



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*  
Universidad Nacional Autónoma de México



“ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS PARA LA VIDA  
SUBTERRÁNEA EN LOS DECÁPODOS DE LOS CENOTES DE LA  
ISLA DE COZUMEL, MÉXICO”

**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**Maestro en Ciencias del Mar y Limnología  
(Orientación Biología Marina)**

P r e s e n t a:

**ESTEBAN ZARZA GONZÁLEZ**

Director de Tesis: Dr. Luis Manuel Mejía Ortiz

Comité Tutorial: Dra. Patricia Briones Fourzán  
Dr. Enrique Lozano Álvarez  
Dr. Manuel Elías Gutiérrez  
Dr. Fernando Álvarez Noguera

México, Septiembre del 2007



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.

*“Lo esencial es invisible a los ojos”*

**A. DE SAINT-EXÚPERY**

## **Dedicatoria**

A mis padres y hermanos



## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP), por permitirme la vinculación a esta prestigiosa institución y por brindarme la posibilidad de obtener una beca de estudios.

Al cuerpo académico y al personal administrativo del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por el excelente postgrado que imparten y por darme acogida en su selecto grupo de estudiantes.

Al laboratorio de Bioespeleología y Carcinología de la Universidad de Quintana Roo (Unidad Cozumel), a PROMEP-SEP y al proyecto “Los crustáceos cavernícolas de la isla de Cozumel”, por brindarme un espacio para la realización de este estudio y por ofrecerme una beca dentro de este proyecto.

Al Dr. Luis Manuel Mejía Ortiz por sus adecuadas correcciones, y principalmente por su paciencia y apoyo durante la dirección del proyecto de tesis.

A los miembros del comité tutorial por sus pertinentes aclaraciones y evaluaciones del documento.

A la bióloga Yolanda Hornelas (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología) y a la M. en C. Berenit Mendoza (Instituto de Biología) por la toma de las fotografías en microscopio electrónico: ustedes le dieron soporte a esta tesis.

A Germán Yáñez Mendoza, experimentado instructor de buceo en cuevas de la isla de Cozumel, quien estuvo vinculado activamente en la fase de campo y colaboró con la obtención de muestras y el registro de datos ambientales.

A los propietarios de los predios donde se ubican los cenotes por las facilidades de acceso a los sitios de muestreo.

A todos mis queridos compañeros de estudios, quienes hicieron de esta maestría una experiencia inolvidable.

Como siempre, a mis viejos y hermanos por brindarme su apoyo para poder sacar adelante mis estudios, y por hacer atravesar el Caribe ese enorme cariño que he sentido llegar en los momentos más necesitados.

# TABLA DE CONTENIDO

## RESUMEN

1. INTRODUCCIÓN .....	1
2. ANTECEDENTES .....	10
3. HIPÓTESIS .....	15
4. OBJETIVOS .....	16
4.1 OBJETIVO GENERAL .....	16
4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	16
5. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO .....	17
5.1 GENERALIDADES .....	17
5.2 FACTORES AMBIENTALES .....	17
5.2.1 Características Geográficas .....	17
5.2.2 Geología .....	18
5.2.3 Hidrología .....	19
5.2.4 Clima .....	20
5.3 FACTORES BIÓTICOS .....	21
5.3.1 Fauna de los cenotes .....	21
6. MATERIALES Y MÉTODOS .....	23
6.1 FASE DE CAMPO .....	23
6.2 FASE DE LABORATORIO .....	25
6.3 FASE DE GABINETE .....	27
7. RESULTADOS .....	29
7.1 CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DE LOS CENOTES .....	29
7.1.1 Cenote Aerolito .....	29
7.1.2 Cenote Xkan-Ha .....	32
7.1.3 Sistema Chankanaab .....	34
7.1.3.1 Cenote C1 .....	34
7.1.3.2 Cenote Km 1 .....	36
7.1.4 Cenote Tres Potrillos .....	38
7.2 UBICACIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS .....	41
7.2.1 <i>Agostocaris bozanici</i> (Kensley, 1988) .....	41
7.2.2 <i>Barbouria yanezi</i> (Mejía <i>et al.</i> , 2008) .....	42
7.2.3 <i>Procaris mexicana</i> (Sternberg y Schotte, 2004) .....	43
7.3 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES Y SUS CONGÉNERES .....	44
7.3.1 <i>Agostocaris bozanici</i> (Kensley, 1988) .....	45
7.3.2 <i>Barbouria yanezi</i> (Mejía <i>et al.</i> , 2008) .....	46
7.3.3 <i>Procaris mexicana</i> (Sternberg y Schotte, 2004) .....	47
7.3.4 Distribución actual de las especies en la isla de Cozumel .....	48
7.4 ANÁLISIS MORFOMÉTRICO .....	49
7.4.1 <i>Agostocaris bozanici</i> (Kensley, 1988) .....	49
7.4.2 <i>Barbouria yanezi</i> (Mejía <i>et al.</i> , 2008) .....	51
7.4.3 <i>Procaris mexicana</i> (Sternberg y Schotte, 2004) .....	54
7.4.4 Comparación entre especies .....	54

7.5 ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y MICROESTRUCTURAS .....	56
7.5.1 Apéndices sensoriales y caminadores.....	57
7.5.1.1 Antenas .....	57
7.5.1.2 Escama antenal .....	57
7.5.1.3 Anténulas .....	60
7.5.1.4. Tercer maxilípodo.....	62
7.5.1.5 Quela del primer pereiópodo .....	69
7.5.1.6 Quela del segundo pereiópodo .....	72
7.5.2 Cefalotórax .....	73
7.5.3 Ojos.....	75
8. DISCUSIÓN .....	78
8.1 FUERZAS EVOLUTIVAS AMBIENTALES.....	78
8.2 PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN BIOGEOGRÁFICA Y ESPECIACIÓN .....	81
8.3 PROPORCIÓN DE SEXOS Y ESTADIOS DE DESARROLLO.....	86
8.4 ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS.....	88
8.4.1 Morfometría.....	88
8.4.2 Configuración morfológica y microestructuras.....	90
8.4.2.1 Antenas .....	91
8.4.2.2 Escama antenal .....	93
8.4.2.3 Anténulas .....	93
8.4.2.4 Tercer Maxilípodo .....	96
8.4.2.5 Quelas del primer y segundo pereiópodo .....	99
8.4.2.6 Cefalotórax .....	102
8.4.2.7 Ojos.....	103
8.4.3 Tipos de troglomorfismo y nivel de adaptación de las especies .....	106
9. CONCLUSIONES .....	110
10. GLOSARIO .....	113
11. LITERATURA CITADA .....	118
ANEXOS .....	133

## RESUMEN

Las especies de cuevas presentan una serie de rasgos morfológicos conspicuos, que se consideran adaptaciones específicas para la subsistencia en el medio que habitan. Entre sus características más notorias se encuentran la reducción de estructuras oculares y la despigmentación en ojos e integumento, las cuales son consideradas como rasgos regresivos. Igualmente, se presentan adaptaciones progresivas a la vida en cuevas que incluyen, principalmente, la elongación de apéndices sensoriales y caminadores, así como un mayor número de setas y otras estructuras sensoriales en éstos. Con el objetivo de evaluar este tipo de adaptaciones en los crustáceos decápodos estigobios de los cenotes (sistemas anquihalinos) de la isla de Cozumel, se analizaron muestras provenientes de cinco de estos cuerpos de agua en los años 2004, 2005 y 2006.

En el estudio se identificaron únicamente tres especies de decápodos estigobios: *Agostocaris bozanici*, *Procaris mexicana* y *Barbouria yanezi*. Estas tres especies solo han sido reportadas en ambientes subterráneos de la isla de Cozumel, lo cual demuestra una baja riqueza específica en estos hábitats, pero con un alto endemismo. Estas especies fueron capturadas en la zona de completa oscuridad de cada cenote, en la mayoría de los cuales se presentaban estados de hipoxia en la columna de agua, condiciones que se consideran como promotoras del troglomorfismo en esta fauna.

Las distintas especies de crustáceos estigobios de Cozumel presentaron diferentes niveles de reducción ocular y de pigmentación, con *A. bozanici* manifestando una mayor rudimentación de los ojos y una notable carencia de pigmentos; mientras que, en el otro extremo, *B. yanezi* exhibió unas estructuras oculares poco reducidas, con córnea bien diferenciada y muy pigmentadas. La especie *P. mexicana* se encontró en una posición intermedia aún cuando su tiempo estimado de aislamiento en el ambiente hipogeo es superior al de las otras dos, razón por la cual se considera que el nivel de evolución regresiva no siempre es una medida acertada del tiempo de evolución troglobia. Por su parte, *B. yanezi*, que se considera un colonizador relativamente reciente del ambiente subterráneo, presentó mayores muestras de troglomorfismo progresivo en algunas estructuras, evidentes en la elongación de apéndices sensoriales y caminadores y en un número superior de estetascos en las anténulas, lo cual probablemente se pueda justificar por sus posibles nexos con especies de las profundidades marinas.

Todas las especies estudiadas presentaron adaptaciones progresivas como mecanismo de compensación sensorial no visual en un ambiente carente de luz, pero las estrategias variaron entre ellas: *B. yanezi* manifestó un alargamiento general de los apéndices y un mayor número de estetascos, mientras que en *A. bozanici* y *P. mexicana* se encuentra una mayor densidad de setas en las antenas y estetascos más largos en las anténulas, la cual constituye una adaptación más adecuada para el ambiente de poca turbulencia y relativa estabilidad ambiental de las cuevas.

De manera general, se considera que *A. bozanici* presenta un mayor nivel de adaptación para la vida en cuevas que las demás especies, mientras que *B. yanezi* exhibe el menor grado. La situación particular de *P. mexicana*, al relacionarla con su tiempo ponderado de evolución en ambientes hipogeos, plantea interrogantes sobre los posibles mecanismos involucrados en la manifestación de rasgos troglomórficos en organismos de cuevas y el tiempo requerido para su fijación, lo cual abre nuevos campos para este tipo de investigaciones.



## 1. INTRODUCCIÓN

La isla de Cozumel, al igual que toda la península de Yucatán, se encuentra asentada sobre una extensa loza de piedra caliza parcialmente emergida (Pacheco y Vega, 2007). Esta configuración geológica limita la presencia de corrientes superficiales en la zona, ya que permite una rápida infiltración del agua de lluvias hacia los mantos acuíferos (Wurl y Giese, 2005), por lo cual las principales fuentes regionales de este recurso la comprenden las aguas subterráneas (Wurl y Giese, 2005; Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007).

Durante el proceso de recarga del acuífero en zonas cársticas, el paso de agua a través de la matriz porosa de la roca genera una fuerte disolución de la piedra caliza originando fisuras y otros rasgos de disolución (Ford y Williams, 1989). Debido al transporte neto hacia el mar y al incremento de la corrosividad del agua, ocasionado por el contacto con la materia orgánica del suelo y a la mezcla con aguas marinas (Beddows, 2003), es muy común en estas áreas la presencia de galerías inundadas y ríos subterráneos (Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007). En diversas ocasiones, la loza que compone el techo de estos sistemas inundados se colapsa generando un contacto con la superficie, y de esta forma se da origen a lo que localmente se denomina un cenote (Pearse *et al.*, 1936; Cervantes-Martínez *et al.*, 2002; Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

La palabra “cenote” proviene del vocablo maya *dzonot*, que significa ‘hoyo en el suelo’ (Pearse *et al.*, 1936; Hall, 1936; Gerrard, 2000), y han sido definidos como “cuerpos de agua aislados superficialmente, formados en el lecho de la roca caliza, con una abertura al exterior de dimensiones variables y que pueden mantener, o no, su conexión con corrientes de aguas subterráneas” (Pearse *et al.*, 1936; Iliffe, 1993; Gerrard, 2000). Sus características físicas y ambientales son muy variables, y se pueden encontrar desde cenotes profundos, estratificados, de aguas claras y de salinidad variable, hasta someros, no estratificados, turbios, de aguas dulces y con alto contenido de ácido sulfhídrico (Hall, 1936; Pearse *et al.*, 1936).

En la península de Yucatán se han diferenciado diversos tipos geomorfológicos de cenotes los cuales, de acuerdo con Hall (1936), deben sus formas características a su origen y tiempo de evolución geológica. El primer tipo, o cenotes recientes, tiene forma de cántaro con una pequeña abertura a la superficie y una circunferencia que gradualmente se expande hacia cercanías del nivel del agua y por debajo de éste; generalmente presentan aguas muy claras debido a que mantienen contacto con las aguas subterráneas. Los segundos comprenden los cenotes de tipo abierto con paredes casi verticales, las cuales deben su configuración al desprendimiento y erosión de las paredes en los de la categoría anterior. Un tercer tipo son los denominados “cenotes antiguos” cuyas paredes se separan gradualmente sobre la superficie del agua y muchos de los cuales presentan poco nivel de agua debido a la acumulación de escombros en el fondo; por lo general presentan aguas turbias y han perdido el contacto con las corrientes de agua subterráneas. Finalmente, los de





tipo cueva exponen una configuración ajena a este esquema, ya que únicamente presentan una entrada hacia uno de sus lados (Hall, 1936; Schmitter-Soto *et al.*, 2002; Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007).

En la isla de Cozumel se pueden evidenciar estos diversos tipos geomorfológicos de cenotes, pero debido a la evolución geológica de la región Caribe –caracterizada por notables trasgresiones y regresiones marinas durante las últimas eras glaciales–, la totalidad de estos cuerpos de agua se encuentran actualmente inundados, donde la presencia de espeleotemas demuestran la existencia de por lo menos una fase vadosa en su génesis (Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007). Igualmente, su condición insular determina la presencia de un estrato de aguas halinas en el fondo de todos los cenotes explorados hasta el momento en la isla, lo cual los cataloga como sistemas anquihalinos (Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007). Este término fue acuñado por Holthuis (1973) para describir estanques sin conexión superficial con el mar, que contienen aguas saladas o salobres, que fluctúan con las mareas. Posteriormente, fue redefinido y ampliado por Stock *et al.* (1986) para designar a todos los “cuerpos de agua halina, usualmente con una exposición restringida al aire libre, siempre con conexiones subterráneas con el mar más o menos extensivas, y mostrando notables influencias marinas así como terrestres”.

Los cenotes comprenden los cuerpos de agua epicontinental más importantes en el contexto ambiental, ecológico y cultural de la península de Yucatán (Salazar-Vallejo *et al.*, 1993; Gerrard, 2000). Adicionalmente, en épocas modernas han adquirido gran relevancia económica debido a su exclusividad como sitios de convergencia turística (Gerrard, 2000). Son innumerables los usos y servicios que estos cuerpos de agua brindan a los pobladores locales, hasta el punto que los asentamientos humanos, desde épocas precolombinas, se han encontrado notoriamente influenciados por su presencia (Pearse *et al.*, 1936; Gerrard, 2000). Sin embargo, entre sus principales atributos, que les confieren un valor ecológico y científico excepcional, se encuentra su cualidad como ventanas abiertas al conocimiento de la biodiversidad subterránea (Schmitter-Soto *et al.*, 2002), así como las características de su biota que representan elementos valiosos para el estudio de la evolución (Culver *et al.*, 1995).

Las especies que habitan permanentemente en estos ambientes son denominadas “troglobias”, o cavernícolas obligados (Barr y Holsinger, 1985); dentro de éstas, los organismos acuáticos en particular han sido clasificados en: *estigobios*, que son aquellos animales altamente especializados que viven enteramente en ambientes de aguas subterráneas y ausentes en las superficiales; los *estigófilos* se encuentran tanto en aguas superficiales como subterráneas sin presentar adaptaciones a la vida hipogea; finalmente, los *estigoxenos* son organismos que aparecen rara y casi azarosamente en aguas subterráneas, pero son esencialmente habitantes de corrientes superficiales (Pearse *et al.*, 1936; Hoffmann *et al.*, 1986; Gillieson, 1996).

Estudios diversos (ver Hoffmann *et al.*, 1986; Iliffe, 1993; Schmitter-Soto *et al.*, 2002;





Mejía-Ortiz, 2006b, 2007a, 2007b) han sacado a relucir la importancia que los cenotes presentan para el establecimiento de numerosas especies de animales acuáticos; igualmente, debido a sus características geomorfológicas y a su historia geológica, se reconoce en estos ambientes su papel focal en el endemismo de la fauna que los habita (Ramamoorthy *et al.*, 1993; Christman y Culver, 2001). Esta fauna generalmente difiere en composición de una zona a otra dentro del mismo sistema, ya que en estos ambientes se encuentra una notable diferenciación espacial en los factores físicos y químicos, principalmente en la intensidad lumínica, los cuales condicionan su distribución y algunos aspectos de las poblaciones que las habitan.

Generalmente, el número de especies varía de acuerdo al tipo de cenote, donde la mayor riqueza específica se encuentra en los “antiguos” y se reduce de manera gradual hacia los cenotes nuevos y de tipo cueva (Pearse *et al.*, 1936; Schmitter-Soto *et al.*, 2002). En estos últimos, el número de especies decrece a medida que se avanza en la cueva, de forma que se encuentran más especies en la zona iluminada, disminuyendo gradualmente a través de la zona de penumbra (o transición) hasta llegar a la de oscuridad. Según Sket (1999), la diversidad estigobiótica se encuentra limitada (1) por la baja calidad y variedad de fuentes de alimento, que son una consecuencia de la oscuridad y la ausencia de fotoautótrofos; (2) por el número de nichos potenciales, que se encuentran drásticamente reducidos por la ausencia de plantas pero también por los parámetros ecológicos no fluctuantes; y (3) por la reducida accesibilidad de los hábitats hipogeos cuyas zonas de contacto con sus equivalentes epigeos son poco extensivas.

A pesar que la diversidad de la fauna subterránea es mucho menor que la propia en sistemas superficiales, se reconoce que pueden presentar una mayor riqueza de especies a la generalmente asignada a estos ambientes (Culver y Holsinger, 1992). Christman y Culver (2001) relacionan la presencia de mayor número de especies hipogeas en zonas con amplia disponibilidad de hábitats, principalmente en extensas regiones cársticas como las que se encuentran en la Península de Yucatán.

Los crustáceos son un grupo conspicuo en la mayoría de los cenotes, y ocupan el segundo lugar en cuanto a número de especies de artrópodos cavernícolas (y el primero en especies acuáticas en estos ambientes), hasta hoy conocidas en México (Hoffmann *et al.*, 1986). Sket (1999) sostiene que el alto número de crustáceos estigobiontes puede ser debido a: (1) la ausencia de competidores, en particular de la Clase Insecta, (2) la especialización y partición espacial resultante, que lleva a una alta tasa de endemismo en estos ambientes, (3) la partición ecológica, y (4) las temperaturas favorables. A pesar de estas condiciones ecológicas, que le brindan la posibilidad de dominar las aguas subterráneas a este grupo de organismos, es claro que el ambiente hipogeo sigue imponiendo ciertas limitaciones a sus habitantes, las cuales generan la inquietud por conocer los procesos que los han impulsado a su establecimiento en estos hábitats.

Uno de los grandes interrogantes que se han planteado los bioespeleólogos por mucho





tiempo es ¿cómo se dio la colonización de las cuevas por la fauna que las habita?, y consecuentemente, ¿qué mecanismos de aislamiento generaron la especiación de la fauna cavernícola? Desutter-Grandcolas y Grandcolas (1996) proponen ocho posibles escenarios de origen y evolución de las especies de cuevas, basados en: (1) el estado de las condiciones ambientales en el momento de la colonización de los ambientes hipogeos (favorables ó desfavorables), (2) el modo de especiación (\*alopátrica<sup>1</sup> ó \*parapátrica), y (3) las áreas de distribución presentes de las especies resultantes. Sin embargo, entre todas las posibilidades, se reconocen dos hipótesis principales que parecen explicar más sustancialmente el origen de la fauna subterránea: la hipótesis del relictó climático y la del cambio de hábitat local (Desutter-Grandcolas y Grandcolas, 1996).

La primera de éstas, conocida también como “hipótesis del efecto Pleistoceno”, comprende el modelo más aceptado para la evolución de troglobitas terrestres (Mejía-Ortiz, 2005), y sostiene que condiciones ambientales desfavorables (usualmente cambios climáticos al final del Cenozoico) podrían haber dividido una especie epigea ancestral en (1) poblaciones hipogeas que se refugiaron en cuevas, y (2) poblaciones epigeas que migraron o se extinguieron (Desutter-Grandcolas y Grandcolas, 1996). Bajo esta hipótesis, las especies fueron “obligadas” a la colonización de ambientes hipogeos, y la divergencia de las consecuentes poblaciones pudo haber resultado en eventos de \*especiación alopátrica.

En la hipótesis de cambio de hábitat local, poblaciones epigeas ancestrales pudieron divergir para explotar recursos hipogeos sin ser “forzadas” bajo tierra por condiciones ambientales desfavorables; en este caso las dos especies resultantes, una epigea y la otra hipogea, presentan distribuciones \*parapátricas y se encuentran separadas por el límite de entrada a las cuevas en una misma área geográfica (Desutter-Grandcolas y Grandcolas, 1996). Probablemente, esta última hipótesis presente mejores argumentos para explicar el origen de la fauna acuática de las cuevas, como propone Mejía-Ortiz (2005).

Por su parte, Iliffe (1986) presenta evidencias de este mecanismo de migración activa y especiación en la fauna anquihalina del Caribe, y propone un modelo de zonación en estos ambientes que demuestra un proceso de colonización gradual del hábitat hipogeo, el cual se da a partir de especies marinas que van evolucionando en la medida que el ambiente hacia el interior de las cuevas se hace más hostil, para finalmente alcanzar las porciones profundas mixohalinas y poder, posteriormente, expandirse hacia los ambientes de cuevas dulceacuícolas.

La relativa constancia en las condiciones ambientales en cuevas también parece apoyar un proceso de adaptación gradual en un hábitat estable, que generalmente presenta pocos cambios a lo largo de períodos geológicos amplios (Barr y Holsinger, 1985; Iliffe, 1986; Mejía-Ortiz, 2005). Por esta razón, el proceso de especiación en estos ambientes es visto, en muchos casos, como gradual y continuo. Según citan Barr y Holsinger (1985), ésto se

---

<sup>1</sup> Los términos marcados con este símbolo (\*) se encuentran contenidos en el “Glosario” que se brinda al final del documento.







corroborar con la presencia de grupos de poblaciones que demuestran diferentes niveles de colonización de las cuevas, lo cual genera una sucesión de eventos que conllevan a una subsecuente divergencia, especiación (adquisición de mecanismos de aislamiento) y evolución postespeciación de caracteres troglomórficos.

La fauna de las cuevas representa modelos empíricos valiosos para el estudio de la evolución y, particularmente, de la \*adaptación, ya que la naturaleza ampliamente repetitiva de los cambios morfológicos en muchos taxones y las respuestas evolutivas aparentes a los rasgos únicos de estos ambientes – especialmente a la ausencia de luz –, ofrecen notorias ventajas para su evaluación (Culver *et al.*, 1995). Igualmente, la menor complejidad de estos ambientes expone una conveniencia en este aspecto, debido a que las presiones de selección pueden ser claramente reconocidas en un contexto más simple (Culver *et al.*, 1995).

Este tipo de \*adaptaciones que los habitantes de las cuevas han desarrollado a través de su evolución comprenden, en sentido \*teleológico, toda una gama de ajustes biológicos que les han brindado la posibilidad de optimizar la explotación de su ambiente e incrementar, de esta forma, sus oportunidades de supervivencia y de perpetuación de la especie (Mejía-Ortiz, 2005). Para que estas \*adaptaciones puedan realizarse se requiere que los rasgos involucrados presenten cierta variabilidad genética y una ausencia de presiones selectivas en conflicto, o restricciones genéticas como ligamientos, que anulen u oscurezcan el proceso de optimización (Culver, 1982); un ejemplo claro lo brinda Culver en 1982, quien expone que si “la solución óptima para sobrevivir en el ambiente pobre en alimento de las cuevas son tasas metabólicas reducidas, se asume que la variación genética en este rasgo existe en algún punto y que allí no existen presiones selectivas en conflicto, como crecimiento rápido para escapar a la depredación”.

Los cambios estructurales más evidentes en las especies de cuevas incluyen una carencia o disminución en la pigmentación de los individuos, así como una considerable reducción ocular (Pearse, 1938; Jefferson, 1976; Culver, 1982). Estas características distintivas se presentan como respuesta evolutiva a un ambiente con bajo suministro de luz y baja disponibilidad alimenticia (Pearse, 1938; Jefferson, 1976). Igualmente, es muy particular en los organismos de cuevas la reducción de las tallas corporales (Hobbs *et al.*, 1977) y la retención de caracteres juveniles en adultos (Culver, 1982), ambos aspectos relacionados – según los respectivos autores – con la escasez de alimento.

Por su parte, los animales de las cuevas han mostrado una reducción en el consumo de oxígeno cuando se les compara con especies epigeas relacionadas cercanamente (Hüppop, 1985; Mejía-Ortiz y López-Mejía, 2005), lo cual es causado por tres factores principales: su adaptación a bajos niveles de oxígeno, la relativa constancia de las condiciones ambientales combinada con una falta de depredadores y la general escasez de alimento (Hüppop, 1985). Estas condiciones limitantes de recursos alimenticios han derivado en reducidos tamaños de población y bajas tasas de crecimiento poblacional (Poulson y White, 1969; Culver, 1982),





características que también se encuentran asociadas con una significativa prolongación del tiempo de vida y del desarrollo (Poulson y White, 1969). Debido a los pequeños tamaños de población, es común que la competencia se vea reducida en las especies de cuevas y la exclusión por este mecanismo es muy rara (Poulson y White, 1969). Igualmente, en un ambiente de baja competencia y relativamente libre de depredadores, los troglobitas más antiguos han perdido algunas pautas de comportamiento agonístico y las respuestas de escape cuando son molestados (Poulson y White, 1969).

La conspicua reducción o pérdida de algunas estructuras durante la evolución de estos organismos ha sido denominada “evolución regresiva” (Culver, 1982; Kane y Richardson, 1985; Mejía-Ortiz, 2005), sin embargo, también es muy común la presencia de algunos rasgos de troglomorfismo constructivo que se presentan, principalmente, como mecanismo de compensación sensorial (Mejía-Ortiz *et al.*, 2006a).

La elongación y el cambio estructural de apéndices sensoriales y caminadores comprenden algunas de las adaptaciones progresivas más notables en organismos de cuevas (Mejía-Ortiz *et al.*, 2006a). Esta modificación se encuentra relacionada, en ciertas situaciones, con la detección y captura de alimento (Hobbs *et al.*, 1977; Gillieson, 1996), o en algunos casos se presenta como mecanismo de economía metabólica para el movimiento (Culver, 1982). Otro ajuste morfológico de gran relevancia en este aspecto lo presenta el número y tamaño de órganos sensoriales, los cuales se incrementan al aumentar el tamaño de los apéndices que los portan, sea por incremento en el área superficial o en la densidad de los mismos por unidad de área (Culver, 1982). Este tipo de adaptaciones también se ha observado en especies habitantes de otros ambientes como el mar profundo, lo cual sugiere la presencia de fuerzas selectivas similares, probablemente la escasez de alimento.

En algunas especies troglobias, se han identificado cambios adaptativos en la anatomía del cerebro, donde el lóbulo óptico disminuye en tamaño y se incrementa el de los receptores de equilibrio dinámico y estático, así como el del impulso táctil, entre otros (Culver, 1982). Igualmente, se ha evidenciado un cambio en su composición bioquímica y la presencia de estructuras especializadas para reservas de lípidos, esto último como fuente de energía potencialmente utilizable (Vogt y Štrus, 1992; Mejía-Ortiz, 2005).

También se presentan cambios en la biología reproductiva y en el ciclo de vida de muchas especies de cuevas. En las especies acuáticas, en particular, estos cambios incluyen: una menor producción de huevos y un incremento en su tamaño, lo que sugiere una eclosión en etapas más avanzadas y un menor número de estadios larvales; una producción anual de huevos más impredecible y una frecuencia de apareamiento reducida (Hobbs *et al.*, 1977; Gillieson, 1996). Estas condiciones de baja tasa reproductiva, en conjunción con una vida prolongada y pequeños tamaños de población, limitan en gran medida el potencial de cambios evolutivos rápidos en las especies de cuevas, pero esto no es de mayor importancia en un ambiente que cambia lentamente y de manera sutil sobre tiempos geológicos relativamente amplios (Poulson y White, 1969).





El tema de las posibles causas de la evolución regresiva en los organismos de cuevas ha sido muy controversial, y aun hoy no existe un consenso entre los biólogos sobre los mecanismos evolutivos implicados. A pesar de que Darwin adjudicó al desuso estas características regresivas (ver Culver, 1982; Kane y Richardson, 1985), simultáneamente estableció el patrón para los principales competidores a esta hipótesis (Kane y Richardson, 1985) al introducir la denominada “correlación de crecimiento”, que incluye tanto \*pleiotropía como \*alometría, así como la ventaja selectiva indirecta, debido al principio de que “la selección natural está continuamente tratando de economizar en cada parte” (Kane y Richardson, 1985).

Esta ventaja selectiva indirecta es la base de la hipótesis de “economía de energía”, la cual le confiere a la selección natural el efecto principal en los rasgos de evolución regresiva de las especies de cuevas (Culver, 1982; Mejía-Ortiz, 2005). Según esto, al presentarse una baja disponibilidad alimenticia en estos ambientes, una mutación que reduce una estructura inútil (como los ojos) tendrá una ventaja selectiva en los organismos ya que ahorra energía (Culver, 1982; Mejía-Ortiz, 2005). Esta hipótesis sostiene que las especies aisladas en cuevas que presentan ojos y pigmentación muestran poca evolución regresiva debido a que éstas no se encuentran fuertemente limitadas por alimento (Culver, 1982).

Una segunda hipótesis sostiene que la evolución regresiva puede ser considerada como un efecto indirecto de \*pleiotropía. Este término hace referencia al “fenómeno de un único gen que es responsable de un número de efectos fenotípicos distintos y aparentemente no relacionados” (Allaby, 1999). Así, genes para rasgos selectivamente ventajosos (como la elongación de apéndices sensoriales y caminadores), pueden tener efectos pleiotrópicos negativos en estructuras como los ojos y pigmentos que son adaptativamente neutras. Esto supone que estructuras “inútiles” se pierden por efecto colateral de la selección de caracteres adaptativos relacionados con el ambiente de cuevas (Kane y Richardson, 1985). A pesar de que, según estos últimos autores, las bases estructurales de los efectos pleiotrópicos eran desconocidas para Darwin, seguramente podrían representar una manifestación del fenómeno que él agrupó bajo el concepto de “correlación de crecimiento”, y por esto, igualmente se consideró como una explicación Darwiniana de los rasgos regresivos.

Entre las principales hipótesis de la evolución regresiva en animales de cuevas, también se encuentran algunas formulaciones Neo-Lamarckianas que apelan a los efectos del desuso y tratan a las características regresivas como selectivamente neutras (Kane y Richardson, 1985). Según Wilkens (1992), la alta variabilidad en los rasgos regresivos en las formas de cuevas, en contraste con la baja variabilidad en los rasgos constructivos, señalan una ausencia de selección en los primeros.

Bajo este escenario, se formula una tercera hipótesis que sostiene que los rasgos regresivos en las especies de cuevas se dan por la acumulación aleatoria de mutaciones neutrales, donde la presión de mutación es la fuerza que dirige la evolución en estas características





(Culver, 1982; Wilkens, 1992). Los principios más importantes al considerar el origen de la evolución regresiva por este mecanismo son: (1) pérdida o disminución de la influencia de la selección, (2) incremento de la variabilidad genética y estructural debido a la no eliminación de las mutaciones azarosas, y (3) \*homocigosidad de desarrollo lento de las mutaciones regresivas debido a la presión de \*mutación (Wilkens, 1992). No obstante, se han establecido tres objeciones principales a este planteamiento, que incluyen: el tiempo necesario para que se fijen estas mutaciones, la posibilidad que tienen de incrementar en lugar de reducir las estructuras, y el papel que realmente puede estar jugando la selección en el proceso (Culver, 1982; Mejía-Ortiz, 2005).

Cada una de las anteriores hipótesis tiene sus adeptos, y han sido numerosos los estudios dirigidos a probarlas (ver Wilkens, 1982, 1986, 1992; Poulson, 1985; Sket, 1985); sin embargo, Poulson (1981; En: Culver, 1982) sugiere que tanto la \*mutación como la selección en general se encuentran involucradas en la evolución regresiva y que su importancia relativa depende de la estructura comprendida, siendo más importante la selección cuando la energía implicada es grande.

Un punto de vista alternativo, aunque un poco polémico y anticuado (como lo cataloga Culver, 1982), lo brinda la hipótesis \*ortogenética de senescencia filética (\*filogerontismo) propuesta por Vandel (1960, En: Culver, 1982), según la cual los organismos de cuevas se encuentran al final de líneas evolutivas antiguas, y su falta de adaptación para sobrevivir en otros ambientes más exigentes los está dirigiendo a la colonización de las cuevas. Con palabras textuales de Vandel (1964, En: Romero, 1985): “no es que la ceguera y la despigmentación fueran comunes a los organismos debido a que vivían en las cuevas, sino que debido a que eran ciegos, despigmentados y representaban una ‘línea filética’ moribunda, ellos invadieron las cuevas”.

Es de esperarse que la controversia referente a las posibles causas de la evolución regresiva en organismos de cuevas continúe por bastante tiempo (Culver, 1985), y que salgan a relucir nuevos esfuerzos por probar cada una de las diferentes hipótesis. Sin embargo, es evidente que, cualquiera que sea el mecanismo evolutivo implicado, los organismos que habitan ambientes hipogeos presentan un cierto tipo de \*adaptaciones específicas, las cuales les confieren una serie de ventajas para la subsistencia en este medio. Estas \*adaptaciones, al desarrollarse en un escenario evolutivo de relativa constancia ambiental en comparación con hábitats superficiales menos “estables”, hace que los organismos que los habitan sean más susceptibles a los cambios en el medio, por lo cual se encuentran más propensos a la extinción (Watson *et al.*, 1997; Sket, 1999; Schmitter-Soto *et al.*, 2002). Se ha reportado que algunas especies de cuevas, al ser su hábitat relativamente pobre en recursos orgánicos, pueden incrementar momentáneamente sus tamaños poblacionales ante una leve contaminación orgánica, no obstante, ante un impacto persistente de este tipo, estas especies serán desplazadas por representantes epigeos más competitivos y energéticamente exigentes (Sket, 1999).





La relativa fragilidad de la fauna subterránea, dada por su condición estenoica y el restringido nicho que ocupan, en conjunción con sus reducidos tamaños poblacionales y bajas tasas reproductivas, hacen a estas especies muy vulnerables a alteraciones en su hábitat ocasionados por el hombre. Se ha reportado que actividades humanas como la extracción de agua y la contaminación de mantos acuíferos, pueden tener grandes impactos sobre especies hipogeas (Watson *et al.*, 1997, Sket, 1999), razón por la cual la preservación de estos ambientes reviste especial cuidado.

A pesar de la importancia que los cenotes presentan para el sostenimiento de la biodiversidad de la isla de Cozumel, hecho fundamentado en que generalmente las especies que habitan estos ambientes son endémicas (Jefferson, 1976; Iliffe, 1986, Mejía-Ortiz *et al.*, 2006b, 2007a, 2007b), su fauna acuática es prácticamente desconocida y en general ha sido poco el esfuerzo encaminado a su estudio. Teniendo en cuenta la gran vulnerabilidad de las especies que habitan estos cuerpos de agua y su gran fragilidad, se identifica la necesidad de generar conocimiento científico relacionado con la composición específica de la fauna en los sistemas anquihalinos de la isla, así como sobre las adaptaciones que han desarrollado para la vida en estos ambientes, las cuales les confieren una gran vulnerabilidad ante los cambios en su medio y les otorgan ciertos atributos como indicadores biológicos del estado del ecosistema.

Con miras a generar conocimiento particular sobre los ambientes subterráneos de la isla de Cozumel, que contribuyan a su protección y a un mejor manejo de sus recursos, se llevó a cabo la presente investigación, la cual se planteó el objetivo de contribuir en la identificación de las especies estigobias que habitan los cenotes de la isla de Cozumel y de describir algunas de sus adaptaciones para la supervivencia en este medio. Este trabajo se desarrolló dentro del marco del proyecto “Los crustáceos cavernícolas de la isla de Cozumel, México” de la Universidad de Quintana Roo (Unidad Cozumel), bajo la dirección del Dr. Luis Manuel Mejía Ortiz.





## 2. ANTECEDENTES

El estudio de los cenotes y su biota asociada tomó un gran impulso en México con el trabajo llevado a cabo por Pearse y colaboradores en el año 1936, quienes realizaron una descripción del ambiente físico de estos cuerpos de agua, donde proponen una clasificación de acuerdo a su configuración geomorfológica y su “antigüedad”, y presentan los primeros registros biológicos de la fauna que los habita. Dentro del marco de este estudio, Hall (1936) desarrolló una investigación sobre las características físicas y químicas del agua, en la cual incluyó las variables temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, dióxido de carbono y pH, y logró diferenciar dos tipos de cenotes en la región de Chichén Itzá: el primero presenta un gradiente vertical de temperatura y oxígeno disuelto, con una capa anóxica después de los 6 metros de profundidad y con la presencia de ácido sulfhídrico gaseoso; los segundos, con temperatura y concentraciones de oxígeno uniforme y con ausencia de ácido sulfhídrico; las diferencias entre los dos tipos las justificó de acuerdo a su conexión con aguas subterráneas. Estudios relacionados son ampliados posteriormente por Díaz-Arce *et al.* (2000), Cervantes-Martínez *et al.* (2002) y Schmitter-Soto *et al.* (2002), para la península de Yucatán, y por Mejía-Ortiz *et al.* (2007b) y Yáñez-Mendoza *et al.* (2007) en particular para la isla de Cozumel.

Por su parte, Creaser (1936) participó en el mismo estudio de Pearse *et al.* (1936), en el cual aporta una lista de las especies de crustáceos que habitan los cenotes y expone algunos comentarios con referencia a su origen, donde prevalece la teoría del origen marino basada en la presencia de manantiales de aguas subterráneas que afloran en zonas marinas y/o salobres, a partir de las cuales las especies se podrían adaptar a las condiciones imperantes, migrar y colonizar los ambientes hipogeos dulceacuícolas. Estos estudios se complementaron posteriormente con los trabajos de los mismos autores en los documentos de Pearse (1938) y Creaser (1938).

En 1956, Holthuis hace una enumeración de los crustáceos decápodos habitantes de aguas subterráneas, donde incluye algunas especies presentes en México. Posteriormente, Hobbs y colaboradores realizan en el año de 1977 un estudio sobre los crustáceos decápodos troglobios de América, en el que brindan un estimativo de la composición de la fauna y documentan un total de 55 especies, distribuidas en 18 géneros y 8 familias. En 1981, Reddell retoma el estudio de la fauna cavernícola de México en un extenso trabajo que incluye una descripción de las regiones cársticas del país y una amplia lista con la composición específica, en la cual se reportan un total de 12 especies de animales estigobios para toda la península de Yucatán y se presentan algunos comentarios sobre su origen.

En una serie de trabajos llevados a cabo por Pérez-Aranda (1983a, 1983b, 1984a, 1984b, 1985), se recopila cierta información biológica referente a las especies de crustáceos estigobios de la Península de Yucatán, con algunos datos ecológicos y notas sobre su







distribución. Igualmente, en trabajos particulares se reportan y describen nuevas especies de decápodos en diversas regiones de México (Holthuis, 1977; Mejía-Ortiz *et al.*, 2003; Sternberg y Shotte, 2004; Álvarez *et al.*, 2005).

Kensley (1988) efectúa nuevos registros de decápodos pertenecientes a las familias Agostocarididae e Hippolytidae en la península de Yucatán, e incluye algunas especies encontradas en la isla de Cozumel. Dentro de la primera familia, este autor describe a *Agostocaris bozanici* y presenta algunos rasgos que la diferencian de *Agostocaris williamsi*, la primera especie del género anteriormente identificada por Hart y Manning en 1986. Por su parte, en la familia Hippolytidae reporta 3 especies, de las cuales facilita sus descripciones: *Yagerocaris cozumel*, dado su nombre como epónimo de la isla a la que se restringe, la cual comprende un nuevo registro a nivel tanto genérico como específico; la especie *Somersiella sterreri* Hart y Manning, 1981; y finalmente *Janicea antiguensis* Chace, 1972. Por su parte, Iliffe (1992, 1993) realizó un inventario de las especies acuáticas que habitan en las cuevas de la península de Yucatán, y encontró poblaciones de los camarones *A. bozanici*, *Y. cozumel*, *S. sterreri* y *J. antiguensis*, más el anfípodo *Bahadzia setodactylus*, limitadas a las cuevas de la isla de Cozumel. La lista de especies de crustáceos en los cenotes de Cozumel es ampliada por Mejía-Ortiz *et al.* (2006b), quienes además de las especies anteriormente mencionadas reportan camarones *Procaris* spp. en nuevas localidades de la isla, y por primera vez registran la existencia de camarones del género *Barbouria* y de termosbaenáceos del género *Tulumella*, ambos representando especies potencialmente nuevas.

De todas las especies de decápodos estigobios reportadas hasta la fecha en Cozumel, en el presente estudio únicamente se registraron ejemplares de los géneros *Barbouria*, *Procaris* y *Agostocaris*, por lo cual los documentos que brindan antecedentes taxonómicos se restringirán a estos grupos.

El género *Barbouria* se ha considerado monotípico, con *B. cubensis* como único representante actual. Esta especie fue descrita en 1872 por von Martens, quien la ubicó en el género *Hippolyte*; no fue hasta 1912 que Rathbun describió el género *Barbouria* para ubicar a la especie *B. poeyi*, la cual fue colocada como sinonimia de *B. cubensis* por Barbour (1945). A partir de esta fecha, la especie ha sido registrada en varias localidades del Caribe y de Bermuda, y numerosos son los trabajos que brindan descripciones de estos ejemplares (Botosaneanu y Holthuis, 1970; Holthuis, 1974; Buden y Felder, 1977; Hobbs *et al.*, 1977; Hobbs III, 1978; Hart y Manning, 1981; Manning y Hart, 1984; Iliffe, 2003; Álvarez *et al.*, 2004), así como consideraciones sobre su ubicación taxonómica (Chace, 1972; Buden y Felder, 1977; Manning y Hart, 1984; Christoffersen, 1987, 1990). Los ejemplares encontrados en la isla de Cozumel presentan algunos rasgos morfológicos que difieren de lo expuesto por sus congéneres en otros ambientes insulares del Caribe, por lo cual Mejía *et al.* (2008) describen la nueva especie *Barbouria yanezi*.

La familia Agostocarididae fue descrita en 1986 por Hart y Manning, para ubicar la recién





descubierta *A. williamsi*. La segunda especie del género en ser descubierta fue *A. bozanici* a partir de ejemplares recolectados en el cenote Xkan Ha, en la isla de Cozumel, México (Kensley, 1988). Finalmente, Álvarez *et al.* (2004) registran un tercer representante, *A. acklinsensis*, en las islas Acklins (Bahamas) y brindan una clave de identificación para las especies del género.

La primera especie descrita del género *Procaris*, fue *P. ascensionis* (Chace y Manning, 1972) de la isla Ascensión en el Atlántico Sur; en este mismo artículo se ofrece la descripción detallada de la nueva superfamilia Procaridoidea y la familia Procarididae. En 1973, Holthuis encuentra una segunda especie, *P. hawaiiiana*, en las islas de Hawai en el Pacífico, y posteriormente Hart y Manning (1986) describen a *P. chacei* a partir de ejemplares de la isla de Bermuda. Diversos autores registraron ejemplares del género en la isla de Cozumel, en el Caribe mexicano (Kensley, 1988; Iliffe, 2003), pero no fue hasta el 2004 que Sternberg y Schotte describieron la especie *P. mexicana* a partir de ejemplares provenientes de la Cueva Quebrada en el sistema Chankanaab. Por último, se encuentra un reporte reciente de la especie *P. noelensis* (Bruce y Davie, 2006) en las islas Christmas, en el Indo-Pacífico.

El conocimiento del origen y la edad filogenética de la fauna subterránea ha intrigado durante mucho tiempo a la comunidad científica, y algunos autores plantean diversos escenarios de especiación y evolución de estos organismos en relación a los patrones biogeográficos de las especies teniendo como base sus características morfológicas prominentes, en la medida que han considerado que los niveles de evolución regresiva presentan una estimación ponderada del tiempo de aislamiento en el ambiente hipogeo (Howarth, 1980; Iliffe *et al.*, 1983; Barr y Holsinger, 1985; Wilkens, 1982, 1986; Hart *et al.*, 1985; Iliffe, 1986; Wilkens *et al.*, 1986; 1991; Holsinger, 1989; Hobbs III, 1994; Desutter-Grandcolas y Grandcolas, 1996). Esto ha generado diversas teorías que intentan explicar la evolución de rasgos regresivos en especies de cuevas adjudicándole este papel sea a la selección natural (Şadoğlu, 1967; Jones *et al.*, 1992; Culver *et al.*, 1995), como a la acumulación de mutaciones neutrales (Culver, 1982; Poulson, 1985; Wilkens, 1992).

En el área específica de las adaptaciones de crustáceos decápodos a la vida hipogea es de resaltar el trabajo de Mejía-Ortiz (2005), quien efectúa una extensa revisión de las modificaciones morfológicas y fisiológicas de diversas especies de las familias Cambaridae y Palaemonidae, diferenciando entre éstas y estimando el grado de adaptación con relación al relativo epigeo más cercano a cada especie. Dentro de las adaptaciones morfológicas este autor enfatizó en las relaciones lineales entre distintas medidas corporales de los organismos, incluyendo las diferentes proporciones entre la longitud de diversos apéndices (sensoriales como caminadores) y la del cefalotórax; posteriormente, en un trabajo complementario, Mejía-Ortiz *et al.* (2006a), discuten las condiciones de troglomorfo progresivo evidentes en las especies de cuevas. Adicionalmente, Mejía-Ortiz (2005) revisó las diferencias en la morfología ocular, pigmentación en ojos e integumento (esto último







complementado por Mejía-Ortiz y Hartnoll, 2005 y 2006), niveles de calcificación en el exoesqueleto y ciertos aspectos sensoriales que comprenden principalmente el tipo y número de setas presentes en diversas estructuras del cuerpo.

De los estudios de morfometría ocular entre especies de crustáceos epigeos e hipogeos cabe resaltar los trabajos de Culver (1987) y Turk *et al.* (1996), en los cuales brindan estimados de reducción estructural en una especie subterránea de anfípodo e isópodo, respectivamente. Por su parte, en una revisión microestructural de los ojos de un decápodo estigobio, Juberthie-Jupeau (1976) reporta la presencia de porosidades sobre la superficie ocular, a las cuales atribuye un papel de percepción química.

Con referencia a los apéndices sensoriales, Ziemba *et al.* (2003) realizan una comparación entre la morfometría y microestructura de las anténulas entre una especie de acócil subterránea y un habitante de aguas superficiales. En este estudio se reporta un mayor número de estetas en la especie epigea, pero la longitud relativa de estas microestructuras fue superior en el habitante de cuevas, quien además presentó unos apéndices más largos. Estas características son comparadas por los autores con las condiciones ambientales en que habitan las respectivas especies y se brindan comentarios de sus posibles funciones, así como de las probables fuerzas que derivaron en la adaptación particular de cada configuración estructural.

Por su parte, Bishop *et al.* (2004) presentan una aproximación a las estrategias de vida de crustáceos estigobios en ambientes hipóxicos y anóxicos, en los cuales son evidentes algunas modificaciones estructurales y fisiológicas para poder enfrentar estas condiciones ambientales extremas. Según estos autores, un mecanismo adaptativo recurrente de las especies subterráneas en estos casos es la economía metabólica, la cual se alcanza, entre otros medios, disminuyendo sus tasas metabólicas y por medio de la elongación de apéndices que permiten economizar en el movimiento. Vogt y Štrus (1992), reportan la presencia de estructuras extracelulares especializadas para las reservas de lípidos, las cuales comprenden otro tipo de adaptaciones de la fauna hipogea que les permiten sobrevivir en estos ambientes extremos.

A pesar de la gran importancia del desarrollo de otros mecanismos de percepción sensorial extraoculares en los organismos de cuevas, se encuentran muy pocos trabajos (fuera de los anteriormente presentados), relacionados con las funciones de las microestructuras presentes en apéndices sensoriales o caminadores de estas especies. Estudios morfológicos de diferentes crustáceos decápodos que se pueden presentar como soporte a la presente investigación (si, en su defecto, no ameritan la categoría de antecedente) comprenden, por ejemplo, el de Garm (2004a) quien realiza una revisión de las setas de siete especies de crustáceos brindando una nueva definición del término y generando un nuevo sistema de clasificación de setas de acuerdo a ciertos detalles de su morfología externa, las cuales son consideradas por el autor como reflejo de sus funciones mecánicas y sensoriales. En otro trabajo, Garm (2004b) realiza una descripción de las funciones mecánicas de los diferentes





tipos de setas del aparato bucal de siete especies de crustáceos decápodos en función de su morfología externa y posición en el apéndice.

Otras descripciones estructurales de las setas presentes en distintos apéndices sensoriales y caminadores de diferentes especies de crustáceos, se encuentran en los trabajos de Derby y Atema (1982a, 1982b), Shenoy *et al.* (1993), Wilkens *et al.* (1996), Mead, (1998), Stamhuis *et al.* (1998), Cate y Derby (2001) y Garm (2005).





### **3. HIPÓTESIS**

- 1) Los cenotes de Cozumel presentan condiciones ambientales que promueven la aparición de rasgos troglomórficos en la fauna que los habita.
- 2) Se encontrará una baja riqueza de especies entre los crustáceos decápodos estigobios de los cenotes de la isla de Cozumel, sin embargo, entre éstas se presentará un alto endemismo.
- 3) Como respuesta adaptativa a las condiciones del medio que habitan, las especies de los cenotes presentarán adaptaciones morfológicas de tipo regresivo que comprenden: reducción ocular, despigmentación en ojos e integumento y tallas reducidas; así mismo, se presentarán ciertas modificaciones progresivas como el alargamiento de apéndices caminadores y sensoriales, y una presencia de gran número de setas sobre éstos, las cuales se manifiestan como mecanismo de compensación sensorial en un medio de limitadas señales visuales.
- 4) Los niveles en los cuales se presentan las distintas modificaciones estructurales, podrán brindar un estimativo del grado de adaptación de las diferentes especies a la vida subterránea.





## **4. OBJETIVOS**

### **4.1 OBJETIVO GENERAL**

Determinar la composición específica de crustáceos decápodos estigobios en los cenotes de la isla de Cozumel y establecer el grado comparativo de adaptación morfológica para la vida hipogea entre estas especies.

### **4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- a) Identificar taxonómicamente las especies de decápodos estigobios presentes en cinco cenotes de la isla de Cozumel.
- b) Determinar las condiciones ambientales bajo las cuales habitan los decápodos cavernícolas que puedan estar motivando algún tipo de troglomorfismo.
- c) Identificar la presencia de adaptaciones morfológicas para la vida hipogea en dichas especies por medio de la evaluación morfométrica de diversas estructuras.
- d) Evaluar la configuración microestructural de diversos apéndices de los decápodos estigobios, a fin de determinar algunas de sus funciones mecánicas y sus posibilidades de compensación sensorial.





## 5. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

### 5.1 GENERALIDADES

Cozumel es la isla habitada más grande de la República Mexicana, mide 54 km de largo por 14 km de ancho (Hernández, 1999), con un área aproximada de 482 km<sup>2</sup> (Pacheco y Vega, 2007). Se localiza al Este de la Península de Yucatán en el estado de Quintana Roo (figura 1), entre los 20° 48' 00" y 20° 16' 12" N, y entre los 86° 43' 48" y 87° 01' 48" W (Orellana *et al.*, 2007), y se encuentra separada del continente por el canal de Yucatán el cual tiene 18 km de ancho y 600 m de profundidad máxima (Hernández, 1999).

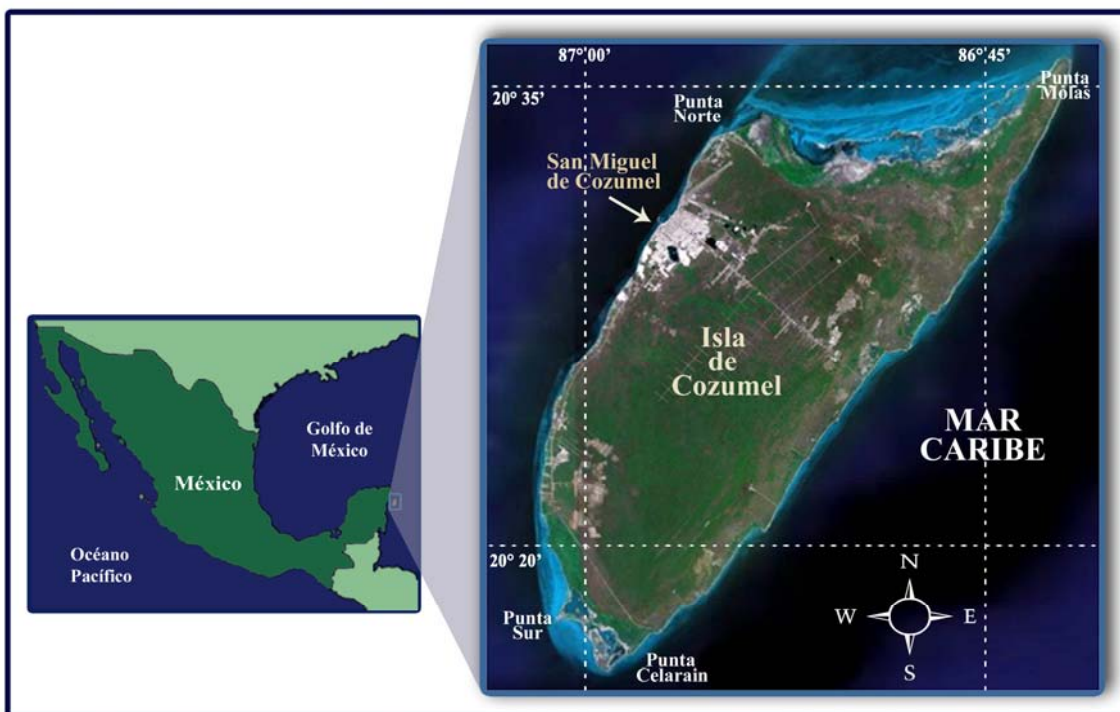


Figura 1. Ubicación geográfica de la Isla de Cozumel y delimitación del área de estudio.

### 5.2 FACTORES AMBIENTALES

#### 5.2.1 Características Geográficas

Topográficamente, la isla de Cozumel es casi plana, el punto más elevado es San Gervasio con una altura próxima a los 10 msnm (Martínez y Collantes, 2003). Son características de su relieve las cordilleras, las cuales pueden ser de dos tipos: lineales y áreas altas extendidas (Pacheco y Vega, 2007). Las primeras se encuentran localizadas al Este y Oeste de la isla; las del Este son más largas, anchas y altas, alcanzando 10 km de largo, 240 m de ancho y de 4.9 a 8.6 msnm, mientras que las del Oeste llegan a los 5 km de largo, 50 m de ancho y de 0.6 a 6.8 msnm. El segundo tipo de cordilleras es de 1 km de largo por 0.5 km





de ancho y de 2 a 4.5 msnm en áreas de la costa Sudoeste (Pacheco y Vega 2007).

Al igual que el resto de la Península de Yucatán, la isla está formada por sedimentos calcáreos de origen marino, caracterizados por sus calizas blancas cubiertas por calizas duras ricas en fósiles. Esta estructura caliza ha favorecido en Cozumel el desarrollo de galerías subterráneas, cavernas, dolinas, cenotes, pantanos y planicies lodosas (Martínez y Collantes, 2003).

En Cozumel los suelos son poco profundos, lo cual los hace fácilmente erosionables por el viento y las lluvias. Esta misma condición favorece la ausencia de drenajes superficiales en la isla, ya que la escasez de suelo contribuye a que el agua de lluvia se filtre rápidamente, a través de las fracturas presentes en la roca calcárea, desde la superficie hacia los mantos acuíferos (Pacheco y Vega, 2007).

### **5.2.2 Geología**

Geológicamente, la isla de Cozumel es considerada parte de la placa que conforma la Península de Yucatán (Pacheco y Vega, 2007), y probablemente su origen se deba a un desprendimiento del margen oriental de dicha Península durante la formación de la cuenca de Yucatán, entre el Mesozoico tardío y el Cenozoico temprano (Uchupi, 1973; En: Jordán, 1987).

La península de Yucatán es una plataforma de carbonatos parcialmente emergida, con una extensa parte continental, la cual adquiere su forma actual al final del Plioceno y durante el Cuaternario (Pacheco y Vega, 2007). Esta plataforma se encuentra formada por sedimentos del Cuaternario Superior y presenta topografía cárstica, con ausencia de sistemas superficiales de drenaje (Contreras, 1993). Las rocas en los distintos estratos son porosas y muy permeables – salvo en determinadas zonas donde la formación de “Caliche” ha generado la formación de capas impermeables –, estas características se presentan en dos niveles: cavernoso (fractura) e intragranular a través del medio poroso (Perry *et al.*, 2003; En: Pacheco y Vega, 2007).

La configuración estratigráfica de los sedimentos superficiales de la Península de Yucatán, y por ende de la isla de Cozumel, se encuentra determinada por los distintos escenarios de depósito, litificación y erosión de la roca caliza, ocasionados por los eventos de regresión y trasgresión marina resultantes, principalmente, de las glaciaciones del Cuaternario (Dengo y Bohnenberger, 1969; Logan *et al.*, 1969; Pacheco y Vega, 2007).

En una plataforma estable sujeta a poco o ningún movimiento tectónico durante la etapa de trasgresión marina, la posición de cualquier isóbata o terraza consistente representa la posición aproximada del nivel del mar en un momento determinado (Logan *et al.*, 1969). Esta particularidad permite conocer la posición de líneas de costa pasadas, a partir de las cuales se puede reconstruir la historia deposicional en la isla de Cozumel (ver Pacheco y Vega, 2007).





Entre la extensa información que brindan a este respecto Pacheco y Vega (2007) para la isla de Cozumel, y Logan *et al.* (1969) para toda la Península de Yucatán, cabe resaltar algunos eventos relevantes que han contribuido a determinar la configuración geomorfológica actual de la isla. Como punto de partida, se toma la subida en el nivel del mar durante la etapa interglacial Sangamon, durante la cual se alcanzó un máximo de seis metros por encima del nivel actual, alrededor de  $123000 \pm 6000$  años antes del presente, tiempo en el que Cozumel se convirtió (con palabras literales de Pacheco y Vega, 2007) en una “fábrica de carbonatos”. Posteriormente, el nivel del mar comenzó a descender como respuesta a la glaciación Wisconsin hasta alcanzar una caída máxima de 100 metros entre 17000 y 22000 años atrás (Pacheco y Vega, 2007), aunque, según Logan *et al.* (1969), este nivel ha sido estimado por diversos autores entre los 300 y 450 pies (100 a 150 m aproximadamente) por debajo de la línea de costa presente; durante esta época la superficie actual de la isla se encontraba expuesta a la acción eólica, lo cual trajo consigo la formación de grandes dunas en la costa Este de la isla, sobre la parte superior de los arrecifes formados en el interglacial anterior (Pacheco y Vega 2007). Por último, con el advenimiento de una nueva etapa interglacial en el Holoceno, el nivel del mar empezó a subir hasta adquirir su elevación actual, hace aproximadamente  $4000 \pm 1000$  años (Logan *et al.*, 1969); en el transcurso de esta época, la deposición carbonatada toma lugar en la angosta plataforma que rodea la isla, y comienza la erosión de las rocas de arrecife y de la arenisca eólica del Pleistoceno, por las olas y por acción de los organismos (Pacheco y Vega, 2007).

### 5.2.3 Hidrología

En la isla de Cozumel, al igual que en toda la Península de Yucatán, no se presentan cauces superficiales (como ríos y arroyos), por tal motivo los depósitos de agua subterráneos cobran particular importancia pues de ellos depende el abastecimiento de agua de la población (Anónimo, 1978; Hernández, 1999). En Cozumel, el manto acuífero se localiza en la porción central de la isla, sus aguas son relativamente duras por la disolución de las rocas calizas y se encuentra sobre una masa de agua salobre y/o marina (Martínez y Collantes, 2003; Wurl y Giese, 2005).

Según Wurl y Giese, (2005), el balance hídrico muestra que el 75% de la precipitación se pierde por evapotranspiración, el 19% por escurrimiento hacia el mar, y únicamente el 6% del aporte de lluvias es aprovechado en la recarga natural del acuífero; este 6%, así como gran parte del porcentaje de descarga al mar, se integra al sistema de conductos subterráneos que se prolongan a lo largo de toda la isla de Cozumel. En algunos puntos particulares de la isla, se presentan cuerpos de agua aparentemente aislados denominados localmente “cenotes”, los cuales representan zonas de colapso de la superficie superior de los conductos subterráneos que generan un acceso a las aguas subyacentes (Pearse, 1936; Hall, 1936; Beddows, 2003).







Las condiciones salinas varían en los distintos cenotes en relación a la distancia a la costa y la profundidad del cuerpo de agua. En este aspecto, la salinidad en las aguas superficiales es mayor en cercanías de la costa, pero hacia las porciones más internas de la isla se presenta una disminución gradual en esta variable llegando a presentar características dulceacuícolas; a pesar de esto, en los sistemas estudiados hasta el momento, siempre se presenta una capa de agua marina en cercanías al fondo, lo cual los cataloga como sistemas anquihalinos (Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007).

Hasta el momento se encuentran registrados 18 cenotes y más de 250 “aguadas” (estanques someros) en la isla de Cozumel (Mejía-Ortiz *et al.*, 2007b); estos cuerpos de agua han sido ubicados principalmente en cercanías a la costa debido a que la densa vegetación de la isla ha impedido una exploración más a fondo en las localidades internas. Muchos de estos sistemas se encuentran ampliamente decorados con espeleotemas, lo cual, según Beddows (2003), es indicativo de la existencia de, por lo menos, una prolongada fase vadosa en su génesis.

Entre los sistemas de cuevas más explorados en Cozumel se encuentran la Cueva Quebrada (Chankanaab) y el cenote Aerolito, los cuales presentan conexiones subterráneas con las aguas marinas costeras a través de conductos que se extienden hacia el interior de la isla y comprenden algunos de los sistemas totalmente sumergidos más extensos de México, con un total de 9000 y 6100 m de conductos explorados, respectivamente (Beddows, 2003).

#### **5.2.4 Clima**

Cozumel se ubica en la zona de convergencia intertropical y presenta dos tipos de clima: cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (Am), el cual abarca el 97.49% de la superficie de la isla; y cálido subhúmedo con lluvias en verano (Aw2), en el restante 2.51% de superficie (Orellana *et al.*, 2007). Las temperaturas medias mensuales fluctúan entre los 24 y 27 °C (Anónimo, 1978; Hernández, 1999; Martínez y Collantes, 2003). Las lluvias se registran durante todo el año, con una temporada relativamente seca durante los meses de febrero, marzo y abril, y dos máximos de precipitación, uno en junio y otro en septiembre (Anónimo, 1978), el promedio total anual es de 1500 mm (Orellana *et al.*, 2007).

La corriente general de vientos que domina es la de los Alisios, por lo tanto de febrero a septiembre los vientos dominantes son del Este; la velocidad promedio de estos vientos es de 10 km por hora, y pueden alcanzar hasta los 30 km/h durante algunas perturbaciones tropicales y de más de 160 km/h en huracanes. De octubre a enero, los vientos con componentes del Norte son los predominantes, siendo la velocidad de los mismos menor que en verano; ocasionalmente se presentan vientos del Oeste después del paso de un frente frío o cuando se aproxima alguna perturbación ciclónica tropical (Anónimo, 1978). La temporada de huracanes va desde julio hasta octubre, con un pico máximo en el área durante el mes de septiembre (Anónimo, 1978).







Según Orellana *et al.* (2007), se ha encontrado evidencia inicial que el fenómeno del Niño no tiene gran influencia en la región, sin embargo, durante los períodos de La Niña se presentan mayores precipitaciones y un aumento considerable en el número de huracanes (los de mayor magnitud se han presentado, casi todos, en estos períodos).

### 5.3 FACTORES BIÓTICOS

#### 5.3.1 Fauna de los cenotes

Los cenotes de la isla de Cozumel manifiestan condiciones ambientales variables de acuerdo a la incidencia de factores como la distancia a la costa y la profundidad, así como por las características geomorfológicas de cada cuerpo de agua (Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007; Mejía-Ortiz *et al.*, 2007b). Esta variabilidad promueve que se presenten amplias diferencias entre estos cenotes en relación a la fauna que los habita, al igual que entre las diversas zonas de un mismo sistema, en consideración a la presencia de los fuertes gradientes ambientales que se manifiestan tanto a nivel horizontal como vertical.

En las aguas superficiales de los cenotes el factor más relacionado con la composición de especies es la salinidad, la cual se encuentra influenciada por la distancia a la costa y por el tipo de contacto con el mar. En un estudio realizado en el Parque de Chankanaab, Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez (2002) encontraron 22 especies de decápodos habitando el área de la laguna, las cuales también se encuentran en su totalidad en las aguas marinas adyacentes. En el cenote Aerolito, también se han observado especies de origen marino como cangrejos portúnidos del género *Callinectes*, camarones peneidos (*Farfantepenaeus* sp.), así como un gran número de juveniles de peces de las familias Lutjanidae, Gerreidae, Haemulidae, Gobiidae, Eleotridae, Sphyraenidae, Mugilidae y, en mayor número, representantes de la familia Poeciliidae. Esta fauna característica en estos dos cuerpos de agua se presenta debido a la amplia conexión que presentan con las aguas costeras, la cual permite la colonización de estos ambientes por diásporas de especies marinas que penetran los conductos de comunicación. En cenotes de aguas de menor salinidad, se han encontrado palaemónidos del género *Macrobrachium* (cenotes C1 y Km1), y peces de las familias Poeciliidae, Cyprinodontidae, Eleotridae, y, en el caso particular del cenote Km1, lenguados de la familia Achiridae.

Por su parte, existen numerosos trabajos que brindan una visión de la fauna estigobia de los cenotes de Cozumel (Kensley, 1988; Iliffe, 1992, 1993; Sternberg y Schotte, 2004; Mejía-Ortiz *et al.*, 2006b, 2007a, 2007b; Yáñez-Mendoza, 2007), entre la cual se han identificado hasta el momento 5 especies de crustáceos decápodos, a saber: *Agostocaris bozanici*, en el cenote Xkan Ha; *Procaris mexicana*, en el sistema Chankanaab (y ejemplares del género en Aerolito y Tres Potrillos); *Barbouria yanezi*, en el cenote Tres Potrillos; *Yagerocaris cozumel* en Aerolito; y *Janicea antiguensis* y *Somersiella sterreri*, en el sistema





Chankanaab. Igualmente se encuentran reportados isópodos cirolánidos del género *Bahalana*, anfipodos de los géneros *Mayaweckelia* y *Bahadzia*, así como termosbaenáceos del género *Tulumella* (Mejía-Ortiz *et al*, 2006b). Por último, se ha reportado (Mejía-Ortiz *et al*, 2007a) la presencia de equinodermos endémicos en el sistema Aerolito (Asteroidea, Echinoidea y Ophiuroidea), y de algunas especies de peces de los cuales se ha logrado identificar una especie del género *Gobiomorus* en el cenote Km 1, pero sin características evidentes de adaptación a la vida subterránea.





## 6. MATERIALES Y MÉTODOS

En los inicios de la presente investigación, se analizaron algunos ejemplares provenientes de los cenotes Tres Potrillos y Xkan Ha, los cuales se encontraban preservados en la colección del Laboratorio de Bioespeleología y Carcinología de la Universidad de Quintana Roo, Unidad Cozumel. Posteriormente, para cumplir con los objetivos de este trabajo, se realizó una sesión de muestreo durante la época seca del año 2006 en cinco cenotes de la isla de Cozumel, que comprenden: Tres Potrillos, cenotes C1 y Km 1 (ambos dentro del Sistema Chankanaab), Xkan-Ha y Aerolito (figura 2), que se encuentran ubicados geográficamente en las coordenadas que se presentan en la tabla 1.

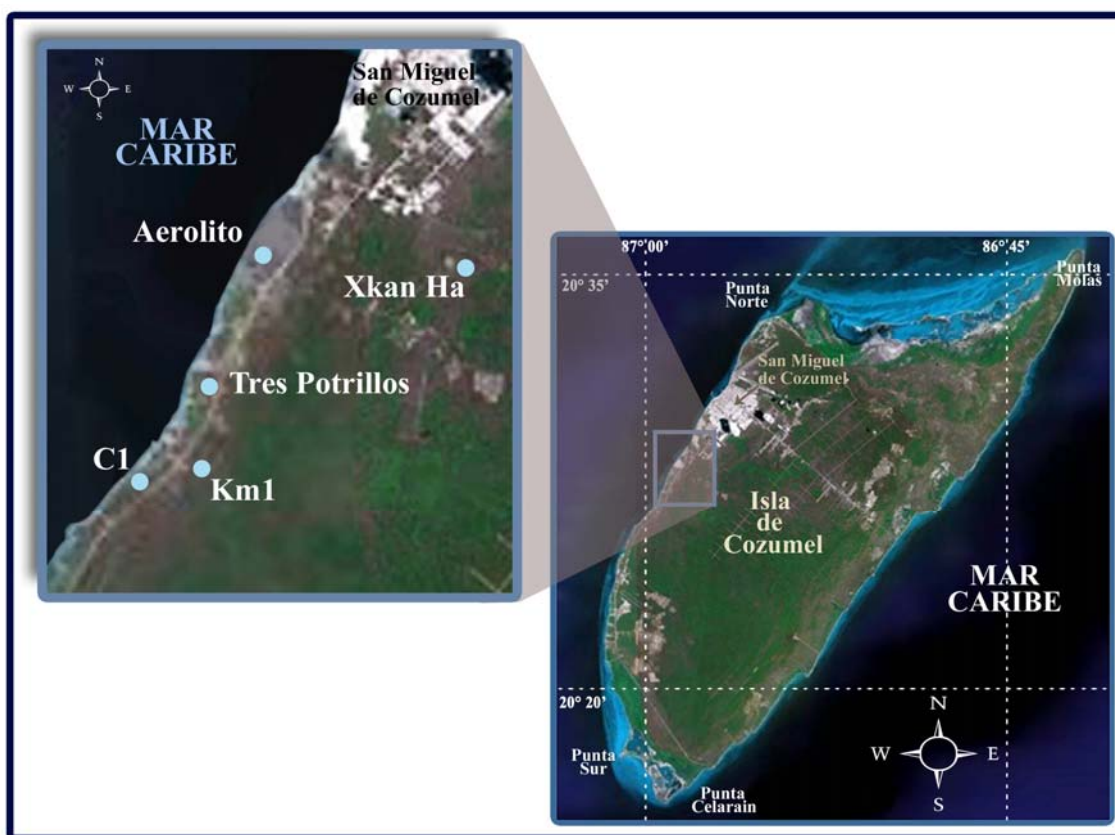


Figura 2. Ubicación de los cuerpos de agua incluidos en el presente estudio, al interior de la isla de Cozumel.

### 6.1 FASE DE CAMPO

Las capturas de los ejemplares se realizaron con ayuda de trampas con cebo, en los cenotes Tres Potrillos y Xkan Ha, mientras que en Aerolito y el Sistema Chankanaab, se efectuaron con redes de manera manual, en jornadas de exploración subacuática con ayuda de equipo de buceo autónomo. Esta variación en la metodología aplicada para la recolecta de





ejemplares, se decidió con ánimo de fomentar la captura en vista de las variantes características geomorfológicas de los cuerpos de agua. Las muestras así obtenidas fueron fijadas directamente en el campo con etanol al 70%.

Tabla 1. Ubicación geográfica de los cenotes incluidos en el presente estudio.

Cenote	Latitud (N)	Longitud (W)
<b>Aerolito</b>	20° 28' 00"	86° 58' 45"
<b>Xkan Ha</b>	20° 27' 55"	86° 57' 15"
<b>Tres Potrillos</b>	20° 27' 05"	86° 59' 15"
<b>Km 1 (Chankanaab)</b>	20° 26' 40"	86° 59' 45"
<b>C1 (Chankanaab)</b>	20° 26' 20"	86° 59' 50"

En cada una de las fechas de muestreo se registraron los respectivos valores de salinidad, temperatura, coeficiente de extinción de luz, pH, oxígeno disuelto y porcentaje de saturación de oxígeno (todo esto con referencia a la profundidad), utilizando un equipo HYDROLAB DataSonde 5. El procedimiento para la obtención de datos consistió en la programación del equipo en el laboratorio, con un tiempo de funcionamiento que abarcaba el período completo de muestreo y una cadencia de registro cada 30 segundos. Sin embargo, el método de inmersión del equipo HYDROLAB también varió de acuerdo al sitio de muestreo: en Tres Potrillos se introdujo de manera manual, desde la superficie directamente al fondo, por medio de su cable de transmisión, mientras que en los demás sitios de muestreo el equipo fue introducido con ayuda de equipo de buceo autónomo, de la forma que se aprecia en la figura 3.



Figura 3. Forma de introducción del equipo HYDROLAB en los cenotes, con ayuda de equipo de buceo autónomo.





## 6.2 FASE DE LABORATORIO

La identificación de especies se llevó a cabo con ayuda de los artículos y claves de Chace y Hobbs (1969), Chace (1972, 1992), Chace y Manning (1972), Hobbs *et al.* (1977), Manning y Hart (1984), Hart y Manning (1986), Kensley (1988), Sternberg y Shotte (2004) y Álvarez *et al.* (2004).

Para la diferenciación entre machos y hembras se tuvo en cuenta la presencia de apéndice masculino en el segundo par de pleópodos de los machos, sin embargo, esto únicamente fue posible en los ejemplares de *Barbouria yanezi* ya que es la única especie, entre los decápodos estigobios de Cozumel, que presenta dicha estructura.

Las medidas morfométricas y merísticas que se tuvieron en cuenta, además de incluir los registros de talla generales, se seleccionaron de acuerdo con una serie de estructuras que en estudios previos se han identificado como aquellas que presentan una mayor variación por efectos de adaptación a la vida en ambientes hipogeos (ver Culver *et al.*, 1995; Jefferson, 1976; Turk *et al.*, 1996; Mejía-Ortiz, 2005).

En términos generales, las medidas y estructuras incluidas en los registros comprenden:

### Medidas morfométricas:

- Longitud total “LT” (desde el ápice de rostro hasta el extremo posterior del telson)
- Longitud del cefalotórax “LC” (desde la escotadura post-orbital hasta el borde postero-dorsal del cefalotórax)
- Longitud de las anténulas y antenas (incluyendo segmentos basales)
- Longitud y ancho de la escama antenal
- Longitud total de los pereiópodos (desde la base del isquio al ápice del dácilo)
- Longitud y ancho de la palma de la quela del primer pereiópodo
- Longitud total del tercer maxilípodo

Las estructuras y medidas tomadas se representan de manera esquemática en la figura 4.

### Otras medidas y estructuras registradas:

- Presencia, número y tipo de setas en los apéndices
- Morfología ocular

Las medidas de longitud se tomaron por medio de un calibrador metálico (vernier) con precisión de 0.05 mm. En estos registros se utilizó un máximo de 30 ejemplares de cada especie (en los casos que las capturas así lo permitían), ya que los tamaños poblacionales de las diferentes especies en estos ambientes suelen ser bastante reducidos.







Se realizó un registro fotográfico de las microestructuras en los microscopios electrónicos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (JEOL JSM-6360 LV SEM), y del Instituto de Biología (HITACHI, Scan Electron 2460), de la Universidad Nacional Autónoma de México. Estas sesiones se llevaron a cabo a fin de contar e identificar el tipo de setas y otras microestructuras sensoriales presentes en ciertas partes del cuerpo, las cuales fueron establecidas con base en el criterio de Mejía-Ortiz (2005), y que comprenden: ojos, escama antenal, base de antenas y anténulas, borde lateral del cefalotórax, própodo y dáctilo del primer y segundo pereiópodo, y própodo-dáctilo del tercer maxilípodo.

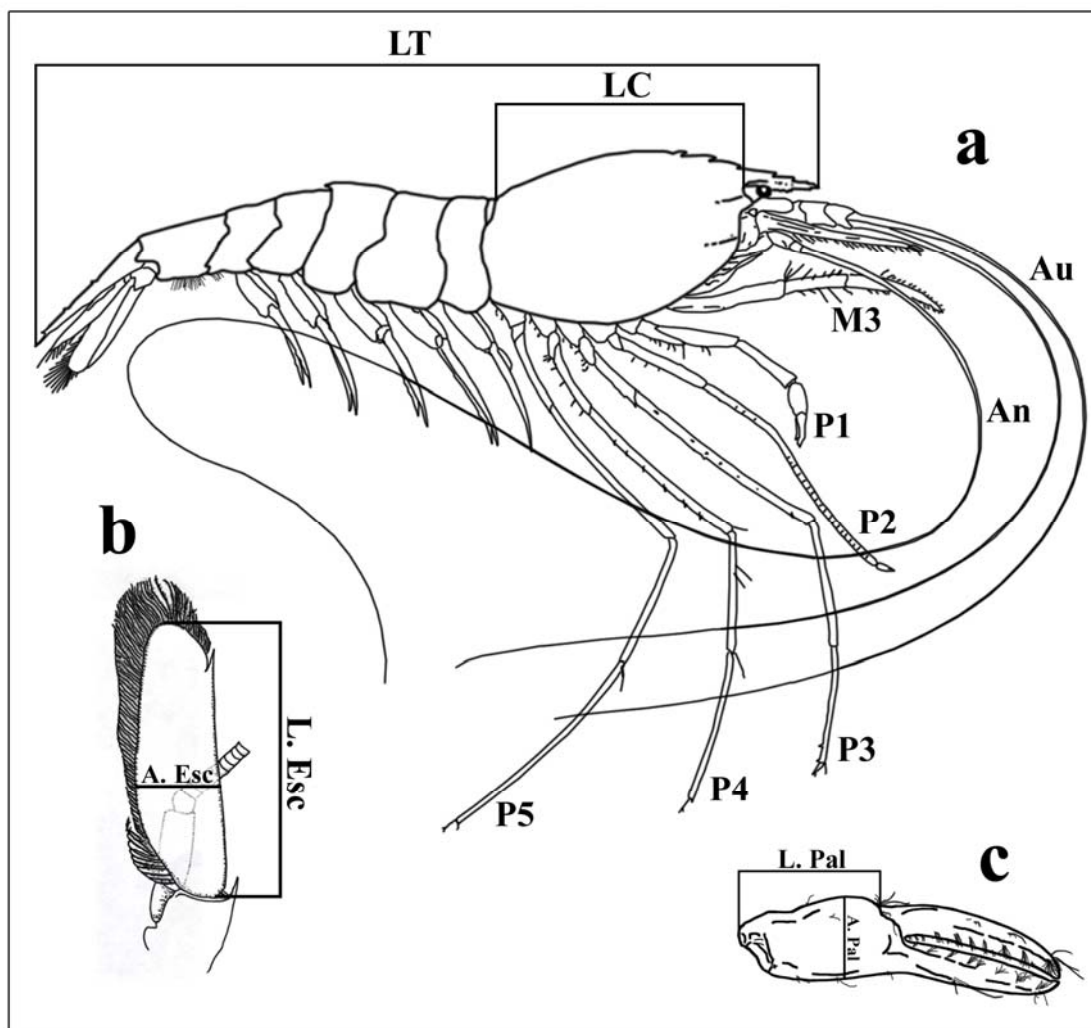


Figura 4. Estructuras y medidas registradas en los ejemplares capturados: a) Longitud total (LT), Longitud del cefalotórax (LC), Anténulas (Au), Antenas (An), Tercer maxilípodo (M3), Pereiópodos 1 al 5 (P1-P5); b) Longitud (L. Esc) y Ancho (A. Esc) de la escama antenal; y c) Longitud (L. Pal) y Ancho (A. Pal) de la palma de la quela del primer pereiópodo.





### 6.3 FASE DE GABINETE

Inicialmente, se efectuó una descripción de las condiciones fisicoquímicas de los distintos cuerpos de agua en cada uno de los puntos de muestreo, durante la época de estiaje. En la designación del tipo de agua salina, se utilizó la clasificación de Remane y Schlieper (ver Signoret, 1974).

Con referencia a las medidas de talla de los ejemplares, se realizó en un comienzo un análisis descriptivo donde se registró su valor medio y su respectiva desviación estándar.

Para determinar la presencia de dimorfismo sexual, particularmente en *Barbouria yanezi*, se evaluaron las diferencias en talla entre machos y hembras, así como en las demás medidas morfométricas, por medio de la prueba t-Student ( $\alpha = 0.05$ ) o de su relativa no paramétrica la prueba de Mann-Whitney ( $\alpha = 0.05$ ), en los casos que no se cumplieron los supuestos para la primera. Esta aproximación permitió definir si en las pruebas posteriores se podían integrar los datos de ambos sexos o si se debían analizar por separado.

Las diferencias en talla (LT y LC) de ejemplares de la misma especie entre los distintos muestreos, se evaluaron por medio de la prueba t-student ( $\alpha = 0.05$ ). En los casos en los cuales se presentaron diferencias en estas dos medidas, se llevó a cabo un análisis de comparación de líneas de regresión, que permite determinar si las diferencias en la longitud del cefalotórax se encuentran sujetas a efectos \*alométricos por incrementos en la longitud total. La ecuación de alometría es:

$$Y = aX^b,$$

Donde, “Y” es la longitud del cefalotórax, “X” es la longitud total, “a” es el intercepto y “b” es la pendiente. Para linealizar el modelo se realiza una transformación logarítmica a las variables; valores iguales a 1 en las pendientes resultantes demuestran cambios bivariados en talla sin variaciones concomitantes en la forma (isometría), mientras que si son diferentes a 1 indican que estos cambios en la talla se encuentran correlacionados con la forma (\*alometría) (Somers, 1989). Las diferencias en los valores de las pendientes de las rectas resultantes para cada muestreo, se evaluaron por medio de un análisis de varianza ( $\alpha = 0.05$ ).

A fin de estandarizar la magnitud relativa de ciertas estructuras que permitieran la evaluación entre las diferentes especies (según recomienda Sundberg, 1989), se obtuvieron distintas proporciones entre las medidas morfométricas de acuerdo a lo implementado por Mejía-Ortiz (2005), de la siguiente manera:

- Longitud Cefalotórax / Longitud Total
- Longitud antenas/ Longitud Cefalotórax
- Longitud anténulas/ Longitud Cefalotórax





- Longitud escama antenal/ Longitud Cefalotórax
- Ancho escama antenal/ Longitud Cefalotórax
- Longitud primer pereiópodo/ Longitud Cefalotórax
- Longitud segundo pereiópodo/ Longitud Cefalotórax
- Longitud tercer maxilípodo/ Longitud Cefalotórax

Al relacionar y transformar estas variables formando una proporción con la talla como denominador (en sus respectivos casos: LT o LC), se obtiene una variable de “forma” (Sundberg, 1989). Las diferencias entre especies en estas proporciones, se evaluaron por medio de la prueba de Mann-Whitney ( $\alpha = 0.05$ ).

El número de setas en los distintos apéndices y demás estructuras, se obtuvo por observación de las fotografías en microscopio electrónico, y el tipo morfológico al cual pertenecen se determinó siguiendo las pautas de clasificación de Garm (2004a, 2004b), complementado con la información brindada por Crain (1999), Cate y Derby (2001) y Moura y Buckup (2004). El número de estetascos en las anténulas se registró por observación directa con ayuda de un microscopio esteroscópico (OLYMPUS SZX 9) y su longitud se midió a partir de las fotografías en microscopio electrónico. Para estandarizar la medida de los estetascos y poder realizar la evaluación entre especies, se obtuvo una relación entre su longitud y la superficie del anillo portador; esta última medida se estimó tomando la forma de cada anillo como un cilindro y obteniendo su superficie por medio del cálculo de su área perimetral, de la manera:

$$S = (2\pi r)*L$$

Donde, S es el área superficial del cilindro, r es el radio del mismo (el cual se midió como el diámetro del anillo entre dos), y L es la longitud; estas dos últimas medidas también se registraron directamente de las fotografías en microscopio electrónico. Finalmente, para determinar si se presentaban diferencias significativas entre la longitud relativa de los estetascos entre especies, se aplicó la prueba de Mann-Whitney ( $\alpha = 0.05$ ).

Las pruebas estadísticas se realizaron con la ayuda del programa STATGRAPHIC PLUS 5.0.







## 7. RESULTADOS

### 7.1 CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES DE LOS CENOTES

A continuación se presentan algunas de las características ambientales de los cenotes incluidos en el presente trabajo, a partir de los registros de las distintas variables fisicoquímicas en cada uno de los sistemas durante la época seca del año 2006. Adicionalmente se brindan algunos comentarios con relación a la configuración geomorfológica de los distintos cuerpos de agua.

#### 7.1.1 Cenote Aerolito

El cenote Aerolito (figura 5) se encuentra incluido dentro del Sistema Paraíso, el cual comprende una extensa red de conductos subterráneos que se extienden por más de 6100 m bajo la superficie de Cozumel (Beddows, 2003). El sistema presenta un punto de contacto con el mar ubicado en una pequeña bahía (la “Caleta”), a partir del cual se extiende un conducto de 240 m de extensión que desemboca directamente en este cuerpo de agua. De este cenote salen diversos canales: dos de su extremo Nor-este, que se desplazan de manera reticulada hacia el Este; y otro de su parte media, el cual se dirige casi linealmente hacia el Sur y de forma paralela a la línea de costa (figura 6).

Aerolito posee una forma superficial irregular y, entre los cuerpos de agua incluidos en el estudio actual, es el cenote que presenta un mayor espejo de agua (figura 5). En la porción Noreste se encuentra un ingreso lateral a una galería, la cual mantiene una posición horizontal durante unos metros para después dar paso a un cambio pronunciado de pendiente y a una caída vertical hasta los 8 m de profundidad; posteriormente se extiende en posición horizontal durante un espacio considerable, para después presentar un segundo cambio de pendiente que se mantiene hasta alcanzar una profundidad máxima de 16.5 m (figura 7a). Es de tener en cuenta que la profundidad máxima que se presenta en este trabajo se refiere al dato obtenido en la porción del sistema explorada durante el muestreo realizado (que comprende exclusivamente los canales que se especifican en la figura 6), ya que Beddows (2003) reporta una profundidad máxima de 27 m para el sistema.

Este cenote presenta aguas muy claras en la superficie, a pesar de esto, la luz logra penetrar únicamente hasta los 3.08 m de profundidad, lo cual se debe principalmente a que el acceso a la galería inundada es casi horizontal y la radiación solar no logra incidir de manera directa en esta porción del cuerpo de agua.

Las aguas superficiales de Aerolito son polihalinas, con valores medios de 20.6 ups, mientras que las más profundas presentan salinidades similares a las encontradas en las aguas marinas adyacentes, con un máximo de 37.5 ups. El mayor gradiente vertical de





salinidad en este cenote se presenta entre los 6 y los 8 metros de profundidad (figura 7c).



Figura 5. Cenote Aerolito.

La temperatura se encontró en un rango entre 25.85 y 27.66 °C, con los menores valores en la superficie del cenote y los mayores en las aguas profundas. Al igual que en el caso de la salinidad, el mayor gradiente vertical en esta variable se presentó entre los 6 y 8 m de profundidad (figura 7d). Por su parte, el pH varió entre 7.35 en la superficie y 8.21 en el fondo, y verticalmente también manifestó el mayor incremento entre los 6 y 8 m (figura 7b).

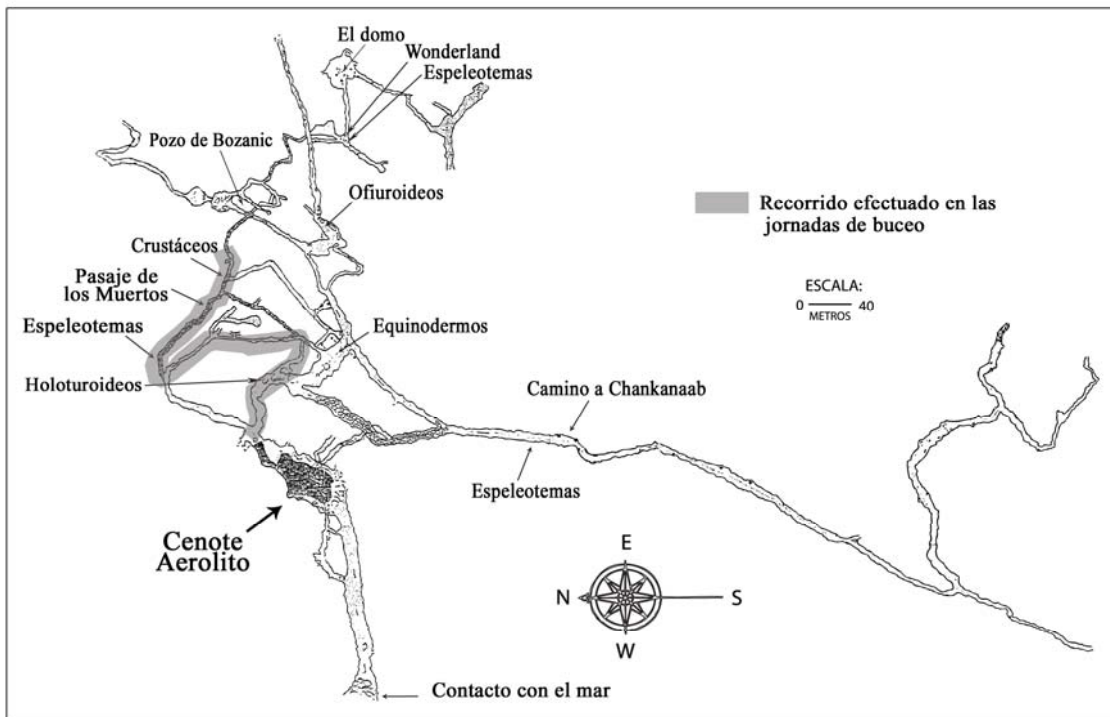


Figura 6. Mapa detallado de los conductos del Sistema Paraíso, donde se muestra la ubicación del cenote Aerolito (Tomado y modificado de Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007).



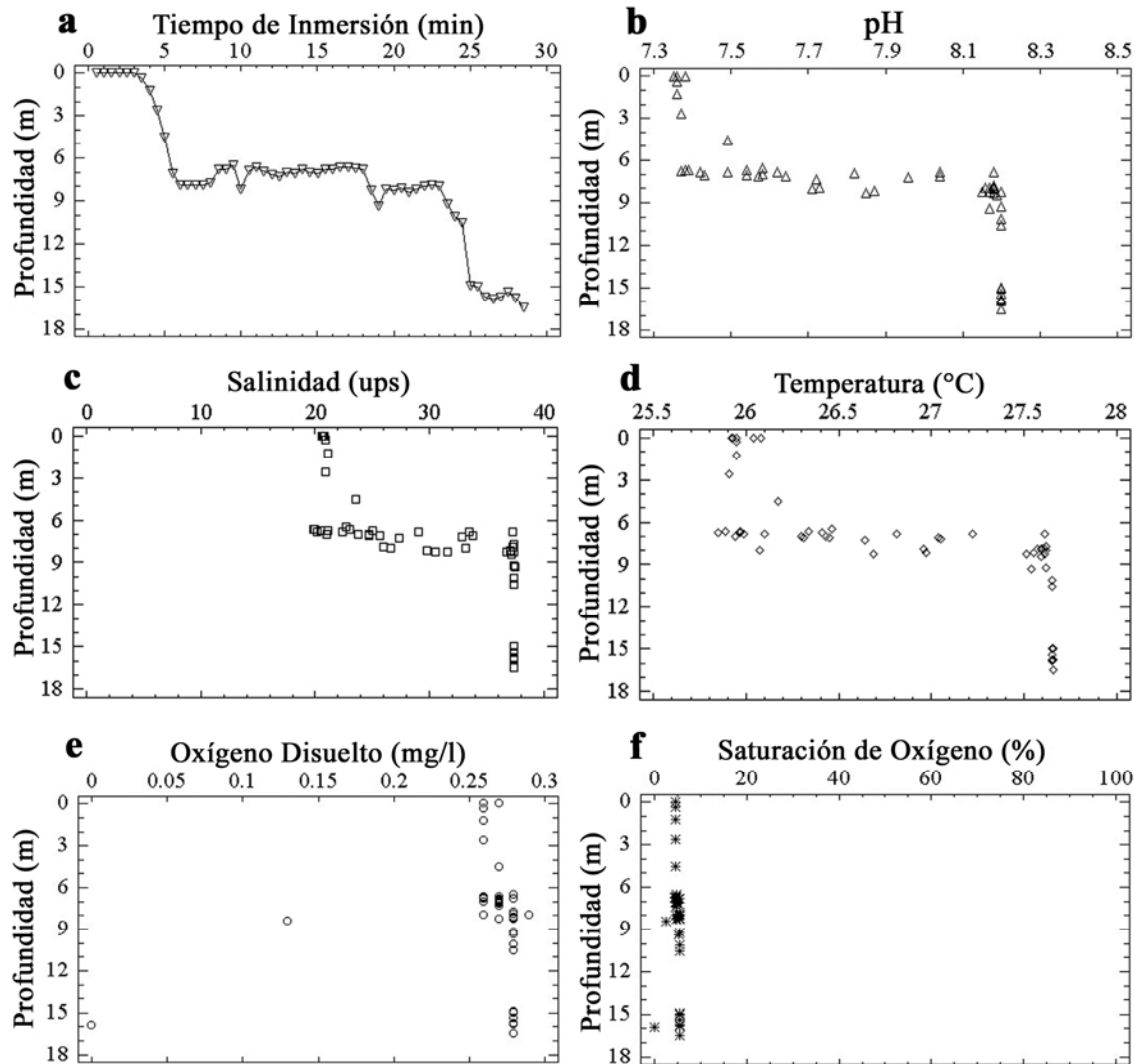
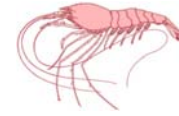


Figura 7. Características fisicoquímicas del agua en el cenote Aerolito: a) Recorrido, b) pH, c) Salinidad, d) Temperatura, e) Oxígeno disuelto y f) Porcentaje de saturación de oxígeno.

Entre todos los cuerpos de agua incluidos en el presente estudio, Aerolito es el que exhibe menores valores de concentración de oxígeno y sus aguas mantienen condiciones de hipoxia a lo largo de toda la columna, e incluso de anoxia en algunos puntos particulares (rango de concentración de oxígeno entre 0 y 0.29 mg/l) (figura 7e). La saturación de oxígeno, igualmente, se mantiene muy baja y no llega a exceder el 5.3% (figura 7f). Es notable que incluso en las aguas superficiales se estén registrando valores tan bajos en estas variables teniendo en cuenta que en esta porción se presenta contacto atmosférico. La posible explicación para esto podría radicar en la particularidad que en el punto de acceso a la galería desemboca una corriente de agua proveniente de la cueva, la cual inunda la porción superficial del cenote estableciendo, en esta ubicación específica, unas condiciones de hipoxia derivadas de procesos que estarían sucediendo en las aguas





subterráneas (no se descarta la posibilidad que estas condiciones se deban a condiciones puntuales durante la fecha de toma de datos).

### **7.1.2 Cenote Xkan-Ha**

Este cenote exhibe una forma casi circular en superficie, con un espejo de agua de aproximadamente 6 metros de diámetro (figura 8). El acceso a la galería inundada se encuentra en la porción central del cuerpo de agua y presenta una caída casi vertical hasta una profundidad de 38.18 m (figura 9a).



Figura 8. Cenote Xkan Ha.

El coeficiente de extinción de luz nos muestra una obstrucción somera (a los 5.34 m de profundidad) a la penetración de la luz, lo cual probablemente tiene origen en la presencia de taninos que tiñen el agua de la coloración característica que le da su nombre a este cuerpo de agua (Xkan-Ha significa literalmente “agua roja”). No obstante esta intensa coloración del agua, en este cenote es donde la luz logra penetrar a mayor profundidad, condición que puede estar influenciada por su mayor área de incidencia solar y por la mayor amplitud de la galería de acceso vertical.

La salinidad en este cenote se encuentra en un rango entre 0.49 a 36.54 ups. El perfil vertical de esta variable nos muestra aguas dulces (0-0.5 ups) y oligohalinas (0.5-3 ups) desde la superficie del cenote hasta una profundidad de 8 m, un incremento pronunciado y constante entre los 8 y 19 m, con valores que van de 0.5 a 31 ups, y finalmente la presencia de aguas euhalinas (31-36.54 ups) por debajo de este nivel (figura 9c).

La temperatura fluctuó entre 25.2 °C y 21.05 °C, registrados en superficie y fondo respectivamente. El comportamiento de esta variable en la columna de agua mostró una disminución gradual a medida que se incrementaba la profundidad, con pequeñas fluctuaciones entre los 8 y 12 m (figura 9d); el mayor gradiente de temperatura se observa





entre los 15 y 20 m de profundidad.

El pH no presentó gran variación en este cenote, sus valores estuvieron en un rango entre 7.01 y 7.65. Aunque el comportamiento de esta variable es muy fluctuante, y la magnitud de las variaciones no se pueden considerar significativas, se manifiesta una tendencia descendente en la medida que se incrementa la profundidad, desde la superficie hasta los 20 m (por debajo de este nivel se mantiene relativamente estable) (figura 9b).

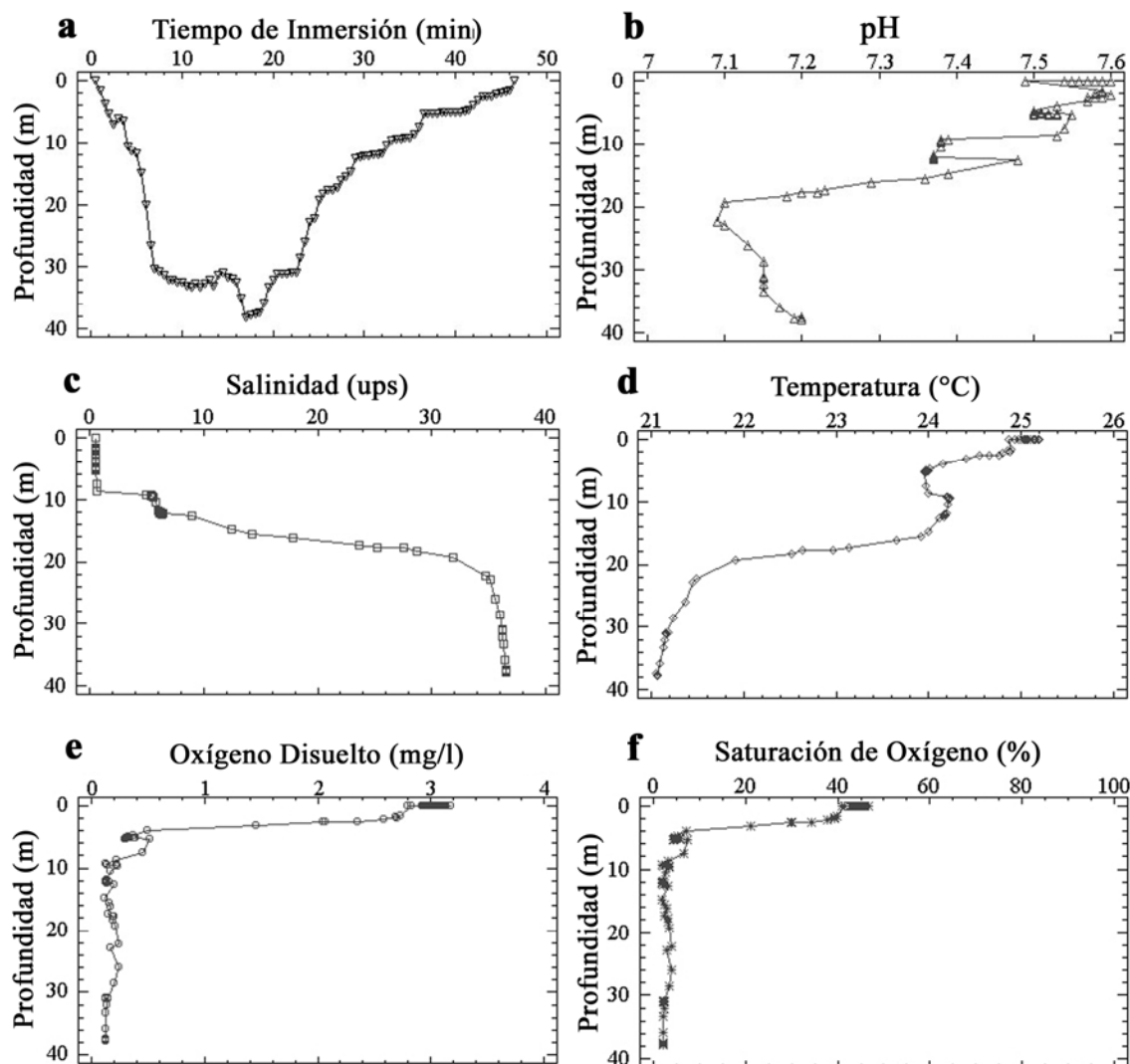
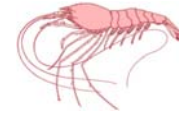


Figura 9. Características fisicoquímicas del agua en el cenote Xkan Ha: a) Recorrido, b) pH, c) Salinidad, d) Temperatura, e) Oxígeno disuelto, y f) Porcentaje de saturación de oxígeno.

La concentración de oxígeno en el agua se encontró entre 3.18 y 0.11 mg/l. Los mayores valores se observaron en la superficie del cenote los cuales descienden gradual y abruptamente hasta aproximadamente los 8 m, entre esta profundidad y el fondo se presenta un ambiente de características hipóxicas, con valores de oxígeno disuelto que oscilan entre los 0.11 y 0.3 mg/l (figura 9e). El porcentaje de saturación se encontró entre







1.7 y 46.6%, con un comportamiento vertical similar al de la variable anterior (figura 9f).

### 7.1.3 Sistema Chankanaab

El sistema Chankanaab comprende la red de galerías subterráneas completamente inundadas más grande de toda la isla de Cozumel y, seguramente, una de las mayores de todo México, con un total de 9000 m de galerías exploradas (Beddows, 2003). Presenta una salida subterránea hacia las aguas marinas costeras hacia la zona centro-occidental de la isla, la cual se da a través de un conducto de 60 m de longitud que conecta directamente con la laguna de Chankanaab (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 2002). A partir de esta última, se desprende una rama de conductos que se desplaza hacia el Este y otra hacia el Sur de forma casi paralela a la línea de costa (figura 10).

En este sistema, se tomaron datos en dos accesos diferentes: en el cenote C1, que se encuentra sobre la rama de conductos del Sur, y en el cenote Km 1, de la rama Este (figura 10). Los resultados obtenidos en estos dos cuerpos de agua se presentan de manera separada.

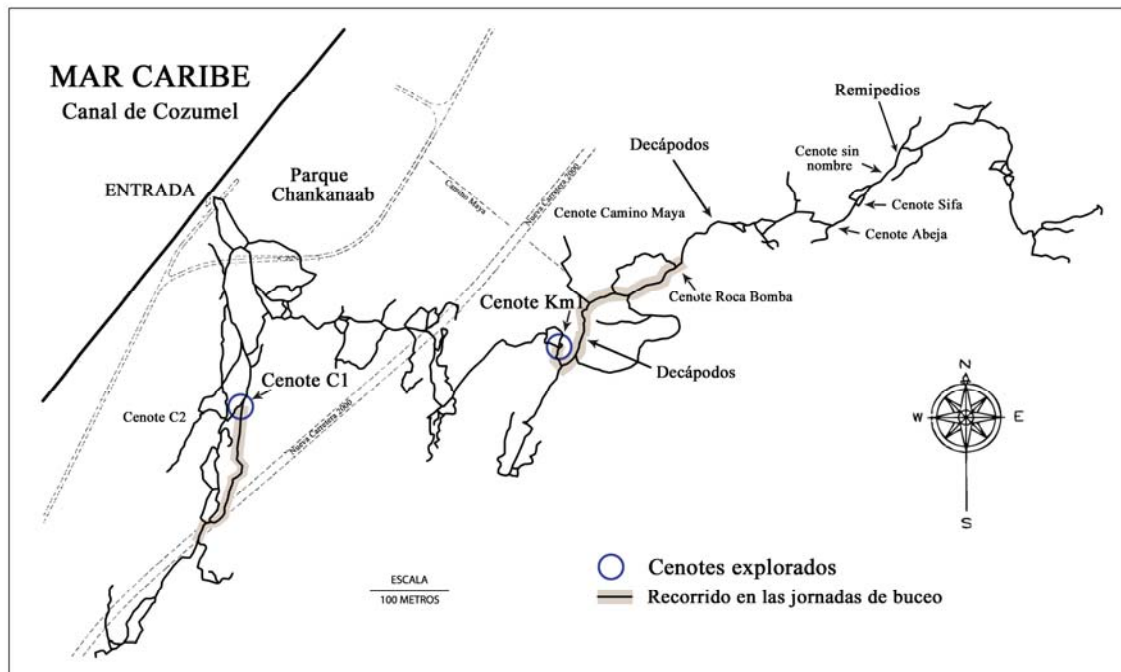
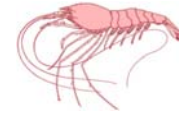


Figura 10. Mapa detallado de los conductos del Sistema Chankanaab mostrando la posición de los cenotes C1 y Km1 (Tomado y modificado de Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007).

#### 7.1.3.1 Cenote C1

Este cenote se encuentra, en línea recta, aproximadamente a 250 m de la costa, pero a través de la ruta que sigue el sistema, esta alejado de la zona de contacto con el mar por





más de 500 m de conductos (figura 10).

Este acceso al sistema presenta un área superficial irregular (figura 11), con una galería lateral de unos 4 m de amplitud y una altura aproximada de 3 m, la cual se extiende horizontalmente con la presencia de altibajos en su trayectoria y, en la fracción examinada, alcanza una profundidad máxima de 4.39 m (figura 12a). En este cenote, a pesar de tener aguas relativamente claras, la luz logra penetrar únicamente en los primeros 2.4 m de profundidad, lo cual, en un caso similar que en Aerolito, puede deberse a su configuración geomorfológica, ya que el acceso lateral a la galería inundada no permite la incidencia directa de la radiación solar dentro del cuerpo de agua.



Figura 11. Cenote C1 (Sistema Chankanaab).

Las condiciones en este sistema, y de la porción explorada en particular, son bastante similares para todas las variables registradas. El comportamiento general muestra unas condiciones casi constantes entre la superficie y los 4 m de profundidad (que será referida en adelante como capa superior), y un incremento abrupto en los valores por debajo de este límite (figura 12); es de tener en cuenta que los datos se encuentran restringidos a una porción del sistema que no excede esta profundidad, sin embargo, se considera muy factible que por debajo de este nivel se encuentre una capa inferior donde las condiciones que se registraron en el fondo se mantengan más estables.

De acuerdo al esquema general planteado, la salinidad se mantiene en valores entre 12 y 13 ups en la capa superior (aguas pleiomesohalinas), para después alcanzar un máximo de 36.78 ups en la porción más profunda (aguas euhalinas) (figura 12c). Por su parte, la temperatura estaría entre 24.7 y 24.8 °C y el pH entre 7.1 y 7.2 en la capa superior, y estas variables alcanzarían un máximo de 26.58 °C y 8.14 en el fondo, respectivamente (figura 12b, d). El caso del oxígeno disuelto, y por ende del porcentaje de saturación, es muy particular en Chankanaab, ya que en los cuerpos de agua explorados al interior de





este sistema (C1 y Km1) es donde mayores valores se observan en estas variables y en los únicos donde se presenta un incremento en las mismas conforme se aumenta la profundidad (figura 12e, f).

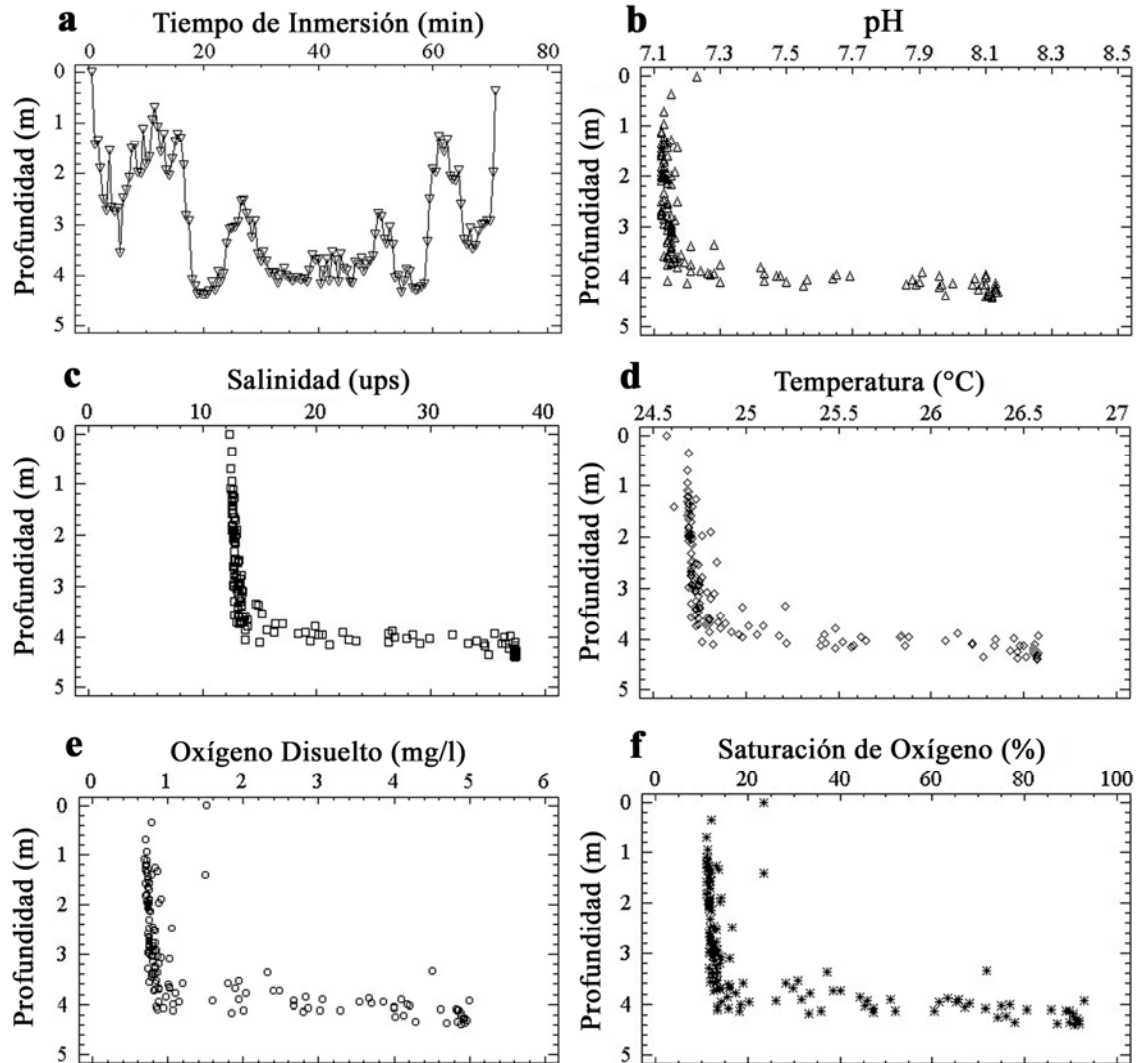


Figura 12. Características fisicoquímicas del agua en el cenote C1 (Sistema Chankanaab): a) Recorrido, b) pH, c) Salinidad, d) Temperatura, e) Oxígeno disuelto y f) Porcentaje de saturación de oxígeno.

### 7.1.3.2 Cenote Km 1

La red de conductos del Sistema Chankanaab que se extiende hacia el Este se interna en mayor medida en el terreno de la isla, por esta razón el cenote Km 1 se encuentra mucho más alejado de la costa que el anterior (aproximadamente a 575 m en línea recta al punto de la playa más cercano); por su parte, a través de los conductos del sistema, este cenote se encuentra a más de 1000 m del punto de contacto con las aguas marinas (figura 10).

El área superficial de Km 1 es casi circular, con un radio aproximado de 6 m (figura 13).







El acceso a la galería inundada se presenta en la zona media del cenote, a partir de la cual se presenta una caída vertical abrupta hasta los 7 m, seguida por una trayectoria oscilante entre los 3.5 y 7.5 m de profundidad (figura 14a).



Figura 13. Cenote Km 1 (Sistema Chankanaab).

Las aguas superficiales del cenote Km 1 son de tipo oligohalino (valores entre 2.61 y 2.76 ups de salinidad), las cuales, presentan un rápido incremento conforme se aumenta la profundidad hasta alcanzar valores relativamente estables entre 9.5 y 12.5 ups (aguas meiomesohalinas y pleiomesohalinas), en la columna de agua desde los 3 a los 6 m de profundidad. Por debajo de este nivel se presenta un intervalo estrecho, entre los 6 y 6.5 m, donde se encuentran valores en un rango que va de 12.5 ups a 35 ups (aguas pleiomesohalinas hasta euhalinas), y finalmente se alcanzan valores estables entre 35 y 37.13 ups en las aguas del fondo (figura 14c).

Las demás variables presentan un comportamiento vertical similar al observado en el cenote C1, con rangos de datos equivalentes para estos dos cuerpos de agua que se encuentran dentro del mismo sistema de cuevas (figuras 14b, d, e, f). Sin embargo, las aguas superficiales de este cenote son más cálidas, mejor oxigenadas y presentan mayores valores de pH que sus relativas en el cenote C1, situación que bien podría estar relacionada con el mayor área superficial en este cuerpo de agua que permite magnificar los procesos de aireación del agua y el efecto de calentamiento por radiación solar. Estos valores observados en la superficie disminuyen progresivamente conforme se incrementa la profundidad (salvo en el caso de la salinidad donde se evidencia un incremento), hasta llegar a valores relativamente estables en la porción de la columna de agua comprendida entre los 3 y 6 m de profundidad. Finalmente, en las aguas del fondo se observa un incremento pronunciado en todas las variables registradas (figura 14).



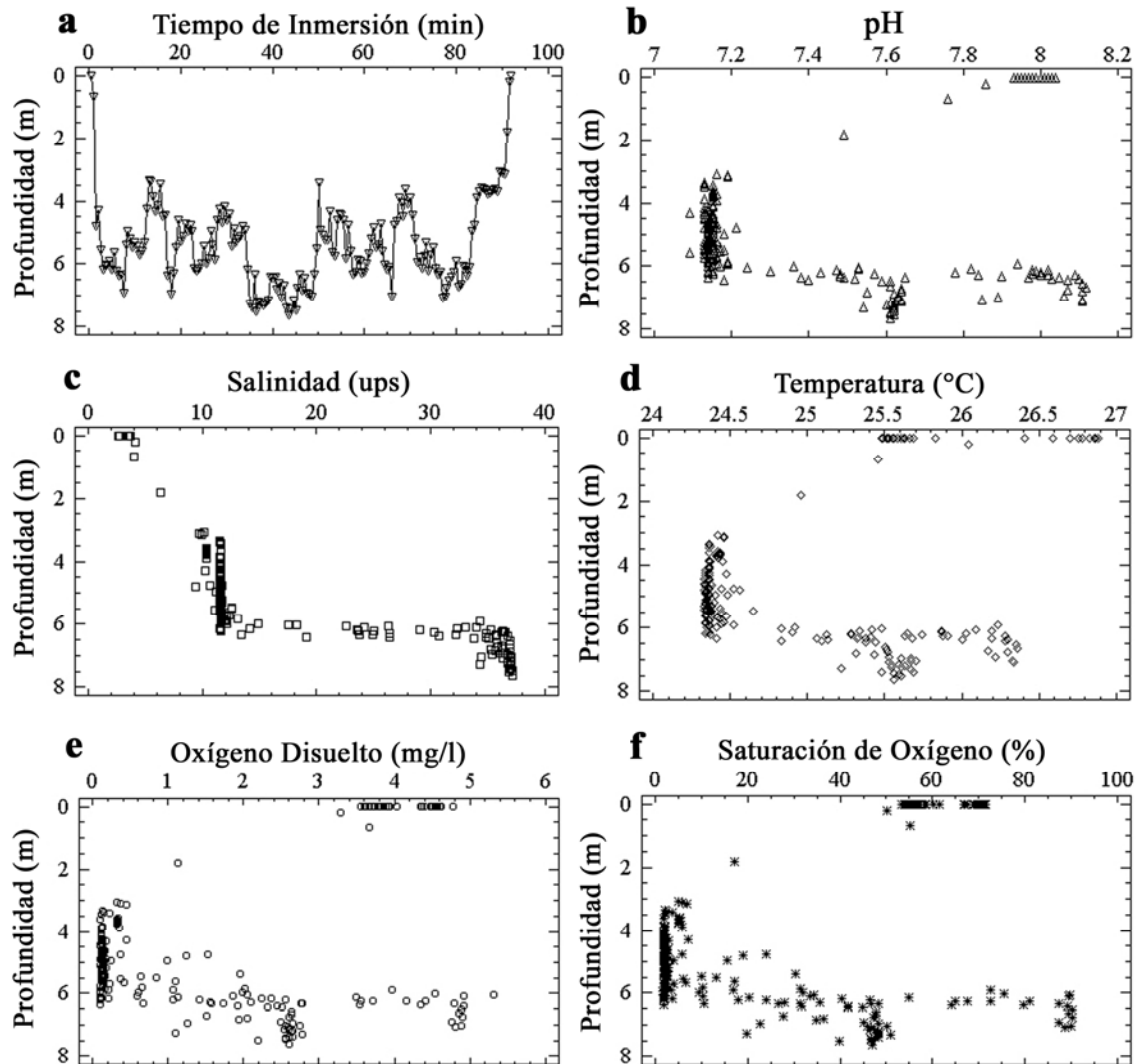


Figura 14. Características fisicoquímicas del agua en el cenote Km 1 (Sistema Chankanaab): a) Recorrido, b) pH, c) Salinidad, d) Temperatura, e) Oxígeno disuelto y f) Porcentaje de saturación de oxígeno.

#### 7.1.4 Cenote Tres Potrillos

Este cenote se encuentra a aproximadamente 500 m de distancia de la línea de costa y presenta una abertura a la superficie pequeña e irregular, de un área menor a  $1 \text{ m}^2$  (figura 15), pero pocos metros por debajo de ésta se presenta un ensanchamiento pronunciado de sus paredes hasta formar una bóveda de gran amplitud, la cual presenta el acceso a una galería lateral a aproximadamente 15 m de profundidad (Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007) (figura 16). Este conducto se extiende por una distancia de casi 40 m, punto en el cual presenta una obstrucción al paso de los exploradores subacuáticos quienes no constatan la presencia de un canal de contacto con el mar. Sin embargo, se han detectado, por





observación personal y comunicación con los habitantes de la zona, tres puntos de descarga del agua proveniente de este cenote los cuales seguramente se dan a través de fisuras u otros rasgos de disolución en la matriz porosa.



Figura 15. Cenote Tres Potrillos.

La mayor profundidad registrada en el cenote por medio del equipo HYDROLAB es de 25.9 m; a partir de este punto se presenta un cambio de pendiente que lleva a una profundidad máxima en la bóveda de casi 40 m (figuras 15a, y 16).

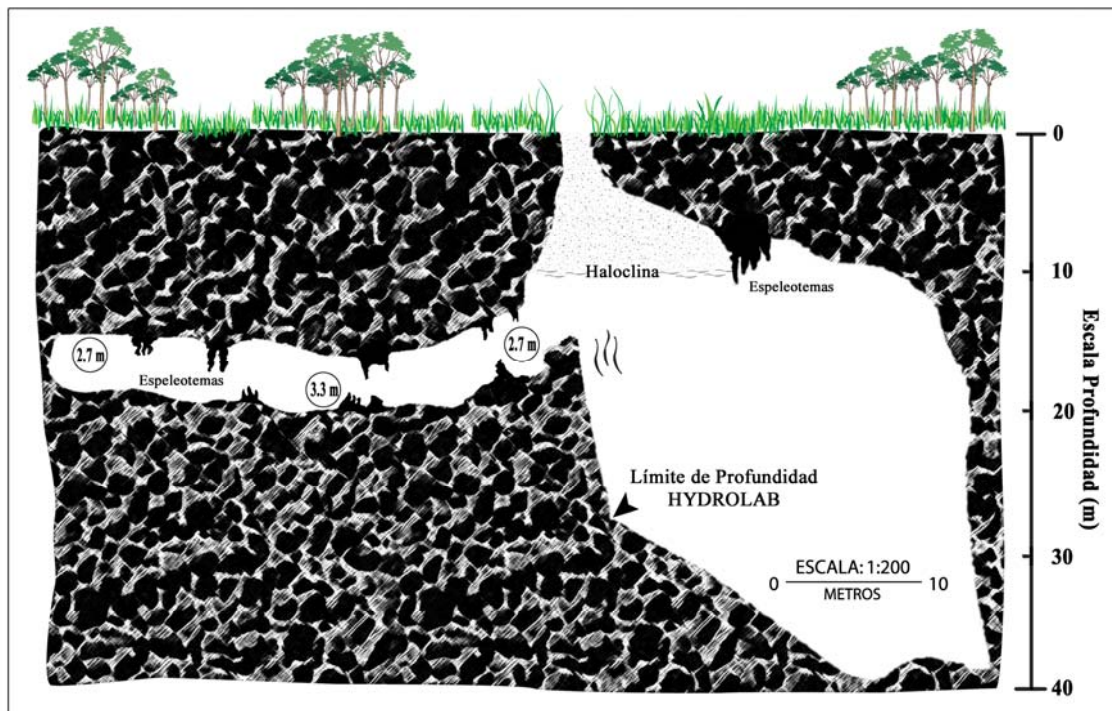


Figura 16. Esquema vertical del cenote Tres Potrillos (Tomado y modificado de Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007).



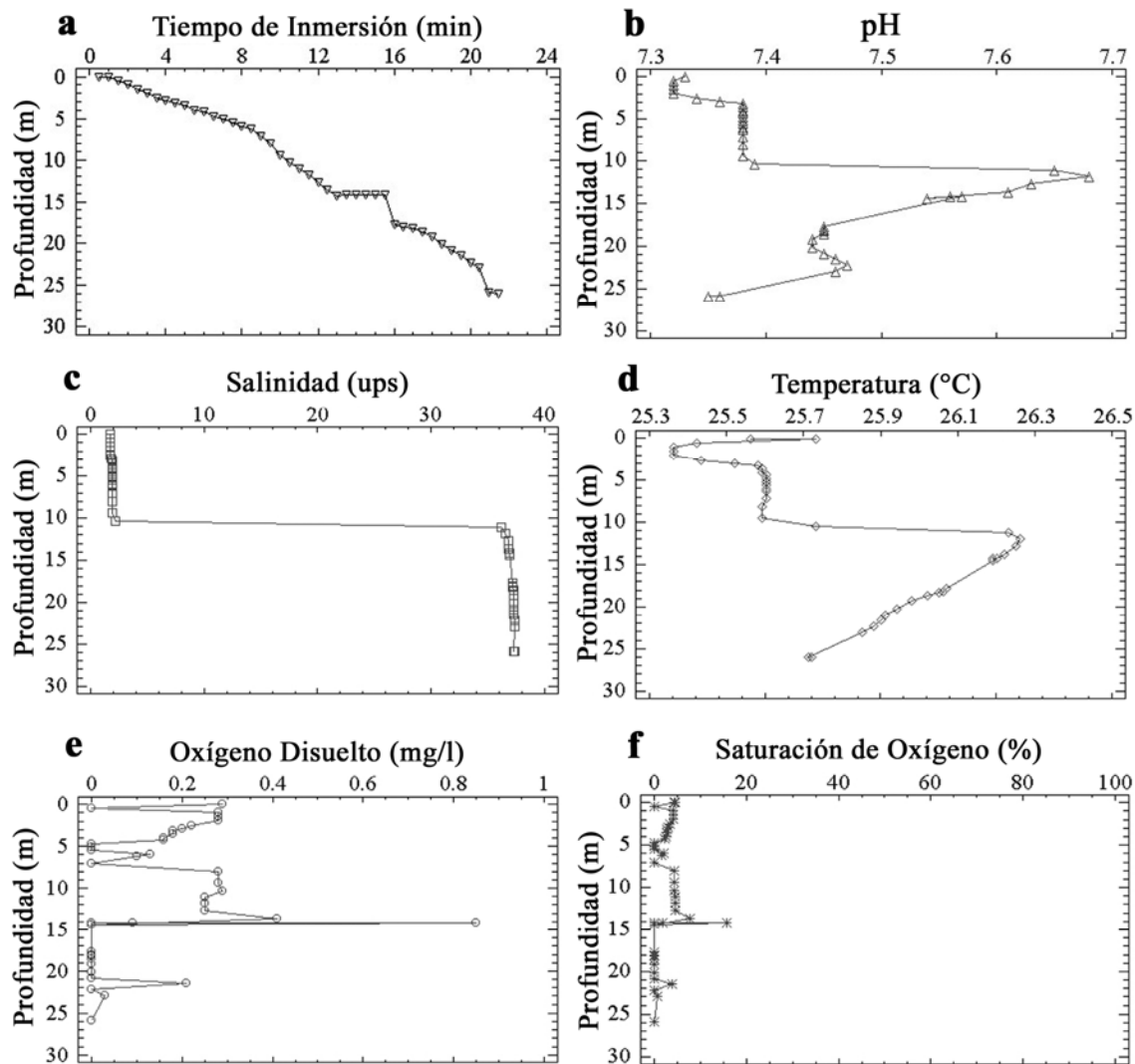


Figura 17. Características fisicoquímicas del agua en Tres Potrillos durante la época seca: a) Recorrido, b) pH, c) Salinidad, d) Temperatura, e) Oxígeno disuelto, f) Porcentaje de saturación de oxígeno.

En el plano vertical, la luz únicamente alcanza a penetrar en los primeros 2 m de profundidad, lo cual puede deberse a lo reducido del contacto superficial de este cenote que limita el área de incidencia de los rayos solares.

Las aguas de Tres Potrillos muestran dos capas de salinidad diferente muy bien delimitadas: la primera oligohalina (con salinidades registradas entre 1.66 y 2.5 ups) que se extiende entre la superficie y los 10.35 m de profundidad, y la segunda euhalina, con salinidades de 36.18 a 37.36 ups, desde los 11.15 m hasta el fondo (figura 17c). En el límite de estas dos capas se presenta una marcada haloclina, entre los 10.35 y 11.15 m de profundidad, en la cual se observa un incremento pronunciado de la salinidad que pasa de 2.5 a 36.18 ups en un lapso de menos de un metro de columna de agua.

La temperatura y el pH, por su parte, muestran un comportamiento vertical similar entre







sí, pero no tan determinado como en el caso de la variable anterior. Los valores superficiales de temperatura se encuentran entre 25.3 y 25.7 °C, y los de pH entre 7.32 y 7.36. Posteriormente, de los 3.14 a los 9.41 m de profundidad se encuentran valores estables de 25.55 °C y 7.38 en estas dos variables, respectivamente. Al igual que en el caso de la salinidad, el mayor incremento en temperatura y pH se presenta entre los 10.35 y los 11.15 m de profundidad (figura 17b, d) y finalmente, por debajo de este nivel, disminuyen gradualmente sus valores.

En Tres Potrillos, al igual que en el cenote Aerolito, se presentan aguas de bajo contenido de oxígeno en toda la columna de agua (figura 17e, f), con concentraciones por debajo de los 0.85 mg/l y valores de saturación inferiores al 15.7%.

## 7.2 UBICACIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES ENCONTRADAS

Entre los decápodos estigobios presentes en sistemas anquihalinos de la isla de Cozumel, se lograron identificar en este trabajo representantes de los géneros *Barbouria* (Rathbun, 1912), *Agostocaris* (Hart y Manning, 1986) y *Procaris* (Chace y Manning, 1972), todos pertenecientes al infraorden Caridea.

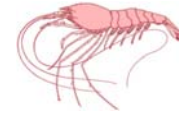
Dentro de los dos últimos géneros se encuentran *Agostocaris bozanici* (Kensley, 1988) y *Procaris mexicana* (Sternberg y Schotte, 2004), identificados a partir de ejemplares recolectados en las localidades “tipo” reportadas por los respectivos autores cuando describieron las especies. Por su parte, el representante del género *Barbouria* ha sido descrito como nueva especie por parte de Mejía *et al.* (2008), debido a ciertas diferencias morfométricas y anatómicas que la separaran de la primera especie descrita en este género: *Barbouria cubensis* (von Martens, 1872).

La ubicación taxonómica de las especies de crustáceos que se presenta en este trabajo, se establece según el criterio de clasificación de Martin y Davis (2001). A pesar de ser el documento de clasificación de crustáceos más reciente con que se cuenta, es pertinente aclarar que las pautas brindadas por estos autores no resultan las más apropiadas ya que, según es reconocido por ellos mismos, en su elaboración se siguieron listados antiguos en consideración del vasto conocimiento de los camarones carideos por parte de Holthuis, en lugar de arreglos \*filogenéticos generados \*cladísticamente, como los que en su tiempo brindaba Christoffersen (1986, 1987, 1988, 1990). Esta situación estipula que no se tenga claridad en las relaciones evolutivas de los grupos considerados, lo cual es muy importante en la determinación de cualquier tipo de \*adaptación.

### 7.2.1 *Agostocaris bozanici* (Kensley, 1988)

Diversos autores (Kensley, 1988; Holthuis, 1993; Martin y Davis, 2001; Álvarez *et al.*, 2004) han señalado que las relaciones filogenéticas de *Agostocaris* no son claras. La





familia Agostocarididae fue formada por Hart y Manning (1986) para darle cabida a la recién descubierta especie *Agostocaris williamsi*, pero fue colocada como sinonimia de la familia Bresiliidae por Holthuis (1993). Finalmente, Martin y Davis (2001) decidieron reconocer a la familia Agostocarididae y colocarla dentro de la superfamilia Bresilioidea, por lo cual, y a pesar que presenta algunos caracteres que no son compartidos con ningún otro género dentro de este grupo (Álvarez *et al.*, 2004), la ubicación taxonómica de la especie en cuestión se mantendrá de la siguiente forma:

Subphylum **Crustacea** Brünnich, 1772

Clase **Malacostraca** Latreille, 1802

Subclase **Eumalacostraca** Grobben, 1892

Superorden **Eucarida** Calman, 1904

Orden **Decapoda** Latreille, 1802

Suborden **Pleocyemata** Burkenroad, 1963

Infraorden **Caridea** Dana, 1852

Superfamilia **Bresilioidea** Calman, 1896

Familia **Agostocarididae** Hart y Manning, 1986

Género **Agostocaris** Hart y Manning, 1986

Especie **Agostocaris bozanici** Kensley, 1988

### 7.2.2 *Barbouria yanezi* (Mejía *et al.*, 2008).

El género *Barbouria* (Rathbun, 1912) había sido considerado monotípico con *B. cubensis* (von Martens, 1872) como único representante, hasta la fecha. Los ejemplares de la isla de Cozumel han sido descritos como nueva especie (*Barbouria yanezi* Mejía *et al.*, 2008) pero los comentarios en esta sección se enfocarán a los estudios y reportes de *B. cubensis*, ya que la historia taxonómica del género se encuentra ligada a esta especie.

De acuerdo con Botosaneanu y Holthuis (1970), *B. cubensis* fue descubierta por Felipe Poey, quien mandó el material al Museo de Berlín, donde fue descrita por Eduard von Martens en 1872 como *Hippolyte cubensis*. Posteriormente, la misma especie fue analizada por Rathbun (1912), quien la convirtió en representante de un nuevo género. Su material fue recolectado por Thomas Barbour, quien conoció los ejemplares a partir de notas manuscritas de Poey. La nueva especie descrita por Rathbun (1912) tomó la denominación de *Barbouria poeyi*, el género en mención del proveedor de los ejemplares y la especie en la de su descubridor. Finalmente, Barbour (1945) coloca a *Barbouria poeyi* en la sinonimia de *B. cubensis*.

En 1972, Chace describe una segunda especie (*Barbouria antiguensis*), pero en estudios posteriores se fueron identificando ciertas características morfológicas que la relacionaban con el género *Ligur*, por lo cual se consideraba la posibilidad de incluir a





*Barbouria* como sinonimia de *Ligur* (Buden y Felder, 1977). En una extensa revisión de estos taxa, Manning y Hart (1984) deciden posicionar a la especie *B. antiguensis* en un nuevo género (*Janicea*), continuando *Barbouria* como género monotípico, dentro de la familia Hippolytidae. Finalmente, Christoffersen (1987, 1990) propone la nueva familia Barbouriidae para acoger a los géneros *Barbouria*, *Janicea* y *Parhippolyte* dentro de la superfamilia Alpheoidea (Martin y Davis, 2001), esto último debido a que aún se reconocen ciertos atributos compartidos con la familia Hippolytidae.

La ubicación taxonómica final de estos ejemplares, basada en el criterio de Martin y Davis (2001), queda de la siguiente manera:

Subphylum **Crustacea** Brünnich, 1772

Clase **Malacostraca** Latreille, 1802

Subclase **Eumalacostraca** Grobben, 1892

Superorden **Eucarida** Calman, 1904

Orden **Decapoda** Latreille, 1802

Suborden **Pleocyemata** Burkenroad, 1963

Infraorden **Caridea** Dana, 1852

Superfamilia **Alpheoidea** Rauschenb., 1815

Familia **Barbouriidae** Christoffersen, 1987

Género ***Barbouria*** Rathbun, 1912

Especie ***Barbouria yanezi*** (Mejía *et al.*, 2008)

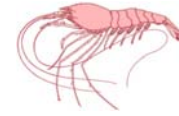
### 7.2.3 *Procaris mexicana* (Sternberg y Schotte, 2004)

La posición del género *Procaris* dentro de los carideos es poco clara, ya que comparte numerosas características con el infraorden Stenopodidea, y aun con el suborden Dendrobranchiata (Chace y Manning, 1972). Sin embargo, las características morfológicas particulares de este género le confirieron el privilegio de ubicarse de manera exclusiva en una nueva superfamilia (Procaridoidea) y originar también una familia (Procarididae), la cual posteriormente también acogió al género *Vetericaris* (Kensley y Williams, 1986).

La familia Procarididae se caracteriza por presentar el tercer maxilípodo compuesto por siete segmentos, por no poseer ninguno de los pereiópodos quelado o subquelado y por presentar los epípodos en los cuatro pereiópodos anteriores muy largos, formando ángulo recto y extendiéndose dorsalmente bien adentro de la cámara branquial (Chace y Manning, 1972). Estas características particulares, en conjunto con otras que caracterizan al género, evidencian ciertas similitudes con otros taxa dentro de los Natantia<sup>4</sup>, y según

<sup>4</sup> Nótese que en la clasificación de Martin y Davis (2001) "Natantia" no se presenta como grupo taxonómico, lo cual hace aun más interesante la posición de *Procaris* que comparte rasgos con sus antiguos integrantes.





Chace y Manning (1972): “La combinación inusual de caracteres manifestados por *Procaris* bien puede afectar la clasificación aceptada de los decápodos ‘macruros’ en formas que no podemos comprender enteramente en el tiempo presente. Este pequeño camarón posiblemente puede revivir el concepto de Natantia como un grupo natural – un concepto que había sido aparentemente abandonado en años recientes. El tercer maxilípodo hepta-segmentado, las uniones subterminales (más que subcentrales) de las pleurobranquias y la ausencia de apéndice interno en los pleópodos, son caracteres comúnmente asociados con peneidos y estenopoideos más que con carideos, y un epipodito grande extendiéndose bien adentro de la cámara branquial es similar a lo encontrado en peneidos y un poco diferente a lo que ocurre en otras familias de carideos. Por otra parte, parece haber poca duda que *Procaris* se encuentra más cercanamente relacionado a los carideos que a cualquiera de las otras secciones de Natantia, como lo indican el pleurón extendido y sobrelapante del segundo somite abdominal, la forma del telson y urópodos, así como de las mandíbulas y otras partes bucales, y, especialmente, por la estructura filobranquial de las pleurobranquias”.

A pesar de las evidentes diferencias morfológicas de los integrantes de este género con relación al resto de los carideos, y que, según Sternberg y Schotte (2004) “los miembros de esta familia ocupen una posición poco clara dentro de los Decapoda relacionado con los demás Caridea”, la ubicación taxonómica de la especie *Procaris mexicana* se mantiene para efectos del presente documento de la forma:

Subphylum **Crustacea** Brünnich, 1772

Clase **Malacostraca** Latreille, 1802

Subclase **Eumalacostraca** Grobben, 1892

Superorden **Eucarida** Calman, 1904

Orden **Decapoda** Latreille, 1802

Suborden **Pleocyemata** Burkenroad, 1963

Infraorden **Caridea** Dana, 1852

Superfamilia **Procaridoidea** Chace & Manning, 1972

Familia **Procarididae** Chace & Manning, 1972

Género ***Procaris*** Chace & Manning, 1972

Especie ***Procaris mexicana*** Sternberg y Schotte, 2004

### 7.3 DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES Y SUS CONGÉNERES

Hasta la fecha han sido reportadas seis especies de camarones en los sistemas anquihalinos de la isla de Cozumel. De éstas, algunas presentan una amplia distribución y se han encontrado en distintas localidades del Caribe y el Atlántico (*Janicea antiguensis*







y *Somersiella sterreri*). Sin embargo, junto con *Yagerocaris cozumel*, todas las especies encontradas en el presente trabajo se restringen, hasta la fecha, a los sistemas de cuevas anquihalinas de esta isla del Caribe mexicano. Se desconoce la presencia de alguna de estas especies en sistemas similares en la Península de Yucatán o en otros ambientes insulares del Caribe, donde la carencia de estudios de la fauna anquihalina fomenta la incertidumbre con relación a su distribución. No obstante, el patrón de ubicación actual de estas especies las cataloga, con las reservas del caso, como endémicas de la isla de Cozumel.

### 7.3.1 *Agostocaris bozanici* (Kensley, 1988)

El género *Agostocaris* se encuentra representado, en la actualidad, por tres especies ubicadas en distintas localidades: *A. williamsi* (Hart y Manning, 1986) en las islas Gran Bahamas, Turks y Caicos; *A. bozanici* (Kensley, 1988) en Cozumel, México; y *A. acklinsensis* (Álvarez *et al.*, 2004) en las islas Acklins, Bahamas (figura 18).



Figura 18. Localidades en las cuales se encuentran reportadas las especies de *Agostocaris*: *A. bozanici* (círculo); *A. williamsi* (cuadrados); y *A. acklinsensis* (triángulos).





### 7.3.2 *Barbouria yanezi* (Mejía *et al.*, 2008)

Hasta la fecha, *Barbouria yanezi* únicamente ha sido reportada en la isla de Cozumel, y su localidad tipo es el cenote “Tres Potrillos” (Mejía *et al.*, 2008). Por su parte, la localidad tipo de *B. cubensis*, a partir de la cual Poey obtuvo los ejemplares que envió a Berlín, fue descrita por Barbour como una “cueva profunda” entre Cojimar y el Castillo Morro, en la provincia de la Habana, Cuba (Botosaneanu y Holthuis, 1970).

Botosaneanu y Holthuis (1970) reportan a *B. cubensis* en nuevas localidades de Cuba, a saber: Pozo de la Yana, cerca de Guardalavaca, provincia de Oriente, y Punta de Guana, cerca de 2 km de Matanzas, provincia de Matanzas. Igualmente, los mencionados autores encuentran por primera vez ejemplares por fuera de la isla de Cuba en una muestra guardada en el Instituto de Ciencias Marinas de la Universidad de Miami (Florida, U.S.A.); estos ejemplares fueron recolectados el 10 de enero de 1966 por R. B. Swanson en la costa sur de las islas Cayman Brac, situadas en el Mar Caribe al sur de Cuba. Los reportes en la isla de Cuba son complementados por Hobbs *et al.* (1977) quien incluye otros dos registros: uno en la provincia de la Habana y otro en la de Oriente.



Figura 19. Localidades en las cuales se encuentra reportado *Barbouria cubensis* (von Martens, 1872) (cuadrados), y *Barbouria yanezi* de la isla de Cozumel (círculo).





Esta especie fue posteriormente ubicada en varias localidades de las islas Bahamas, donde se incluyen las islas Ábaco, Caicos y Turks (junto con las Providenciales), San Salvador y Acklins (Holthuis, 1974; Buden y Felder, 1977; Hobbs III, 1978; Manning y Hart, 1984; Álvarez *et al.*, 2004). Finalmente, se encuentran algunos reportes de *B. cubensis* en la isla de Bermuda (Hart y Manning, 1981; Iliffe, 2003).

En la figura 19 se pueden observar las distintas localidades donde se ha registrado *Barbouria cubensis*, así como el reporte actual de *Barbouria yanezi* en la isla de Cozumel.

### 7.3.3 *Procaris mexicana* (Sternberg y Schotte, 2004)

La más amplia distribución entre los géneros de camarones encontrados en sistemas anquihalinos de Cozumel la presenta *Procaris*, el cual mantiene representantes dispersos no solo en el Atlántico y el Caribe, sino que se extiende a las aguas del océano Pacífico e incluso del Indo-Pacífico. Las especies *P. ascensionis*, en la isla Ascensión (Chace y Manning, 1972) y *P. chacei* en Bermuda (Hart y Manning, 1986; Iliffe, 2003) han sido reportadas para el Atlántico; *P. mexicana* (Kensley, 1988; Sternberg y Schotte, 2004) se encuentra en la isla de Cozumel, en el Mar Caribe; en el Pacífico tenemos a *P. hawaiiiana* (Holthuis, 1973) en las islas de Hawai; y finalmente, un reporte reciente de *P. noelensis* (Bruce y Davie, 2006), en las islas Christmas en el Indo-Pacífico (figura 20).

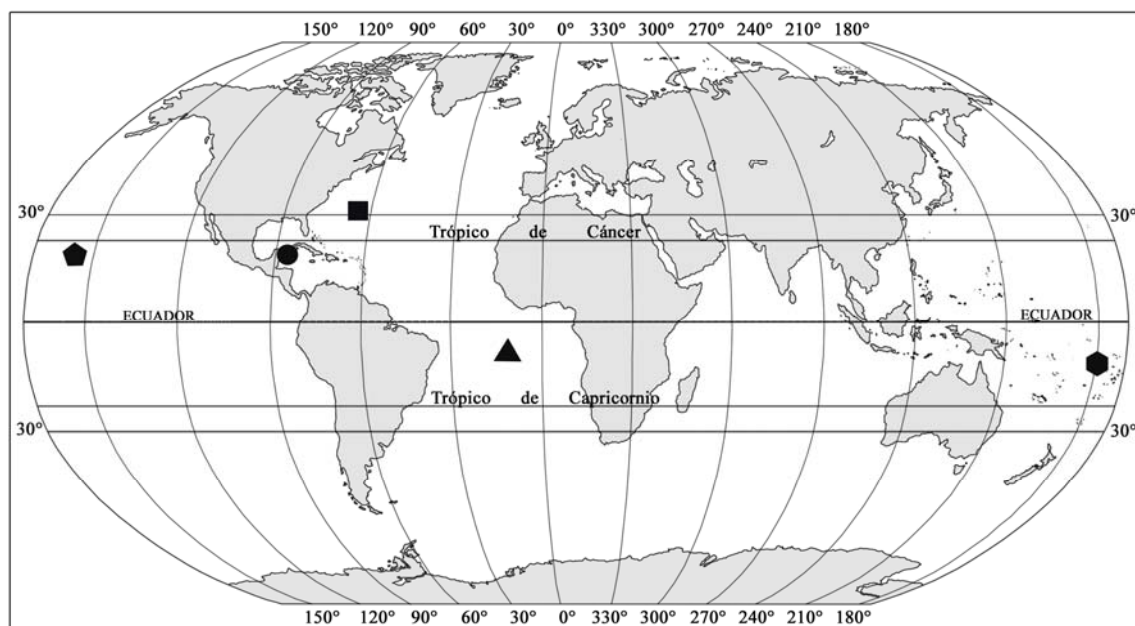


Figura 20. Localidades en las cuales se encuentran reportadas las distintas especies de *Procaris*: *P. mexicana* (círculo); *P. ascensionis* (triángulo); *P. chacei* (cuadrado); *P. hawaiiiana* (pentágono); y *P. noelensis* (hexágono).





### 7.3.4 Distribución actual de las especies en la isla de Cozumel

La distribución de las distintas especies reportadas en el presente trabajo se limita únicamente a los cuerpos de agua incluidos en el mismo, sin embargo, no se excluye la posibilidad de su presencia en otros sistemas similares en la isla.

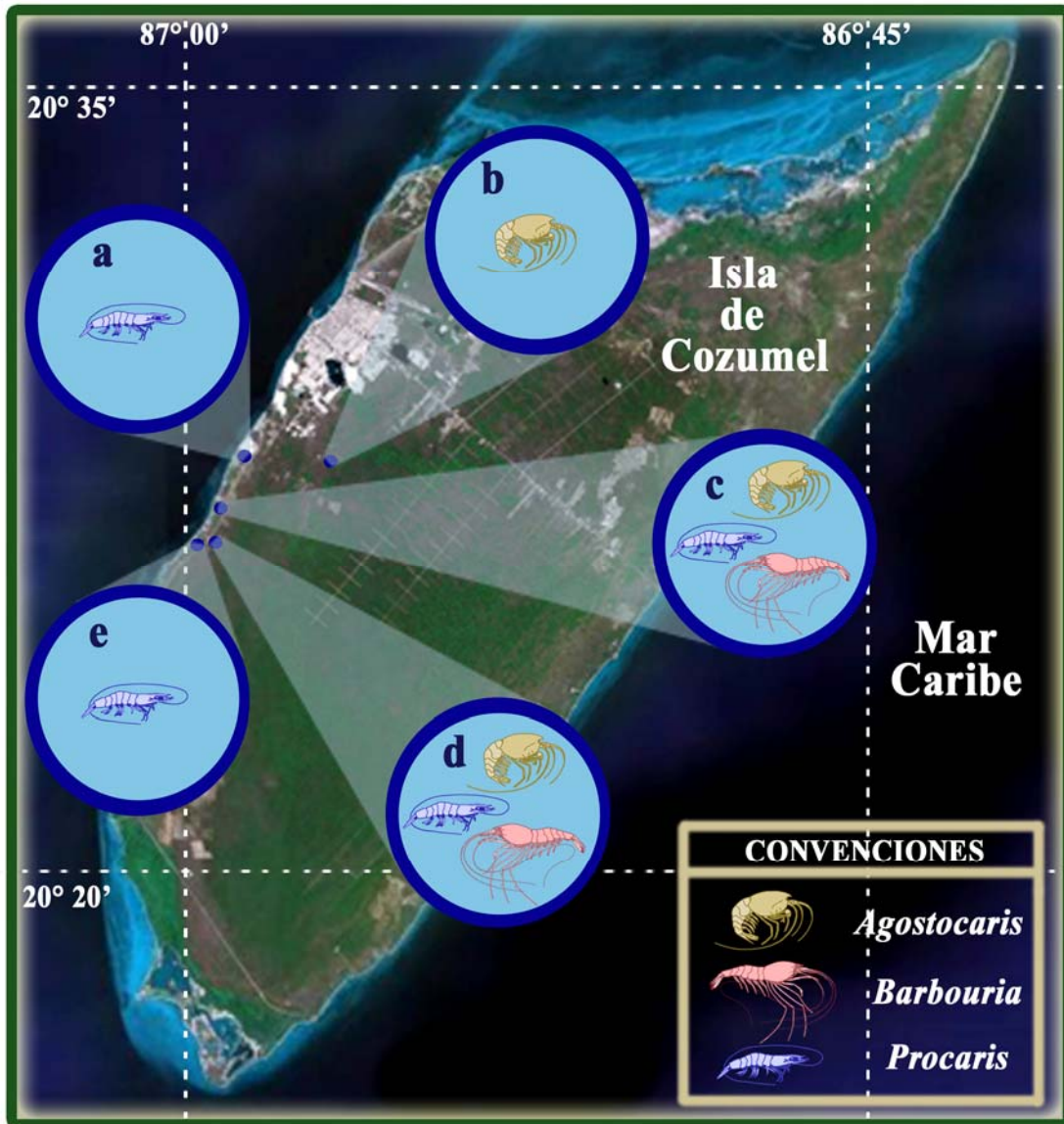


Figura 21. Mapa de distribución espacial de los distintos géneros de decápodos cavernícolas en los cenotes de la isla de Cozumel: a) Aerolito, b) Xkan Ha, c) Tres Potrillos, d) Km 1, y e) C1.

Como se mencionó con anterioridad, *A. bozanici* solo ha sido reportada, hasta el momento, en la isla de Cozumel. La localidad tipo señalada por Kensley (1988) para esta





especie es el cenote Xkan Ha, en el cual también se obtuvieron los ejemplares para la presente investigación. No obstante, fueron encontrados representantes del género, de especie aun indeterminada, en otras localidades de la isla como el cenote Tres Potrillos y el sistema Chankanaab (figura 21).

Por su parte, ejemplares de *B. yanezi* han sido capturados en el cenote Tres Potrillos (del cual se han obtenido la totalidad de los representantes para la presente investigación, y comprende la localidad tipo de esta especie), y un ejemplar de *Barbouria* sp. en el Sistema Chankanaab, en cercanías del acceso al cenote Km 1 (figura 21).

Finalmente, se han encontrado representantes del género *Procaris* en distintas localidades de Cozumel: *P. mexicana* (Sternberg y Schotte, 2004) en el Sistema Chankanaab (cenotes C1 y Km 1), que comprende la localidad tipo a partir de la cual los mencionados autores obtuvieron los ejemplares para describir la especie, y *Procaris* sp. en los cenotes Aerolito y Tres Potrillos (figura 21). Es muy probable que estos últimos ejemplares también sean representantes de *P. mexicana*, pero debido a la escasez de individuos, que dificulta una revisión detallada, aun se considera la especie como no determinada.

## 7.4 ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Se tomaron registros morfométricos de 30 ejemplares de la especie *Agostocaris bozanici* provenientes del cenote Xkan Ha y preservados desde el 4 de abril del 2005, y 23 de *Barbouria yanezi* del cenote Tres Potrillos, obtenidos entre el 11 y 12 de diciembre del 2004. A partir de los individuos capturados durante la sesión de muestreo del 2006, se obtuvieron registros morfométricos de 27 ejemplares de la especie *A. bozanici* y de 21 de *B. yanezi*. Dentro de las capturas se presentaron igualmente algunos ejemplares del género *Procaris*, provenientes del cenote Aerolito (*Procaris* sp.) y del Sistema Chankanaab (*P. mexicana*), y de *Agostocaris* sp. de Tres Potrillos (6 ejemplares) y Km 1 (4 ejemplares), aunque estos últimos no se incluyen en los análisis debido a lo reducido de su número.

### 7.4.1 *Agostocaris bozanici* (Kensley, 1988)

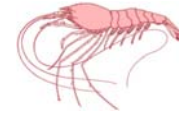
Los ejemplares de esta especie fueron capturados en las aguas cercanas al fondo (aproximadamente 38 m de profundidad) del cenote Xkan Ha, a una temperatura de 21.05 °C, en aguas euhalinas (36.54 ups) e hipóxicas (0.15 mg/l), en las cuales no alcanzaban a penetrar los rayos solares.

El rango de tallas (longitud total) de *Agostocaris bozanici* se encontró entre 15.2 y 23.1 mm, con un promedio de  $19.23 \pm 1.76$  mm, y, con referencia a la longitud del cefalotórax, entre 4.9 y 9.1 mm, con promedio de  $6.91 \pm 0.91$  mm.

Entre los ejemplares de la especie provenientes de las capturas realizadas en el mes de







abril del 2005 y los obtenidos en el muestreo de marzo del 2006, se presentaron diferencias significativas en sus tallas, tanto en términos de longitud total ( $t = 3.926$ ;  $P < 0.001$ ) como del cefalotórax ( $t = 4.997$ ;  $P < 0.001$ ), con los individuos de mayor tamaño presentes en las capturas del 2006.

Tabla 1. Resultados de las pruebas estadísticas en las proporciones de diversas estructuras de *Agostocaris bozanici* entre las muestras del 2005 y las obtenidas en el primer muestreo del 2006<sup>3</sup>.

Proporciones	Prueba	Estadístico	Valor - P
L. Cefalotórax/L. Total	t-Student	$t = 2.81$	0.007 •
L. Antenas/L. Cefalotórax	t-Student	$t = -0.716$	0.48
L. Anténulas/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	$W = 330.5$	0.25
L. Escama antenal/L. Cefalotórax	t-Student	$t = -1.34$	0.186
A. Escama antenal/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	$W = 377.0$	0.66

• Denota diferencias estadísticas ( $\alpha = 0.05$ )

No obstante estas marcadas diferencias en las tallas de los ejemplares, no se presentaron diferencias significativas en las medidas estándar de las estructuras registradas, salvo en la proporción de la “longitud del cefalotórax/ longitud total” (tabla 1; datos descriptivos en Anexo A).

El análisis de comparación de líneas de regresión entre estas dos variables (longitud total-longitud del cefalotórax) (figura 22), muestra que no existen diferencias significativas entre los valores de las pendientes de los datos del 2005 y 2006 ( $F = 1.55$ ;  $P = 0.219$ ), los cuales fueron de 0.83 y 1.15, respectivamente, e indican cambios de talla en las dos variables sin que se presenten variaciones concomitantes en la forma o proporción entre las mismas (Somers, 1989). Esto determina que el incremento en la longitud del cefalotórax no se debe a efectos \*alométricos (donde un aumento de la longitud total de los individuos causaría una respuesta similar y proporcional en la longitud del cefalotórax), sino que el comportamiento de estas dos variables es prácticamente \*isométrico.

Estos resultados permiten la integración de los datos de las dos fechas de muestreo para una comparación entre especies, aun cuando entre ellos se presenten diferencias significativas en su valor promedio, ya que cada grupo de datos representaría una fracción de una misma población en los cuales se mantiene una tendencia de incremento proporcional.

<sup>3</sup> No se presentan comparaciones de las proporciones de longitud de los pereiópodos con relación a la longitud del cefalotórax, debido a que no se realizaron estos registros en los ejemplares del 2005.



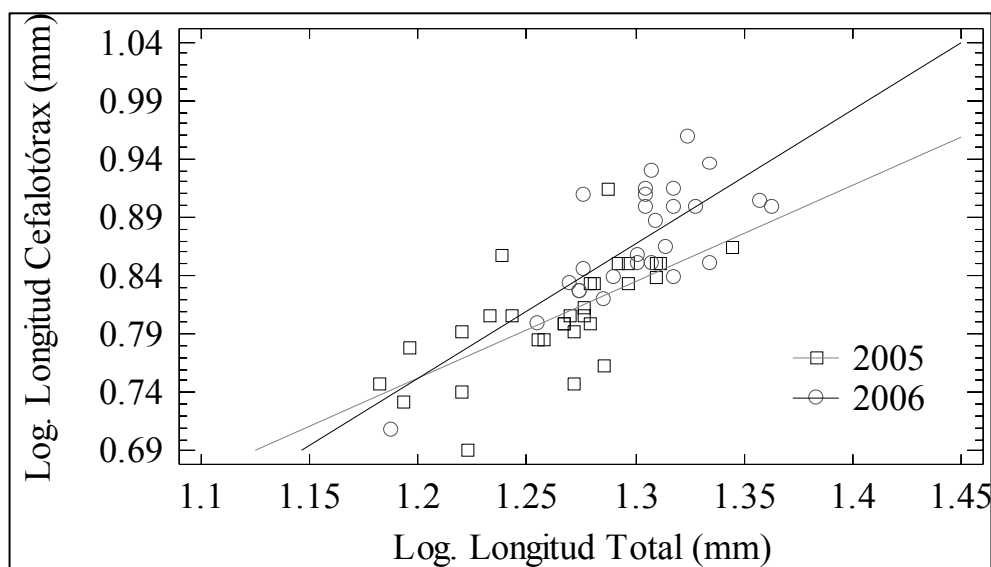


Figura 22. Análisis de regresión entre la longitud total y la longitud del cefalotórax (ambas con transformación logarítmica), para el conjunto de datos del 2005 y 2006 en la especie *Agostocaris bozanici*.

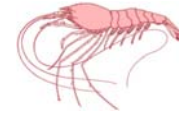
#### 7.4.2 *Barbouria yanezi* (Mejía *et al.*, 2008)

Los ejemplares de *Barbouria yanezi* que se incluyen en el presente trabajo provienen en su totalidad del cenote Tres Potrillos, en el cual fueron capturados a una profundidad de 25.9 m en la zona de completa oscuridad, a una temperatura de 25.8°C, en aguas euhalinas (37.3 ups) e hipóxicas (entre 0.02 y 0.34 mg/L de oxígeno disuelto). Con anterioridad se reportó la captura de un ejemplar del género en el Sistema Chankanaab, sin embargo, éste no se incluye en los análisis.

De los tres géneros de camarones encontrados hasta el momento en los cenotes de la isla de Cozumel, únicamente en *Barbouria* ha sido posible diferenciar el sexo de los ejemplares, al parecer *Agostocaris* y *Procaris* no presentan estructuras sexuales secundarias evidentes que permitan tal distinción. En trabajos previos con la especie *Barbouria cubensis*, se reporta solamente la presencia de machos en las capturas (Chace y Hobbs, 1969; Hobbs *et al.*, 1977) ya que la totalidad de los individuos examinados poseían apéndice masculino en el segundo par de pleópodos. Fue hasta 1978, que Hobbs III reportó por primera ocasión las hembras de la especie, sin embargo, brinda pocos datos morfométricos debido a que únicamente contaba con dos ejemplares. Por su parte, entre los especímenes de *B. yanezi* capturados en el cenote Tres Potrillos, ha sido posible diferenciar los sexos claramente y se reportan por primera vez datos morfométricos relacionados con hembras del género. La relación de machos y hembras observada entre los ejemplares provenientes del muestreo del 2006 fue de 1.5:1, mientras que en las







capturas del 11 y 12 de diciembre del 2004 se encontró únicamente una hembra entre los 23 individuos examinados.

La posibilidad de determinar fehacientemente el sexo de los ejemplares de esta especie, posibilitó la realización de pruebas estadísticas para determinar diferencias morfométricas entre machos y hembras, pero dentro de las medidas registradas no se encontró ninguna diferencia significativa (tabla 2; valores descriptivos en Anexo B), por lo cual los análisis posteriores presentan los datos de ambos sexos en conjunto.

Tabla 2. Resultados de las pruebas estadísticas entre machos y hembras de *Barbouria yanezi* capturados en el muestreo 2006.

Variables	Prueba	Estadístico	Valor - P
Long. Total	t-Student	t = -1.442	0.167
Long. cefalotorácica	t-Student	t = -1.119	0.278
Long. Antenas	t-Student	t = 0.807	0.432
Long. Anténulas	t-Student	t = 1.774	0.095
Long. escama antenal	t-Student	t = -0.977	0.341
Ancho escama antenal	t-Student	t = -1.253	0.226
Long. 3 <sup>er</sup> Maxilípodo	t-Student	t = -1.526	0.144
Long. 1 <sup>er</sup> Pereiópodo	t-Student	t = 0.997	0.336
Long. Própedo 1 <sup>er</sup> Pereiópodo	Mann-Whitney	W = 31.0	0.956
Long. Dáctilo 1 <sup>er</sup> Pereiópodo	t-Student	t = 0.133	0.896
Long. Palma 1 <sup>er</sup> Pereiópodo	t-Student	t = -0.843	0.413
Ancho Palma 1 <sup>er</sup> Pereiópodo	Mann-Whitney	W = 37.5	0.426
Long. 2 <sup>o</sup> Pereiópodo	t-Student	t = -0.131	0.897
Long. 3 <sup>er</sup> Pereiópodo	t-Student	t = 0.587	0.565
Long. 4 <sup>o</sup> Pereiópodo	t-Student	t = -1.038	0.314
Long. 5 <sup>o</sup> Pereiópodo	t-Student	t = 0.331	0.745

• Denota diferencias estadísticas ( $\alpha = 0.05$ )

Los individuos de la especie *B. yanezi* se encontraron en un rango de tallas (longitud total) entre 45.5 y 69.4 mm, con un promedio de  $56.81 \pm 4.51$  mm, y entre 14.4 y 20.9 mm, con promedio de  $17.35 \pm 1.5$  mm de longitud del cefalotórax.

Entre los ejemplares capturados en el año 2004 y los obtenidos en el muestreo del 2006, no se presentaron diferencias significativas en su longitud total ( $t = 1.6$ ;  $P = 0.118$ ) pero sí en la del cefalotórax ( $t = 2.617$ ;  $P = 0.012$ ). De igual forma, tampoco se presentaron diferencias en las proporciones de las distintas estructuras con relación a la longitud del cefalotórax, según lo propuesto en la metodología, salvo en “longitud cefalotorácica/longitud total” (tabla 3; valores descriptivos en Anexo C).



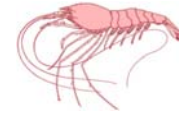


Tabla 3. Resultados de las pruebas estadísticas en las proporciones de diversas estructuras de *Barbouria yanezi* entre las muestras del 2004 y las obtenidas en el primer muestreo del 2006<sup>4</sup>.

Proporciones	Prueba	Estadístico	Valor - P
L. Cefalotórax/L. Total	t-Student	t = -2.326	0.025•
L. Antenas/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 286.0	0.09
L. Anténulas/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 209.0	0.82
L. Escama antenal/L. Cefalotórax	t-Student	t = -0.501	0.619
A. Escama antenal/L. Cefalotórax	t-Student	t = 1.56	0.126
L. 3 <sup>er</sup> Maxilípodo/L. Cefalotórax	t-Student	t = -0.698	0.489
L. 1 <sup>er</sup> Pereiópodo/L. Cefalotórax	t-Student	t = -1.475	0.149
L. 2 <sup>o</sup> Pereiópodo/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 246.0	0.495

• Denota diferencias estadísticas ( $\alpha = 0.05$ )

Para esta especie tampoco se presentaron diferencias significativas en las pendientes de las rectas resultantes del análisis de regresión entre la longitud total y la longitud del cefalotórax (figura 23), para los muestreos realizados en el 2004 y 2006 ( $F = 0.57$ ;  $P = 0.454$ ). Igualmente, los valores de las pendientes fueron relativamente cercanos a 1 (0.903 y 1, respectivamente) demostrando una relación \*isométrica entre las variables. Al igual que en el caso de la especie anterior, los datos de los dos muestreos se integraron para las comparaciones interespecíficas de las proporciones.

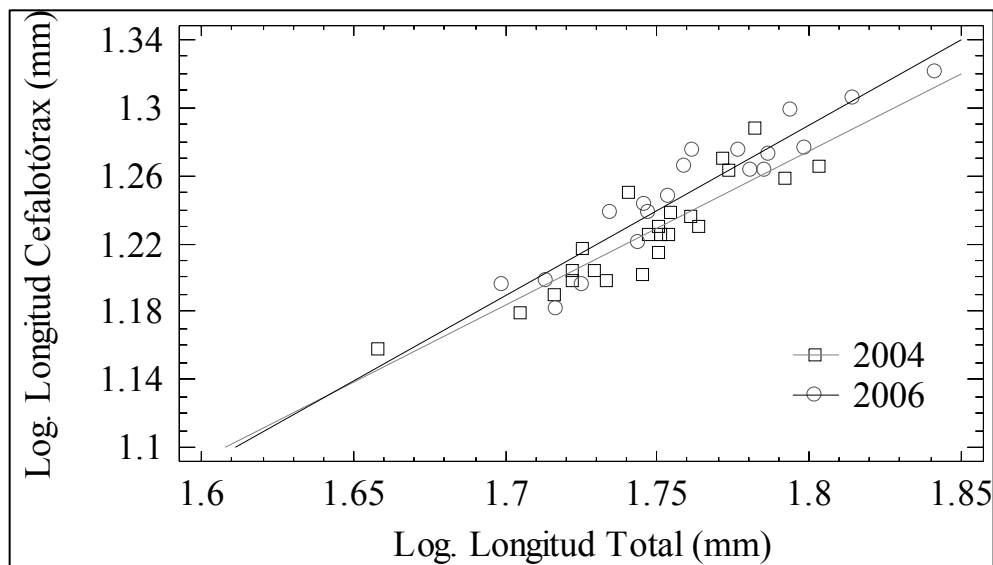


Figura 23. Análisis de regresión entre la longitud total y la longitud del cefalotórax (ambas con transformación logarítmica), para el conjunto de datos del 2004 y 2006 en la especie *Barbouria yanezi*.

<sup>4</sup> No se presentan comparaciones de las proporciones de longitud de los pereiópodos 3 a 5 con relación a la longitud del cefalotórax, debido a que no se realizaron estos registros en los ejemplares del 2004.





### 7.4.3 *Procaris mexicana* (Sternberg y Schotte, 2004)

Representantes de esta especie se han obtenido del Sistema Chankanaab y de los cenotes Aerolito y Tres Potrillos, pero su número ha sido muy reducido, por lo cual no se incluyen en los análisis morfométricos.

La totalidad de los ejemplares fueron capturados en las porciones oscuras de los respectivos sistemas, a profundidades variables (4-8 m en Chankanaab, 10-15 m en Aerolito y 25.9 m en Tres Potrillos), a temperaturas entre 24.4 y 27.6, en aguas de salinidad variable (entre 12 y 37 ups), y en concentraciones de oxígeno disuelto que van desde 0.15 y 0.29 mg/l (en Aerolito y Tres Potrillos), hasta un máximo de 5 mg/l en Chankanaab.

Las tallas de los especímenes se encuentran entre 17.3 y 22.5 mm de LT, con valores medios de  $20.6 \pm 2.87$  mm, y entre 5.8-7.6 de LC y promedio de  $7.0 \pm 0.82$  mm.

### 7.4.4 Comparación entre especies

En este apartado se presentan los resultados obtenidos en las pruebas estadísticas de las distintas medidas morfométricas y las diversas proporciones, entre *B. yanezi* y *A. bozanici*. La especie *P. mexicana* no se encuentra incluida, debido a que el bajo número de muestra no permitía una aproximación acertada.

Tabla 5. Resultados de las pruebas estadísticas en las proporciones de diversas estructuras entre *Barbouria yanezi* y *Agostocaris bozanici* (únicamente se incluyen los ejemplares de cada especie capturados en el 2006).

Proporciones	Prueba	Estadístico	Valor - P
L. Cefalotórax/L. Total	Mann-Whitney	W = 2307.0	<0.001 •
L. Antenas/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 0.0	<0.001 •
L. Anténulas/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 0.0	<0.001 •
L. Escafoцерito/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 0.0	<0.001 •
A. Escafoцерito/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 92.0	<0.001 •
L. 3 <sup>er</sup> Maxilíp./L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 0.0	<0.001 •
L. 1 <sup>er</sup> Pereiópodo/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 0.0	<0.001 •
L. 2 <sup>o</sup> Pereiópodo/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 52.0	<0.001 •
L. 3 <sup>er</sup> Pereiópodo/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 0.0	<0.001 •
L. 4 <sup>o</sup> Pereiópodo/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 0.0	<0.001 •
L. 5 <sup>o</sup> Pereiópodo/L. Cefalotórax	Mann-Whitney	W = 0.0	<0.001 •

• Denota diferencias estadísticas ( $\alpha = 0.05$ )





Los resultados muestran una amplia diferencia en tallas entre las especies *A. bozanici* y *B. yanezi* (figura 24). Estas diferencias también se hacen evidentes cuando se comparan las proporciones de diversas estructuras con relación a la longitud del cefalotórax (tabla 5; valores descriptivos en Anexo D).

El análisis comparativo muestra una mayor longitud relativa de las estructuras evaluadas (proporción con referencia a la longitud del cefalotórax) en la especie *B. yanezi*, a excepción de la longitud del cefalotórax en relación a la longitud total de los ejemplares la cual es de mayor magnitud en *A. bozanici* (figuras 24 y 25).

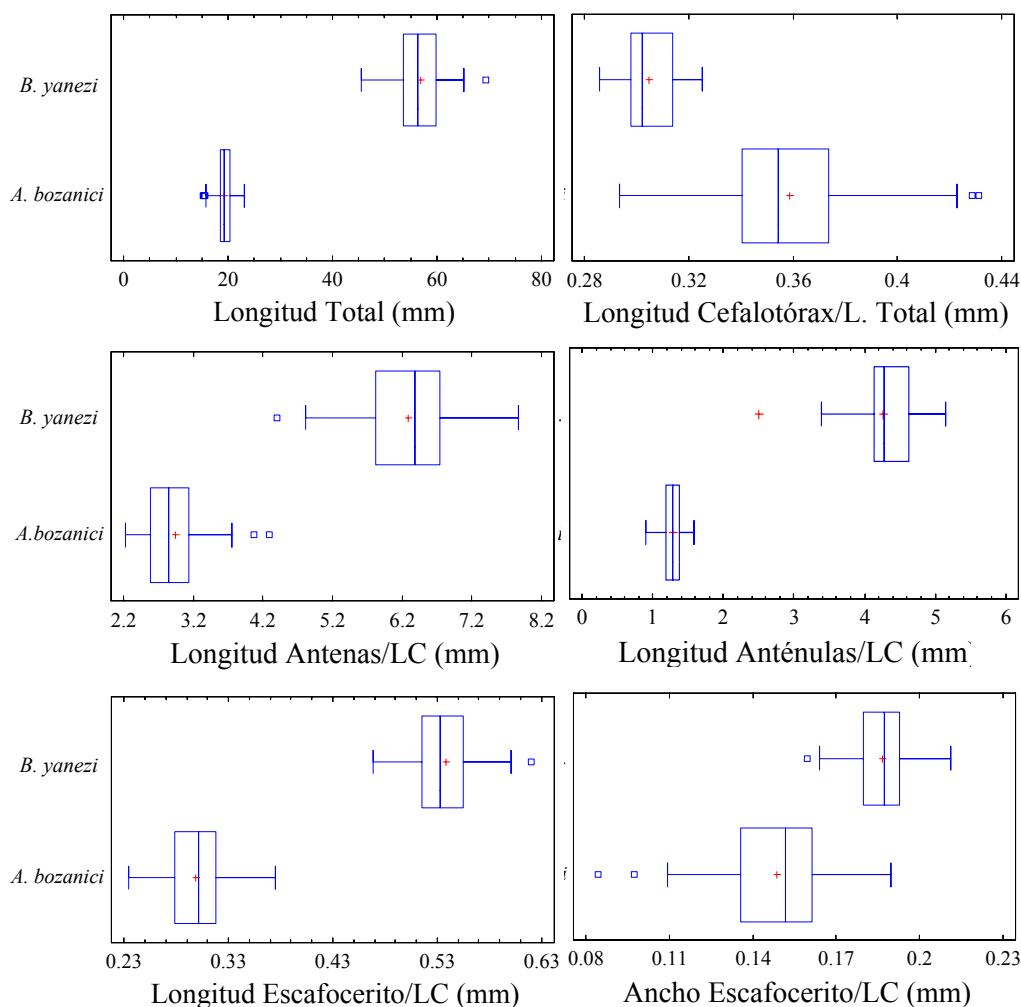


Figura 24. Diferencias morfométricas entre *Barbouria yanezi* y *Agostocaris bozanici* en las proporciones de diversas estructuras con referencia a la longitud del cefalotórax.



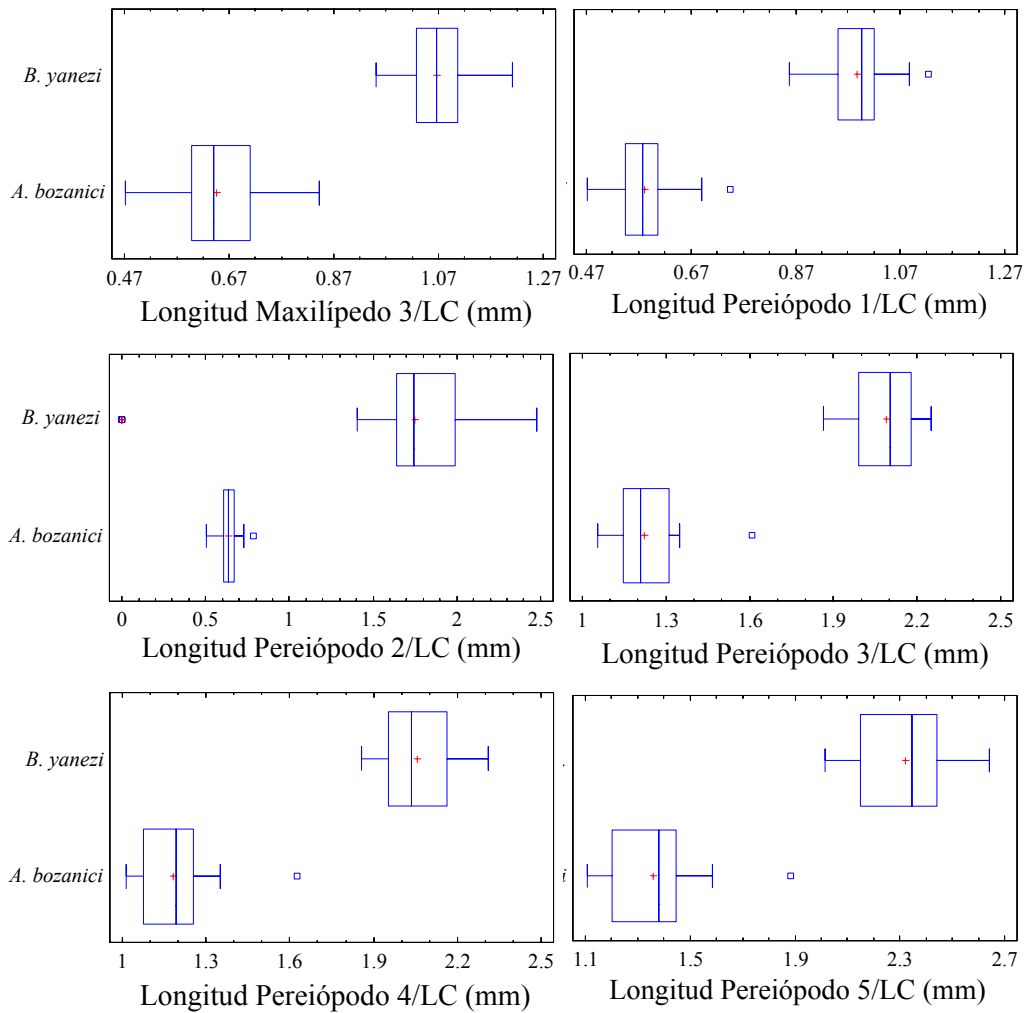


Figura 25. Diferencias morfométricas entre *Barbouria yanezi* y *Agostocaris bozanici* en las proporciones de diversas estructuras con referencia a la longitud del cefalotórax.

## 7.5 ANÁLISIS MORFOLÓGICO Y MICROESTRUCTURAS

Las fotografías en microscopio electrónico de las distintas especies, corresponden a un ejemplar macho de *Barbouria yanezi* de 18.1 mm de LC, uno de *Agostocaris bozanici* de 7.2 mm de LC y otro de *Procaris mexicana* con 7.4 mm de LC, estos dos últimos de sexo indeterminado.





## 7.5.1 Apéndices sensoriales y caminadores

### 7.5.1.1 Antenas

La observación microscópica de estas estructuras muestra que el flagelo antenal de las especies *A. bozanici* y *P. mexicana* presentan entre 2 y 6 setas simples en los anillos basales, ubicadas en posición lateral, en la primera, y ventralmente, en la segunda (figura 26a, b, d). Por su parte, en *B. yanezi* esta porción del flagelo antenal se encuentra desnuda (figura 26c).

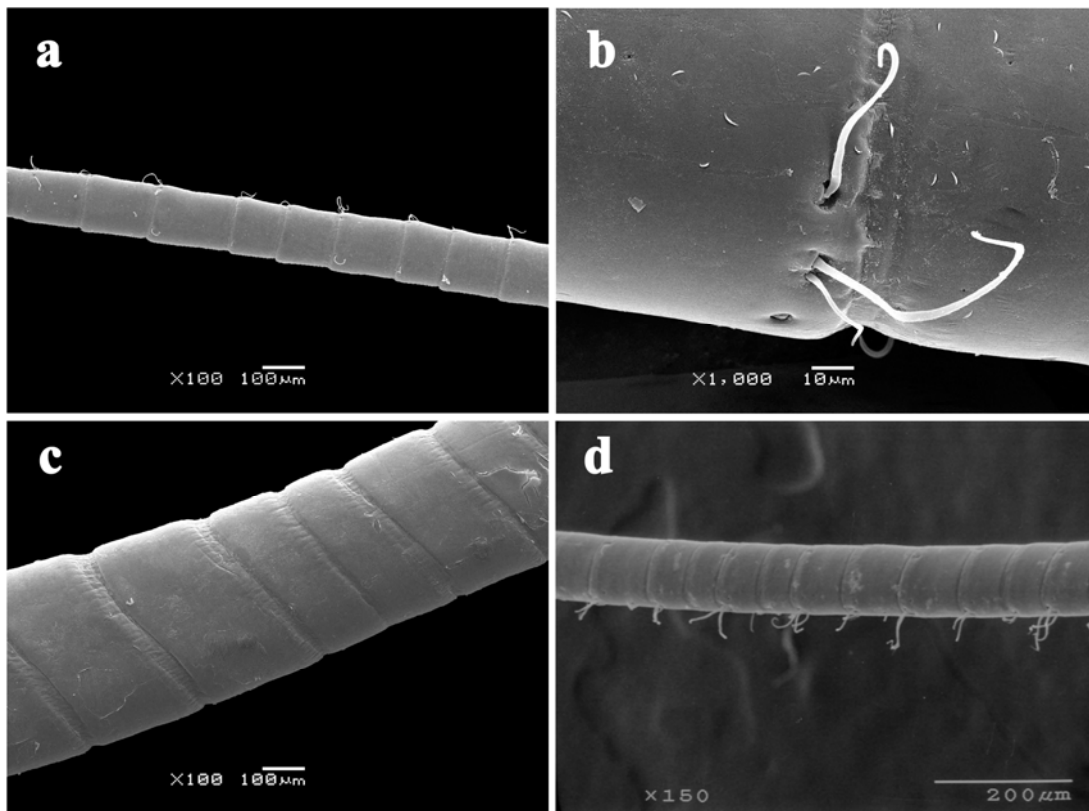
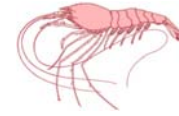


Figura 26. Microfotografía de la porción anterior del flagelo antenal de: a y b) *Agostocaris bozanici*; c) *Barbouria yanezi*; y d) *Procaris mexicana*.

### 7.5.1.2 Escama antenal

La superficie ventral de la escama antenal de la especie *A. bozanici* presenta poca abundancia de setas simples en su porción central, y una hilera bastante evidente en cercanías al borde lateral externo o “desnudo” (el margen superior derecho en la figura 27a). En su zona apical y en el borde medio se encuentra una aglomeración de setas paposas de mayor tamaño que las anteriores (figura 27b, c). Finalmente, a lo largo de todo el borde interior y apical se presenta una hilera regular de setas plumosas de gran





longitud, las cuales son características debido a su articulación supracuticular y a la presencia de largas sétulas ordenadas de manera antepuesta (figura 27d)

La especie *B. yanezi* también presenta una hilera de grandes setas plumosas en el margen apical y lateral interno de la escama antenal, aunque en las fotografías no logra apreciarse claramente sus dimensiones debido a que éstas se fragmentaron en el procesamiento de la muestra (figura 28a, d). Por su parte, se puede notar una mayor abundancia de setas simples en la porción central de la superficie ventral (figuras 28a), en comparación con las demás especies de decápodos estigobios reportadas en este estudio; estas setas son de pequeño tamaño y presentan cierto aplanamiento en su porción distal (figura 28c). Al igual que en *A. bozanici*, en el borde superior y lateral se encuentra una mayor abundancia de setas paposas mucho más grandes que las anteriores (figura 28e, f).

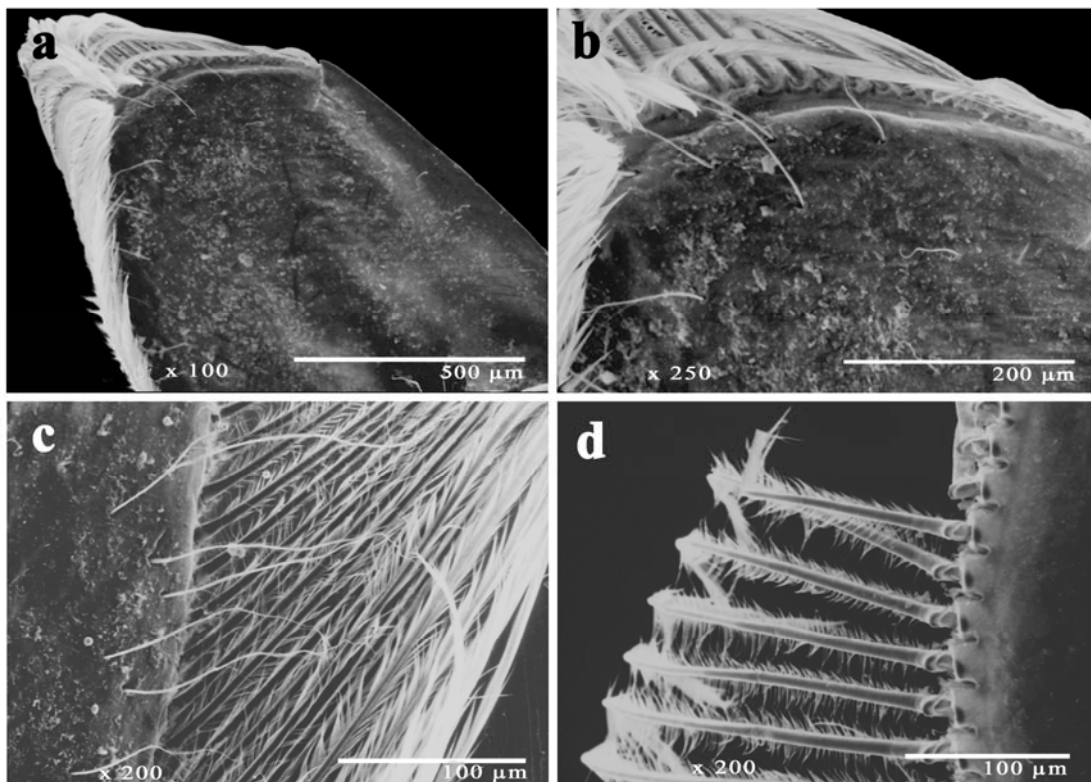


Figura 27. Microfotografías de la escama antenal (vista de la superficie ventral) de *Agostocaris bozanici*, donde se puede apreciar: a) ápice de la estructura, b) acercamiento a setas paposas en el ápice, c) acercamiento a setas paposas en el borde lateral interno, y d) setas plumosas en el borde lateral interno (vista dorsal).

Siguiendo el mismo esquema general, la especie *P. mexicana* presenta una hilera de setas plumosas de gran longitud en los márgenes apical y lateral interno de la escama antenal (figura 29a, b), y, en un caso similar al observado en *A. bozanici*, pocas setas simples en







la porción central de la estructura. La presencia de setas paposas (de menor tamaño en este caso) cerca del margen apical es menos evidente que en las otras especies, sin embargo, se extienden también sobre el borde externo de la estructura (margen lateral desnudo), incluso en la superficie dorsal del escafocerito (figura 29c, d).

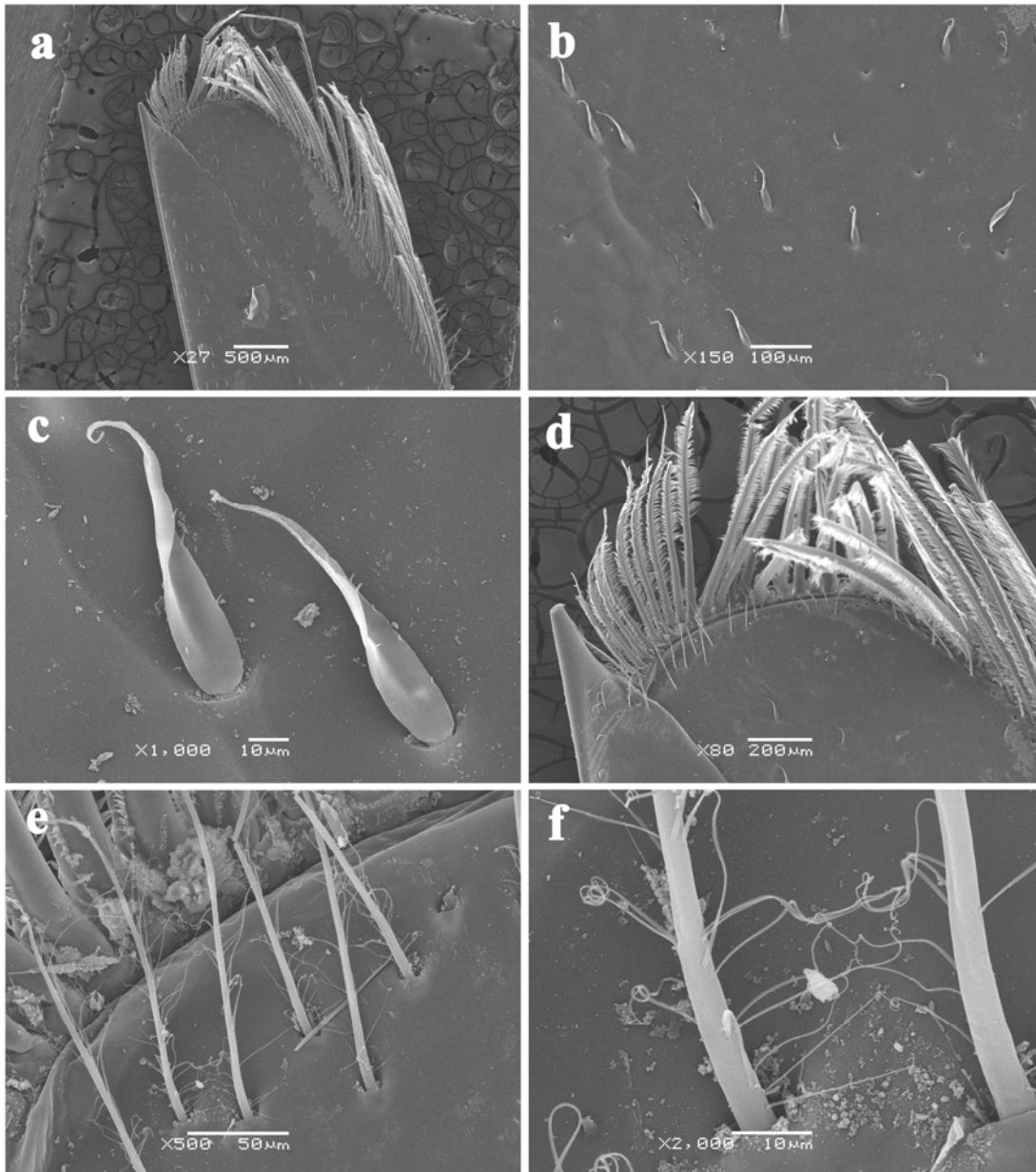


Figura 28. Microfotografías de la escama antenal (vista de la superficie ventral) de *Barbouria yanezi*, donde se puede apreciar: a) ápice de la estructura, b) acercamiento porción media de la estructura, c) acercamiento a setas simples en la porción media, d) acercamiento a setas del ápice, e y f) acercamiento a setas paposas del ápice.



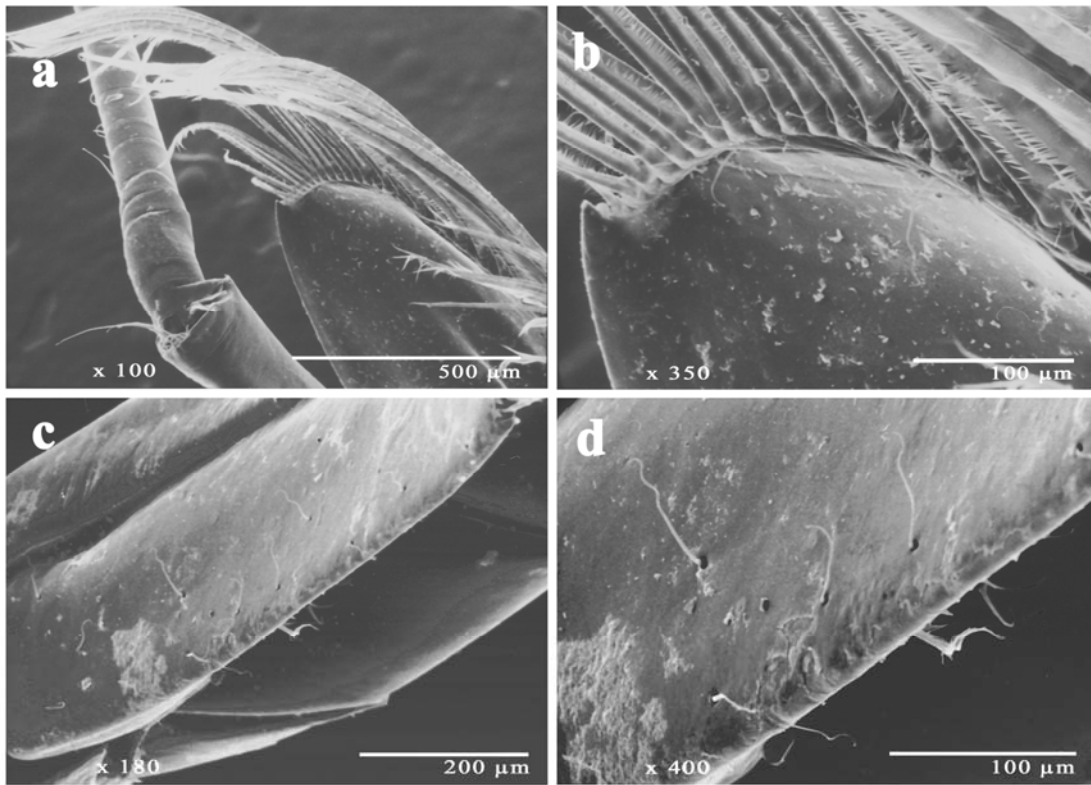


Figura 29. Microfotografías de la escama antenal (vista de la superficie ventral) de *Procara mexicana*: a) ápice de la estructura, b) acercamiento a la base de las setas plumosas y vista del margen superior, c) borde lateral desnudo, y d) acercamiento a setas paposas del mismo borde.

### 7.5.1.3 Anténulas

El flagelo externo de las anténulas de las diferentes especies presenta un ensanchamiento general de su porción anterior, el cual es característico de los anillos que portan los estetascos. Este ensanchamiento es más pronunciado en la especie *P. mexicana*, en la cual se evidencia un abultamiento en los primeros 8 anillos de este apéndice, que son los únicos en los cuales se observan las mencionadas estructuras (figura 30e). En *A. bozanici* los primeros 2 a 3 anillos basales se encuentran desnudos y entre el 3 y el 15 se encuentran los estetascos, con un promedio de 11 ( $\pm 2$ ) anillos portando éstos ( $n = 10$ ). Por su parte, *B. yanezi* presentó el mayor número de anillos portadores de estetascos, con un rango entre 31-59 y un promedio de 43 ( $\pm 10$ ), con únicamente el primer anillo basal desnudo ( $n = 10$ ). En esta última especie, donde la variación fue mayor, se buscó una posible correlación entre el número de anillos del flagelo externo antenular que portan estetascos y la talla (longitud del cefalotórax) de los ejemplares, pero ésta no fue significativa (Pearson,  $r = 0.099$ ;  $P = 0.785$ ).

El número de estetascos en la porción anterior del flagelo externo antenular varía de





acuerdo a las diferentes especies: *A. bozanici* presenta entre 1 y 2 hileras por anillo, cada una compuesta por dos unidades (figura 30a, b); *B. yanezi* posee dos hileras por anillo, cada una integrada por 4-5 estetascos (figura 30c, d); y *P. mexicana* exhibe dos hileras con 6 a 7 estetascos (figura 30e, f). En todas las especies, estas estructuras se encuentran localizadas en la porción media y distal de cada anillo, en posición ventral.

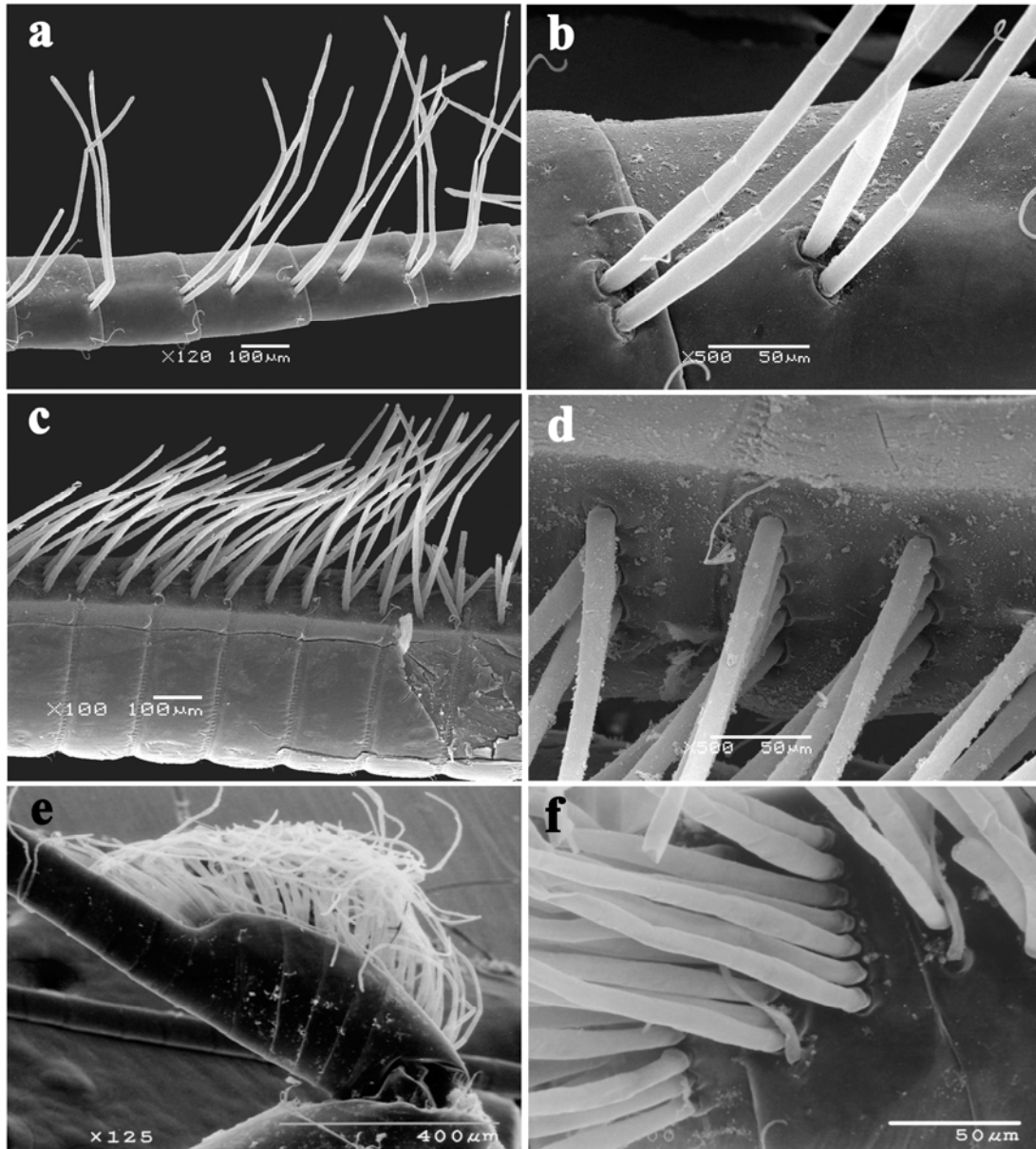
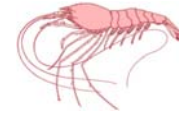


Figura 30. Microfotografía de la porción anterior del flagelo antenular externo, con acercamiento a las hileras de estetascos en: a y b) *Agostocaris bozanici*; c y d) *Barbouria yanezi*; y, e y f) *Procaris mexicana*.

A fin de poder realizar comparaciones entre las diferentes especies con relación al tamaño de los estetascos, la longitud de estas estructuras se estandarizó con referencia a la







superficie de cada anillo de la manera que se especifica en la metodología. Sin embargo, la especie *P. mexicana* no pudo ser incluida en estas comparaciones, debido a que en las fotografías sus estetascos se encuentran entrelazados y muy densamente agrupados, lo que imposibilitó obtener una medida confiable de su longitud.

Se midieron 13 estetascos presentes en 5 anillos basales de las anténulas de *A. bozanici*, y se obtuvo una longitud promedio de  $540.9 \pm 41.32 \mu\text{m}$ ; y 22 de *B. yanezi* en 4 anillos, con una longitud media de  $449.01 \pm 37.04 \mu\text{m}$ . El número total de estetascos por anillo es menor en la especie *A. bozanici*, sin embargo, estas estructuras son comparativamente más largas que las de *B. yanezi* (Mann-Whitney,  $P < 0.001$ ).

En la misma porción del flagelo antenular externo, se encuentran numerosas setas simples ubicadas en posición distal de cada anillo, las cuales también varían en número entre las tres especies: *A. bozanici* presenta entre 2 y 4 de éstas, mientras que *B. yanezi* y *P. mexicana* únicamente poseen entre 1 y 2 de las mismas.

#### **7.5.1.4. Tercer maxilípedo**

La mayor densidad de setas sobre el própodo dátilo del tercer maxilípedo de *A. bozanici* se presenta en las porciones laterales de dicho artejo (figura 31a). En el ápice de la estructura se observa una única seta cuspidada muy alargada en la cual se aprecian ciertas irregularidades en la cutícula que bien podrían ser dentículos (figura 31b, c, d, e); esta seta presenta una articulación infracuticular, sin la presencia de un anillo y carece de poro terminal.

Por su parte, las setas dominantes presentan una articulación infracuticular, la cual se encuentra protegida dentro de compartimentos individuales (figura 31f), y se disponen en hileras ordenadas de manera transversal y ligeramente oblicua al eje mayor de la estructura, además. En estas setas, las proyecciones secundarias se presentan en los dos tercios distales y no se evidencia concretamente la conformación de un anillo (figura 31f).

El tipo morfológico de estas setas no se ha podido determinar de manera acertada, ya que en la clasificación de Garm (2004a) no se describe específicamente una categoría que presente dos hileras laterales y dos centrales de proyecciones secundarias desnudas (como en este caso) (figura 32a, b, c, d). Es difícil establecer a que tipo pertenecen estas “proyecciones secundarias”, ya que por su longitud podrían parecer sétulas, pero carecen de articulación en la base y presentan una superficie desnuda; en contraposición, los dentículos generalmente no exhiben articulación ni irregularidades en la cutícula, pero suelen ser de menores dimensiones. Por afinidad morfológica, estas setas serán clasificadas como “serradas”, ya que éstas pueden presentar tanto dentículos como sétulas, aunque se reconocen las mencionadas variaciones con relación al prototipo descriptivo brindado por Garm (2004a).



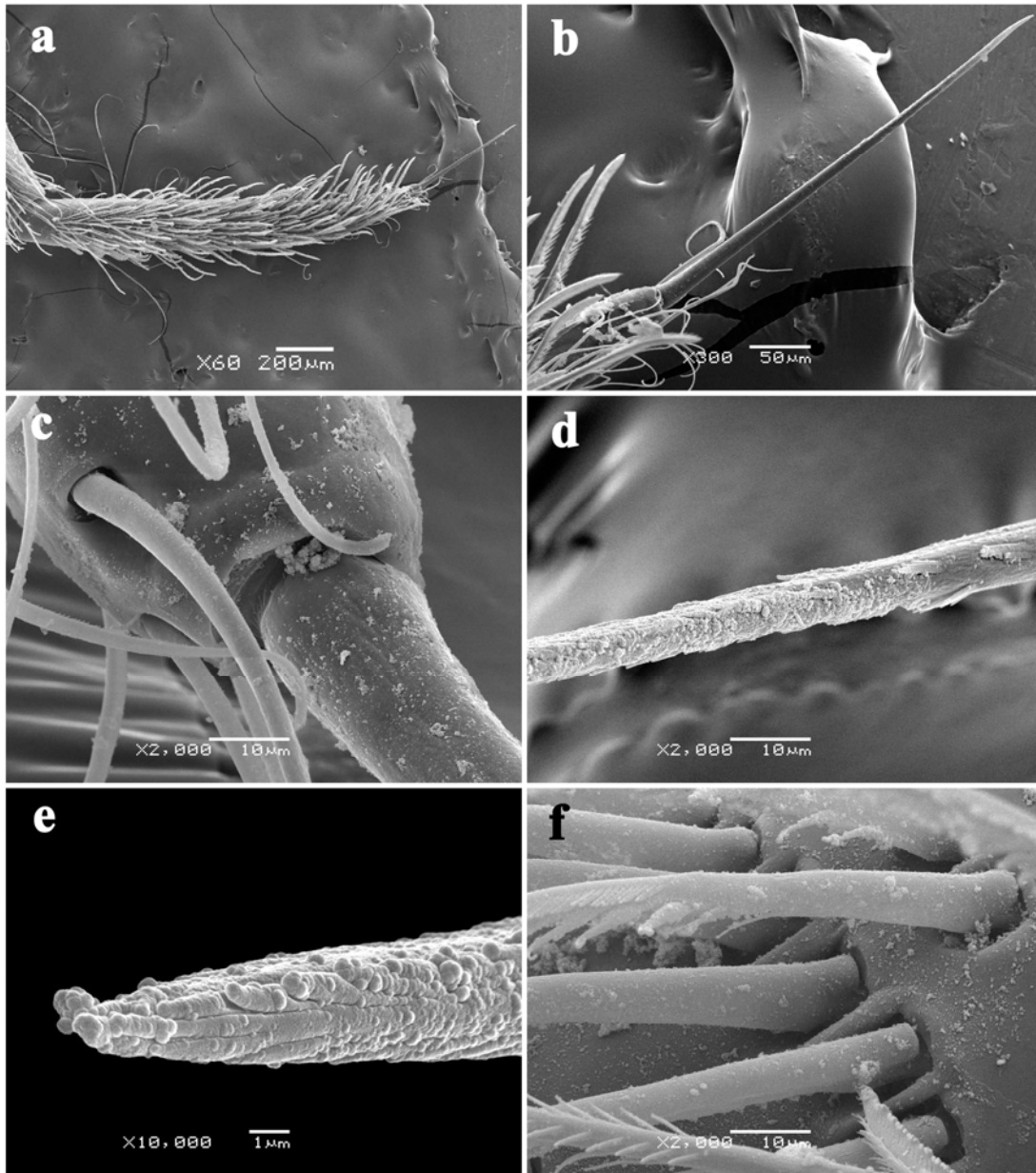


Figura 31. Microfotografía del própodo-dáctilo del tercer maxilípedo de *Agostocaris bozanici*, donde se aprecia: a) la estructura completa, b) acercamiento a la porción apical, c) tipo de articulación de la seta apical, d) porción media y e) ápice de la misma, y f) acercamiento a la articulación del tipo de seta dominante.



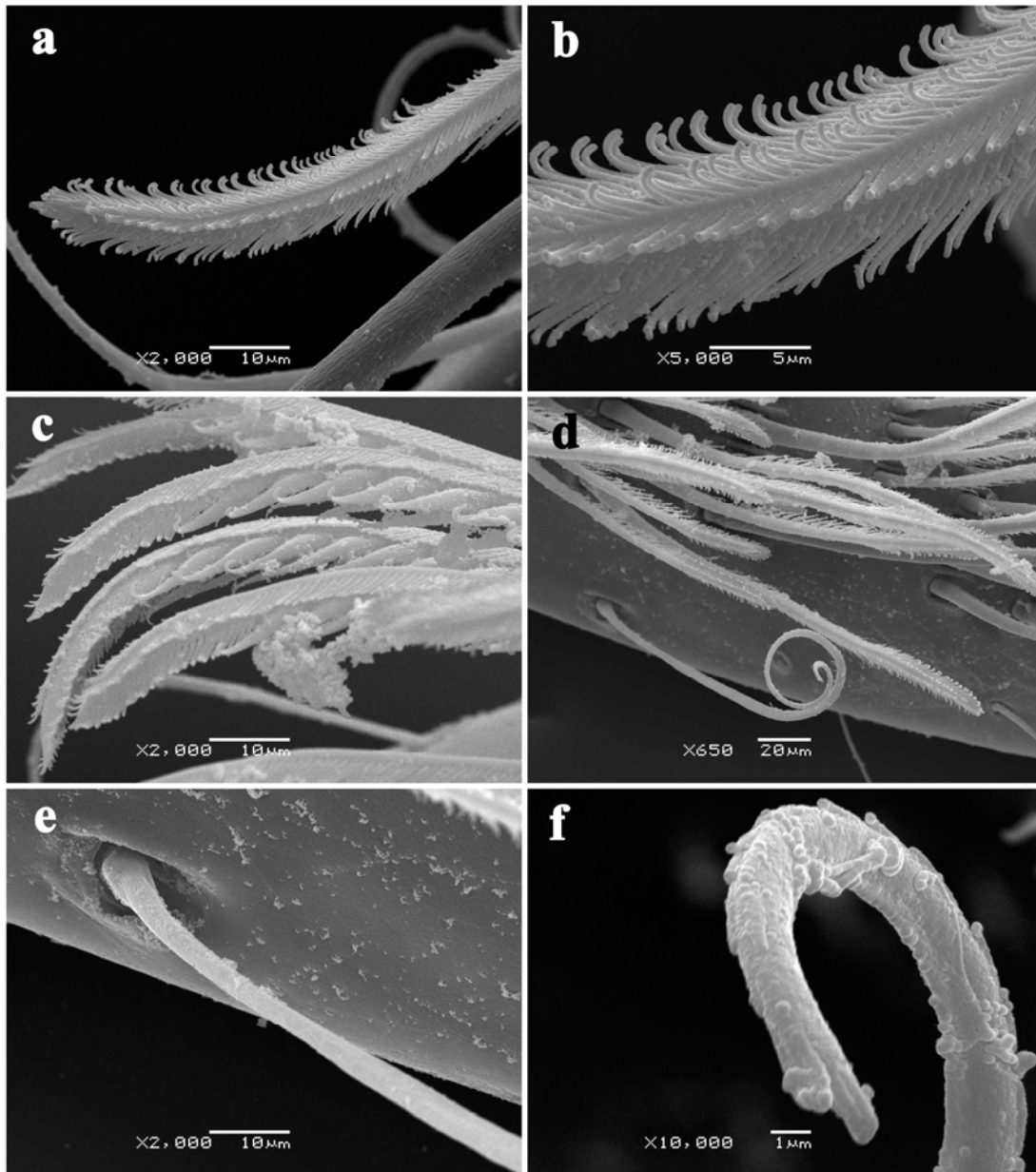


Figura 32. Microfotografía del própodo-dáctilo del tercer maxilípido de *Agostocaris bozanici*, donde se aprecia: a, b y c) acercamiento a las sétulas del tipo de seta dominante, d) setas de la porción dorsal de la estructura, e) acercamiento al tipo de articulación y f) ápice de estas últimas.

La porción dorsal del própodo dáctilo del tercer maxilípido de *A. bozanici* presenta un menor número de setas, y en la región basal, cerca de la articulación con el carpo, se han identificado unas pocas setas enrolladas de apariencia simple. A un mayor detalle, se pueden observar algunas irregularidades cuticulares sobre la superficie de estas estructuras que nuevamente imponen cierta polémica en su clasificación (figura 32d, e, f); sin embargo, para efectos del presente trabajo se referirán como setas simples.





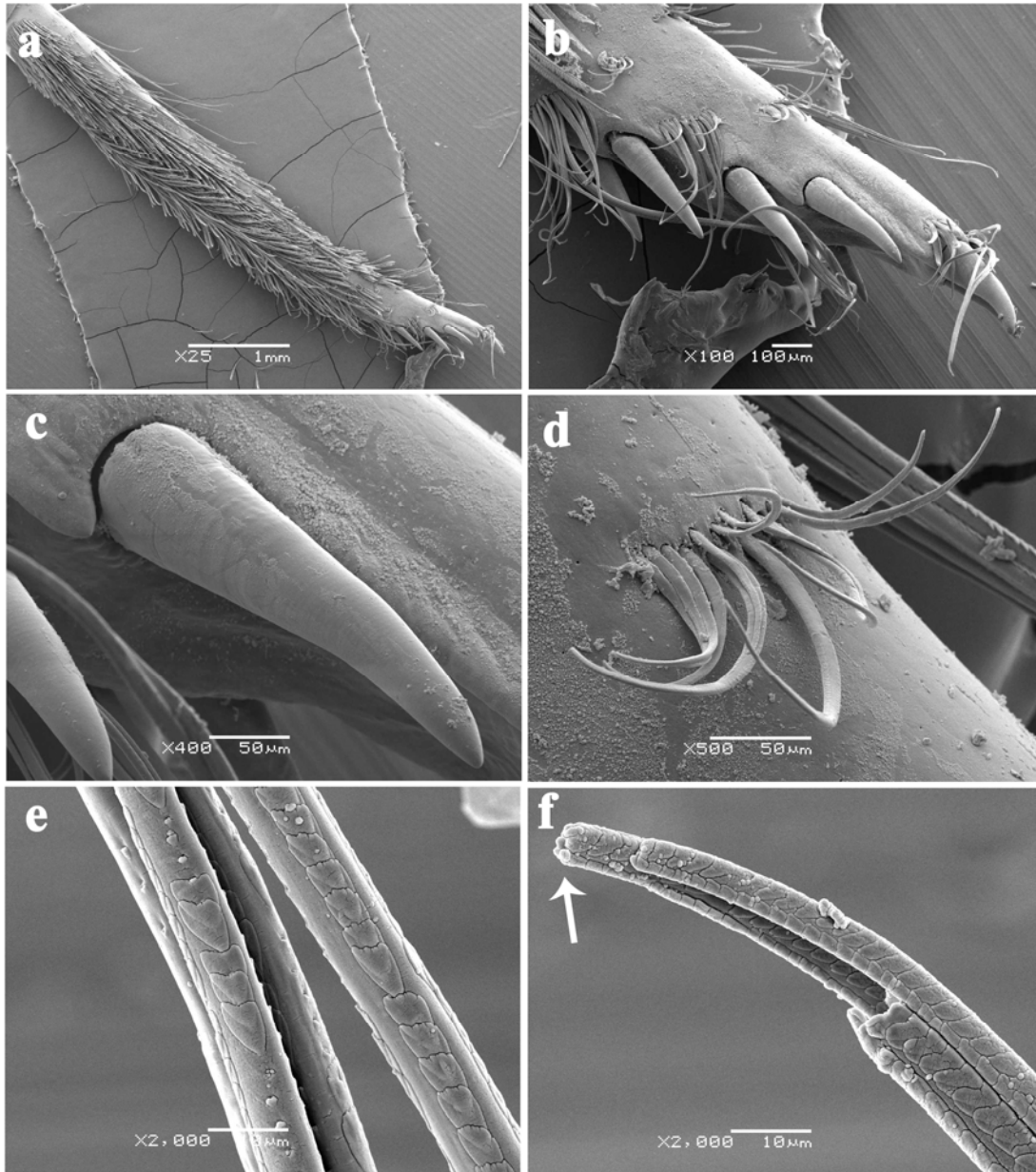


Figura 33. Microfotografía del própodo-dáctilo del tercer maxilípodo de *Barbouria yanezi*, donde se aprecia: a) la estructura completa, b) acercamiento a la porción apical, c) seta cuspidada, d) setas serruladas cerca al ápice de la estructura, e) porción media y f) apical de las mismas (la flecha muestra la posición del poro).

Por su parte, en *Barbouria yanezi* se presenta una mayor densidad de setas en las porciones lateral y ventral del própodo-dáctilo del tercer maxilípodo (figura 33a). En el ápice de ésta estructura se han identificado setas de tipo cuspidadas (figura 33b, c), las cuales se hacen notar debido a su diferente configuración y mayor grosor. Esta especie





presenta un total de 8 de estas setas ordenadas en dos hileras laterales, las cuales presentan una articulación supracuticular con el apéndice. Entre éstas se presentan agrupamientos de setas de tipo serrulado, las cuales se caracterizan por presentar tres hileras de sétulas en forma de escamas y un poro terminal (figura 33d, e, f).

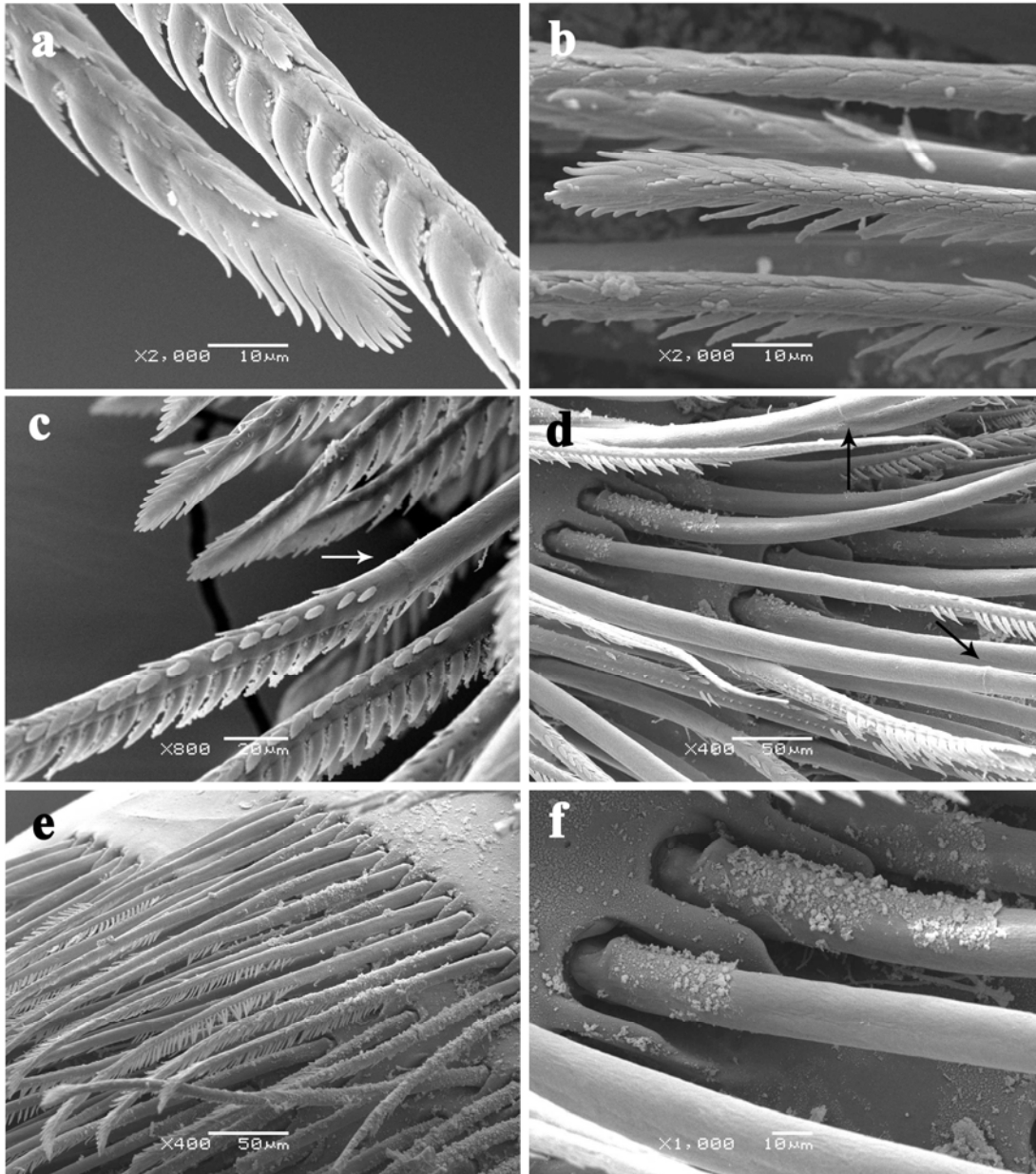


Figura 34. Microfotografía del própodo-dáctilo del tercer maxilípodo de *Barbouria yanezi*, donde se aprecia: a y b) la porción apical del tipo de seta dominante, c y d) acercamiento a la porción media de las mismas (la flecha señala la posición del anillo), e) disposición en hileras de las setas, y f) acercamiento a la articulación.





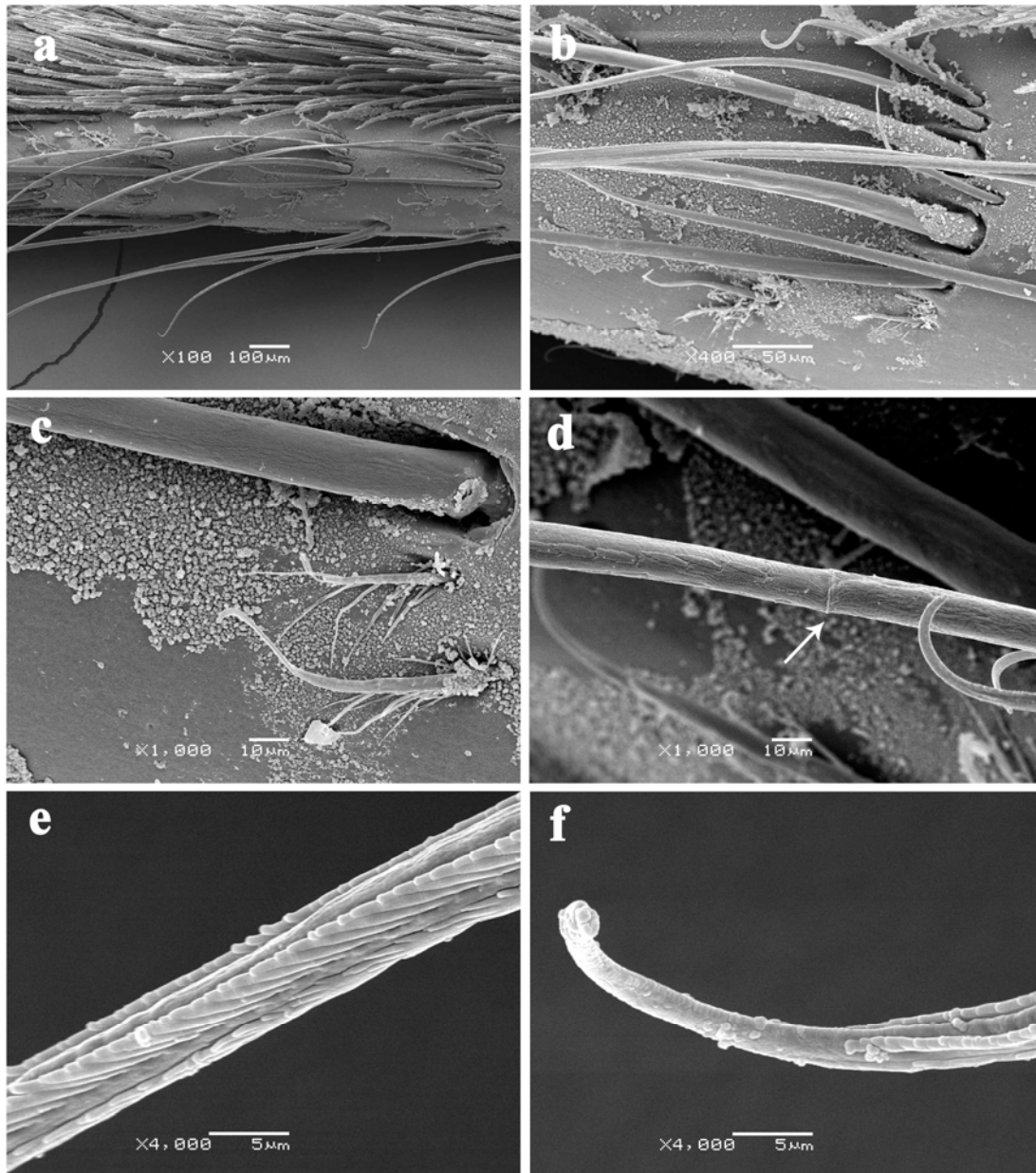


Figura 35. Microfotografía del própodo-dáctilo del tercer maxilípodo de *Barbouria yanezi*, donde se aprecia: a) setas de la porción dorsal de la estructura, b) acercamiento a un grupo de estas setas, c) setas paposas y base de una seta serrulada, d) porción media de una seta serrulada (la flecha señala la posición del anillo), e) acercamiento a las sétulas y f) a la porción apical de las mismas.

El tipo de seta dominante en la estructura para esta especie, de acuerdo a la clasificación de Garm (2004a), son las serradas, las cuales muestran dos hileras laterales de denticulos y una central de sétulas serradas (figura 34c, d). En algunos casos la hilera central se encuentra intercalada con sétulas orientadas en direcciones opuestas, dando la errónea





aparición de dos hileras (figura 34d). Al igual que en *A. bozanici*, estas setas se encuentran dispuestas en hileras transversales y de manera ligeramente oblicua al eje longitudinal de la estructura (figura 34a); las sétulas se presentan posteriormente a la posición del anillo (figura 34e, f), y exhiben una articulación infracuticular con compartimentos individuales (figura 34b).

En la porción dorsal del própodo-dáctilo del tercer maxilípodo, *B. yanezi* presenta agrupamientos de setas que incluyen unas pequeñas de tipo paposo y otras serruladas de mayor tamaño (figura 35a, b, c); estas últimas son las más largas entre las encontradas en esta estructura (figura 35), presentan sétulas alargadas pero adheridas al eje principal y evidencian la conformación de un anillo (figura 35d, e, f).

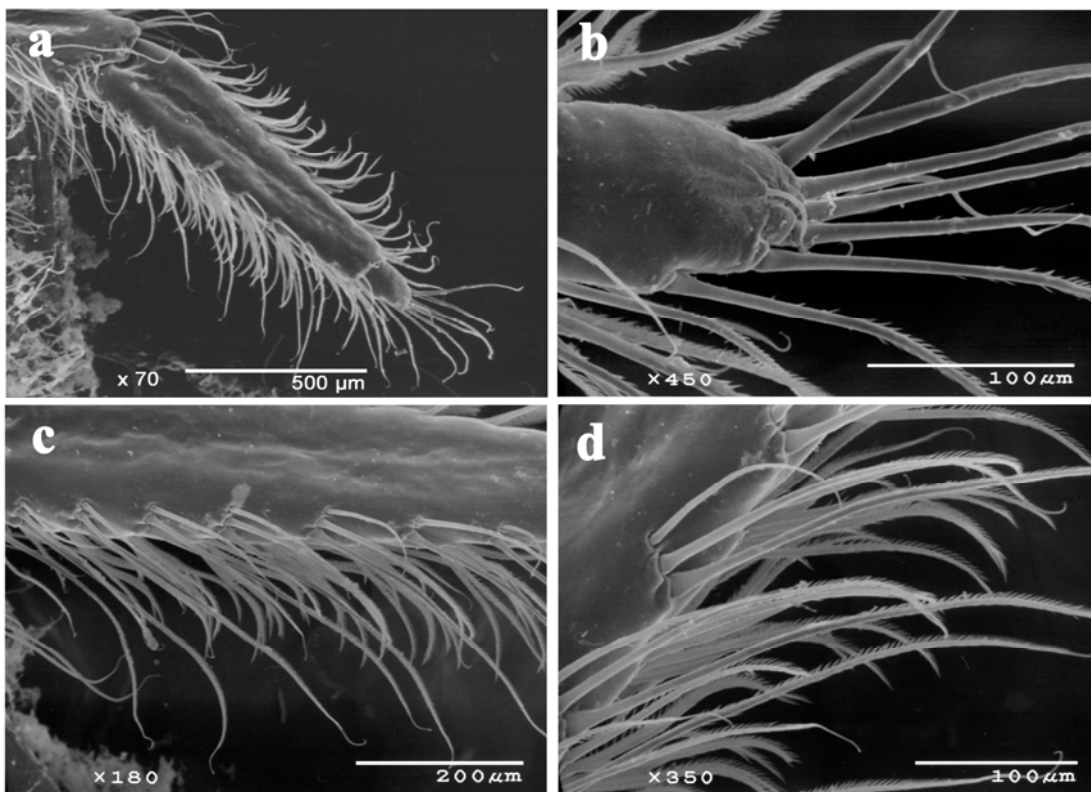


Figura 36. Microfotografía del própodo-dáctilo del tercer maxilípodo de *Procaris mexicana*, donde se aprecia: a) la estructura completa, b) acercamiento a la porción apical, c) setas laterales, y d) acercamiento de las mismas.

Finalmente, *P. mexicana* es la única especie que presenta bien diferenciado el própodo del dáctilo en el tercer maxilípodo. Estas dos estructuras se encuentran comprimidas dorso-ventralmente (figura 36a), con la presencia de una mayor densidad de setas en las porciones laterales del própodo (figura 36c) y lateral-apical del dáctilo (figura 36b). La región dorsal en los dos artejos se encuentra desnuda. El tipo de seta dominante, y casi exclusiva, en estas estructuras son las serradas, las cuales poseen una hilera lateral de denticulos y una central de sétulas, una articulación infracuticular y se encuentran





dispuestas en hileras transversales al eje longitudinal del apéndice (figura 36d). En estas setas no se ha constatado la presencia de un anillo.

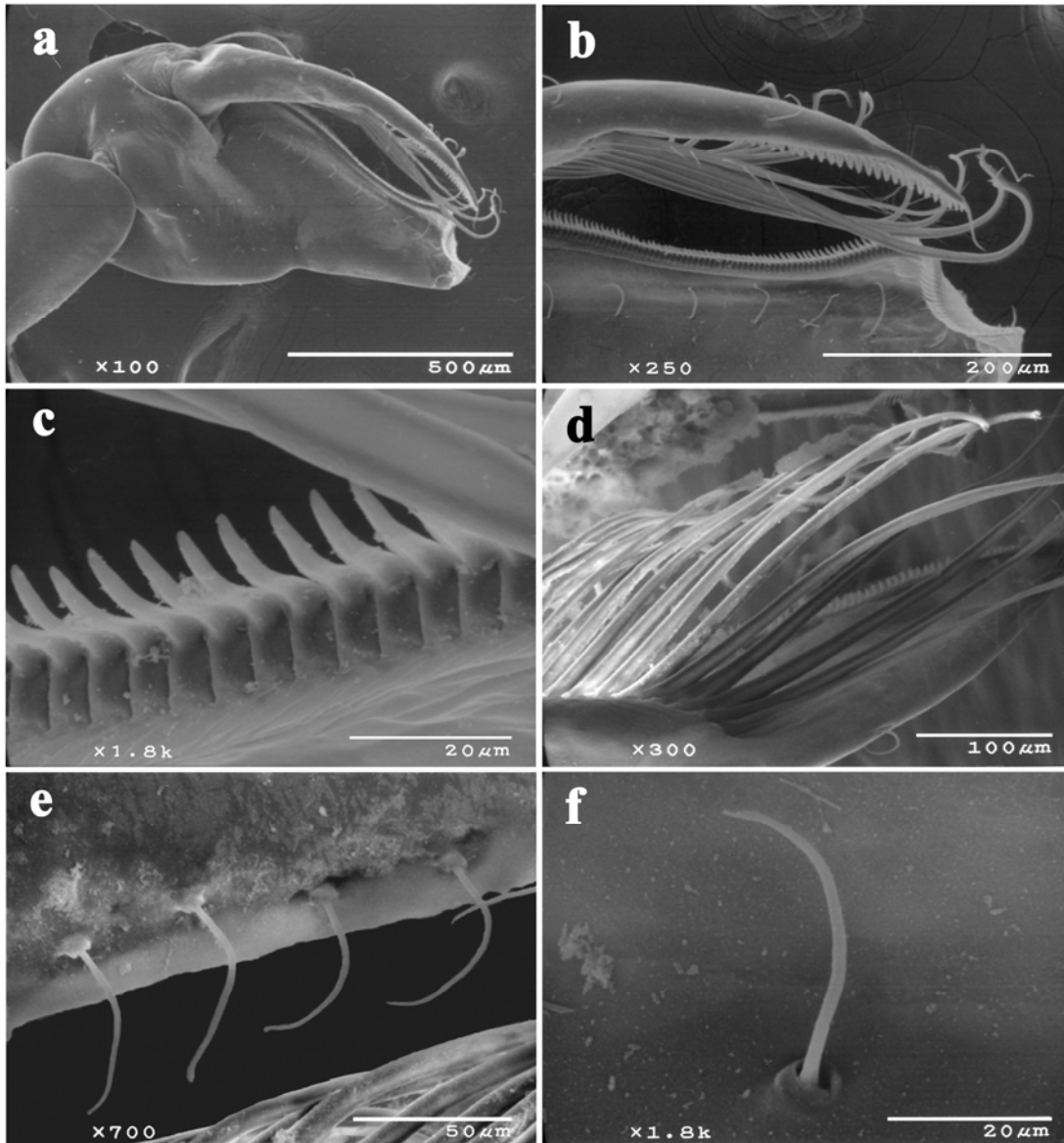


Figura 37. Microfotografía de la quela del primer pereiópodo de *Agostocaris bozanici*, donde se aprecia: a) la estructura completa, b) magnificación de la misma, c) estructuras a manera de denticulos en el própodo, d) acercamiento a una seta del própodo, e) acercamiento a setas del dáctilo, y f) acercamiento a hilera de setas del própodo.

#### 7.5.1.5 Quela del primer pereiópodo

Una de las características distintivas que salen a relucir al observar la quela del primer pereiópodo de *A. bozanici*, y que generó comentarios en diversos autores (Hart y







Manning, 1986; Kensley, 1988), es el tipo de articulación del carpo con el própodo y de éste con el dáctilo (figura 37a). No obstante, ésta es solo una de las peculiaridades que se pueden apreciar al revisar en detalle esta estructura.

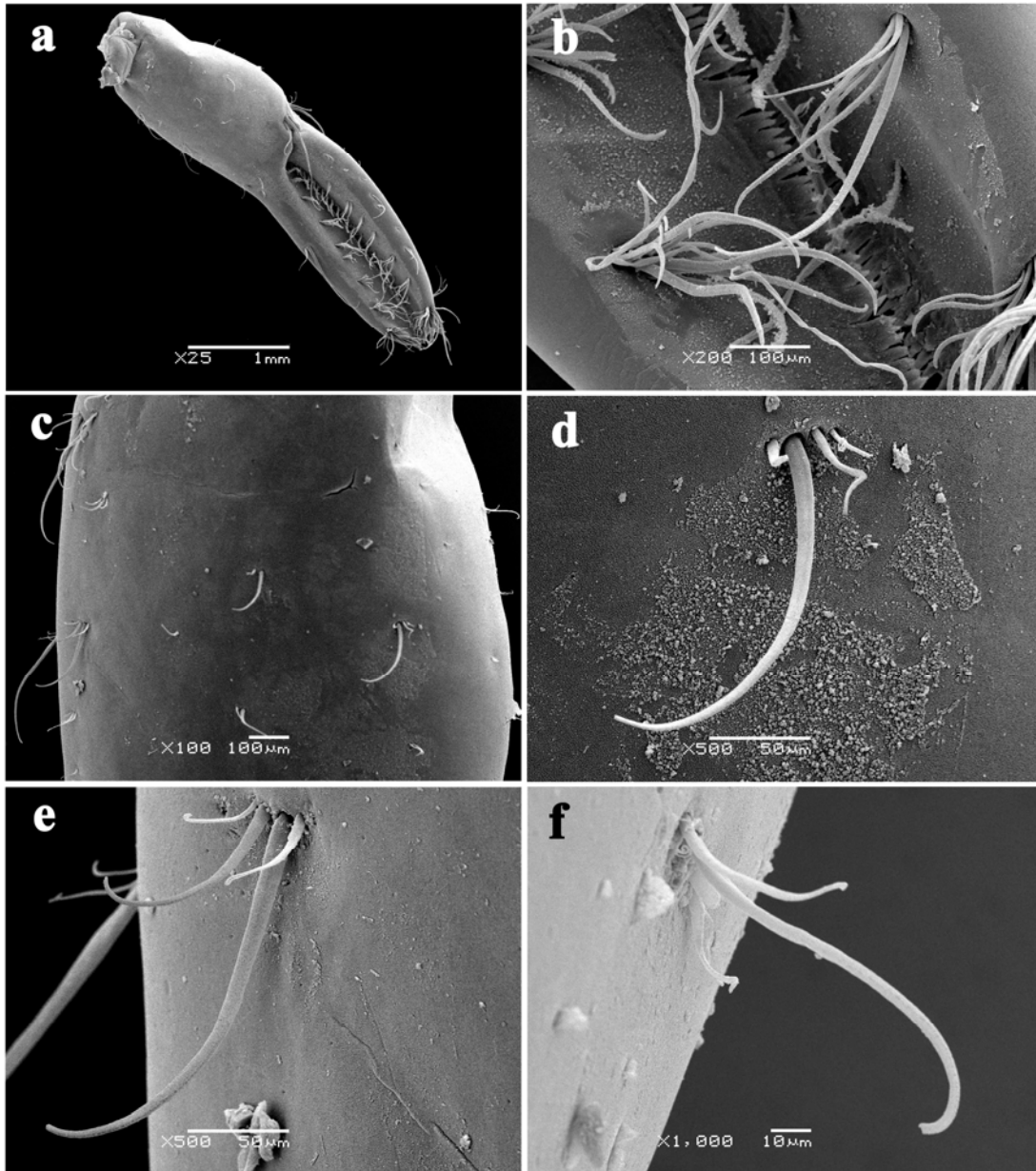


Figura 38. Microfotografía de la quela del primer pereiópodo de *Barbouria yanezi*, donde se aprecia: a) la estructura completa, b) setas y denticulos en própodo y dáctilo, c) palma, d) acercamiento setas frontales de la palma, e y f) acercamiento setas laterales de la palma.

En primera instancia, es muy notable la presencia de numerosos denticulos, estrechamente distribuidos, en el margen interno tanto del própodo como del dáctilo







(figura 37b, c). Igualmente conspicuas, son las largas setas –al parecer simples pero muy robustas– presentes en la porción dorsal del dactilo y que se ubican en posición posterior al eje de coyuntura del dactilo con el própodo (figura 37b, d). Por último, es de notar la presencia de una hilera de setas simples regularmente espaciadas en el margen interno del própodo, las cuales presentan un abultamiento basal pero cuya articulación es infracuticular (figura 37e, f).

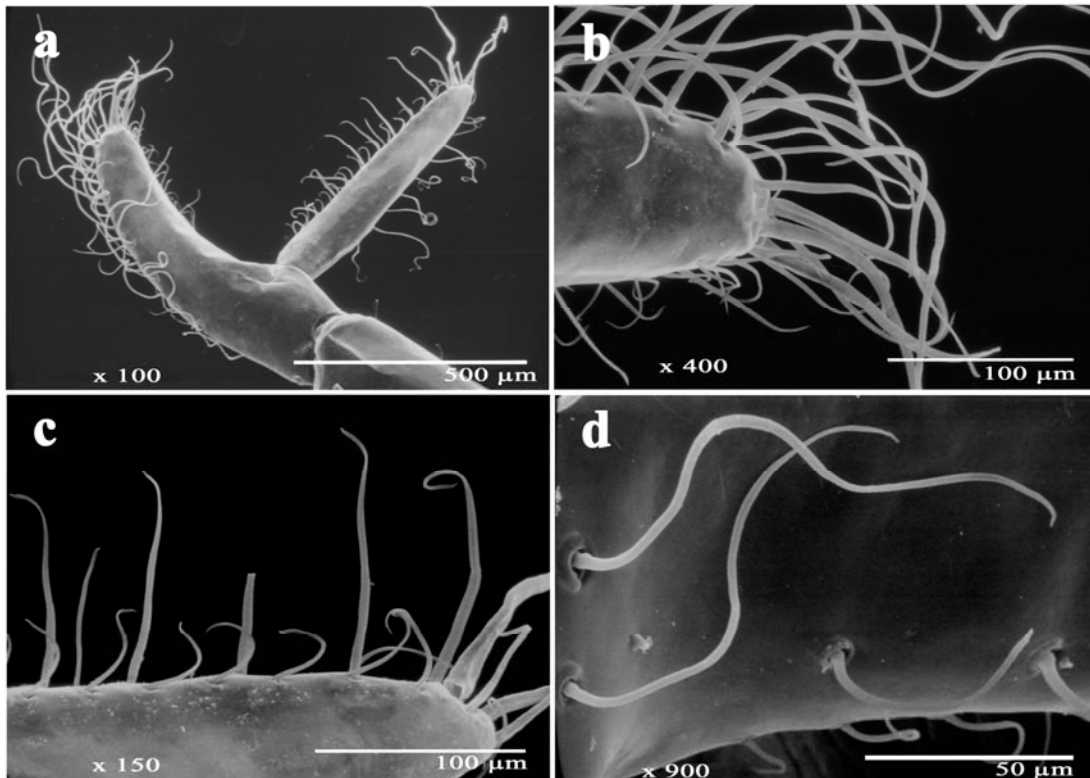


Figura 39. Microfotografía de la quela del segundo pereiópodo de *Agostocaris bozanici*, donde se aprecia: a) la estructura completa, b) setas del própodo, c) setas del dactilo, y d) acercamiento setas del dactilo.

La quela del primer pereiópodo de *B. yanezi* es bastante robusta y grande (figura 38a), en comparación con su relativa del segundo de estos apéndices. Esta estructura presenta conjuntos de setas serruladas (de número variable), en el margen interno tanto del própodo como del dactilo, así como una hilera estrecha de dentículos en el margen cortante de estos mismos artejos (figura 38b). Los conjuntos de setas más densos y de mayor tamaño en estas mismas estructuras se encuentran en posición apical. En la porción central del margen ventral de la palma se encuentran, regularmente espaciadas, numerosas setas simples de pequeño tamaño con cierto número (usualmente tres) de minúsculas setas de acompañamiento (según la clasificación de Cate y Derby, 2001) (figura 38c, d); en los bordes laterales se presentan grupos similares con setas de mayor





tamaño, con generalmente dos setas de acompañamiento (figura 38e, f).

### 7.5.1.6 Quela del segundo pereiópodo

El segundo pereiópodo de *A. bozanici* es menos robusto que el primero. En este apéndice, la quela se encuentra densamente poblada de setas simples, tanto en la superficie del própodo como del dácilo, las cuales se encuentran ubicadas principalmente en la porción apical de los márgenes externo, en el própodo, e interno, en el dácilo (figura 39).

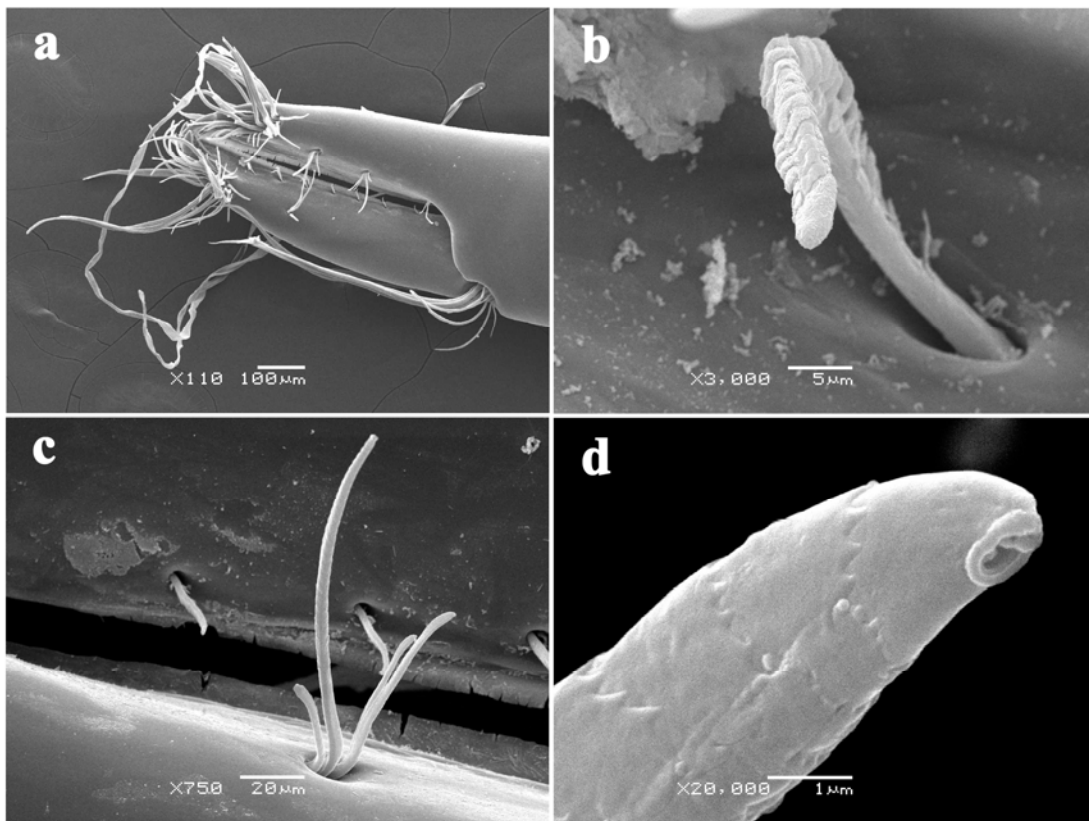


Figura 40. Microfotografía de la quela del segundo pereiópodo de *Barbouria yanezi*, donde se aprecia: a) la estructura completa, b) acercamiento a una seta del dácilo, c) grupo de setas del própodo, y d) ápice de una seta del própodo.

En *B. yanezi*, esta estructura presenta un conjunto de setas serruladas largas en el ápice del própodo y el dácilo, así como en la unión externa del dácilo con el própodo (figura 40a). En el margen interno del dácilo se presenta una hilera de setas individuales (algunas en pares) de tipo indeterminado, las cuales se caracterizan por presentar expansiones cuticulares en los dos tercios posteriores (figura 40b). Por su parte, en el margen interno del própodo se presenta una hilera de setas serruladas las cuales se





encuentran en grupos de 4 (figura 40c); estas setas presentan sétulas serradas a manera de escamas dispuestas en hileras a lo largo de los dos tercios posteriores de su superficie, y presentan un poro terminal en su ápice (figura 40e).

### 7.5.2 Cefalotórax

Los ejemplares de *A. bozanici* presentan unas pocas setas de tipo simple esparcidas en la superficie lateral del cefalotórax (figura 41a, b). En el borde inferior de esta estructura se encuentra una hilera regularmente espaciada de setas paposas, las cuales evidencian un incremento notable en número y tamaño con relación a las anteriores (figura 41c, d). Este último tipo de seta presenta una articulación infracuticular, y es fácilmente reconocible debido a que presenta numerosas sétulas largas y delgadas, que no se encuentran antepuestas en posición lateral de la estructura (ver Garm 2004a).

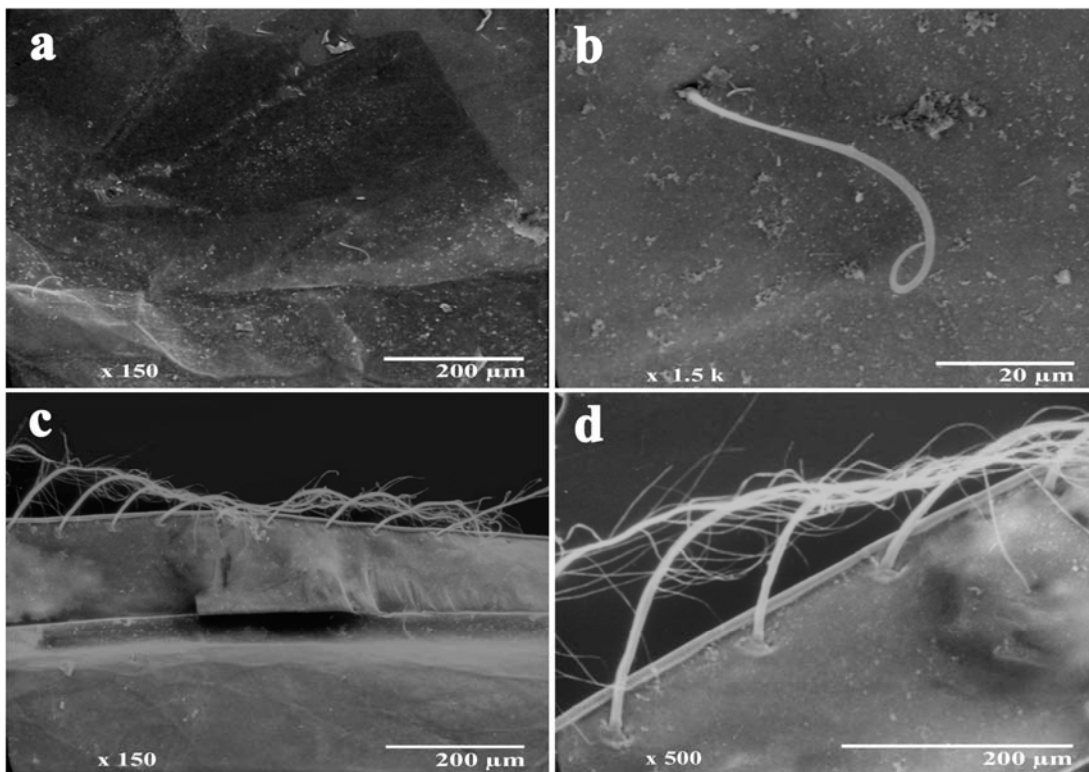


Figura 41. Microfotografía de la porción lateral del cefalotórax de *Agostocaris bozanici* en: a) posición media, b) acercamiento a una seta en esta posición, c) borde antero-ventral del cefalotórax, y d) acercamiento setas en esta posición.

En el cefalotórax de *B. yanezi* se encuentra una densidad de setas un poco mayor que en las otras dos especies en estudio. Estas setas podrían ser clasificadas como de tipo simple (figura 42a, b), ya que no manifiestan ningún tipo de proyecciones secundarias en su





superficie, no obstante, en un acercamiento apical a una de las mismas (figura 42b) se pueden observar ciertas irregularidades en la cutícula que, al no estar aparentemente articuladas con la misma, bien podrían ser dentículos. En el borde inferior del cefalotórax el número de setas se incrementa notoriamente (figura 42c); estas setas son de mayor tamaño que las observadas en la superficie lateral del cefalotórax y de tipo paposo (figura 42d).

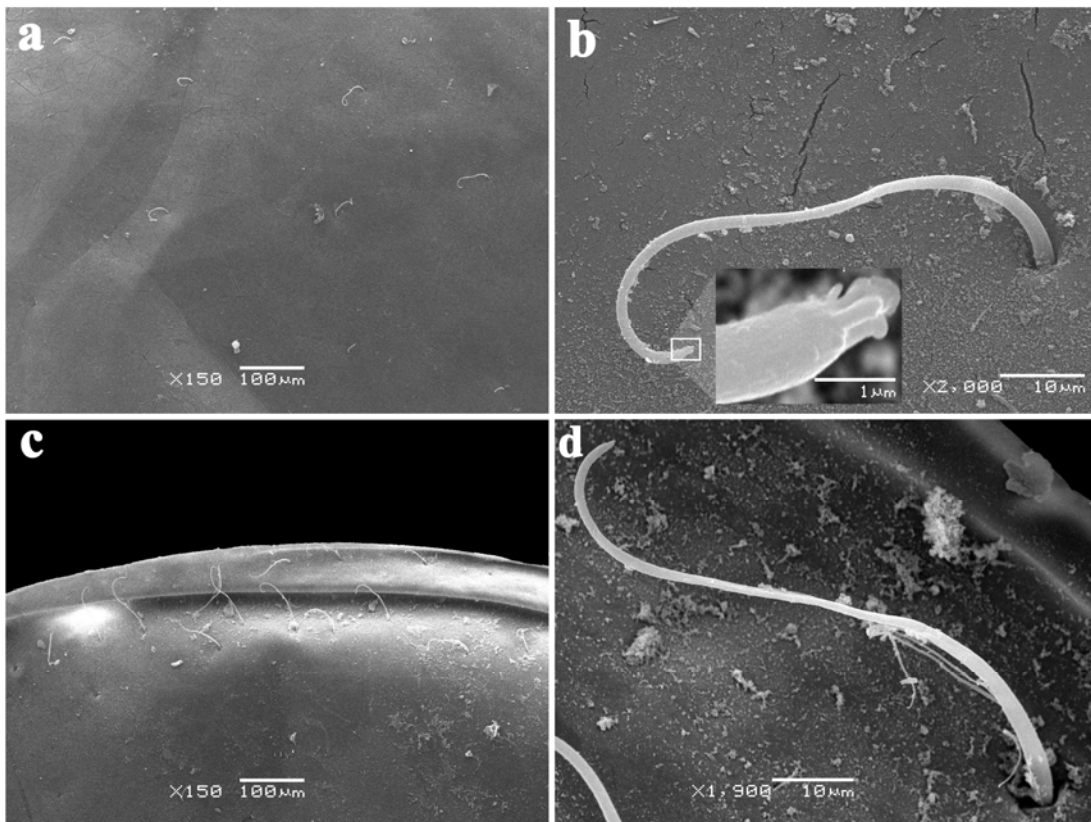


Figura 42. Microfotografía de la porción lateral del cefalotórax de *Barbouria yanezi* en: a) posición media, b) acercamiento a una seta en esta posición, c) borde antero-ventral del cefalotórax, y d) acercamiento setas en esta posición.

Siguiendo el mismo esquema general, en *P. mexicana* se presenta una baja densidad de setas de tipo simple en la superficie lateral del cefalotórax, la cual se incrementa hacia el borde inferior de la misma estructura (figura 43a, b). Sin embargo, en esta especie las setas del borde inferior no se encuentran sobre el propio margen del cefalotórax, como es el caso en las especies anteriores, y no son de tipo paposo sino simples (figura 43c, d).





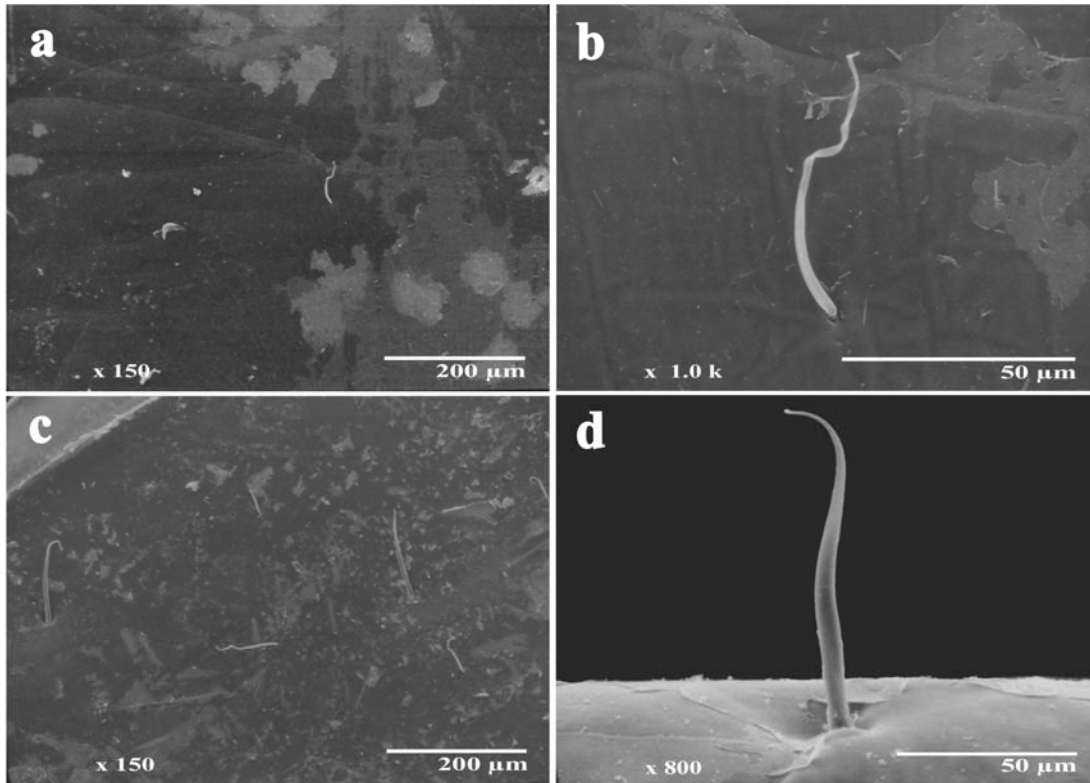


Figura 43. Microfotografía de la porción lateral del cefalotórax de *Procaris mexicana* en: a) posición media, b) acercamiento a una seta en esta posición, c) borde antero-ventral del cefalotórax, y d) acercamiento setas en esta posición.

### 7.5.3 Ojos

Se ha encontrado una gran variación en cuanto a la forma, estructura y pigmentación de los ojos de las tres especies en estudio. En *A. bozanici*, como mencionan Kensley (1988) y Álvarez *et al.* (2004), los ojos son cónicos, dirigidos anterodorsalmente, carecen de pigmentos y se encuentran compuestos por una única placa no diferenciada en pedúnculo y córnea (en la figura 44a se ha removido la porción dorsal del cefalotórax, ya que en los ejemplares completos únicamente sobresale el ápice de la estructura). La especie *B. yanezi* es la que más desarrollados y pigmentados tiene los ojos, en los cuales se logra apreciar una córnea negra bien constituida, la cual es más estrecha que el pedúnculo (figura 44b). Por último, en *P. mexicana* se observa, en concordancia con lo expuesto por Sternberg y Schotte (2004), una estructura ocular bilobulada, con el lóbulo medial acusadamente triangular y más extenso que el lateral (el cual es redondeado), ojos sin facetas y con una masa de pigmentos irregular (figura 44c).



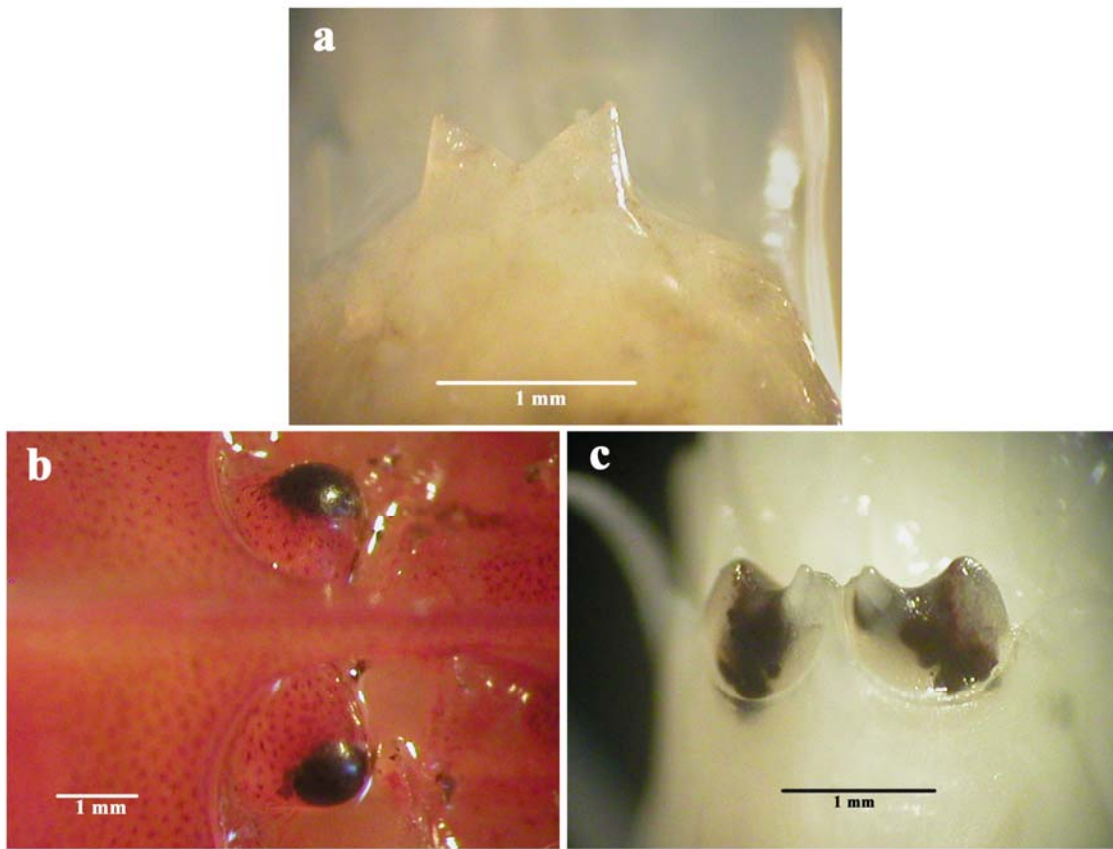


Figura 44. Estructura ocular de: a) *Agostocaris bozanici*, b) *Barbouria yanezi*, y c) *Procaris mexicana*.

A un mayor grado de detalle, se observa en los ojos de las especies *A. bozanici* y *B. yanezi* la presencia de una serie de poros esparcidos regularmente en las estructuras oculares: en la primera especie estos poros se encontraron ubicados en una posición lateral, mientras que en la segunda se presentaron en el ápice del ojo directamente sobre la córnea (figura 45a, b, c, d).

Por su parte, en el ejemplar examinado de la especie *P. mexicana* se encontró una superficie ocular desnuda, en la cual no se detectó ningún tipo de estructura secundaria (figura 45e, f).





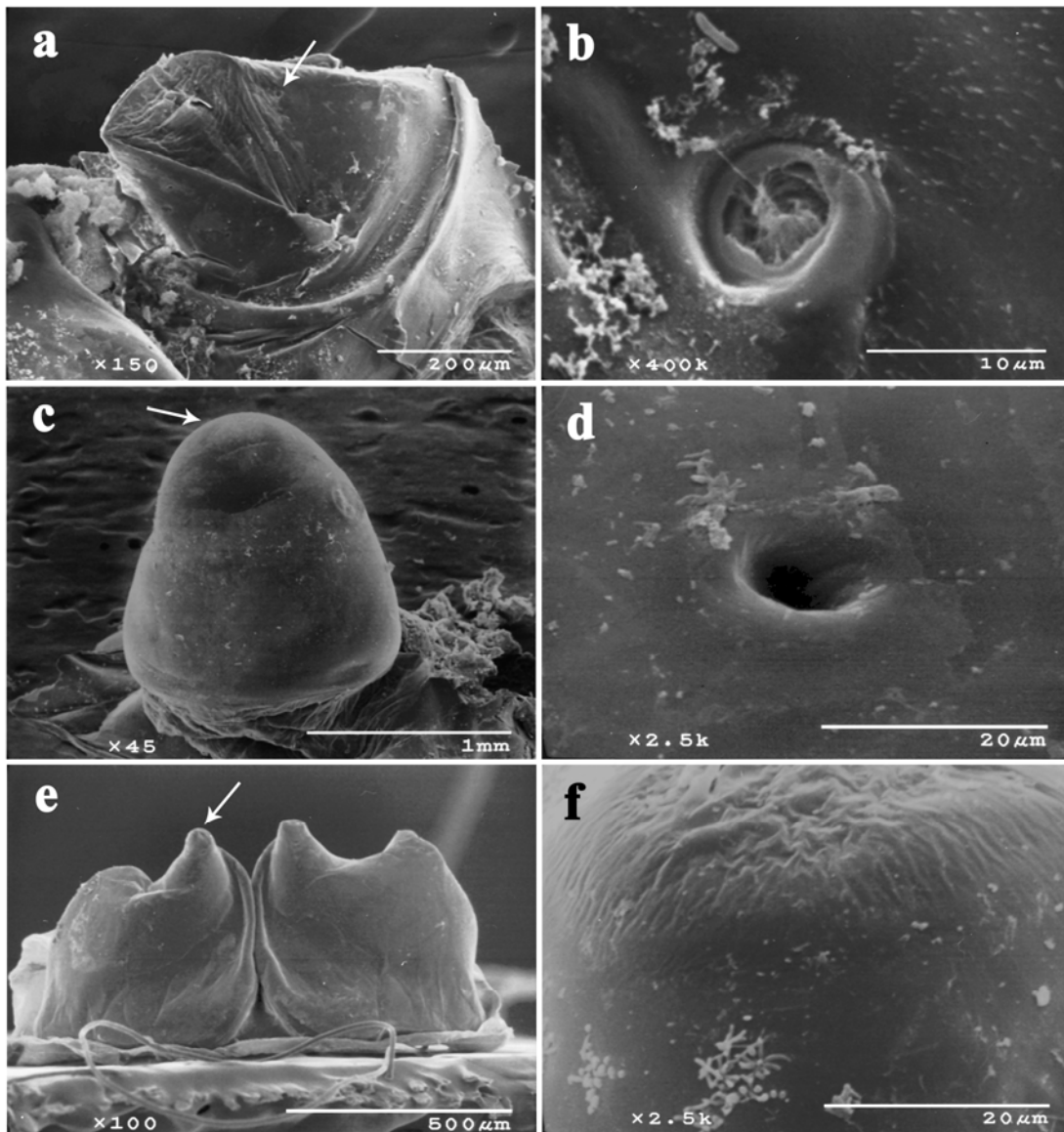
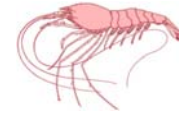


Figura 45. Microfotografía de los ojos de: a y b) *Agostocaris bozanici*, c y d) *Barbouria yanezi*, e y f) *Procaris mexicana* (los acercamientos en las fotografías b, d y f, en la posición de las respectivas flechas).





## 8. DISCUSIÓN

### 8.1 FUERZAS EVOLUTIVAS AMBIENTALES

Entre la comunidad científica no existe un consenso global sobre las posibles condiciones presentes en los ambientes de cuevas que puedan estar motivando el troglomorfo en la fauna que los habita. Esta disensión se encuentra relacionada con el establecimiento de diversas teorías referentes a los mecanismos evolutivos responsables de los cambios estructurales, que conllevan a la manifestación de \*adaptaciones para la vida subterránea. La principal corriente ideológica del origen de las \*adaptaciones de la fauna hipogea, sostiene que la evolución regresiva en los animales de cuevas se da en respuesta a fuerzas de selección por economía metabólica, porque, parafraseando a Darwin (en Sket, 1985) “esto beneficiará a un individuo al no desperdiciar sus nutrimentos en la construcción de una estructura inútil”. Tal ha sido el pensamiento de algunos autores (Jefferson, 1978; Culver, 1982; Mejía-Ortiz, 2005; Mejía-Ortiz y Hartnoll, 2005) con referencia a la reducción ocular y disminución en la pigmentación de los organismos de cuevas, sin embargo, ¿cuáles son las condiciones ambientales que determinan este tipo particular de selección? Este papel ha sido atribuido principalmente a la limitada disponibilidad de alimento en las cuevas (Poulson y White, 1969; Jefferson, 1978; Culver, 1982; Mejía-Ortiz, 2005).

Se reconoce, de manera general, que en ambientes hipogeos los insumos de alimento son principalmente de origen epigeo, producto de la consecuente falta de producción fotosintética debido a la ausencia de luz, la cual sería el detonante inicial de esta carencia de alimento (Pearse, 1938; Jefferson, 1978; Barr y Holsinger, 1985; Chapman, 1993). La incidencia de esta variable es tan determinante en las adaptaciones a la vida hipogea que Pearse (1938) señaló que “la existencia en las cuevas, reducida a sus términos más simples, es asegurar el alimento y encontrar pareja en absoluta oscuridad”. Este mismo enunciado sugiere que los organismos manifiesten algunos mecanismos de compensación sensorial, en este caso troglomorfismos progresivos, como requerimiento funcional en la detección y seguimiento de estímulos ajenos a la percepción visual, los cuales también contarían como modificaciones estructurales que orientan hacia la adaptación de los organismos de cuevas (Sket, 1985; Li y Cooper, 2002; Bishop *et al.*, 2004; Mejía-Ortiz, 2005; Mejía-Ortiz *et al.*, 2006; Mejía-Ortiz y Hartnoll, 2006).

Hasta la fecha, no se ha realizado ningún estudio de la disponibilidad de alimento para la fauna estigobia en los cenotes (sistemas anquihalinos) de la isla de Cozumel, razón por la cual se desconoce si realmente éste pueda ser un factor limitante. Por su parte, la totalidad de los decápodos estigobios capturados en el presente trabajo se encontraron en la zona de completa oscuridad de los respectivos cenotes, donde la ausencia de luz bien podría ser una fuerza selectiva que dirige hacia el troglomorfo de la fauna.





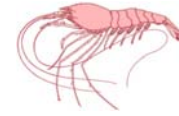
La teoría de selección por economía metabólica también ha sido llamada a colación para explicar la evidente reducción en la tasa metabólica de muchos de los organismos de cuevas (Bishop *et al.*, 2004; Mejía-Ortiz, 2005; Mejía-Ortiz y López-Mejía, 2005), así como algunos rasgos de troglomorfo progresivo en los apéndices caminadores que brindan la posibilidad de economía en el movimiento (Culver, 1982; Bishop *et al.*, 2004). En esta instancia, nuevamente se adjudica el papel de fuerza selectiva a la baja disponibilidad alimenticia en las cuevas, pero en algunos trabajos previos se han encontrado evidencias de poblaciones de especies hipogeas que presentan reducciones en su tasa metabólica en ambientes donde el alimento no es limitante (Breder, 1953: En: Culver, 1982; Poulson, 1985). Mejía-Ortiz y López-Mejía (2005), consideran que la incidencia en esta variable no se da simplemente por la limitada disponibilidad de alimento en la cueva, sino que se presenta en acción conjunta con la relativa constancia de las condiciones ambientales y las bajas concentraciones de oxígeno disuelto en el agua. Estas últimas son características muy comunes en la porción oscura de la mayoría de los sistemas evaluados en la isla de Cozumel.

Dentro del pensamiento neo-Darwiniano, se considera que los rasgos regresivos de los animales de cuevas también pueden ser derivados de efectos \*pleiotrópicos sobre genes que se encuentran sujetos a selección natural (Culver, 1982; Sket, 1985). Bajo este contexto, se le impone nuevamente un papel principal a la selección en la evolución regresiva de algunos rasgos de los organismos subterráneos. No obstante, se desconoce cuales puedan ser las condiciones ambientales en estos hábitats que actúen como fuerza selectiva, en la medida que no se tenga conocimiento de los genes implicados en cada modificación estructural.

Por otra parte, en su primer postulado del origen de las adaptaciones de la fauna troglobia, Darwin adjudica al desuso las condiciones de reducción ocular y carencia de pigmentos en estas especies (Culver, 1982; Kane y Richardson, 1985). Esta sentencia, paradójicamente de connotación marcadamente Lamarckiana, subestima los efectos de la selección en el establecimiento de características “regresivas”. Igualmente, los postulantes de la hipótesis de evolución de rasgos troglomórficos regresivos como producto de mutaciones neutrales, asumen que no se encuentra actuando ninguna fuerza selectiva sobre las estructuras a fin que las mutaciones puedan ser fijadas (Culver, 1982; Poulson, 1985; Wilkens, 1992). Esta ausencia de selección también presupone ciertas condiciones particulares en el ambiente de cuevas que puedan estar permitiendo que algunas estructuras pierdan su funcionalidad. Dentro de estas condiciones se incluyen la baja disponibilidad de alimento, ausencia de depredadores, poca competencia, carencia de luz y bajos contenidos de oxígeno disuelto (Jefferson, 1978; Culver, 1982; Chapman, 1993); estas dos últimas muy características del tipo de ambientes presente en la isla de Cozumel.

Las condiciones salinas de las aguas profundas en muchos sistemas anquihalinos, han





sido poco referidas como agente selectivo para las adaptaciones de la fauna cavernícola, sin embargo, algunos rasgos morfológicos de los organismos se encuentran determinados por las características halinas en los distintos cuerpos de agua. En este aspecto, se han reportado evidencias de que la morfología y amplitud de la cutícula de los estetascos en algunos crustáceos decápodos se encuentran notoriamente influenciadas por la salinidad del medio (Shenoy *et al.*, 1993).

Acorde con lo anterior, se ha reportado que en camarones marinos, que habitan un medio con mayores concentraciones de iones de sodio, los estetascos son más numerosos, largos, delgados y presentan un evidente adelgazamiento de la cutícula, mientras que en las formas dulceacuícolas su número es comparativamente menor, son más cortos y presentan un engrosamiento de la cutícula externa (Shenoy *et al.*, 1993). Es de tener en cuenta que aunque las condiciones halinas determinan ciertos cambios morfológicos en las especies, éstas no se consideran adaptaciones a la vida subterránea, ya que este tipo de variaciones también se observan en especie epigeas que se encuentran habitando medios con estas mismas diferencias en la concentración salina.

En contraste con las anteriores variables, se ha considerado que la temperatura, por lo general muy estable en este tipo de ambientes, no representa ningún estímulo adaptativo a la fauna troglobia (Jefferson, 1978; Howarth, 1980; Culver, 1982; Poulson, 1985; Chapman, 1993). Bajo el criterio de diferentes autores (Howarth, 1980; Barr y Holsinger, 1985; Desutter-Grandcolas y Grandcolas, 1996), esta variable ha actuado más bien como promotora de la colonización de estos ambientes en épocas de cambios climáticos bruscos.

Muchos sistemas de cuevas, y entre ellos las de tipo anquihalino, se han caracterizado por presentar zonas de alta producción de ácido sulfhídrico (Cervantes-Martínez *et al.*, 2002; Schmitter-Soto *et al.*, 2002; Bishop *et al.*, 2004; Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007). Por su parte, Bishop *et al.* (2004) sostiene que algunos microorganismos usan la energía derivada de la oxidación del H<sub>2</sub>S para fijar carbono, y que algunas especies de cuevas han podido obtener un “excedente” de energía estableciendo una relación simbiótica con algunas bacterias de este tipo. En esta medida, sería determinante para los organismos implicados poseer algún mecanismo de detección de las principales zonas de producción de H<sub>2</sub>S, que en muchos sistemas de cuevas son evidentes por un marcado descenso en los valores de pH (Cervantes-Martínez *et al.*, 2002; Schmitter-Soto *et al.*, 2002). En los cenotes de Cozumel no se presentan variaciones tan marcadas en esta variable, ya que al estar ubicados en una región cárstica, la disolución de la caliza y la alta concentración de carbonatos disueltos en el agua actúan como amortiguadores del pH (Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007). Por esta razón, no se podría determinar si esta variable tiene alguna incidencia en este tipo de \*adaptaciones de la fauna, cuyo estudio se encuentra por fuera del alcance de la presente investigación.

En general, las características ambientales en la porción evaluada de los sistemas





anquihalinos (cenotes) de la isla de Cozumel, son muy parecidas a aquellas reportadas en sistemas similares en otros ambientes insulares del Caribe (Bishop *et al.*, 2004), y, al igual que en éstos, las condiciones que más probablemente estén incidiendo en la aparición de rasgos troglomórficos en la fauna que los habita, fuera de la baja disponibilidad de recursos alimenticios (no registrada en este trabajo), serían la ausencia de luz y las bajas concentraciones de oxígeno en el agua.

## 8.2 PATRÓN DE DISTRIBUCIÓN BIOGEOGRÁFICA Y ESPECIACIÓN

Entre los decápodos estigobios reportados para Cozumel, únicamente se lograron identificar tres especies, pero, dado el grado de conocimiento actual, se considera que la totalidad de éstas son endémicas de la isla. Según Sket (1999), los troglobitas acuáticos presentan una baja diversidad debido, entre otros factores, a las condiciones de baja disponibilidad de alimentos y hábitats en el ambiente hipogeo, mas entre los mismos se suele presentar un alto endemismo. Esta condición se ve favorecida por las pequeñas áreas de distribución, la poca conexión de estos ambientes y, en muchos casos, por el bajo poder de dispersión de las especies (ver Holsinger, 1989; Sket, 1999).

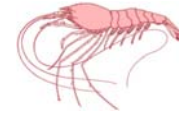
Las otras tres especies de decápodos anteriormente reportadas en ambientes subterráneos de la isla (*Janicea antiguensis*, *Somersiella sterreri* y *Yagerocaris cozumel*), no fueron halladas en el presente estudio aún cuando se tomaron muestras en los sistemas en los cuales se habían registrado (cenote Aerolito y Chankanaab). Existe la posibilidad que los ejemplares de estas especies no hayan podido ser observados en las sesiones de muestreo debido a su baja densidad poblacional, lo cual es una característica muy común entre las especies de cuevas. Sin embargo, Gaston (1998) comenta que en especies con tamaños poblacionales muy pequeños el riesgo de extinción es mucho mayor, como igualmente lo es para las que presentan rangos geográficos reducidos (Barraclough *et al.*, 1998; Gaston, 1998), por lo cual es probable que la baja riqueza de especies estigobias en Cozumel pueda tener algún precedente en la alta probabilidad de extinción de las mismas.

Por su parte, existen diversos factores que promueven la diversidad faunística, entre los cuales se incluyen ciertos atributos biológicos como la selección sexual, la \*especialización ecológica (principalmente relacionada con el \*nicho trófico) y el poder de dispersión (para una revisión de los mismos, consultar Barraclough *et al.*, 1998). Estos factores incentivan la diferenciación poblacional de las especies, la cual es visualizada como la primera etapa en la \*especiación (según citan Foster *et al.*, 1998).

Existen diversos modos de \*especiación de la fauna en general (consultar Barraclough *et al.*, 1998 y Foster *et al.*, 1998), entre los cuales se presenta como prerequisite principal el aislamiento reproductivo, sea dado por el surgimiento de una barrera geográfica o por medios biológicos. En este aspecto, la colonización del ambiente subterráneo puede promover dicho retraimiento, el cual actuaría como incentivo al proceso de \*especiación.







Después de la etapa de colonización y establecimiento de una nueva especie en las cuevas, se puede intuir un declive en la tasa de \*especiación, debido a que el restringido nicho que ocupan en este ambiente relativamente estable y con poca variedad alimentaria, limita en cierta forma la diferenciación poblacional (Foster *et al.*, 1998), mientras que sus pequeños tamaños poblacionales y reducidas áreas de distribución, previenen la variación geográfica y el aislamiento reproductivo (Foster *et al.*, 1998; Gaston, 1998).

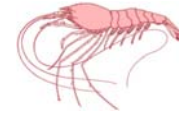
Aunque la totalidad de las especies reportadas en el presente trabajo sean endémicas de Cozumel, esto no determina que su tiempo de evolución troglobia sea equivalente, ni que se restrinja al tiempo geológico en el cual esta formación insular alcanzó su posición actual. Hart *et al.* (1985) sostienen que los ambientes anquihalinos, y las cuevas en general, han actuado como refugios de fauna durante períodos de tiempo muy largos, y que el hábitat subterráneo puede ser tan antiguo como la formación en que se encuentran, a pesar de que las cuevas superficiales y pozos en la caliza puedan ser relativamente recientes. Según esto, es factible que algunas especies subterráneas de Cozumel habitaran desde tiempos muy antiguos en hábitats creviculares en las rocas o, aún, en generaciones más antiguas de cuevas anquihalinas, los cuales son ambientes que se encuentran potencialmente disponibles para la colonización en cualquier parte de la columna de agua (como proponen Hart *et al.*, 1985 y Holsinger, 1989 para otros ambientes insulares del Atlántico y el Caribe). De esta forma, ejemplares de las distintas especies se encontrarían disponibles para la colonización de los ambientes recientemente formados en la caliza superficial, en respuesta a las fluctuaciones del nivel del mar durante las glaciaciones del Cuaternario (Holsinger, 1989).

Es evidente que la colonización de los ambientes subterráneos en Cozumel se encuentra ligada a la evolución geológica de la isla, y que los cambios en el nivel del mar brindaron a los organismos la posibilidad de alcanzar las distribuciones presentes. Sin embargo, el tiempo de aislamiento en el ambiente hipogeo se puede estimar de una manera más acertada, si se integra la información anterior con el análisis de la distribución biogeográfica de las distintas especies.

Los patrones biogeográficos de las especies habitantes de cuevas se pueden inferir a partir de la paleo-distribución de sus ancestros, el desarrollo geológico de la región, las condiciones pasadas de clima bajo las cuales se pudo dar el aislamiento en el ambiente hipogeo y su distribución actual (Iliffe *et al.*, 1983; Wilkens *et al.*, 1986; Hobbs III, 1994). En la mayoría de los casos, la carencia de un registro fósil utilizable que permita esclarecer las dudas que giran alrededor de la filogenia de estas especies (consultar Schram y Dixon, 2004), hace un poco difícil especular sobre sus patrones de biogeografía histórica (Culver, 1982). Igualmente, es muy limitada la información disponible de las condiciones climáticas a las cuales se encontraron sujetos los organismos, por lo cual, muchos de los estudios biogeográficos se limitan al análisis de las distribuciones actuales de las especies, en consideración del conocimiento que se disponga de la evolución







geológica regional.

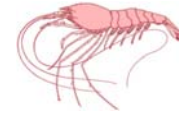
Las áreas de distribución de los integrantes de los géneros *Barbouria* y *Agostocaris* se sobreponen en gran medida dentro de la amplia región del Caribe, en particular en la zona de las islas Bahamas y la Península de Yucatán. No obstante, los registros del primer género corresponden en su mayoría a una sola especie (*Barbouria cubensis*), mientras que en el segundo caso, se presentan diferentes especies en las localidades registradas, lo cual sugiere una mayor \*especiación en el género *Agostocaris* y probablemente un mayor tiempo de aislamiento en estos ambientes.

En el caso de *Barbouria cubensis*, algunos autores (Iliffe *et al.*, 1983; Iliffe, 2003) atribuyen su presencia en la isla de Bermuda a una derivación reciente a partir de las poblaciones del Caribe por medio de la corriente del Golfo. Esta aseveración presupone que esta especie mantiene algún vínculo entre las distintas islas a través de la inmigración, posiblemente de individuos en estadios larvales planctónicos en el medio pelágico (Hart *et al.*, 1985), lo cual aseguraría el intercambio genético previniendo, o en su caso retardando, la \*especiación en cada localidad. En este punto en particular, Buden y Felder (1977) sostienen que “las corrientes oceánicas, por lo menos aquellas en la superficie, fluyen en una dirección general desde el norte de Cuba, Hispaniola y Puerto Rico hacia las Bahamas. También hay corrientes que parten desde el oriente de Cuba hacia las islas Caimán donde *B. cubensis* ha sido capturado”.

Es de notar que aunque se presenta cierto \*politipismo entre los \*ecotipos de *B. cubensis* en las distintas localidades (ver Chace y Hobbs, 1969; Buden y Felder, 1977; Hobbs *et al.*, 1977; Hobbs III, 1978; Hart y Manning, 1981), las diferencias morfológicas entre éstos no son muy pronunciadas, mientras que en comparación con los ejemplares observados en Cozumel son tan amplias que han generado la inquietud por ubicarlas en una nueva especie. Esta situación particular podría estar relacionada con la hipótesis anterior, ya que las posibilidades de contacto de los ejemplares de Cozumel con los demás integrantes del género a través de dispersión directa son menores, debido a que la corriente de Yucatán, después de lavar las costas de la isla, deriva directamente en las aguas del Golfo de México antes de confluir con la corriente del Golfo, lo cual disminuye la probabilidad de que diásporas de la especie alcancen algunas localidades de Cuba, las Bahamas y, aún más, de Bermuda. Es evidente que esta hipótesis no deja de ser netamente especulativa por lo cual se debe tomar con cierta reserva, ya que aun no se ha podido determinar el mecanismo reproductivo ni el potencial de dispersión de esta especie.

Por otra parte, Hart *et al.* (1985) proponen que la distribución de las especies del complejo *Barbouria*, *Ligur*, *Somersiella* -todas integrantes de la familia Barbouridae-, que atraviesan el Atlántico desde el Mediterráneo hasta Bermuda y el Caribe, presentan evidencias de lazos entre las especies de las cuevas (*Barbouria*) y las de mar profundo (*Ligur*). Esto supondría dos posibles situaciones: que *Barbouria* (1) se derivó de una





especie de las profundidades hoy extinta (de ahí su morfología más relacionada con especies de profundidades), por lo cual se encontraba \*preadaptada para la vida hipogea, lo que le permitió la colonización de los hábitats de cuevas en tiempos recientes<sup>4</sup> y ha evitado, por esto, la divergencia morfológica que diferencie cada población aislada en una nueva especie; o (2) que aún se encuentra distribuida en hábitats creviculares del fondo marino, lo que permite un intercambio genético entre las distintas especies del área, previniendo la \*especiación y el surgimiento de otros rasgos de troglomorfo negativo asociados a las \*adaptaciones a la vida en las cuevas.

Aunque el ambiente de cuevas y el mar profundo presentan algunas condiciones ambientales similares y se han presentado algunos reportes de especies habitando simultáneamente los dos hábitats (Riedl, 1966; En: Wilkens, 1986), no se ha constatado que ejemplares del género *Barbouria* se encuentren en aguas profundas, por lo cual, bajo el conocimiento actual, se considera que la segunda alternativa es menos probable. La primera sugerencia, por su parte, se encuentra acorde con lo expuesto por Botosaneanu y Holthuis (1970), que “*Barbouria cubensis* podría no ser tratada como un animal habitante de las cuevas, sino como una especie involucrada en la conquista del reino subterráneo”, y no es excluyente con la hipótesis de Iliffe *et al.* (1983) e Iliffe (2003) de dispersión a través de la corriente del Golfo, en la medida que muchas especies de camarones de profundidades presentan estadios larvales en el medio pelágico (Komai *et al.*, 1996; Nuckley *et al.*, 1996; Chamberlain, 2000). Sin embargo, en este caso los ejemplares de este género se encontrarían bajo el efecto de la \*selección estabilizadora, la cual tendería a relajar los efectos de sus adaptaciones al ambiente que anteriormente habitaban (mar profundo) (Wilkens, 1992).

En el caso de las especies de *Agostocaris*, Holsinger (1989) sostiene que el \*trazo individual de ubicación encontrado para este género es un estimativo de la distribución de los ancestros de las actuales especies estigobiontes, y plantea la hipótesis de que las últimas evolucionaron de una fauna marina ancestral putativa que previamente se ubicaba desde las Bahamas hasta la Península de Yucatán; esto se encuentra correlacionado con la distribución de otras especies de crustáceos que establecen un \*trazo generalizado en esta región del Caribe. Este patrón se puede explicar por un modelo de \*vicarianza, en el cual las distribuciones actuales de estos crustáceos resultan de la fragmentación de rangos anteriormente continuos de ancestros putativos, y cuyas áreas de endemismo fueron afectadas por los mismos eventos que tendieron al aislamiento y la consecuente \*especiación (Holsinger, 1989).

La historia geológica de la región del Golfo de México y el Caribe por los últimos 50 millones de años aproximadamente, a pesar de no estar completamente resuelta, tiende a

---

<sup>4</sup> Esto si se tiene en cuenta que el nivel de adaptación es un indicador del tiempo que estos animales han habitado la cueva (Culver, 1982; Wilkens, 1982; Barr y Holsinger, 1985; Wilkens, 1986; Mejía-Ortiz y López-Mejía, 2005).





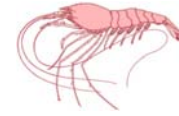
sustentar el modelo de vicarianza descrito anteriormente. A este respecto, Holsinger (1989) sostiene que “síntesis recientes de la historia geológica y biogeográfica de esta región sugieren contacto, o casi contacto, entre partes de Cuba, Hispaniola y Jamaica, entre el occidente de Cuba y el sur de México (Yucatán), y entre el este de Cuba, Hispaniola y el Banco de Bahamas, en varios tiempos en el Terciario entre 48 y 7 millones de años atrás. Este mínimo contacto en el pasado entre islas que ocurren en el área intervenida, desde las Bahamas hasta la Península de Yucatán, pudo haber provisto faunas ancestrales putativas de aguas someras con los medios de distribuirse continuamente a través de todo lo ancho del \*trazo generalizado. Los rangos continuos podrían haber sido fragmentados y la fauna ancestral aislada en la medida que las islas derivaron aparte y quedaron separadas por aguas marinas profundas”. Este pudo haber sido el escenario para la especiación del género *Agostocaris* en la región Caribe, el cual tendría la conveniencia de brindar un amplio tiempo de aislamiento a estas especies para poder adaptarse en una mayor medida al ambiente de cuevas y mostrar mayores rasgos de evolución regresiva.

Por su parte, los camarones procarididos son considerados como uno de los grupos de camarones carideos más primitivos (Chace y Manning, 1972), los cuales se piensa han mantenido sus rasgos morfológicos característicos durante tiempos geológicos amplios (Hart y Manning, 1986). Hasta el momento se han identificado 5 especies del género *Procaris* alrededor del mundo (ver Chace y Manning, 1972; Holthuis, 1973; Hart y Manning, 1986; Sternberg y Schotte, 2004; Bruce y Davie, 2006), cuya distribución transoceánica en ambientes anquihalinos sugieren que estas especies pudieron tener origen antes de la apertura del Atlántico en el Jurásico, 150 a 205 millones de años atrás (Ilfie, 2003).

Entre estas especies se presentan notorias similitudes morfológicas que, junto con su patrón de distribución global y su edad filogenética ponderada, sugieren una tasa de evolución extremadamente lenta (Hart y Manning, 1986). Este tipo de evolución posiblemente se pudo dar por \*equilibrio puntuado en un ambiente estable, bajo efectos de la \*ortoselección (consultar Culver, 1987b); esta situación permitió la perpetuación de sus rasgos morfológicos característicos, dando fuertes evidencias de \*estasisigénesis en este grupo (sustento para este tipo de efectos de la selección natural en taxa supraespecíficos se pueden consultar en Gould, 1998).

Teniendo en consideración la factibilidad de su origen y su distribución actual, podría esperarse una mayor cercanía filogenética entre las especies de *Procaris* del Atlántico y el Caribe, en relación con las del Pacífico. En un estudio \*cladístico realizado por Sternberg y Schotte (2004), se encontraron evidencias que indican que las especies del Atlántico no forman un \*clado, y que *P. chacei* y *P. hawaiiiana* se encuentran más cercanamente relacionadas entre sí por aspectos morfológicos, que cualquiera de ellas con otras especies del género. Esta situación en lugar de aclarar las emergentes dudas





referentes a la extraña distribución, como dictaminan algunos autores (Hart y Manning, 1986; Sternberg y Schotte, 2004), y factores promotores de la \*especiación del grupo, genera una mayor incertidumbre al respecto.

Sternberg y Schotte (2004) proponen que la separación entre las especies de *Procaris* del Atlántico y el Pacífico pudo haber ocurrido después de que emergieron los dos \*clados del Atlántico: *P. ascensionis* y *P. mexicana* por una parte, y el proto-ancestro del complejo *P. chacei*-*P. hawaiiiana*. Es evidente, no obstante, que el patrón biogeográfico de *Procaris* indica que en alguna etapa pasada estuvo, o su ancestro en su lugar, distribuido ampliamente a través de los océanos (Hart *et al.*, 1985; Hobbs III, 1994). Se desconocen hasta el momento las condiciones pasadas que obligaron a la colonización y aislamiento de las distintas especies en los ambientes de cuevas, y su consecuente \*adaptación, sin embargo, hoy sobreviven únicamente en hábitats crípticos (Hart *et al.*, 1985; Hobbs III, 1994) donde en respuesta a unas presiones ambientales similares y relativamente estables, su morfología se ha mantenido sin muchos cambios en el tiempo y con poca variación interespecífica (Hart y Manning, 1986; Sternberg y Schotte, 2004).

En síntesis, las especies *A. bozanici* y *P. mexicana* podrían ser consideradas como relictos, en el contexto de Poulson y White (1969), ya que se presentan en muy pocas localidades, se encuentran altamente modificados para la vida subterránea y no mantienen relativos vivos cercanamente relacionados.

### 8.3 PROPORCIÓN DE SEXOS Y ESTADIOS DE DESARROLLO

La reproducción es un evento biológico que requiere una gran inversión energética, por lo cual, en ambientes de cuevas, donde las fuentes de alimento son escasas, los organismos han tenido que desarrollar diferentes mecanismos para asegurar su descendencia bajo estas circunstancias (Jefferson, 1978; Culver, 1982). Las principales modificaciones a nivel reproductivo en organismos estigobios se encuentran asociadas a cambios en la historia de vida y aspectos poblacionales de las especies (Jefferson, 1978; Culver, 1982). Poulson y White (1969) sostienen que la evolución dirigida por la fuerza de economía metabólica, ha derivado en pequeños tamaños poblacionales y en una disminución de las tasas de crecimiento poblacional en especies troglobias, sin embargo, el incremento en la eficiencia metabólica ha llevado a una reproducción más frecuente originada por una mayor proporción de hembras.

En el caso de *B. yanezi*, la única especie de crustáceo estigobio presente en los cenotes de la isla de Cozumel en la cual fue posible estimar el sexo, el número de machos en las capturas fue considerablemente mayor al de hembras. Por su parte, es un hecho sostenido por diversos autores (Chace y Hobbs, 1969; Buden y Felder, 1977; Hobbs *et al.*, 1977) que la totalidad de los ejemplares revisados de *B. cubensis*, en sus respectivos reportes, comprendían machos de la especie, y desde la fecha de su descripción (von Martens,





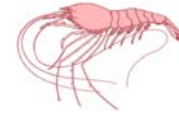
1872) hasta el reporte de Hobbs III (1978) no se había logrado la captura de ninguna hembra. Esta situación se encuentra en contradicción con lo que se esperaría de acuerdo a lo expuesto por Poulson y White (1969), y generaría una gran incertidumbre sobre los mecanismos reproductivos de la especie que han permitido su persistencia en el tiempo.

Sustentado por lo expuesto en el “paradigma Darwin-Bateman” (ver Dewsbury, 2005), se reconocen notables desventajas al presentarse una menor proporción de hembras en la población de muchas especies, principalmente en relación al éxito reproductivo y la selección sexual. En esencia, el éxito reproductivo de una hembra parece estar limitado por el número de huevos que puede producir, mientras que para el macho, además de la producción de esperma (que son gametos de menor costo energético), también es determinante el número de veces que se pueda aparear, lo cual se encuentra determinado por la cantidad de hembras disponibles e impone, por lo general, una mayor selección en los machos (Dewsbury, 2005).

No es fácil de esclarecer si la proporción sexual que se está observando a partir de las muestras represente realmente las condiciones poblacionales para esta especie, pero, en lo referente al presente estudio, se piensa puede haberse presentado un sesgo en la captura debido a la metodología empleada. En este aspecto, el funcionamiento de la trampa con cebo se encuentra fundamentado en la capacidad de los ejemplares de localizar y seguir un estímulo odorífero, y, según Shenoy *et al.* (1993), los machos de muchas especies de decápodos estigobios poseen un mayor número de estetascos en las anténulas (órganos olfatorios), por lo cual estarían más capacitados para la búsqueda del alimento y, por ende, serían más susceptibles de ser capturados. No obstante, esta situación genera otra inquietud: si los machos tienen un mayor potencial para encontrar alimento, ¿cómo se desenvuelven las hembras para asegurar las reservas energéticas necesarias para poder llevar a cabo el evento reproductivo? Este puede ser un cuestionamiento interesante para plantear en estudios subsiguientes de la biología y ecología de esta especie.

También es muy particular el hecho que entre las capturas de los ejemplares de las tres especies se presentaron únicamente individuos en estadios avanzados de desarrollo (en su mayoría adultos), en consideración a las tallas máximas que brindan distintos autores en sus descripciones (consultar Chace y Hobbs, 1969; Buden y Felder, 1977; Hobbs *et al.*, 1977; Hobbs III, 1978; Hart y Manning, 1981; Kensley, 1988; Sternberg y Schotte, 2004). Según Poulson y White (1969), una larga vida, bajas tasas de desarrollo, crecimiento y maduración resultan en una estructura dominada por las mayores clases de edad, y de esta forma también se contribuye al establecimiento de bajas tasas de crecimiento poblacional que son muy características en este tipo de fauna. No obstante, no hay que descartar la posibilidad que esta situación se encuentre relacionada con la puntualidad de las fechas de muestreo, ya que es conocido que en los organismos de cuevas se presentan pulsos temporales de reproducción activados por algunos cambios en las condiciones ambientales (Pearse, 1938; Jefferson, 1978), durante los cuales se





facilitaría la captura de los esquivos ejemplares en estadios tempranos.

## 8.4 ADAPTACIONES MORFOLÓGICAS

Los organismos de cuevas presentan una serie de rasgos morfológicos característicos, que se consideran \*adaptaciones a la vida subterránea, sin embargo, muchos de éstos pueden ser derivados de ajustes preestablecidos para otro tipo de ambientes que les han permitido la colonización de estos hábitats (\*abaptaciones) o de eventos fortuitos que les han brindado la posibilidad de ampliar su \*nicho (\*exaptaciones). Es realmente complicado determinar a cuál de los anteriores procesos se deben las características morfológicas que presentan hoy en día en los organismos de cuevas, por lo cual, para efectos del presente documento, se utilizará el término “adaptaciones” para designar al conjunto de \*aptaciones presentes en estas especies que les brinden cualquier posibilidad de ajuste al ambiente de cuevas.

Por su parte, los ancestros de las tres especies de crustáceos estigobios encontrados en los cenotes de la isla de Cozumel son desconocidos hasta la fecha, y los considerados sus relativos epigeos más cercanos presentan una afinidad a nivel de familia (en el caso de *Barbouria* y *Procaris*) o superfamilia (en *Agostocaris*), que probablemente comprenden niveles taxonómicos muy elevados para una comparación morfométrica, y cuya veracidad se encuentra en duda debido a la falta de fundamento \*filogenético. Esta situación genera sustanciales complicaciones en la designación de un cambio morfológico que determine una \*adaptación a la vida subterránea, razón por la cual en las siguientes líneas únicamente se presentarán comparaciones del grado de \*adaptación “relativa” entre las diferentes especies encontradas en este estudio.

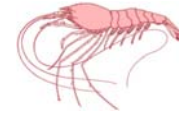
### 8.4.1 Morfometría

Las especies *A. bozanici* y *P. mexicana* presentaron tallas máximas (LT) de 23.1 y 22.5 mm, respectivamente, que son cercanas a los mayores valores reportados para cada una (consultar Kensley, 1988; Sternberg y Schotte, 2004), pero que las posiciona como los decápodos estigobios más pequeños de la isla de Cozumel. Generalmente se considera que los animales de cuevas presentan tallas pequeñas como respuesta evolutiva a las presiones de un ambiente relativamente estable y pobre en alimento (Jefferson, 1978; Culver, 1982), situación que podría justificar, en cierta medida, los reducidos tamaños observados en estas dos especies, y que tendría cierto respaldo en el amplio tiempo de adaptación al ambiente hipogeo que se adjudica a los integrantes de estos géneros (Iliffe *et al.*, 1983; Iliffe, 2003).

Por su parte, *B. yanezi*, con una talla máxima (LT) de 62.9 mm, es el crustáceo subterráneo más grande encontrado hasta la fecha en los cenotes de la isla, lo cual







también se podría relacionar con el tiempo de evolución de esta especie en las cuevas y con el nexo que algunos autores le confieren con especies de camarones de profundidades (Hart *et al.*, 1985; Iliffe, 2003), muchas de las cuales exhiben tallas grandes (Komai *et al.*, 1996; Komai y Segonzac, 2005).

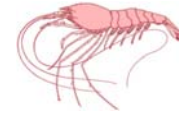
Como estas especies se han encontrado compartiendo algunos espacios en los cenotes de la isla de Cozumel, se considera que la disponibilidad de alimento actual no es una variable que esté incidiendo en el tamaño de las especies, ya que en todas se presentaría la misma presión ambiental. Es posible que este rasgo se manifieste como una \*abaptación del ancestro de *Agostocaris* y/o de *Procaris* y que, por lo tanto, no sea una \*adaptación *in situ*. También se podría sugerir que, en vista de que el tiempo de aislamiento en el ambiente hipogeo sí varía entre las especies (sustentado bibliográficamente por Iliffe *et al.*, 1983; Hart *et al.*, 1985; Hart y Manning, 1986; Holsinger, 1989; Iliffe, 2003), *B. yanezi* se encuentra en proceso de reducción de sus tallas corporales: simplemente el tiempo y la evolución, generalmente lenta en estos ambientes, no han permitido que esta característica se manifieste.

Con referencia a las variables de “forma”, se encontró en *A. bozanici* una mayor proporción del cefalotórax en la talla total, que en los ejemplares de *B. yanesi*. En algunos crustáceos de cuevas se han hallado evidencias de selección significativa por el incremento en la porción cefálica, en comparación con especies de la superficie (Jones *et al.*, 1992); en esta posición se ubican la mayoría de los órganos de percepción sensorial (McLaughlin, 1980, 1982), por lo cual un incremento en esta porción del cuerpo podría verse complementada con un aumento similar en su capacidad de detectar esta clase de estímulos ambientales (Jones *et al.*, 1992).

En el caso de *A. bozanici*, parecen ser diferentes y diversos los factores que pueden estar incidiendo en el incremento proporcional del cefalotórax. En primera instancia, se ha encontrado que algunos troglobitas sacrifican masa proteica para incrementar sus reservas de lípidos (Bishop *et al.*, 2004), una estrategia adecuada para asegurar la supervivencia y reproducción en un ambiente con bajos insumos de alimento. La mayoría de los órganos digestivos en los camarones en los cuales se pueda llevar a cabo un almacenamiento de lípidos se encuentran localizados en el cefalotórax (Vogt y Štrus, 1992), mientras que el principal componente proteico lo comprende el abdomen, por lo cual la mayor proporción de la primera de estas porciones corporales en esta especie bien puede ser resultado de este tipo de modificación estructural.

En concordancia con lo anterior, Vogt y Štrus (1992) han encontrado estructuras extracelulares especializadas para almacenamiento lipídico denominadas “oleósferas” en el camarón de cuevas *Troglocaris schmidtti*, las cuales se encuentran ubicadas en el hepatopáncreas y se presentan como pequeñas burbujas que se pueden observar a través de la cutícula. En el caso de *A. bozanici* se ha apreciado una constitución parecida que bien podría deberse a la presencia de estructuras de tipo similar que cumplan una función





de reserva lipídica; también se ha observado una capa oleaginosa en el agua en que son transportados los ejemplares después de su muerte.

Por su parte, el sacrificio de masa proteica, evidente en una reducción de la proporción del abdomen de las especies, no debería presentar una desventaja en un ambiente relativamente libre de depredadores, donde los ejemplares han perdido las respuestas de escape –como la huida por “flexión de la cola”– (Poulson y White, 1969), ni se necesita una gran capacidad natatoria que dirija la evolución hacia la presencia de pleópodos más desarrollados. Igualmente, los aspectos reproductivos no se verían afectados por este tipo de modificación, ya que la disminución en el área de fijación de huevos en los pleópodos se vería compensada por la característica reducción en el número de ovocitos que se observa en las especies de cuevas (Jefferson, 1978; Culver, 1982).

Esta característica reducción del tamaño del abdomen en proporción al cefalotórax (o incremento de éste último en relación a la talla total) también se puede considerar como una adaptación para la vida en las cuevas, y muestra un mayor desarrollo en *A. bozanici* que en *B. yanezi*, indicando nuevamente un mayor tiempo de aislamiento y de adaptación troglobia en la primera especie.

No obstante, este mismo aumento en la proporción del cefalotórax ha sido relacionado con un incremento en los órganos sensoriales no visuales. Un claro ejemplo lo brinda el anfípodo *Gammarus minus*, en el cual se presentan fuertes correlaciones fenotípicas y genotípicas entre la longitud de la cabeza y características de las antenas, debido a que la selección para incrementar la primera resultan en un aumento significativo de las segundas (Jones *et al.*, 1992). Esta posibilidad tendería a generar la errónea idea de que *A. bozanici* presenta mayor alargamiento en los apéndices sensoriales y caminadores que *B. yanezi*; el caso que se ha presentado entre estas dos especies en los cenotes de Cozumel es totalmente lo contrario. No obstante, es de tener en cuenta que la elongación de apéndices también es una característica muy notable de las especies de las profundidades (Pearse, 1938; Komai *et al.*, 1996; Komai y Segonzac, 2005) y, debido al posible nexo de *Barbouria* con éstas, bien puede manifestarse como resultado de una \*adaptación, la cual constituyó en su momento una \*adaptación al ambiente de las profundidades y fue transmitido por herencia a la nueva especie habitante de cuevas, la cual se encontraba, por esto, \*preadaptada para la vida subterránea.

Este tipo de casos había sido sugerido por Culver (1982) como una de las posibles explicaciones de la elongación de apéndices en algunos crustáceos de cuevas en relación con una especie ancestral habitante de las profundidades, ya que estos dos ambientes presentan similitudes en algunas características ecológicas (Pearse, 1938; Culver, 1982) que pueden originar convergencias, o algún otro tipo de \*homoplasia, en sus faunas.

#### 8.4.2 Configuración morfológica y microestructuras





Los apéndices de los crustáceos, y cada una de sus piezas en particular, cumplen diversas funciones sean mecánicas o sensoriales, las cuales van a depender, en cierta medida, de su configuración morfológica general y de la disposición de estructuras secundarias en su superficie (McLaughlin, 1982). Entre las principales microestructuras presentes en los apéndices de los crustáceos, involucradas en la percepción química y táctil, se encuentran las setas (Wilkins *et al.*, 1996; Cate y Derby, 2001; Garm, 2004a, 2004b, 2005). Estas estructuras fueron definidas por Garm (2004a) como “una proyección elongada de la cutícula, con una base más o menos circular y un \*lumen continuo”; no obstante, para efecto del presente trabajo se utilizará la definición brindada por Cate y Derby (2001), quienes consideran las setas (integrando la descripción de “sensilla”) como “brotes cuticulares articulados, que pueden o no estar inervados por células sensoriales”.

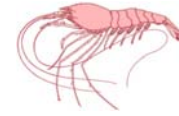
Existen claras indicaciones que las funciones mecánicas y sensoriales de las setas se encuentran fuertemente correlacionadas con el tamaño, forma y ubicación de estas estructuras en los apéndices, así como con la ultraestructura de la cutícula (Crain, 1999; Garm, 2004b). Esta condición permite, hasta cierto punto, inferir las funciones de las setas de los crustáceos decápodos a partir de su morfología externa y de su ubicación, principalmente cuando se evalúa a nivel de resolución de microscopía electrónica de barrido (Crain, 1999; Garm, 2004b). Según Garm (2004a), la variación estructural que muestran estas setas puede brindar una amplia información de las funciones de los apéndices de los crustáceos (o la parte del cuerpo involucrada) y permiten inferir su papel biológico. Igualmente, la morfología setal facilita la apreciación de las relaciones \*filogenéticas entre grupos de decápodos (Garm, 2004a, 2004b).

#### **8.4.2.1 Antenas**

Las antenas de los crustáceos decápodos se encuentran involucradas en diversas actividades biológicas y etológicas, que comprenden desde comunicación y actividades exploratorias, hasta comportamientos agonísticos y alimentarios (Wilkins *et al.*, 1996). En estos apéndices especializados se han encontrado diversos tipos de setas que cumplen diferentes funciones, sean mecánicas o sensoriales (McLaughlin, 1982; Wilkins *et al.*, 1996). Estas características confieren a las antenas una gran importancia en ambientes escasos de luz, como es el caso de las cuevas, donde muchas actividades biológicas dependen de otros sentidos en lugar de la visión. Algunos autores (Mejía-Ortiz, 2005; Mejía-Ortiz *et al.*, 2006a) brindan evidencias sustanciales de un mayor desarrollo de las setas en las porciones media y distal del flagelo antenal, en especies habitantes de cuevas en relación a sus relativos epigeos más cercanos. En el presente estudio se evaluó únicamente la porción proximal de dicha estructura, en la cual la abundancia de setas parece ser menor.

En las antenas de *A. bozanici* y *P. mexicana* se encontró un número variable de setas





simples en la porción examinada del flagelo antenal. Garm (2004b) sostiene que las setas simples comprenden un grupo funcionalmente diverso, y que sus funciones dependen más de su ubicación que de su morfología externa. Son numerosos los estudios que describen las funciones que cumplen este tipo de setas, tanto en partes bucales (Derby y Atema, 1982b; Stamhuis *et al.*, 1998; Crain, 1999; Garm, 2004a, 2004b, 2005) como en otro tipo de apéndices (Derby y Atema, 1982a, Cate y Derby, 2001; Wilkens *et al.*, 1996; Belanger y Moore, 2006), en los cuales se reconoce el doble papel que cumplen sea como mecánico o quimiorreceptores.

Wilkens *et al.* (1996) encontraron que la langosta espinosa, *Panulirus argus*, presenta una mayor respuesta a estímulos hidrodinámicos y táctiles en la porción media del flagelo antenal que en otras partes del cuerpo (incluyendo otros apéndices sensoriales), lo cual relacionaron con comportamientos de escape ante la presencia de un depredador. Es muy probable que este no sea el caso para las especies en estudio, ya que en ambientes de cuevas la depredación no es considerada una interacción biológica muy significativa (Jefferson, 1978; Culver, 1982; Chapman, 1993), y menos aun una fuerza que esté dirigiendo la evolución de la fauna que los habita. De manera general, se considera que estos organismos han perdido, en cierta medida, las respuestas de evasión a los depredadores y que han disminuido sus interacciones sociales (comportamiento agonístico) en respuesta a las condiciones del medio, lo cual representa un posible mecanismo de economía metabólica (Poulson y White, 1969).

La capacidad de respuesta a estímulos táctiles en estas especies puede estar más relacionado con la captura de presas (por ejemplo en especies de gran tamaño como *B. yanezi*), o para detectar cambios en la velocidad de la corriente. Esta última variable se encuentra relacionada con los incrementos en los volúmenes de agua en épocas de lluvias, momentos reconocidos como detonantes de eventos reproductivos en especies de cuevas, o con situaciones de mayor ingreso de alimentos provenientes de la superficie (Pearse, 1938; Jefferson, 1978).

En su función de percepción de estímulos químicos, se le atribuye a este tipo de setas un papel en la degustación del alimento (Garm, 2004b), capacidad que generalmente se relaciona con la presencia de un poro terminal en esta estructura (Garm, 2004a, 2004b), el cual no se ha observado en las setas de la porción proximal del flagelo antenal.

Por su parte, se presentaron algunas diferencias en el número de setas entre las diversas especies, lo que supondría una diferencia en la capacidad sensorial entre éstas. Las especies *A. bozanici* y *P. mexicana* fueron las únicas que presentaron setas en la fracción proximal del flagelo antenal, mientras que en *B. yanezi* se encontraba desnuda. No obstante, por observación personal se tiene conocimiento de la presencia de setas en las porciones medial y distal del flagelo antenal en *B. yanezi*, y si se relaciona lo anterior con el análisis morfométrico, se podría sugerir que esta especie y *A. bozanici* presentan diferentes estrategias para optimizar la capacidad sensorial de estos apéndices: en la





primera se presentan antenas más largas con menor número de setas por anillo, mientras que en la segunda se encuentran antenas más cortas pero con mayor número de setas. En ambos casos se presenta una compensación sensorial, sea por incremento en la densidad de setas, o por alargamiento de los apéndices que las portan.

#### **8.4.2.2 Escama antenal**

No existen muchas referencias bibliográficas que expliquen el papel biológico que cumple la escama antenal en crustáceos decápodos, pero es probable que actúe a manera de “timón” para la coordinación del movimiento de un apéndice de difícil control (por su longitud), como es el caso de las antenas. Como soporte a esto se tiene su articulación cerca de la base del flagelo antenal, lo cual le brindaría un mayor efecto de palanca, y su forma de paleta que actuaría como resistencia al agua con la cual poder generar una fuerza en contraposición al movimiento del apéndice.

En este aspecto, la tendencia evolutiva a la elongación de las antenas en crustáceos de cuevas, concomitantemente tendería a un mayor desarrollo de la escama antenal, ya que la fuerza generada por las primeras sería mayor y se requeriría una maniobrabilidad ajustada a los requerimientos de la estructura. Esta situación justificaría la mayor longitud relativa, y por ende mayor desarrollo progresivo, de esta estructura en *B. yanezi* que en *A. bozanici*, en la medida que la primera presenta unas antenas comparativamente más largas.

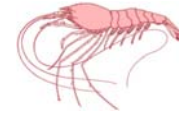
Morfológicamente, la escama antenal de los crustáceos decápodos presenta una hilera de setas plumosas en sus bordes apical y lateral, las cuales, debido a la presencia de sétulas regularmente esparcidas y a su articulación supracuticular (Garm, 2004a, 2004b), brindan una mayor superficie de contacto con el agua que ofrece una mayor fuerza de tracción, incrementando al tiempo la flexibilidad de la estructura para evitar fracturas (Crain, 1999; Garm 2004b). Por su parte, también se presentan numerosas setas de tipo paposo en el borde superior de la superficie ventral de la escama, las cuales pueden estar cumpliendo una función sensorial, como se ha sugerido para este tipo de setas en otros apéndices (Stamhuis *et al.*, 1998; Garm, 2004b). Se desconoce si esta configuración setal represente una adaptación al ambiente de cuevas, ya que no se cuenta con información relativa a las especies epigeas o ancestrales.

#### **8.4.2.3 Anténulas**

En general las anténulas son consideradas como la principal estructura involucrada en la percepción de estímulos químicos, particularmente los olfativos, en muchas especies de crustáceos (McLaughlin, 1982; Cate y Derby, 2001; Ziemba *et al.*, 2003; Horner *et al.*, 2004; Schmidt y Derby, 2005). En estos apéndices se han encontrado numerosos tipos de







setas sensitivas la mayoría de las cuales son bimodales, es decir, cumplen funciones tanto mecánicas como quimiorreceptoras (Cate y Derby, 2001; Horner *et al.*, 2004). No obstante, también se presentan microestructuras unimodales denominadas estetascos, las cuales únicamente cumplen la función de percepción química (McLaughlin, 1982; Cate y Derby, 2001; Ziemba *et al.*, 2003; Garm, 2004a, 2004b).

El flagelo antenular externo parece estar relacionado con el inicio de la búsqueda de fuentes de olor y en determinar la dirección del estímulo, ya que estas estructuras están catalogadas como receptores de distancia de bajo umbral (Derby y Atema, 1982a, 1982b), lo cual se debe principalmente a la presencia de los estetascos.

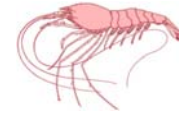
Los estetascos son setas simples especializadas que se encuentran innervadas por neuronas receptoras químicas que se proyectan al lóbulo olfatorio (Cate y Derby, 2001). Estas estructuras se encuentran exclusivamente sobre las anténulas y se ubican principalmente en la porción basal del flagelo externo (Cate y Derby, 2001; Ziemba *et al.*, 2003; Shenoy *et al.*, 1993), aunque esta localización puede variar con la especie.

La morfología de un estetasco también presenta diversas variaciones dependiendo del hábitat particular de la especie y específicamente de sus requerimientos halinos (Shenoy *et al.*, 1993). En representantes marinos, estas estructuras son largas y delgadas, con paredes uniformemente delgadas, bastante numerosos y con punta aguda o redondeada (Shenoy *et al.*, 1993). Esta descripción se ajusta de manera satisfactoria a las características morfológicas de los estetascos encontrados en las tres especies bajo estudio, lo cual podría sugerir que la configuración de estas estructuras en habitantes anquihalinos se encuentra muy influenciada por la salinidad del medio, en la medida que se trata de los organismos que habitan las aguas profundas de las porciones internas de las cuevas, en donde las características halinas son muy similares a aquellas encontradas en las aguas marinas adyacentes.

Numerosos estudios dan evidencia de un mayor desarrollo de las anténulas en especies de decápodos estigobios que en sus relativos epigeos más cercanos, lo cual se ha relacionado con una mayor capacidad de percepción química en estas especies (Culver, 1982; Mejía-Ortiz, 2005; Mejía-Ortiz *et al.*, 2006a). Sin embargo, con relación a las características morfológicas y el número de estetascos en estos apéndices, Ziemba *et al.* (2003) encontraron una mayor densidad de estas estructuras en una especie de acocil epigeo en comparación con una especie de cuevas, pero en esta última los estetascos eran significativamente más grandes.

Un esquema muy similar se evidenció entre las especies de decápodos encontrados en el presente estudio: *B. yanezi*, quien especulativamente mantiene vínculos más cercanos con especies de las profundidades y un menor tiempo de evolución en el ambiente de cuevas, presenta anténulas más largas, mayor número de anillos portadores de estetascos y mayor número de estetascos por anillo; mientras que *A. bozanici*, con mayor tiempo de evolución en cuevas, exhibe una mayor longitud relativa de los estetascos. El caso de *P.*





*mexicana* probablemente sea el mismo que en *A. bozanici*, ya que presenta únicamente 8 anillos portando estetascos, pero éstos son muy numerosos y aparentemente largos.

Según Ziemba *et al.* (2003), “la configuración particular de las estructuras quimiosensoriales dependería de (1) la importancia de diferentes señales químicas para el comportamiento y la ecología del organismo, y (2) las propiedades hidrodinámicas del sistema. Por esto se esperaría que las especies que habitan diferentes ambientes y que se encuentran enfrentando diversas presiones de selección poseyeran estructuras quimiosensoriales adaptadas a su ambiente particular”. En este contexto, se podría considerar que las dos condiciones observadas entre las especies en estudio se orientan hacia una mayor capacidad de percepción química, pero las estrategias para conseguirlo varían entre ellas.

Todas las especies estigobias de Cozumel se encuentran habitando en ambientes donde la luz es limitante y los estímulos químicos son muy importantes para el desarrollo de la mayoría de los procesos biológicos y ecológicos, en esta instancia, ¿cuál sería, entre las mencionadas anteriormente, la mejor estrategia adaptativa en este tipo de hábitats?

La configuración observada en *B. yanezi*, donde un mayor número de estetascos pueden incrementar la exposición de neuronas receptoras llevando a un incremento en la sensibilidad, es más adecuada en situaciones donde las plumas odoríferas contienen un mosaico de aromas y se presentan en escalas espaciales más pequeñas, como es el caso en ambientes turbulentos debido a la mezcla de alta energía (Ziemba *et al.*, 2003). Por su parte, en ambientes de baja energía, las plumas odoríferas se esparcen sutilmente por grandes distancias, en estas condiciones una mayor longitud en los estetascos ofrece una mayor área de captación del estímulo por neurona, por lo cual se incrementa la posibilidad de detección de los estímulos a expensas de su poder de discriminación (Ziemba *et al.*, 2003). Esto se encuentra acorde a lo planteado por Mead (1998), quien sostiene que el transporte y difusión de las moléculas odoríferas a la superficie de los estetascos se encuentra muy afectado por los patrones de flujo alrededor de éstos, lo cual depende de su morfología y distribución en el apéndice.

Una hipótesis alternativa, planteada por Ziemba *et al.* (2003), involucra el efecto de la turbulencia en la mecánica de las estructuras sensoriales y el daño físico que puede ser causado por el flujo de agua: una mayor densidad de estetascos de tamaño más pequeño puede ser una adaptación para evitar la pérdida de estas estructuras en un ambiente de alta energía, mientras que aquellos más grandes pueden desarrollarse en situaciones donde las condiciones hidrodinámicas del sistema no impongan una limitante.

Con todo lo anterior en consideración, se puede apreciar que las dos especies mantienen mecanismos adaptativos que generan un incremento en la percepción de estímulos químicos, sin embargo, en ambientes de baja energía y escaso alimento, como es el caso en la mayoría de las cuevas, se podría esperar que las especies *A. bozanici* y *P. mexicana* se encontraran mejor adaptadas. No obstante, la característica de *B. yanezi*, que parece





brindarle una mayor habilidad para discriminar entre diferentes olores a una escala espacial reducida, puede estar muy relacionada con sus hábitos alimenticios, ya que al ser una especie de mayor tamaño y posibles hábitos depredadores, se podría esperar que tuviera la posibilidad de discriminar los olores de presas potenciales.

La condición de menor tamaño en los estetascos de *B. yanezi*, que bien puede estar relacionada con una \*adaptación previa al ambiente de las profundidades, no concede ninguna ventaja adaptativa en estos ambientes de bajo flujo de agua, pero al estar compensados por un mayor número de estetascos puede que tampoco se encuentren bajo la incidencia de la \*selección direccional y, por lo tanto, que no necesariamente estén en proceso de elongación debido a su menor tiempo de aislamiento.

Estudios previos sugieren que otras estructuras quimiosensitivas en las anténulas, diferentes a los estetascos, juegan un papel importante en la detección química (Derby y Atema, 1982a, 1982b; Mead, 1998; Cate y Derby, 2001). Entre éstas se encuentran numerosos tipos de setas en las cuales se han identificado capacidades mecano y quimiorreceptoras, aunque su inervación por parte de neuronas de percepción química se encuentra muy por debajo de la encontrada en los estetascos (ver Cate y Derby, 2001). En las especies de Cozumel únicamente se identificaron algunas setas simples de pequeño tamaño en posición lateral de las respectivas hileras de estetascos, las cuales pueden estar cumpliendo este doble papel.

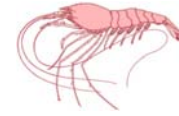
Cate y Derby (2001) especulan sobre la función de estas setas quimiorreceptoras distribuidas en las anténulas, y sostienen que pueden: (1) incrementar la resolución espacial del animal sobre el ambiente químico, (2) expandir el rango cualitativo de estímulos detectables, y (3) permitir el sostenimiento de la habilidad quimiorreceptora en casos de daños parciales del órgano olfatorio. Es evidente que las especies estudiadas presentan una menor cantidad y diversidad de este tipo de setas en comparación con algunas especies epigeas (ver Cate y Derby, 2001). Esto puede estar asociado a una menor necesidad de discriminar olores y a una disminución en las posibilidades de daño de las estructuras, lo cual es debido a ciertas condiciones ecológicas en los ambientes de cuevas, entre las que se pueden enumerar: una baja disponibilidad (y, en algunos casos, baja variedad) de alimentos, poco flujo de agua y presencia reducida de depredadores.

#### **8.4.2.4 Tercer Maxilípedo**

En crustáceos decápodos, el tercer maxilípedo es un apéndice generalmente utilizado en la manipulación del alimento (Stamhuis *et al.*, 1998; Crain, 1999; Garm, 2004b), así como en el acicalamiento de algunas estructuras cefálicas, principalmente los ojos, antenas y anténulas (Garm, 2004b, 2005).

Según Garm (2005), se ha demostrado que los decápodos tienen un comportamiento alimenticio muy complejo y flexible, que probablemente se soporta en una detallada





retroalimentación somatosensorial de las piezas bucales, la mayoría de la cual provendrá del tercer maxilípido, que posee la configuración setal más densa y por esto provee una mejor resolución sensorial. De hecho, algunos estudios muestran cierta evidencia que las setas presentes en muchos apéndices de los crustáceos decápodos (principalmente en los toracópodos) son de tipo bimodal y que por esto brindan detallada información no solo de percepción táctil, sino también quimiosensorial asociada, en este caso, con el sentido del gusto (Derby y Atema, 1982a, 1982b; Stamhuis *et al.*, 1998; Garm, 2005).

La configuración morfológica del tercer maxilípido brinda información importante de los hábitos alimenticios de la especie involucrada (Stamhuis *et al.*, 1998; Garm, 2004b, 2005), no obstante, la micromorfología, principalmente determinada por la estructura de las setas, también se encuentra muy relacionada con los mecanismos de alimentación (Stamhuis *et al.*, 1998), así como con las demás funciones que cumple este apéndice.

El tipo de seta que predomina en el tercer maxilípido de las tres especies en estudio son las serradas, como ha sido reportado para otras especies de crustáceos decápodos (Stamhuis *et al.*, 1998; Garm, 2004b, 2005). Sin embargo, la morfología particular de cada una presentó algunas variaciones, relacionadas con su longitud relativa y tamaño de los denticulos y sétulas, que bien pueden brindar información inherente a sus afinidades alimentarias.

En *B. yanezi* este tipo de setas presentó una menor longitud relativa (con relación al tamaño total del artejo), con denticulos y sétulas muy pequeñas, lo cual le brindaría una mayor firmeza a la estructura. Esta configuración morfológica se encuentra asociada a la manipulación del alimento, incluyendo el sostenimiento y desgarrar de presas (Stamhuis *et al.*, 1998; Garm, 2004b, 2005). Los característicos denticulos y sétulas cortos brindan una mayor facilidad para estas funciones, ya que su pequeño tamaño favorece su habilidad de maniobra e incisión sobre las presas, sin llegar a obstruirse por pequeñas partículas de desecho (Crain, 1999).

Por lo general, estas setas también son sensibles al doblado, ya que la presencia de un anillo le brinda una mayor flexibilidad lo que le permite manipular más eficazmente a las presas con un menor riesgo de fractura (Garm, 2004b). Estas setas también pueden ser sensibles a las vibraciones, lo que las acondicionaría para actuar eficazmente en la ubicación de presas y depredadores a cierta distancia (Garm, 2004b), pero en ambientes de cuevas, que son relativamente libres de este tipo de amenazas, esto podría relacionarse más factiblemente con la captura del alimento.

Las setas cuspidadas en esta estructura generalmente son las encargadas de una manipulación más brusca de la presa, que incluye en este caso la inmovilización y el desmembrado general (Garm, 2004b, 2005). La presencia de ocho de estas setas en la porción apical del própodo-dáctilo del tercer maxilípido de *B. yanezi* es evidencia de que esta especie se encuentra adaptada para manipular alimento con gran capacidad de movimiento. Por su parte, también fueron identificadas sobre la superficie de esta





estructura, una serie de setas de tipo serrulado, las cuales daban evidencia de un poro terminal. A este tipo de setas, al igual que a las pequeñas paposas en el margen lateral, se les adjudica una función más quimiosensorial que táctil o mecánica (Stamhuis *et al.*, 1998; Crain, 1999; Garm, 2004b).

La labor conjunta de estas setas mecano y quimiorreceptoras indican que el própodo-dáctilo del tercer maxilípodo de *B. yanezi*, colecta información detallada de la presa que sostiene, principalmente de su forma, textura y dureza, lo cual, según Garm (2005), es muy importante en la manipulación precisa de presas pequeñas. En este aspecto, se podría considerar que esta especie presenta muchas similitudes con otros decápodos carnívoros (como es el caso de *Carcinus meanas*; ver Garm, 2005), y teniendo en cuenta esta consideración y las grandes tallas de esta especie, se podría suponer que *B. yanezi*, además de presentar unos hábitos de alimentación de tipo oportunista (como muchos otros organismos estigobios), también ocupa una función de depredador en el ambiente de cuevas. Esta aseveración requeriría estudios comparativos que la sustenten con mayor fortaleza, lo cual podría representar un nuevo e interesante campo de investigación.

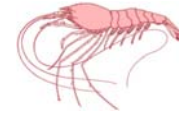
El tipo de seta dominante en *A. bozanici* también se ajusta al tipo serrado, pero éstas son relativamente más largas que las de *B. yanezi* y presentan derivaciones secundarias mucho más grandes. La carencia de anillo o la leve anulación evidente en algunas de ellas, denota poca flexibilidad y muestra que este tipo de setas no se encuentran ajustadas para manipular toscamente el alimento, ni para soportar movimientos bruscos de alguna presa. En su lugar, la gran densidad y longitud de los dentículos o sétulas, le brinda unas mejores aptitudes para la recolección y selección de materia orgánica (Stamhuis *et al.*, 1998).

Al igual que en la especie filtradora de depósitos *Callinassa subterranea*, esta configuración setal le brinda a *A. bozanici* mayores aptitudes para agarrar la materia orgánica, raspar en el sustrato, transferir material, sostener objetos y/o acicalarse (según proponen Stamhuis *et al.*, 1998). Igualmente, la mayor longitud de las derivaciones secundarias incrementan la adhesividad, permitiendo al animal capturar efectivamente partículas más pequeñas que la amplitud de poro que genera la maraña de setas. Esta particularidad puede ofrecer ciertas ventajas en la alimentación de esta especie, ya que se ha encontrado que el contenido orgánico en la fracción filtrada de los sedimentos por decápodos bentónicos, es más de diez veces superior a la de una muestra de fondo tomada al azar (Stamhuis *et al.*, 1998).

Por su parte, la presencia de una seta cuspidada solitaria en el ápice del artejo, no es evidencia de conformación estructurada para la manipulación de alguna presa; es de tener en cuenta que en *A. bozanici* esta seta es muy alargada y, por esto, un poco menos resistente que sus relativas en *B. yanesi*. Es probable que su función se encuentre más relacionada con la remoción del sedimento, la cual es una de las funciones que se le ha atribuido al endópodo del tercer maxilípodo en algunas especies filtradoras de depósitos







(Stamhuis *et al.*, 1998).

La disposición setal en la especie *P. mexicana* ofrece ciertas incertidumbres relativas a su función, en la medida que presentan la misma configuración que las presentes en *B. yanezi*, pero son relativamente más largas y no se evidencia un anillo. Es poco probable que una especie de pequeño tamaño y sin la presencia de quelípedos pueda estar adaptada a la manipulación de presas, aun cuando su morfología setal muestre algunas aptitudes para esto. Es más factible que la especie se alimente de la materia orgánica presente en los sedimentos o de las proliferaciones bacterianas que se asocian a ciertas zonas de algunas cuevas (Jefferson, 1978), como puede ser el caso de *A. bozanici*; sin embargo, la poca información que brinda esta disposición de microestructuras en el tercer maxilípodo únicamente da espacio para la conjetura.

#### **8.4.2.5 Quelas del primer y segundo pereiópodo**

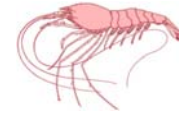
Los pereiópodos de los crustáceos decápodos cumplen principalmente la función de apéndices caminadores, aunque pueden presentar algunas modificaciones que les brindan la posibilidad de ajustarse para otras actividades. Por lo general, en los camarones carideos los dos primeros pares presentan el própodo y el dácilo modificados en forma de quela, la cual se encuentra adaptada para la captura de presas, manipulación del alimento y acicalamiento, así como también es requerida en exhibiciones de cortejo, encuentros agonísticos y para asistir a la hembra en la muda precopulatoria (McLaughlin, 1982; Mariappan *et al.*, 2000).

Igualmente, los pereiópodos de los decápodos también cumplen funciones sensoriales y se han identificado numerosas setas bimodales mecano y quimiorreceptoras, pero, a diferencia de los estetascos de las anténulas, éstas son consideradas como sensores de contacto de alto umbral, generalmente asociados al sentido del gusto (Derby y Atema, 1982a, 1982b).

Es una característica particular del género *Procaris* no presentar ningún pereiópodo quelado o subquelado, la cual comprende una \*sinapomorfía compartida por los demás integrantes del infraorden Caridea; esto lo cataloga como un género primitivo en este grupo (Chace y Manning, 1972). Esta particularidad puede, o no, estar asociada a la edad filogenética putativa del género y a su aislamiento en cuevas.

En una primera instancia, se podría considerar que este rasgo único se presenta como una \*autapomorfía de la familia Procarididae, y que únicamente los integrantes de la misma han desarrollado esta característica; sin embargo, se desconocen cuales podrían haber sido las condiciones pasadas en las cuales habitaba este grupo que hayan podido dirigir la evolución hacia la adquisición de dicho rasgo, el cual posiblemente no se encuentra relacionado con el aislamiento en cuevas. Es más probable que a partir de un ancestro no quelado y fomentado por las características constantes del ambiente hipogeo, no se hayan





presentado fuerzas evolutivas que guiaran hacia la modificación del própodo y dactilo de estos apéndices en quelípedos, en la medida que la poca variedad alimentaria, la falta de depredadores y la disminución de encuentros agonísticos, pudo dirigir la selección hacia mantener las estructuras presentes y no gastar energía en modificaciones innecesarias.

En última instancia, este tipo de estructura se estaría manteniendo en estado \*plesiomórfico, lo cual se podría sustentar por la gran antigüedad del taxón y por una colonización muy remota del ambiente de cuevas, lo que permitió su persistencia en el tiempo sin modificaciones evidentes.

Al igual que el resto de los camarones carideos, *A. bozanici* y *B. yanezi* presentan el primer y segundo pereiópodo quelado. En estas especies, los dos primeros pares de pereiópodos son subiguales (Kensley, 1988; Mejía *et al.*, 2008), y la quela mayor se ubica en el primer par de éstos, mientras que la menor se encuentra en el segundo. Los quelípedos en crustáceos decápodos se encuentran involucrados en la alimentación (Mariappan *et al.*, 2000), si bien la quela mayor también cumple funciones importantes durante encuentros agonísticos y es muy determinante en la reproducción de muchas especies (Mariappan *et al.*, 2000; Belanger y Moore, 2006), mientras que la menor adquiere mayor relevancia en la manipulación del alimento y en el acicalamiento (Mariappan *et al.*, 2000).

La configuración estructural de los quelípedos de los dos primeros pares de pereiópodos de *A. bozanici* son muy diferentes, tanto en forma como en tamaño, lo cual permite discriminar su función en base a sus diferencias morfológicas. En el primero de éstos, la articulación del carpo y el própodo se da en cercanías a la porción media de la palma (ver figura 37), lo que le brinda la posibilidad de movimiento en posición transversal al eje principal del apéndice. Por su parte, la articulación del dactilo con el própodo no se da en el borde superior de la estructura sino en posición dorsal directamente sobre la palma, lo cual le brinda una posibilidad de movimiento giratorio, pero al mismo tiempo le confiere cierta fragilidad.

En conjunción con lo anterior, la morfología delicada del dactilo y su tipo de articulación no le brindarían ventajas mecánicas en términos de fuerza ni de velocidad de cierre (ver Mariappan *et al.*, 2000), por lo cual es muy probable que esta quela no sea implementada en la captura de presas. La disposición microdentada e intercalada de los bordes internos del própodo y el dactilo sugerirían una función cortadora en esta estructura (Mariappan *et al.*, 2000; Fryer, 2006), pero la presencia de setas simples largas y fuertes en el margen posterior de la quela evidencian, convincentemente, una función raspadora y recolectora de material detrítico.

Esta configuración morfológica del primer quelípedo de *A. bozanici* se asemeja mucho a lo observado en algunos camarones de la familia Atyidae, como ha sido sugerido por Kensley (1988), y probablemente esta estructura cumpla una función similar en ambos casos.





Fryer (2006) sostiene que los dentículos en las quelas de algunas especies de atyidos sirven para raspar o arrancar materiales alimenticios de algunas superficies, mientras que las setas son muy efectivas para barrer las partículas sueltas. Es factible que la quela mayor de *A. bozanici* se encuentre modificada para raspar materiales del fondo, así como de las superficies de las paredes de las cuevas, los cuales serían desprendidos por medio de los dentículos y recogidos con ayuda de las fuertes setas del dorso de la quela. Las pequeñas setas simples dispuestas en una hilera en el margen interno de la palma, probablemente cumplan una función quimiorreceptora, papel que desempeñan este tipo de setas en otras especies de decápodos (Garm, 2004b), y en este caso serían las encargadas de degustar el alimento al momento de recogerlo.

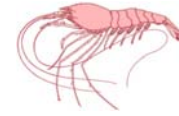
La quela menor de *A. bozanici* presenta una articulación fuerte con el carpo, pero muy débil entre el própodo y el dactilo, lo que sugiere que tampoco esta estructura se encuentra acondicionada para trabajos que requieran cierta fortaleza (Mariappan *et al.*, 2000). Es evidente que tampoco presenta ningún tipo de denticulación en los márgenes internos del própodo ni del dactilo, por lo que no podría cumplir acciones de cortado o raspado de materiales (Mariappan *et al.*, 2000), por el contrario, la notoria presencia de setas simples esparcidas por toda la superficie de la estructura apuntan a un papel más activo en el reconocimiento del alimento, su recolección y manipulación.

En *B. yanezi* las dos quelas son similares en forma, pero muy diferentes en tamaño. La quela mayor es relativamente grande y presenta un dactilo alargado, lo cual, en conjunto con la presencia de dentículos regularmente espaciados en el borde interno del própodo y dactilo, le brindaría aptitudes cortantes y un cierre rápido, según lo expuesto por Mariappan *et al.* (2000) para este tipo de estructuras. Esta cualidad puede ser muy importante en la captura y manipulación de presas con alta capacidad de movimiento, así como en eventos de cortejo y exhibiciones agresivas (Mariappan *et al.*, 2000).

Por su parte, ha sido demostrado que la quela mayor en algunas especies de decápodos juega un papel muy incidente en el reconocimiento de fuentes de olores de parejas potenciales (Belanger y Moore, 2006), lo cual puede explicar la presencia de numerosas setas serruladas agrupadas en la superficie interna del própodo y dactilo, así como la abundancia de setas simples esparcidas en la superficie de la palma.

Usualmente, se le confiere a la quela menor de la mayoría de los carideos una función más relacionada con la alimentación que con la reproducción (Mariappan *et al.*, 2000). Esta estructura en *B. yanezi*, a pesar de ser pequeña en comparación con la quela mayor, presenta un cierre fuerte y cortante, muy adecuado para ciertos procesos alimentarios como el desmembrado de las presas (Mariappan *et al.*, 2000). Igualmente, sobre el própodo y el dactilo de esta estructura se han identificado numerosas setas serruladas modificadas, las cuales presentan pliegues en la cutícula que les brindan mayor flexibilidad y, por lo tanto, un mejor contacto con presas en movimiento reduciendo el riesgo de fractura; este tipo de setas se han observado en otros crustáceos depredadores





(ver Boudrias y Pires, 2002). Por su parte, también se han observado en el própodo setas serruladas con un poro terminal, lo cual constata su función quimiosensorial que puede estar asociada con el sentido del gusto y el reconocimiento de las presas.

En realidad, las características observadas en los quelípedos de *A. bozanici* y *B. yanezi* no presentan ninguna evidencia de \*adaptaciones a la vida en las cuevas, simplemente muestran algunas posibilidades relativas a sus hábitos alimenticios y demás funciones de estos apéndices. En el caso de *B. yanezi*, es factible que además de ser oportunista (como lo son la mayoría de los habitantes de las cuevas), pueda estar actuando como depredador de pequeños crustáceos como isópodos y anfípodos, muchos de los cuales se han encontrado cohabitando estos ambientes con esta especie (Mejía-Ortiz, *et al.*, 2006b; Yáñez-Mendoza *et al.*, 2007). Por su parte, *A. bozanici* parece haberse especializado en el raspado y la recolección de material detrítico, lo cual justificaría las notorias modificaciones que presenta en sus quelípedos.

A pesar de la amplia información que brinda la microestructura de los apéndices involucrados en la alimentación, se consideran necesarios estudios dirigidos a la evaluación del contenido estomacal para poder determinar con un mayor grado de detalle las afinidades alimentarias de estas especies.

#### 8.4.2.6 Cefalotórax

Las tres especies de decápodos estigobios encontrados en los cenotes de la isla de Cozumel presentaron la misma tendencia en la configuración microscópica del cefalotórax: una presencia de setas simples regularmente espaciadas en la superficie lateral y un incremento en el número de las mismas hacia el borde inferior de la estructura; no obstante, en *P. mexicana* estas últimas fueron simples, mientras que en *A. bozanici* y *B. yanezi* fueron de tipo paposo.

En otras especies de decápodos se han encontrado mayor número de setas en la porción lateral del cefalotórax en habitantes de cuevas que en sus relativos epigeos (Mejía-Ortiz, 2005; Mejía-Ortiz *et al.*, 2006a), por lo cual *B. yanezi*, que presenta mayor número de setas en esta ubicación, presentaría una mayor evidencia de troglomorfo progresivo para esta característica que las otras dos especies en estudio. Es evidente que en esta porción del cuerpo no se requieren de setas que cumplan funciones mecánicas, por lo cual este tipo de setas pueden estar desempeñándose como receptoras táctiles o químicas. Se ha demostrado que la langosta espinosa, *Panulirus argus*, responde a estímulos táctiles en el cefalotórax (Wilkens *et al.*, 1996), por lo cual es muy probable que estas setas en las especies bajo estudio cumplan una función similar.

Por su parte, el incremento en el número de setas en el borde inferior del cefalotórax puede estar relacionado con el aumento en la capacidad de percepción sensorial en esta parte de la estructura. Las setas paposas en esta porción del cefalotórax de *A. bozanici* y





*B. yanezi* pueden estar respondiendo a estímulos de vibraciones que se esparcen a través del agua, la cual es una función que cumplen las largas sétulas que portan (según cita Garm, 2005). Es tentadora la idea de imaginar que este tipo de setas estén llevando a cabo una acción mecánica evitando el ingreso de partículas que puedan obstruir o dificultar la circulación de agua en las branquias, pero la fragilidad de este tipo de pilosidad no le confiere buenas aptitudes para esta función (Garm, 2004a, 2004b); sin embargo, gracias a la tarea que cumple como detectoras de vibraciones y estímulos táctiles, es probable que den la señal ante la presencia de este tipo de partículas en el agua.

Las setas paposas en el borde inferior del cefalotórax son relativamente más largas y ramificadas en *A. bozanici*, y se encuentran en hileras más estrechas que en *B. yanezi*, por lo cual se puede suponer, en este aspecto, una mayor evidencia de troglomorfo progresivo en la primera especie.

En el caso de *P. mexicana*, se presenta un menor número de setas en las dos posiciones y no presenta setas paposas en el borde inferior, si bien es de tener en cuenta que esta especie presenta los exópodos de los pereiópodos extendidos por fuera de la cámara branquial (Sternberg y Schotte, 2004), los cuales portan gran número de setas y probablemente cumplen una función análoga de percepción táctil.

#### 8.4.2.7 Ojos

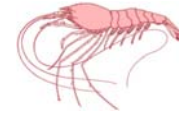
Unas de las características más notables de las especies habitantes de cuevas, aunque no son exclusivas ni imperativas de éstas, son la reducción en sus estructuras oculares y la carencia de pigmentos (Pearse, 1938; Şadoğlu, 1967; Jefferson, 1978; Culver, 1982, 1987a; Culver *et al.*, 1995), lo cual se ha atribuido a diversos mecanismos evolutivos (ver Kane y Richardson, 1985) que han dirigido las modificaciones de estas estructuras de manera “regresiva”, originando esta forma de troglomorfo.

Las tres especies de decápodos estigobios encontrados en la isla de Cozumel presentan diferentes grados de reducción ocular. Entre éstas se encuentran desde estructuras poco reducidas, altamente pigmentadas y aparentemente funcionales, (*B. yanezi*), hasta ojos carentes de pigmentos y altamente reducidos, (*A. bozanici*). En una categoría intermedia se presentan las estructuras oculares de *P. mexicana*, que aun cuando mantienen cierta pigmentación, se desconoce si mantengan su funcionalidad.

Por lo general, la hipótesis de economía metabólica es la más tenida en cuenta en la evolución regresiva de animales de cuevas, la cual sostiene que la reducción de estructuras se da como respuesta a la disponibilidad de alimento en estos ambientes (Jefferson, 1978; Culver, 1982; Kane y Richardson, 1985; Sket, 1985). Ante la simplicidad de este argumento, Culver (1982) plantea el interrogante de ¿porqué no es universalmente aceptada la hipótesis de economía metabólica en animales de cuevas? Este mismo autor justifica lo anterior debido a que no existen evidencias que en niveles







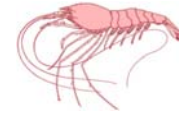
tróficos superiores, donde es probable que la energía sea un factor más limitante, se manifieste mayor reducción estructural. El caso expuesto por las especies de la isla de Cozumel parece apoyar este razonamiento, ya que el representante con características presumiblemente depredadoras (*B. yanezi*) muestra menores evidencias de evolución regresiva. Sin embargo, se desconoce el tiempo requerido para que la selección, a través de este agente, logre la manifestación morfológica de una reducción estructural (Chapman, 1993), por lo cual se considera tener en cuenta en estos procesos el tiempo de aislamiento de las especies en el ambiente hipogeo.

El grado relativo de evolución regresiva estimado en estas estructuras, ha sido utilizado por algunos autores (Barr y Holsinger, 1985; Wilkens, 1982, 1986; Mejía-Ortiz y López-Mejía, 2005) para estimar el tiempo de aislamiento de las especies en cuevas, por lo que esta medida ha sido utilizada, con palabras textuales de Culver (1982), como una clase simple de “reloj evolutivo”. Este procedimiento supondría iguales tasas de evolución regresiva entre las especies, y, al tomarse como una cruda medida de tiempo, solo podría justificarse en la medida que estas modificaciones procedan de mutaciones neutrales o si las especies se encuentran bajo regímenes selectivos similares (Culver, 1982).

En el caso de Cozumel, todos los decápodos estigobios reportados en este estudio se han encontrado dentro de un mismo sistema de cuevas (p. ej. en Chankanaab), por lo cual se puede suponer que las presiones selectivas, por lo menos en la época actual, son similares. Esta situación sugeriría que *A. bozanici*, que manifiesta una alta reducción ocular, presenta un mayor tiempo de aislamiento en cuevas que *B. yanezi*, quien conserva ojos relativamente bien desarrollados y altamente pigmentados, lo cual se encuentra en concordancia con los estudios de Iliffe *et al.* (1983), Iliffe (2003) y Hart *et al.*, (1985), quienes le atribuyen a *Agostocaris* una mayor evolución en el ambiente hipogeo. No obstante, expone una discordancia con lo establecido para *P. mexicana*, que presenta un grado intermedio de reducción ocular y se le adjudica el tiempo de evolución más prolongado entre las especies de decápodos estigobios de Cozumel.

Poulson y White (1969) sostienen que “hay una etapa en la degeneración ocular, o en la rudimentación de cualquier órgano, más allá de la cual no hay más cambios debido a que el órgano comparte mecánicas de desarrollo con sistemas que son mantenidos por selección”, lo cual, según Culver (1982), sería probablemente el efecto más obvio de la \*pleiotropía. Este podría ser el caso de las especies del género *Procaris*, las cuales a pesar de su amplio tiempo ponderado de evolución cavernícola, mantienen condiciones morfológicas similares entre ellas (Sternberg y Schotte, 2004), lo que sugiere más un mecanismo genético que tiempo de aislamiento. Sin embargo, esta posibilidad genera el interrogante de ¿porqué no podría ser éste también el caso que explicara la poca reducción ocular en las especies de *Barbouria*? Esta situación polémica plantea una interesante línea de investigación a seguir, en la cual se podrían involucrar estudios genéticos avanzados de estas especies.





Otra consideración pertinente en la datación estimativa del tiempo de evolución cavernícola, sería el conocimiento de las características de desarrollo de estas estructuras en la especie ancestral, ya que la variación en el grado de evolución regresiva entre especies limitadas a cuevas se encuentra no solo relacionada con el tiempo de aislamiento y la intensidad de selección (o, en su caso, tasa de mutación), sino también con las condiciones morfológicas de estas estructuras antes del aislamiento en el ambiente hipogeo (Culver, 1982; Wilkens, 1982). Para muchas especies de cuevas, el nivel de desarrollo ocular de sus ancestros son desconocidos (Culver, 1982), el cual también es el caso de las especies de decápodos estigobios de Cozumel, situación que imposibilita este tipo de comparación.

Según Sket (1985), la reducción ocular se encuentra generalmente combinada con despigmentación y destrucción de la cutícula y sus estructuras, y como los ojos son, de hecho, estructuras integumentarias, es posible que todos estos procesos se encuentren ligados mutuamente tanto genética como morfométricamente. Acorde con lo anterior, el grado de reducción ocular apreciado en los decápodos estigobios de Cozumel, mantiene el mismo esquema entre especies que la despigmentación, tanto ocular como integumentaria. En este aspecto, *B. yanezi* presenta unos ojos más desarrollados y una mayor pigmentación, mientras que en el otro extremo, *A. bozanici* solo conserva rudimentos oculares y carece de pigmentos. El efecto sinérgico de la reducción en estas dos características brindan una mayor economía metabólica y, en el concepto de Sket (1985), pueden ser designados como un tipo de \*pleiotropía.

Por otra parte, estudios en otros crustáceos de cuevas han encontrado evidencias de \*adaptaciones progresivas, paradójicamente desarrollándose sobre estructuras reducidas (Mejía-Ortiz, 2005; Mejía-Ortiz y Hartnoll, 2006). Los autores anteriormente citados hallaron setas regularmente esparcidas sobre la superficie ocular, tanto en camarones de ancestro marino como en acociles dulceacuícolas, las cuales probablemente cumplan funciones de percepción química o táctil, en concordancia con la intensificación general de sistemas sensoriales no visuales en especies de cuevas (Mejía-Ortiz y Hartnoll, 2006).

En el presente estudio se reporta la presencia de porosidades en la superficie ocular tanto de *A. bozanici* como de *B. yanezi*, las cuales pueden estar indicando en este caso un mecanismo similar de compensación sensorial, por medio del cambio funcional de una estructura obsoleta y probablemente superflua, pero que por diversos mecanismos no puede desaparecer (p. ej. por \*pleiotropía; consultar Culver, 1982). La presencia de poros en los ojos de crustáceos de cuevas ya había sido reportada con anterioridad (Juberthie-Jupeau, 1976), y se había atribuido a esta modificación una función de percepción química. Es probable que en un ambiente sin luz, donde se dependa de las capacidades sensoriales extravisuales para cumplir con muchas actividades biológicas, el desarrollo de un mecanismo alternativo de percepción química pueda brindar mayores aptitudes para la supervivencia, lo cual lo convertiría en una \*adaptación progresiva adecuada para la vida





en las cuevas.

En el caso de *A. bozanici* esta \*adaptación parece ser muy conveniente, pero en *B. yanezi* genera la inquietud de ¿porqué se presenta esta modificación cuando sus ojos aun son funcionales? Además, es interesante el hecho de que en esta especie las porosidades se sitúan directamente sobre la córnea, lo cual entraría en conflicto con las posibilidades de percepción visual en caso que las estructuras oculares aun mantuvieran alguna utilidad. Por su parte, *P. mexicana* nuevamente presenta menores evidencias de troglomorfismo progresivo que las demás especies para esta característica, lo cual sugiere que esta modificación, si bien se presenta como respuesta adaptativa al ambiente de cuevas, tampoco se encuentra determinada por el tiempo de aislamiento subterráneo.

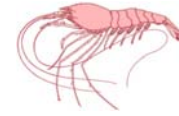
#### 8.4.3 Tipos de troglomorfismo y nivel de adaptación de las especies

Las diferentes especies encontradas en los sistemas anquihalinos de la isla de Cozumel exhiben distintos grados de adaptación a la vida subterránea, los cuales se pueden inferir, en cierta medida, a partir de las características morfológicas evaluadas. Entre estas características se evidenciaron tanto rasgos troglomórficos de tipo regresivo (evolución regresiva), como progresivo, los cuales se pueden analizar de una mejor forma cuando se evalúan de manera integrada varias de las variables evaluadas.

Entre los rasgos típicos de troglomorfismo regresivo en crustáceos de cuevas, se tiene la reducción de tallas corporales y de desarrollo ocular, así como la carencia de pigmentos. En este aspecto, es de resaltar que *A. bozanici* manifiesta mayores rasgos de evolución regresiva que las demás especies en estudio, ya que presenta tallas reducidas, y además es la que manifiesta un mayor nivel de reducción ocular y despigmentación. En el otro extremo, *B. yanezi* exhibe tallas mayores, presenta ojos relativamente grandes con una córnea bien diferenciada y una intensa pigmentación ocular e integumentaria, con lo cual demuestra menores evidencias de este tipo de troglomorfismo. Los niveles de evolución regresiva en estas dos especies se encuentran en congruencia con el tiempo estimado de aislamiento en el ambiente hipogeo para cada una, de acuerdo a su patrón biogeográfico (para esto último, revisar Iliffe *et al.*, 1983; Hart *et al.*, 1985; Holsinger, 1989; Iliffe, 2003).

Por su parte, en el caso de *P. mexicana* se presenta una discrepancia, ya que algunas de sus características morfológicas (como su carencia de quelípedos que la posicionan como un género primitivo entre los Caridea) y su distribución biogeográfica, la determinan como un taxón relictivo, probablemente del Mesozoico (Hart *et al.*, 1985; Iliffe, 2003; Bruce y Davie, 2006), lo cual la posicionaría como el camarón anquihalino más antiguo de Cozumel. Sin embargo, su nivel de troglomorfismo regresivo, que se presenta en un grado intermedio entre *A. bozanici* y *B. yanezi*, sugeriría que su tiempo de aislamiento en el ambiente hipogeo sería inferior al de la primera especie. Se podría considerar que la





antigüedad estimada del género no necesariamente sea la misma de aislamiento en el ambiente hipogeo, con lo cual, aunque sea un relicto, su tiempo de evolución troglobia podría ser menor que en otras especies. No obstante, en el caso de *Procaris* se encuentra la particularidad que todas las especies del género, e incluso de la familia Procarididae (ver Kensley y Williams, 1986), identificadas hasta el momento son habitantes de cuevas, lo que sugiere que el tiempo de aislamiento en el ambiente hipogeo sea equiparable a la antigüedad del taxón.

Teniendo en cuenta lo anterior, se podría considerar que los ejemplares del género *Procaris* dan cierta evidencia de que el grado de evolución regresiva no siempre es una medida “adecuada” del tiempo aproximado de aislamiento en el ambiente hipogeo. Para poder determinar esto con una mayor precisión, se requeriría integrar esta información con los patrones de distribución biogeográfica de los ejemplares, con un estudio detallado de las características ecológicas del ambiente pasado y del actual, y, principalmente, realizar una comparación con las características morfológicas de los ancestros de las especies o con su relativo epigeo más cercano.

Por su parte, Porter y Crandall (2003) mencionan que “la evolución regresiva ha sido definida como la readquisición del mismo estado de carácter que aquellos de la población ancestral”, lo que estaría sugiriendo que ésta se dirige hacia la readquisición de caracteres \*plesiomórficos. Por ejemplo, se está suponiendo que *Procaris* mantiene su característica ausencia de quelípedos en estado \*plesiomórfico, ¿se podría catalogar esto como troglomorfismo regresivo? A partir de su base semántica, se puede revelar que el “troglomorfismo” hace mención a la adquisición de ciertas características morfológicas como resultado de la \*adaptación de los organismos a las cuevas y requiere, para esto, de una modificación, por lo cual mantener un carácter ancestral que no es eliminado por selección, ni por cualquier otro mecanismo evolutivo, sería catalogado más bien como una \*abaptación.

Entre las especies de Cozumel también se han dado evidencias de troglomorfismo progresivo, de las cuales las más sobresalientes son la elongación de apéndices caminadores y sensoriales, así como el incremento en número y la configuración de las microestructuras que éstos portan. En el presente estudio, se observó una mayor elongación de los apéndices sensoriales y caminadores en *B. yanezi* que en *A. bozanici*, evidenciando de esta forma mayores niveles de troglomorfismo progresivo para estos caracteres, en la especie con menor tiempo estimado de aislamiento subterráneo. Con anterioridad se mencionó que esta condición puede estar dada por el posible vínculo de *B. yanezi* con especies de las profundidades, las cuales usualmente presentan un notorio alargamiento de este tipo de apéndices (comparar con el género *Nematocarcinus* en Komai y Segonzac, 2005). Esta situación contempla la posibilidad que esta especie se encontrara \*preadaptada para la vida en las cuevas y que esta característica le brindara una mayor posibilidad de subsistencia en este medio, por lo cual se mantendría sin ser





afectada por la selección natural.

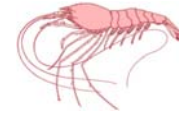
La elongación de apéndices ha sido citada como un mecanismo de economía en el movimiento (Culver, 1982), lo cual parece ser de mayor importancia en ambientes hipogeos terrestres, donde la movilidad de la fauna esta prácticamente ligada al sustrato, que en hábitats acuáticos. Sin embargo, también representa un incremento en la capacidad sensorial al aumentar el área de exposición de estructuras receptoras (p. ej. de setas), lo cual es de gran utilidad en cualquier medio donde la capacidad visual es remanente. Lo anterior sugiere, bajo este contexto, una mayor capacidad de percepción en *B. yanezi* quien, en complemento, también presentó un mayor número de estetascos en el fagelo antenular externo, en comparación con las demás especies incluidas en el presente estudio. No obstante, *A. bozanici* y *P. mexicana* son las únicas que presentan setas en la porción basal de las antenas y manifiestan un notable alargamiento de los estetascos, lo cual sugiere un mecanismo de compensación sensorial diferente al de *B. yanezi*, que brindaría una mayor sensibilidad a expensas de su poder de discriminación.

Si bien todas las especies evaluadas presentan notables evidencias de troglomorfo progresivo en estas estructuras, se considera que el incremento en la densidad de microestructuras receptoras (setas) y en la longitud individual de las mismas sobre los apéndices sensoriales, representa una modificación más ligada al ambiente de cuevas, lo cual le brindaría mayores ventajas adaptativas a *A. bozanici* y a *P. mexicana*. Esto se fundamenta, como se analizó anteriormente, en que la configuración morfológica de *B. yanezi* es más adecuada para situaciones de flujos turbulentos y plumas odoríferas mezcladas, mientras que la observada en las otras especies es propicia para la captación de estímulos sutiles y de baja intensidad en ambientes de menor flujo, como es el caso de la mayoría de las cuevas. Igualmente, en un ambiente donde es importante economizar energía, parece más adecuada para las especies una estrategia que le brinda la posibilidad de incrementar su capacidad sensorial sin necesidad de aumentar desproporcionadamente el tamaño de un apéndice que consecuentemente requerirá mayores insumos metabólicos. La configuración microestructural del tercer maxilípedo y de los quelípedos de las distintas especies no brindan ninguna pauta que permita establecer alguna \*adaptación para la vida subterránea, pero incrementan el conocimiento actual de los tipos de mecano y quimiorreceptores presentes en los apéndices de estos crustáceos. A partir de la información detallada en el presente documento, se puede observar una gran variedad de microestructuras especializadas para la captación de estímulos sensoriales, las cuales comprenden desde estetascos y diversos tipos de setas, hasta porosidades en las estructuras oculares. Sin embargo, la variedad de sensores en estas especies no se compara con la observada en algunas especies epigeas (Derby y Atema, 1982a, 1982b).

Según Derby y Steullet (2001), la multiplicidad de sensores en los crustáceos decápodos se justifica en instancias a que: (1) extienden el rango de muestreo espacial debido al incremento de el área sensorial superficial; (2) extienden el rango de tipos de estímulos







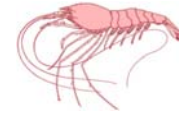
que son discriminados por la posesión de una alta diversidad de sensores, cada uno de los cuales se sintoniza a un subjuego de calidades, intensidades y en la dinámica temporal de los estímulos; (3) incrementan la sensibilidad y precisión en la resolución; (4) mantienen la función del sistema en el caso de daño a los sensores; (5) compensan en etapas de desarrollo en las cuales los sensores no son funcionales; (6) permiten la formación de centros de procesamiento especializados con diferentes funciones de comportamiento. La mayoría de estas cualidades presentan una mayor utilidad en ambientes epigeos, donde se mantiene una gran complejidad de estímulos y se presentan mayores probabilidades de daño a las estructuras, por lo cual es razonable que en estas especies la variedad de sensores sea superior. No obstante, en las especies de cuevas, si bien la “diversidad” es menor, es probable que la cantidad de estructuras sensoriales sea mayor y permita una mejor percepción de los estímulos, lo cual sería una hipótesis a comprobar con estudios comparativos entre los habitantes de estos distintos ambientes.

En síntesis, los evidentes rasgos de evolución regresiva en *A. bozanici*, en conjunto con su característica mayor proporción del cefalotórax y el apropiado mecanismo de compensación sensorial que manifiesta en sus antenas y anténulas, le confieren a esta especie un mayor nivel comparativo de adaptación al ambiente de cuevas.

Aunque algunas características morfológicas de *P. mexicana* son muy similares a sus relativas en *A. bozanici*, ésta presenta menores indicios de evolución regresiva por lo cual su grado estimado de adaptación troglobia se encuentran en un nivel intermedio entre las otras dos especies en estudio, con *B. yanezi* en el extremo inferior. Si se tiene en cuenta que a *P. mexicana* se le adjudica un mayor tiempo de evolución en las cuevas, esta situación generaría nuevos interrogantes relacionados con el tiempo necesario para la aparición de rasgos regresivos y su valor adaptativo real para la vida en las cuevas.

Se puede apreciar a lo largo de toda esta disertación que se presenta una gran polémica, no solo con referencia a los mecanismos evolutivos implicados en la aparición de rasgos regresivos en especies de cuevas, sino en la misma expresión de sus adaptaciones para este ambiente y en las posibilidades para discernirlas. Así, fundamentado en los niveles de evolución regresiva y el tiempo estimado de aislamiento en las cuevas entre *A. bozanici* y *P. mexicana*, ¿es realmente pertinente juzgar el nivel de adaptación de las especies a la vida en cuevas de acuerdo a su modificación estructural?, o ¿simplemente las variables evaluadas fueron insuficientes? Por su parte, ¿cómo se podría integrar el tiempo estimado de aislamiento en el ambiente hipogeo a una evaluación de sus adaptaciones? Hablando dialécticamente, si una adaptación asume una condición que brinda un mayor ajuste de la especie a su ambiente ¿sería más determinante evaluar sus posibles cambios morfológicos o establecer el tiempo que las especies han persistido en este hábitat sin sufrir modificaciones? Todos estos interrogantes exponen nuevas vías a seguir en un campo de estudio en expansión, el cual aun brinda muchas posibilidades de investigación y que mantiene grandes expectativas cognitivas para sus adeptos.





## 9. CONCLUSIONES

- Entre todas las variables evaluadas, se puede considerar que las características ambientales de los cenotes de Cozumel que están motivando el troglomorfismo de los crustáceos decápodos son la ausencia de luz y los bajos contenidos de oxígeno disuelto en el agua.
- La diversidad de especies de decápodos estigobios encontrada hasta el momento en los cenotes de Cozumel es baja, lo cual posiblemente se encuentra determinado por la poca especiación de esta fauna, producto de su restringido nicho y las condiciones relativamente estables de los ambientes de cuevas, así como también puede verse influenciada por la alta probabilidad de extinción que presentan.
- Entre las especies subterráneas identificadas se presenta un alto endemismo, el cual probablemente se encuentra propiciado por un aparente bajo poder de dispersión y la poca conexión de los ambientes hipogeos, en conjunto con sus reducidas áreas de distribución geográfica.
- La especie *A. bozanici* muestra mayores evidencias de evolución regresiva en rasgos morfológicos, ya que presenta ojos más reducidos y menores niveles de pigmentación ocular e integumentaria. El grado de reducción estructural de *P. mexicana*, a quien se le adjudica el mayor tiempo ponderado de aislamiento subterráneo, se encuentra en una categoría intermedia entre las demás especies incluidas en este estudio, por lo cual se considera que el nivel de evolución regresiva no siempre es una medida acertada del tiempo de aislamiento en ambientes hipogeos.
- *Barbouria yanezi* presentó una mayor elongación de apéndices sensoriales y caminadores que *A. bozanici*, pero se desconoce en que medida esto se pueda considerar un rasgo de troglomorfismo progresivo o sea atribuible a una \*abaptación del ancestro de esta especie a las condiciones del mar profundo, y no una \*adaptación particular para la vida en cuevas.
- Las especies en estudio exhibieron diferentes estrategias morfológicas para el incremento en la percepción sensorial extravisual: *B. yanezi* presentó antenas y anténulas más largas, y un mayor número de estetascos en las últimas, y *A. bozanici* manifestó un mayor número de setas en las antenas y estetascos más grandes en las anténulas (este último posiblemente sea el mismo caso para *P. mexicana*). Estas modificaciones magnifican su capacidad de captación de estímulos químicos y táctiles, para compensar la incapacidad visual en un ambiente con bajos insumos lumínicos. Sin embargo, las





características de *A. bozanici* y *P. mexicana* demuestran una mejor adaptación progresiva para el ambiente de cuevas, ya que se ajustan para brindar una mayor sensibilidad con cierto sacrificio de su poder de discriminación: una medida adecuada en espacios con poca cantidad y variedad de alimento, donde los estímulos sensoriales serán muy sutiles.

- La configuración micro y macroestructural del tercer maxilípodo de las tres especies, así como de las quelas de *A. bozanici* y *B. yanezi*, no demuestran ninguna adaptación aparente a la vida subterránea, pero brindan ciertas pautas para determinar sus hábitos alimenticios. Las características observadas en estas estructuras indican una afinidad de *A. bozanici* por el consumo de materia orgánica a partir del filtrado de los sedimentos o por raspado de las superficies de la cueva, mientras que en *B. yanezi* sugieren la posibilidad que sea un depredador que se alimenta de presas pequeñas.

- A partir de la información obtenida con la presente investigación, no se puede determinar convincentemente si la modificación estructural en las quelas del primer par de pereiópodos de *A. bozanici* demuestran alguna evidencia de adaptación para la vida subterránea. El nivel de análisis actual únicamente saca a relucir unas buenas aptitudes para la recolección y clasificación del alimento, lo cual no necesariamente se encuentra ligado a su evolución troglobia.

- Se encontró una abundancia relativamente alta de setas en el cefalotórax y en la escama antenal de las especies, cuya configuración estructural sugiere que cumplen diversas funciones sensoriales y mecánicas, pero hasta no poder comparar con especies epigeas o tener una referencia de las características morfológicas para estas estructuras en el ancestro de cada especie, se desconoce si representen alguna adaptación para la vida en las cuevas.

- La presencia de porosidades en los ojos es una adaptación progresiva para la vida subterránea, la cual probablemente se encuentra relacionada con el incremento en la percepción química a partir de la utilización alternativa de un rudimento ocular inoperante. La ubicación de este tipo de poros directamente sobre la córnea, aparentemente funcional, de *B. yanezi* y su ausencia en *P. mexicana*, plantea interrogantes sobre el tiempo necesario para la fijación de este rasgo en el genoma y sobre los mecanismos evolutivos involucrados en su manifestación.

- Entre las variables evaluadas en los decápodos estigobios de Cozumel, se consideran \*adaptaciones a la vida subterránea la reducción en estructuras oculares y la despigmentación, el incremento de tamaño del cefalotórax en proporción al cuerpo, una mayor presencia y tamaño de las setas sensoriales en los apéndices y el cefalotórax, así





como la presencia de porosidades en los ojos. La elongación de apéndices sensoriales y caminadores también es considerada generalmente como una \*adaptación a la vida subterránea, pero en el presente estudio, esta característica se vio más desarrollada en una especie con posibles nexos con el mar profundo, por lo cual se desconoce si sea, en este caso, una \*adaptación previa a la colonización de las cuevas.

- Muchas de las características morfológicas evaluadas no permiten determinar concretamente si comprenden o no \*adaptaciones específicas para la vida subterránea; en este aspecto, es necesario realizar comparaciones con especies epigeas relacionadas o con un arquetipo designado. Sin embargo, este tipo de comparación se dificulta en este caso particular, ya que no se ha logrado determinar el ancestro de ninguna de las especies en estudio, y los representantes de los géneros *Agostocaris* y *Procaris* no presentan relativos epigeos, mientras que los de *Barbouria* son habitantes de aguas profundas, lo que podría complicar la evaluación.

- Comparativamente, se podría considerar que *A. bozanici* presenta mayor nivel de adaptación a la vida subterránea que las demás especies, si se tiene como base el análisis de los rasgos estudiados. Esta aseveración, más que brindar un corolario para esta investigación genera una mayor polémica, en la medida que asigna un menor grado de ajuste a la vida en cuevas al representante del género *Procaris*, quien probablemente ha persistido por un período de tiempo mucho más prolongado en estos ambientes.





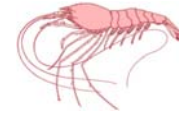
## 10. GLOSARIO<sup>4</sup>

- Abaptación** El proceso por el cual un organismo se ajusta a su ambiente como consecuencia de un carácter que hereda, el cual ha sido filtrado por selección natural en ambientes previos. Debido a que los ambientes actuales a menudo difieren en gran medida de aquellos del pasado reciente, la conveniencia abaptativa puede parecer \*adaptación. En este sentido, no obstante, la adaptación parece implicar una planificación avanzada, o propósito, que está faltando.
- Adaptación** 1. Generalmente, los ajustes que ocurren en los animales con respecto a sus ambientes. Éstos pueden suceder por selección natural, en la medida que individuos con rasgos genéticos favorables se reproducen más prolíficamente que aquellos que no los poseen (adaptación genotípica), o pueden incluir cambios no genéticos en los individuos, como modificaciones fisiológicas (p. ej. aclimatación) o cambios de comportamiento (adaptación fenotípica). *Comparar* ABAPTACIÓN.  
2. (evol.) Aquello que ajusta a un organismo, tanto generalmente como específicamente, para explotar una zona ambiental dada. El término también implica que los rasgos han sobrevivido debido a que éstos asisten a su poseedor en su \*nicho existente. *Comparar* EXAPTACIÓN.
- Alometría** La tasa diferencial de crecimiento, en la cual el tamaño de una parte (o más) del cuerpo cambia en proporción a otra, o a todo el cuerpo, pero a una tasa exponencial constante. Estrictamente hablando, 'alometría' es un término que describe tres procesos. La alometría ontogenética se refiere a la tasa diferencial de crecimiento de distintas partes del cuerpo; p. ej. los juveniles no son propiamente adultos diminutos. Alometría estática se refiere a los cambios en la proporción entre una serie de taxa relacionadas de diferente talla. La alometría evolutiva se refiere al cambio gradual en las proporciones en la medida que la talla cambia en una línea evolutiva (p. ej. en la evolución del caballo la cara se volvió más y más larga). En otros casos la alometría puede ser negativa, tendiendo a partes comparativamente más pequeñas.
- Alopátrica** Aplicado a especies o poblaciones que ocupan hábitats que se encuentran separados geográficamente, y que no se encuentran simultáneamente en la naturaleza.
- Apomórfico** Aplicado a un estado de carácter evolutivo avanzado. El cuello largo de las jirafas es apomórfico; el cuello corto de su ancestro es \*plesiomórfico. Los rasgos apomórficos son aquellos que posee un grupo de organismos biológicos que los distinguen de los demás descendientes de un mismo ancestro. El término viene del Griego apo, 'de' o 'alejado', y morphe, 'forma', y significa 'rasgo nuevo'. Se refiere a caracteres derivados que han aparecido durante el curso de la evolución. Los rasgos apomórficos pueden ser \*autapomórficos (únicos) o \*sinapomórficos (compartidos). Apomórfico

<sup>4</sup> Las acepciones brindadas son traducciones literales de los conceptos de Allaby (1999), salvo en los casos que se especifica en el texto.



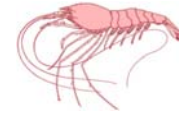




es lo opuesto a plesiomórfico.

- Aptación** Un caracter que ajusta a su poseedor a su ambiente, éste puede ser una \*abaptación, \*adaptación o una \*exaptación.
- Autapomórfico** Aplicado aun estado de caracter \*apomórfico que es único a una especie particular o linaje en el grupo bajo consideración.
- Cladística** La aplicación de la sistemática filogenética para producir sistemas taxonómicos que son aplicados al estudio de las relaciones evolutivas. En los cladogramas utilizados para retratar estas relaciones, la cladogénesis siempre crea dos grupos hermanos iguales: la ramificación es dicótoma. Así, cada par de grupos hermanos constituye un grupo monofilético con un taxón basal común, único del grupo. Los grupos monofiléticos se deducen por la identificación de estados de carácter \*sinapomórficos.
- Clado** En \*cladística, la derivación de un grupo que resulta de la separación de un linaje anterior. La separación produce en teoría dos taxa nuevos distintos, cada uno de los cuales es representado como una rama en un diagrama filogenético. El término se deriva del Griego klados, ‘rama’.
- Demos** Un grupo de organismos espacialmente discreto con características genéticas y citológicas definidas (p. ej. una subpoblación de una especie). Existe un intercambio genético muy restringido, si es que se presenta, con otros demos a pesar que son usualmente contiguos entre sí, a diferencia de las subespecies o razas que a menudo se encuentran aisladas por alguna barrera geográfica o de hábitat. Cada acoplamiento de machos con hembras dentro de un demo tiene igual probabilidad de formarse, por lo menos en una temporada de apareamiento.
- Ecotipo** Una población localmente adaptada de una especie ampliamente distribuida. Estas poblaciones muestran cambios menores en su morfología y/o fisiología, que están relacionadas al hábitat y son inducidas genéticamente. No obstante, éstas aun se pueden reproducir con otros ecotipos de la misma especie.
- Equilibrio puntuado** Teoría, inicialmente propuesta por Niles Eldredge en 1972, que sostiene que la evolución se encuentra caracterizada por períodos geológicamente largos de estabilidad durante los cuales se presenta poca especiación, interrumpidos por cortos períodos de cambios rápidos. Las especies desarrollan la mayoría de sus cambios poco después de desprenderse de sus especies parentales.
- Especiación** La separación de poblaciones de plantas y animales, originalmente capaces de entrecruzarse, en unidades evolutivas independientes incapaces de hacerlo, debido a la acumulación de diferencias genéticas. En \*cladística, el origen de una o más nuevas especies ocurre inferencialmente por cladogénesis.
- Especiación Alopátrica** La formación de nuevas especies a partir de una especie ancestral, como resultado de una separación geográfica o la fragmentación de la población reproductora. Esta separación puede ser debida a cambios climáticos que causan la fragmentación gradual de la población en algunas pocas áreas





favorables para la supervivencia (p. ej. durante las glaciaciones), o puede surgir por el chance de migración de los individuos a través de barreras mayores a la dispersión. Al final, la divergencia genética en la población derivada tenderá a formar una nueva especie; esta divergencia puede ser gradual o, de acuerdo con los modelos puntuacionistas, muy rápida.

<b>Especiación Parapátrica</b>	Especiación que ocurre a pesar de que se presente un flujo génico mínimo entre los *demos. En muchas especies, las presiones de selección son lo suficientemente fuertes para prevenir la homogenización de los genes inmigrantes por entrecruzamiento.
<b>Especialización</b>	El grado de adaptación de un organismo a su ambiente. Un alto grado de especialización sugiere un estrecho hábitat o *nicho y una significativa competencia interespecífica.
<b>Estasigénesis</b>	La situación en la cual un linaje evolutivo persiste a través del tiempo sin separarse o cambiar en alguna forma. Los denominados fósiles vivientes proveen ejemplos de estasigénesis.
<b>Exaptación</b>	Una característica que abre a su poseedor un *nicho previamente no disponible. La característica puede originarse como una *adaptación a otro *nicho (p. ej. se ha propuesto que las plumas eran una adaptación para la termorregulación, pero abrieron la posibilidad de volar a sus poseedores), o como una mutación neutral.
<b>Filogenia</b>	Relaciones evolutivas dentro y entre niveles taxonómicos, particularmente los patrones de líneas de descendencia, a menudo ramificadas de un organismo a otro (p. ej. las relaciones de grupos de organismos reflejadas por su historia evolutiva).
<b>Filogerontismo</b>	(Senescencia racial) La condición de un linaje evolutivo que se encuentra propenso al borde de la extinción, de acuerdo con un punto de vista anticuado de evolución que sostiene que los linajes proceden a través de un ciclo de vida, desde la juventud a la senilidad.
<b>Homocigosidad</b>	La presencia de alelos idénticos en uno o más loci, en segmentos cromosómicos homólogos.
<b>Homoplasia</b>	En el curso de la evolución, la aparición de estructuras similares en linajes diferentes (i. e. no por herencia de un ancestro común). El término incluye convergencia, paralelismo y reversión.
<b>Lumen</b>	Una cavidad dentro de una célula o de alguna estructura corporal.
<b>Mutación</b>	Proceso mediante el cual un gen o un juego de cromosomas experimentan cambios estructurales, o un cambio en la cantidad de ADN que contienen.
<b>Nicho</b>	1. (nicho ecológico) La posición funcional de un organismo en su ambiente, que comprende el hábitat en que vive, los períodos de tiempo en los cuales es activo ahí y los recursos que obtiene. 2. (nicho evolutivo) Modo de vida.





<b>Ortogenesis</b>	Tendencia evolutiva que se mantiene bastante constante sobre largos períodos de tiempo, y, por esto, parece tender directamente de los organismos ancestrales a sus descendientes. Esto fue una vez explicado como el resultado de alguna fuerza dirigente interna o ‘necesidad’ dentro de los mismos organismos. Esas interpretaciones metafísicas fueron desplazadas por el concepto de *orto-selección y selección de especies.
<b>Ortoselección</b>	Una fuerza selectiva primaria de tipo direccional, que resulta en un tendencia evolutiva autopetruante. La selección de especies, vía la hipótesis de efecto, ha sido propuesta como una explicación alternativa para esta tendencia.
<b>Parapátrica</b>	Aplicado a las especies cuyos hábitats se encuentran separados pero adyacentes.
<b>Pleiotropía</b>	Fenómeno de un único gen que es responsable por un número de efectos fenotípicos distintos y aparentemente no relacionados.
<b>Plesiomórfico</b>	Aplicado a un estado de carácter que se encuentra basado en rasgos compartidos por diferentes grupos de organismos biológicos y heredados de un ancestro común. El término es tomado del Griego plesios, ‘cerca’, y morphe, ‘forma’, y significa ‘rasgo antiguo’. Los rasgos a los que se aplica eran anteriormente llamados ‘primitivos’. Es opuesto a *apomórfico.
<b>Politipismo</b>	La presencia de variaciones fenotípicas entre poblaciones o grupos de una especie que son geográficamente distintas. En contraste con polimorfismo, que es la variación dentro de una población o grupo. Una especie con variaciones geográficas sistemáticas (subespecies o clinas) se dice que es politípica.
<b>Pre-adaptación</b>	Adaptación que evoluciona en una zona de adaptación que, quizá por casualidad, prueba ser especialmente ventajosa en una zona adyacente y por esto permite al organismo radiarse hacia ella. No se implica la selección en el futuro ambiente. El concepto es muy similar a *exaptación, pero a menudo se cree que tiene implicaciones teleológicas.
<b>Selección direccional</b>	Selección que cambia la frecuencia de un alelo en una dirección constante y particular, sea para fijarlo o retirarlo. A menudo es utilizada en agricultura y horticultura para producir cambios en la media poblacional en el rasgo deseado por los humanos. <i>Comparar</i> SELECCIÓN ESTABILIZADORA.
<b>Selección estabilizadora</b>	(selección normalizante). La influencia estabilizante de la selección natural en un ambiente que cambia poco en espacio y tiempo. Tiende a inhibir la innovación evolutiva, y cuenta por el hecho de que muchos grupos fósiles cambian poco en largos períodos de tiempo. <i>Compara</i> SELECCIÓN DIRECCIONAL.
<b>Sinapomórfico</b>	Aplicado a caracteres *apomórficos que son poseídos por dos o más taxa en común (i. e. los rasgos son compartidos). Si los dos grupos comparten un estado de carácter que no sea el primitivo, es posible que se encuentren relacionados en sentido evolutivo, y solo los estados de carácter





sinapomórficos pueden ser usados como evidencia que las taxa se encuentran relacionadas.

**Teleología**

La creencia que los fenómenos observados pueden ser explicados en términos de un propósito predeterminado, o del diseño para el cual parecen servir.

**Trazo individual**

Línea que conecta en un mapa las localidades o áreas de distribución disyuntas de un taxón o de un grupo de taxones relacionados, tal que la suma de los segmentos que las conecta sea mínima; representa las coordenadas espaciales del taxón, es decir, el sector geográfico en el cual la evolución del mismo ha tenido o sigue teniendo lugar (Morrone, 2001).

**Trazo generalizado**

Se encuentra definido por la coincidencia de varios trazos individuales, y está delimitado por lo que se ha calificado como ‘homología geográfica’. Representa una biota ancestral, fragmentada por eventos físicos o geológicos (Morrone, 2001).

**Vicarianza**

La separación geográfica de una especie de forma que se generan dos especies cercanamente relacionadas, siendo una especie la contrapartida geográfica de la otra.





## 11. LITERATURA CITADA

Allaby, M. 1999. Dictionary of zoology. Oxford University Press. Second Edition. U. K. 597 p.

Álvarez, F., J. L. Villalobos and T. M. Iliffe. 2004. A new species of *Agostocaris* (Caridea: Agostocarididae) from Acklins Island, Bahamas. —Proceedings of the Biological Society of Washington, 117 (3): 368-376.

Álvarez, F., T. M. Iliffe and J. L. Villalobos. 2005. New species of the genus *Typhlatya* (Decapoda: Atyidae) from anchialine caves in Mexico, the Bahamas, and Honduras. — Journal of Crustacean Biology, 25 (1): 81-94.

Anónimo, 1978. Estudio Geográfico de la Región de Cozumel. Secretaría de Marina, Dirección General de Oceanografía. México D. F. 270 p.

Anónimo. 2005. Programa Estatal de Ordenamiento Territorial, Quintana Roo. Universidad de Quintana Roo. En: [http://www.ciencias.uqroo.mx/ordenamiento/peot\\_cp.pdf](http://www.ciencias.uqroo.mx/ordenamiento/peot_cp.pdf). Revisado el 15 de abril del 2005.

Barbour, T. 1945. Naturalist in Cuba. Boston: Little Brown and Company. 317 p.

Barr Jr, T. C. and J. R. Holsinger. 1985. Speciation in cave faunas. —Annual Review Ecology and Systematics, 16: 313-337.

Barraclough, T. G., A. P. Vogler and P. H. Harvey. 1998. Revealing the factors that promote speciation. — Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, 353: 241-249.

Beddows, P. A. 2003. Cave Hydrology of the Caribbean Yucatan Coast. —AMS Bulletin 11: 96 p.

Belanger, R. M. and P. A. Moore. 2006. The use of the major chelae by reproductive male crayfish (*Orconectes rusticus*) for discrimination of female odours. —Behaviour, 143: 713-731.

Bishop, R. E., B. Kakuk and J. J. Torres. 2004. Life in the hypoxic and anoxic zones: metabolism and proximate composition of Caribbean troglobitic crustaceans with observations on the water chemistry of two anchialine caves. —Journal of Crustacean Biology, 24 (3): 379-392.







Botosaneanu, L. and L. B. Holthuis. 1970. Subterranean shrimps from Cuba (*Crustacea Decapoda Natantia*). —Trav. Inst. Spéol. «Emile Racovitza», t. IX: 121-133.

Boudrias, M. A. and J. Pires. 2002. Unusual sensory setae of the raptorial *Banchinecta gigas* (Brachiopoda: Anostraca). —Hydrobiologia, 486: 19-27.

Breder, C. M. Jr. 1953. Cave fish evolution. —Evolution, 7: 179-181.

Briones-Fourzán, P. and E. Lozano-Álvarez. 2002. Shallow-water benthic decapod crustaceans of Chankanaab park, Cozumel island, Mexico. En: Escobar-Briones, E. y F. Álvarez (Eds.). Modern Approaches to the Study of Crustacea: 197-204.

Bruce, A. J. and P. J. F. Davie. 2006. A new anchialine shrimp of the genus *Procaris* from Christmas Islands: the first occurrence of the Procarididae in the Indian Ocean (Crustacea: Decapoda: Caridea). —Zootaxa, 1238: 23-33.

Buden, D. W., and D. L. Felder. 1977. Cave shrimps in the Caicos islands. —Proceedings of the Biological Society of Washington, 90 (1): 108-115.

Cate, H. S. and C. D. Derby. 2001. Morphology and distribution of setae on the antennules of the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* reveal new types of bimodal chemo-mecanosensilla. —Cell Tissue Research, 304: 439-454.

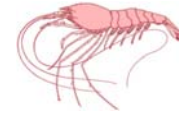
Cervantes-Martínez, A., M. Elías-Gutiérrez and E. Suárez-Morales. 2002. Limnological and morfometrical data of eight karstic systems “cenotes” of the Yucatan Peninsula, Mexico, during the dry season (February-May, 2001). —Hydrobiologia, 482: pp. 167-177.

Contreras, F. 1993. Ecosistemas Costeros Mexicanos. Comisión Nacional para el Conocimiento y el Uso de la Biodiversidad. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. Primera Edición. México D. F. 415 p.

Crain, J. A. 1999. Funcional morphology of prey ingestion by *Placetron wosnessenskii* Schalfeew Zoeae (Crustacea: Anomura: Lithodidae). —Biological Bulletin, 197: 207-218.

Creaser, E. P. 1936. Crustaceans from Yucatan. En: Pearse, A. S., E. P. Creaser and F. G. Hall. The Cenotes of Yucatán: A Zoological and Hydrographic Survey. —Carnegie





Institution of Washington. Publication No. 457. W. F. company INC. Washington D. C. 304 p.

Creaser, E. P. 1938. Larger Cave Crustacea of the Yucatan Peninsula. En: Pearse, A. S. (eds). Fauna of the Caves of Yucatan. —Carnegie Institution of Washington. Publication No. 491. W. F. company INC. Washington D. C. 304 p.

Culver, D. C. 1982. Cave Life: Evolution and Ecology. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 189 p.

Culver, D. C. 1985. Introduction: Special Issue Regressive Evolution. —The National Speleological Society Bulletin 47, No. 2: 70.

Culver, D. C. 1987a. Eye morphometrics of cave and spring populations of *Gammarus minus* (Amphipoda: Gammaridae).—Journal of Crustacean Biology 7: 136-147.

Culver, D. C. 1987b. The role of gradualism and punctuation in cave adaptation. International. —Journal of Speleology, Volume 16 (1-2): 17-32.

Culver, D. C. and J. R. Holsinger. 1992. How many species of troglobites are there?. —The National Speleological Society Bulletin 54: 79-80.

Culver, D. C., T. C. Kane and D. W. Fong. 1995. Adaptation and Natural Selection in Caves: The evolution of *Gammarus minus*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 223 p.

Chace, F. A. 1972. The Shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean Expeditions with a Summary of the West Indian Shallow-water Species (Crustacea: Decapoda: Natantia). —Smithsonian Contributions to Zoology, 98. 180 p.

Chace, F. 1992. On the classification of the Caridea (Decapoda). —Crustaceana 63 (1). 70-80.

Chace, F. A. and H. H. Hobbs Jr. 1969. The Freshwater and Terrestrial Decapod Crustaceans of the West Indies with Special References to Dominica. —United States National Museum Bulletin 292. 258 p.

Chace, F. A. and R. B. Manning. 1972. Two New Caridean Shrimps, One Representing a





New Family, from Marine Pools on Ascension Island (Crustacea: Decapoda: Natantia). —Smithsonian Contribution to Zoology, 131: 1-18.

Chamberlain, S. C. 2000. Vision in hydrothermal vent shrimp. —Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 355: 1151-1154.

Chapman, P. 1993. Caves and Cave Life. HarperCollins Publishers. Somerset, UK. 219 p.

Christman, M. C. and D. C. Culver. 2001. The relationship between cave biodiversity and available habitat. —Journal of Biogeography, 28: 367-380.

Christoffersen, M. L. 1986. Phylogenetic relationships between Oplophoridae, Atyidae, Pasiphaeidae, Alvinocarididae fam. n., Bresiliidae, Psalidopopidae and Disciadidae (Crustacea Caridea Atyoidea). —Boletim Zoologico, Universidade do Sao Paulo 10: 273-281.

Christoffersen, M. L. 1987. Phylogenetic relationships of hippolytid genera, with an assignment of new families for the Crangonoidea and Alpheoidea (Crustacea, Decapoda, Caridea). —Cladistics, 3:348–362.

Christoffersen, M. L. 1988. Phylogenetic systematics of the Eucarida (Crustacea Malacostraca). —Revista Brasileira de Zoologia, 5:325–351.

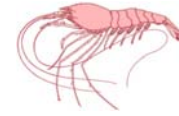
Christoffersen, M. L. 1990. A new superfamily classification of the Caridea (Crustacea: Pleocyemata) based on phylogenetic pattern. —Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung, 28:94–106.

Dengo, G. y O. Bohnenberger. 1969. Structural development of northern Central America. En: Mc.Birney, A. R. Ed. Tectonic relations of northern Central America and the western Caribbean – The BONACCA Expedition. The Collegiate Press. George Banta Company: 203 – 220.

Derby, C. D. and J. Atema. 1982 a. Chemosensitivity of walking legs of the lobster *Homarus americanus*: neurophysiological response spectrum and thresholds. —Journal of Experimental Biology, 98: 303-315.

Derby, C. D. and J. Atema. 1982 b. The function of chemo- and mechanoreceptors in lobster (*Homarus americanus*) feeding behaviour. —Journal of Experimental Biology, 98: 317-327.





Derby, C. D. and P. Steullet. 2001. Why do animals have so many receptors? The role of multiple chemosensors in animal perception. —*Biological Bulletin*, 200: 211-215.

Desutter-Grandcolas, L. and P. Grandcolas. 1996. The evolution toward troglobitic life: a phylogenetic reappraisal of climatic relict and local habitat shift hypotheses. —*Mémoires de Biospéologie*, Tome XXIII: 57-63.

Dewsbury, D. A. 2005. The Darwin-Bateman paradigm in historical context. —*Integrative and Comparative Biology*, 45: 831-837.

Díaz-Arce, V., J. A. Herrera-Silveira and F. A. Comín. 2000. Limnological characteristics of two types of cenotes of Yucatan. —*Vehandlungen Internationale Vereinigung Limnologie*, 27: pp. 1-4.

Ford, D. and P. Williams. 1989. *Karst Geomorphology and Hydrology*. Unwin Hyman Ltd. London. 601 p.

Foster, S. A., R. J. Scott and W. A. Cresko. 1998. Nested biological variation and speciation. — *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 353: 207-218.

Fryer, G. 2006. Evolution in ancient lakes: radiation of Tanganyikan atyid prawns and speciation of pelagic cichlid fishes in Lake Malawi. —*Hydrobiologia*, 568(S): 131-142.

Garm, A. 2004a. Revising the definition of the crustacean seta and setal classification systems based on examinations of the mouthpart setae of seven species of decapods. — *Zoological Journal of the Linnean Society*, 142: 233-252.

Garm, A. 2004b. Mechanical functions of setae from the mouth apparatus of seven species of decapod crustaceans. —*Journal of Morphology* 260: 85-100.

Garm, A. 2005. Mechanosensory properties of the mouthpart setae of European shore crab *Carcinus maenas*. —*Marine Biology*, 147: 1179-1190.

Gaston, K. J. 1998. Species-range size distributions: products of speciation, extinction and transformation. — *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 353: 219-230.

Gerrard, S. 2000. *The cenotes of the Riviera Maya*. Rose Printing Inc., Tallahassee, Florida. 242 p.





Gillieson, D. 1996. Caves: Processes, Development and Management. Blackwell Publishers Inc. Oxford. 324 p.

Gould, S. J. 1998. Gulliver's further travels: the necessity and difficulty of a hierarchical theory of selection. —Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, 353: 307-314.

Hall, F. G. 1936. Physical and Chemical Survey of Cenotes of Yucatán. En: Pearse, A. S., E. P. Creaser and F. G. Hall. The Cenotes of Yucatán: A Zoological and Hydrographic Survey. —Carnegie Institution of Washington. Publication No. 457. W. F. company INC. Washington D. C. 304 p.

Hart, C. W. and R. B. Manning. 1981. The cavernicolous caridean shrimps of Bermuda (Alpheidae, Hippolytidae and Atyidae). —Journal of Crustacean Biology, 1 (3): 441-456.

Hart, C. W. and R. B. Manning. 1986. Two new shrimps (Procarididae and Agostocarididae, new family) from marine caves of the western North Atlantic. —Journal of Crustacean Biology, 6 (3): 408-416.

Hart, C. W., R. B. Manning and T. M. Iliffe. 1985. The fauna of Atlantic marine caves: Evidence of dispersal by sea floor spreading while maintaining ties to deep waters. —Proceedings of the Biological Society of Washington, 98(1): 288-292.

Hernández, I. 1999. Cozumel México, Arrecife Coralino. Jorge Romo Artes Gráficas S. A. de C. V. México D. F. 75 p.

Hobbs, H. H. III. 1978. The female of *Barbouria cubensis* (von Martens) (Decapoda, Hippolytidae) with notes on a population in the Bahamas. —Crustaceana 35 (1): 99-102.

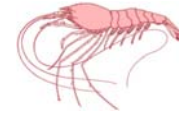
Hobbs, H. H. III. 1994. Biogeography of subterranean decapods in North and Central America and the Caribbean region (Caridea, Astacidea, Brachyura). —Hydrobiologia 287: 95-104.

Hobbs, H. H. Jr., H. H. Hobbs III and M. A. Daniel. 1977. A Review of the Troglotic Decapod Crustaceans of the Americas. —Smithsonian Contributions to Zoology, Number 244. 183 p.

Hoffmann, A., J. G. Palacios-Vargas y J. B. Morales-Malacara. 1986. Manual de Biospeleología (con nuevas aportaciones de Morelos y Guerrero, México). Laboratorio de Acarología. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 274 p.







Holsinger, J. R. 1989. Preliminary zoogeographic analysis of five groups of crustaceans from anchialine caves in the West Indian region. —Proceedings 10<sup>th</sup> International Congress of Speleology (1): 25-26.

Holthuis, L. B. 1956. An enumeration of the Crustacea Decapoda Natantia inhabiting subterranean waters. —Vie et Milieu, tome VII, fasc. I.: 43-76.

Holthuis, L. B. 1973. Caridean shrimps found in a land-locked saltwater pools at four Indo-West Pacific localities (Sinai Peninsula, Funafulli Atoll, Maui and Hawaii Islands), with the description of one new genus and four new species. —Zoologische Mededelingen 38 (16): 261-279.

Holthuis, L. B. 1974. Subterranean Crustacea Decapoda Macrura collected by Mr. L. Botosaneanu During the 1973 Cuban-Roumanian Bioespeological Expedition to Cuba. —International Journal of Speleology, 6: 231:242.

Holthuis, L. B. 1977. Cave shrimps (Crustacea Decapoda, Natantia) from Mexico. Subterranean Fauna of Mexico. —Academia Nazionale dei Lincei, Quaderno No. 171 III: 173-195.

Holthuis, L. B. 1993. The recent genera of the Caridean and Stenopodidean shrimps (Crustacea, Decapoda): with an appendix on the order Amphionidacea. Leiden: Nationaal Natuurhistorisch Museum. 328 p.

Horner, A. J., M. J. Weissburg and C. D. Derby. 2004. Dual antennular chemosensory pathways can mediate orientation by Caribbean Spiny lobsters in naturalistic flow conditions. —The Journal of Experimental Biology 207: 3785-3796.

Howarth, F. G. 1980. The zoogeography of specialized cave animals: A bioclimatic model. —Evolution, 34 (2): 394-406.

Hüppop, K. 1985. The role of metabolism in the evolution of cave animals. —The National Speleological Society Bulletin, Special Issue Regressive Evolution 47: 136-146.

Illiffe, T. M. 1986. The Zonation Model for the Evolution of Aquatic Faunas in Anchialine Caves. —Stygologia 2 (1/2): 2-9.

Illiffe, T. M. 1992. An annotated list of the troglobitic anchialine and freshwater fauna of





Quintana Roo. In: Navarro, D y Suárez-Morales (Eds.). Diversidad Biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México. Vol. II CIQRO/SEDESOL. 197-215.

Illife, T. M. 1993. Fauna Troglobia Acuática de la Península de Yucatán. En: Salazar-Vallejo, S. I. & N. Emilia Gonzáles (eds.), Biodiversidad Marina y Costera de México. Comisión Nacional para la Biodiversidad (CONABIO) & Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), México: 673-686.

Illife, T. M. 2003. Submarine caves and cave biology of Bermuda. —National Speleological Society News, August 2003: 217-224.

Illife, T. M., C. W. Hart Jr. and R. B. Manning. 1983. Biogeography and the caves of Bermuda. —Nature, Vol. 302. No. 5904: 141-142.

Jefferson, G. T. 1976. Cave Faunas. En: Ford. T. D. y C. H. D. Cullingford. The Science of Speleology. ACADEMIC PRESS INC. (London) LTD. Segunda Edición. London, U.K. 593 p.

Jones, R., D. C. Culver and T. M. Kane. 1992. Are parallel morphologies of cave organisms the result of similar selection pressures?. —Evolution, 46(2): 353-365.

Jordán, E. 1987. Arrecifes profundos en la Isla de Cozumel, México. —Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Contribución No. 634: 12 p.

Juberthie-Jupeau, L. 1976. Sur le système neurosécréteur du pédoncule oculaire d'un Décapode souterrain microphthalmalme *Typhlatya garciai* Chace. —Annales de Spéléologie, 31: 107-114.

Kane, T. C. and R. C. Richardson. 1985. Regressive evolution: An historical perspective. —National Speleological Society Bulletin Vol. 47 No. 2: 71-77.

Kensley, B. 1988. New species and records of cave shrimps from the Yucatan Peninsula (Decapoda: Agostocarididae and Hippolytidae). —Journal of Crustacean Biology, 8 (4): 688-699.

Kensley, B. and D. Williams. 1986. New shrimps (families Procarididae and Atyidae) from a submerge lava tube in Hawaii. —Journal of Crustacean Biology, 6 (3): 417-437.





Komai, T., I. Takeuchi and M. Takeda. 1996. Deep-sea shrimp (Crustacea: Decapoda: Caridea) from the Antarctic sea collected during the JARE-35 cruise. —Proc. NIPR Symp. Polar Biol., 9: 179-206.

Komai, T. and M. Segonzac. 2005. Two new species of *Nematocarcinus* A. Milne-Edwards, 1881 (Crustacea, Decapoda, Caridea, Nematocarcinidae) from hydrothermal vents on the North and South East Pacific Rise. —Zoosystema, 27(2): 343-364.

Li, H. and R. L. Cooper. 2002. The effect of ambient light on blind cave crayfish: social interactions. —Journal of Crustacean Biology, 22 (2): 449-458.

Logan, B. W., J. L. Harding, W. M. Ahr., J. D. Williams y R. G. Snead. 1969. Carbonate sediments and reefs, Yucatan Shelf, Mexico. The Collegiate Press. George Banta Company: 5-128.

Manning, R. B. and C. W. Hart. 1984. The status of the hippolytid shrimp genera *Barbouria* and *Ligur* (Crustacea: Decapoda): A reevaluation. —Proceedings of the Biological Society of Washington, 97(3): pp. 655-665.

Mariappan, P., C. Balasundaram and B. Schmitz. 2000. Decapod crustacean chelipeds: an overview. —Journal of Bioscience, Vol. 25., No. 3: 301-313.

Martin, J. W. and G. E. Davis. 2001. An updated classification of recent crustacea. —Natural History Museum of Los Angeles County, Contribution in Science 39: 1-124.

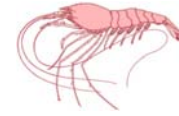
Martínez, C. y A. Collantes. 2003. Turismo en áreas rurales de Cozumel. Universidad de Quintana Roo. Chetumal. 154 p.

Martens, E. von. 1872. Ueber Cubanische crustacean nach den Sammlugen Dr. J. Gundlach's. Arch. Naturgesch. 38, pt 1: 77-147.

McLaughlin, P. A. 1980. Comparative Morfology of Recent Crustacea. W. H. FREEMAN AND COMPANY. San Francisco, USA. 177 p.

McLaughlin, P. A. 1982. Comparative morphology of crustacean appendages. En: Bliss, D. E. The biology of crustacea. Volume 2: Embryology, morphology and genetics. Department of invertebrates. The American Museum of Natural History, New York. 440 p.





Mead, K. S. 1998. The biomechanics of odorant access to aesthetascs in the grass shrimp, *Palaemonetes vulgaris*. —Biological Bulletin, 195: 184-185.

Mejía, L. M., E. Zarza and M. López. 2008. *Barbouria yanezi sp. nov.*, a new species of cave shrimp (Decapoda, Barbouriidae) from Cozumel Island, Mexico. —Crustaceana, (En prensa).

Mejía-Ortiz, L. M. 2005. Adaptations to cave life in decapods from Oaxaca. — Association for Mexican Cave Studies Bulletin 15. pp. 1-169.

Mejía-Ortiz, L., R. Hartnoll and J. Viccon-Pale. 2003. A new stygobitic from Mexico, *Procambarus cavernicola* (Decapoda: Cambaridae), with a review of cave-dwelling crayfishes in Mexico. —Journal of Crustacean Biology, 23 (2): 391-401.

Mejía-Ortiz, L. M. and M. López-Mejía. 2005. Are there adaptation levels to cave life in crayfish?. —Journal of Crustacean Biology, 25 (4): 593-597.

Mejía-Ortiz, L. and R. G. Hartnoll. 2005. Modifications of eye structure and integumental pigment in two cave crayfish. —Journal of Crustacean Biology, 25 (3): 480-487.

Mejía-Ortiz, L. M. and R. G. Hartnoll. 2006. A new use for useless eyes in cave crustaceans. —Crustaceana, 79 (5): 593-600.

Mejía-Ortiz, L. M., R. G. Hartnoll and M. López-Mejía. 2006a. Progressive troglomorphy in ambulatory and sensory appendages in three Mexican cave decapods. —Journal of Natural History, 40 (5-6): 255-264.

Mejía-Ortiz, L. M., G. Yáñez and M. López-Mejía. 2006b. Fauna of five anchialine caves in Cozumel Island, Mexico. —The National Association for Cave Diving Journal, 39 (1): 11-15.

Mejía-Ortiz, L. M., G. Yáñez and M. López-Mejía. 2007a. Echinoderms in an anchialine cave in Mexico. —Marine Ecology. En prensa.

Mejía-Ortiz, L. M., G. Yáñez., M. López-Mejía and E. Zarza-González. 2007b. Cenotes (anchialine caves) from Cozumel Island, Mexico. —Journal of Cave and Karst Studies. En prensa.

Morrone, J. J. 2001. Sistemática, biogeografía y evolución: los patrones de la





biodiversidad en espacio y tiempo. Coordinación de Servicios Editoriales, Facultad de Ciencias, UNAM. México. 124 p.

Moura, A. C. e L. Buckup. 2004. Morfología setal de *Parastacus brasiliensis* (von Martens) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). —Revista Brasileira de Zoologia 21 (4): 765-768.

Nuckley, D. J., R. N. Jinks, B. A. Battelle, E. D. Herzog, L. Kass, G. H. Renninger and S. C. Chamberlain. 1996. Retinal anatomy of a new species of Bresiliid shrimp from a hydrothermal vent field on the Mid-Atlantic Ridge. —Biological Bulletin, 190: 98-110.

Orellana, R., F. Nava y C. Espadas. 2007. El clima de Cozumel y la Riviera Maya. En: Mejía-Ortiz, L. M. (Editor). Biodiversidad acuática de la isla de Cozumel. Universidad de Quintana Roo – Plaza Valdez, México D. F. En prensa.

Pacheco, M. A. y F. J. Vega. 2007. Reseña Geológica. En: Mejía-Ortiz, L. M. (Editor). Biodiversidad acuática de la isla de Cozumel. Universidad de Quintana Roo – Plaza Valdez, México D. F. En prensa.

Pearse, A. S. 1938. Fauna of the Caves of Yucatan. —Carnegie Institution of Washington. 309 p.

Pearse, A. S., E. P. Creaser and F. G. Hall. 1936. The Cenotes of Yucatan: A Zoological and Hydrographic Survey. —Carnegie Institution of Washington. Publication No. 457. W. F. company INC. Washington D. C. 304 p.

Pérez-Aranda, L. 1983a. Palaemonidae: *Creaseria morleyi*. Fauna de los Cenotes de Yucatán, No. 1. Universidad Autónoma de Mérida, México. 11 p.

Pérez-Aranda, L. 1983b. Atydae: *Typhlatya pearsei*. Fauna de los Cenotes de Yucatán, No. 3. Universidad Autónoma de Mérida, México. 11 p.

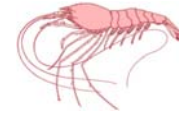
Pérez-Aranda, L. 1984a. Atydae: *Typhlatya mitchelli*. Fauna de los Cenotes de Yucatán, No. 5. Universidad Autónoma de Mérida, México. 14 p.

Pérez-Aranda, L. 1984b. Cirolanidae: *Cirolana anops*. Fauna de los Cenotes de Yucatán, No. 7. Universidad Autónoma de Mérida, México. 13 p.

Pérez-Aranda, L. 1985. Mysidae: *Antromysis cenotensis*. Fauna de los Cenotes de







Yucatán, No. 9. Universidad Autónoma de Mérida, México. 11 p.

Perry, E., G. Velazquez-Oliman, and R. A. Socki. 2003. Hydrogeology of the Yucatan Peninsula, pp. 115-138. *In*: Gómez-Pompa, A., M. F. Allen, S. L. Fedick y J. J. Jiménez-Osorio (Eds) *The Lowland Maya Area: Three Millenia at the Human-Wildland Interface*. Haworth Press, Nueva York, 659 p.

Porter, M. L. y Crandall, K. A. 2003. Lost along the way: The significance of evolution in reverse. —*TRENDS in Ecology and Evolution* Vol. 18, No. 10: 541-547.

Poulson, T. L. 1981. Variations in life history of linyphiid cave spiders. —*Proceedings of the Eighth International Congress of Speleology*, Bowling, Green, Kentucky 1: 60-62.

Poulson, T. L. 1985. Evolutionary reduction by neutral mutations: Plausability arguments and data from Ambliopsid fishes and Linyphiid spiders. —*National Speleological Society Bulletin* Vol. 47 No. 2: 109-117.

Poulson, T. L. and W. B. White. 1969. The cave environment: Limestone caves provide unique natural laboratories for studying biological and geological processes. —*Science*, Volume 165 (3897): 971-981.

Rathbun, M. J. 1912. Some Cuban Crustacea with notes on the Astacidae, by Walter Faxon and a list of Isopoda, by Ariel Richardson. —*Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard*, 54: 449-460.

Ramamoorthy, T. P., B. Robert, A. Lot and J. Fa. 1993. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York. 812 p.

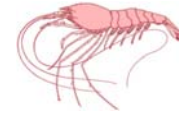
Reddell, J. R. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala and Belize. —*Texas Memorial Museum, Bulletin* 27: 1-327.

Riedl, R. 1966. *Biologie der Meereshöhlen*. Paul Parey, Hamburg und Berlin. 636 p.

Romero, A. 1985. Can evolution regress?. —*National Speleological Society Bulletin* Vol. 47, No. 2: 86-88.

Salazar-Vallejo, S. I., J. C. Zurita, N. E. González, F. Pérez-Castillo y H. C. Gamboa. 1993. Áreas Costeras Protegidas de Quintana Roo. En: Salazar-Vallejo, S. I. & N. Emilia Gonzáles (eds.), *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Comisión Nacional para la





Biodiversidad (CONABIO) & Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO), México: 673-686.

Şadoğlu, P. 1967. The selective value of eye and pigment loss in Mexican cave fish. — *Evolution*, 21: 541-549.

Schmidt, M. and C. D. Derby. 2005. Non-olfactory chemoreceptors in asymmetric setae activate antennular grooming behavior in the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus*. — *The Journal of Experimental Biology* 208: 233-248.

Schmitter-Soto, J. J., F. A. Comín, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, M. Elías-Gutiérrez, V. Díaz-Arce, L. E. Marín and B. Steinich. 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE México). — *Hydrobiologia*, 467: pp. 215-228.

Schram, F. R. and C. J. Dixon. 2004. Decapod phylogeny: addition of fossil evidence to a robust morphological cladistic data set. — *Bulletin of the Fossil Musseum*, no. 31: 1-19.

Shenoy, S., D. R. Jalihal and K. N. Sankolli. 1993. Ecological diversity with reference to aesthetascs in freshwater prawns. — *Crustaceana* 65 (3): 300-308.

Signoret, M. 1974. Abundancia, tamaño y distribución de camarones (Crustacea, Penaeidae) de la laguna de Términos, Campeche y su relación con algunos factores hidrológicos. — *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 45, Serie Zoología (1) : pp 119-139.

Sket, B. 1985. Why all cave animals do not look alike – A discussion on adaptive value of reduction processes. — *National Speleological Society Bulletin* Vol. 47 No. 2: 78-85.

Sket, B. 1999. The nature of biodiversity in hypogean waters and how it is endangered. — *Biodiversity and Conservation* 8: 1319-1338.

Somers, K. M. 1989. Allometry, Isometry and Shape in Principal Component Analysis. — *Systematic Zoology*, 38(2): 169-173.

Stamhuis, E. J., B. Dauwe and J. J. Videler. 1998. How to bite the dust: morphology, motion pattern and function of the feeding appendages of the deposit-feeding thalassinid shrimp *Callianassa subterranea*. — *Marine Biology* (132): 43-58.





Sternberg, R., and M. Schotte. 2004. A new anchialine shrimp of the genus *Procaris* (Crustacea: Decapoda: Procarididae) from the Yucatan Peninsula. —Proceedings of the Biological Society of Washington 117 (4): 514-522.

Stock, J. H., T. M. Iliffe y D. Williams. 1986. The concept “anchialine” reconsidered. —Stygologia 2 (1/2): 90-92.

Sundberg, P. 1989. Shape and Size-Constrained Principal Component Analysis. —Systematic Zoology, 38(2): 166-168.

Turk, S., B. Sket and S. Sarbu. 1996. Comparison between some epigeal and hypogean populations of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda: Asellidae). —Hydrobiologia, 337: 161-170.

Uchupi, E. 1973. Eastern Yucatan continental margin and western Caribbean tectonics. —American Association of Petroleum Geologist Bulletin, vol. 57, No. 6: 1075-1085.

Vandel, A. 1960. Les espèces d'*Androniscus* Verhoeff 1908 appartenant au sous-genre *Dentigeroniscus* Arcangeli 1940 (Crustacés, Isopodes terrestres). —Annales de Spéléologie, 15: 553-584.

Vandel, A. 1964. Biospeleologie: la biologie des animaux cavernicoles. Paris: Gauthier-Villars.

Vogt, G. and J. Štrus. 1992. Oleospheres of the cave-dwelling shrimp *Troglocaris schmidti*: a unique mode of extracellular lipid storage. —Journal of Morphology, 211: pp. 31-39.

Watson, J., E. Hamilton-Smith, D. Gillieson, D. and K. Kiernan (eds). 1997. Guidelines for Cave and Karst Protection. IUCN World Commission on Protected Areas (WCPA). Working Group on Cave and Karst Protection IUCN – The World Conservation Union. 30 p.

Wilkins, H., P. Junge and T. G. Langecker. 1991. Speciation of troglobites: studies in the San Antonio cave (Oaxaca, Mexico). —International Journal of Speleology, 20: 1-13.

Wilkins, H. 1982. Regressive evolution and phylogenetic age: The history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and crustacea. —Association for Mexican Cave Studies Bulletin, 8: 237-243.





Wilkins, H. 1986. The tempo of regressive evolution: studies of the eye reduction in stygobiont fishes and decapod crustaceans of the Gulf Coast and West Atlantic Region. —*Stygologia* 2 (1/2): 130-143.

Wilkins, H. 1992. Neutral mutations and evolutionary progress. En: Camacho, A. I (Ed). *The Natural History of Bioespeleology*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. España. 403-422.

Wilkins, H., J. Parzefall and T. M. Iliffe. 1986. Origin and age of marine stygofauna of Lanzarote, Canary Islands. —*Mitt. hamb. zool. Mus. Inst.* Band 83: 223-230.

Wilkins, L. A., B. Schmitz and W. F. Herrnkind. 1996. Antennal Responses to Hydrodynamic and Tactile Stimuli in the Spiny Lobster *Panulirus argus*. —*Biological Bulletin*, 191: 187-198.

Wurl, J. and S. Giese. 2005. Ground water quality research on Cozumel Island, State of Quintana Roo, Mexico. En: Frausto, O. (Eds.). *Desarrollo sustentable: turismo, costas y educación*. Universidad de Quintana Roo, México. 171-176.

Yáñez-Mendoza, G., E. Zarza-González y L. M. Mejía-Ortiz. 2007. Sistemas Anquihalinos. En: Mejía-Ortiz, L. M. (Editor). *Biodiversidad acuática de la isla de Cozumel*. Universidad de Quintana Roo – Plaza Valdez, México D. F. En prensa.

Ziembra, R. E., A. Simpson, R. Hopper and R. L. Cooper. 2003. A comparison of antennule structure in a surface and a cave-dwelling crayfish, genus *Orconectes* (Decapoda, Astacidae). —*Crustaceana*, 76 (2): 859-869.





## ANEXOS

### ANEXO A

Tabla comparativa de los valores descriptivos de las distintas proporciones entre los ejemplares de *A. bozanici* del 2005 y 2006 (LT = Longitud Total; LC = Longitud del Cefalotórax)

Variables	2005			2006		
	n	Promedio	Desv. Est.	n	Promedio	Desv. Est.
LC/LT	30	0.349	0.028	27	0.370	0.029
L. Antenas/LC	16	3.000	0.583	15	2.871	0.399
L. Anténulas/LC	24	1.290	0.171	23	1.264	0.082
L. Escama/LC	30	0.303	0.028	27	0.293	0.030
A. Escama/LC	30	0.147	0.026	27	0.151	0.016

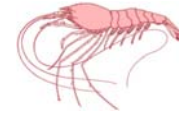
### ANEXO B

Tabla comparativa de los valores descriptivos de distintas variables morfométricas entre machos y hembras de *Barbouria yanezi* (Long. = Longitud; Per. = Pereiópodo)

Variables	Machos			Hembras		
	n	Promedio	Desv. Est.	n	Promedio	Desv. Est.
Long. Total	11	56.6455	3.86248	8	59.8875	5.95901
Long. Cefalotorácica	12	17.6167	1.25179	8	18.4125	1.94381
Long. Antenas	11	117.918	10.5739	7	112.557	17.8206
Long. Anténulas	10	80.08	5.3097	8	75.4875	5.63951
Long. escama antenal	12	9.425	0.800142	8	9.825	1.0306
Ancho escama antenal	12	3.30833	0.323218	8	3.525	0.452769
Long. 3er Maxilípodo	12	18.5583	1.41836	8	19.7375	2.05144
Long. 1er Per.	10	17.66	1.25539	6	16.9	1.80776
Long. Própodo 1er Per.	10	4.24	0.291357	6	4.36667	0.488535
Long. Dáctilo 1er Per.	10	2.4	0.194365	6	2.38333	0.312517
Long. Palma 1er Per.	10	2.05	0.227303	6	2.18333	0.411906
Ancho Palma 1er Per.	10	1.11	0.11005	6	1.21667	0.240139
Long. 2o Per.	12	31.45	4.46451	7	31.7714	6.24759
Long. 3er Per.	12	37.2583	2.37504	6	36.5833	2.12171
Long. 4o Per.	12	36.5833	2.60518	7	37.7286	1.67304
Long. 5o Per.	12	41.4	2.54666	6	41	2.09666







## ANEXO C

Tabla comparativa de los valores descriptivos de las distintas proporciones entre los ejemplares de *Barbouria yanezi* del 2004 y 2006 (LT = Longitud Total; LC = Longitud del Cefalotórax; Maxil. = Maxilípodo; Per.= Pereiópodo)

Variables	2004			2005		
	n	Promedio	Desv. Est.	n	Promedio	Desv. Est.
LC/LT	23	0.302	0.010	20	0.308	0.009
L. Antenas/LC	23	6.112	0.893	19	6.510	0.542
L. Anténulas/LC	23	4.212	0.721	19	4.332	0.361
L. Escama/LC	23	0.541	0.036	21	0.535	0.032
A. Escama/LC	23	0.184	0.011	21	0.189	0.009
Maxil. 3/LC	23	1.072	0.059	21	1.061	0.046
Per 1/LC	23	0.999	0.062	17	0.972	0.048
Per 2/LC	21	1.894	0.278	20	1.768	0.198

## ANEXO D

Tabla comparativa de los valores descriptivos de las distintas proporciones entre los ejemplares de *A. bozanici* y *Barbouria yanezi* (LT = Longitud Total; LC = Longitud del Cefalotórax; Maxil. = Maxilípodo; Per.= Pereiópodo).

Variables	<i>A. bozanici</i>			<i>B. yanezi</i>		
	n	Promedio	Desv. Est.	n	Promedio	Desv. Est.
LC/LT	57	0.359	0.031	42	0.305	0.01
L. Antenas/LC	31	2.938	0.498	42	6.292	0.597
L. Anténulas/LC	47	1.277	0.134	42	4.267	0.339
L. Escama/LC	57	0.299	0.029	44	0.538	0.034
A. Escama/LC	57	0.149	0.022	44	0.187	0.01
Maxil. 3/LC	27	0.647	0.088	44	1.067	0.053
Per 1/LC	27	0.582	0.063	40	0.987	0.057
Per 2/LC	26	0.635	0.06	42	1.747	0.464
Per 3/LC	27	1.222	0.122	18	2.089	0.116
Per 4/LC	25	1.182	0.134	19	2.057	0.13
Per 5/LC	27	1.358	0.164	20	2.321	0.188

