ADN (Figura 21).

FL	CGATAACGAA	CGAGACTCTA	GTCTACTAAC	TAGTCGTCAA	ACTTCAACCC	GAGGCTTCAT
VER	CGATAACGAA	CGAGACTCTA	GTCTACTAAC	TAGTCGTCAA	ACTTCAACCC	GAGGCTTCAT
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	TACGGCTTTG	TGAAGCTGCT	TTCTGTTGCT	GCCGATGCGC	GGTGCTTGGT	CTCGTACCTT
VER	TACGGCTTTG	TGAAGCTGCT	TTCTGTTGCT	GCCGATGCGC	GGTGCTTGGT	CTCGTACCTT
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	GTGCTGTTGC	GTCGTGAGTG	GCGCGGTTTG	TGGTTAGCAT	TGTCGTTATA	GCCAATATGT
VER	GTGCTGTTGC	GTCGTGAGTG	GCGCNGNTTG	TGGTTAGCAT	TGTCGTTATA	GCCAATATGT
	*****	*****	**** * **	*****	*****	*****
FL	CGGGTACTTT	GACGCATAAT	CTTCTTAGAG	AGATAAGCGA	CGTCTAGTCG	TCTGAGAAAG
VER	CGGGTACTTT	GACGCATAAT	CTTCTTAGAG	AGATAAGCGA	CGTCTAGTCG	TCTGAGAAAG
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	AGCAATAACA	GGTCTGTGAT	GCCCTTAGAT	GTCCTGGGCT	GCACGCGCGC	TACAATGGAT
VER	AGCAATAACA	GGTCTGTGAT	GCCCTTAGAT	GTCCTGGGCT	GCACGCGCGC	TACAATGGAT
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	GGTGTAGTGT	GTTTCTGCTC	CGACAGGAGT	GGGAAATCAT	ATCAAACCCA	TTCTCGCTCG
VER	GGTGTAGTGT	GTTTCTGCTC	CGACAGGAGT	GGGAAATCAT	ATCAAACCCA	TTCTCGCTCG
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	GGATTGGGGC	TTGCAAATAT	TTCCCATGAA	CGAGGAATTC	CCAGTAAGCA	CGGCTCATTC
VER	GGATTGGGGC	TTGCAAATAT	TTCCCATGAA	CGAGGAATTC	CCAGTAAGCA	CGGCTCATTC
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	AAGCCGTGCT	GATTACGTCC	CTGCCCTTTG	TACACACCGC	CCGTCGCTAC	TACCGATTGA
VER	AAGCCGTGCT	GATTACGTCC	CTGCCCTTTG	TACACACCGC	CCGTCGCTAC	TACCGATTGA
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	ATGATTCACT	GAGGACGTTG	GACTGTGCTC	CTTTGATTCT	CGTAATCTAT	TANAGAAGAC
VER	ATGATTCACT	GAGGACGTTG	GACTGTGCTC	CTTTGATTCT	CGTAATCTAT	TAGAGAAGAC
	*****	*****	*****	*****	*****	** *****
FL	GGGAAGATGC	CCCAAACCTTG	ATCATTTANA	GGAAGTAAAA	GNCNNAACAA	GTTTNCGNTN
VER	GGGAAGATGC	CCCAAACCTTG	TCATTTAGAG	GAAGTAAAAG	TCGTAACAAG	GTTTCCGTTG
	*****	** * * *	**	* * **	* * *	* **
FL	NGTGAACCTG	CGGAAGGATN				
VER	GTGAACCTGC	GGAAGGATCA				
	**	***				

Figura 20. Secuencias del segmento de expansión V7 (18S, ADNr) de tanaidáceos de Florida (FL) y Veracruz (VER). Amplificaciones con primers 329/Hf. Los asteriscos indican que ambas bases son iguales.

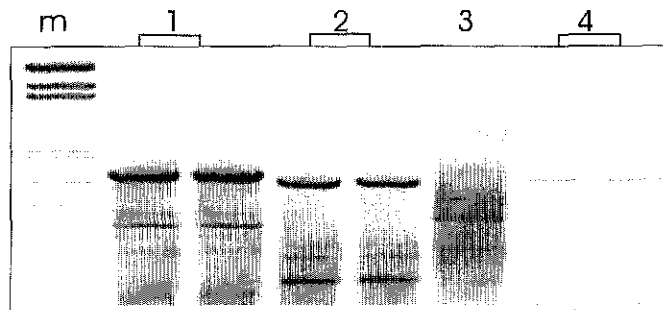


Figura 22. Productos de amplificación de PCR de la región D9-10 (28S ADNr) de tanaidáceos utilizando los primers D9/10-. m. Marcador molecular pGEM; 1 ADN de Tanaidáceo de referencia; 2. Tanaidáceo de Veracruz; 3 Tanaidáceo de mar profundo del Golfo de México; 4. Tanaidáceo de Florida.

Los resultados obtenidos con los análisis moleculares en los tanaidáceos costeros permitieron establecer que los marcadores ITS-1 y V7 del gen 18S son adecuados para analizar diferencias entre especies de tanaidáceos, sin

embargo, el segmento V7 no tuvo la resolución adecuada para encontrar diferencias entre poblaciones de una misma especie.

Larsen (2001) en los estudios que realizó con los espaciadores internos (ITS-1 y ITS-2) observó que dichos marcadores fueron útiles para diferenciar especies de tanaidáceos costeros. Además, con la secuencia de dichas regiones genéticas, demostró que no existe entrecruzamiento en los individuos de las especies estudiadas a pesar de ser simpátricas, lo anterior lo concluyó debido a que la caracterización genética fue diferente en cada especie.

Se ha observado que los marcadores ITS 1 y 2 tienen la resolución necesaria para distinguir entre especies hermanas o crípticas de copépodos harpacticoides meiobéntónicos que inicialmente fueron identificados como una sola especie, *Cletocamptus deitersi* (Rocha-Olivares *et al.*, 2001). En contraparte, las secuencias de ITS-1 no proporcionaron información filogenética suficiente para separar tres poblaciones de langostinos *Orconectes luteus* (Harris y Crandall, 2000).

Aún es necesario realizar un número mayor de estudios acerca de la fauna de tanaidáceos en el Golfo de México, principalmente en el mar profundo, que permita evaluar los patrones de distribución, su interacción con el ambiente y su diversidad genética a diferentes profundidades. Dicho conocimiento revelará mucho acerca de la biología del grupo y servirá como patrón de referencia en estudios de crustáceos e invertebrados bentónicos que posean patrones de distribución similares.

Las respuestas individuales a las condiciones de estrés se han utilizado para la detección temprana de los daños en ecosistemas. Para asegurar la aplicabilidad de dichos estudios y de las metodologías empleadas en las diferentes regiones del mundo y, la interpretación uniforme de los resultados, el uso de las técnicas biológicas en los niveles de organización de individuos o menores (biomarcadores, biomoléculas, entre otros) requiere de la identificación previa de la fauna relacionada o de los miembros de un mismo grupo biológico (no necesariamente de la misma especie) que permita entender los efectos de las variaciones y las diferencias ambientales y geográficas. Dichos estudios deben realizarse en organismos que correspondan a niveles de familia, género. El uso de tales miembros análogos proporciona una visión global, confiable y uniforme de las situaciones particulares bajo consideración (Andersen, 1997).

Conclusiones

- Se reconocieron ocho familias de tanaidáceos en el sector occidental del Golfo de México. La asociación de los tanaidáceos presentó un patrón de distribución por parches ($s^2/x > 1$) en todas las zonas batimétricas. El patrón de distribución de su densidad y biomasa fue de tipo parabólico con respecto a la profundidad. Los valores más elevados de densidad, de biomasa y de diversidad (H') se localizaron en profundidades intermedias, los valores menores se observaron en las zonas someras y abisales. Los factores que influyeron a este patrón fueron la profundidad, el aporte de carbono biogénico desde la zona eufótica y la concentración de oxígeno en la masa de agua de fondo. Se reconoció que la región genética ITS-1 del ADN es útil para reconocer la variabilidad genética entre poblaciones distintas de tanaidáceos.
- En el mar Intra-Americano, compuesto por el Golfo de México, el mar Caribe y el Océano Atlántico Tropical, se han registrado tres subórdenes de tanaidáceos: Apseudomorpha, Neotanaidomorpha y Tanaidomorpha. Del conocimiento existente en la literatura se reconocieron las proporciones y riqueza de especies siguientes: en el Golfo de México el suborden Apseudomorpha, cuenta con seis familias y 13 especies, Neotanaidomorpha, con una familia y una especie y Tanaidomorpha, con seis familias y 19 especies. En el Mar Caribe, el suborden Apseudomorpha cuenta con cinco familias y siete especies, Neotanaidomorpha, con una familia y una especie y Tanaidomorpha, con tres familias y seis especies. En la región oeste del Océano Atlántico tropical, el suborden Apseudomorpha, cuenta con tres familias y siete especies, Neotanaidomorpha, con una familia y dos especies y Tanaidomorpha, con una familia y una especie.
- Se registró la presencia de ocho familias de tanaidáceos en ambas campañas, que representan 33% de las familias de tanaidáceos reconocidas mundialmente y 46% de las familias reconocidas en el MIA. En la campaña SIGSBEE-1 se reconocieron las familias: Apseudidae, Sphyrapidae, Anarthruridae, Pseudotanaidae, Paratanaidae y Nototanaidae. En la campaña SIGSBEE-2 se reconocieron las familias: Apseudidae, Anarthruridae, Pseudotanaidae, Nototanaidae, Tanaidae y Neotanaidae. De éstas, cuatro familias fueron comunes en ambas campañas. Las familias Sphyrapidae y Paratanaidae sólo se registraron en la campaña SIGSBEE-1 y las familias Tanaidae y Neotanaidae sólo se registraron en la campaña SIGSBEE-2.
- Las condiciones ambientales de la columna de agua y del sedimento del área de estudio mostraron un patrón consistente con lo descrito en gradientes batimétricos similares en los trópicos y en el Golfo de

México. Con el incremento de la profundidad se reconocieron: disminución de la temperatura (20 a 4°C), aumento en la concentración de oxígeno disuelto de fondo (2.8 a 6 mg l⁻¹ y 4.26 a 8.15 mg l⁻¹ en SIGSBEE-1 y SIGSBEE-2 respectivamente) y disminución de la concentración máxima de pigmentos en la columna de agua (0.42 a 0.17 mg m⁻³ y 0.52 a 0.09 mg m⁻³), así como predominancia del sedimento de tipo arcilloso-limoso.

- Los tanaidáceos del sector oeste del Golfo de México mostraron patrones variables de distribución con la profundidad, que cambiaron de un año a otro (1997 y 1999). Los valores máximos de densidad (28 – 85 ind m⁻²) se registraron en la elevación continental (2620 – 2900 m), mientras que los mínimos (5 ind m⁻²) se registraron en la planicie abisal (>3600 m). Tanto los valores máximos de biomasa (2.44 – 3.28 mg C m⁻²) como los mínimos (0.003 mg C m⁻²) se registraron en la zona abisal (3700 m). Lo anterior es consistente con la distribución en parche registrada en la escala pequeña (<0.0625m⁻²) que mostró variabilidad elevada y complejidad en la zona abisal.
- Los patrones de distribución de los tanaidáceos se definieron principalmente por el factor profundidad (>70%). Variables como la concentración de pigmentos en la columna de agua y en el sedimento, así como el contenido de materia orgánica en la capa de sedimento superficial, influyeron en menor grado en la distribución batimétrica de los tanaidáceos. La correlación con dichos parámetros fue poco significativa, lo que sugiere que su distribución está definida por la conjunción de múltiples parámetros ambientales (algunos no medidos en el estudio) y por las interacciones biológicas, de lo cual el conocimiento en mar profundo es nulo.
- La técnica de extracción y amplificación de ADN que se propone para el estudio molecular de los tanaidáceos debido a los mejores resultados en los tanaidáceos costeros fue la de "Proteinasa K - Gene Releaser™".
- Los marcadores genéticos ITS-1 y V7 (segmento de expansión del gen 18S) son útiles para reconocer variabilidad genética entre especies de tanaidáceos costeros del Golfo de México; sin embargo, la resolución del segmento V7 no fue adecuada para reconocer diferencias a nivel intra-específico en dichos organismos.

Propuestas

- Es necesario actualizar el conocimiento de las especies del orden Tanaidacea y uniformizarlo a nivel mundial, con el fin de integrar con una sola nomenclatura los registros existentes que faciliten la descripción de los patrones de distribución en la escala grande (geográfica y batimétrica) y en la escala pequeña.
- La complejidad del mar profundo hace necesario realizar muestreos enfocados a identificar los grupos taxonómicos diversos, y reconocer las especies dominantes e indicadoras de hábitats específicos (madrigueras, tubos en sedimento, rizaduras, grietas, entre otros) con el fin de establecer criterios que permitan delimitar áreas de protección.
- Para realizar estudios de ecología de poblaciones de especies de la infauna en mar profundo, es necesario acertar en la medición de variables ambientales cuya relación con el organismo contemple la escala espacial y temporal del individuo o de los procesos en el nivel molecular i.e. la evaluación de aminoácidos, fosfolípidos, bacterias y tasas de consumo de oxígeno en el sedimento.
- En el caso de realizar estudios genéticos o moleculares en organismos de mar profundo, es necesario asegurar que la fijación de los mismos se realice inmediatamente después de ser recolectados con el fin de evitar la degradación del ADN o de las biomoléculas a analizar, contemplando los efectos del cambio de la temperatura de fondo (4°C) a la superficial (~30°C) o de la presión (~300 atm en el fondo a 1 atm a nivel del mar). Es posible utilizar métodos alternativos de fijación i.e. solución de NaCl saturada y con DMSO que abre los poros de la membrana celular y facilita la entrada del fijador ó utilizar EDTA como inhibidor de las enzimas que rompen la molécula de ADN o DNAsas que no dañen la morfología de los tanaidáceos de mar profundo cuya talla es reducida.

Apéndices

Apéndice I. Clasificación actual de las familias y géneros de Tanaidáceos. Basado en Heard et al., 2002.

ORDEN TANAIIDACEA Dana, 1849

SUBORDEN APSEUDOMORPHA Sieg, 1980

SUPERFAMILIA APSEUDOIDEA Schram, Sieg y Malzahn, 1986

FAMILIA ANUROPODIDAE Bacescu, 1980

Género Anuropoda Bacescu, 1980

FAMILIA APSEUDELLIDAE Gutu, 1972

Género *Apseudella*

FAMILIA APSEUDIDAE Leach, 1814

SubFamilia Apseudinae

- Género *Apseudes*
 - Género *Atlantapseudes*
 - Género *Bilobatus*
 - Género *Bunakenia*
 - Género *Fageapseudes*
 - Género *Gutuapseudes*
 - Género *Langapseudes*
 - Género *Paradoxapseudes*
 - Género *Pectinapseudes*
 - Género *Spinoapseudes*
 - Género *Tuberapseudes*
 - Género *Typhlapseudes*
 - SubFamilia Leviapseudinae (=LEIOPIDAE, en parte)
 - Género *Carpoapseudes*
 - Género *Leviapseudes* (= *Leiopus sensu* Beddard, 1886)
 - SubFamilia Pugiodactylinae (=Pugioapseudinae, lapsus calami)
 - Género *Pugiodactylus* (= *Pugioapseudes*, lapsus calami)
- FAMILIA GIGANTAPSEUDIDAE Kudinova-Pasternak, 1978
- Género *Gigantapseudes*
- FAMILIA KALLIAPSEUDIDAE Lang, 1956 (=Cirratodactylidae Gardiner, 1973, en parte)
- SubFamilia Hemikalliapseudinae
 - Género *Bacescapseudes*

- Género *Hemikallapseudes*
- Género *Paraleiopus*
- SubFamilia Kallipseudinae
 - Género *Cristapseudes*
 - Género *Kallipseudes* Stebbing, 1909
 - Género *Psammokallipseudes* (= *Cirratodactylus* Gardiner, 1973)
- SubFamilia Tanapseudinae
 - Género *Tanapseudes*

FAMILIA METAPSEUDIDAE Lang, 1970 (=Cycloapseudidae Sieg, 1983, en parte)

- SubFamilia Metapseudinae
 - Género *Apseudomorpha*
 - Género *Calozodion*
 - Género *Cycloapseudes*
 - Género *Julmarichardia*
 - Género *Metapseudes*
 - Género *Pseudoapseudomorpha*
- SubFamilia Synapseudinae
 - Género *Cryptapseudes*
 - Género *Curtipleon*
 - Género *Synapseudes*

FAMILIA PAGURAPSEUDIDAE Lang, 1970

- SubFamilia Hodometricinae
 - Género *Hodometrica*
 - Género *Indoapseudes*
 - Género *Msangia*
 - Género *Pagurapseudopsis*
 - Género *Parapagurapseudopsis*
 - Género *Similipedia*
- SubFamilia Pagurapseudinae
 - Género *Macrolabrum*
 - Género *Pagurapseudes*

- Género *Pagurotanais* (= *Pagurolangis* Gutu, 1996)

FAMILIA PARAPSEUDIDAE Gutu, 1981

- Género *Ctenapseudes*
- Género *Discapseudes*
- Género *Gutuapseudes*
- Género *Halmyrapseudes*
- Género *Hainanius*
- Género *Longiflagrum*
- Género *Pakistanapseudes*
- Género *Parapseudes*
- Género *Pseudoapseudes*
- Género *Saltipedis*
- Género *Swireapseudes*
- Género *Trichapseudes*

FAMILIA SPHYRAPIDAE Gutu, 1980

- SubFamilia Pseudosphyrarinae
 - Género *Francapseudes*
 - Género *Kudinopasternakia*
 - Género *Pseudosphyrapus*
- SubFamilia Sphyrarinae
 - Género *Sphyrapus*
 - Género *Sphyrapoides*

FAMILIA TANZANAPSEUDIDAE Bacescu, 1975

- Género *Tanzanapseudes*

FAMILIA WHITELEGGIIDAE Gutu, 1972

- Género *Pseudowhiteleggia*
- Género *Whiteleggia*

SUBORDEN NEOTANAIDOMORPHA Sieg, 1980 [see Gardiner, 1975 para sinonimias]

FAMILIA NEOTANAIIDAE Lang, 1956

- Género *Carololangia*
- Género *Herpotanais*
- Género *Neotanais*
- Género *Venustrictus*

SUBORDEN TANAIDOMORPHA Sieg, 1980

SUPERFAMILIA TANAIOIDEA Dana, 1849

FAMILIA TANAIDAE Dana, 1849

- SubFamilia Archaeotanainae
 - Género *Allotanaís*
 - Género *Singularitanaís*
- SubFamilia Langitanainae
 - Género *Arctotanaís*
 - Género *Langitanaís*
- SubFamilia Pancolinae
(Tribu Anatanaini)
 - Género *Anatanaís*
 - Género *Zeuxo*
 - SubGénero *Parazeuxo*
 - SubGénero *Zeuxo*
 - Género *Zeuxoides*
(Tribu Pancolini Sieg, 1980)
 - Género *Hexapleomera*
 - Género *Monoditanaís*
 - Género *Pancoloides*
 - Género *Pancolus*
- SubFamilia Sinelobinae
 - Género *Parasinelobus*
 - Género *Sinelobus*
- SubFamilia Tanainae
 - Género *Protanaís*
 - Género *Synaptotanaís*
 - Género *Tanaís*

SUPERFAMILIA PARATANAIOIDEA Lang, 1949

FAMILIA ANARTHURIDAE Lang, 1971

- SubFamilia Anarthurinae
(Tribu Agathotanaini)
 - Género *Agathotanaís*

- Género *Allodaposia*
- Género *Metagnathotanaïs*
- Género *Paranarthrura*
- Género *Paranarthrurella*
- Género *Paragathotanaïs*
- (Tribu Anarthrurini)
- Género *Anarthrura*
- Género *Anarthruropsis*
- Género *Salemia*
- Género *Siphonolabrum*
- SubFamilia Akanthophoreinae
 - Género *Akanthophoreus*
 - Género *Andrognathia*
 - Género *Araphura*
 - Género *Arhaphuroides*
 - Género *Arthrura*
 - Género *Chaulioleona*
 - Género *Colletea*
 - Género *Cristatotanaïs*
 - Género *Fillitanaïs*
 - Género *Haplocope*
 - Género *Latitanaïs*
 - Género *Leptognathiella*
 - Género *Leptognathoides*
 - Género *Libanius*
 - Género *Macrinella*
 - Género *Mimicarhaphura*
 - Género *Monstrotanaïs*
 - Género *Nematotanaïs*
 - Género *Parafillitanaïs*
 - Género *Paraleptognathia*

- Género *Robustochelia*
- Género *Safaritanais*
- Género *Scoloura*
- Género *Stenotanais*
- Género *Tanabnormia*
- Género *Tanella*
- SubFamilia Leptognathiinae
 - Género *Armathognathia*
 - Género *Bifidia*
 - Género *Colletea*
 - Género *Curtichelia*
 - Género *Dimorphognathia*
 - Género *Exspina*
 - Género *Leptognathia*
 - Género *Leptognathiopsis*
 - Género *Mirandotanais*
 - Género *Pseudoleptognathia*
 - Género *Pseudoparatanais*
 - Género *Robustognathia*
 - Género *Subulella*
 - Género *Tanaopsis*
- SubFamilia Undetermined
 - Género *Armatognathia*
 - Género *Latitanais*

FAMILIA Nototanaidae Sieg, 1976

- SubFamilia Nesotanainae, de acuerdo con Sieg, 1973 [originalmente en Anarthruridae (Sieg, 1983, pero después transferida a la Familia Nototanaidae (Sieg, 1984), no incluida en Sieg y Heard, 1985]
 - Género *Nesotanais* [Género no mencionado o listado por Sieg, 1986]
 - Género *Safaritanais* [Género no incluido en la discusión o en la clave de géneros de Sieg y Heard, 1985]
- SubFamilia Nototanaiinae
 - Género *Androtanais*

- Género *Bathytanaissus*
- Género *Charbeltanais*
- Género *Metatanais*
- Género *Nototanais*
- Género *Nototanooides*
- Género *Protanaissus*
- Género *Tanaissus*
- Género *Teleotanais*

FAMILIA LEPTOCHELIIDAE Lang, 1973

- Género *Hargeria*
- Género *Heterotanais*
- Género *Intermedichelia*
- Género *Leptochelia*
- Género *Mesotanais*
- Género *Pseudoleptochelia*
- Género *Pseudonototanais*

FAMILIA PARATANAIDAE Lang, 1949

- Género *Bathytanais*
- Género *Paratanais*
- Género *Pseudobathytanais*

FAMILIA PSEUDOZEUXIDAE Sieg, 1982

- Género *Heterotanooides*
- Género *Pseudozeuxo*

FAMILIA PSEUDOTANAIDAE Sieg, 1976

- SubFamilia Cryptocopinae
 - Género *Cryptocope*
 - Género *Cryptocopoides*
 - Género *Curtichelia*
 - Género *lungentitanais* (= *Mortensenia sensu Sieg, 1973*)
 - Género *Paraiungentitanais*
- SubFamilia Pseudotanainae
 - Género *Mystriocentrus*

- Género *Parapseudotanaïs*
- Género *Pseudotanaïs*
 - SubGénero *Akanthinotanaïs*
 - SubGénero *Pseudotanaïs*

FAMILIA TYPHLOTANAIIDAE Sieg, 1984

- Género *Dimorphognathia*
- Género *Meromonakantha*
- Género *Paratyphlotanaïs*
- Género *Peraeospinosus*
- Género *Typhlotanias*
- Género *Typhlotanaoides*

Apéndice II. Caracteres taxonómicos de las familias de Tanaidomorpha. Caracteres en negritas son relevantes para separar las cinco familias de tanaidáceos encontradas en las campañas SIGSBEE-1 y SIGSBEE-2.

Caracter	Tanaidae	Anarthruridae	Nototanaidae	Paratanaidae	Pseudotanaidae
Antenula	Unirrámea	Unirrámea; 3-4 artejos	Unirrámea con 7 ó menos artejos	Unirrámea, flagelo multiarticulado	Unirrámea, 3-4 artejos
Ojos	Presentes o ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Presentes
Base del maxilípodo y enditas	Maxilípodo con coxa, base no fusionada; enditas no fusionadas	Base fusionada medialmente; enditas no fusionadas	Base fusionada; enditas no fusionadas	Base no fusionada medialmente; enditas no fusionadas.	Base completamente fusionada; enditas fusionadas.
Quelípedos		Coxa articulada con el margen proximal o mediante esclerita en el margen lateral medio	Coxa articulada en el margen lateral medio de la base del quelípedos	Coxa articulada en margen lateral medio	Coxa articulada en margen lateral medio
Pereópodos 4 – 6	Sin isquium	Con dactilo y unguis formando garra	Dactilo sin sutura que separe el unguis	Con dactilus y unguis formando garra	Sutura que separa dactilo y unguis
Pleonitas	4 a 6	5 tan anchas o más pequeñas que la última pereonita.	5	Con seta plumosa articulada en margen lateral	5 con o sin pleópodos
Pleópodos	2 ó 3 pares	5 pares ausentes o presentes. Endópodo sin seta terminal cerca de la base; exópodo con o sin setas gruesas y plumosas	Margen interno del endópodo sin seta terminal	Endópodo con 1 seta terminal en margen interno y con muchas setas en el margen externo (1 cerca de la base); exópodo con seta gruesa y plumosa en margen interno	Endópodo sin seta terminal cerca de la base; exópodo con o sin setas gruesas y plumosas
Urópodos	Unirrámeos	Cortos uni o bi ramificados. Endópodo con 2 ó menos artejos. Exopodito con 1 ó 2.	Birrámeos	Cortos y birrámeos; endópodo con 2 artejos	Cortos y birrámeos; endópodo con 2 artejos

Apéndice III. Caracteres taxonómicos importantes de las familias de Apseudomorpha encontradas en ambas campañas. Se resaltan en negritas los caracteres relevantes para separar las familias.

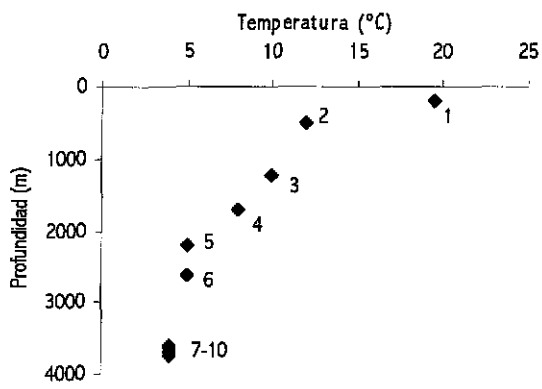
Caracter	Apseudidae	Sphyrapidae
Antenula	Escama biflagelada, a veces flagelo interno reducido; antena birrámea, con escama, flagelo multiarticulado	Último artejo del pedúnculo delgado y largo, sin setas en las partes laterales; antena con o sin escama
Masa bucal	palpo mandibular con 3 segmentos siempre presente ; exopodito de maxila 1 con palpo apical setoso; epignato de maxilipedo en forma escalar; maxilula con palpo.	palpo mandibular con 3 segmentos ausente o presente.
Pereón	Pereonita 1 cercanamente aplicada al margen posterior del caparazón. Pereonitas bien definidas.	Pereonita 1 cercanamente aplicada al margen posterior del caparazón. Pereonitas bien definidas.
Pereiópodos	P. 1 con o sin exopodito, fuerte y de tipo excavatorio, diferente de p. 2 y 3, en forma aplanada. Coxa de p. 2 extendida por una apófisis espiniforme; adaptado para excavar. Propodio con muchas espinas. Cono genital sencillo	P. 1 más grueso y fuerte que el resto, coxa sin apófisis espiniforme evidente; diferente de los demás y adaptado a otra función diferente de excavación. P. 2 y 3 muy delgados, comparativamente con P. 1.

Apéndice IV. Tabla de ocurrencia de familias reconocidas en las campañas SIGSBEE-1 y SIGSBEE-2. N.I.= no identificados

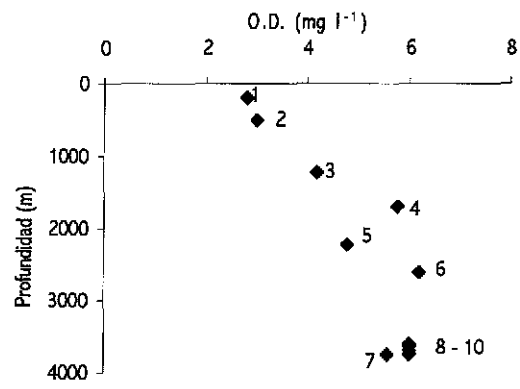
SIGSBEE - 1								
Estación	Profundidad (m)	Anarthruridae	Pseudotanaidae	Paratanaidae	Apseudidae	Nototanaidae	Sphyrapidae	N.I.
E1	200					2		2
E2	498	4		1	2			
E3	1231		5		1		1	
E6	2620	3	1					1
E8	3760	1	3	1	1			1
E9.1	3620	2						2
E9.4	3635	2						
E9.5	3690	4			1			
E10	3700	1						

SIGSBEE - 2								
Estación	Profundidad (m)	Anarthruridae	Pseudotanaidae	Neotanaidae	Apseudidae	Nototanaidae	Tanaidae	N.I.
E1	76	1	2					1
E2	304	7	1					5
E3	690	1						
E4	1400	4		1	1			2
E5	1680	6		2	1			2
E6	1920	4	1		2			5
E7	2300	3			1	1		1
E8	2730	3		1	1			4
E9	2900	4					11	1
E10	3360	1						1
E11	3300	3						
E12	3290	3						
E13	3300	2	1				1	2
E14	3600				1			1
E15	3780	1						
E16	3795	3						
E18	3750	1						
E19	3200	4						
E20	1960	4					1	2
E21	1400	5	3					
E21a	1365	4						3
E22b	253	7						

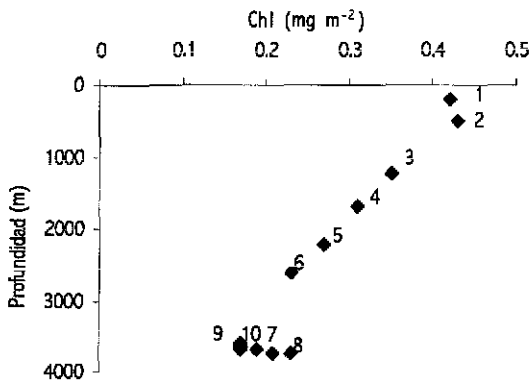
Apéndice V. Gráficas de la variación de los parámetros ambientales con la profundidad. Campaña SIGSBEE-1. a) temperatura; b) oxígeno disuelto (O.D.); c) máximo de clorofila *a* en capa eufótica; d) contenido de materia orgánica en sedimento.



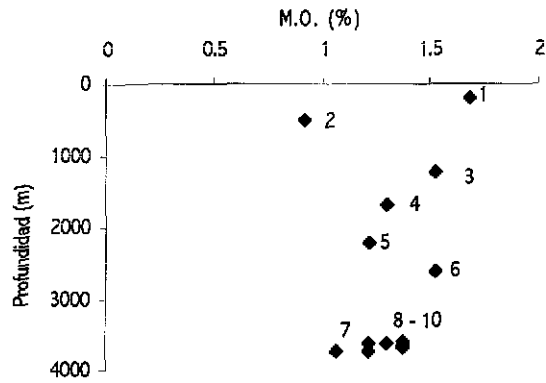
a



b

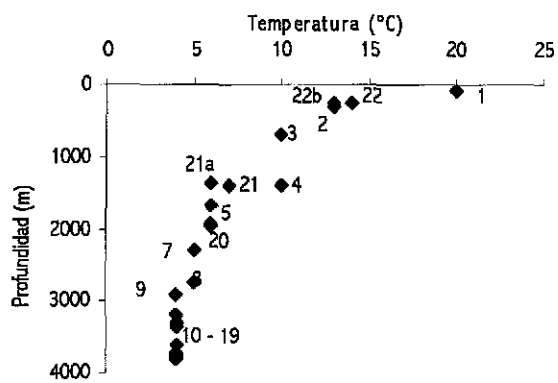


c

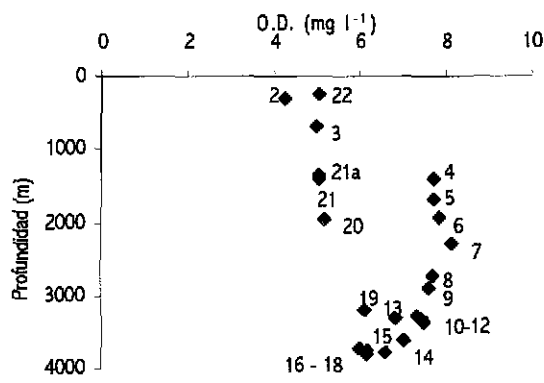


d

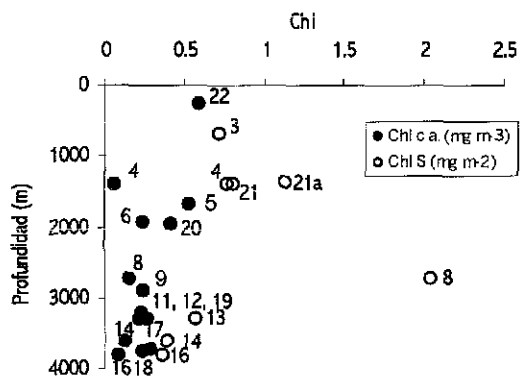
Apéndice VI. Gráficas de la variación de los parámetros ambientales con la profundidad. Campaña SIGSBEE-2. temperatura; b) oxígeno disuelto (O.D.); c) concentración máxima de clorofila en capa eufótica (mg m^{-3}) y en el sedimento superficial (mg m^{-2}); d) contenido de materia orgánica en sedimento.



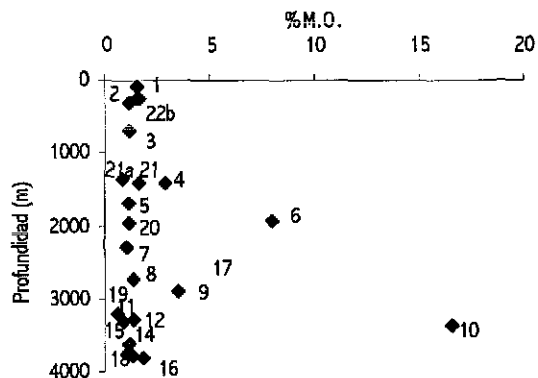
a



b



c



d

Referencias

(formato de Deep-Sea Research)

- Abele, L.G. (1982) Biogeography. In: Bliss D.E. (ed). The Biology of Crustacea Vol. I. New York Academic Press.
- Andersen, N.R. (1997). An early warning system for the health of the oceans. *Oceanography* **10** (1):14-23
- Antoine, J.W. (1972). Structure of the Gulf of Mexico. In: Rezak, R. and Henry, V.I. (Eds.) Contributions on the Geological and Geophysical Oceanography of the Gulf of Mexico. Gulf Publishing Co. Houston. pp.1-34.
- Antoine, J.W. and Bryant, W.R. (1969). Distribution of salt and salt structures in Gulf of Mexico. *American Association of Petrology and Geology Bulletin* **53** (12): 2543-2550.
- Antoine, J.W., Martin, R.G., Pyle, T.G. and Bryant, W.R. (1974). Continental margins of the Gulf of Mexico. In: Burk, C.A. and Drake, C.L. (Eds.). The geology of continental margins. Springer-Verlag. New York. pp. 683-693.
- Bacescu, M. (1984a). Deux espèces nouvelles D'Apseudoidea de la zone Abyssale du ne du cone de l'Amazone: *Leviapseudes demerare* sp. n. et *L. preamazonica* sp. n. *Travaux du Musé d'Histoire Naturelle « Grigore Antipa »* **25**: 79 – 89.
- Bacescu, M. (1984b). *Leviapseudes drachi* sp. n., *L. segonzaci gasconicus* ssp. n. et la clé des espèces connues de *Leviapseudes*. *Travaux du Musé d'Histoire Naturelle « Grigore Antipa »* **26**: 25 – 34.
- Bacescu, M. and Gutu, M. (1975). A new genus (*Discapseudes* n. g.) and three new species of Apseudidae (Crustacea, Tanaidacea) from northeastern coast of South America. *Zoologische Mededelingen* **49**(11): 95 – 113.
- Baldwin, J.D., Bass, A.L., Bowen, B.W. and Clark, W.H. Jr. (1998). Molecular phylogeny and biogeography of the marine shrimp *Penaeus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **10**: 399 – 407.
- Bamber, R.N. (1993). A new species of *Kalliapseudes* (Crustacea:Tanaidacea:Kalliapseudidae) from Trinidad. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **106**(1): 122-130.
- Barnes, R.D. (1986). Zoología de los invertebrados. Nueva Editorial Interamericana. México. pp. 493-595.
- Beattie, W.G. and Skinner, D.M. (1972). The diversity of satellite DNAs of Crustacea. *Biochimica et Biophysica Acta* **281**: 169-178.
- Bergantino, R.N. (1971). Submarine regional geomorphology of the Gulf of Mexico. *Geological Society American Bulletin* **82**: 741-752.
- Beurten, K. (1931). Die Besiedlung der Tiefsee. *Natur und Museum* **61**: 269 – 278.
- Bird, G.J. (1999) A new species of *Pseudotanaïs* (Crustacea, Tanaidacea) from cold seeps in the deep Caribbean, collected by the French submersible Nautille. *Zoosystema* **21**(3):445-451.
- Bird, G.J. and Holdich, D.M. (1985). A remarkable tubicolous tanaid (Crustacea:Tanaidacea) from the Rockall Trough *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* **65**: 563 – 572.
- Bird, G.J. and Holdich, D.M. (1989). Recolonization of artificial sediments in the deep bay of Biscay by Tanaidaceans (Crustacea:Peracarida), with a description of a new species of *Pseudotanaïs*. *Journal of Marine Biology Association U.K.* **69**: 307-317.
- Boon, A.R. and Duinevald, G.C.A. (1998). Chlorophyll as a marker for bioturbation and carbon flux in southern and central North sea sediments. *Marine Ecology Progress Series* **162**: 33 – 43.
- Bournaud, M., Cellot, B., Richoux, P. and Berrahou, A. (1996) Macroinvertebrate community structure and environmental characteristics along a large river: congruity of patterns for identification to species or family. *Journal of the North American Benthological Society* **15**(2): 232-253
- Brusca, R. and Brusca, G. (1990). Invertebrates. Sinauer Assoc. Inc. Pub. Sunderland, MA. 922 p.

- Bryant, W.R., Lugo, J., Córdova, C. and Salvador, A. (1991). Physiography and Bathymetry. In: Salvador, A. (ed.) The Gulf of Mexico Basin. The Geology of North America V. J., The Geological Society of America, Inc. pp. 13-30
- Bulnheim, H.P. and Scholl, A. (1981). Genetic variation between geographic populations of the amphipods *Gammarus zaddachi* and *G. salinus*. *Marine Biology* **64**: 105-115.
- Cao, Y. and Larsen, D.P. (2001). Rare species in multivariate analysis for bioassessment: some considerations. *Journal of North American Benthological Society* **20**(1): 144 – 153.
- Chu, K.H., Li, C.P. and Ho, H.Y. (2001). The first Internal Transcribed Spacer (ITS-1) of ribosomal DNA as a Molecular Marker for Phylogenetic and Population Analyses in Crustacea. *Marine Biotechnology* **3**: 355 – 361.
- Cosson, N., Sibuet, M., Galeron, J. (1997). Community structure and spatial heterogeneity of the deep-sea macrofauna at three contrasting stations in the tropical northeast Atlantic. *Deep-Sea Research I* **44**(2): 247-269.
- Crease, T.J. and Colbourne, J.K. (1998) The unusually long small-subunit ribosomal RNA of the Crustacean, *Daphnia pulex*: sequence and predicted secondary structure. *Journal of Molecular Evolution* **46**: 307-313.
- Dagg, M.J. (1988) Physical and biological responses to the passage of a winter storm in the coastal and inner shelf waters of the northern Gulf of Mexico. *Continental Shelf Reports* **8**(2):167-178.
- Dawson, C.E. (1966). Additions to the known marine fauna of Grand Isle, Louisiana. *Proceedings of Louisiana Academy of Science*. Vol. XXIX: 175 – 180.
- De Lattin, G. (1967). *Grundriss der Zoogeographie*. Jena: Fischer.
- Ekman, S. (1953). *Tiergeographie des Meeres*. Leipzig: Akad. Verlagsgesellschaft.
- Escobar, E. and Soto, L.A. (1997). Continental shelf benthic biomass in the Western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Reports*. **17**(6): 585-604.
- Escobar, E., Signoret, M. and Hernández, D. (1999) Variación de la densidad de la infauna macrobéntica en un gradiente batimétrico: oeste del Golfo de México. *Ciencias Marinas* **25**(2):193-212.
- Espinosa-Pérez, M.C. and Hendrickx, M.E. (2001). Checklist of isopods (Crustacea: Peracarida: Isopoda) from the Eastern Tropical Pacific. *Belgian Journal of Zoology*, **131**(1): 43-55.
- Etter, R.J. and Grassle, J.F. (1992). Patterns of species diversity in the deep sea as a function of sediment particle size diversity. *Nature* **360**: 576-578
- Ewig, M. and Antoine, J.W. (1966). New seismic data concerning sediments and diapiric structures in Sigsbee Deep and continental slope, Gulf of Mexico. *American Association of Petrology and Geology Bulletin* **50** (3): 479-504.
- Felgenhauer, B.E. (1987) Techniques for preparing crustaceans for scanning electron microscopy. *Journal of Crustacean Biology* **7**(1): 71-76.
- Field, J.G., Clarke, K.R. and Warwick, R.M. (1982). A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* **8**: 37-52.
- Flint, R. W. and Holland, J.S. (1980). Benthic infaunal variability on a transect in the Gulf of Mexico. *Estuarine and Coastal Marine Science* **10**: 1 – 14.
- Folk, R.P. (1968). *Petrology of Sedimentary rocks*. Hemphill's, Austin. 182 p.
- France, S.C. and Kocher, T.D. (1996) Geographic and bathymetric patterns of mitochondrial 16S rRNA sequence divergence among deep-sea amphipods, *Eurythenes gryllus*. *Marine Biology* **126**: 633-643.

- Gage, J.D. (1996). Why are there so many species in deep-sea sediments?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **200**: 257 – 286.
- Gage, J.D. (1997). High benthic diversity in deep-sea sediments: the importance of hydrodynamics. In: Ormond, R., Gage, J.D. and Angel, M.V. (eds). *Marine Biodiversity: Patterns and processes*. Cambridge University Press. U.K. pp. 148 – 177.
- Gage J. D. and Tyler, P.A. (1991) *Deep-sea biology: natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge University Press. 504 p.
- Gallaway, B.J., Martin, L.R. and Howard, R.L. (1988). Northern Gulf of Mexico Continental Slope Study, Annual Report. Volume II: Technical narrative. Annual report submitted to the Minerals Management Service, New Orleans, LA. Contract No. 14-12-0001-30212. OCS Study/MMS 87-0060. 586 pp.
- Gallegos, A., Czitrom, S., Zavala, J. and Fernández, A. (1993). Scenario modeling of climate change on the ocean circulation of the Intra – Americas Sea. In: Maul, G.A. (ed.) *Climatic change in the Intra-Americas Sea*. UNEP. 55 – 74.
- Gardiner, L.F. (1973a). A new species and genus of a new monokonophoran family (Crustacea:Tanaidacea), from southeastern Florida. *Journal of Zoology, London*. **169**: 237-253.
- Gardiner, L.F. (1973b). *Calozodion wadei*, a new genus and species of apseudid tanaidacean (Crustacea) from Jamaica, West Indies. *Journal of Natural History* **7**: 499-507.
- Gardiner, L.F. (1975) The systematics, postmarsupial development and Ecology of the Deep-sea family Neotanaididae (Crustacea : Tanaidacea). *Smithsonian Contributions to Zoology* **170**. 265 p.
- Garrison, L.E. and Martin, R.G. (1973). *Geologic structures in the Gulf of Mexico Basin*: US Geol. Survey Prof. paper 773. 85 p.
- Gettleston, D.A. (1976). An ecological study of the benthic meiofauna and macrofauna of a soft bottom area on the Texas outer continental shelf. Ph.D. thesis, Texas A&M University, 256 p.
- Grassle, J.F. and Macioleck, M.J. (1992). Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *The American Naturalist* **139**(2): 313 – 341.
- Gray, J.S. (1981). *The Ecology of Marine Sediments*. Cambridge University Press. 185 p.
- Gutu, M. (1984). Contribution to the knowledge of the genus *Calozodion* (Crustacea, Tanaidacea). *Travaux du Musée d' Histoire Naturelle « Grigore Antipa »* **26**: 35 – 43.
- Gutu, M. (1991). The description of *Paradoxapseudes cubensis*, a new genus and new species of Tanapseudidae (Crustacea, Tanaidacea). *Travaux du Musée d' Histoire Naturelle « Grigore Antipa »* **31** : 349 – 354.
- Gutu, M. (1996). The synoptic table and key to the superspecific taxa of Recent Apseudomorpha (Crustacea:Tanaidacea). *Travaux du Musée d' Histoire Naturelle « Grigore Antipa »* **36** : 135 – 146.
- Gutu, M. and Gómez, O. (1976). *Pagurapseudes guitarti* new species of tanaidacea (Crustacea) from the Caribbean Sea. *Travaux du Musée d' Histoire Naturelle « Grigore Antipa »* **17** : 85 – 91.
- Gutu, M. and Sieg, J. (1999). Orde des tanaidacés (Tanaidacea Hansen, 1895) In: Grassé, P. (Ed). *Traité de Zoologie Tome VII, Fascicule IIIA Crustacés Peracarides* *Memoires de l' Institut Oceanographique*, No. 19. pp. 353 – 389.
- Hamilton, P. (1990). Deep currents in the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography* **20** : 1087 – 1104.
- Hansknecht, T. and Heard, R.W. (2001). Tanaidacea (Crustacea:peracarida) of the Gulf of Mexico. IX. Geographical occurrence of *Apseudes olimpia* Gutu, 1986 with a review of previous records for the genus *Apseudes* in the Gulf. *Gulf and Caribbean Research* **13**: 67-73.
- Harris, D.J. and Crandall, K.A. (2000). Intra-genomic variation within ITS1 and ITS2 of freshwater crayfishes (Decapoda:Cambaridae): Implications for phylogenetic and microsatellite studies. *Molecular Biology and Evolution* **17**(2): 284-291.
- Heard, R.W., Anderson, G. and Larsen, K. (2002). Tanaids Newsletter web page: <http://tidepool.st.usm.edu/tanaids/tanaidtaxa.html>

- Hedgecock, D., Tracey, M.L. and Nelson, K. (1982). Genetics. In: Bliss, D.E. and Abele, L.G. (Eds.) *The Biology of Crustacea*. Vol. 2. pp. 283 - 403. Academic Press, New York, N.Y.
- Hernández, D. (1999) Riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la infauna macrobéntica a lo largo de un gradiente batimétrico en el sector occidental del Golfo de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. México. 43 p.
- Highsmith, R.C. (1983). Sex reversal and fighting behavior: coevolved phenomena in a tanaid crustacean. *Ecology* **64**: 719-726.
- Hillis, D.M. and Dixon, M.T. (1991). Ribosomal DNA: Molecular Evolution and Phylogenetic Inference. *The Quarterly Review of Biology* **66**(1): 411-453.
- Hoffman, E.E. and Worley, S.J. (1986). Circulation of the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* **91**: 14221-14236.
- Holdich, D.M. and Jones, J.A. (1983) The distribution and ecology of British shallow water tanaid crustaceans (Peracarida, Tanaidacea). *Journal of Natural History* **17**: 157-183
- Holdich, D.M. and Bird, G.J. (1985). Tanaidacea (Crustacea) from sublittoral waters off West Scotland including the description of two new genera. *Journal of Natural History* **20**: 79-100.
- Holme, N.A. and McIntyre, A.D. (1984) *Methods for the study of marine benthos*. 2nd. Ed. Blackwell Scientific Publications. 387 p.
- Honjo, S., Manganini, S.J. and Cole, J.J. (1982). Sedimentation of biogenic matter in the deep ocean. *Deep-Sea Research* **29**(5A): 609– 625.
- Hutchinson, G.E. (1978). *An Introduction to Population Ecology*. Yale University.
- Jeffrey, A.W., Pelam, R.C., Brooks, J.M. and Sackett, W.M. (1983) Vertical trends in particulate organic carbon ¹³C:¹²C ratios in the upper water column. *Deep-Sea Research* **30**: 971-983.
- Josefson, A.B. and Widbom B. (1988). Differential response of benthic macrofauna and meiofauna to hypoxia in the Gullmar Fjord basin. *Marine Biology* **100**: 31-40.
- Kerr, R.A. (1980) A new kind of storm beneath the sea. *Science* **208**(2): 484 – 486.
- Kiernan, J.A. (1981) *Histological and histochemical methods*. Pergamon Press. pp. 85-86.
- Kneib, R.T. (1992). Population dynamics of the tanaid *Hargeria rapax* (Crustacea:Peracarida) in a tidal marsh. *Marine Biology* **113**: 437 – 445.
- Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Paabo, S., Villablanca, F. X. and Wilson, A. C. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the Natural Academy of Science USA* **86**: 6196-6200.
- Lang, K. (1956). Kalliapseudidae, a new family of Tanaidacea. B. Hanström, *Zoological Papers in honor of the 65th birthday*: 205-225.
- Lang, K. (1968). Deep-sea Tanaidacea. *Galathea Reports* **9**: 23-209
- Larsen, K. (1999). Pacific Tanaidacea (Crustacea): revision of the genus *Agathotanis* with description of three new species. *Records of Australian Museum* **51**: 99-112
- Larsen, K. (2001) Morphological and molecular investigation of polymorphism and cryptic species in tanaid crustaceans: implications for tanaid systematics and biodiversity estimates. *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, **131**: 353 – 379.
- Larsen, K. and Wilson, D.F. (1998). Tanaidomorphan systematics-is it obsolete?. *Journal of Crustacean Biology* **18**(2): 346-362.
- Legendre, L. and Legendre, P. (1983). *Numerical Ecology* Elsevier Scientific Publishing Company. Netherlands. 419 p.
- Levin, L.A. and Smith, C.R. (1984). Response of background fauna to disturbance and enrichment in the deep-sea: a sediment tray experiment. *Deep-Sea Research* **31** A:1277-1285
- Levin, L. Hugget, C.L. and Wishner, K.F. (1991). Control of deep-sea benthic community structure by oxygen and organic-matter gradients in the eastern Pacific Ocean. *Journal of Marine Research* **49**: 763-800.

- Lewis, D.W. (1994). Practical Sedimentology. Hutchinson Ross Publishing Co. Pennsylvania. 227p.
- Makkaveeva, E.B. (1968). Species composition and distribution of Tanaidacea and Isopods in the coastal region of Cuba In: ISSLED TZENTR. Amerikansk. Morei, Vol. 2, Kiev, Nauk. Dumka pp. 99-104
- Mann, K.H. (1982). Ecology of coastal waters. Blackwell, Oxford. 322 pp.
- Mann, K.H. and Lazier, J.R.N. (1991). Dynamics of marine Ecosystems. Blackwell Scientific Publications. USA. 466 pp.
- Massunari, S. (1983). Post marsupial development and population dynamic of *Leptochelia savigni* (Kroyer, 1842) (Tanaidacea). Crustaceana 44: 151 – 162.
- McClain, C.R. and Rex, M.A. (2001) The relationship between dissolved oxygen concentration and maximum size in deep-sea turrid gastropods: an application of quantile regression. Marine Biology 139: 681-685.
- Markham, J.C., Donath-Hernández, F.E., Villalobos-Hiriart, J.L. and Cantú, A. (1990). Notes on the shallow-water marine Crustacea of the Caribbean coast of Quintana Roo, Mexico. Annales del Instituto de Biología. UNAM. Serie Zoológica 61(3): 405 – 446.
- McLaughlin, P.A. (1980). Comparative morphology of recent Crustacea. W.H. Freeman and Company. 173 p.
- McSweeney, E.S. (1982). A new Pagurapseudes (Crustacea:Tanaidacea) from southern Florida. Bulletin of Marine Science 32(2): 455 – 466.
- Menzel, R.W. (1971) Checklist of marine fauna and flora of the Apalachee Bay and the St. Georges Sound Area. Department of Oceanography, Florida State University Memo. 126 pp.
- Menzies, R.J. and Imbrie, J. (1958). On the antiquity of the deep-sea bottom fauna. Oikos 9: 192 – 201.
- Messing, C.G. (1977). *Neotanais persephone*, a new species of Hadal Tanaidacean (Crustacea:Peracarida). Bulletin of Marine Science 27(3): 511 – 519.
- Messing, C.G. (1983). Postmarsupial development and growth of *Pagurapseudes largoensis* McSweeney (Crustacea, Tanaidacea). Journal of Crustacean Biology 3(3): 380 – 408.
- Metcalf, W. G. (1976). Caribbean-Atlantic water exchange through the Anegarla-Jungfern Passage, Journal of Geophysical Research 81: 6401-6409.
- Meyer, G.H. and Heard, R.W. (1989). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. VII. Atlantapseudes lindae, n. sp. (Apeudidae) from the continental slope of the northern Gulf of Mexico. Gulf Research Reports 8(2): 97 – 115.
- Meyran, J.C., Monnerot, M. and Taberlet, P. (1997) Taxonomic status and phylogenetic relationships of some species of the genus Gammarus (Crustacea, Amphipoda) deduced from mitochondrial DNA sequences. Molecular Phylogeny and Evolution 8(1):1-10.
- Modlin, R.F. and Harris, P.A. (1989). Observations of the Natural history and experiments on the reproductive strategy of Hargeria rapax (Tanaidacea). Journal of Crustacean Biology 9(4): 578 – 586.
- Moore, G.W. and Del Castillo, L. (1974). Tectonic evolution of the southern Gulf of Mexico. Geological Society Annual Bulletin 85 (4): 607-618
- Moritz, C. and Hillis, D.M. (1996). Molecular Systematics: context and controversies. In: Hillis, D.M., Moritz, C. and Mable, B.K. (eds). Molecular Systematics. 2nd. Edition. Sinauer Associates, Inc. USA. pp 1-12.
- Morrison, J.M. and Nowlin, W.D. (1977). Repeated nutrient, oxygen and density sections through the Loop Current. Journal of Marine Research 35(1): 105-128.
- Morrison, J.M., Merrel, W.J., Key, R.M. and Key, T.C. (1983). Property distributions and deep chemical measurements within the western Gulf of Mexico Journal of Geophysical Research 88 C4: 2601-2608.
- Murphy, N.E. and Goggin, C.L. (2000). Genetic discrimination of sacculinid parasites (Cirripedia, Rizocephala): implication for control of introduced green crab (*Carcinus maenas*) Journal of Crustacean Biology 20: 153-157.

- National Research Council and Academia Mexicana de Ciencias (1999). Building Ocean Science Partnerships. The United States and Mexico together. National Academy Press. 127 p.
- Nowlin, W.D. and McLellan, H.J. (1967). A characterization of Gulf of Mexico waters in winter. *Journal of Marine Research* **25**(1): 29-59.
- Ogle, J.T. (1977). Tanaidacea from the Gulf of Mexico: a preliminary summary. Abstract. *Journal of Mississippi Academy of Science* Vol. XXII:105
- Ogle, J.T., Heard, R.W. and Sieg, J. (1982). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. I. Introduction and an annotated Bibliography of Tanaidacea previously reported from the Gulf of Mexico. *Gulf Research Reports* **7**(2): 101-104.
- Ortíz, O. (1983). Guía para la identificación de los isópodos y Tanaidáceos (Crustacea:Peracarida) asociados a los pilotes de las aguas cubanas. *Revista de Investigaciones Marinas* **4**(3): 3 – 20.
- Pequegnat, W.E. (1972). A deep bottom current on the Mississippi Cone. In: Capurro, L.R.A. and Reid, J.L. (eds). *Contributions to the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico*. Texas A&M Univ. Oceanogr. Stud. Vol. 2. pp. 65-87.
- Pequegnat, W.E. (1983). The ecological communities of the continental slope and adjacent regimes of the northern Gulf of Mexico. Prepared by TerEco Corporation for Minerals Management Service, U.S. Department of the Interior Contract AA851-CT1-12. 398 p. + Append.
- Pica-Granados, Y., Ponce-Vélez, M.G. y Barrón-Echaury, A. (1991). Oceanografía Geológica del Golfo de México y Mar Caribe. In: De la Lanza, G. (comp.) *Oceanografía de mares mexicanos*. AGT Editor, S.A.
- Reidenauer, J.A. and Thistle, D. (1985). The tanaid fauna from a region of the deep North Atlantic where near-bottom current velocities are high. *Oceanologica Acta* **8**(3): 355-360.
- Rex, M.T., Etter, R.J. and Stuart, C.T. (1997). Large-scale patterns of species diversity in the deep-sea benthos. In: Ormond, R.F.G., Gage, J.D. and Angel, M.V. *Marine Biodiversity; patterns and processes*. Cambridge University Press. pp. 94-121.
- Rice, A.L. and Lamshead, J.D. (1994). Patch dynamics in the deep-sea benthos: the role of a heterogeneous supply of organic matter. In: Giller, P.S., Hildrew, A.G. and Raffaelli, D.G. (eds.) *Aquatic Ecology: scale, pattern and process*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. Pp. 469 – 497.
- Richardson, H. (1905). Descriptions of a new genus of Isopoda belonging to the family Tanaidae and of a new species of Tanais, both from Monterey Bay, California. *Proc. U.S. National Museum*, **28**(1400): 367-370
- Rocha-Olivares, A., Fleeger, J.W. and Foltz, D.W. (2001) Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic Harpacticoid copepod. *Molecular Biology and Evolution* **18**(6): 1088-1102
- Rodríguez-Villanueva, V., Martínez-Lara, R. and Díaz-Castañeda, V. (2000). Structure and composition of the benthic polychaete families in Bahía de Todos Santos, Baja California, Mexico. *Bulletin of Marine Science* **67**(1):113-116.
- Rowe, G.T. (1983). Biomass and production of the deep-sea macrobenthos. In: Rowe, G.T. (Ed.) *The Sea* Vol. 8. John Wiley and Sons. USA. pp. 97-121.
- Saiki, R., Gelfand, D.H., Stoffel, S., Scharf, S.J., Higuchi, R., Horn, G.T., Mullis, K.B., and Elrich, H.A. (1988). Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science* **239**: 487 – 491
- Salazar, S. (1991). Contaminación marina. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Fondo de Publicaciones y Ediciones. 193 p.
- Sanders, H.L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* **102** (925): 243-282
- Sanders, H.L., and Hessler, R.R. (1969) Ecology of the deep-sea benthos. *Science* **163**: 1419-1424

- Schizas, N.V., Street, G.T., Coull B.C., Chandler, G.T. and Quattro, J.M. (1997). An efficient DNA extraction method for small metazoans. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* 6(4): 381-383
- Schizas, N.V., Street G.T., Coull B.C., Chandlerand, G.T. and Quattro J.M. (1999). Molecular population structure of the marine benthic copepod *Microarthridion littorale* along the southeastern and Gulf coasts of the USA. *Marine Biology* 135: 399 – 405.
- Schram, F.R. (1986). Crustacea.(Ch. 15. Tanaidacea) Oxford University Press. pp. 190 – 203.
- Sherman, K., Alexander, L. and Gold, B. (1990). Large Marine Ecosystems: patterns, processes and yields. American Association for the Advancement of Science Washington, D.C. 242 p.
- Sieg, J. (1980). Sind die Dikonophora eine polyphyletische Gruppe? *Zool. Anz.* 205: 405 – 416.
- Sieg, J. (1982) Tanaidacea. In: Parker, S.P. (Ed.) Synopsis and classification of living organisms. McGraw Hill, Co. pp. 245 – 249.
- Sieg, J. (1983). Evolution of Tanaidacea. In: Schram, F. (Editor) "Crustacean Phylogeny" pp. 229-254. A.A. Balkema. [Crustacean Issues I].
- Sieg, J. (1984). Fact documentation and literature database for the crustacean order Tanaidacea. The Systematics Association, Special Volume 26: 125-136.
- Sieg, J. (1986). Distribution of the Tanaidacea: synopsis of the known data and suggestions on possible distribution patterns. In: Gore, R.H. and Heck K.L. (Eds) "Crustacean Biogeography" pp. 165-194. Rotterdam: A.A. Balkema [Crustacean Issues 4].
- Sieg, J. and Winn, R.N. (1978) Keys to suborders and families of Tanaidacea. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 91(4): 840 – 846.
- Sieg, J. and Heard, R.W. (1983). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. III. On the occurrence of *Teleotanis gerlachi* Lang, 1956 (Nototanaiidae) in the eastern Gulf. *Gulf Research Reports* 7(3): 267 – 271.
- Sieg, J. and Heard, R.W. (1985). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. IV. On *Nototanoides trifurcatus* gen. nov., sp. nov., with a key to the genera of the Nototanaiidae. *Gulf Research Reports* 8(1): 51 – 62.
- Sieg, J. and Heard, R.W. (1988). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. V. The family *Pseudotanaiidae* from less than 200 meters, with description of *Pseudotanais mexikolpos* sp. nov. and a key to the known genera and species of the world. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101(1): 39 – 59.
- Sieg, J. and Heard, R.W. (1989). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. VI. On the genus *Mesotanais* Dollfus, 1897, with descriptions of two new species, *M. longisetosus* and *M. vadicola*. *Gulf Research Reports* 8(2):73 – 95.
- Sieg, J., Heard, R.W., and Ogle, J.T. (1982). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. II. The occurrence of *Halmyrapseudes bahamensis* Bacascu and Gutu, 1974 (Apeudidae) in the eastern Gulf with redescription and ecological notes. *Gulf Research Reports* 7(2): 105 – 113.
- Simon, C., Fratl, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. and Flook P. (1994). Evolution, weighting and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America* 87(6): 651 – 701.
- Smith, R.W., Bernstein, B.B. and Cimberg, R.L. (1988). Community-Environmental relationships in the benthos: applications of multivariate analytical techniques. In: Soule, D.F. and Kleppiel, G.S. (eds.) *Marine Organisms as indicators*. Springer-Verlag. N.Y. pp. 247 – 326.
- Snelgrove, P.V.R. and Butman, C.A. (1994). Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology a Review*. 32: 111 – 177.
- Sokal, R.R., and Rholf, F.J. (1995). *Biometry: The principles and practice of statistics in Biological Research*. 3rd. ed. W.H. Freeman and Co. N.Y. 887 p.

- Spears, T. and Abele, L.G. (1997) Crustacean phylogeny inferred from 18S rDNA. In: Fortey, R.A. and Thomas, R.H. (eds.) *Arthropod Relationships, Systematics association Special Volume Series 55*. Chapman and Hall, London. pp. 169 – 187.
- Spears, T. and Abele, L.G. (1999). Phylogeny and molecular systematics in Crustaceans. The Crustacean Society, 1999 Summer Meeting. Lafayette, LA. Resumen.
- Stetson, J.L. and Trask, P.D. (1953). The sediments of the Western Gulf of Mexico. Part II. Chemical studies of sediments of the western Gulf of Mexico. *American Association of Petrology and Geology, Tulsa, Oklahoma*. 566 p.
- Strickland, J.H.D. and Parsons, T.R. (1972). A practical handbook of seawater analysis fisheries research Board of Canada Bulletin 167. Alger Press Ltd., Ottawa, 310 p.
- Sturges, W., Evans, J.C., Welsh, S. and Holland, W. (1993) Separation of warm-core rings in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Oceanography* **23**: 250 – 268.
- Thistle, D. (1978). Harpacticoid dispersion patterns: implications for deep-sea diversity maintenance. *Journal of Marine Research* **36**: 377 – 397.
- Thistle, D., Ertman, S.C., Fauchald, K. (1991). The fauna of the HJEBBLE site: patterns in standing stock and sediment-dynamic effects. *Marine Geology* **92**: 413 – 422.
- Turley, C.M., Lochte K. and Lampitt, R.S. (1995). Transformations of biogenic particles during sedimentation in the northeastern Atlantic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **348**: 179 – 189.
- Uchupi, E. (1975). Physiography of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. In: Naim, A.E.M. (Ed.) *The ocean basins and margins*. Vol. 3. The Gulf of Mexico and the Caribbean. Plenum Press p.p. 1 – 64.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G. and Connel, S.D. (2000). Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **250**: 97 – 115.
- Valiela, I. (1984). *Marine Ecological Processes*. Springer-Verlag. U.S.A. 547 p.
- Vidal, V.M., Vidal, F.V. y Hernández, A.F. (1990). Atlas oceanográfico del Golfo de México Vol. 2 Instituto de Investigaciones Eléctricas, Cuernavaca, Morelos, México. 707 p.
- Vidal, V.M., Vidal, F.V., and Pérez-Molero, J.M. (1992). Collision of a loop current anticyclonic ring against the continental shelf slope of the Western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* **97**: 2155 – 2172.
- Vidal, V.M., Vidal, F.V., Hernández, A.F., Meza, E. and Zambrano, L. (1994a). Winter water mass distributions in the western Gulf of Mexico affected by a colliding anticyclonic ring. *Journal of Oceanography* **50**: 559 – 588.
- Vidal, V.M., Vidal, F.V., Hernández, E., Meza, E. and Pérez-Molero, J.M. (1994b). Baroclinic flows transports and kinematic properties in a cyclonic-anticyclonic-cyclonic ring triad in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* **99** (C4): 7571 – 7597.
- Vidal, F.V., Vidal, V.M., Rodríguez, P.F., Zambrano, L., Casillas, J., Rendón, R. y Jaimes de la Cruz, B. (1998). Circulación del Golfo de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **46**: 1 – 15.
- Viskup, B.J. and Heard, R.W. (1989). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. VIII. *Pseudosphyrapus siegi*, n. sp. (Sphyrapidae) from the continental slope of the Northern Gulf of Mexico. *Gulf Research Reports* **8**(2): 107 – 115.
- Warwick, R.M. (1988). Analysis of community attributes of the macrobenthos of Frierfjord/Lendesundfjord at taxonomic levels higher than species. *Marine Ecology Progress Series* **46**: 167 – 170.
- Welsh, S.E. and Inoue, M. (2000) Loop current rings and the deep circulation in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research C. Oceans* **105** (C7): 16951 – 16959.

- Williamson, M (1997). Marine biodiversity in its global context. In: Ormond, R.F.G., Gage, J.D. and Angel, M.V. Marine Biodiversity; patterns and processes. Cambridge University Press pp. 1 – 17.
- Winfield Aguilar, I. y J. Franco-López. (1982). Algunas consideraciones ecológicas de *Discapseudes holthuisi* (Bacescu & Gutu, 1975) (Orden:Tanaidacea) Revista de Investigaciones Marinas 13(3): 254 – 274.

Agradecimientos

- Al apoyo institucional del ICML UNAM-CU durante las gestiones de los Drs. Antonio Peña Díaz y Adolfo García Gasca.
- A la Unidad Académica Sistemas Oceanográficos y Costeros del ICML UNAM-CU por apoyo y facilidades.
- A la tripulación del B/O Justo Sierra por su apoyo durante las campañas oceanográficas.
- Al CONACYT por el financiamiento de investigación que cubrió el costo de tiempo de buque y el trabajo de laboratorio apoyado por los proyectos: 050PÑ-1297, G-27777B y a DGAPA UNAM IN211200 e IN217298.
- A CONACYT por otorgar la beca de maestría y a la DGEP UNAM por otorgarme la beca complementaria de maestría, ambas durante los semestres 2000-1 a 2001-2.
- A la Dirección de Intercambio Académico y al Posgrado en Ciencias del Mar por otorgar financiamiento para realizar la estancia de investigación en la Universidad Estatal de Florida (Florida State University, FSU).
- A DGAPA UNAM por el Financiamiento de beca para la finalización de la tesis de maestría otorgado por el proyecto "Factores que definen la variabilidad de la composición taxonómica, la densidad y la biomasa de la infauna en el sur del Golfo de México", DGAPA UNAM IN211200
- A los miembros de mi Comité Académico: al Dr. Michel Hendrickx y al Dr. Alberto Abreu del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología U.A. Mazatlán, UNAM; al Dr. Fernando Álvarez del Instituto de Biología, UNAM; a la Dra. Trisha Spears de Florida State University por sus comentarios, recomendaciones y correcciones a esta tesis.
- A la Dra. Elva Escobar por su asesoría y orientación para la realización de esta tesis. Además por el apoyo que siempre me ha brindado y la motivación que me ha ayudado a seguir adelante en mi formación académica.
- Al Dr. Luis A. Soto González, jefe del Laboratorio de Ecología del Bentos en el ICML UNAM-CU, por brindarme espacio físico y facilidades para realizar la mayor parte de mi trabajo de laboratorio.
- A mis compañeros de laboratorio por su amistad, sus consejos y jalones de orejas: Biól. Antonio Salas, Biól. Penélope Rodríguez, Biól. Citlali Díaz, Suzzette Tamez y al Oc. Alejandro Estradas. A Jorge Castro por su ayuda en la edición final de la tesis y de las figuras y mapas.
- Al Dr. Alejandro Granados del Laboratorio de Poliquetos ICMYL, UNAM por su amistad, orientación y los buenos comentarios que me hizo para que esta tesis quedara mejor.
- Al Dr. Lawrence Abele por permitirme utilizar su laboratorio en FSU.
- Especialmente a Trisha Spears y a Kasia Chodyla por su enorme paciencia en la enseñanza de las técnicas moleculares y por recibirme como un miembro de su familia y ofrecerme su amistad y apoyo durante mi estancia en FSU.
- A la Dra. Martha Signoret, UAM – Xochimilco por los datos de columna de agua y el perfil de clorofilas de ambas campañas.
- Al Dr. Antonio Márquez de la UAM – Iztapalapa por el análisis de textura de los sedimentos de ambas campañas.
- Al Dr. Richard Heard, de la Universidad de Mississippi y al Dr. Kim Larsen, ahora en la Universidad de Texas A&M por

la valiosa información y la bibliografía que me proporcionaron. Asimismo, al M. en C, Ignacio Winfield, por ayudarme en la parte inicial de identificación de los organismos.

- Al laboratorio de Microscopía Electrónica del Instituto de Fisiología Celular, al Dr. Mark West y a Jorge Sepúlveda por las facilidades brindadas para tomar las fotografías electrónicas de los tanaidáceos.
- AL laboratorio de Microscopía Electrónica del Instituto de Biología y en particular a Berenit por su ayuda con las últimas fotografías de los tanaidáceos.
- A Miguel Angel Terán por su amor, su enorme paciencia y su apoyo y por darme ánimos para seguir adelante y también por los jalones de "nariz".
- A mis padres y mis hermanos por haberme dado su apoyo para continuar mi formación profesional y por estar pendientes de mí aun estando lejos de casa.
- A Diana Ortega, por su enorme ayuda en la traducción de esta tesis y su buena amistad.



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Universidad Nacional Autónoma de México



U N A M

6

FAMILIES RICHNESS, DISTRIBUTION PATTERNS AND GENETIC VARIABILITY OF TANAIIDACEANS
(CRUSTACEA : PERACARIDA) FROM THE DEEP-SEA OF THE WESTERN GULF OF MEXICO

T H E S I S

To get the academic degree of

M a s t e r s i n S c i e n c e s

(Marine Biology)

Presents

Biol. Diana Raquel Hernández Robles

Thesis Advisor: Dr. Elva G. Escobar Briones

Tutorial Committee: Dr. Michel Hendrickx Reners

Dr. Fernando Alvarez Noguera

Dr. Alberto Abreu Grobois

Dr. Trisha Spears

Mexico, D.F.

June, 2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Index

List of Tables	i
List of Figures	ii
Abstract	iii
Introduction	1
Background	7
Objectives	10
Hypothesis	11
Justification	11
Study Area	12
Methodology	
Field Work	16
Laboratory Work	18
Results and Discussion	24
Conclusions	54
Proposals for future Study	56
Appendixes	57
References	70
Acknowledgments	79

List of Tables

- Table 1. Location of sampling stations in the SIGSBEE - 1 cruise (June, 1997).
- Table 2. Location of sampling stations in the SIGSBEE - 2 cruise (June, 1999).
- Table 3. List of tanaid species for the Gulf of Mexico, Caribbean Sea and Western Tropical Atlantic Ocean. *Quoted in Ogle *et al.*, (1982). Abbreviations: n.a. not available.
- Table 4. Number of individuals of tanaid families collected during both cruises. UI = Unidentified.
- Table 5. Diversity (H') evenness (J') and number of families of tanaids by bathymetric zone for SIGSBEE 1 and SIGSBEE-2 cruises.
- Table 6. Environmental parameters of the water column, bottom water and sediment registered during the SIGSBEE-1 cruise. Abbreviations: Temp. = bottom water temperature; D.O. = concentration of dissolved oxygen in bottom water; Chl w.c.= maximum chlorophyll concentration in water column; O.M.= organic matter content in sediments.
- Table 7. Environmental parameters of water column, bottom water and sediment registered during the SIGSBEE-2 cruise. Abbreviations: Temp. = bottom water temperature; D.O. = concentration of dissolved oxygen in bottom water; Chl w.c. = maximum chlorophyll concentration in water column; Chl.S = chlorophyll concentration in sediment; n.a.= not available; O.M.= organic matter content in sediment.
- Table 8. Average values of density and biomass of tanaids from the SIGSBEE-1 cruise. Std.= standard deviation; n.a. = not available.

List of Figures

- Figure 1. Study area and location of sampling stations in SIGSBEE-1 cruise (●) (June, 1997) and SIGSBEE – 2 cruise (○) (June, 1999). Bathymetry obtained from <http://ibis.grdl.noaa.gov/cgi-bin/bathy/bathD.pl>.
- Figure 2. General scheme of a tanaid showing the main morphological structures.
- Figure 3. Location of the record sites of tanaid species from the IAS listed numerically in Table 3. Isobath of 200 m is shown.
- Figure 4. Lateral view of a tanaid of the Tanaidae family, suborder Tanaidomorpha, collected during the SIGSBEE-2 cruise.
- Figure 5. a) Cumulative percentage of average abundance of tanaid families; b) Family characterization by their abundance and frequency. Numbers are as follows: 1. occasional, 2. dominant, 3. rare, 4. common. SIGSBEE-1 cruise.
- Figure 6. SEM images of an individual of the Anarthruridae family. a) ventral; b) lateral; c) antennula y antennae; d) buccal parts; e) lateral view of cheliped; f) pleotelson; f) uropods.
- Figure 7. Lateral view of a tanaid of the Sphyrapidae family, suborder Apseudomorpha, collected during the SIGSBEE-1 cruise.
- Figure 8. a) Cumulative percentage of average abundance of tanaid families; b) Family characterization by their abundance and frequency. SIGSBEE-2 cruise. Abbreviations: Ana. = Anarthruridae, Pset.= Pseudotanaidae, Aps.= Apseudidae, Neot.= Neotanaidae, Tan.= Tanaidae, Notot.= Nototanaidae.

-
- Figure 9. Relationship between diversity (H') and number of families of tanaids of the Gulf of Mexico. a) SIGSBEE-1 cruise; b) SIGSBEE-2 cruise.
- Figure 10. Variation of the environmental parameters (data are fourth-root standardized) of water column, bottom water and superficial sediment along the bathymetric gradient. a) SIGSBEE-1 cruise; b) SIGSBEE-2 cruise. Abbreviations: As in Tables 6 and 7. Appendixes V and VI.
- Figure 11. Distribution of grain sizes along the bathymetric gradient. SIGSBEE – 2.
- Figure 12. Distribution of the average density (fourth-root transformed data) of tanaids in the bathymetric gradient. Filled dots: SIGSBEE-1; Empty dots: SIGSBEE-2.
- Figure 13. Distribution of the average biomass (fourth-root transformed data) of tanaids in the bathymetric gradient. Filled dots: SIGSBEE-1; Empty dots: SIGSBEE-2.
- Figure 14. Average tanaid density distribution by bathymetric zones for both cruises. a) SIGSBEE-1 cruise; b) SIGSBEE-2 cruise.
- Figure 15. a) Cluster analysis of stations with Ward's Linking index and Euclidean distances; b) Multidimensional scaling analysis (MDS). SIGSBEE-1 cruise.
- Figure 16. a) Cluster analysis of stations with Ward's Linking index and Euclidean distances; b) Multidimensional scaling analysis. (MDS). SIGSBEE-2 cruise.
- Figure 17. PCR products of ITS-1 for tanaids from the Gulf of Mexico and Mashas Sand (FI). a) m. pGEM molecular marker; 1-4. Gulf of Mexico, extraction with Gene Releaser; 5-6. Mashas Sand, FL, extraction with Buffer; 7-8. Mashas Sand, extraction with proteinase K. b) 1.5% agarose Gel /1X TAE: 1. Mashas Sand, extraction with buffer; 2. Mashas Sand, extraction with Gene Releaser; 3. Mashas Sand, extraction with G-nome DNA isolation Kit; 4. Mashas Sand, extraction with proteinase K; 5. Mashas Sand, extraction with DNeasy™ Tissue; m. pGEM molecular marker; 6 - 7. Gulf of Mexico, extraction with Gene Releaser; 8. Mashas Sand, extraction with Gene-Releaser. Bands of interest in both gels are located between 517 and 396 bp band of the molecular marker.
- Figure 18. ITS-1 sequences of tanaids from Mashas Sand, FL and Veracruz, sequenced with Tsub-. Amplifications with primers C/5.8SA. Asterisks positions where both sequences are identical.
- Figure 19. PCR products of tanaids using primers329/HI- to see the V7 expansion segment (18S rDNA). 1 and 4. Tanaid from Veracruz; 2. Tanaid from the deep Gulf of Mexico; 3. Tanaid from MS, Florida; m. pGEM molecular marker.
- Figure 20. Sequences of tanaids the 18S rRNA V7 region for from Florida (FL) and Veracruz (VER). Asterisks indicate identical nucleotide positions in both sequences.
- Figure 21. PCR products of tanaids using primersD9/10- to see the D9-D10 region (28S rDNA). 1. Reference Tanaid DNA; 2. Tanaid from Veracruz; 3. Tanaid from the deep Gulf of Mexico; 4. Tanaid from MS, Florida; m. pGEM molecular marker.

Abstract

Research carried out in marine environments has shown that tanaids constitute one of the most numerous benthic infaunal groups. Their abundance is commonly maintained or grows with increasing depth in the continental slope and the abyssal plain, achieving densities higher than in other groups of peracarids, such as isopods or amphipods. The members of this group have been classified as indicators of healthy marine environments. This study highlights the importance of this group of crustaceans in the deep Gulf of Mexico, having as its main objectives the description of tanaids families richness, distribution patterns and genetic variability in the bathymetric gradient. Samples were obtained in two oceanographic cruises made on board the R/V *Justo Sierra*, comprising stations in two transects along the bathymetric gradient, and ranging from 200 to 3700 m (SIGSBEE-1 cruise) and 76 to 3795 m (SIGSBEE-2 cruise) in the western Gulf of Mexico.

A total of eight tanaid families were identified in the study area, which represents 46% of the families known to date in the Gulf of Mexico, the Caribbean Sea and the Western Tropical Atlantic Ocean (Intra Americas Sea) and 33% of the families recognized worldwide. The Anarthruridae was the family with the highest abundance and frequency in the samples from both cruises. The highest tanaid density (28 and 85.33 ind m⁻²) was registered in the continental rise (2620 and 2900 m), while both the highest biomass (2.44 – 3.28 mg C m⁻²) and lowest biomass (0.003 mg C m⁻²) were registered in the abyssal plain. Classification and multidimensional scaling analyses, showed that the distribution was determined by depth (>70%), and to a lesser degree by factors such as pigment concentration in the water column and organic matter content in the sediment. Tanaid populations showed an aggregate distribution ($s^2/x > 1$). Likewise, it was found that the ITS-1 region of the rDNA operon and the V-7 expansion segment of the 18S gene are useful markers for the analysis of genetic variability among tanaid species; however, the V-7 expansion segment lack the resolution required to distinguish intra-specific differences in the group.

This is the first study of its nature conducted in the Gulf of Mexico; therefore, it can be used as a benchmark for future ecological, taxonomic and genetic studies of tanaids in the deep basin. Likewise, it forms the basis for future studies on the hydrodynamic and geological influence of the Intra-Americas Sea on the occurrence and distribution of this group of peracarids in the deep sea of the Gulf of Mexico.

Introduction

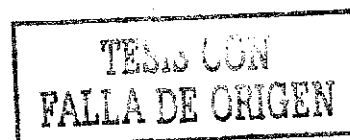
The deep sea (>200 m depth) (Pequegnat, 1983) is an environment which biological diversity is as high as that of the coral reefs (Grassle & Macioleck, 1992). The benthos (organisms that have a close relationship with the substrate) is one of the most abundant and diverse deep-sea biological groups, and the most representative taxa are: polychaetes, nematodes, crustaceans and mollusks (Gage & Tyler, 1991).

Among benthic invertebrates, crustaceans represent one of the most diversified groups, with a wide distribution of great interest for ecological and taxonomic studies due to their commercial importance and their important role in energy transfer processes. Among the more than 26,000 species of crustaceans that have been described, there are myriads of scarcely studied minute individuals with a strategic position in marine food chains of which a high percentage is unknown (Barnes, 1986).

The Peracarida supraorder, which represents approximately 50% of all crustaceans, has representatives in all marine habitats, much of which have been poorly described (Espinoza-Pérez & Hendrickx, 2001). In deep-sea samples, this group comprises from 32 to 51% of the macrofaunal species (Gage & Tyler, 1991). Tanaids, the subject of this study, belong to this group of crustaceans.

The members of the Order Tanaidacea inhabit a great variety of environments from the intertidal zone to the deep sea and from the poles to the tropical regions all over the world. They are semi-sessile marine benthic organisms that live inside self-constructed small tubes or tunnels. More than 850 species from this order have been described and, in spite of being very small organisms (< 5 mm long), they play key roles in benthos food chains (Brusca & Brusca, 1990).

Tanaids lack free-living larval forms, limiting their range of dispersion, therefore, the expansion range of their populations depends on how far the juveniles move once they emerge from the mother tube and construct their own tubes (Sieg, 1983). Most juvenile tanaids develop inside the mother tube until their final stage of development, when they emerge from the tube and the young females construct a new one very close to the mother tube. As a result, under favorable conditions they present a patch distribution with high population densities and they have been classified as indicator organisms of healthy bathymetric zones or marine environments (Sieg, 1983). Male adults are organisms whose only purpose is reproduction, a period in which they spend a long time without eating. During the



reproduction period, they find females by tracking on the sediment. This activity exposes them to high predation stress and physical factors of the bottom water (currents, eddies, among others) which, along with their lack of feeding, makes their life expectancy shorter. Therefore, males are seldomly sampled and described (Larsen, 2001). Sexual dimorphism is one of the characteristics by which tanaids are known, and it is related to the post-marsupial development. The main characters defining the sexual dimorphism are the following: lengthening of male chelae, an additional extension of the first antenna and a reduction of buccal parts, also in males. Nevertheless, this differentiation of characters is not typical in all tanaids. Presence or absence of dimorphism is a characteristic that makes the study of taxonomy and systematics in the group more difficult (Sieg, 1983). This also results from the hermaphroditism of tanaids, in which simultaneous cases of protogyny (change from female to male) and prothandric hermaphrodites (change from male to female) have been registered (Holdich & Jones, 1983). When male populations are reduced, they are replaced perhaps in more advanced developmental stages under different conditions: 1) from a young male (primary male), 2) from a female that has already had her first breeding (secondary male), and 3) from a female that has already had two breedings (tertiary males). The morphology of a primary male is radically different from the female one as well as from the morphology of the secondary and tertiary males, which in turn differ from each other (Highsmith, 1983).

Most crustaceans present a decrease in their diversity and abundance as depth increases. An exception to this vertical distribution pattern can be found for some tanaid families. Sieg (1986) observed that in spite of the existence of a negative correlation between the number of tanaid species and depth, high diversity values have been registered at more than 6000 m depth. Families distinguished as typical of the deep sea include: Sphyrapidae, Leviapseudinae, Neotanaidae, Agathotanaidae, Leptognathiidae, Apseudidae and Tanaidae. Pseudotanaidae and Anarthruridae had been distinguished for being common inhabitants from the shallow waters to the hadal zone (Sieg, 1983). An updated tanaid classification is presented in Appendix I.

Members of several tanaid families inhabiting the same depth range and occupying the same area but different ecological niches have been recognized. For example, in shallow waters, members of the Tanaidae family are associated with algae and hydroid colonies. Members of the Paratanaidae family are mainly located in sandy bottoms, while the Nototanaidae and Apseudidae families prefer muddy bottoms (Sieg, 1986). The Neotanaidae is a typical deep-sea family that can be found in fine sediments such as clays and mud (Gardiner, 1975).

Due to their close dependence on the site they inhabit in the sediment, tanaids, as members of benthic communities, are important study organisms when trying to understand the response of marine biota to pollution or disturbance

factors. Benthic organisms in general tolerate environmental disturbances as long as they are not so severe as to cause their local disappearance. Thus, due to their dependence on sediment and given that the sediment acquires and temporarily stores many pollutants, it is easier to assign the response of these organisms to environmental disturbances than to a particular causal factor. Therefore, the benthos can be considered as a group of integrating elements of the quality of the bottom water, interstitial water and marine sediments (Salazar, 1991).

It has been shown that several groups among crustaceans as peracarids, are taxonomically quite unstable due to morphological convergence and character reversals. Tanaids in particular, are a good example of this which leads to difficulties in the selection of adequate characters for their identification and our scarce knowledge of benthic species whose role in the benthic systems is significant. As an example of this, Larsen & Wilson (1998) reported several tanaid species that were transferred from one genera to another within the same family.

Molecular techniques used in systematic and phylogenetic studies can overcome these taxonomic problems (Spears & Abele, 1999).

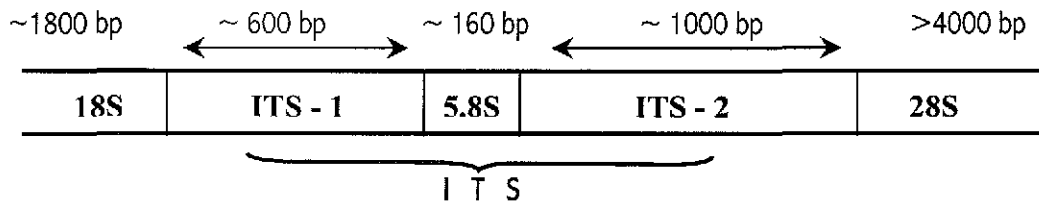
DNA analyses have been conducted for several purposes, mainly for phylogenetic studies at several taxonomic levels. Likewise, sequence information has been used to investigate the relationship between populations of the same species or different species separated by physical or geographic barriers (France & Kocher, 1996; Schizas *et al.*, 1999).

Eukaryotic genes common to species can be sequenced, aligned and analyzed in order to study the phylogenetic relationships of taxa deeply rooted in the tree of life. On the other hand, there are other genes that can be used to study the relationship between different species, closely related but morphologically indistinguishable. This wide spectrum of studies can be performed using, for example, nuclear ribosomal RNA (rRNA) genes and their associated spacer regions, known collectively as the ribosomal operon (Hillis & Dixon, 1991).

One of the reasons why rDNA is useful to conduct phylogenetic studies across multiple taxonomic levels is that the different genes and gene regions evolve at very different rates. Such information is useful to recognize genetic differences across taxonomic levels (Hillis & Dixon, 1991); genes with a *fast rate of evolution* are useful when comparing closely related taxa; genes with a *slow rate of evolution* are useful when comparing remotely related taxa

(Simon *et al.*, 1994). The differences in the rate of evolution between genetic regions or taxa are expressed as the observed number of nucleotide changes that occur over a given unit of time (Simon *et al.*, 1994).

Eukaryotic rDNA consists of hundreds of tandemly repeated copies of the entire operon, where a transcription unit codifies for 18S, 5.8S and 28S rRNA genes with two internal transcribed spacers, ITS-1 and ITS-2:



The ITS-1 and ITS-2 regions, along with the 5.8S rRNA subunit, have been referred collectively as the ITS region (Harris & Crandall, 2000). Due to its short length and the highly conserved nature of the adjacent genes (18S and 28S), this region can be easily amplified from small amounts of genomic DNA through the polymerase chain reaction (PCR) (Saiki *et al.*, 1988).

The sequence close to 3' and 5' ends of the ITS-1 are highly variable and are therefore difficult to align with the sequences of other organisms. However, the region close to the center of ITS-1 is highly conserved; consequently, it can be aligned with the sequences from other species, genera or even families (Baldwin *et al.*, 1998).

The usefulness of ITS-1 arises from several factors: one is that it is a region with a high number of copies in the nuclear genome, and other is that it can be highly variable. Its large number of copies makes amplification and sequencing easier. Another useful aspect is that the rRNA gene family undergoes concerted evolution. Intragenomic differences are homogenized across operons, therefore they promote a reliable reconstruction of phylogenetic relationships among species (Baldwin *et al.*, 1998).

Nuclear rDNA sequences have been widely used for phylogenetic studies in many organisms, and ITS-1 is widely used in population- and species-level studies due to its high rate of sequence variation. The ITS-1 has been used in several genus- and species-level studies (Baldwin *et al.*, 1998; Harris & Crandall, 2000).

Molecular methods not only assist with the creation of phylogenetic hypotheses, but also help to confirm hypotheses on biogeography, ecology, ethology, physiology and ontogenetic development (Moritz & Hillis, 1996).

In addition to taxonomic and molecular studies, it has been carried out a wide series of ecological studies on benthic communities during the last decades. The purpose of ecological studies is to understand and explain natural processes and their influence in communities and, consequently, the resulting patterns of distribution, abundance, diversity and intra- and interspecific interactions among organisms (Cosson *et al.*, 1997; Underwood *et al.*, 2000; McClain & Rex, 2001), in order to suggest programs for resource protection and management as well as to establish ecological warnings in zones with a high level of stress and ecological risk (either natural or man-induced) (Rodríguez-Villanueva *et al.*, 2000; Cao & Larsen, 2001).

Besides the physical factors that strongly limit the development of the deep-sea benthic organisms, food is perhaps the most limiting factor since these communities depend on "exported" organic matter, most of which originates from the sinking of primary production generated in the euphotic zone through the process of photosynthesis (Gage & Tyler, 1991).

The main food sources of benthic communities are two: 1) the deposition of food sources (large vertebrate carcasses, coastal plant detritus, feces, molts of planktonic organisms and aggregates of phytoplankton), known as a whole as *Particulated Organic Matter (POM)*; and 2) food contained and dissolved in the interstitial water of sediments, known as *Dissolved Organic Matter (DOM)* (Gage & Tyler, 1991).

Since the abundance of deep-sea organisms is determined mostly by the input of organic matter coming from the euphotic layer, benthic zones with the highest abundance or biomass in the deep sea are correlated with highly productive shallow zones. It has been observed, however, that the benthic zones with high abundance values are not necessarily distinguished by a high diversity.

Thus, other non-biotic factors are involved in the distribution of benthic communities. It has been recognized that several geographic patterns allow to carry out generalizations in the structure and organization of the deep-sea benthic communities. Patterns of abundance, show a general trend of exponential decrease as depth increases (Rex, 1997). Similarly, changes in the infaunal composition generate vertical intervals distinguished by the presence of different taxa. Such behavior has allowed to recognize that the highest diversity values in benthic communities occur between 3 and 4 km deep (Sanders, 1968).

Diversity in the deep sea has been attributed to different factors, including: the area covering each of the bathymetric zones, the time of residence of the fauna in the continental basins and its effect on speciation; competition for resources, small scale spatial heterogeneity reflected in the grain size, mechanisms related to the recruitment of species with pelagic larvae and disturbance caused by ephemeral pulses of food (Gage, 1996). Another factor includes bottom currents that can result in large scale disturbances (Mann & Lazier, 1991; Rex *et al.*, 1997). However, all these items conform diverse hypothesis that would be confirmed from the results of ecological interdisciplinary studies.

Hutchinson (1978) classified the causes of dispersion patterns of organisms as follows: 1) vectorial processes, that is, the chemical or physical causes affecting patterns of local abundance; 2) reproductive processes, such as mating, breeding and parental care as associations of groups of organisms to preserve the dispersion patterns of species; 3) biological interaction processes, where two or more species can coercively interact (i.e. prey-predator or commensalism) in order to modify or produce the dispersion patterns of one or more populations. Likewise, Hutchinson considered that dispersion patterns can result from stochastic processes. In deep-sea benthic communities, such processes work jointly to determine population and community structure and their distribution patterns.

The spatial distribution of benthic macroinvertebrates has been assessed at three levels or scales: 1) local or small-scale distributions; 2) regional distributions (mesoscale); and 3) global distributions (large scale). This ecological study was conducted on a small scale (<1 m², regarding the replicates of each sample) and a regional scale (>300 km, transects along which were collected in the basin of the Gulf of Mexico).

Background

Interest in tanaids grew during the decades of the 70's and 80's with the studies of Sieg and Kudinova-Pasternak, in response to the scarce taxonomic and phylogenetic information for the order. However, difficulties in the identification of species, genera and families interrupted studies into the biology, distribution and evolution of the group (Sieg, 1983). During the last four decades, most descriptions have been carried out at the family level; therefore, systematic, ecological and zoogeographic studies for this group are more common at this level. One of the main difficulties in tanaid identification arise from their small size. For example, organisms registered in the occidental sector of the Gulf of Mexico are smaller than 5 mm (Hernández, 1999).

The first report on tanaids for the Gulf of Mexico was carried out by Richardson (1905) for *Apseudes propinquus* off the western coast of Florida. Afterwards, Dawson (1966) published a description of the *Apseudes* genus for the northern Gulf of Mexico. In 1977, Ogle published a list with 18 species for the Gulf of Mexico based on previous publications, personal collections and unpublished works. Since 1982, several authors (Ogle *et al.*, 1982; Sieg *et al.*, 1982; Sieg & Heard 1983, 1985, 1988, 1989; Viskup & Heard, 1989; Meyer & Heard, 1989; Hansknecht & Heard, 2001) have carried out a series of publications on the tanaid fauna from the Gulf of Mexico.

The literature on most of the families from the order Tanaidacea is scarce. Lang (1968) significantly contributed to the systematics of the order by defining the main characters. His work even set the foundation for understanding the phylogeny of the order. Sieg in 1986, conducted a study of the distribution of tanaids from the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico and from 1975 to 1986 classified the tanaid families known all around the world. This author concluded that the tropical regions had the highest number of species, and, specifically, that the Tropical Atlantic is one of the most diverse regions, with 17 families and 164 species (Sieg, 1986). Such results, however, may only reflect the fact that the largest investigation has taken place in this ocean region.

Ecological studies in the last couple of decades have revealed a rich, diverse and scarcely described tanaid fauna on continental shelves and slopes all over the world (Sieg, 1984, Holdich & Bird, 1985, Sieg & Heard, 1989, Larsen, 1999, Hansknecht, & Heard, 2001). In some areas of the continental slope, tanaids are more abundant than any other group of malacostracans (Sieg & Heard, 1988). Based on the analysis of tanaid collections from continental shelves and slopes of the southeastern and northern coasts of the Gulf of Mexico, Sieg & Heard (1989) found that the total number of tanaid species in this basin could exceed 250. According to the study conducted by Gallaway *et al.*, (1988) (quoted in Sieg & Heard, 1988), more than 168 different tanaid taxa were

registered in the continental shelf in the northern Gulf of Mexico, representing the second most diverse group after polychaetes. Regarding density, tanaids were fourth in that study after polychaetes, ostracods and bivalves. In that study, the Anarthruridae family contributed more than two thirds of the registered taxa, with a large number of new genera and species (Sieg & Heard, 1988).

In spite of these efforts, tanaid systematics is full of contradictions and inconsistencies due to problems that arise with a traditional method of study, the taxonomic instability and the difficulty on choosing taxonomic characters; therefore, the validity of the current taxonomy and systematics has been questioned (Larsen & Wilson, 1998). In addition, there is any updated list of tanaid species for the Gulf of Mexico (R. Heard, pers. com., 2001)

Studies conducted on tanaid distribution and on the effect of habitat dynamics are also scarce. In 1983, Sieg published a list of species distributed worldwide. In 1986, this author introduced a code that followed the concept of the zoogeographic provinces proposed by Ekman (1953) and De Lattin (1967). This classification proposed that the tanaid fauna from the northern and northeastern shelf of the Gulf of Mexico is influenced by the fauna of the eastern coast of Central and South America. From this analysis it was observed that tanaids have the largest number of species in the tropics. In the tropical regions, the Atlantic has a larger diversity of tanaids (164 species) than the Pacific (102 species). However, this distribution pattern perhaps results from the higher number of collections and studies conducted in the tropical Atlantic with respect to the Pacific.

One of the concerns of marine research worldwide is the assessment of processes that influence rates of faunal recolonization in deep-sea sediments (Bird & Holdich, 1989). This concern reflects the need to explore the potential of deep-sea resource exploitation, to assess the effect of chemical and radioactive waste and to identify mechanisms allowing the subsistence of benthic communities (Levin & Smith, 1984). Tanaids are among the invertebrates that have been identified as indicators of healthy conditions in recolonization experiments, in part because of their limited distribution range in the benthos (a result of their reproductive strategy; Reidenauer & Thistle, 1985; Bird & Holdich, 1989).

The set of micro-succession events in the sediment can be one of the key factors in the preservation of high species diversity in both shallow and deep systems, and some tanaid species can be involved in the early stages of succession, playing the role of highly specialized and opportunistic colonizers and quick invaders of disturbed sediments (Bird & Holdich, 1989). As an example of the above, (Reidenauer & Thistle, 1985) carried out a study of the response of tanaid populations living at 4.8 km depth and exposed to strong bottom currents in the Gulf

Stream, and found that tanaid density under such conditions was higher than that registered in other regions at similar depths. The authors propose that the observed high species diversity may reflect evolutionary pressure to overcome the environmental conditions.

Due to the relevance of the resultant information for the generation of hypothesis, evolution theories and the establishment of bases to develop conservation programs of protected areas (Hedgecock *et al.*, 1982) and delineation of priority marine regions, all of them generated from several molecular studies, this kind of studies on crustaceans began in the 70's and early 80's (Beattie & Skinner, 1972; Bulnheim & Scholl, 1981) and have been applied to peracarids and other crustaceans for phylogenetic reconstruction studies during the last decade (Meyran *et al.*, 1997; Spears & Abele, 1997).

The genetic variability of ITS-1 and its applications in crustacean phylogeny and population studies have only been explored recently. Schizas *et al.* (1999) used ITS-1 to investigate the population structure of a marine benthic copepod. Harris & Crandall (2000) demonstrated intragenomic variation of ITS-1 in freshwater crayfishes; Murphy & Goggin (2000) reported a high divergence rate of ITS-1 among species of *Sacculina*, and Chu *et al.*, (2001) used the ITS-1 for studying the interspecific and intraspecific genetic variations among different groups of crustaceans (crabs, barnacles, cladocerans, shrimps and lobsters).

These kind of studies are scarce for tanaids, as for most infaunal components. Larsen (2001) carried out one of the pioneer works for the group, using organisms from the southwestern coast of Australia. However, these kind of studies are non existent for the Gulf of Mexico, where a high number of unidentified deep-sea crustaceans have been detected (Escobar *et al.*, 1999). In particular, the collections from the continental shelf and slope of the Gulf of Mexico carried out since the beginning of the twentieth century have allowed us to recognize and describe a large number of species and genera whose taxonomic position and classification remains uncertain, and it is hoped that molecular analyses can advance our understanding.

As our knowledge of phylogenetic characters grows, tanaid identification will become easier and, eventually, systematics of the order will stabilize, thereby allowing species to be identified and their ecological role in marine habitats and food chains to be understood.

The molecular analyses in this study, e.g. DNA extraction and PCR amplification, will be useful to establish tanaid studies as an alternative means to confirm the identity of specimens collected in the Gulf of Mexico, to clarify the

diversity of the group, to describe their distribution pattern and also to provide useful information for phylogenetic analyses of species in this region.

Objectives

General

To recognize the tanaid families and describe their distribution patterns based on the ecological conditions under which they occur (bathymetric interval, superficial sediment nature and physical and chemical factors of bottom water) along two depth transects of the western Gulf of Mexico. To recognize the genetic variability of ITS-1 region of rDNA on tanaid families recognized during this study.

Specific

1. To make a list of tanaid species that occur from the continental shelf to the abyssal zone of the Gulf of Mexico, Caribbean Sea and Tropical Western Atlantic Ocean ¹ based on records in the literature.
2. To determine the richness of tanaid families that occur in both depth transects in the western Gulf of Mexico.
3. To describe the environmental conditions of the bottom water and the nature of the superficial sediment inhabited by tanaids in two depth transects in the western Gulf of Mexico.
4. To describe the distribution of tanaids in both depth transects from their total density (ind m⁻²) and biomass (mgC m⁻²) with respect to the total macroinfauna ².
5. To interpret the distribution of tanaids in the bathymetric gradient with the support of environmental factors of the bottom water and the nature of the superficial sediment.
6. To develop a technique of DNA extraction and amplification that can be applied to a strategy of population genetics studies of deep-sea tanaids from the Gulf of Mexico.
7. To recognize genetic variability of ITS-1 rDNA among tanaid families recognized in both depth transects of the western Gulf of Mexico

¹ In the following sections, this region will be called the Intra-Americas Sea (IAS).

diversity of the group, to describe their distribution pattern and also to provide useful information for phylogenetic analyses of species in this region.

Objectives

General

To recognize the tanaid families and describe their distribution patterns based on the ecological conditions under which they occur (bathymetric interval, superficial sediment nature and physical and chemical factors of bottom water) along two depth transects of the western Gulf of Mexico. To recognize the genetic variability of ITS-1 region of rDNA on tanaid families recognized during this study.

Specific

1. To make a list of tanaid species that occur from the continental shelf to the abyssal zone of the Gulf of Mexico, Caribbean Sea and Tropical Western Atlantic Ocean ¹ based on records in the literature.
2. To determine the richness of tanaid families that occur in both depth transects in the western Gulf of Mexico.
3. To describe the environmental conditions of the bottom water and the nature of the superficial sediment inhabited by tanaids in two depth transects in the western Gulf of Mexico.
4. To describe the distribution of tanaids in both depth transects from their total density (ind m⁻²) and biomass (mgC m⁻²) with respect to the total macroinfauna ².
5. To interpret the distribution of tanaids in the bathymetric gradient with the support of environmental factors of the bottom water and the nature of the superficial sediment.
6. To develop a technique of DNA extraction and amplification that can be applied to a strategy of population genetics studies of deep-sea tanaids from the Gulf of Mexico.
7. To recognize genetic variability of ITS-1 rDNA among tanaid families recognized in both depth transects of the western Gulf of Mexico

¹ In the following sections, this region will be called the Intra-Americas Sea (IAS).

Hypothesis

Reproductive strategy of tanaids (direct development and low number of breeding) influenced by the deep-sea environmental conditions of the western Gulf of Mexico (high concentrations of dissolved oxygen, limited contribution of food, rough physiography, high sediment diversity and variable content of organic matter), lead to postulate a high tanaid family richness and a patchy distribution of tanaids in the bathymetric gradient. Likewise, lead to predict a high genetic variability among tanaid populations.

Justification

This study responds to the scarce knowledge of the Order Tanaidacea in the deep sea of the Gulf of Mexico; therefore, it was necessary to make a list of previously described species in the Intra-Americas Sea (IAS), to which the Gulf of Mexico is part of. This was made based on the recognition of the Large Marine Ecosystems, that consider the existence of interconnection among marine basins and the similarity on their bathymetric, hydrographic, productivity and trophic dependence conditions within a same marine region (Sherman, 1990).

A description of environmental factors of the bottom water and superficial sediment in both depth transects of the western Gulf of Mexico, contribute with tools to understand, at a small scale (<1m²), tanaid distribution in localities of the deep-sea and facilitate the prediction of their distribution patterns in the region.

² Group of benthic organisms which size is under 1000 μm and higher than 250 μm (Gage & Tyler, 1991).

Hypothesis

Reproductive strategy of tanaids (direct development and low number of breeding) influenced by the deep-sea environmental conditions of the western Gulf of Mexico (high concentrations of dissolved oxygen, limited contribution of food, rough physiography, high sediment diversity and variable content of organic matter), lead to postulate a high tanaid family richness and a patchy distribution of tanaids in the bathymetric gradient. Likewise, lead to predict a high genetic variability among tanaid populations.

Justification

This study responds to the scarce knowledge of the Order Tanaidacea in the deep sea of the Gulf of Mexico; therefore, it was necessary to make a list of previously described species in the Intra-Americas Sea (IAS), to which the Gulf of Mexico is part of. This was made based on the recognition of the Large Marine Ecosystems, that consider the existence of interconnection among marine basins and the similarity on their bathymetric, hydrographic, productivity and trophic dependence conditions within a same marine region (Sherman, 1990).

A description of environmental factors of the bottom water and superficial sediment in both depth transects of the western Gulf of Mexico, contribute with tools to understand, at a small scale (<1m²), tanaid distribution in localities of the deep-sea and facilitate the prediction of their distribution patterns in the region.

² Group of benthic organisms which size is under 1000 μm and higher than 250 μm (Gage & Tyler, 1991).

Study Area

The study area is located in the western sector of the Gulf of Mexico. The oceanographic cruises followed two transects that included the continental shelf, shelf break, slope and continental rise, as well as the abyssal plain (Figure 1 and Tables 1 and 2) in front of Tamaulipas (24° to $25^{\circ}25'$ N and $97^{\circ}12'$ to $93^{\circ}07'$ W) and Veracruz (21° to $23^{\circ}32'$ N and 97° to $92^{\circ}17'$ W).

This Gulf zone has a narrow shelf, generally less than 50 km wide, which ends at 100 – 200 m depth (Bergantino, 1971). The continental shelf is abrupt and distinguished by folds parallel to the coast line called Mexican Ridges, extending between 24° and 19° N (Antoine *et al.*, 1974) (Figure 1). These ridges act as a barrier to the continental sediment; therefore, they generate a worldly unique continental slope due to their nature and origin (Garrison & Martin, 1973; Moore & Del Castillo, 1974). The beginning of the deep sea has been delimited in the Gulf of Mexico from the transitional zone between the continental shelf and slope (Pequegnat, 1983).

A wide abyssal plain extends towards the east and south of the continental slope. A narrow continental rise is located between the continental slope and the abyssal plain (Ewig & Antoine, 1966). Sigsbee Plain is one of the largest surfaces on the earth's crust; it extends from 90° W to 95° W and from 22° N to 25° N and is 450 km long and 290 km wide, encompassing an area of 103,600 km². The plain is covered by a wide sedimentary section (>9 km), with the main source of these sediments being the contribution from the Grande and Mississippi rivers (Bryant *et al.*, 1991). The abyssal plain is part of the terrigenous province of the Gulf (Uchupi, 1975). The uniformity of the soil of the plain is broken up by a series of saline diapirs that comprise the Sigsbee Knolls, located in the southern part of the Sigsbee Plain (Antoine & Bryant, 1969; Bryant *et al.*, 1991).

The study area has three depth strata, distinguished by its type of sediment. The first depth stratum is primarily formed by mud and is close to the limit of the terrigenous contribution of the Grande, Soto la Marina and Panuco rivers. Along the inner shelf, north of the Panuco and Soto la Marina Rivers, gravel and thick sand patches mixed with mud have been registered. The second depth stratum is terrigenous sediment covering the mountain ridges (Antoine, 1972). The third stratum is formed basically by biogenic mud (Escobar & Soto, 1997), which originates from the reefs on the continental shelf of Florida, Yucatan, Veracruz and Texas – Louisiana, whose organic residues reach the abyssal zone by oceanic currents (Pica-Granados *et al.*, 1991). The sediments covering the top of the Sigsbee Knolls are pelagic mud (oozes) primarily formed from foraminiferan remains and some thin layers of turbidites (Bryant *et al.*, 1991). In general, sediments from the western sector of the Gulf of Mexico are classified within provinces 3, 4 and 7 as proposed by Antoine (1972).

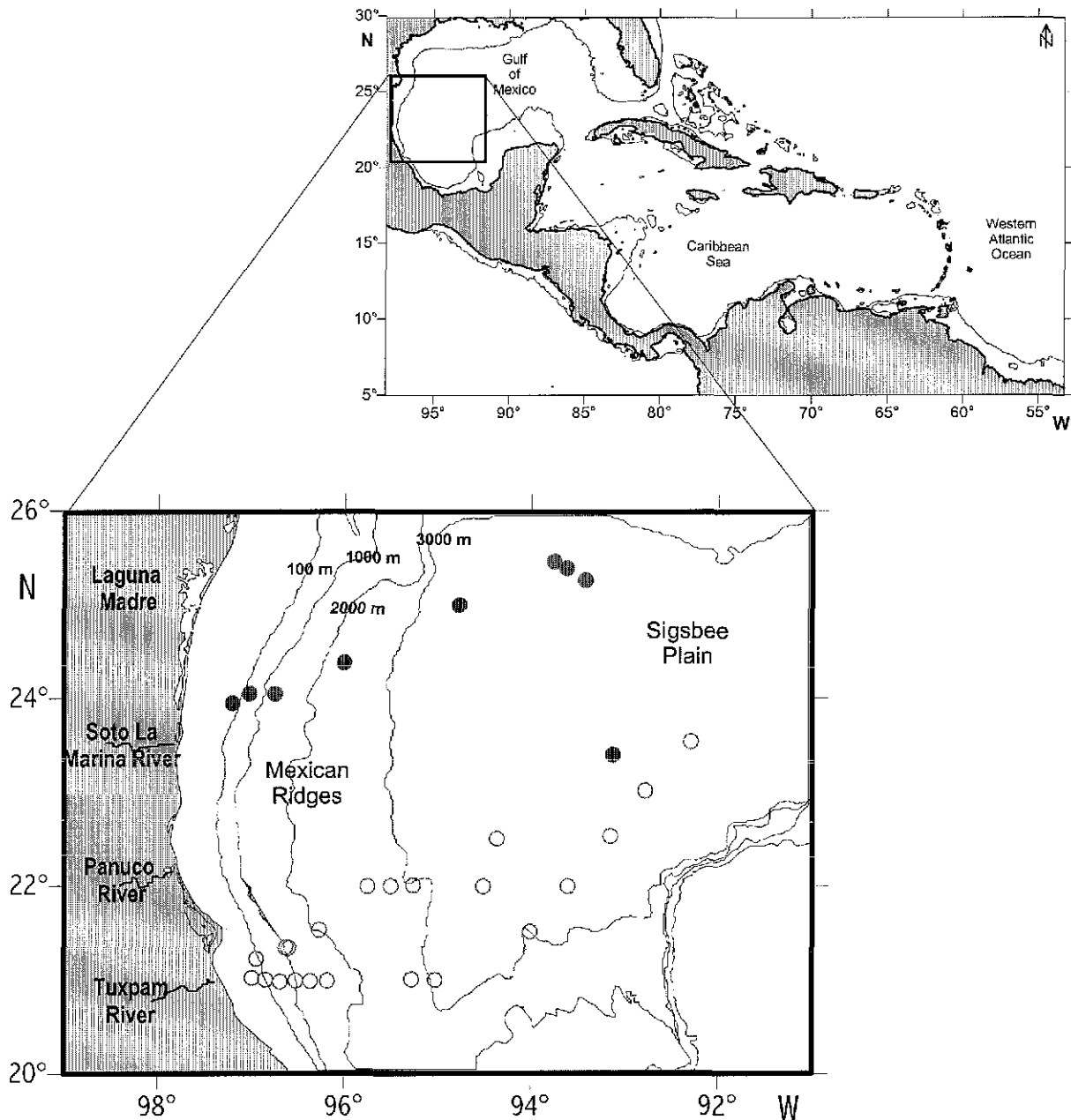


Figure 1. Study area and location of sampling stations in SIGSBEE-1 cruise (●) (June, 1997) and SIGSBEE – 2 cruise (○) (June, 1999). Bathymetry obtained from <http://ibis.grdl.noaa.gov/cgi-bin/bathy/bathD.pl>.

The hydrodynamics of the study area are determined by the prevailing circulation patterns in the western sector of the Gulf described by Vidal *et al.* (1992), where anticyclonic and cyclonic gyres released from the Loop Current

extend westward. During the last decade, Vidal *et al.* (1990,1994b) demonstrated that in the center of such anticyclones, there is a descending vertical circulation where the water mass sinks, whereas in the center of cyclones, there is an ascending vertical circulation, causing surges with intensities of up to 15 m d⁻¹. This circulation pattern is responsible in part for the high primary and secondary productivity of the Gulf, partially affecting its deepest water masses (~3740 m) (Vidal *et al.*, 1990). Likewise, Vidal *et al.* (1998) recognized that the anticyclonic gyres derived from the Loop Current migrate towards the western side of the Gulf until they face the occidental continental slope, causing intense jet streams with speeds from 32 to 85 cm s⁻¹ that disperse towards the north. Further, where anticyclonic and cyclonic gyres are linked, there are jet streams taking a southern direction that move large volumes of water from the continental shelf to the deep sea and vice versa (Vidal *et al.*, 1994a). As a result, these anticyclonic gyres constitute the main mechanism through which water masses from the Gulf enter, are dispersed and diluted. The translation of such gyres (~6 km d⁻¹), their residence time (~ 9 to 12 months) and their collision against the continental slope of the Gulf of Mexico are decisive factors in the distribution of physical and chemical properties of the water mass going from the surface to the bottom, the circulation field and the exchange of water mass between the continental shelf and the oceanic region of the Gulf of Mexico (Vidal *et al.*, 1998).

Several studies on the deep circulation of the Gulf of Mexico (Pequegnat, 1972; Hoffman & Worley, 1986; Sturges *et al.*, 1993) have been conducted, jointly demonstrating that it is distinguished by an eddy energy field. Recently, Welsh & Inoue (2000) developed a simulation model of bottom currents and demonstrated that as the Loop Current extends towards the north of the Gulf of Mexico, a pair of anticyclone — cyclone gyres develops at the bottom under the new ring formation. The axis of the pair of deep gyres moves towards the west, following the bathymetry. As the rings are separated, the circulation under the Loop Current changes from anticyclonic to cyclonic. In the western part of the central basin, the cyclonic gyre dominates the circulation. The maximum speeds of the deep gyres vary from 10 to 21 cm s⁻¹ between 1650 and 2250 m depth. The gyres are faster in Campeche and Sigsbee escarpments due to friction with such formations. The formation and migration of the pair of deep gyres under the rings of the Loop Current and their interaction with the bottom topography provide the deep waters of the Gulf of Mexico with a ventilation mechanism (Welsh & Inoue, 2000).

The physical and chemical conditions of the Gulf of Mexico primarily correspond to the basin hydrodynamics. A layer with a minimum concentration of dissolved oxygen in the upper slope, a result of one of the bisections of the baroclinic circulation distribution, has been recognized. In an easterly direction, oceanic conditions distinguished by a three-zoned thermal profile prevail: the mixed layer, the thermocline and the deep layer. This thermal profile

continues in an interval from 23° to 4°C. A maximum salinity zone (36.7 psu)³ is located under the mixed layer, where it becomes rapidly reduced and forms a halocline at 400 m. Under this stratum, salinity reaches a minimum of 34.88 psu at 750 m where the Intermediate Antarctic Water (IAW) appears. The water mass located under 1,500 m corresponds to the North Atlantic Deep Water (NADW) and is distinguished by a temperature of 4.02°C and a salinity of 34.98 psu (Nowlin & McLellan, 1967).

The stratified condition of the water column in the western Gulf of Mexico prevails from April (maximum superficial temperature of 23.7°C) throughout the rainy season, which ends in September, when the superficial waters reach maximum temperatures of 29°C and the mixed layer is at 50 m depth in the outer shelf (Escobar & Soto, 1997).

The convective mixture of the water column is established in October, at the beginning of the northwind season, which ends in March. This mixture, generated by the wind, is common in the water column and its effect reaches 150 m depth in the waters of the outer shelf. The anticyclonic rings that collide with the Tamiagua shelf maximize the mixture process in this season (Escobar & Soto, 1997).

The Gulf of Mexico was recently recognized as part of the Intra-Americas Sea (IAS), which is a geographic unit delimited by the Caribbean Sea islands and the continental land masses of the United States, Mexico, Central America and the northern coast of South America (Gallegos *et al.*, 1993). In the same year, it was mentioned that the biological composition and nature of the IAS ecosystems are derived from its peculiar physical characteristics. Thus, it has been proposed that the regional and seasonal weather as well as the hydrological cycles are significantly affected by the hydrodynamics of the IAS. This "sea" has been recognized as an excellent physical laboratory in which important oceanographic processes can be studied and extrapolated to other parts of the global ocean. Likewise, this study prompted the study of tanaids. The region of the IAS part corresponding to the Gulf of Mexico covers a surface of 1.5×10^6 km² and a water volume of 2.3×10^6 km³. (National Research Council & Academia Mexicana de Ciencias, 1999).

³ Practical salinity units.

Methodology

1. Fieldwork

The material was obtained from sampling during the oceanographic cruises SIGSBEE –1, June, 1997, and SIGSBEE – 2, June, 1999, made on board the R/V Justo Sierra. The samples came from two transects perpendicular to the coast covering a bathymetric gradient from 200 to 3760 m in the first cruise, and from 76 to 3795 m in the second one, both extending towards the Sigsbee Plain (Figure 1, Tables 1 and 2).

Table 1. Location of sampling stations in the SIGSBEE - 1 cruise (June, 1997).

Station	Replicates n	Latitude N	Longitude W	Depth m
1	5	23° 57' 10"	97° 12' 09"	200
2	5	24° 03' 20"	97° 01' 07"	498
3	5	24° 03' 09"	96° 44' 40"	1231
4	3	24° 09' 20"	96° 34' 07"	1698
5	3	24° 12' 09"	96° 09' 50"	2220
6	3	24° 23' 08"	96° 00' 07"	2620
7	3	24° 03' 08"	94° 42' 60"	3760
8	4	23° 24' 06"	93° 07' 09"	3760
9.1	3	25° 15' 30"	93° 25' 07"	3620
9.2	3	25° 15' 08"	93° 26' 09"	3650
9.3	3	25° 22' 20"	93° 33' 50"	3600
9.4	3	25° 23' 10"	93° 37' 07"	3635
9.5	3	25° 27' 30"	93° 45' 09"	3690
10	3	24° 59' 50"	94° 46' 09"	3700

1.1 Bottom Water. In both cruises, the environmental parameters of the deep-water mass (e.g. bottom temperature and salinity) were measured using a CTD sounder (General Oceanics Mark III WOOCE) in each sampling station. Samples of bottom water were taken with the CTD rosette. These samples were assayed for concentration of dissolved oxygen. In the first assay, the Winkler method (Strickland & Parsons, 1972) was used in duplicate analyses; the information was compared with that obtained with a YSI oxymeter model 51B and a YSI sensor model 5905 with an accuracy of $\pm 0.1 \text{ mg l}^{-1}$ (calibrated by temperature or 2% of the reading). A fluorescence profile was determined with the help of a Biospherical profiler model PNF-300, which assayed the distribution pattern of chlorophyll concentration in the euphotic layer of the water column, the chlorophyll maximum concentration and its occurrence depth.

Table 2. Location of sampling stations in the SIGSBEE - 2 cruise (June, 1999).

Station	Replicates n	Latitude N	Longitude W	Depth m
1	3	21° 01' 00"	96° 59' 06"	76
2	3	20° 59' 54"	96° 50' 18"	304
3	3	20° 58' 37"	96° 41' 00"	690
4	3	20° 59' 22"	96° 30' 51"	1400
5	3	20° 58' 57"	96° 21' 30"	1680
6	3	20° 59' 13"	96° 10' 40"	1920
7	3	21° 59' 31"	95° 45' 06"	2300
8	3	20° 59' 48"	95° 30' 09"	2730
9	3	20° 00' 15"	95° 16' 16"	2900
10	3	20° 59' 52"	95° 01' 01"	3360
11	3	20° 59' 35"	94° 30' 41"	3300
12	3	21° 30' 31"	94° 00' 37"	3290
13	3	21° 59' 28"	93° 36' 10"	3300
14	3	22° 31' 39"	93° 08' 42"	3600
15	3	23° 00' 37"	92° 46' 19"	3780
16	3	23° 32' 05"	92° 17' 13"	3795
17	3	23° 08' 03"	93° 22' 26"	3730
18	3	22° 30' 12"	94° 21' 47"	3750
19	3	22° 00' 16"	95° 15' 40"	3200
20	3	21° 31' 39"	96° 16' 19"	1960
21	3	21° 20' 01"	96° 35' 44"	1400
21a	3	21° 20' 37"	96° 37' 34"	1365
22	3	21° 12' 06"	96° 56' 01"	246
22b	3	21° 13' 12"	96° 56' 15"	253

1.2 Sediment. The sediment samples were obtained from soft bottoms with a US-NEL box corer with a 0.25 m² area (Holme & McIntyre, 1984). The sediment contained in the corer was divided into four quadrants, three of which were used to obtain macrofaunal samples; the fourth quadrant provided subsamples for the analysis of organic matter, sediment type and pigment concentration. These last measurement were only made for eight stations of the SIGSBEE-2 cruise. The samples for organic matter and pigments in sediment were obtained with push cores (20 ml syringes), taking only the first 5 ml of the sediment contained in the syringe. Both samples were frozen in centrifuge tubes at -10°C. The samples for the pigment analysis were covered with aluminum foil before being frozen in order to avoid photo-degradation. The samples for the analysis of grain size were obtained with a spatula, taking a small sample from the first 10 cm of sediment; they were kept in labeled plastic bags and stored at room temperature until being analyzed in the laboratory. The benthic macrofauna was obtained from the shallow layer (10 cm) of the sediment obtained with the box corer, taking three to five replicates, each one with an area of 0.0625 m². After resuspending each replicate in marine water, they were filtered through three

sieves with a 1.0, 0.5 and 0.25 mm mesh size. The organisms retained in the first sieve were collected and put in glass bottles with absolute ethanol. The sediment remaining on the other sieves was collected, fixed with absolute ethanol and stained with Rose Bengal as vital staining. Sediment samples separated in bottles and ones kept in bags were stored at -10°C until their separation.

2. Laboratory Work

2.1 Organic matter content. Determination of organic matter was carried out according to conversion constants proposed by Stetson & Trask (1953) based on organic nitrogen values obtained through the elemental analysis with the technique described by Escobar & Soto (1997).

2.2 Sediment type determination. The pipette method was followed, using the Stokes law to determine the sedimentation rate of particles (Folk, 1968). A sample of 10 mg of sediment was weighed on a porcelain laboratory dish (previously dried and weighed). The sediment was filtered through a sieve with a 4- ϕ (ϕ) mesh size and the fraction remaining in the sieve was collected and weighed (this fraction corresponded to the sand contained in the sediment). The fraction filtered through the sieve was placed in a 1000-ml test tube, and measured with distilled water. The water temperature was taken in order to determine the pipetting times. 0.5 g of disperser was added to avoid flocculation, and the sample was shaken for one minute to homogenize the test-tube contents. After shaking the mixture, time-zero was established, after which material deposition or sedimentation begins. The first aliquot was taken after 20 seconds at 20 cm depth, corresponding to a 4- ϕ (0.0625 mm) size, and was poured into a 60 ml porcelain laboratory dish to be dried in the furnace at $60-70^{\circ}\text{C}$. The following size classes were taken in the same way reducing the pipetting depth to 10 cm (for 5, 6, 7 & 8 ϕ). The aliquots for 9- and 10- ϕ sizes were taken at 5 cm depth. Once the aliquots were dried, the laboratory dishes were cooled and weighed using an analytical balance. Finally, individual as well as cumulative percentages of grain size were estimated. A graphic displaying the data was made and statistic estimates were carried out according to Lewis (1994).

2.3 Pigment concentration in sediment. 5 ml of the sediment contained in the syringes were placed in a 60 ml centrifuge tube, adding 10 ml of 90% acetone. The mixture settled from 12 to 20 hours in darkness at 4°C . Afterwards, it was centrifuged at 1700 rpm for 15 minutes. The supernatant volume was measured by taking aliquots which were diluted in 90 % acetone. Dilutions were read in a 10-AU Turner Design

Fluorimeter at 680 nm, which was calibrated with the standard solution and a blank (90% acetone). The results were indicated in $\mu\text{g m}^{-3}$.

2.4 Organism separation. Samples were rinsed with running water and filtered through a sieve with a 125 μm mesh size. Once the samples were rinsed, they were analyzed with a stereoscopic microscope under 1.2 X and 2X magnification. The organisms were separated from the sediment and classified at the phylum level based on the classification suggested by Brusca & Brusca (1990). For the crustaceans, classification was made to the ordinal level, following the classification suggested by McLaughlin (1980). The abundance of tanaids was estimated for each replicate, and the larger organisms were weighed in a Sartorius analytical balance (0.001 mg of accuracy) to obtain the fixed wet weight (fww). The organisms separated in this way were stored in vials with absolute ethanol.

2.5 Density and Biomass. Density was estimated using the abundance value of each replicate and an initial area of 0.0625 m^2 , with results indicated as ind m^{-2} . Biomass (indicated as mgC m^{-2}) of organisms larger than 3 mm was obtained through the transformation of values from fww to milligrams of carbon using the conversion constants proposed by Rowe (1983) for the Gulf of Mexico. The biomass of organisms smaller than 3 mm was estimated from the fww as proposed by Gettleson (1976) for the Gulf of Mexico. Such values were transformed to milligrams of carbon in the same way as for larger-sized organisms.

2.6 Taxonomic classification. The organisms classified within the Order Tanaidacea were identified using a dissection and light microscope based on the following general characteristics (Figure 2):

1. Cylindrical or dorso-ventrally flattened body
2. Fusion of the first two thoracic segments with the head forming a cephalothorax
3. Last abdominal section combined with the telson, forming pleotelson
4. Second pair of thoracopods in the form of chelipeds (also called gnathopods)
5. Six pairs of pereopods (#2 to #7) in addition to the chelipeds
6. Filiform uropods, either uniramous or biramous

The initial classification was made at the subordinal level, based on the classification proposed by Sieg & Winn (1978) and Sieg (1980) (quoted in Schram, 1986). Smaller organisms were identified using the optical microscope, while larger organisms were observed under the dissection microscope in order to be classified at the family level. Recent classification of tanaids in Appendix I).



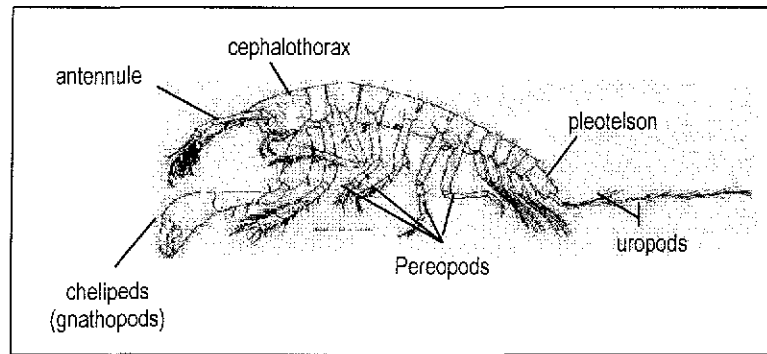


Figure 2. General scheme of a tanaid showing the main morphological structures.

The identification of families from the suborder Apseudomorpha was carried out according to the key proposed by Gutu (1996). Families from the suborder Tanaidomorpha were identified according to the key proposed by Sieg & Winn (1978) using the descriptions of each family by different authors (Sieg, 1982; Sieg & Heard, 1988; Bird, 1999; Gutu & Sieg, 1999, Larsen, 1999). Families from the suborder Neotanaidomorpha were identified according to the description of Gardiner (1975).

In order to analyze taxonomic characters which were difficult to observe, the organisms were dehydrated using an ethanol gradient at different percentages (5, 10, 20... 100%). Afterwards, they were passed through a similar xylol gradient to be bleached and then they were tinted with the absolute black technique (Kiernan, 1981).

Other specimens (mainly from the suborder Tanaidomorpha) were prepared for observation using the scanning electron microscope (SEM) and micrographs were taken. The preparation of organisms for the SEM was carried out according to the method proposed by Felgenhauer (1987). The analyzed characters included the following:

- antennule
- rostrum
- eyes (presence or absence)
- maxilliped basis
- maxilliped coxa
- pereopods (4-6)
- pleopods (presence or absence)
- uropods

2.7 Statistical analysis. The distribution pattern of tanaids in the different bathymetric zones was estimated from the variance (s^2) and mean (\bar{x}) ratio: considering that $s^2/\bar{x} = 1$ represents a random distribution, $s^2/\bar{x} > 1$ represents a patchy distribution, and $s^2/\bar{x} < 1$ represents a uniform distribution (Valiela, 1984, Holme & McIntyre, 1984).

In order to distinguish dominant from occasional, frequent and rare families, the Olmstead & Tukey test (Sokal & Rohlf, 1995) was performed based on the frequency and abundance values of each family.

Family diversity was evaluated with the Shannon-Wiener diversity index (Valiela, 1984):

$$H' = - \sum p_i \log p_i$$

And the evenness index:

$$J = H' / H'_{\max}$$

Where H' is the diversity and $H'_{\max} = \log S$

"S" is the number of families

Diversity analysis in ecological studies is commonly conducted at species or genus levels, but due to the problems associated with deep-sea tanaid identification and the lack of proper bibliography, and considering that this is the first study carried out for the deep Gulf of Mexico, the diversity analysis was conducted at the family level.

The zonation proposed by Hernández (1999) for the western Gulf of Mexico, where five bathymetric zones were recognized, was used to conduct these analysis. Such bathymetric zones are:

Zone	Depth (m)
I	200 – 500
II	1200 – 2250
III	2275 – 3200
IV	3225 – 3700
V	3700 – 4000

Density, biomass and environmental-variable data were transformed by the fourth root (Field et al., 1982; Smith et al., 1988) to carry out the following statistical analyses: correlations (Spearman's Index) were made to understand the relationship among the environmental variables. A multiple regression analysis (see, e.g. Smith et al., 1988) was carried out to analyze the joint effects of environmental variables with density and biomass, assuming that in the

benthos, the response is not univariate, but multivariate; spatial distribution patterns of tanaids were analyzed using a similarity analysis (cluster analysis) (see, e.g. Legendre & Legendre, 1983) using Ward's method as linking and euclidean distances as distance measures, and allowing the recognition of clusters of stations from environmental variables and density and biomass data. A multidimensional scaling analysis (MDS) was conducted to validate the groups revealed by the cluster analysis and to evaluate the effects of environmental variables on tanaid distribution in the bathymetric gradient (Smith et al., 1988).

2.7 Molecular Analysis. The molecular analysis was conducted in the Department of Biological Science at Florida

State University (FSU). Different DNA extraction methods previously used for small organisms, but not proven in tanaids, were applied. In this study, such tests were initially carried out with coastal tanaids from Veracruz and Florida and, once a method's effectiveness was proven, it was applied to deep-sea organisms. The alternative methods were the following: extraction with proteinase – K, extraction with proteinase - K and Gene Releaser™ (Bioventures, Inc) (Schizas et al., 1997), G-nome DNA Isolation kit (BIO 101, Inc.), DNeasy™ Tissue Kit (Qiagen) and an extraction method with buffer/phenol/CIA (modification of Kocher et al., 1989). In the DNA extraction method with proteinase – K and Gene Releaser™, an individual tanaid was placed in 1.5ml microcentrifuge tube, rinsed with distilled water, adding 10 µl of "Taq GIBCO BRL" 10X PCR buffer and macerated with a sterile plastic pestle. 1 µl of proteinase - K (1 µg µl⁻¹ final concentration) was added, setting it in a water bath at 55°C for an incubation of 3 hours (gently mixing once every hour). After incubation the tube content were centrifuged for 15 seconds at 14000 rpm and placed in a 100°C boiling water bath for 15 minutes (to inhibit the proteinase action). Tube contents were centrifuged for 15 seconds at 14000 rpm. Tube contents were transferred to a sterile 500-µl microcentrifuge tube and 10 µl of Gene Releaser™ were added, gently mixing with the micropipette. 40 µl of a mineral oil overlay were added and the tube placed in a Perkin Elmer Cetus, DNA Thermal Cycler 480 using the following thermal profile: 30 sec. at 65°C, 30 sec. at 8°C, 90 sec. at 65°C, 180 sec. at 97°C, 60 sec. at 8°C, 180 sec. at 65°C, 60 sec. at 97°C, 60 sec. at 65°C and finally 60 sec. at 80°C.

In order to isolate and amplify the "Internal Transcribed Spacer" region (ITS-1), primers were designed based on the analysis of flanking 18S- and 5.8S-rDNA sequences published in the GenBank database for selected arthropods, including amphipod crustaceans, 5.8A – (5': CCA CGA GCC TAG TGA TCC :3') and 18S C- reverse (5: GTA CAC ACC GCC CGT: 3'). At the time when these analyses were carried out, there were no data for tanaids in GenBank. The ITS-1 region exist in high copy number in the genome, which facilitates its isolation and amplification. In addition, it has a rate of evolution that is fast enough to distinguish differences

at the species and/or population levels. In order to isolate and amplify the V7 expansion segment of the flanking 18S rDNA gene, a hypervariable portion in peracarids (T. Spears, pers. com., Crease & Coulbourne, 1998), primers HI- (5': GTG CAT GGC CGT TCT TAC TTG: 3') and 329+ (5: TAA TGA TCC TCC CGC AGG TT: 3') were used. These primers amplified from ~700 bp downstream of the 3' end of the 18S rRNA gene through the genes 3' end.

The following thermal profile was used to carry out the PCR reaction: 5 min. at 95°C, followed by 40 cycles of 40 sec. at 95°C, 25 sec. at 50°C, 3 min. at 72°C and 10 min. at 72°C, and a final soak at 4°C.

PCR products were observed by electrophoresis in 0.8 % high-melting agarose gels in 1X TBE (Tris-borate-EDTA) and purified with the Gibco BRL Concert™ Rapid PCR Purification System. Afterwards, electrophoresis was carried out in high quality SeaPlaque® GTG® 1.5% low-melting agarose gels in 1X TAE (Tris-Acetate-EDTA) to separate and purify the desired fragment.

Since the amount of DNA recovered (ITS-1 fragment, V7 of 18S gene) was not enough for sequencing, the purified DNA was reamplified with the same primers.

Sequencing of PCR products was carried out in an Applied Biosystems Model 3100 Capillary Automated Sequencing System in the FSU Sequencing Facility using ABI BigDye chemistry.

Results and Discussion

1. List of tanaid species for the Intra-American Sea (IAS)

Records and studies of tanaid taxonomy, systematics and ecology carried out in the IAS are scarce (Sieg, 1983, 1986), and there has been no updated list of species from this region. Therefore, a review was made based on studies published thus far, resulting in a list of species in the Order Tanaidacea in this ocean region, conformed by the Gulf of Mexico, the Caribbean Sea and the Tropical Western Atlantic (Table 3).

48 tanaid species have been recorded from the IAS, grouped in 15 families and 3 suborders (Table 3). The suborder Apseudomorpha was the most diversified in this region, contributing seven families and 22 species, followed by the suborder Tanaidomorpha, with seven families and 23 species. The suborder Neotanaidomorpha presented two species belonging to a single family.

The three suborders of tanaids have been detected in the Gulf of Mexico: Apseudomorpha, with six families and 13 species; Neotanaidomorpha, with one family and one species; and Tanaidomorpha, with six families and 19 species. The records in Apseudomorpha and Tanaidomorpha are basically comprised of species inhabiting the shallow and intertidal zones and the continental shelf. Only four families have been registered for the deep sea (>200 m) in the Gulf of Mexico: Apseudidae, Sphyrapidae, Leptocheliidae and Neotanaidae (Table 3, Figure 3).

For the Caribbean Sea there are also records of species from the three suborders: Apseudomorpha; with five families and seven species; Neotanaidomorpha, with one family and one species; and Tanaidomorpha, with three families and six species (Table 3, Figure 3).

In the western region of the Tropical Atlantic Ocean the three suborders were also registered: Apseudomorpha, with three families and seven species; Neotanaidomorpha, with one family and one species (different from the one registered in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea) and Tanaidomorpha, with one family and one species (Table 3, Figure 3).

Seven species were common to the Gulf of Mexico and Caribbean Sea (*Apseudes spinosus*, *Apseudes propinquus*, *Parapseudes latifrons*, *Neotanaid armiger*, *Leptochelia elongata*, *Leptochelia tenuicola* and *Leptochelia forresti*). However, no common species were recorded for the three basins.

Table 3. List of tanaid species for the Gulf of Mexico, Caribbean Sea and Western Tropical Atlantic Ocean *Quoted in Ogle et al., (1982).

Abbreviations: n.a. not available.

Gulf of Mexico

Suborder	Family	Species	Location	Depth	Reference
Apseudomorpha	Apseudidae	1. Atlantapseudes lindae	Northern Gulf of Mexico	444 – 850 m	Meyer & Heard, 1989
		2. Apseudes spinosus	Northern Gulf of Mexico	n.a.	Dawson, 1966
		3. Apseudes olimpiae	Northeast and northern Gulf of Mexico (Alabama and Florida coasts)	19 - 47 m	Hansknecht & Heard, 2001; Gutu, 1996
		4. Apseudes propinquus	Western coast of Florida	n.a.	Richardson, 1905
		5. Apseudes alicii	Western coast of Florida	Intertidal	Menzel, 1971
	Kalliapseudidae (Lang, 1956) (Cirratodactylidae, Gardiner 1973a)	6. Psammokalliapseudes floridensis	North of Bai Harbor, Florida	15 m	Lang, 1956; Gardiner, 1973a
		7. Kalliapseudes sp.	Texas shelf (Northern Gulf of Mexico)	30 – 50 m	Flint & Holland, 1980
	Metapseudidae	8. Metapseudes sp.	Northern Gulf of Mexico	Continental shelf	Ogle, 1977
	Pagurapseudidae	9. Pagurapseudes largoensis	Monroe County, Key Largo, Florida	0.1 - 1.5 m	McSweeney, 1982; Messing, 1983
	Parapseudidae	10. Discapseudes holthuisi	Sontecomapan Lagoon, Veracruz	Coastal lagoon	Winfield-Aguilar & Franco-López, 1992
		11. Parapseudes latifrons	Northern Gulf of Mexico	Continental shelf	Ogle, 1977
		12. Halmyrapseudes bahamensis	St. Marks, Wakulla Beach, Florida	Intertidal, low tide	Sieg et al., 1982
	Sphyrapidae	13. Pseudosphyrapus siegi	Northern Gulf of Mexico	595 - 2400 m	Viskup & Heard, 1989
Neotanaidomorpha	Neotanaidae	14. Neotanais armiger	Alabama coast; Florida keys	1550 -1740 m; 598 m	Gardiner, 1975
Tanaidomorpha	Tanaidae	15. Zeuxo maedivensis	Florida	n.a.	Sieg, 1980
		16. Sinelobus stanfordi	Quintana Roo Coast	0 - 30 m	Markham et al., 1990
	Anarthruridae	17. Leptognatia sp	Northern Gulf of Mexico	Continental shelf	Ogle, 1977
	Nototanaidae	18. Teleotanais gerlachi	Crystal River, Florida	Intertidal	Sieg & Heard, 1983
		19. Nototanoides trifurcatus	Texas-Louisiana Shelf	19-190 m	Sieg & Heard, 1985
	Leptocheliidae	20. Mesotanais longisetosus	Northern Gulf of Mexico, Florida	335-1386m	Sieg & Heard, 1989
		21. Mesotanais vadicola	Northern Gulf of Mexico, Florida	22 m 335-1386 m	Sieg & Heard, 1989
		22. Hargeria rapax	Alabama Coast; Yucatan Peninsula	Intertidal;	Modlin & Harris, 1989; Markham et al., 1990; Kneib, 1992
		23. Heterotanais limicola	Yucatan Peninsula	0-30 m	Markham et al., 1990
		24. Leptochelia elongata	Northern Gulf of Mexico	Continental Shelf	Ogle, 1977
25. Leptochelia savignyi		Northern Gulf of Mexico	Continental Shelf	Ogle, 1977	
26. Leptochelia tenuicula	Northern Gulf of Mexico	Continental Shelf	Ogle, 1977		

		<i>27. Leptochelia forresti</i>	Yucatan Peninsula	0-30 m	Markham <i>et al.</i> , 1990
		<i>28. Leptochelia dubia</i>	Western coast of Florida	Intertidal	Menzel (1971)
		<i>29. Leptochelia rapax</i>	Western Coast of Florida	Intertidal	Menzel (1971)
	Paratanaidae	<i>30. Paratanais sp.</i>	Northern Gulf of Mexico	Continental shelf	Ogle, 1977
	Pseudotanaidae	<i>31. Iungentitanais primitivus</i>	Florida Keys	30 – 33m	Sieg & Heard, 1988
		<i>32. Pseudotanais (Akanthinotanais) mortenseni</i>	Pumpkin Creek, Key Large, Florida	n.a.	Sieg & Heard, 1988
		<i>33. Pseudotanais (Pseudotanais) mexicolpos</i>	Texas shelf	72 m	Sieg & Heard, 1988
Caribbean Sea					
Apseudomorpha	Apseudidae	<i>2a. Apseudes spinosus</i>	Western coast of Cuba	Intertidal	Makkaveeva, 1968 *
		<i>4a. Apseudes propinquus</i>	Western coast of Cuba	Intertidal	Makkaveeva, 1968 *
	Metapseudidae	<i>34. Calozodion wadei</i>	Kingston Harbor, Jamaica;	Intertidal	Gardiner, 1973b; Gutu, 1984
		<i>35. Calozodion multispinosum</i>	South of Cuba	Intertidal	Gutu, 1984
	Pagurapseudidae	<i>36. Pagurapseudes quitarti</i>	Caribbean Sea	6 – 15 m	Gutu & Gómez, 1976
	Parapseudidae	<i>11a. Parapseudes latifrons</i>	Western coast of Cuba	Intertidal	Makkaveeva, 1968 *
Tanapseudidae	<i>37. Paradoxapseudes cubensis</i>	Western coast of Cuba	22 m	Gutu, 1991	
Neotanaidomorpha	Neotanaidae	<i>14a. Neotanais armiger</i>	Western coast of Panama	938 m	Gardiner, 1975
Tanaidomorpha	Tanaidae	<i>38. Tanais robustus</i>	Gulf of Batabanó; Cojímar, C Habana. Cuba	Littoral, associated to wood piles	Ortiz, 1983
	Paratanaidae	<i>39. Heterotanais sp.</i>	Western coast of Cuba	Intertidal	Makkaveeva, 1968 *
		<i>24a. Leptochelia elongata</i>	Western coast of Cuba	Intertidal	Makkaveeva, 1968 *
		<i>26a. Leptochelia tenuicola</i>	Western coast of Cuba	Intertidal	Makkaveeva, 1968 *
		<i>27a. Leptochelia forresti</i>	Western coast of Cuba	Intertidal	Makkaveeva, 1968 *
	Pseudozeuxidae	<i>40. Pseudozeuxo belizensis</i>	Belize (coral reef)	1 - 5 m	Sieg, 1982
Western Atlantic Ocean (Tropical)					
Apseudomorpha	Apseudidae	<i>41. Leviapseudes preamazonica</i>	Northeast of French Guiana	4000 – 4500m	Bacescu, 1984 a
		<i>42. Leviapseudes demerarae</i>	Northeast French Guiana	4000 – 4500m	Bacescu, 1984 a
		<i>43. Leviapseudes drachi</i>	Outfall of Amazons River	4460 m	Bacescu, 1984 b

	Kalliapseudidae	44. <i>Kalliapseudes soniadaewnae</i>	Gulf of Paria, Northwestern coast of Trinidad	8 – 10 m	Bamber, 1993
	Parapseudidae	45. <i>Halmyrapseudes spaansi</i>	Northeastern coast of South America	Intertidal	Bacescu y Gutu, 1975
		46. <i>Discapseudes surinamensis</i>	Outfall of Suriname River	Intertidal	Bacescu y Gutu, 1975
		10a. <i>Discapseudes holthuisi</i>	Western coast of Suriname	Intertidal	Bacescu & Gutu, 1975
Neotanaidomorpha	Neotanaidae	47. <i>Neotanais persephone</i>	Puerto Rico Trench	7720 – 8350 m	Messing, 1977
Tanaidomorpha	Pseudotanaidae	48. <i>Pseudotanais baresnauti</i>	Barbados Trench	4935 m	Bird, 1999

It is observed, from the review carried out, that most of the records of tanaids in this ocean region correspond to species inhabiting shallow waters, which follows from the lack of sampling and studies in the tropical deep sea and to the loss of individuals when a wide mesh size (>0.5 mm) is used to sieve infaunal samples from the deep sea.

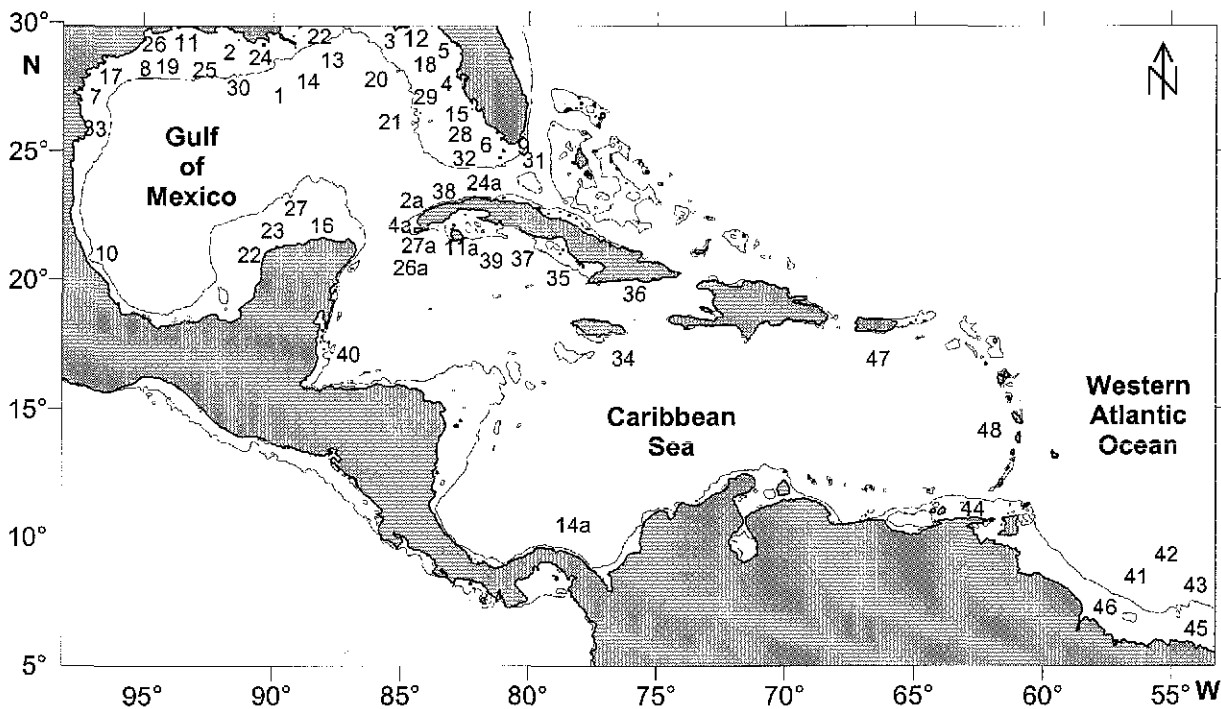


Figure 3 Location of the record sites of tanaid species from the IAS listed numerically in Table 3. Isobath of 200 m is shown.

Sieg (1986) proposed that a great number of tanaids are sheltered in the tropical seas, contrasting with records existing in the high latitudes for the same order. Likewise, he mentions that the world distribution pattern for this order does not coincide with the one described for other orders of peracarids (e.g. isopods, amphipods; Abele, 1982), the diversity of which is greater in high latitudes. Sieg (1986) made a list of 164 species and 17 families located in the tropical region of the Atlantic Ocean (including the Mediterranean Sea and the western coast of Africa).

The above review recognized 48 species and 15 families, which coincides with the list prepared by Sieg (1986), primarily at family level, since two of the families mentioned by Sieg were recently revised as subfamilies (i.e., Cirratodactylidae in the Kalliapseudidae; Agathotanaidae in the Anarthruridae; Heard *et al.*, 2002). The revision at the species level is more complicated since some species are being renamed or placed in different families, or even recognized as different species.

The results obtained in this review suggests a need for additional sampling in the region, particularly in the deep sea, where the number of species may be equal or higher than the number of species existing in shallow waters (<200 m) (Sieg, 1986). The fundament of this potential taxonomic richness is that deep-sea tanaids as well as all benthic deep-sea infauna are result of the interaction of ocean regression and transgression during glaciations and interglacial periods; thus, many deep-sea species may have originated from the adaptation of shallow water species to deep-sea conditions (Beurlen, 1931; Menzies & Inbric, 1958; Rex *et al.*, 1997). It has been suggested that the deep sea functions as a shelter for some groups of crustaceans and, in the case of tanaids, particularly for species of the suborder Neotanaidomorpha, whose distribution is restricted to depths over 500 m (Gardiner, 1975; Sieg, 1986).

Hypotheses explaining the distribution of tanaids in the world's oceans are diverse; however, it has been concluded, based on records of the different families, that they have a wide distribution, and that only species and genera are endemic to certain regions (Sieg, 1986). The tanaid fauna in the Gulf of Mexico originated under different ecological conditions and from different geographical areas, contributing to a high potential for species richness in the basin (Sieg, 1986). Once efforts focusing on the systematics for this group are conducted, the resulting estimate of species richness will undoubtedly support this hypothesis. Present studies at the family level give valid data to carry out ecological studies and permit comparisons to be made of the same taxonomic group across regions. Warwick (1988) showed the validity to conduct ecological studies at the family level.

2. Taxonomic Richness

The taxonomic richness of tanaids included three suborders: Apseudomorpha, Neotanaidomorpha and Tanaidomorpha. Apseudomorpha and Tanaidomorpha suborders were registered in all bathymetric zones, while Neotanaidomorpha was only registered in the abyssal plain during the SIGSBEE-2 cruise.

The dominant suborder sampled during both cruises was the Tanaidomorpha, contributing more than 85% of the family richness and 62% of the abundance during the SIGSBEE-1 cruise, and during the SIGSBEE-2 cruise more than

95% of the family richness and 70% of the abundance. Organisms from this suborder with a size range from 1 to 5 mm were collected in all bathymetric zones (Figure 4).

Specimens of the suborder Apseudomorpha were less abundant, contributing less than 15% of the total of the family richness and 14% of total abundance during the SIGSBEE-1 cruise, and during the SIGSBEE-2 cruise 5% of the family richness and 5% of the total tanaid abundance. Unlike the Tanaidomorpha, organisms from this suborder were only collected from the continental slope and the abyssal zone (>500 m). The size interval was 3 to 14 mm (Figure 7).

Specimens of the suborder Neotanaidomorpha only were collected during the SIGSBEE-2 cruise, contributing less than 2% of the taxonomic richness and 3% of total tanaid abundance for this cruise. Organisms from this suborder were collected from the lower continental slope and the continental rise (1680 – 2730 m). The size interval of these organisms was 3 - 4 mm.

An average of 23% of the tanaids collected during each cruise were not identified to the family level due to their morphological damage, thus, they were only identified to the ordinal level.

2.1 **Tanaidomorpha.** Five families of this suborder were registered in both cruise, out of six families recorded in the IAS (Table 4). Taxonomic characters used to identify these families are listed in Appendix II.

General morphology of individuals of this suborder is represented in figure 4. Morphological characteristics considered to identify tanaid families of this suborder are presented in Figure 6 with a specimen of the Anarthruridae family.



Figure 4. Lateral view of a tanaid of the Tanaidae family, suborder Tanaidomorpha, collected during the SIGSBEE-2 cruise.

Specimens representing four families from this suborder were collected during the SIGSBEE-1 cruise (Table 4; Figure 5a).

1. **Anarthruridae** was the most abundant family, with 17 individuals contributing 40% of total tanaid abundance (Figure 5a);
2. **Pseudotanaidae** was the second-most abundant family, with nine individuals contributing 21% of total tanaid abundance (Figure 5a);
3. **Paratanaidae** this family was represented by only two individuals contributing 4.76% of total tanaid abundance (Figure 5a);
4. **Nototanaidae** was represented by two organisms contributing 4.76% of total tanaid abundance (Figure 5a).

The two most abundant families (*Anarthruridae* and *Pseudotanaidae*) were collected from each of the bathymetric zones, while *Paratanaidae* and *Nototanaidae* families were only found in the shelf break (Appendix IV), which is consistent with previous records for the Gulf of Mexico, where they have been reported from the continental shelf (<200 m) (Sieg & Heard, 1983, 1985; Markham *et al.*, 1990).

The family *Anarthruridae* presented the highest abundance values (17 individuals) and was found in seven (77%) out of 14 stations where tanaids were collected. The Olmstead & Tukey test (Sokal & Rohlf, 1995) classifies it as a dominant family (Figure 5 b). The family *Pseudotanaidae*, which was present in three (33%) of the stations was also characterized as dominant (Figure 5b). The *Paratanaidae* and *Nototanaidae* were classified as being rare due to their low abundance and frequency in stations from the SIGSBEE-1 cruise (Figure 5b). During this cruise it was common to register co-occurrence of two families within the same station or even in the same replicate. This shows that it is possible the co-existence of individuals from different families within a spatial scale of 0.0625 m².

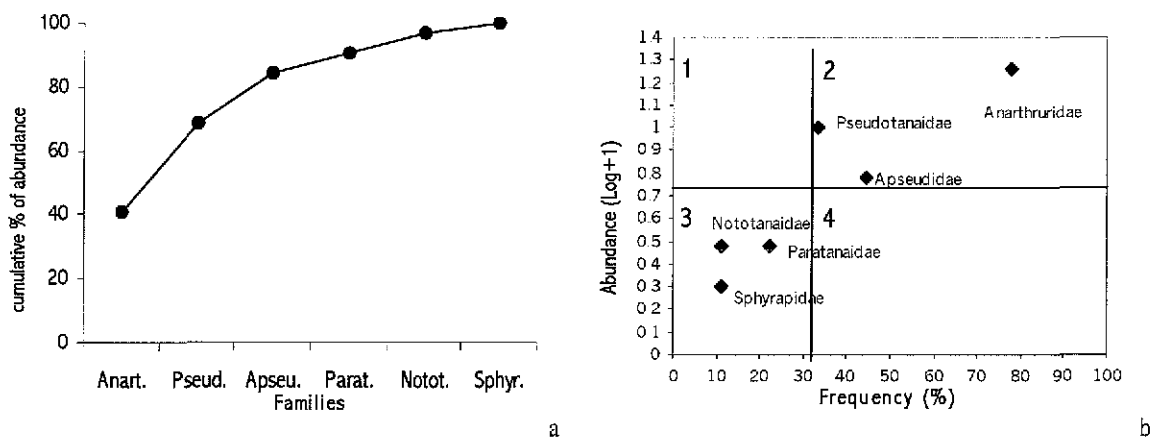


Figure 5 a) Cumulative percentage of average abundance of tanaid families; b) Family characterization by their abundance and frequency. Numbers are as follows: 1 occasional, 2 dominant, 3 rare, 4 common. SIGSBEE-1 cruise

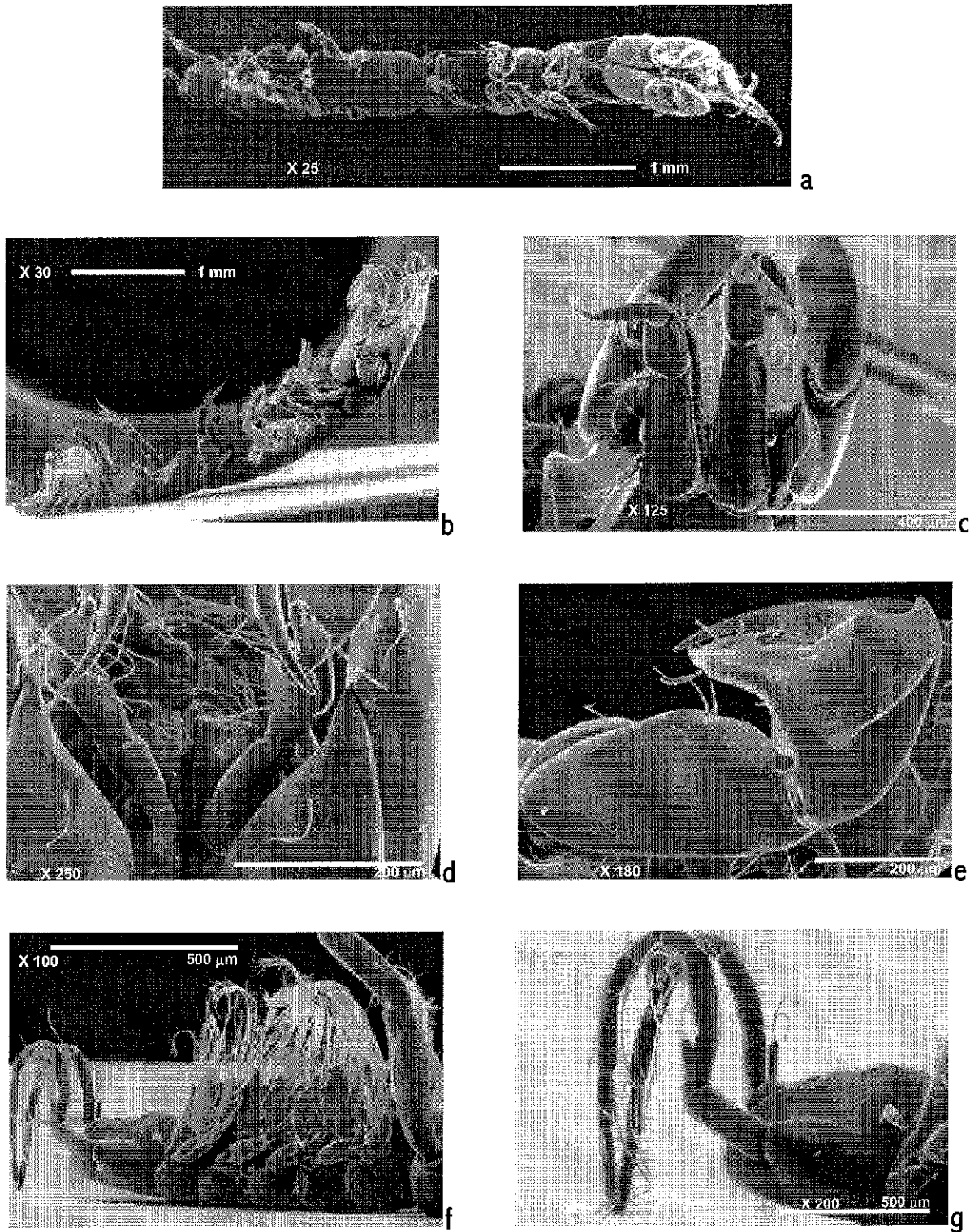


Figure 6. SEM images of an individual of the Anarthruridae family. a) ventral; b) lateral; c) antennula y antennae; d) Buccal parts; e) lateral view of cheliped; f) pleotelson; f) uropods.

The Anarthruridae is the most diverse family of the suborder since it comprises 52 genera. Therefore, it is common to find individuals from this family along the entire bathymetric gradient (Sieg, 1986). Gallaway *et al.*, (1988) found that the Anarthruridae contributed more than two thirds of tanaids taxa collected from the northern Gulf of Mexico, including a large number of new genera and species.

Sieg (1986) characterized the Pseudotanaididae as having a wide distribution, inhabiting all depths, but occurring primarily in the deep sea. The Paratanaididae and Nototanaididae have been recognized as common components of the continental shelf (Sieg, 1986; Sieg & Heard, 1983, 1985).

Four families from the suborder Tanaidomorpha were collected during the SIGSBEE-2 cruise (Table 4; Figure 8a).

1. **Anarthruridae** was the most abundant family, with 71 individuals contributing 52.98% of total tanaid abundance (Figure 8a);
2. **Pseudotanaididae** was represented by eight individuals, contributing 5.97% of total tanaid abundance (Figure 8a);
3. **Tanaididae** was represented by two individuals, contributing 1.49% of total tanaid abundance (Figure 8a);
4. **Nototanaididae** was represented by one individual, contributing 0.74% of total tanaid abundance (Figure 8a).

The Anarthruridae was registered in 21 (95%) sampling stations with high abundance values, and the Olmstead & Tukey test (Sokal & Rohlf, 1995) classified it as a the dominant family (Figure 8b). Pseudotanaididae and Tanaididae were distinguished as occasional families and Nototanaididae as a rare one (Figure 8 b).

2.2 ***Apseudomorpha***. Two families of this suborder were recorded in both cruises (Table 4). Taxonomic characters used to identify these families are listed in Appendix III. General morphology of organisms of this suborder is represented in figure 7.

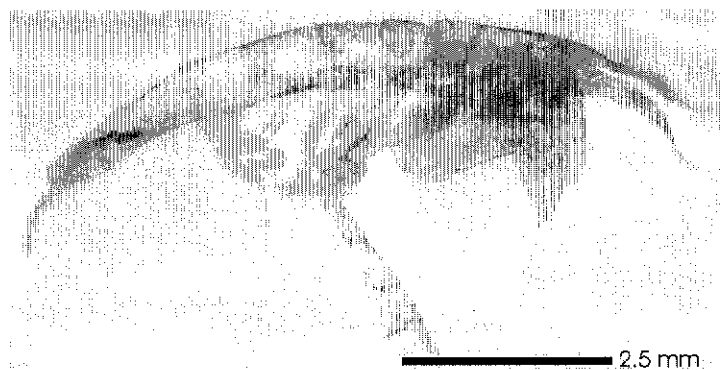


Figure 7. Lateral view of a tanaid of the Sphyrapidae family, suborder Apseudomorpha, collected during the SIGSBEE-1 cruise

During the SIGSBEE-1 cruise six individuals from the suborder Apseudomorpha were collected (Table 4), representing two families:

1. **Apseudidae** was represented by five individuals, contributing 11.9% of total tanaid abundance (Figure 5a);
2. **Sphyrapidae** was represented by only one individual, contributing 2.38% of total tanaid abundance (Figure 5a).

Individuals from the family Apseudidae were found in the continental slope, at 498 and 1231 m, and in the abyssal zone, at 3700 and 3760 m (Appendix IV). This family was collected from four (44%) stations during the SIGSBEE-1 cruise; therefore, the Olsmted & Tuckey test characterized it as dominant (Figure 5b) in the sampling. This family has been recognized as having the widest distribution for the suborder, inhabiting shallow waters to abyssal depths (Sieg, 1986). The Sphyrapidae was characterized by the Olsmted & Tuckey test as rare within the sampling (Figure 5b) since only one individual was collected from the lower continental slope (1231 m) (Appendix IV). In contrast, Sieg (1986) characterized the Sphyrapidae as a common inhabitant of deep waters of the global ocean, particularly of the continental slope and rise. This family has also been registered from the continental slope (595 – 2400 m) of the Gulf of Mexico (Viskup & Heard, 1989).

During the SIGSBEE-2 cruise, seven individuals from the suborder Apseudomorpha (Table 9) were registered, all of them belonging to the family Apseudidae. This family was represented in six (25%) sampling stations; hence it can be characterized as a family with a rare occurrence. In addition, it contributed 5.22% of total tanaid abundance during the cruise (Figures 8a). The distribution of this family was wider than in the first cruise because they were collected from the continental slope (1680 m and 1920 m), the continental rise (2300 m and 2730 m) and the abyssal plain (3600 m) (Appendix IV).

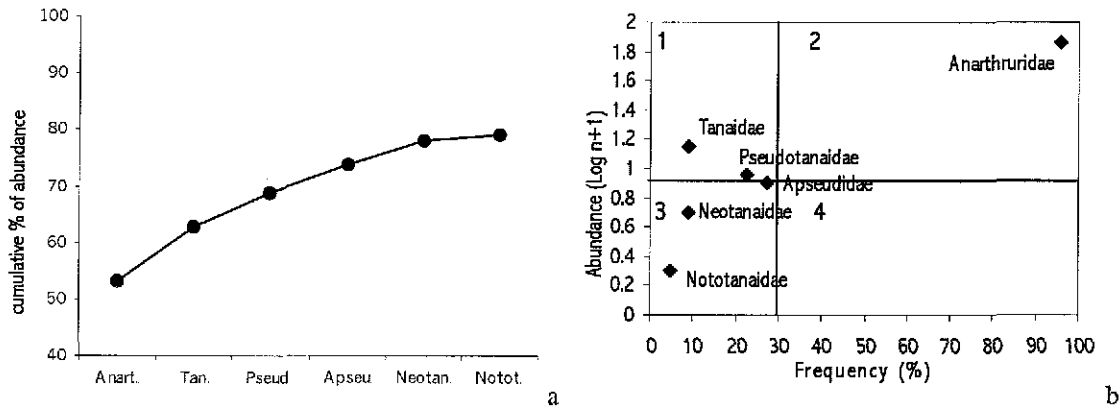


Figure 8. a) Cumulative percentage of average abundance of tanaid families; b) Family characterization by their abundance and frequency SIGSBEE-2 cruise. Abbreviations: Ana = Anarthruridae, Pset = Pseudotanaidae, Aps.= Apseudidae, Neot = Neotanaidae, Tan.= Tanaidae, Notot = Nototanaidae

2.3 *Neotanaidomorpha*. This suborder was only sampled during the SIGSBEE-2 cruise, with four individuals (Table 4) contributing 2.98% of tanaid abundance collected during the cruise. Two individuals were collected from the lower continental slope (1680 m) and the other two from the continental rise (2730 m) (Appendix IV). All four specimens belonged to the family *Neotanaidae*. Due to its low frequency and abundance, this family was characterized as being rare within the sampling (Figure 8b). This family has previously been characterized as being typical from the deep sea (Gardiner, 1975; Larsen, 1999). Specimens from this family have been found in the Gulf of Mexico at 598 m and 1740 m while in the Caribbean Sea they have been found at 938 m and in the Western Tropical Atlantic, at 3700 - 8350 m (Table 3).

Table 4. Number of individuals of tanaid families collected during both cruises. UI = Unidentified.

Suborder	Families	SIGSBEE -1	SIGSBEE - 2
Apseudomorpha	Apseudidae	5	7
	Sphyrapidae	1	0
Tanaidomorpha	Anarthruridae	17	71
	Tanaidae	0	13
	Pseudotanaidae	9	8
	Paratanaidae	2	0
	Nototanaidae	2	1
Neotanaidomorpha	Neotanaidae	0	4
UI		6	30
Total		42	134

The identification of tanaid families collected during the SIGSBEE 1 and 2 cruises using the employed sampling method and effort showed that seven tanaid families were obtained, which represents 33% of the all known tanaid

families and 46% of families previously collected in the IAS. However, taking into account that most of the previous records are from collections restricted to coastal and intertidal zones and only a few from the deep sea, it is likely that tanaid diversity in the deep sea of the Gulf of Mexico is high. The identification to the family level in the tanaid group has been difficult until to the present date due to their ontogenetic variation and their sexual polymorphism (Masunari, 1983; Bird & Holdich, 1985; Larsen & Wilson, 1998; Larsen, 2001).

3. Diversity

Family diversity (H') across bathymetric zones for both cruises was low. During the SIGSBEE-1 cruise it varied between 0.151 and 0.587 bits ind^{-1} (Table 5). The highest diversity value was recorded from the transition zone of the continental shelf and continental slope (Zone II, 200 – 500 m depth), while the minimum diversity value was recorded from the continental rise (Zone IV, 3225 – 3700 m). The relationship between diversity and number of families ($r^2= 0.9$) indicates that diversity increased with the increase of the number of families (Figure 9a). For the SIGSBEE-2 cruise, diversity values varied between 0.195 and 0.413 bits ind^{-1} (Table 5). The highest diversity value was recorded from the continental slope (Zone II, 1200 – 2250 m depth), while the minimum value was recorded from the abyssal zone (Zone V, >3700 m depth). The relationship of diversity with the number of families ($r^2= 0.86$), suggest that the diversity was influenced by the number of families in all bathymetric zones (Figure 9b). In both cruises, the diversity and the number of families were higher in the shelf break and continental lobe. However, the highest and the lowest diversity values were recorded in the abyssal plain.

The low diversity values reflect the fact that only one family, the Anarthruridae, prevailed along the depth gradient. This family has the highest diversity among tanaids and it has been subdivided into three subfamilies comprising 52 genera (Heard et al., 2002). Therefore, it is possible that this family would also reflect a high diversity in the Gulf of Mexico if identifications were made to a lower taxonomic level (genus or species).

This family-level information is useful for an exploratory analysis of tanaids in this zone. Likewise, studies in benthic fauna at the family level can serve as the basis for future investigations, and they substantially increase our knowledge of taxa that lack adequate species descriptions (Rodríguez-Villanueva et al., 2000). Bournaud et al., (1996) found that identification to the family level for benthic communities is sufficient to observe longitudinal changes in the structure of such communities. Likewise, they observed that identification at that taxonomic level facilitates wider comparative analyses. Warwick (1988) showed that studies at the family level are useful for making



comparisons across studies, and they considered the family level to be sensitive enough to carry out ecological marine studies and analyze and compare benthic community distribution patterns.

Table 5. Diversity (H') evenness (J') and number of families of tanaids by bathymetric zone for SIGSBEE 1 and SIGSBEE-2 cruises.

Bathymetric Zone	Depth (m)	SIGSBEE-1			SIGSBEE-2		
		H'	J'	S_F	H'	J'	S_F
I	200 – 500	0.587	0.975	4	0.195	0.650	2
II	1200 – 2250	0.346	0.725	3	0.413	0.591	5
III	2275 – 3200	0.276	0.917	2	0.224	0.372	4
IV	3225 – 3700	0.151	0.502	2	0.327	0.544	4
V	3700 - 3900	0.540	0.897	4	n.a.	n.a.	1

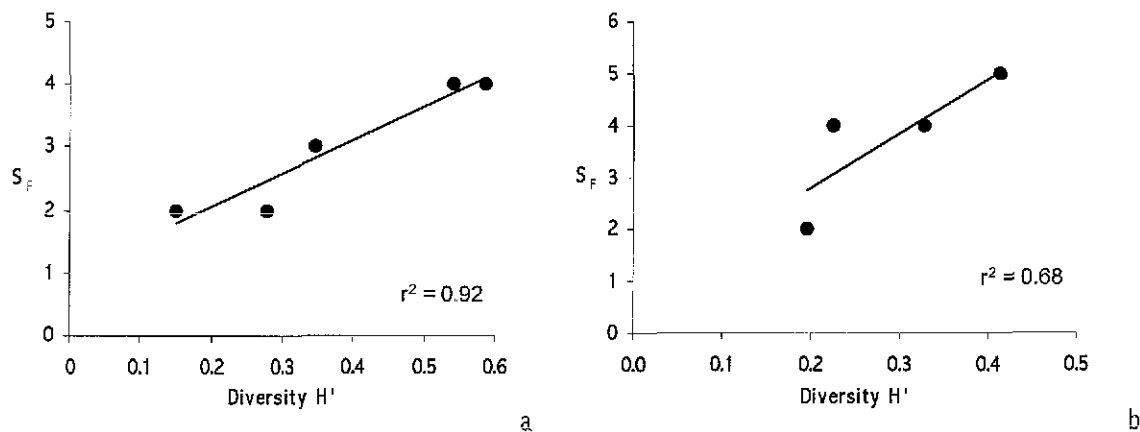


Figure 9. Relationship between diversity (H') and number of families of tanaids of the Gulf of Mexico. a) SIGSBEE-1 cruise; b) SIGSBEE-2 cruise.

4. Environmental Characterization of the Study Area

Environmental parameters of the bottom water and superficial sediment were analyzed from data obtained during two oceanographic cruises: SIGSBEE-1 (June, 1997) and SIGSBEE-2 (June, 1999) (Figure 1; tables 6 & 7; Appendixes V and V1).

4.1 Bottom water temperature. Temperature values were consistent for both cruises. During the SIGSBEE-1 cruise, the maximum temperature of the bottom water (19.5°C) was registered on the shelf break at 200 m depth, and the minimum value (4°C) was registered on the abyssal zone, at 3600 m depth. In SIGSBEE-2 cruise, the maximum temperature of the bottom water (20°C) was registered on the continental shelf at 76 m depth, and the minimum value (4°C) was registered from the continental elevation (2900 m) to the

abyssal zone. In both cruises, there was a negative correlation of temperature with depth ($r = -0.90$ and $r = -0.93$, $p < 0.1$, respectively; Figure 10; Tables 6 and 7; Appendixes V and VI).

4.2 Dissolved oxygen in bottom water. The concentration of dissolved oxygen in the bottom water was high along the bathymetric gradient for both cruises. During the SIGSBEE-1 cruise, the minimum value (2.8 mg l^{-1}) and was recorded on the shelf break (200 m) and the maximum value (6.2 mg l^{-1}) was registered on the continental slope (2620 m); average values of 6.8 mg l^{-1} were registered on the abyssal plain. During the SIGSBEE-2 cruise the minimum value was 4.26 mg l^{-1} and was registered on the upper continental slope (304 m) and the maximum value was 8.15 mg l^{-1} and was registered in the continental rise (2300 m) and average values of 6 mg l^{-1} were registered in the abyssal zone (Figure 10; Tables 6 and 7; Appendixes V and VI). The concentration of dissolved oxygen was positively correlated with depth ($r = 0.63$, $p < 0.05$) during both cruises. The range in values was wide, but high dissolved oxygen values prevailed along the gradient. Dissolved oxygen values previously registered from several studies in the Gulf of Mexico show minimal variation along the longitudinal scale; however, these values increased with depth (Morrison et al., 1983). The values shown here are consistent with ones previously reported for this region of the Gulf. For example, Morrison & Nowlin (1977) reported that below 1500 m depth, there is a minimum change in oxygen concentration, maintaining an average value of 7.14 mg l^{-1} (5 ml l^{-1}). The minimum values allowed recognizing the presence of the minimum oxygen layer on the shelf break. This layer has been registered in the Gulf of Mexico at mid-depths (upper and medium continental slope), with values of $3.9 - 4.2 \text{ mg l}^{-1}$ ($2.75 - 2.95 \text{ ml l}^{-1}$) or (Morrison et al., 1983). This layer has been related to the regime of currents, in addition to being related to the presence of the water layer of the Tropical Central Atlantic (Metcalf, 1976). Further, the existence of this layer plays a determinant role in the distribution and structure of benthic communities, with dominant taxa showing a higher tolerance to decreases in this parameter (Levin et al., 1991; McClain & Rex, 2001). The concentration of dissolved oxygen in the bottom water is a decisive factor in the existence of benthic communities, because organisms present different responses to variation of this factor, depending on the taxa in question (Josefson & Widbom, 1988). Crustaceans, in general, are sensitive to variations of this parameter, and tanaids are not an exception; thus, these organisms are useful as indicators of environments in which the dissolved oxygen concentration is not hypoxic or anoxic.

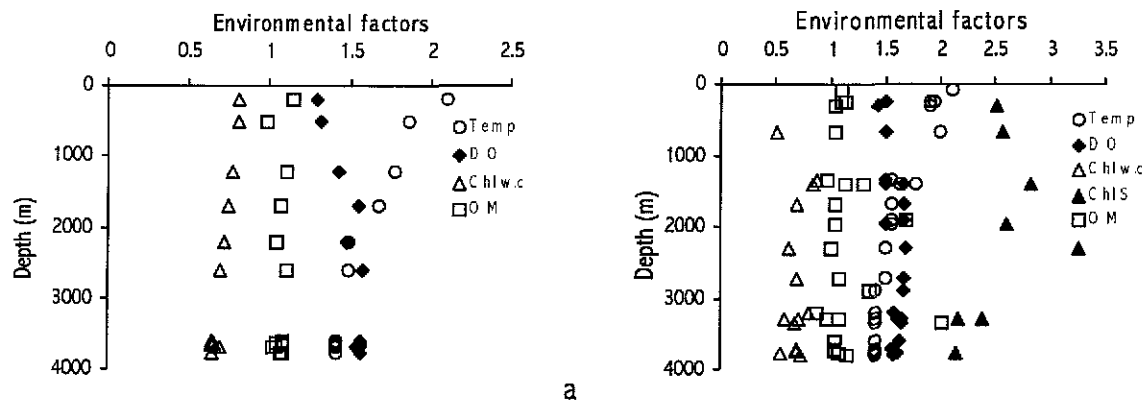


Figure 10. Variation of the environmental parameters (data are fourth-root standardized) of water column, bottom water and superficial sediment along the bathymetric gradient. a) SIGSBEE-1 cruise; b) SIGSBEE-2 cruise. Abbreviations: As in Tables 6 and 7. Appendixes V and VI.

4.3 *Maximum concentration of chlorophyll a in the euphotic layer.* During the SIGSBEE-1 cruise, the maximum chlorophyll concentration in the euphotic zone showed a maximum value of 0.43 mg m^{-3} on the continental slope at 114 km offshore; the minimum value was 0.17 mg m^{-3} and was registered in the abyssal zone, located 400 km offshore (Figure 10a; Table 6; Appendix V). There was an inverse relationship as distance from the coast increased ($r = -0.92$, $p < 0.05$), which is consistent with what was observed in a gradient from the neritic zone to the tropical oceanic zone in summer (Mann, 1982). During the SIGSBEE-2 cruise, the maximum chlorophyll concentration in the euphotic zone showed a maximum value of 0.59 mg m^{-3} on the shelf break at 150 km offshore; the minimum value was 0.06 mg m^{-3} on the mid-continental slope, 200 km offshore (Figure 10b; Table 7; Appendix VI). This permits comparisons to be made of the interannual primary production in the study area.

4.4 *Pigments content in sediment.* This variable was only assayed during the SIGSBEE-2 cruise. The maximum value was 2.03 mg m^{-2} in the continental rise at 2730 m; the minimum value was 0.37 mg m^{-2} in the abyssal plain at 3795 m (Figure 10b; Table 7; Appendix VI). In this case, a negative correlation was observed with respect to an increase in depth ($r = -0.79$, $p < 0.05$). These values are consistent with other studies (Boon & Duinevald, 1998), showing that the export of primary production from the euphotic zone to the sea floor decreases with depth. Hence, one example of benthic-pelagic coupling is the export of primary production towards sediments. This material contribution reflects pulses of superficial primary production, thus generating differences in the quantity of material deposited in the sea-bed (Grenz *et al.*, 2000). It has been demonstrated that a substantial amount (10 - 50%) of the primary production of the euphotic zone

sinks or is exported towards the sediment; the rate at which this occurs depends on the hydrodynamics of the zone, the depth of the sea floor and the sinking rate of particles (Grenz et al., 2000).

Table 6. Environmental parameters of the water column, bottom water and sediment registered during the SIGSBEE-1 cruise. Abbreviations: Temp = bottom water temperature; D.O. = concentration of dissolved oxygen in bottom water; Chl w.c.= maximum chlorophyll concentration in water column; O.M = organic matter content in sediments.

Station	Depth m	Temp. °C	D.O. mg.l ⁻¹	Chl w.c. mg.m ⁻³	O.M. %	Sands %	Mud %
1	200	19.5	2.8	0.42	1.68	0.4	99.6
2	498	12	3	0.43	0.92	44.07	55.93
3	1231	10	4.2	0.35	1.53	1.28	98.72
4	1698	8	5.8	0.31	1.3	3.24	96.76
5	2220	5	4.8	0.27	1.22	1.05	98.95
6	2620	5	6.2	0.23	1.53	2.69	97.31
7	3760	4	6	0.23	1.07	7.98	92.02
8	3760	4	5.6	0.21	1.22	13.68	86.32
9.1	3620	4	6	0.17	1.3	6.23	93.77
9.2	3650	4	6	0.17	1.38	2.93	97.07
9.3	3600	4	6	0.17	1.38	2.83	97.17
9.4	3635	4	6	0.17	1.22	3.12	96.88
9.5	3690	4	6	0.17	1.38	3.76	96.24
10	3700	4	6	0.19	1.38	5.19	94.81

Table 7. Environmental parameters of water column, bottom water and sediment registered during the SIGSBEE-2 cruise. Abbreviations: Temp. = bottom water temperature; D.O. = concentration of dissolved oxygen in bottom water; Chl w.c. = maximum chlorophyll concentration in water column; Chl S = chlorophyll concentration in sediment; n.a.= not available; O.M.= organic matter content in sediment.

Station	Depth m	Temp. °C	D.O. mg l ⁻¹	Chl w.c. mg m ⁻³	Chl S mg m ⁻²	O.M. %	Sands %	Slime %	Clay %
1	76	20	n.a.	n.a.	n.a.	1.5	4.43	44.44	51.16
2	304	13	4.26	n.a.	n.a.	1.2	0.93	30.71	68.56
3	690	10	4.99	n.a.	0.71	1.2	9.45	21.96	68.59
4	1400	10	7.73	0.06	0.77	2.85	7.25	22.49	70.26
5	1680	6	7.71	0.52	n.a.	1.2	4.00	22.11	73.89
6	1920	6	7.85	0.24	n.a.	7.95	7.86	18.85	73.29
7	2300	5	8.15	n.a.	n.a.	1.05	6.69	19.19	74.12
8	2730	5	7.72	0.15	2.03	1.35	8.33	11.22	80.38
9	2900	4	7.63	0.24	n.a.	3.45	6.72	9.01	84.26
10	3360	4	7.46	n.a.	n.a.	16.5	8.71	13.33	77.96
11	3300	4	7.42	0.21	n.a.	0.9	5.96	18.63	75.41
12	3290	4	7.34	0.27	n.a.	1.35	9.27	13.33	77.39
13	3300	4	6.81	n.a.	0.57	0.9	10.39	8.26	81.35
14	3600	4	7.02	0.12	0.39	1.2	9.34	15.86	74.80
15	3780	4	6.61	n.a.	n.a.	1.35	13.45	15.85	70.70
16	3795	4	6.18	0.09	0.37	1.8	17.25	11.90	70.85
17	3730	4	5.98	0.29	n.a.	1.2	9.70	15.80	74.49
18	3750	4	6.16	0.24	n.a.	1.2	13.39	11.99	74.62
19	3200	4	6.1	0.23	n.a.	0.6	8.15	11.83	n.a.
20	1960	6	5.21	0.42	n.a.	1.2	17.72	14.68	67.60
21	1400	7	5.04	n.a.	0.81	1.65	6.22	22.62	71.16
21a	1365	6	5.04	n.a.	1.13	0.9	6.22	22.62	71.16
22	246	14	5.04	0.59	n.a.	1.5	0.63	23.28	76.09
22b	253	13	5.04	n.a.	n.a.	1.65	0.63	23.28	76.09

4.5 *Organic matter.* The organic matter values showed no significant variation along the bathymetric gradient. During the SIGSBEE-1 cruise, the content of organic matter in the sediment varied between 1.68% in the continental shelf (200 m) and 0.92% in the upper continental slope (498 m) (Figure 10a; Table 6; Appendix V). These values were positively correlated with the percentage of mud in the sediment ($r=0.68$, $p<0.05$), which shows that the grain size is decisive in the collection of organic matter that is used by the benthic fauna (Snelgrove & Butman, 1994). During the SIGSBEE-2 cruise, the content of organic matter in the sediment reached a maximum of 16.5% in the abyssal plain (3360 m) and a minimum of 0.6%, also in the abyssal plain (3200 m) (Figure 10b; Table 7; Appendix VI), which shows the variability that can exist in apparently homogenous zones. Such variability results from the resuspension of sediments and organic matter caused by bottom hydrodynamics. In addition, the variation in organic content of sediments results from primary-production pulses and the addition of material exported towards the bottom (Honjo *et al.*, 1982; Jeffrey *et al.*, 1983).

4.6 *Grain size.* The analysis of the grain size of the sediment collected during the SIGSBEE-1 cruise separated the sand and mud into percentages and showed a predominance of mud in more than 80% of sites sampled along the bathymetric gradient (Table 6). The mud percentage was reduced to 55% and the sand percentage was 45% in the upper continental slope, where a strong bottom current has been registered (Welsh & Inoue, 2000). A negative correlation between grain size and the organic matter content ($r= -0.68$, $p<0.05$) was observed, demonstrating that the smaller grains retain and store larger amounts of organic matter at sea floor. During the SIGSBEE-2 cruise, there was a clayish-muddy predominance in sediments in more than 70% of sampled sites (Figure 11; Table 7). In both cruises the general trend in grain size was a decreasing with an increase in depth. These results are consistent with the sediment classification for the Gulf of Mexico (Pica-Granados, 1991).

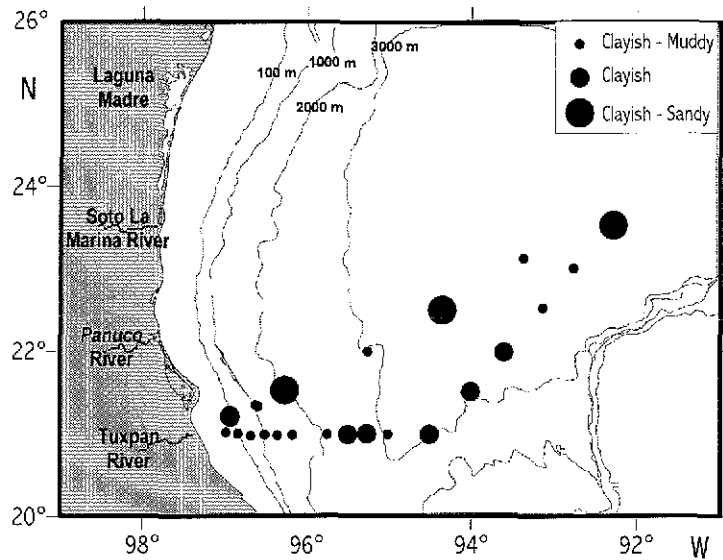


Figure 11. Distribution of grain sizes along the bathymetric gradient SIGSBEE – 2.

5. Spatial Distribution of Tanaids

5.1 Abundance and Density. The abundance or number of individuals was different for both cruises. Among the 14 sampling stations of the SIGSBEE-1 cruise, only 9 of them registered the presence of tanaids, for a total of 42 individuals. This corresponded to 2.76% of the total number of crustaceans recorded in all stations and 0.87% of the total benthic community recorded for this cruise. The number of individuals per station varied from one to seven, and the average number of individuals per station was four. From these data it can be seen that tanaid representation in each station was low, in contrast to bibliographic records. Tanaids contributed from 0.30% of the macrofauna abundance from station 10 in the abyssal plain (3700 m), to 2.41% from the macrofauna abundance of station 6, in the continental rise (2620 m). The maximum tanaid density (28 ind m⁻²) was registered in the continental rise (2620 m) and the abyssal plain (3690 m), while the minimum value (5 ind m⁻²) was registered in the abyssal plain (3700 m) as well (Figure 12; Table 8). However, there was not a well-defined trend of a density increase or decrease with depth; that is, tanaids distribution was more or less constant along the bathymetric gradient, which shows a higher complexity of benthic populations than that known for the abyssal plain in the Gulf of Mexico. Multiple regression analysis showed that there were no significant correlations between the density of tanaids and any of the environmental variables measured in this study. This result suggest the analyses of other variables which may have a higher effect at the scale at which macroinfauna populations live, such as amino acids, proteins, phospholipids, feopigments, interstitial water, bacteria or refractory degree organic matter (Gray, 1981). Another recommendable factor to be analyzed is the discontinuity layer of sediments, related with the variability of redox potential; this layer shows the transition

between the oxygenated and reduced conditions of sediment, that indirectly shows the change of the kind of available organic matter (Gray, 1981).

During the SIGSBEE-2 cruise, 24 sampling stations were visited, from which 22 registered the presence of tanaids, for a total of 134 individuals. This represented 23% of the total number of crustaceans registered in all stations and 3.5% of the total benthic community collected during the cruise. The number of individuals recorded in the stations varied from one to 16, while the average number of individuals per station was six. The representation of tanaids in this cruise was higher than that recorded during the SIGSBEE-1 cruise, reflecting the heterogeneous distribution of tanaid populations in the sediment. A possible explanation for the difference in tanaid abundance from one cruise to another is the interannual variability existent and not yet described in the deep-sea. Another possible explanation is the presence of deep-currents with high speeds that occur in the sampled sites, as is the case of SIGSBEE-2 cruise which occurred where Welsh & Inoue (2000) predicted high-speed bottom currents, which may contribute to the resuspension of deposited organic matter. As a result, the probability increases that the benthic communities feed on this available matter. In addition, the presence of an anticyclonic gyre, derived from the Loop Current, has also been described in this zone of the Gulf (Vidal *et al.*, 1998), which contributes to water column mixing and facilitates the export of biogenic carbon towards the bottom.

The representation of tanaids in each station of the SIGSBEE-2 cruise was higher than that recorded during the SIGSBEE-1 cruise, with tanaids contributing 0.5% of the total macrofauna registered in station 1, located on the continental shelf (76 m), and 14.41% of the total macrofauna from station 9, located on the continental rise (2900 m). The maximum tanaid density (85 ind m⁻²) was registered in the continental rise (2900 m), while the minimum value (5 ind m⁻²) was registered in the mid continental slope (690 m) and the abyssal zone (3600 to 3780 m) (Figure 12; Table 9). Multiple regression analysis of the data from this cruise showed that the environmental variables with greater influence in tanaid density were: pigment content in sediment, grain size, concentration of dissolved oxygen in bottom water, with $R_{(multiple)} = 0.93$, $p < 0.04$. This relationship with environmental factors has already been described, such as the relationship between benthic population abundance and distribution with the sediment characteristics and the behavior of bottom water mass and, as well as with the prevalence and availability of food (Snelgrove & Butman, 1994).

However, future analysis of other variables which may have a more significant effect on macrofaunal populations have been suggested, such as amino acids, proteins, phospholipids, feopigments, interstitial water, bacteria and the refractory degree of organic matter (Gray, 1981; Andersen, 1997). Another recommended factor to

measure is the depth of the discontinuity layer in redox potential. This layer is where the transition occurs between oxygenated and reduced sediment conditions, which indirectly indicates a change in the type of available organic matter (Gray, 1981).

Unlike the community level, the effects of variable environmental parameters on a particular group are observed first at lower organization levels, such as the molecular and physiological level, as well as in intra- and inter-specific interactions (Andersen, 1997). World programs for ocean health have proposed monitoring projects at different biological organization levels in order to provide a better understanding of the links among them and to improve programs that manage marine resources and polluting waste. To do so it has been suggested to evaluate primarily at the lowest organization levels (molecular, cellular, physiological and then behavioral), at which environmental changes or damaging conditions are more easily detected in a timely manner, and which in turn may provide an early warning of future damage in ecosystem health (damage that is eventually reflected in the upper organization levels) (Andersen, 1997).

High-density values of tanaids in the continental slope and rise are consistent bathymetrically with the zone in which Hoffman & Worley (1986) and Hamilton (1990) registered bottom currents with speeds of 20 cm s^{-1} and strong cyclonic-type bottom circulation ($>10 \text{ cm s}^{-1}$). Likewise, high densities in the abyssal plain are consistent with the presence of deep gyres with high speeds described by Hoffman and Worley (1986) in the Campeche Escarpment and Sigsbee deep, where deep-water masses create friction with these topographic structures. At present, the temporal and spatial persistence of such currents are unknown; however, the resulting resuspension of sediments (Kerr, 1980) and the redistribution of organic matter contained in such sediments generate zones of high food availability (Dagg, 1988) for the benthic fauna with mainly detritivore food habits, such as tanaids (Reidenauer & Thistle, 1985). Consequently, a high variability may be found in distribution patterns of benthic populations in the same bathymetric zone since organic material resuspension and redistribution do not occur homogeneously. This derives in part from the difference in sedimentation speed at the bottom, and in part from particles selectively settling out by size in response to the different densities of water layers close to the bottom (Mann & Lazier, 1991).

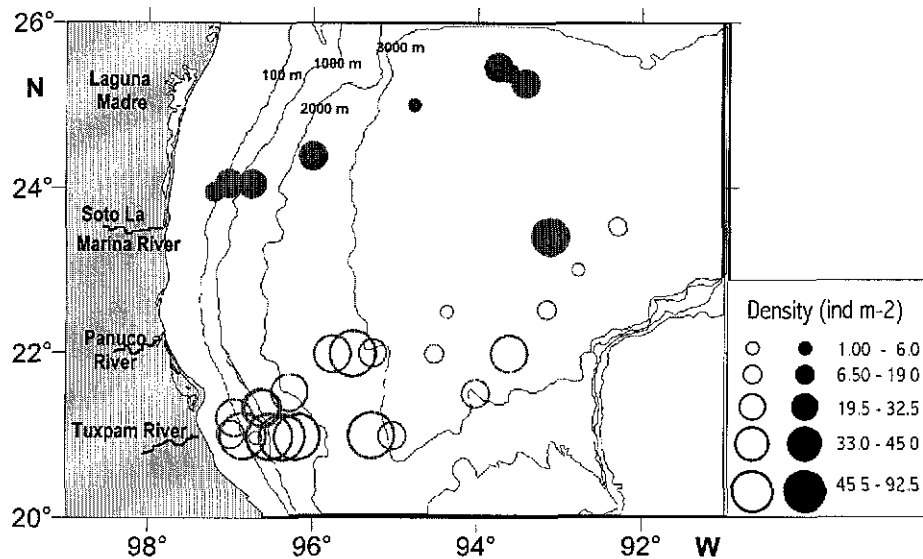


Figure 12. Distribution of the average density (fourth-root transformed data) of tanaids in the bathymetric gradient. Filled dots: SIGSBEE-1; empty dots: SIGSBEE-2.

Table 8. Average values of density and biomass of tanaids from the SIGSBEE-1 cruise. Std.= standard deviation; n.a. = not available.

Station	Depth m	Density Ind. m ⁻²	Std	Biomass mg C m ⁻²	Std
1	200	12.80	17.52	0.01	0.01
2	498	22.40	24.26	0.46	0.87
3	1231	22.40	21.47	0.08	0.16
4	1698	n.a.	-	n.a.	-
5	2220	n.a.	-	n.a.	-
6	2620	26.67	24.44	0.02	0.01
7	3760	n.a.	-	n.a.	-
8	3760	28.00	24.00	1.53	1.91
9.1	3620	21.33	24.44	0.01	0.02
9.2	3650	n.a.	-	n.a.	-
9.3	3600	n.a.	-	n.a.	-
9.4	3635	10.67	9.24	0.01	0.01
9.5	3690	26.67	9.24	3.28	4.36
10	3700	5.00	9.23	0.003	0.00

5.2 *Biomass.* Tanaid biomass in both cruises was low along the entire bathymetric gradient. In both cruises, the highest biomass values corresponded to stations where *Apseudomorpha* specimens, with a size from 5 mm to 14 mm, were registered. During the SIGSBEE-1 cruise, the minimum biomass value was 0.003 mg C m⁻², registered in the abyssal plain (3700 m), while the maximum value was 3.28 mg C m⁻², also registered in the abyssal plain (3690 m) (Figure 13; Table 8). The multiple regression analysis showed that no environmental variable defined the variation of biomass along the bathymetric gradient. During the SIGSBEE-2 cruise, the minimum value, 0.003 mg C m⁻², was registered in the continental slope (690 m) and

the abyssal plain (3750 and 3780 m), while the maximum value (2.44 mg C m^{-2}) was registered in the abyssal plain (3600 m) as well (Figure 13; Table 9). No correlation between the environmental variables and the variation of biomass was shown by the multiple regression analysis.

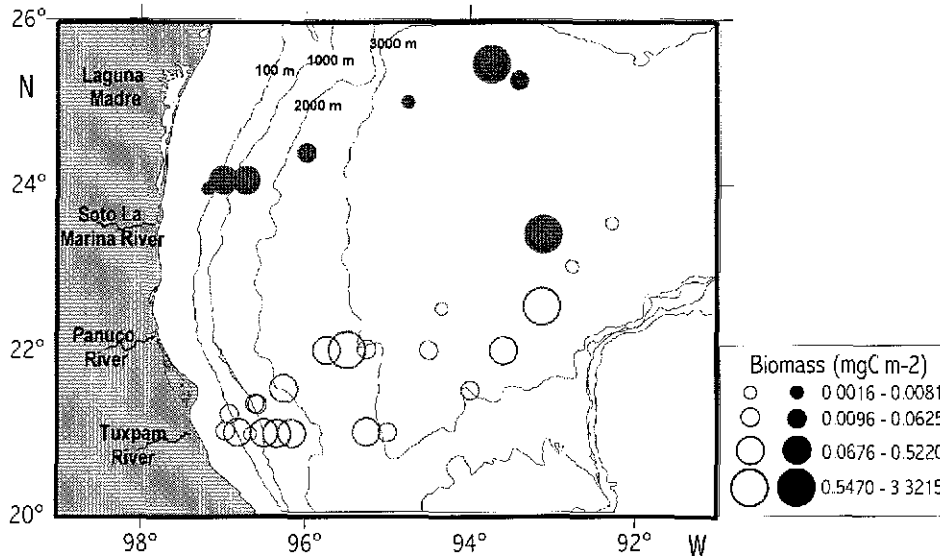


Figure 13. Distribution of the average biomass (fourth-root transformed data) of tanaids in the bathymetric gradient. Filled dots: SIGSBEE-1; Empty dots: SIGSBEE-2.

5.3 Distribution patterns. Tanaids collected during both cruises showed an aggregated distribution since, in all cases, a significant difference between variance and mean ($s^2/x > 1$) was registered. This distribution pattern coincides with reports on tanaids in the region made by other authors (Sieg, 1983, 1986; Bird & Holdich, 1989; Kneib, 1992) and with the reproductive strategy of the group (Gutu & Sieg, 1999). Likewise, high variance of tanaid density, as well as high standard error and deviation (Figure 14) during both cruises confirmed their patchy distribution along the bathymetric zones. Since organisms are not uniformly distributed in space and since heterogeneity also occurs at different spatial scales (depending on the size of each sampling unit), Valiela (1984) suggested to use the size of the patch with the highest abundance or the distance between such patches as a means to evaluate the level of heterogeneity in the distribution of the population. In this study, the size of the patch corresponds to the area of each replicate (0.0625 m^2), and the distance between replicates within the same station is $\leq 0.0625 \text{ m}^2$, which is consistent with the scale inhabited by these tanaid populations, and these data are useful to estimate the patchy distribution of tanaids.

Table 9. Average values of density and biomass of tanaids during the SIGSBEE-2 cruise. Std.= standard deviation; n.a. = not available.

Station	Depth m	Density ind m ⁻²	Std	Biomass mgC m ⁻²	Std
1	76	21.33	18.48	0.01	0.01
2	304	69.33	51.43	0.08	0.09
3	690	5.33	9.24	0.003	0.01
4	1400	42.67	24.44	0.07	0.08
5	1680	58.67	56.19	0.09	0.11
6	1920	69.33	36.95	0.13	0.11
7	2300	32.00	27.71	0.07	0.11
8	2730	48.00	27.71	0.69	1.15
9	2900	85.33	93.75	0.15	0.23
10	3360	21.33	18.48	0.02	0.02
11	3300	16.00	27.71	0.01	0.02
12	3290	21.33	24.44	0.02	0.04
13	3300	32.00	27.71	0.31	0.51
14	3600	10.67	18.48	2.44	4.24
15	3780	5.33	9.24	0.003	0.01
16	3795	10.67	18.48	0.01	0.01
17	3730	n.a.	-	n.a.	-
18	3750	5.33	9.24	0.003	0.01
19	3200	26.67	24.44	0.02	0.01
20	1960	37.33	33.31	0.15	0.20
21	1400	32.00	16.00	0.02	0.01
21a	1365	37.33	51.43	0.02	0.03
22	246	n.a.	-	n.a.	-
22b	253	37.33	24.44	0.02	0.01

The fauna in this study have a range of size from one to 14 mm; therefore, this formula can be applied considering the area of three replicates per station. Some deep-sea benthic populations tend to aggregate when their density is low, and are uniformly or randomly distributed once they reach densities higher than the population-preservation threshold (Hairston, 1959; Rice & Lamshead, 1994). This coincides with the pattern observed in this study, where the low population density of tanaids along the bathymetric gradient causes an aggregate distribution. Several studies on benthic community distribution and structure have recognized that almost all taxa tend to aggregate, as in the case of copepods (Thistle, 1978), ophiurids (Smith & Hamilton, 1983), polychaetes, tanaids and bivalves (Thistle *et al.*, 1991). This occurs as a consequence of the heterogeneous and patchy nature of food resources supply (Rice & Lamshead, 1994; Cosson *et al.*, 1997).

5.4 Relationship between density and grain size. In both cruises, tanaids were concentrated in the continental slope (200 to 2300 m) and continental rise (2300 – 3200 m) (Figure 14). Both zones were distinguished by fine, poorly classified and clayish-muddy sediment. Sediment diversity in the bathymetric gradient plays a decisive role in the number of individuals and species in benthic communities (Etter & Grassle, 1992). The continental slope and rise are considered high-energy zones, due to the presence and effect of the western boundary

currents that generate sediment suspension (Gage, 1997). As a consequence, these bottom currents form a complex relief and promote high values of taxonomic richness and density (Rice & Lamshead, 1994).

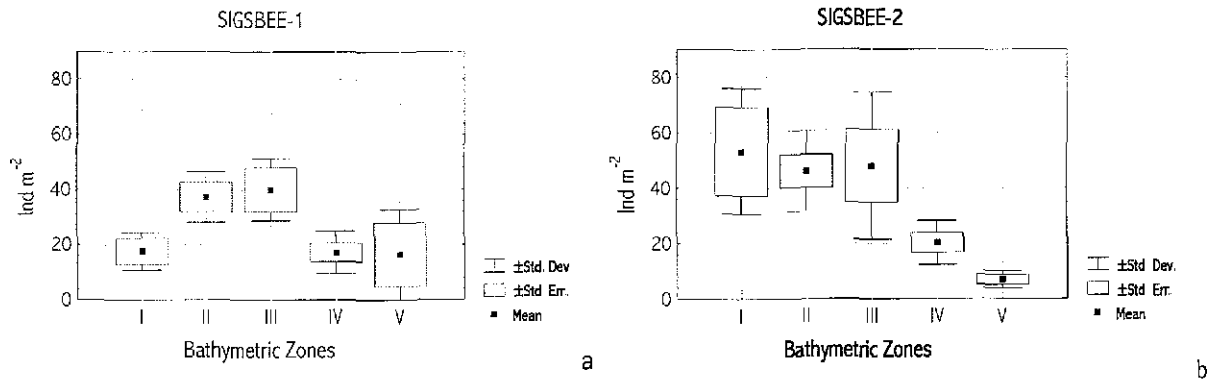


Figure 14. Average tanaid density distribution by bathymetric zones for both cruises. a) SIGSBEE-1 cruise; b) SIGSBEE-2 cruise.

5.5 Multi-factorial relationship with water column and sediment variables. Benthic community distribution is determined by diverse environmental factors that vary from one bathymetric zone to another. The sampling stations of both cruises were grouped according to tanaid density and biomass based on environmental variables measured in each cruise. Two groups of stations were recognized from the SIGSBEE-1 cruise with the cluster analysis (Figure 15a). Likewise, the multidimensional scaling analysis confirmed the existence of these two groups (Figure 15b). The first group was formed by shallow stations (< 1200 m) where the highest values (0.35 – 0.43 mg.m⁻³) of pigment concentration in water column were recorded. The second group was formed by deep stations (>1500 m), with low values (<0.30 mg m⁻³) of pigment concentration in water column. Depth was the parameter with more influence >70% in this cluster.

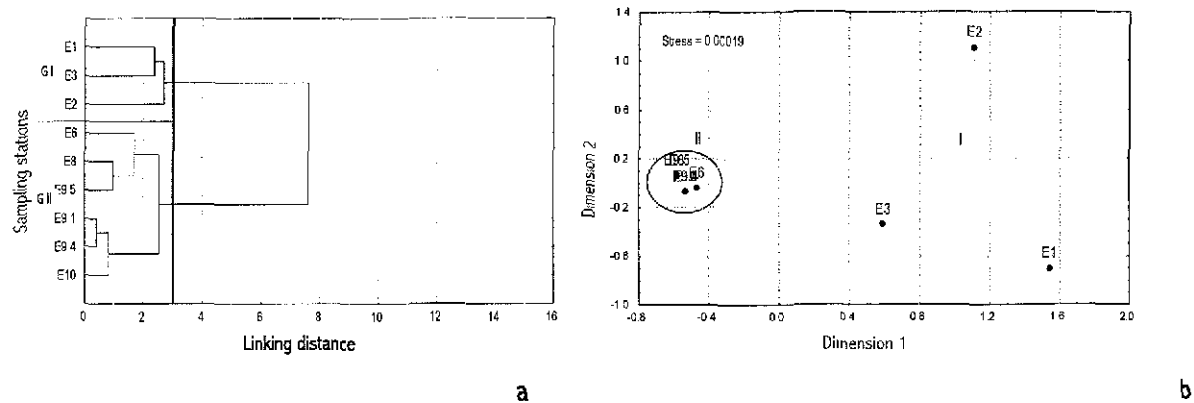


Figure 15. a) Cluster analysis of stations with Ward's Linking index and Euclidean distances; b) Multidimensional scaling analysis (MDS). SIGSBEE-1 cruise.

For the SIGSBEE-2 cruise, two groups (Figure 16), mainly characterized by depth (>70%), were recognized. The first group comprised the shallowest stations (<500m), with sediment with low sand content (1 – 4.5%). The organic matter content in these stations varied from 1.2 to 1.65%. This group was distinguished by high density (21.3 to 69.3 ind m⁻²) and low biomass. The second group comprised the deeper stations (>500 m). This group was subdivided in three subgroups (Figures 16 a and b) The first subgroup comprised the stations of the upper and mid slope (690 – 1680 m), distinguished by clayish-muddy sediment (clay: 70%, mud: 20%). The second subgroup, comprised of stations located in the lower continental slope, the continental rise and one of the abyssal plain (1400 – 3300 and 3600 m), was distinguished by high concentrations of dissolved oxygen of bottom water (5 – 7.7 mg l⁻¹), high concentrations of pigments in the water column (0.21 – 0.42 mg m⁻³) and high content of organic matter in the sediment (1.2 – 7.95 %). In addition, this group was distinguished by high-density values (\bar{x} =42.65 ind m⁻²) and biomass (\bar{x} =0.48 mg C m⁻²). Finally, the third subgroup comprised the deepest stations, one of them located in the continental rise and the others in the abyssal plain. This group was distinguished by having fine sediment (clayish or clayish-muddy) and the lowest density (\bar{x} = 19.73 ind m⁻²) in the gradient, but the biomass was relatively high (\bar{x} = 0.126 mg C m⁻²).

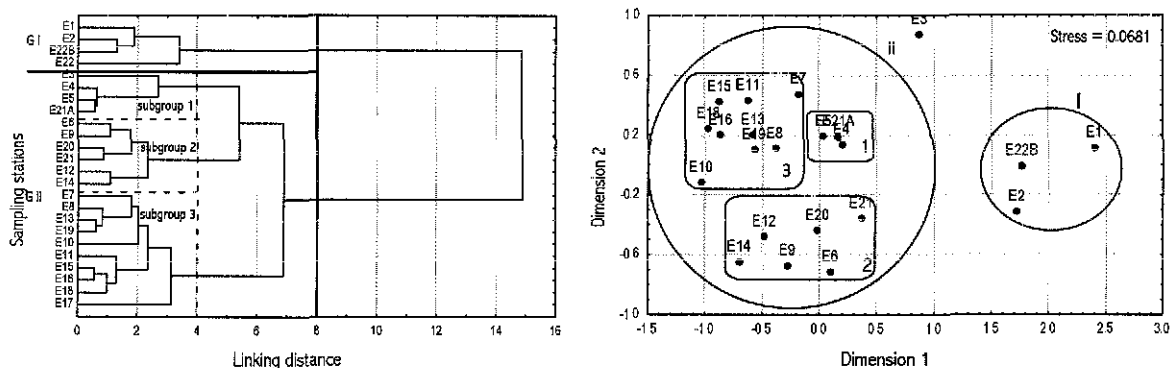


Figure 16 a) Cluster analysis of stations with Ward's Linking index and Euclidean distances; b) Multidimensional scaling analysis. (MDS). SIGSBEE-2 cruise.

6. Genetic Variability

DNA extraction techniques have not been established for deep-sea tanaids and tests were made using different methods previously developed for other small crustaceans. In order to avoid practicing with the rare organisms from this study, the technique was first perfected using tanaids collected in the coastal zone of Mashas Sand, Florida and the Alvarado Lagoon, Veracruz. Tests of different methods of DNA extraction using coastal tanaids showed that the most efficient and reliable method was the proteinase K and Gene Releaser™ method. This method was then used in all DNA extractions of tanaids from this study. Due to the fact tanaids are so minute, the amount of soft tissue to extract DNA is very low, a molecular marker found in a higher number of copies in the genome and whose rate of

evolution is fast enough to distinguish species and/or populations was used. The first Internal Transcribed Spacer (ITS-1), located between the nuclear 18S and 5.8S rDNA genes was amplified. Amplification reactions with this marker gave good results in coastal organisms, with PCR products of ~ 500 base pair (bp). The same genetic region was amplified in deep-sea tanaids from the Gulf of Mexico, with apparently positive results. However, these amplifications were of lower quality compared with the ones obtained in the coastal organisms since they presented a multiple band pattern (Figure 17).

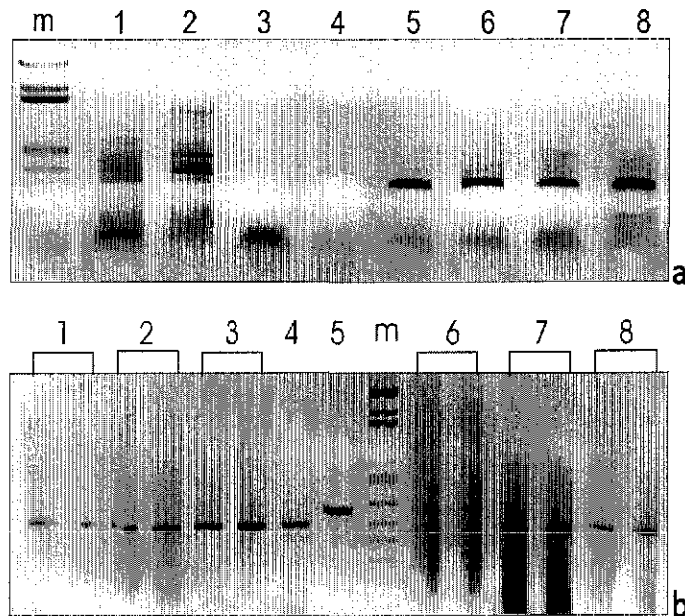


Figure 17. PCR products of ITS-1 for tanaids from the Gulf of Mexico and Mashas Sand (FI). **a)** m. pGEM molecular marker; 1-4. Gulf of Mexico, extraction with Gene Releaser; 5-6. Mashas Sand, FL, extraction with Buffer; 7-8. Mashas Sand, extraction with proteinase K. **b)** 1.5% agarose Gel /1X TAE: 1. Mashas Sand, extraction with buffer; 2. Mashas Sand, extraction with Gene Releaser; 3. Mashas Sand, extraction with G-nome DNA isolation Kit; 4. Mashas Sand, extraction with proteinase K; 5. Mashas Sand, extraction with DNeasy™ Tissue; m. pGEM molecular marker; 6 - 7. Gulf of Mexico, extraction with Gene Releaser; 8. Mashas Sand, extraction with Gene-Releaser. Bands of interest in both gels are located between 517 and 396 bp band of the molecular marker

Nevertheless, both products were gel-purified and sequenced. Sequences of all coastal tanaids were similar but not identical (Figure 18). However, the sequence of deep-sea tanaids was of poor quality, and could not be reliably compared to the coastal tanaids. Sequences of coastal organisms from Florida and Veracruz were different enough to assume that this marker has the proper resolution to distinguish among individuals of different populations but of the same species.

A search in the Gene Bank database was carried out using the ITS-1 sequences obtained for the coastal tanaids to verify that they were crustacean sequences. However, these data did not reveal any similarity with any other crustaceans, although it was unlikely to do so due to the variable nature of the ITS-1 region and very few

crustaceans (and no tanaids) had been studied using this molecular marker in the time the analysis was made. However, the most common variations of the ITS-1 region among individuals from the same species are simple substitutions of base pairs. Other variations include insertion and deletion events, but they occur less frequently than substitutions within species (Baldwin *et al.*, 1998).

FL	AACCTGCGGA	AGGATCATT	AAGAATTTAT	ATTTTAAATA	CGGATCCTTC	TGTATATATT
VER	AACCTGCGGA	AGGATCATT	AAGAATTTAT	ATTTTAAATA	CGGATCCTTC	TGTATATATT
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	AGCAAGTTTA	TTCGTTTATT	TTTTTATATA	TATAACGAAT	ATATCTTTGC	TAATACATTT
VER	AGCAAGTTTA	TTCGTTTATT	TTTTTNATTT	ANNTAACGAA	TATATCNTNG	CTCATACATN
	*****	*****	*****	*	*	*
FL	TTTTTACTTT	TNAACAACCTC	AAATCCGATT	GTGGCCAATA	TTATTGGTCCG	TATTTATTAT
VER	ATNNTNCTTN	NTAACANNNN	ANANNCNNTG	GCGGGCNNTA	TTNNTGGNCG	NNNTTATTAT
	* * *	****	* * * *	* * * *	* * * *	*****
FL	TTTTTTGCTT	TTTTGGCGAA	AAAAATAATA	TTAATTTTAT	GAATAACTTG	TAGCGGTGGA
VER	TTTTTTGNTT	TNNNGGCGAA	AAAAANANNA	TTAATTTNAT	NAATAACNNG	NGGGGGGGGN
	*****	**	*****	*	*****	*
FL	TCACTCGGCT	CGTGGANNNN				
VER	NNACTCNGCN	NGCGGGGGGG				
	****	**	*	**		

Figure 18 ITS-1 sequences of tanaids from Mashes Sand, FL and Veracruz, sequenced with Tsub. Amplifications with primers C/5.8SA.

Asterisks positions where both sequences are identical.

Due to the uncertainty of having really obtained tanaid ITS-1 sequences, a region of the 3' extreme of 18S rDNA gene was amplified using coastal and deep-sea tanaids. The V7 expansion segment was amplified, which is a hypervariable region in peracarids (Spears, pers. comm.) that allows one to obtain species-level resolution. The resulting PCR products showed that the coastal tanaids from Florida and Veracruz had the correct fragment size; in contrast, the deep-sea tanaids showed minor products that lacked the unique peracarid expansion segment (Figure 19).

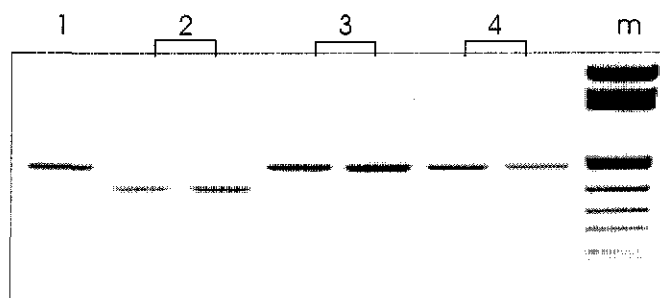


Figure 19. PCR products of tanaids using primers329/HI- to see the V7 expansion segment (18S rDNA). 1 and 4. Tanaid from Veracruz; 2 Tanaid from the deep Gulf of Mexico; 3. Tanaid from MS, Florida; m pGEM molecular marker

V7 sequences of coastal tanaids were similar, except for the insertion of a base (cytosine) in a Florida tanaid's sequence of ~620 bp (Figure 20).

FL	CGATAACGAA	CGAGACTCTA	GTCTACTAAC	TAGTCGTCAA	ACTTCAACCC	GAGGCTTCAT
VER	CGATAACGAA	CGAGACTCTA	GTCTACTAAC	TAGTCGTCAA	ACTTCAACCC	GAGGCTTCAT
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	TACGGCTTTG	TGAAGCTGCT	TTCTGTTGCT	GCCGATGCGC	GGTGCTTGGT	CTCGTACCTT
VER	TACGGCTTTG	TGAAGCTGCT	TTCTGTTGCT	GCCGATGCGC	GGTGCTTGGT	CTCGTACCTT
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	GTGCTGTTGC	GTCGTGAGTG	GCGCGGTTTG	TGGTTAGCAT	TGTCGTTATA	GCCAATATGT
VER	GTGCTGTTGC	GTCGTGAGTG	GCGCNGNTTG	TGGTTAGCAT	TGTCGTTATA	GCCAATATGT
	*****	*****	**** * **	*****	*****	*****
FL	CGGGTACTTT	GACGCATAAT	CTTCTTAGAG	AGATAAGCGA	CGTCTAGTCG	TCTGAGAAAG
VER	CGGGTACTTT	GACGCATAAT	CTTCTTAGAG	AGATAAGCGA	CGTCTAGTCG	TCTGAGAAAG
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	AGCAATAACA	GGTCTGTGAT	GCCCTTAGAT	GTCTGCGGCT	GCACGCGCGC	TACAATGGAT
VER	AGCAATAACA	GGTCTGTGAT	GCCCTTAGAT	GTCTGCGGCT	GCACGCGCGC	TACAATGGAT
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	GGTGTAGTGT	GTTTCTGCTC	CGACAGGAGT	GGGAAATCAT	ATCAAACCCA	TTCTCGCTCG
VER	GGTGTAGTGT	GTTTCTGCTC	CGACAGGAGT	GGGAAATCAT	ATCAAACCCA	TTCTCGCTCG
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	GGATTGGGGC	TTGCAAATAT	TTCCCATGAA	CGAGGAATTC	CCAGTAAGCA	CGGCTCATTG
VER	GGATTGGGGC	TTGCAAATAT	TTCCCATGAA	CGAGGAATTC	CCAGTAAGCA	CGGCTCATTG
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	AAGCCGTGCT	GATTACGTCC	CTGCCCTTTG	TACACACCGC	CCGTCGCTAC	TACCGATTGA
VER	AAGCCGTGCT	GATTACGTCC	CTGCCCTTTG	TACACACCGC	CCGTCGCTAC	TACCGATTGA
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	ATGATTGAGT	GAGGACGTTG	GACTGTCGCT	CTTTGATTCT	CGTAATCTAT	TANAGAAGAC
VER	ATGATTGAGT	GAGGACGTTG	GACTGTCGCT	CTTTGATTCT	CGTAATCTAT	TANAGAAGAC
	*****	*****	*****	*****	*****	*****
FL	GGGAAGATGC	CCCAAACCTG	ATCATTTANA	GGAAGTAAA	GNCNNAACAA	GGTTTNCGTN
VER	GGGAAGATGC	CCCAAACCTG	TCATTTAGAG	GAAGTAAAAG	TCGTAACAAG	GTTTCCGTAG
	*****	** * *	**	* * **	* * * *	* * * *
FL	NGTGAACCTG	CGGAAGGATN				
VER	GTGAACCTGC	GGAAGGATCA				
	*****	*****				

Figure 20. Sequences of tanaids the 18S rRNA V7 region for from Florida (FL) and Veracruz (VER). Asterisks indicate identical nucleotide positions in both sequences.

This result suggested that the Florida and Veracruz populations belong to the same species. A search in Gene Bank using the coastal tanaid V7 sequences showed that a crustacean DNA segment was in fact amplified. However, the lack of significant differences in the sequences of individuals from populations in Florida and Veracruz demonstrated that this V7 molecular marker lacks the resolution required to distinguish populations from the same species of tanaid.

The sequence of the deep-sea organism was very different from the ones of the coastal tanaids and did not contain the expansion segment; a search in Gene Bank grouped the deep-sea tanaid 18S sequence with organisms from the Fungi kingdom. This suggested that DNA extracted from deep-sea tanaids from the Gulf of Mexico was degraded and possibly contaminated by a fungus. However, Spears (pers. com.) have evidence that all peracarids that express expanded 18S genes, including tanaids, co-amplify an endosymbiont 18S that is frequently a fungal organism, and one whose 18S genes are not expanded.

Finally, in another attempt to successfully amplify and sequence DNA from organisms from the deep Gulf of Mexico, the D9-D10 region of 28S rDNA gene was amplified, which also has hypervariable expansion segment (T. Spears, pers. comm.). However, the amplification of this fragment in deep-sea tanaids again yielded a multiple-band pattern that was too small in size, confirming that the tanaid DNA was degraded (Figure 21).

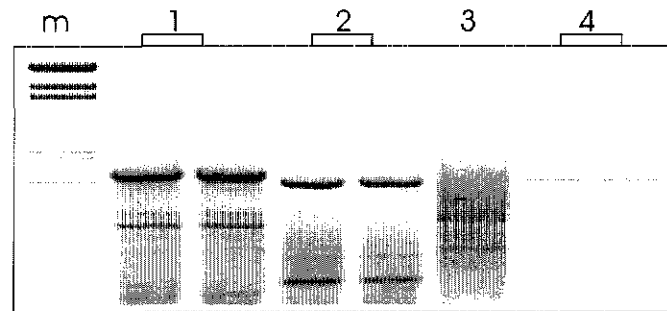


Figure 21. PCR products of tanaids using primers D9/10- to see the D9-D10 region (28S rDNA). 1. Reference Tanaid DNA; 2. Tanaid from Veracruz; 3. Tanaid from the deep Gulf of Mexico; 4. Tanaid from MS, Florida; m. pGEM molecular marker.

The results obtained with from the molecular analyses in coastal tanaids indicates that the ITS-1 and V7 markers of the 18S rRNA gene are adequate to analyze differences among tanaid species; however, the V7 lacked the resolution required to find differences between populations from the same species.

Larsen (2001) observed in his studies conducted with the internal spacers (ITS-1 and ITS-2) that such markers were useful to distinguish coastal tanaid species. In addition, he observed that his study species do not interbreed since they shared no bands on the ITS digestion, even though they have the opportunity to do so (sympatric).

It has been observed also that the ITS-1 and -2 markers provide the resolution required to distinguish between sibling or cryptic species of meiobenthic harpacticoid copepods, that initially were identified as only one species, *Cletocamptus deitersi* (Rocha-Olivares *et al.*, 2001). In contrast, ITS-1 sequences were not phylogenetically informative in separating three populations of a species of the freshwater crayfish, *Orconectes luteus* (Harris & Crandall, 2000).

More studies on the tanaid in the Gulf of Mexico fauna must be conducted, mainly for the deep sea. Likewise, the distribution patterns, interaction with the environment and genetic diversity of such fauna must be evaluated at different depths. This knowledge will do much to close the gap in our knowledge of the biology of this group, and it will be a benchmark in the future studies of benthic invertebrates and crustaceans with similar distribution patterns.

Individual and physiological responses to stress conditions have been used in the early detection of damage in monitored ecosystems. In order to assure the widespread applicability of such studies a uniformity of methodologies must be used in different regions of the world. Biological studies that target the individual using biomarkers or physiological techniques require previous identification of related or “analogue” fauna of the same biological group (not necessarily the same species). Such studies are best conducted at the genus or family level. This use of “analogues” permits a reliable and uniform approach to global studies (Andersen, 1997).

Conclusions

- Eight families of tanaids were recorded from the western Gulf of Mexico. Tanaid association showed a patchy distribution pattern ($s^2/x > 1$) along the depth gradient. Density and biomass showed a parabolic distribution pattern with depth. Highest density, biomass and diversity (H') values were registered at middle depths; lowest values were recorded at shallow and abyssal depths. Tanaid distribution patterns were primarily defined by depth, export of biogenic carbon from the euphotic zone and bottom water oxygen concentration. ITS-1 is useful in the recognition of genetic variability among different tanaid populations.
- Three tanaid suborders have been registered from the Intra-Americas Sea: Apseudomorpha, Tanaidomorpha and Neotanaidomorpha. From the bibliographic data, the following proportions and species richness were found: in the Gulf of Mexico, the Apseudomorpha has six families and 13 species; Neotanaidomorpha, one family and one species; and Tanaidomorpha, six families and 19 species. In the Caribbean Sea, Apseudomorpha has five families and seven species; Neotanaidomorpha, one family and one species; and Tanaidomorpha, three families and six species. In the western region of the tropical Atlantic Ocean, Apseudomorpha has three families and seven species; Neotanaidomorpha, one family and two species; and Tanaidomorpha, one family and one species.
- A total of eight tanaid families were recorded during both cruises, representing 33% of the tanaid families recognized all around the world and 46% of the recognized families in the IAS. The following families were recorded from the SIGSBEE-1 cruise: Apseudidae, Sphyrapidae, Anarthruridae, Pseudotanaidae, Paratanaidae and Nototanaidae. The families recorded during the SIGSBEE-2 cruise were: Apseudidae, Anarthruridae, Pseudotanaidae, Nototanaidae, Tanaidae and Neotanaidae. Among all of these, four were common in both cruises. In contrast, the Sphyrapidae and Paratanaidae were only recorded during the SIGSBEE-1 cruise, and the Tanaidae and Neotanaidae were only recorded during the SIGSBEE-2 cruise.
- The environmental conditions of the water column and sediment in the study area showed a pattern consistent with the description for similar bathymetric gradients in the tropics and the Gulf of Mexico. The following were associated with an increase in depth: a temperature decrease (20 to 4°C), an increase in the concentration of bottom dissolved oxygen (2.8 to 6 mg l⁻¹ and 4.26 to 8.15 mg l⁻¹ during SIGSBEE-1 and SIGSBEE-2 cruises respectively), and a decrease in the maximum pigment concentration in the water column

(0.42 to 0.17 mg m⁻³ and 0.52 to 0.09 mg m⁻³); the deep sea was distinguished by clayish-muddy sediment.

- Tanaids from the western sector of the Gulf of Mexico showed variable distribution patterns in the depth gradient that changed from one year to the other (1997 and 1999). Highest density values (28 – 85 ind m⁻²) were registered in the continental rise (2620 – 2900 m), while lowest values (5 ind m⁻²) were registered in the abyssal plain (>3600 m). Both the highest (2.44 – 3.28 mg C m⁻²) and lowest (0.003 mg C m⁻²) biomass values were registered from the abyssal plain (>3600 m). This is consistent with the patchy distribution registered in the small scale (<0.0625 m⁻²) that showed high variability and complexity in the abyssal zone.
- Tanaid distribution patterns were primarily defined by depth (>70%). Variables such as pigment concentration in the water column and in sediment, and organic matter content in the sediment affected to lesser degree the bathymetric distribution of tanaids. Correlation with these parameters was not significant, which suggests that tanaid distribution is defined by the interaction of multiple environmental parameters (some of them not measured in the study) as well as by unknown and unstudied biological interactions.
- The DNA extraction and amplification technique proposed here for the molecular study of tanaids, because it provided the best results in well-preserved coastal tanaids was the “Proteinase K and Gene Releaser™” method.
- Genetic markers ITS-1 and V7 (an expansion segment of the 18S rRNA gene) are useful to recognize genetic variability among coastal tanaid species from the Gulf of Mexico; however, the resolution of the V7 segment was not enough to recognize intra-specific differences in these organisms.

Proposals for future study

- It is necessary to update our knowledge of the species within the order Tanaidacea, standardizing them at a worldwide level in order to integrate existing records using a single nomenclature, and facilitating the description of large scale (geographic and bathymetric) and small-scale distribution patterns.
- The complexity of the deep-sea makes it necessary to carry out sampling focused on the identification of different taxonomic groups and the recognition of dominant species and indicator species of specific habitats (burrows, tubes inside the sediment, ripples, crevices, among others). This will establish criteria that will facilitate the delimitation of protected areas in the deep-sea.
- To conduct ecological studies of deep-sea infaunal populations, it is necessary to measure environmental variables that take into consideration the spatial and temporal scales of the individual, and to measure processes at molecular level i.e. an evaluation of amino acids, phospholipids, bacteria and oxygen consumption rates in the sediment.
- In case that molecular or genetic studies are to be made in deep-sea organisms, it is necessary to fix these specimens when they are still alive, in order to avoid degradation of DNA or other biomolecules that may result with changes in temperature from the bottom (4°C) to the surface (~30°C) or in pressure (from 370 atm at the bottom to 1 atm at sea level). It is possible to use alternative fixation methods like the use of saturated solution of NaCl with DMSO, which opens cellular membrane pores and facilitates the introduction of the fixing solution or alternatively, to use EDTA as inhibitor for those enzymes that break the DNA molecule.

Appendixes

Appendix I. Recent classification of tanaid families and genera. Based on Heard *et al.*, 2002.

ORDER TANAIACEA Dana, 1849

SUBORDER APSEUDOMORPHA Sieg, 1980

SUPERFAMILY APSEUDOIDEA Schram, Sieg & Malzahn, 1986

FAMILY ANUROPODIDAE Bacescu, 1980

Genus *Anuropoda* Bacescu, 1980

FAMILY APSEUDELLIDAE Gutu, 1972

○ Genus *Apseudella*

FAMILY APSEUDIDAE Leach, 1814

● Subfamily Apseudinae

○ Genus *Apseudes*

○ Genus *Atlantapseudes*

○ Genus *Bilobatus*

○ Genus *Bunakenia*

○ Genus *Fageapseudes*

○ Genus *Gutuapseudes*

○ Genus *Langapseudes*

○ Genus *Paradoxapseudes*

○ Genus *Pectinapseudes*

○ Genus *Spinoapseudes*

○ Genus *Tuberapseudes*

○ Genus *Typhlapseudes*

● Subfamily Leviapseudinae (=LEIOPIDAE, in part)

○ Genus *Carpoapseudes*

○ Genus *Leviapseudes* (= *Leiopus* *sensu* Beddard, 1886)

● Subfamily Pugiodactylinae (=Pugioapseudinae, lapsus calami)

○ Genus *Pugiodactylus* (= *Pugioapseudes*, lapsus calami)

FAMILY GIGANTAPSEUDIDAE Kudinova-Pasternak, 1978

■ Genus *Gigantapseudes*

FAMILY KALLIAPSEUDIDAE Lang, 1956 (=Cirratodactylidae Gardiner, 1973, in part)

● Subfamily Hemikalliapseudinae

○ Genus *Bacescapseudes*

○ Genus *Hemikalliapseudes*

- Genus *Paraleiopus*
- Subfamily Kalliapseudinae
 - Genus *Cristapseudes*
 - Genus *Kalliapseudes* Stebbing, 1909
 - Genus *Psammokalliapseudes* (= *Cirratodactylus* Gardiner, 1973)
- Subfamily Tanapseudinae
 - Genus *Tanapseudes*

FAMILY METAPSEUDIDAE Lang, 1970 (=Cyclopoapseudidae Sieg, 1983, in part)

- Subfamily Metapseudinae
 - Genus *Apseudomorpha*
 - Genus *Calozodion*
 - Genus *Cyclopoapseudes*
 - Genus *Julmarichardia*
 - Genus *Metapseudes*
 - Genus *Pseudoapseudomorpha*
- Subfamily Synapseudinae
 - Genus *Cryptapseudes*
 - Genus *Curtipleon*
 - Genus *Synapseudes*

FAMILY PAGURAPSEUDIDAE Lang, 1970

- Subfamily Hodometricinae
 - Genus *Hodometrica*
 - Genus *Indoapseudes*
 - Genus *Msangia*
 - Genus *Pagurapseudopsis*
 - Genus *Parapagurapseudopsis*
 - Genus *Similipedia*
- Subfamily Pagurapseudinae
 - Genus *Macrolabrum*
 - Genus *Pagurapseudes*
 - Genus *Pagurotanais* (= *Pagurolangis* Gutu, 1996)

FAMILY PARAPSEUDIDAE Gutu, 1981

- Genus *Ctenapseudes*
- Genus *Discapseudes*
- Genus *Gutuapseudes*
- Genus *Halmyrapseudes*
- Genus *Hainanius*
- Genus *Longiflagrum*
- Genus *Pakistanapseudes*
- Genus *Parapseudes*
- Genus *Pseudoapseudes*
- Genus *Saltipedis*
- Genus *Swireapseudes*
- Genus *Trichapseudes*

FAMILY SPHYRAPIDAE Gutu, 1980

- Subfamily Pseudosphyrarinae
 - Genus *Francapeudes*
 - Genus *Kudinopasternakia*
 - Genus *Pseudosphyrapus*
- Subfamily Sphyrarinae
 - Genus *Sphyrapus*
 - Genus *Sphyrapoides*

FAMILY TANZANAPSEUDIDAE Bacescu, 1975

- Genus *Tanzanapseudes*

FAMILY WHITELEGGIIDAE Gutu, 1972

- Genus *Pseudowhiteleggia*
- Genus *Whiteleggia*

SUBORDER NEOTANAIDOMORPHA Sieg, 1980 [see Gardiner, 1975 for synonymies]

FAMILY NEOTANAIIDAE Lang, 1956

- Genus *Carololangia*
- Genus *Herpotanais*
- Genus *Neotanais*
- Genus *Venustrictus*

SUBORDER TANAIDOMORPHA Sieg, 1980

SUPERFAMILY TANAOIDEA Dana, 1849

FAMILY TANAIDAE Dana, 1849

- Subfamily Archaeotanainae
 - Genus *Allotanaïs*
 - Genus *Singularitanaïs*
- Subfamily Langitanainae
 - Genus *Arctotanaïs*
 - Genus *Langitanaïs*
- Subfamily Pancolinae
(Tribe Anatanaini)
 - Genus *Anatanaïs*
 - Genus *Zeuxo*
 - Genus *Zeuxoides*
(Tribe Pancolini Sieg, 1980)
 - Genus *Hexapleomera*
 - Genus *Monoditanaïs*
 - Genus *Pancoloides*
 - Genus *Pancolus*
- Subfamily Sinelobinae
 - Genus *Parasinelobus*
 - Genus *Sinelobus*
- Subfamily Tanainae
 - Genus *Protanaïs*
 - Genus *Synaptotanaïs*
 - Genus *Tanaïs*

SUPERFAMILY PARATANAOIDEA Lang, 1949

FAMILY ANARTHURIDAE Lang, 1971

- Subfamily Anarthurinae
(Tribe Agathotanaini)
 - Genus *Agathotanaïs*
 - Genus *Allodapsia*
 - Genus *Metagnathotanaïs*

- Genus *Paranarthrura*
- Genus *Paranarthrurella*
- Genus *Paragathotanaïs*
(Tribe Anarthurini)
- Genus *Anarthrura*
- Genus *Anarthruopsis*
- Genus *Salemia*
- Genus *Siphonolabrum*
- Subfamily Akanthophoreinae
 - Genus *Akanthophoreus*
 - Genus *Andrognathia*
 - Genus *Araphura*
 - Genus *Arhaphuroides*
 - Genus *Arthrura*
 - Genus *Chauliopleona*
 - Genus *Colletea*
 - Genus *Cnstatotanaïs*
 - Genus *Filitanaïs*
 - Genus *Haplocope*
 - Genus *Latitanaïs*
 - Genus *Leptognathiella*
 - Genus *Leptognathoides*
 - Genus *Libanius*
 - Genus *Macrinella*
 - Genus *Mimicarhaphura*
 - Genus *Monstrotanaïs*
 - Genus *Nematotanaïs*
 - Genus *Parafilitanaïs*
 - Genus *Paraleptognathia*
 - Genus *Robustochelia*
 - Genus *Safaritanaïs*

- Genus *Scoloura*
- Genus *Stenotanaïs*
- Genus *Tanabnormia*
- Genus *Tanella*
- Subfamily Leptognathiinae
 - Genus *Armathognathia*
 - Genus *Bifidia*
 - Genus *Colletea*
 - Genus *Curtichelia*
 - Genus *Dimorphognathia*
 - Genus *Exspina*
 - Genus *Leptognathia*
 - Genus *Leptognathiopsis*
 - Genus *Mirandotanaïs* Kussakin & Tzareva, 1974
 - Genus *Pseudoleptognathia*
 - Genus *Pseudoparatanaïs*
 - Genus *Robustognathia*
 - Genus *Subulella*
 - Genus *Tanaopsis*
- Subfamily Undetermined
 - Genus *Armatognathia*
 - Genus *Latitanaïs*

FAMILY Nototanaidae Sieg, 1976

- Subfamily Nesotanaïnae, according to Sieg, 1973 [Originally placed in Anarthruridae (sieg, 1983, but later transferred to the family Nototanaidae (Sieg, 1984), but not included in Sieg & Heard, 1985)]
 - Genus *Nesotanaïs* [Genus not mentioned or listed by Sieg, 1986]
 - ?Genus *Safaritanaïs* [Genus not included in the discussion or in the generic key of Sieg & Heard, 1985]
- Subfamily Nototanaïinae
 - Genus *Androtanaïs*
 - Genus *Bathytanaïssus*
 - Genus *Charbeitanaïs*

- Genus *Metatanais*
- Genus *Nototanais*
- Genus *Nototanooides*
- Genus *Protanaissus*
- Genus *Tanaissus*
- Genus *Teleotanais*

FAMILY LEPTOCHELIIDAE Lang, 1973

- Genus *Hargena*
- Genus *Heterotanais*
- Genus *Intermedichelia*
- Genus *Leptochelia*
- Genus *Mesotanais*
- Genus *Pseudoleptochelia*
- Genus *Pseudonototanais*

FAMILY PARATANAIDAE Lang, 1949

- Genus *Bathytanais*
- Genus *Paratanais*
- Genus *Pseudobathytanais*

FAMILY PSEUDOZEUXIDAE Sieg, 1982

- Genus *Heterotanooides*
- Genus *Pseudozeuxo*

FAMILY PSEUDOTANAIDAE Sieg, 1976

- Subfamily Cryptocopinae
 - Genus *Cryptocope*
 - Genus *Cryptocopoides*
 - Genus *Curtichelia*
 - Genus *Iungentitanais* (= *Mortensenia sensu Sieg, 1973*)
 - Genus *Paraiungentitanais*
- Subfamily Pseudotanainae
 - Genus *Mystriocentrus*
 - Genus *Parapseudotanais*
 - Genus *Pseudotanais*

- Subgenus *Akanthinotanaïs*
- Subgenus *Pseudotanaïs*

FAMILY TYPHLOTANAIIDAE Sieg, 1984

- Genus *Dimorphognathia*
- Genus *Meromonakantha*
- Genus *Paratyphlotanaïs*
- Genus *Peraeospinosus*
- Genus *Typhlotanias*
- Genus *Typhlotanaoides*

Appendix II. Taxonomic characters of families of the Tanaidomorpha suborder. Characters in bold are important to identify tanaid families recognized during SIGSBEE-1 and SIGSBEE-2 cruises.

Character	Tanaidae	Anarthruridae	Nototanaidae	Paratanaidae	Pseudotanaidae
Antennula	Uniramous	Uniramous; 3-4 articles	Uniramous with 7 or less articles	Uniramous, monoarticulated flagellum	Uniramous, 3-4 articles
Eyes	Present o absent	Absent	Present	Absent	Present
Basis of maxilliped y endites	Maxilliped with coxa, base not fused; endites not fused	Basis fused medially; endites not fused	Basis completely fused; endites not fused	Basis not fused medially; endites not fused.	Basis completely fused; endites fused.
Cheliped		Coxa articulated with proximal margin of basis or with esclerite in the middle lateral margin	Coxa articulated with mediolateral margin of basis	Coxa articulated with mediolateral margin	Coxa articulated with mediolateral margin
Pereopods 4 – 6	Without isquium	dactyl and unguis forming a claw	Dactyl without suture separating unguis	dactyl and unguis forming a claw	Dactyl with suture separating unguis
Pleonites	4 to 6	5 as wide or smaller than last pereonite.	5	With plumose seta articulated in lateral margin	5 with or without pleopods
Pleopods	2 - 3 pairs	5 pairs absent o present. Endopod without terminal seta close to the base; exopod with or without seta thick and plumose	internal margin of endopod without terminal seta	Endopod with 1 terminal seta in internal margin and with many seta in the external margin (1 close to the base); exopod with seta thick and plumose in internal margin	Endopod without terminal seta close to the base; exopod with or without seta thick and plumose
Uropods	Uniramous	Short uni o bi ramous. Endopod with 2 or less articles. Exopodite with 1 or 2 articles.	Biramous	Short and biramous; endopod with 2 articles	Short and biramous; endopod with 2 articles



Appendix III. Taxonomic characters of families of the suborder Apseudomorpha. Characters in bold are important to separate tanaid families recognized during SIGSBEE-1 and SIGSBEE-2 cruises.

Character	Apseudidae	Sphyrapidae
Antenna	Biflagelated squama, sometimes with internal flagellum reduced; antenna biramous, with squama, monoarticulated flagellum	Last article of peduncle thin and long , without setae in lateral sides; squama absent or reduced in size;
Buccal parts	Mandibular palp with 3 segments always present ; exopodite of maxilla 1 with apical palp with seta; epignath of maxilliped with scale shape; maxillule with palp.	Mandibular palp with 3 segments absent or present.
Pereon	Pereonite 1 closely applied to posterior margin of carapace. Well-defined pereonites well defined	Pereonite 1 closely applied to posterior margin of carapace. Well-defined pereonites well defined.
Pereopods	P. 1 with or without exopodite, strong and digging like, different from p. 2 and 3, flattened shape. Coxa of p. 2 with very evident acute spiniform apophysis; adapted to digging . Propodus with many spines. Simple genital cone.	P. 1 thicker and stronger than others, coxa without evident acute spiniform apophysis; different from others and adapted to other function than digging. P. 2 and 3 very thin comparatively with pereopod 1.

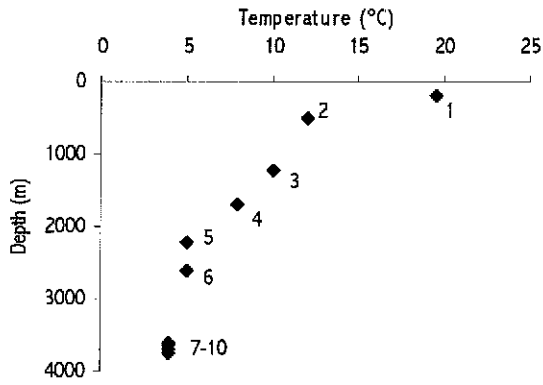
Appendix IV. Table of occurrence of recognized tanaid families during SIGSBEE-1 y SIGSBEE-2 cruises. N.I. = not identified.

SIGSBEE - 1								
Station	Depth (m)	Anarthruridae	Pseudotanaididae	Paratanaididae	Apseudidae	Nototanaididae	Sphyrapidae	N.I.
E1	200					2		2
E2	498	4		1	2			
E3	1231		5		1		1	
E6	2620	3	1					1
E8	3760	1	3	1	1			1
E9.1	3620	2						2
E9.4	3635	2						
E9.5	3690	4			1			
E10	3700	1						

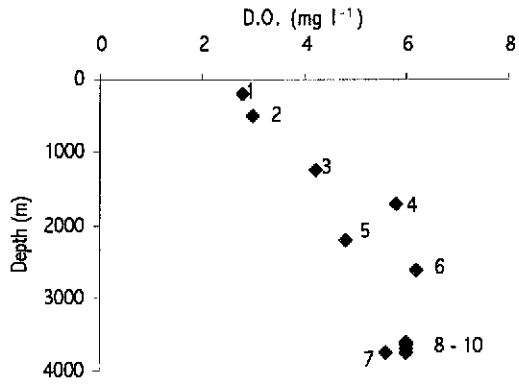
SIGSBEE - 2								
Station	Depth (m)	Anarthruridae	Pseudotanaididae	Neotanaididae	Apseudidae	Nototanaididae	Tanaididae	N.I.
E1	76	1	2					1
E2	304	7	1					5
E3	690	1						
E4	1400	4		1	1			2
E5	1680	6		2	1			2
E6	1920	4	1		2			5
E7	2300	3			1	1		1
E8	2730	3		1	1			4
E9	2900	4					11	1
E10	3360	1						1
E11	3300	3						
E12	3290	3						
E13	3300	2	1				1	2
E14	3600				1			1
E15	3780	1						
E16	3795	3						
E18	3750	1						
E19	3200	4						
E20	1960	4					1	2
E21	1400	5	3					
E21a	1365	4						3
E22b	253	7						

Appendix V. Graphs showing variation of environmental parameters with depth. SIGSBEE-1 cruise.

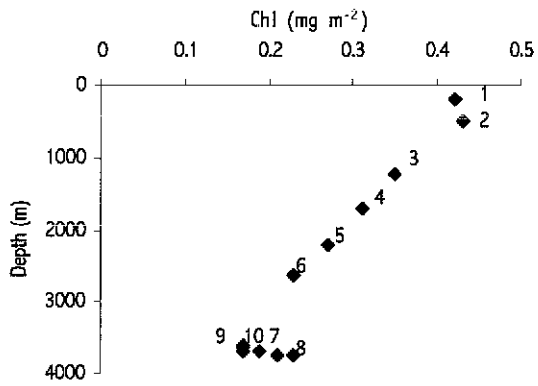
- a) Temperature; b) dissolved oxygen (D.O.); c) maximum concentration of chlorophyll a in euphotic layer; d) organic matter content in sediments.



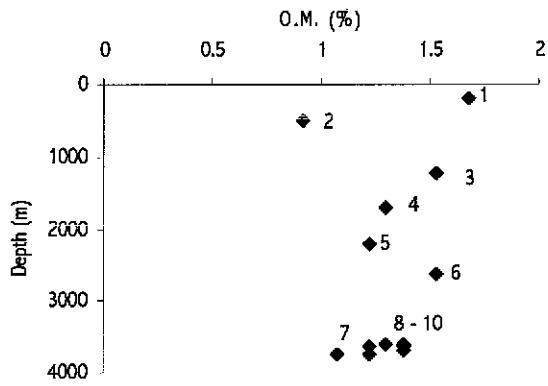
a



b



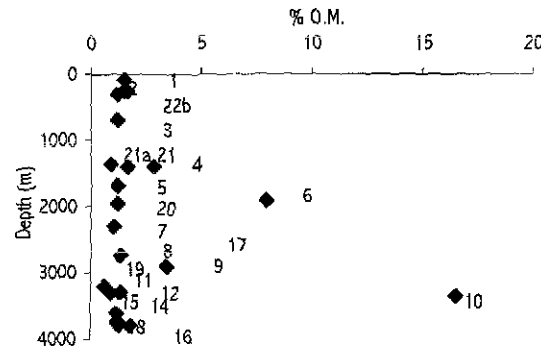
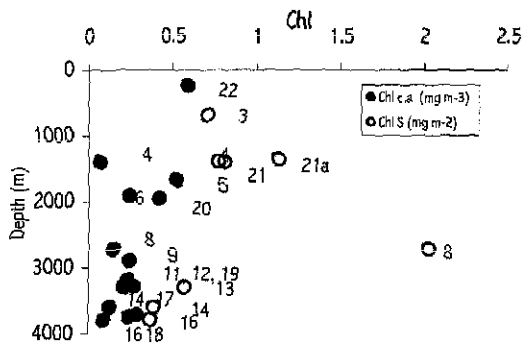
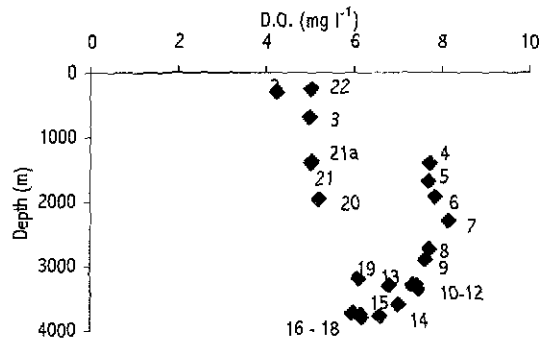
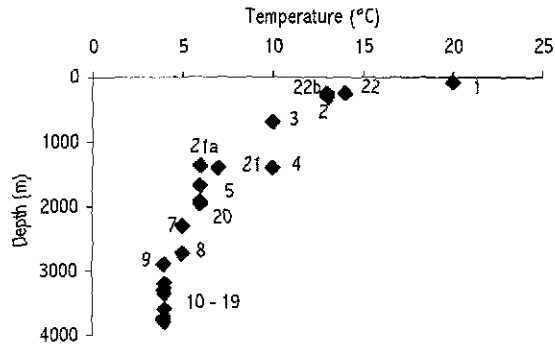
c



d

Appendix VI. Graphs showing variation of environmental parameters with depth, SIGSBEE-2 cruise.

a) Temperature; b) dissolved oxygen (D.O.); c) maximum concentration of chlorophyll *a* in euphotic layer; d) organic matter (O.M.) content in sediments.



References

(format of Deep-Sea Research)

- Abele, L.G. (1982) Biogeography. In: Bliss D.E. (ed). The Biology of Crustacea Vol. I. New York Academic Press.
- Andersen, N.R. (1997). An early warning system for the health of the oceans. *Oceanography* **10** (1):14-23
- Antoine, J.W. (1972) Structure of the Gulf of Mexico. In: Rezak, R. and Henry, V.I. (Eds.) Contributions on the Geological and Geophysical Oceanography of the Gulf of Mexico Gulf Publishing Co. Houston pp 1-34.
- Antoine, J.W. and Bryant, W.R. (1969) Distribution of salt and salt structures in Gulf of Mexico. *American Association of Petrology and Geology Bulletin* **53** (12): 2543-2550.
- Antoine, J.W., Martin, R.G., Pyle, T.G. and Bryant, W.R. (1974). Continental margins of the Gulf of Mexico. In: Burk, C.A. and Drake, C.L. (Eds.). The geology of continental margins. Springer-Verlag. New York. pp. 683-693.
- Bacescu, M. (1984a). Deux espèces nouvelles D'Apseudoidea de la zone Abyssale du ne du cone de l'Amazone: *Leviapseudes demerare* sp. n. et *L. preamazonica* sp. n. Travaux du Musé d'Histoire Naturelle « Grigore Antipa » **25**: 79 – 89
- Bacescu, M. (1984b). *Leviapseudes drachi* sp. n., *L. segonzaci gasconicus* ssp. n. et la clé des espèces connues de *Leviapseudes*. Travaux du Musé d'Histoire Naturelle « Grigore Antipa » **26** : 25 – 34.
- Bacescu, M. and Gutu, M. (1975). A new genus (Discapseudes n. g.) and three new species of Apseudidae (Crustacea, Tanaidacea) from northeastern coast of South America. *Zoologische Mededelingen* **49**(11): 95 – 113
- Baldwin, J.D., Bass, A.L., Bowen, B.W. and Clark, W.H. Jr. (1998). Molecular phylogeny and biogeography of the marine shrimp *Penaeus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **10**: 399 – 407.
- Bamber, R.N. (1993). A new species of Kalliapseudes (Crustacea:Tanaidacea:Kalliapseudidae) from Trinidad. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **106**(1): 122-130
- Barnes, R.D. (1986). Zoología de los invertebrados. Nueva Editorial Interamericana. México. pp. 493-595.
- Beattie, W.G. and Skinner, D.M. (1972). The diversity of satellite DNAs of Crustacea. *Biochimica et Biophysica Acta* **281**: 169-178.
- Bergantino, R.N. (1971). Submarine regional geomorphology of the Gulf of Mexico. *Geological Society American Bulletin* **82**: 741-752.
- Beurlen, K. (1931). Die Besiedlung der Tiefsee. *Natur und Museum* **61**: 269 – 278.
- Bird, G.J. (1999) A new species of Pseudotanaeis (Crustacea, Tanaidacea) from cold seeps in the deep Caribbean, collected by the French submersible Nautille. *Zoosystema* **21**(3):445-451.
- Bird, G.J. and Holdich, D.M. (1985). A remarkable tubicolous tanaid (Crustacea:Tanaidacea) from the Rockall Trough. *Journal of Marine Biological Association of the United Kingdom* **65**: 563 – 572.
- Bird, G.J. and Holdich, D.M. (1989). Recolonization of artificial sediments in the deep bay of Biscay by Tanaidaceans (Crustacea:Peracarida), with a description of a new species of Pseudotanaeis. *Journal of Marine Biology Association U.K.* **69**: 307-317.
- Boon, A.R. and Duinevald, G.C.A. (1998). Chlorophyll as a marker for bioturbation and carbon flux in southern and central North sea sediments. *Marine Ecology Progress Series* **162**: 33 – 43.
- Bournaud, M., Cellot, B., Richoux, P. and Berrahou, A. (1996) Macroinvertebrate community structure and environmental characteristics along a large river: congruity of patterns for identification to species or family. *Journal of the North American Benthological Society* **15**(2): 232-253.
- Brusca, R. and Brusca, G. (1990). Invertebrates. Sinauer Assoc. Inc. Pub. Sunderland, MA. 922 p.

- Bryant, W.R., Lugo, J., Córdova, C. and Salvador, A. (1991). Physiography and Bathymetry. In: Salvador, A. (ed) The Gulf of Mexico Basin. The Geology of North America V. J, The Geological Society of America, Inc. pp. 13-30
- Bulnheim, H.P. and Scholl, A. (1981). Genetic variation between geographic populations of the amphipods *Gammarus zaddachi* and *G. salinus*. *Marine Biology* **64**: 105-115.
- Cao, Y. and Larsen, D.P. (2001). Rare species in multivariate analysis for bioassessment: some considerations. *Journal of North American Benthological Society* **20**(1): 144 – 153.
- Chu, K.H., Li, C.P. and Ho, H.Y. (2001). The first Internal Transcribed Spacer (ITS-1) of ribosomal DNA as a Molecular Marker for Phylogenetic and Population Analyses in Crustacea. *Marine Biotechnology* **3**: 355 – 361
- Cosson, N., Sibuet, M., Galeron, J. (1997). Community structure and spatial heterogeneity of the deep-sea macrofauna at three contrasting stations in the tropical northeast Atlantic. *Deep-Sea Research I* **44**(2): 247-269.
- Crease, T.J. and Colbourne, J.K. (1998). The unusually long small-subunit ribosomal RNA of the Crustacean, *Daphnia pulex*: sequence and predicted secondary structure. *Journal of Molecular Evolution* **46**: 307-313.
- Dagg, M.J. (1988) Physical and biological responses to the passage of a winter storm in the coastal and inner shelf waters of the northern Gulf of Mexico. *Continental Shelf Reports* **8**(2):167-178.
- Dawson, C.E. (1966) Additions to the known marine fauna of Grand Isle, Louisiana. *Proceedings of Louisiana Academy of Science*. Vol. XXIX: 175 – 180.
- De Lattin, G. (1967). *Grundriss der Zoogeographie*. Jena: Fischer
- Ekman, S. (1953) *Tiergeographie des Meeres*. Leipzig: Akad. Verlagsgesellschaft.
- Escobar, E. and Soto, L.A. (1997). Continental shelf benthic biomass in the Western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Reports*. **17**(6): 585-604.
- Escobar, E., Signoret, M. and Hernández, D. (1999) Variación de la densidad de la infauna macrobentónica en un gradiente batimétrico: oeste del Golfo de México. *Ciencias Marinas* **25**(2):193-212.
- Espinosa-Pérez, M.C. and Hendrickx, M.E. (2001). Checklist of isopods (Crustacea: Peracarida: Isopoda) from the Eastern Tropical Pacific *Belgian Journal of Zoology*, **131**(1): 43-55.
- Etter, R.J. and Grassle, J.F. (1992). Patterns of species diversity in the deep sea as a function of sediment particle size diversity. *Nature* **360**: 576-578
- Ewig, M. and Antoine, J.W. (1966). New seismic data concerning sediments and diapiric structures in Sigsbee Deep and continental slope, Gulf of Mexico. *American Association of Petrology and Geology Bulletin* **50** (3): 479-504.
- Felgenhauer, B.E. (1987) Techniques for preparing crustaceans for scanning electron microscopy. *Journal of Crustacean Biology* **7**(1): 71-76.
- Field, J.G., Clarke, K.R. and Warwick, R.M. (1982). A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series* **8**: 37-52.
- Flint, R. W. and Holland, J.S. (1980). Benthic infaunal variability on a transect in the Gulf of Mexico. *Estuarine and Coastal Marine Science* **10**: 1 – 14.
- Folk, R.P. (1968). *Petrology of Sedimentary rocks*. Hemphill's, Austin. 182 p.
- France, S.C. and Kocher, T.D. (1996) Geographic and bathymetric patterns of mitochondrial 16S rRNA sequence divergence among deep-sea amphipods, *Eurythenes gryllus*. *Marine Biology* **126**: 633-643.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

References

- Gage, J.D. (1996). Why are there so many species in deep-sea sediments?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **200**: 257 – 286.
- Gage, J.D. (1997). High benthic diversity in deep-sea sediments: the importance of hydrodynamics. In: Ormond, R., Gage, J.D. and Angel, M.V. (eds). *Marine Biodiversity: Patterns and processes*. Cambridge University Press U.K pp 148 – 177.
- Gage J. D. and Tyler, P.A. (1991) *Deep-sea biology: natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge University Press. 504 p.
- Galloway, B.J., Martin, L.R. and Howard, R.L. (1988). Northern Gulf of Mexico Continental Slope Study, Annual Report. Volume II: Technical narrative. Annual report submitted to the Minerals Management Service, New Orleans, LA. Contract No 14-12-0001-30212. OCS Study/MMS 87-0060. 586 pp.
- Gallegos, A., Czitrom, S., Zavala, J. and Fernández, A. (1993). Scenario modeling of climate change on the ocean circulation of the Intra – Americas Sea. In: Maul, G.A. (ed) *Climatic change in the Intra-Americas Sea*. UNEP. 55 – 74.
- Gardiner, L.F. (1973a). A new species and genus of a new monokonophoran family (Crustacea:Tanaidacea), from southeastern Florida. *Journal of Zoology, London* **169**: 237-253.
- Gardiner, L.F. (1973b). *Calozodion wadei*, a new genus and species of apseidid tanaidacean (Crustacea) from Jamaica, West Indies *Journal of Natural History* **7**: 499-507.
- Gardiner, L.F. (1975) The systematics, postmarsupial development and Ecology of the Deep-sea family Neotanaididae (Crustacea : Tanaidacea). *Smithsonian Contributions to Zoology* **170**. 265 p.
- Garrison, L.E. and Martin, R.G. (1973). Geologic structures in the Gulf of Mexico Basin: US Geol. Survey Prof. paper 773. 85 p.
- Gattleson, D.A. (1976). An ecological study of the benthic meiofauna and macrofauna of a soft bottom area on the Texas outer continental shelf. Ph.D. thesis, Texas A&M University, 256 p
- Grassle, J.F. and Macioleck, M.J. (1992) Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples. *The American Naturalist* **139**(2): 313 – 341.
- Gray, J.S. (1981). *The Ecology of Marine Sediments*. Cambridge University Press. 185 p.
- Gutu, M. (1984). Contribution to the knowledge of the genus *Calozodion* (Crustacea, Tanaidacea). *Travaux du Musée d' Histoire Naturelle « Grigore Antipa »* **26**: 35 – 43.
- Gutu, M. (1991). The description of *Paradoxapseudes cubensis*, a new genus and new species of Tanapseudidae (Crustacea, Tanaidacea). *Travaux du Musée d' Histoire Naturelle « Grigore Antipa »* **31** : 349 – 354.
- Gutu, M. (1996). The synoptic table and key to the superspecific taxa of Recent Apseudomorpha (Crustacea:Tanaidacea). *Travaux du Musée d' Histoire Naturelle « Grigore Antipa »* **36** : 135 – 146.
- Gutu, M. and Gómez, O. (1976). *Pagurapseudes guitarti* new species of tanaidacea (Crustacea) from the Caribbean Sea. *Travaux du Musée d' Histoire Naturelle « Grigore Antipa »* **17** : 85 – 91.
- Gutu, M. and Sieg, J. (1999). Orde des tanaidacés (Tanaidacea Hansen, 1895) In: Grassé, P. (Ed.). *Traité de Zoologie Tome VII, Fascicule IIIA Crustacés Peracarides*. *Memoires de l' Institut Oceanographique*, No. 19. pp. 353 – 389.
- Hamilton, P. (1990). Deep currents in the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography* **20** : 1087 – 1104.
- Hansknecht, T. and Heard, R.W. (2001). Tanaidacea (Crustacea:peracarida) of the Gulf of Mexico. IX. Geographical occurrence of *Aapseudes olimpia* Gutu, 1986 with a review of previous records for the genus *Aapseudes* in the Gulf. *Gulf and Caribbean Research* **13**: 67-73.
- Harris, D.J. and Crandall, K.A.. (2000). Intragenomic variation within ITS1 and ITS2 of freshwater crayfishes (Decapoda:Cambaridae): Implications for phylogenetic and microsatellite studies. *Molecular Biology and Evolution* **17**(2): 284-291.
- Heard, R.W., Anderson, G. and Larsen, K. (2002). Tanaids Newsletter web page: <http://tidepool.st.usm.edu/tanaids/tanaidtaxa.html>

- Hedgecock, D., Tracey, M.L. and Nelson, K. (1982). Genetics. In: Bliss, D.E. and Abele, L.G. (Eds.) *The Biology of Crustacea*. Vol. 2. pp. 283 - 403. Academic Press, New York, N.Y.
- Hernández, D. (1999) Riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la infauna macrobéntica a lo largo de un gradiente batimétrico en el sector occidental del Golfo de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM México. 43 p.
- Highsmith, R.C. (1983). Sex reversal and fighting behavior: coevolved phenomena in a tanaid crustacean. *Ecology* **64**: 719-726.
- Hillis, D.M. and Dixon, M.T. (1991). Ribosomal DNA: Molecular Evolution and Phylogenetic Inference. *The Quarterly Review of Biology* **66**(1): 411-453.
- Hoffman, E.E. and Worley, S.J. (1986). Circulation of the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* **91**: 14221-14236.
- Holdich, D.M. and Jones, J.A. (1983) The distribution and ecology of British shallow water tanaid crustaceans (Peracarida, Tanaidacea). *Journal of Natural History* **17**: 157-183
- Holdich, D.M. and Bird, G.J. (1985). Tanaidacea (Crustacea) from sublittoral waters off West Scotland including the description of two new genera. *Journal of Natural History* **20**: 79-100.
- Holme, N.A. and McIntyre, A.D. (1984) *Methods for the study of marine benthos*. 2nd. Ed. Blackwell Scientific Publications. 387 p.
- Honjo, S., Manganini, S.J. and Cole, J.J. (1982). Sedimentation of biogenic matter in the deep ocean. *Deep-Sea Research* **29**(5A): 609– 625.
- Hutchinson, G.E. (1978). *An Introduction to Population Ecology*. Yale University.
- Jeffrey, A.W., Pelaum, R.C., Brooks, J.M. and Sackett, W. M. (1983). Vertical trends in particulate organic carbon ¹³C:¹²C ratios in the upper water column. *Deep-Sea Research* **30**: 971-983.
- Josefson, A.B. and Widbom B. (1988). Differential response of benthic macrofauna and meiofauna to hypoxia in the Gullmar Fjord basin *Marine Biology* **100**: 31-40.
- Kerr, R.A. (1980) A new kind of storm beneath the sea. *Science* **208**(2): 484 – 486.
- Kieman, J.A. (1981) *Histological and histochemical methods*. Pergamon Press. pp. 85-86.
- Kneib, R.T. (1992) Population dynamics of the tanaid *Hargeria rapax* (Crustacea:Peracarida) in a tidal marsh. *Marine Biology* **113**: 437 – 445.
- Kocher, T. D., Thomas, W. K., Meyer, A., Edwards, S. V., Paabo, S., Villablanca, F. X. and Wilson, A. C. (1989). Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proceedings of the Natural Academy of Science USA* **86**: 6196-6200.
- Lang, K. (1956). Kalliapseudidae, a new family of Tanaidacea. B. Hanström, *Zoological Papers in honor of the 65th birthday*: 205-225.
- Lang, K. (1968). Deep-sea Tanaidacea. *Galathea Reports* **9**: 23-209.
- Larsen, K. (1999). Pacific Tanaidacea (Crustacea): revision of the genus *Agathotana* with description of three new species. *Records of Australian Museum* **51**: 99-112
- Larsen, K. (2001) Morphological and molecular investigation of polymorphism and cryptic species in tanaid crustaceans: implications for tanaid systematics and biodiversity estimates. *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, **131**: 353 – 379.
- Larsen, K. and Wilson, D.F. (1998). Tanaidomorphan systematics-is it obsolete?. *Journal of Crustacean Biology* **18**(2): 346-362.
- Legendre, L. and Legendre, P. (1983). *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific Publishing Company. Netherlands. 419 p.
- Levin, L.A. and Smith, C.R. (1984). Response of background fauna to disturbance and enrichment in the deep-sea: a sediment tray experiment. *Deep-Sea Research* **31** A:1277-1285
- Levin, L. Hugget, C.L. and Wishner, K.F. (1991). Control of deep-sea benthic community structure by oxygen and organic-matter gradients in the eastern Pacific Ocean. *Journal of Marine Research* **49**: 763-800.

References

- Lewis, D.W. (1994). Practical Sedimentology. Hutchinson Ross Publishing Co. Pennsylvania. 227p.
- Makkaveeva, E.B. (1968). Species composition and distribution of Tanaidacea and Isopods in the coastal region of Cuba. In: ISSLED TZENTR. Amerikansk. Morei, Vol. 2, Kiev, Nauk. Dumka. pp. 99-104
- Mann, K.H. (1982). Ecology of coastal waters. Blackwell, Oxford. 322 pp.
- Mann, K.H. and Lazier, J.R.N. (1991). Dynamics of marine Ecosystems. Blackwell Scientific Publications. USA. 466 pp.
- Massunari, S. (1983) Post marsupial development and population dynamic of *Leptocheilia savigni* (Kroyer, 1842) (Tanaidacea). *Crustaceana* 44: 151 – 162.
- McClain, C.R. and Rex, M.A. (2001) The relationship between dissolved oxygen concentration and maximum size in deep-sea turrid gastropods: an application of quantile regression. *Marine Biology* 139: 681-685.
- Markham, J.C., Donath-Hernández, F.E., Villalobos-Hiriart, J.L. and Cantú, A. (1990). Notes on the shallow-water marine Crustacea of the Caribbean coast of Quintana Roo, Mexico. *Annales del Instituto de Biología. UNAM. Serie Zoológica* 61(3): 405 – 446.
- McLaughlin, P.A. (1980). Comparative morphology of recent Crustacea. W.H. Freeman and Company. 173 p.
- McSweeney, E.S. (1982). A new Pagurapseudes (Crustacea:Tanaidacea) from southern Florida. *Bulletin of Marine Science* 32(2): 455 – 466.
- Menzel, R.W. (1971). Checklist of marine fauna and flora of the Apalachee Bay and the St. Georges Sound Area. Department of Oceanography, Florida State University Memo. 126 pp.
- Menzies, R.J. and Imbrie, J. (1958). On the antiquity of the deep-sea bottom fauna. *Oikos* 9: 192 – 201.
- Messing, C.G. (1977). *Neotanais persephone*, a new species of Hadal Tanaidacean (Crustacea:Peracarida). *Bulletin of Marine Science* 27(3): 511 – 519.
- Messing, C.G. (1983). Postmarsupial development and growth of *Pagurapseudes largoensis* McSweeney (Crustacea, Tanaidacea). *Journal of Crustacean Biology* 3(3): 380 – 408.
- Metcalfe, W. G. (1976). Caribbean-Atlantic water exchange through the Anegarla-Jungfern Passage, *Journal of Geophysical Research* 81: 6401-6409.
- Meyer, G.H. and Heard, R.W. (1989). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. VII. Atlantapseudes lindae, n. sp. (Apsseudidae) from the continental slope of the northern Gulf of Mexico. *Gulf Research Reports* 8(2): 97 – 115.
- Meyran, J.C., Monnerot, M. and Taberlet, P. (1997) Taxonomic status and phylogenetic relationships of some species of the genus *Gammarus* (Crustacea, Amphipoda) deduced from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogeny and Evolution* 8(1):1-10.
- Modlin, R.F. and Harris, P.A. (1989). Observations of the Natural history and experiments on the reproductive strategy of *Hargeria rapax* (Tanaidacea). *Journal of Crustacean Biology* 9(4): 578 – 586.
- Moore, G.W. and Del Castillo, L. (1974). Tectonic evolution of the southern Gulf of Mexico. *Geological Society Annual Bulletin* 85 (4): 607-618
- Moritz, C. and Hillis, D.M. (1996). Molecular Systematics: context and controversies. In: Hillis, D.M., Moritz, C. and Mable, B.K. (eds). *Molecular Systematics*. 2nd. Edition. Sinauer Associates, Inc. USA. pp 1-12.
- Morrison, J.M. and Nowlin, W.D. (1977). Repeated nutrient, oxygen and density sections through the Loop Current. *Journal of Marine Research* 35(1): 105-128.
- Morrison, J.M., Merrel, W.J., Key, R.M. and Key, T.C. (1983). Property distributions and deep chemical measurements within the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 88 C4: 2601-2608.
- Murphy, N.E. and Goggin, C.L. (2000). Genetic discrimination of sacculinid parasites (Cirripedia, Rizocephala): implication for control of introduced green crab (*Carcinus maenas*). *Journal of Crustacean Biology* 20: 153-157.

- National Research Council and Academia Mexicana de Ciencias (1999). Building Ocean Science Partnerships. The United States and Mexico together. National Academy Press. 127 p.
- Nowlin, W.D. and McLellan, H.J. (1967). A characterization of Gulf of Mexico waters in winter. *Journal of Marine Research* 25(1): 29-59.
- Ogle, J.T. (1977). Tanaidacea from the Gulf of Mexico: a preliminary summary. Abstract. *Journal of Mississippi Academy of Science* Vol. XXII:105
- Ogle, J.T., Heard, R.W. and Sieg, J. (1982). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. I. Introduction and an annotated Bibliography of Tanaidacea previously reported from the Gulf of Mexico. *Gulf Research Reports* 7(2): 101-104.
- Ortiz, O. (1983). Guía para la identificación de los isópodos y Tanaidáceos (Crustacea:Peracarida) asociados a los pilotes de las aguas cubanas. *Revista de Investigaciones Marinas* 4(3): 3 – 20.
- Pequegnat, W.E. (1972). A deep bottom current on the Mississippi Cone. In: Capurro, L.R.A. and Reid, J.L. (eds) Contributions to the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico. Texas A&M Univ. Oceanogr Stud. Vol. 2. pp. 65-87.
- Pequegnat, W.E. (1983). The ecological communities of the continental slope and adjacent regimes of the northern Gulf of Mexico. Prepared by TerEco Corporation for Minerals Management Service, U.S. Department of the Interior. Contract AA851-CT1-12. 398 p. + Append.
- Pica-Granados, Y., Ponce-Vélez, M.G. y Barrón-Echaury, A. (1991). Oceanografía Geológica del Golfo de México y Mar Caribe. In: De la Lanza, G. (comp.) Oceanografía de mares mexicanos. AGT Editor, S.A.
- Reidenauer, J.A. and Thistle, D. (1985). The tanaid fauna from a region of the deep North Atlantic where near-bottom current velocities are high. *Oceanologica Acta* 8(3): 355-360.
- Rex, M.T., Etter, R.J. and Stuart, C.T. (1997). Large-scale patterns of species diversity in the deep-sea benthos. In: Ormond, R.F.G., Gage, J.D. and Angel, M.V. Marine Biodiversity; patterns and processes. Cambridge University Press. pp. 94-121.
- Rice, A.L. and Lambshead, J.D. (1994) Patch dynamics in the deep-sea benthos: the role of a heterogeneous supply of organic matter In: Giller, P.S., Hildrew, A.G. and Raffaelli, D.G. (eds) Aquatic Ecology: scale, pattern and process. Blackwell Scientific Publications. Oxford. Pp. 469 – 497.
- Richardson, H. (1905). Descriptions of a new genus of Isopoda belonging to the family Tanaidae and of a new species of Tanais, both from Monterey Bay, California. *Proc. U.S. National Museum*, 28(1400): 367-370
- Rocha-Olivares, A., Fleeger, J.W. and Foltz, D.W. (2001) Decoupling of molecular and morphological evolution in deep lineages of a meiobenthic Harpacticoid copepod *Molecular Biology and Evolution* 18(6): 1088-1102
- Rodríguez-Villanueva, V., Martínez-Lara, R. and Díaz-Castañeda, V. (2000). Structure and composition of the benthic polychaete families in Bahía de Todos Santos, Baja California, Mexico. *Bulletin of Marine Science* 67(1):113-116.
- Rowe, G.T. (1983). Biomass and production of the deep-sea macrobenthos. In: Rowe, G.T. (Ed.) *The Sea* Vol. 8. John Wiley and Sons. USA. pp. 97-121.
- Saiki, R., Gelfand, D.H., Stoffel, S., Scharf, S.J., Higuchi, R., Horn, G.T., Mullis, K.B., and Elrich, H.A. (1988). Primer-directed enzymatic amplification of DNA with a thermostable DNA polymerase. *Science* 239: 487 – 491.
- Salazar, S. (1991). Contaminación marina. Centro de Investigaciones de Quintana Roo. Fondo de Publicaciones y Ediciones. 193 p.
- Sanders, H.L. (1968). Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* 102 (925): 243-282
- Sanders, H.L., and Hessler, R.R. (1969) Ecology of the deep-sea benthos. *Science* 163: 1419-1424

References

- Schizas, N.V., Street, G.T., Coull B.C., Chandler, G.T. and Quattro, J.M. (1997). An efficient DNA extraction method for small metazoans. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **6**(4): 381-383
- Schizas, N.V., Street G.T., Coull B.C., Chandlerand, G.T. and Quattro J.M. (1999). Molecular population structure of the marine benthic copepod *Microarthridion littorale* along the southeastern and Gulf coasts of the USA. *Marine Biology* **135**: 399 – 405.
- Schram, F.R. (1986). Crustacea. (Ch. 15. Tanaidacea). Oxford University Press. pp. 190 – 203.
- Sherman, K., Alexander, L. and Gold, B. (1990) Large Marine Ecosystems: patterns, processes and yields. American Association for the Advancement of Science. Washington, D.C. 242 p.
- Sieg, J. (1980) Sind die Dikonophora eine polyphyletische Gruppe? *Zool Anz.* **205**: 405 – 416.
- Sieg, J. (1982) Tanaidacea. In: Parker, S.P. (Ed.) Synopsis and classification of living organisms. McGraw Hill, Co. pp. 245 – 249.
- Sieg, J. (1983). Evolution of Tanaidacea. In: Schram, F. (Editor) "Crustacean Phylogeny" pp. 229-254. A.A. Balkema. [Crustacean Issues I].
- Sieg, J. (1984). Fact documentation and literature database for the crustacean order Tanaidacea. The Systematics Association, Special Volume **26**: 125-136.
- Sieg, J. (1986). Distribution of the Tanaidacea: synopsis of the known data and suggestions on possible distribution patterns. In: Gore, R.H. and Heck K.L. (Eds) "Crustacean Biogeography" pp. 165-194. Rotterdam: A.A. Balkema [Crustacean Issues 4].
- Sieg, J. and Winn, R.N (1978) Keys to suborders and families of Tanaidacea. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **91**(4): 840 – 846.
- Sieg, J. and Heard, R.W. (1983). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico III On the occurrence of *Teleotanais gerlachi* Lang, 1956 (Nototanaididae) in the eastern Gulf. *Gulf Research Reports* **7**(3): 267 – 271.
- Sieg, J. and Heard, R.W. (1985). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. IV. On *Nototanoides trifurcatus* gen. nov., sp. nov., with a key to the genera of the Nototanaididae. *Gulf Research Reports* **8**(1): 51 – 62.
- Sieg, J. and Heard, R.W. (1988). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. V. The family *Pseudotanaididae* from less than 200 meters, with description of *Pseudotanais mexikolpos* sp. nov. and a key to the known genera and species of the world. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **101**(1): 39 – 59.
- Sieg, J. and Heard, R.W. (1989). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. VI. On the genus *Mesotanais* Dollfus, 1897, with descriptions of two new species, *M. longisetosus* and *M. vadicola*. *Gulf Research Reports* **8**(2):73 – 95.
- Sieg, J., Heard, R.W., and Ogle, J.T. (1982). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. II. The occurrence of *Halmyrapseudes bahamensis* Bacascu and Gutu, 1974 (Apsseudidae) in the eastern Gulf with redescription and ecological notes. *Gulf Research Reports* **7**(2): 105 – 113.
- Simon, C., Fratl, F., Beckenbach, A., Crespi, B., Liu, H. and Flook P. (1994). Evolution, weighting and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America* **87**(6): 651 – 701.
- Smith, R.W., Bernstein, B.B. and Cimberg, R.L. (1988). Community-Environmental relationships in the benthos: applications of multivariate analytical techniques. In: Soule, D.F. and Kleppel, G.S. (eds.) *Marine Organisms as indicators*. Springer-Verlag. N.Y. pp. 247 – 326.
- Snelgrove, P.V.R. and Butman, C.A. (1994). Animal-sediment relationships revisited: cause versus effect. *Oceanography and Marine Biology a Review*. **32**: 111 – 177.
- Sokal, R.R., and Rohlf, F.J. (1995). *Biometry: The principles and practice of statistics in Biological Research*. 3rd. ed. W.H. Freeman and Co. N.Y. 887 p

- Spears, T. and Abele, L.G. (1997) Crustacean phylogeny inferred from 18S rDNA. In: Fortey, R.A. and Thomas, R.H. (eds.) *Arthropod Relationships, Systematics association Special Volume Series 55* Chapman and Hall, London. pp. 169 – 187.
- Spears, T. and Abele, L.G. (1999). *Phylogeny and molecular systematics in Crustaceans. The Crustacean Society, 1999 Summer Meeting. Lafayette, LA. Resumen*
- Stetson, J.L. and Trask, P.D. (1953). *The sediments of the Western Gulf of Mexico. Part II. Chemical studies of sediments of the western Gulf of Mexico. American Association of Petrology and Geology, Tulsa, Oklahoma. 566 p.*
- Strickland, J.H.D. and Parsons, T.R. (1972). *A practical handbook of seawater analysis fisheries research Board of Canada Bulletin 167. Alger Press Ltd, Ottawa, 310 p.*
- Sturges, W., Evans, J.C., Welsh, S. and Holland, W. (1993) Separation of warm-core rings in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Oceanography* 23: 250 – 268.
- Thistle, D. (1978). Harpacticoid dispersion patterns: implications for deep-sea diversity maintenance. *Journal of Marine Research* 36: 377 – 397.
- Thistle, D., Ertman, S.C., Fauchald, K. (1991). The fauna of the HJEBBLE site: patterns in standing stock and sediment-dynamic effects. *Marine Geology* 92: 413 – 422.
- Turley, C.M., Lochte K. and Lampitt, R.S. (1995). Transformations of biogenic particles during sedimentation in the northeastern Atlantic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 348: 179 – 189
- Uchupi, E. (1975). Physiography of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. In: Naim, A.E.M. (Ed.) *The ocean basins and margins. Vol. 3 The Gulf of Mexico and the Caribbean* Plenum Press p p 1 – 64.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G. and Connel, S.D. (2000). Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 97 – 115.
- Valiela, I. (1984). *Marine Ecological Processes* Springer-Verlag. U.S.A. 547 p.
- Vidal, V.M., Vidal, F.V. y Hernández, A.F. (1990) *Atlas oceanográfico del Golfo de México Vol. 2 Instituto de Investigaciones Eléctricas, Cuernavaca, Morelos, México. 707 p*
- Vidal, V.M., Vidal, F.V., and Pérez-Molero, J.M. (1992) Collision of a loop current anticyclonic ring against the continental shelf slope of the Western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 97: 2155 – 2172.
- Vidal, V.M., Vidal, F.V., Hernández, A.F., Meza, E. and Zambrano, L. (1994a). Winter water mass distributions in the western Gulf of Mexico affected by a colliding anticyclonic ring. *Journal of Oceanography* 50: 559 – 588.
- Vidal, V.M., Vidal, F.V., Hernández, E., Meza, E. and Pérez-Molero, J.M. (1994b). Baroclinic flows transports and kinematic properties in a cyclonic-anticyclonic-cyclonic ring triad in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 99 (C4): 7571 – 7597.
- Vidal, F.V., Vidal, V.M., Rodríguez, P.F., Zambrano, L., Casillas, J., Rendón, R. y Jaimes de la Cruz, B. (1998). *Circulación del Golfo de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 46: 1 – 15.
- Viskup, B.J. and Heard, R.W. (1989). Tanaidacea (Crustacea:Peracarida) of the Gulf of Mexico. VIII. *Pseudosphyrapus siegi*, n. sp. (Sphyrapidae) from the continental slope of the Northern Gulf of Mexico. *Gulf Research Reports* 8(2): 107 – 115.
- Warwick, R.M. (1988). Analysis of community attributes of the macrobenthos of Frierfjord/Lendesundfjord at taxonomic levels higher than species. *Marine Ecology Progress Series* 46: 167 – 170.
- Welsh, S.E. and Inoue, M. (2000) Loop current rings and the deep circulation in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research C Oceans* 105 (C7): 16951 – 16959.

References

- Williamson, M (1997). Marine biodiversity in its global context. In: Ormond, R.F.G., Gage, J.D. and Angel, M.V. Marine Biodiversity; patterns and processes. Cambridge University Press. pp. 1 – 17.
- Winfield Aguilar, I. y J. Franco-López. (1982). Algunas consideraciones ecológicas de *Discapseudes holthuisi* (Bacescu & Gutu, 1975) (Orden:Tanaidacea). Revista de Investigaciones Marinas 13(3): 254 – 274.

Acknowledgments

- To the ICML UNAM-CU and its directors: Dr. Antonio Peña Díaz and Dr. Adolfo Garcia Gasca.
- To the Academic Unit of Oceanographic and Coastal Systems of the ICML UNAM-CU for its support and facilities.
- To the R/V *Justo Sierra* and its crew for their support during both oceanographic cruises.
- To CONACYT for financing the research projects that paid the cost of both cruises and the analyses of samples. Research projects: 050PÑ-1297 and G-27777B. To DGAPA UNAM for financing the projects IN211200 and IN217298.
- To CONACYT for giving my masters' scholarship and to DGEP UNAM for giving me the complementary masters' scholarship, both during since August 1999 to July 2001.
- To the Direction of Academic Exchange and to the Graduate Program in Marine Sciences for financing my visit to Florida State University (FSU) from September to November, 2000.
- To DGAPA UNAM for giving me a scholarship to finish my thesis through the research project "Factors that define the variability of taxonomic composition, density and biomass of infauna in the southern Gulf of Mexico", DGAPA UNAM IN211200.
- To the committee members: Dr. Michel Hendrickx and Dr. Alberto Abreu and from the Institute of Marine Sciences and Limnology, A.U. Mazatlan, UNAM; to Dr. Fernando Alvarez from the Institute of Biology, UNAM; to Dr. Trisha Spears from Florida State University, for their comments, suggestions and corrections to this thesis.
- To Dr. Elva Escobar for her advise and orientation to carry out this thesis. Also for giving me her support and motivation to continue my academic preparation.
- To Dr. Luis A. Soto, chair of the Laboratory of Ecology of Benthos in the ICML UNAM-CU, for allowing me to carry out most of the work of this thesis.
- To my friends for their friendship, advises and corrections: Biol. Antonio Salas, Biol. Penelope Rodriguez, Biol. Citlali Diaz, Suzzette Tamez and Oc. Alejandro Estradas. To Jorge Castro for his huge help in the final edition of the thesis, figures and maps.
- To Dr. Alejandro Granados from the Laboratory of Polychaetes, ICMYL, UNAM, for his friendship, orientation and good comments to this thesis.
- To Dr. Lawrence Abele for allowing my visit to his laboratory at FSU.
- Special thanks to Trisha Spears and Kasia Chodyla for their huge patience in teaching me the molecular techniques and for receiving me as a member of their family and offer me their friendship during my visit to FSU.
- To Dr. Martha Signoret, UAM -- Xochimilco for giving me the data of water column and the chlorophyll profile of both cruises.
- To Dr. Antonio Márquez, UAM -- Iztapalapa for analyzing the sediment texture of both cruises.

Acknowledgments

- To Dr. Richard Heard, University of Mississippi and to Dr. Kim Larsen, now at Texas A&M, for their valuable information regarding tanaids and giving me some of their papers. Likewise, to M. in S. Ignacio Winfield, Graduate Program in Marine Sciences, for helping me with the identification of my specimens.
- To the laboratory of Electron Microscopy, Institute of Cellular Physiology UNAM, to Dr. Mark West and Jorge Sepulveda for helping me to take the pictures of my specimens.
- To the laboratory of Electron Microscopy, Institute of Biology UNAM, particularly to Berenit for helping me to take the last pictures of my specimens.
- To Miguel Angel Teran for his love, huge patience, support and for motivating me to go on... always!
- To my parents, sisters and brother for giving me their support to continue my academic preparation and for being aware on me even being far away from home.
- To Diana Ortega, for her huge help in the translation of this thesis and for her nice friendship.