



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



**Aspectos de la biología y ecología poblacional de
Creaseriella anops (Creaser, 1936) (Isopoda: Cirolanidae)
en cenotes del norte de Quintana Roo**

T E S I S

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias
(Biología Marina)

PRESENTA

BIOL. MAR. GUILLERMO RUIZ CANCINO

DIRIGIDA POR:

Dr. Luis M. Mejía-Ortíz

COMITÉ TUTORAL:

Dr. Enrique Lozano-Álvarez
Dra. Patricia Briones-Fourzán
Dr. Michel Hendrickx Reners
Dr. Fernando Álvarez-Noguera

México, Junio de 2010.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

*Una virtud hay que quiero mucho, una sola.
Se llama obstinación.
Todas las demás, sobre las que leemos en los libros
y oímos hablar a los maestros, no me interesan tanto.
En el fondo se podría englobar todo ese sinfín de virtudes
que ha inventado el hombre en un solo nombre.
Virtud es: obediencia. La cuestión es a quien se obedece?.
La obstinación también es obediencia.
Todas las demás virtudes, tan apreciadas y ensalzadas, son
obediencia a leyes dictadas por los hombres.
Tan sólo la obstinación no pregunta por esas leyes.
El que es obstinado obedece a otra ley, a una sola,
absolutamente sagrada, a la ley que lleva en sí mismo,
al “propio sentido”.*

Hermann Hesse, Obstinación

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado gracias al apoyo otorgado por la Universidad de Quintana Roo a través del proyecto: Ecología poblacional de *Creseriella anops* en tres cenotes del estado de Quintana Roo y al Laboratorio de crustáceos de la unidad académica de Puerto Morelos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por todo el apoyo logístico para la realización del trabajo de campo.

Al Dr. Luis Manuel Mejía Ortíz por la dirección de este proyecto y el apoyo para sacarlo adelante. Y muy particularmente haberme dado la oportunidad de entrar en el maravilloso mundo de los cenotes.

Al Dr. Enrique Lozano Álvarez por la hospitalidad y facilidades brindadas dentro del Laboratorio de crustáceos, pero principalmente por su amistad y valiosos consejos durante el tiempo de realización de la tesis.

Quiero expresar mi agradecimiento a la Dra. Patricia Briones Fourzán por sus sugerencias sin las cuales no hubiera sido posible la culminación de este trabajo. Su amistad y confianza me han animado en todo momento y han sido decisivos a la hora de valorar los resultados de este trabajo.

Al Dr. Michel Hendrickx Reners y al Dr. Fernando Álvarez Noguera por sus críticas tan acertadas que en cierta manera ayudaron a mejorar este trabajo.

Mi más sincero agradecimiento a Cecilia Barradas Ortíz y a Fernando Negrete Soto por la paciencia, tiempo y apoyo brindados, así como compartir su conocimiento y experiencia en el trabajo de campo y darme la oportunidad de aprender más.

Así mismo, se agradece la asistencia de Berenit Mendoza Garfías en el análisis de microscopía electrónica.

Una vez más a mis padres, hermanos y amigos por su apoyo para seguir en este camino de retos. Muy especialmente a Yareth por seguir juntos librando un sinfín de batallas.

Debo aclarar que la (inusual) parquedad y brevedad de mis agradecimientos, no expresan en proporción la medida de mi afecto y agradecimiento hacia todas aquellas personas que, de alguna manera, estuvieron presentes en esta etapa de mi vida.

Índice general

Resumen.....	1
Introducción.....	2
Antecedentes.....	5
Hipótesis.....	6
Objetivos.....	7
Área de estudio.....	7
Material y métodos.....	9
Resultados.....	13
Caracterización de los cenotes.....	13
Estimación del tamaño de las poblaciones de isópodos.....	18
Composición de las poblaciones de isópodos.....	19
Distribución de tallas de los isópodos.....	21
Relaciones morfométricas y crecimiento relativo.....	25
Talla media de madurez.....	30
Análisis de frecuencia de tallas.....	30
Adición y actualización de características taxonómicas.....	32
Crustáceos estigobiontes coexistentes con <i>Creaseriella anops</i>	40
Discusión.....	42
Conclusiones.....	50

Índice de figuras

Figura 1. Localización de los tres cenotes estudiados.....	8
Figura 2. Diseño de la trampa utilizada.....	9
Figura 3. Características sexuales de las hembras de <i>Creaseriella anops</i>	10
Figura 4. Características sexuales de los machos de <i>Creaseriella anops</i>	10
Figura 5. Séptimo par de pereiópodos de las mancas de <i>Creaseriella anops</i>	11
Figura 6. Mapa del cenote Boca del Puma.....	14
Figura 7. Distribución vertical de la temperatura del agua del cenote Boca del Puma.....	14
Figura 8. Distribución vertical del porcentaje de saturación de oxígeno del agua del cenote Boca del Puma.....	15
Figura 9. Distribución vertical del pH del agua del cenote Boca del Puma.....	15

Figura 10. Distribución vertical de la temperatura del agua del cenote Tres Bocas	16
Figura 11. Distribución vertical del porcentaje de saturación de oxígeno del agua del cenote Tres Bocas	16
Figura 12. Distribución vertical del pH del agua del cenote Tres Bocas.....	16
Figura 13. Mapa del cenote Aktun Jaleb	17
Figura 14. Distribución vertical de la temperatura del agua del cenote Aktun Jaleb	17
Figura 15. Distribución vertical del porcentaje de saturación de oxígeno del agua del cenote Aktun Jaleb	18
Figura 16. Distribución vertical del pH del agua del cenote Aktun Jaleb	18
Figura 17. Porcentajes de individuos por fase de vida de <i>Creaseriella anops</i> en cada uno de los muestreos realizados en el cenote Boca del Puma.....	20
Figura 18. Porcentajes por fase de vida de <i>Creaseriella anops</i> en cada uno de los muestreos para el cenote Aktun Jaleb.....	20
Figura 19. Histogramas de frecuencia de tallas por fase de vida de <i>Creaseriella anops</i> del cenote Boca del Puma	22
Figura 20. Histograma de frecuencia de tallas de <i>Creaseriella anops</i> del cenote Tres Bocas	23
Figura 21. Histogramas de frecuencia de tallas por fase de vida de <i>Creaseriella anops</i> del cenote Aktun Jaleb.....	24
Figura 22. Relación entre la longitud total y el ancho total para cada fase de vida de <i>Creaseriella anops</i> recolectados en el cenote Boca del Puma.....	25
Figura 23. Relación entre la longitud total y el ancho total para cada fase de vida de <i>Creaseriella anops</i> para el cenote Tres Bocas	26
Figura 24. Relación entre la longitud total y el ancho total para cada fase de vida de <i>Creaseriella anops</i> del cenote Aktun Jaleb.....	27
Figura 25. Relación entre la longitud total y el ancho total para cada fase de vida de <i>Creaseriella anops</i> por cenote (datos Log-transformados).....	29
Figura 26. Curva logística de madurez sexual de las hembras maduras con osteguitos y machos de <i>Creaseriella anops</i>	30
Figura 27. Descomposición modal de las cohortes de <i>Creaseriella anops</i> para los cenotes Boca del Puma y Aktun Jaleb	31
Figura 28. Descomposición modal de las cohortes de <i>Creaseriella anops</i> para el cenote Tres Bocas.....	32
Figura 29. <i>Creaseriella anops</i> vistas dorsal y ventral	33
Figura 30. Micrografía electrónica de la cabeza de <i>Creaseriella anops</i>	33

Figura 31. <i>Creaseriella anops</i> antena y anténula	34
Figura 32. Micrografía electrónica de la mandíbula de <i>Creaseriella anops</i>	35
Figura 33. Micrografía electrónica de la maxílula de <i>Creaseriella anops</i>	36
Figura 34. Micrografía electrónica de la maxíla de <i>Creaseriella anops</i>	36
Figura 35. Micrografía electrónica del maxilípodo de <i>Creaseriella anops</i>	36
Figura 36. Micrografía electrónica del pereiópodo 1 de <i>Creaseriella anops</i>	37
Figura 37. Micrografía del los pereiópodos de <i>Creaseriella anops</i>	38
Figura 38. Pleópodos de <i>Creaseriella anops</i>	39
Figura 39. <i>Cirolana (Anopsilana)</i> cf. <i>Yucatana</i>	41

Índice de tablas

Tabla 1. Datos de captura-recaptura para <i>Creaseriella anops</i> por cenote y evento de muestreo.....	19
Tabla 2. Proporción sexual por cenote y evento de muestreo	21
Tabla 3. Resultados de los análisis de regresión de los datos morfométricos de <i>Creaseriella anops</i> , con datos Log-transformados	28
Tabla 4. Resultado de los análisis de descomposición modal por el método de Bhattacharya para los tres cenotes	31

Resumen

Poco se sabe de la ecología, la biología y el comportamiento de los isópodos estigobiontes. *Creaseriella anops* es uno de los invertebrados dominantes en las comunidades de cenotes. Esta especie habita en agua dulce y ocasionalmente salobre, desde la superficie hasta profundidades de 50 m. El presente estudio tuvo como objetivo estudiar algunos aspectos de la biología y la ecología de *Creaseriella anops* en tres cenotes del norte de Quintana Roo. Los ejemplares fueron capturados con trampas cebadas. En el laboratorio se determinó la fase de vida, el sexo y la madurez de los isópodos recolectados. A todos los ejemplares se les midió la longitud total, así como el ancho total. El tamaño de la población se estimó por el método de Yamamura y también utilizando el estimador de Petersen. La estructura de la población de *Creaseriella anops* estuvo compuesta por mancás, juveniles, machos, hembras inmaduras y hembras maduras con osteguitos. La proporción de estas fases de vida no difirió entre muestreos en un mismo cenote ni entre cenotes. Se encontró una correlación positiva entre el número de hembras maduras con osteguitos y el número de mancás encontradas en los diferentes cenotes. En la estimación de los tamaños poblacionales se obtuvieron errores estándar muy grandes debido a las bajas tasas de recaptura de organismos marcados. El alto número de machos encontrados en el estudio podría reflejar una tasa de mortalidad diferencial entre sexos, un error del muestreo, o bien una selección diferencial del microhábitat con respecto a las hembras. El intervalo de tallas encontrado en este estudio corresponde a lo reportado en la literatura. La talla mínima (6 mm Longitud Total) correspondió a una manca, mientras que la talla máxima (21 mm) la presentó una hembra madura con osteguitos. La distribución de tallas de los isópodos fue estable en el curso del estudio, lo que, aunado a la presencia de hembras maduras con osteguitos y mancás en todos los muestreos, sugiere una reproducción continua. La relación entre la longitud total y el ancho total, para cada fase de vida en los tres cenotes fue de tipo lineal; además, no existe diferencia en el tipo de crecimiento relativo en la relación largo y ancho total entre juveniles, machos, hembras y hembras maduras con osteguitos. Sólo se encontró un cambio ontogénico drástico en la fase de manca, con un patrón de crecimiento alométrico negativo. El tamaño estimado al 50% de madurez sexual fue de 15.7 ± 0.09 mm de longitud total para hembras y 14.6 ± 0.04 mm para machos. Se estimó una constante de crecimiento K de 0.53 mm por año y una longitud máxima L_{∞} de 22.05 mm para el cenote Boca del Puma. Para el cenote Aktun Jaleb, la K fue de 0.49 mm por año y la L_{∞} de 22.48 mm. Se observó que *Creaseriella anops* puede co-ocurrir con otras especies de crustáceos estigobiontes, tales como *Typhlatya mitchelli*, *Creaseria morleyi*, *Antromysis cenotensis* y *Cirolana (anopsilana) cf. yucatanensis*. Se consideró necesaria la adición y la actualización de características a la descripción de *Creaseriella anops*.

Palabras clave: *Creaseriella anops*, cenotes, estructura poblacional, crecimiento relativo.

Introducción

Los isópodos son un grupo de crustáceos muy diverso, con más de 11,000 especies que se pueden encontrar desde las profundidades de los océanos hasta las montañas en hábitats terrestres. Aproximadamente 9% de esas especies viven en aguas continentales. La forma generalizada del cuerpo de los isópodos es aplanada en sentido dorsoventral; sin embargo, diversos taxa encontrados en el océano profundo y aguas subterráneas difieren considerablemente de dicha forma (Wilson, 2008).

Los isópodos presentan un amplio espectro de tipos de alimentación, desde omnivoría en Sphaeromatidae hasta carnivoría en Cirolanidae. Muchos isópodos de agua dulce han sido caracterizados como detritívoros-omnívoros, aunque se ha observado que pueden ser facultativos. Tal es el caso de los Phreatoicidea que se alimentan de la microflora y microfauna asociadas a la vegetación y a las raíces (Wilson y Fenwick, 1999; Hobbs, 2005).

Por lo común, los isópodos tienen características sexuales secundarias para la intromisión de los gametos que son también muy útiles para la identificación. Los penes emergen del séptimo segmento del sternum, formando una sola estructura cónica, o bien permanecen divididos (Wilson, 1991). La fertilización interna ocurre previa a la liberación de los embriones dentro de un marsupio ventral, constituido por placas cuticulares donde las crías son incubadas. Su desarrollo es directo y son liberados como pequeños adultos. El número de crías puede variar desde cuatro o cinco en especies intersticiales hasta cientos en las formas parásitas. La incubación de las crías, el desarrollo directo y la fertilización interna pueden ser los principales factores que contribuyen a aumentar el endemismo (Jonson *et al.*, 2001).

Entre los isópodos, la familia Cirolanidae es una de las más diversas. Actualmente, se reconocen más de 350 especies pertenecientes a 47 géneros. Alrededor del 85% de éstas son marinas y epibénticas, y sólo un pequeño número habita en aguas dulce y salobre. Aproximadamente 70 especies agrupadas en 21 géneros se encuentran en aguas subterráneas, principalmente en sistemas dulceacuícolas continentales y anquihalinos (Boutin *et al.*, 2002).

Los cirolánidos estigobiontes (organismos acuáticos que viven exclusivamente en cuevas) presentan una gran variedad de formas y tamaños corporales. Los más pequeños miden <5 mm de longitud total (LT) e incluyen los géneros *Arubolana*, *Saharolana*, *Turcolana* y *Faucheria*. La mayoría de las especies de *Anopsilana*, *Bahalana* y *Thyphlocirolana* miden de 5 a 10 mm LT, mientras que los géneros *Annina*, *Haptolana* y *Sphaeromides* miden de 10 a 15 mm LT. Finalmente, *Creaseriella*, *Antrolana* y *Cirolanides* alcanzan tallas de 15 a 24 mm LT. En todos los casos, las hembras son comúnmente más grandes que los machos (Coineau *et al.*, 1994).

Las características importantes para la taxonomía de los cirolánidos estigobiontes son la segmentación del pleón, la morfología de las antenas y de las anténulas, así como los pedúnculos antenales, la forma de los primeros tres pares de pereiópodos, la segmentación y el tipo de setas de los pleópodos, la inserción del apéndice masculino y la forma y el tipo de setas de los urópodos. Resulta interesante el hecho de que los individuos de siete especies pertenecientes a cinco géneros son

capaces de enrollarse completamente cuando son perturbados, ya que esto implica una modificación importante en la morfología del cuerpo y de los apéndices. En *Creaseriella*, *Turcolana* y *Faucheria*, el enrollamiento se ha descrito como perfecto, lo que se considera como una estrategia defensiva muy útil en las condiciones del reino subterráneo. Por el contrario, esta característica está totalmente ausente en los cirolánidos epigeos (Botosaneanu, 2001).

En cuanto a la distribución geográfica de los isópodos subterráneos se puede identificar un grupo peri-mediterráneo y otro grupo reconocido por Iliffe y Botosaneanu (2006) para la región que ellos denominan el Pericaribe-Mexicano, en el que existen 42 especies endémicas de cirolánidos subterráneos pertenecientes a 11 géneros, algunos de ellos morfológicamente muy diferenciables, lo que indica la gran riqueza de cirolánidos estigobiontes. La mayoría de las especies se encuentran restringidas a su localidad tipo o bien a localidades muy cercanas. Bowman (1975) enfatiza el hecho de que en México se conocen más especies de isópodos de aguas subterráneas de la familia Cirolanidae que en otras regiones del mundo, con ocho especies endémicas.

Los cirolánidos estigobiontes derivaron principalmente de formas marinas. La colonización de los hábitats dulceacuícolas se dio principalmente por regresiones marinas (Iliffe, 1986; Holsinger, 1988). La transición del medio marino al dulceacuícola se ha presentado de manera independiente en todos los grupos de isópodos y las adaptaciones al medio dulceacuícola aparecen en diferentes niveles filogenéticos (Wilson, 2008). Generalmente, los cirolánidos estigobiontes carecen de ojos y de pigmentación, son dorsalmente convexos, y tienen tasas de renovación lenta y un metabolismo lento similar al de los organismos de aguas profundas (Hobbs, 2005).

Poco se sabe de la ecología, la biología y el comportamiento de los isópodos estigobiontes. La mayoría de las especies se encuentran sobre el substrato, casi nunca nadan o sólo nadan cuando son perturbados. Las partes bucales de la mayoría de los cirolánidos indican que presentan hábitos depredadores o bien carroñeros, como el caso de *Arubolana aruboides*, *Sphaeromides virei* y *Bahalana garacei*, donde se ha observado que también pueden cazar presas vivas. Así mismo, se ha observado que existe canibalismo (Botosaneanu, 2001). En cuanto a su reproducción, es interesante notar que nunca se han encontrado las hembras ovadas, con los embriones dentro del marsupio, específicamente en los casos de *Antrolana*, *Bahalana* y *Typhlocirolana* (Botosaneanu *et al.*, 1986, Holsinger *et al.*, 1994).

Se ha confirmado tres casos de coexistencia de especies de cirolánidos estigobiontes: *Speocirolana bolivari* y *S. pelaezi* que coexisten en las Grutas de Quintero en Tamaulipas; *S. thermydromis*, *S. affinis* y *S. interstitialis* que se encuentran juntas en localidades cerca de Cuatro Ciénegas (Botosaneanu *et al.*, 1986); y *Typhlocirolana lectura* que coexiste con una especie no identificada del mismo género en Marruecos (Boutin, 1993).

En la mayoría de los casos, los cirolánidos estigobiontes se encuentran asociados a hábitats cársticos, no muy retirados de la costa y más o menos influenciados por la cercanía del mar. Toleran un gradiente muy amplio de salinidad

desde agua dulce hasta aguas con salinidades cercanas al agua de mar. En agua dulce (con salinidades máximas de 2 g/l) se ha registrado a *Anopsilana cubensis*, *A. radicola*, *Haptolana*, *Antrolana*, *Speocirolana palazei*, y todas las especies de *Sphaeromides*, *Turcolana* y *Faucheria*. En agua salobre a *Anopsilana acanthura*, *Creaseriella*, *Bahalana cardiopus* que han sido encontradas en aguas muy salobres con 9.68 g/l y *B. garacei* que se registró en agua completamente marina (21.26-35 g/l) (Botosaneanu *et al.*, 1986).

La península de Yucatán tiene características geohidrológicas diferentes a otras regiones de México. Los suelos son de naturaleza cárstica, constituidos por calizas y dolomitas de alta permeabilidad, así como yesos altamente solubles, por lo que presentan fallas, fracturas y cavidades de disolución que dan lugar a una compleja red de corrientes subterráneas interconectadas. Estas corrientes subterráneas ocasionalmente disuelven las calizas superficiales, dando lugar a una gran variedad de cuerpos de agua (cenotes, aguadas y manantiales). Los cenotes y cuevas situados cerca de las costas tienen aguas salobres y marinas (ambientes anquihalinos) que fluctúan con las mareas, mientras que en los que se hallan hacia el interior del continente el agua es predominantemente dulce (Gaona-Vizcayno *et al.*, 1980; Herrera-Silveira y Comín, 1997; Sánchez *et al.*, 2002).

Se ha estimado que en la Península existen más de 10,000 cenotes, de muchos de los cuales se desconoce incluso su ubicación geográfica exacta (Gerrard, 2000). Históricamente, los cenotes han tenido una gran importancia sociocultural y económica para los pobladores de la zona. En la actualidad, estos cuerpos de agua son utilizados de diferentes formas, por ejemplo, para extracción de agua para usos doméstico, agrícola, o ganadero, con fines turísticos y en algunos casos, como lugares de depósito de desechos, principalmente aguas de los drenajes de las comunidades aledañas (Aguilar, 2003).

Estos sistemas albergan una biota muy diversa, que abarca desde microorganismos hasta vertebrados. Los peces y los crustáceos son los componentes faunísticos más conspicuos. Muchos de estos organismos representan especies endémicas, incluyendo taxa relictos como los Remipedia (Yager, 1981). En la actualidad se reconocen 41 especies de estigobiontes que habitan en grutas y cenotes de la península de Yucatán: 39 especies de crustáceos y dos especies de peces. La fauna de crustáceos incluye, además de otros grupos menos comunes, 12 especies de decápodos (Hobbs y Hobbs, 1976; Escobar-Briones *et al.*, 1997; Mejía-Ortíz *et al.*, 2008), 10 de copépodos, seis de isópodos y cinco de anfípodos (Ilfiffe, 1993; Ilfiffe, 2007; Botosaneanu e Ilfiffe, 1997,2000; Ilfiffe y Botosaneanu, 2006). Los isópodos cirolánidos registrados en los cenotes de la península de Yucatán pertenecen a cinco géneros: *Metacirolana*, *Cirolana*, *Haptolana*, *Yucatalana* y *Creaseriella*.

El género *Creaseriella* presenta afinidades con el género *Faucheria*, que habita en sistemas cársticos de Europa; sin embargo, existen diferencias marcadas entre ambos géneros en el número de artejos en el pedúnculo de las antenas y anténulas, y en *C. anops* todos los pereiópodos son ambulatorios (Rioja, 1953). Cole y Minckley (1970) mencionan que *Creaseriella* comparte la capacidad de enrollarse con el género *Sphaerolana* que se encuentra en la región de Cuatro Ciénegas, Coahuila (México), pero estos autores indican que no existe una relación cercana

entre estos dos géneros y que la mayoría de las semejanzas son superficiales, como resultados de una evolución paralela (convergencia al medio estigobio).

Creaseriella anops es uno de los invertebrados dominantes en las comunidades de cenotes. Esta especie habita en agua dulce y ocasionalmente salobre, desde la superficie hasta profundidades de 50 m. Se ha encontrado en más de 60 cenotes en toda la península de Yucatán (Creaser, 1936; Botosaneanu e Iliffe, 1997, 1999, 2002a, b; Escobar *et al.*, 2002; Iliffe y Botosaneanu, 2006; Pérez-Aranda, 1984; Pesce e Iliffe, 2002). La especie se encuentra enlistada en la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001 como una especie amenazada y es considerada como endémica, con una distribución restringida a la península de Yucatán (Iliffe, 1993).

Antecedentes.

Los miembros marinos de la familia Cirolanidae han sido sujetos de estudio en distintos campos, tales como la ecofisiología (Edler y Dodds 1996, Yannicelli *et al.*, 2001; Yannicelli y González, 2003), la genética y la morfología (Lessios y Weinberg, 1994, Lessios *et al.*, 1994), la reproducción, la ecología alimentaria, la dinámica poblacional y los patrones de distribución (Briones-Fourzán y Lozano-Álvarez, 1991; Fonseca *et al.*, 2000; Rocha-Ramírez *et al.*, 2002; Barradas-Ortíz *et al.*, 2003; Cardoso y Defeo, 2003; Caetano *et al.*, 2006; Martínez y Defeo, 2006).

En cambio, se desconocen muchos aspectos de la biología y ecología de los cirolánidos estigobiontes, a pesar de su gran importancia en ecosistemas subterráneos. La mayoría de los trabajos disponibles se limitan a la descripción de nuevas especies o nuevos registros de las ya conocidas (Argano y Pesce, 1980; Bruce e Iliffe, 1992; Jaume y García, 1992; Bruce y Humphreys, 1993; Botosaneanu e Iliffe, 1997; 1999; 2000; 2002a, b, 2003a, b, 2006; Boutin *et al.*, 2002; De Grave y Herrando-Perez, 2003; Botosaneanu *et al.*, 1998; Iliffe y Botosaneanu, 2006) o bien tratan sobre aspectos biogeográficos y evolutivos (Wägele, 1990; Boutin, 1993; Holsinger *et al.*, 1994; Boutin *et al.*, 2002; Baratti *et al.*, 2003). Los únicos estudios que han caracterizado las poblaciones de cirolánidos estigobiontes y su nivel de sensibilidad a la contaminación son los de Boutin (1984, 1987), Boutin y Dias (1987) y Boutin *et al.* (1997), quienes demostraron que la sensibilidad a la contaminación de las aguas subterráneas fue altamente variable dentro de las especies del género *Thyphlocirolana*. Así mismo, Boutin y Boulanuoar (1983, 1984) estudiaron la dinámica poblacional de *Typhlocirolana tizinensis* a partir de muestras mensuales recolectadas durante dos años con trampas cebadas.

En México, el estudio de los cirolánidos estigobiontes incluye desde descripciones de especies únicamente (Bolivar y Pieltain, 1950; Cole y Minckley, 1966, 1970; Argano, 1972, 1973, 1977; Magniez; 1972, 1973; Bowman, 1975a, b, c; Contreras-Balderas y Purata-Velarde, 1982; Schultz, 1994; Botosaneanu *et al.*, 1998) hasta revisiones como la realizada por Rioja (1953). Con el paso del tiempo se ha incrementado el conocimiento de la diversidad de isópodos cavernícolas y el reporte más reciente es el de Kensley *et al.* (2005), quienes mencionan la existencia de 15 especies.

Los primeros intentos por investigar los isópodos estigobiontes de la península de Yucatán se realizaron en 1932 y 1936 por expediciones de la Carnegie Institution de Washington; sin embargo, hasta el momento solo se han descrito seis especies de isópodos que habitan en cuevas anquihalinas y cenotes: *Creaseriella anops* (Creaser, 1936), *Metacicolana mayana* (Bowman, 1987), *Haptolana bowmani* (Botosaneanu e Iliffe, 1997), *Yucatalana robustispina* (Botosaneanu e Iliffe, 1999), *Anopsilana yucatanica* y *Haptolana yunca* (Botosaneanu e Iliffe, 2000).

Los primeros trabajos sobre *Creaseriella anops* se limitaron a la descripción (Creaser, 1936) y la revisión (Rioja, 1953) de la especie. Años más tarde, Pérez-Aranda (1984) realizó un estudio en algunas localidades de Yucatán, registrándola en 22 cenotes. Posteriormente, Escobar *et al.* (2002) descubrieron las estructuras sensoriales del cefalón de *C. anops* utilizando microscopía electrónica de barrido. Más recientemente, Sánchez-Rodríguez (2008) realizó un estudio sobre la abundancia de *C. anops* en sistemas anquihalinos, encontrando que ésta varía de acuerdo con la disponibilidad de materia orgánica y en función del tipo de cueva.

Los trabajos poblacionales sobre estigobiontes utilizando metodologías de captura-recaptura son escasos. Este tipo de estudios se han enfocado principalmente a peces y decápodos, de los cuales se han registrado poblaciones del orden de 10^3 individuos (Culver, 1982). Knapp y Fong (1992) calcularon el tamaño de la población de *Stigombromus emarginatus* en la cueva el Órgano en Virginia (USA), marcándolos con plumones permanentes. Recientemente, Trajano y Bichuette (2007) estudiaron la ecología poblacional del pez *Ancistrus cryptophthalmus*, encontrando que la distribución de clases de talla fue similar dentro y entre cuevas; además, encontraron una baja proporción de individuos maduros, una tasa de crecimiento lenta y una alta longevidad, indicando un estilo de vida precoz típico de las especies estigobiontes.

En cuanto a la hidrodinámica y las características fisicoquímicas de sistemas anquihalinos y cenotes de la península de Yucatán, destacan los trabajos de Hall (1936), Gaona-Vizcayno *et al.* (1980), Stoessell *et al.* (1989), Moore *et al.* (1992), Stoessell (1995), Alcocer *et al.* (1998), Díaz-Arce *et al.* (2000), Herrera-Silveira y Comín (2000), Schmitter-Soto *et al.* (2002), Cervantes-Martínez *et al.* (2002) y de Stoessell *et al.* (2002).

Hipótesis.

1.- Debido a las características del ambiente hipogeo (i.e., relativa homogeneidad en el hábitat, escasez de alimento y limitación por espacio) se espera encontrar tamaños poblacionales relativamente pequeños, aproximadamente de 10^3 individuos, en cada uno de los cenotes, que son al menos dos a tres órdenes de magnitud menores a los de las especies epigeas.

2.- De acuerdo a la teoría de Fisher en selección natural, la proporción sexual al momento del nacimiento es de 1:1, debido a que el costo de producir un macho es el mismo que una hembra; sin embargo, algunos factores, tales como mortalidad diferencial, una mayor actividad de un sexo que otro y la utilización de hábitats diferentes, pueden contribuir a la desigualdad en la proporción sexual. Puesto que los isópodos han desarrollado cuidado parental, la hembra tendría un gasto

energético mayor lo que, sumado a las presiones de selección que existen en estos ambientes, la selección sexual favorecería a los machos, encontrándose estos últimos en una mayor proporción.

3.- En general, se ha observado que los organismos estigobiontes presentan, entre otras características, una duración muy larga de sus fases de vida y una falta de estacionalidad en la reproducción. Por ello, se espera encontrar juveniles y hembras maduras en todos los muestreos.

4.- De acuerdo a la hipótesis general dada por Darwin sobre la evolución de un tamaño mayor en las hembras, donde se enfatiza que existiría una ventaja en fecundidad, y debido al desarrollo del marsupio en las hembras, se espera que exista un dimorfismo sexual observable en cuanto al tamaño y el tipo de crecimiento en la relación largo-ancho.

Objetivos.

General.

- Estudiar algunos aspectos de la biología y la ecología de *Creaseriella anops* en tres cenotes del norte de Quintana Roo (Municipio Benito Juárez, ejido Puerto Morelos) en tres periodos diferentes.

Específicos.

- Evaluar algunos parámetros fisicoquímicos del agua en los diferentes cenotes del área de estudio.
- Estimar el tamaño de la población de *Creaseriella anops* por medio de un método de captura-recaptura en cada uno de los cenotes durante los muestreos.
- Evaluar la estructura poblacional de *Creaseriella anops* sobre la base de la proporción de sexos y tallas.
- Comparar las poblaciones de los diferentes cenotes en términos de su tamaño y estructura poblacional.
- Comparar el tipo de crecimiento relativo entre las diferentes fases de vida: manca, juvenil, adulto (machos, hembras inmaduras y hembras maduras).
- Realizar un análisis de frecuencias de longitud, para separar los posibles componentes modales o grupos de edad en las muestras de los cenotes.
- Realizar una actualización de la terminología, así como la adición de características importantes a la descripción de *C. anops* de acuerdo con los criterios establecidos por Boutin *et al.* (2002).
- Identificar otras especies de crustáceos estigobiontes que se recolecten durante el estudio.

Área de estudio.

El presente estudio se llevó a cabo en tres cenotes pertenecientes al ejido "Puerto Morelos, localidad ubicada dentro del municipio de Benito Juárez, Quintana Roo, en

la región nororiental de la península de Yucatán (Fig. 1), y limitada por los paralelos 20.84°N y 21.00° N y por los meridianos 87.02° O y 87.10° O. El área esta formada por sedimentos del Terciario y Cuaternario formando una planicie calcárea de naturaleza cárstica. Los suelos, donde existen, alcanzan un espesor máximo de 1.20 m (Gaona-Vizcayno *et al.*, 1980). La vegetación predominante es la selva mediana subperennifolia, con una cobertura del 82.92% en el municipio (Anónimo, 2003).

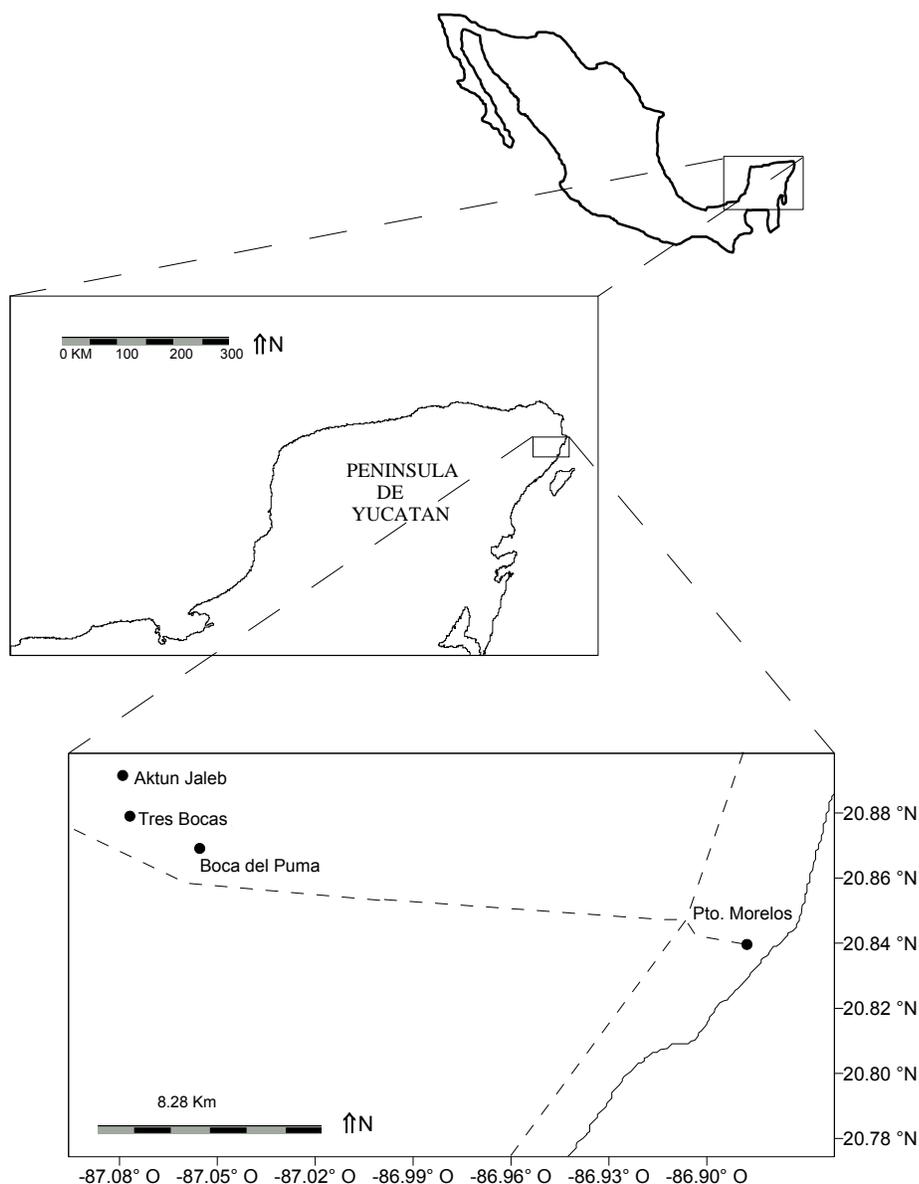


Figura 1. Localización de los tres cenotes estudiados pertenecientes a Puerto Morelos en el norte de Quintana Roo.

El clima de la región es cálido subhúmedo, con una temperatura media anual mayor de 22 °C. En el área se presenta un subtipo climático Aw1 correspondiente a la variedad Ax'(w1)(i)w", que pertenece a los climas con regímenes de lluvia repartidos en todo el año (Anónimo, 2003). La precipitación varía de 760 mm/año a 1198 mm/año, con el máximo valor promedio (232 mm) en el mes de septiembre. La tabla

de agua a lo largo de la península de Yucatán es menos de 2 m por encima del nivel medio del mar (Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

Material y métodos.

Los tres cenotes estudiados se denominan “Tres Bocas, “Aktun Jaleb” y “Boca del Puma. En Tres Bocas solo fue posible realizar el muestreo de *Creaseriella anops* en una sola ocasión (agosto 2007) debido a que el predio donde se encuentra el cenote fue adquirido por una empresa que negó el acceso después del primer muestreo; en Aktun Jaleb se realizaron tres muestreos (agosto y diciembre 2007 y mayo 2008), mientras que Boca del Puma fue visitado tres veces (marzo, agosto y diciembre 2007). En mayo del 2008 no fue posible visitar la localidad debido a que ocurrió un accidente y por disposición legal no se tuvo acceso al cenote.

Se realizó una caracterización física de los cenotes Boca del Puma y Aktun Jaleb. Para ello, se tomaron diferentes medidas en la superficie del cenote con ayuda de una cinta métrica, para determinar de manera preliminar la forma y tipo de cenote. Los mapas fueron realizados con ayuda del programa Surfer 8.0. La profundidad y algunas variables físico-químicas del agua de los cenotes, tales como la temperatura (± 0.10 °C), la conductividad (± 0.001 ms/cm), el pH (± 0.2 unidades) y el oxígeno disuelto (± 0.2 mg/l), se determinaron *in situ* usando un Hydrolab Sonde Recorder DS5, el cual fue programado antes de ser sumergido para la toma de datos cada 30 segundos. El número de datos varió en función de la profundidad de cada cenote.

Los ejemplares de *C. anops* fueron capturados con trampas elaboradas con un tubo de PVC (cloruro de polivinil) de 7 cm de diámetro interno. En uno de los extremos del tubo se insertó un embudo, cuyo diámetro decreció de 9 cm en la boca a 1.5 cm en la abertura menor, mientras que el otro extremo del tubo se cubrió con un trozo de red de 4 mm de luz de malla (Fig. 2). Para atraer a los isópodos, se colocó carne de pollo dentro de la trampa en un pequeño tubo sellado de 1.5 cm de diámetro al cual se le realizaron varios agujeros de 1 mm para facilitar la difusión del olor.

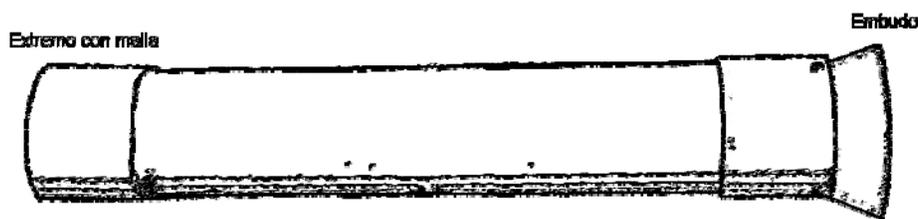


Figura 2. Diseño de la trampa.

Con auxilio de equipo básico de buceo, se colocaron tres trampas en cada cenote tratando de cubrir el mayor radio de acción. Las trampas se colocaron por la tarde y se recogieron por la mañana (tiempo de acción de 12 horas aproximadamente). Los organismos capturados fueron contabilizados, marcados en la parte dorsal del telson con un plumón indeleble, y regresados al mismo lugar lo más pronto posible. Se realizaron dos recapturas posteriores en los días subsecuentes; en el primer día de recaptura los organismos capturados se retuvieron en el laboratorio para realizar observaciones de su comportamiento y con el fin de

incrementar la probabilidad de captura de acuerdo al modelo de Yamamura (2003). Después de contabilizar los organismos recapturados en el segundo evento, todos los organismos fueron liberados. Algunos isópodos se recolectaron para realizar diversos análisis en el laboratorio. Estos isópodos fueron fijados en alcohol al 96%.

En el laboratorio se determinó la fase de vida, el sexo y la madurez de los isópodos recolectados, con base en el criterio utilizado por Rocha-Ramírez *et al.* (2002). Las hembras maduras se caracterizan por presentar osteguitos en la base del segundo pereiópodo y una papila genital de forma bilobular en la superficie ventral del séptimo pereonito (Fig. 3). En cambio, las hembras inmaduras sólo presentan la papila genital bilobulada. Los machos exhiben un apéndice masculino en los bordes de los segundos pleópodos, así como una papila genital muy prominente en la superficie ventral del séptimo pereonito (Fig. 4). Los individuos que carecen de dichos caracteres sexuales se consideran juveniles. La fase de manca se identificó siguiendo el criterio de Brum y Araujo (2007), según el cual las mancás son los ejemplares que presentan el séptimo par de pereiópodos ventralmente plegados y rudimentarios (Fig. 5). Para efectos prácticos, los machos, las hembras inmaduras, y las hembras maduras, todos los cuales constituyen la fase adulta, fueron analizados por separado.

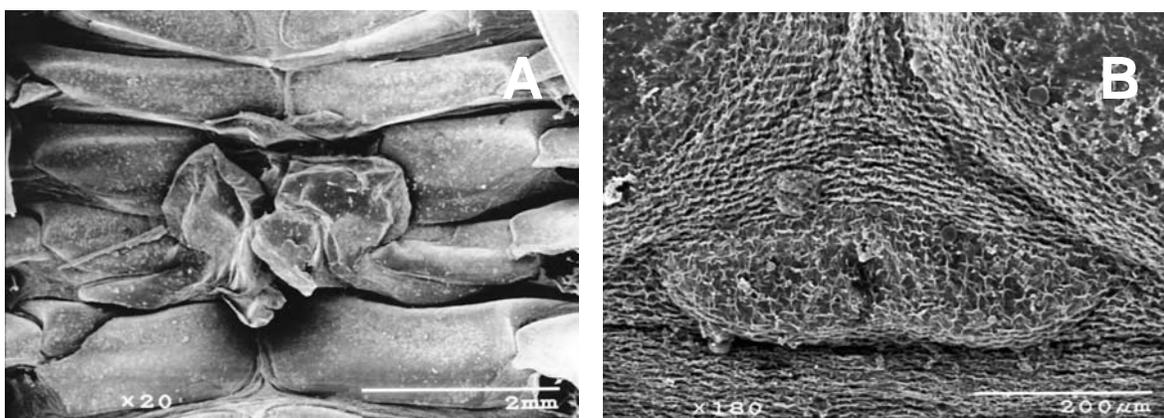


Figura 3. Características sexuales de las hembras de *Creaseriella anops*. A) Osteguitos, B) papila genital.

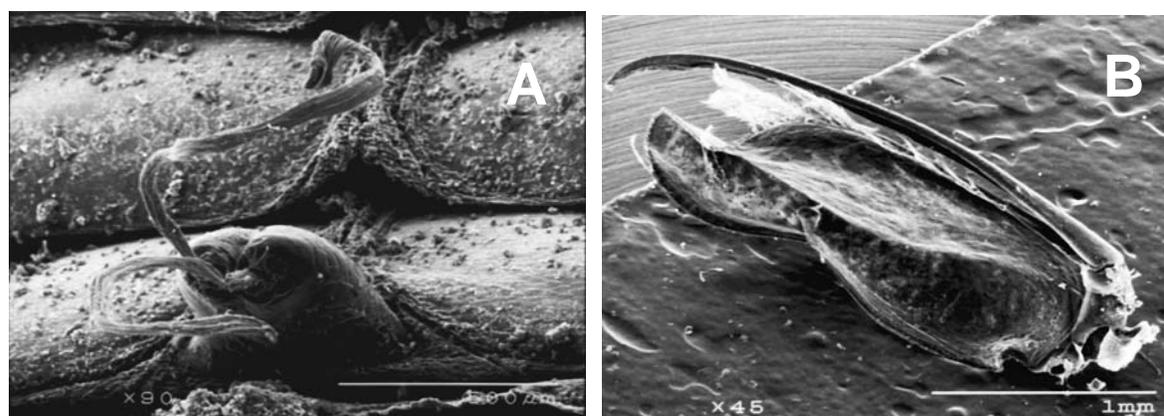


Figura 4. Características sexuales de los machos de *Creaseriella anops*. A) Papila genital, B) apéndice masculino.

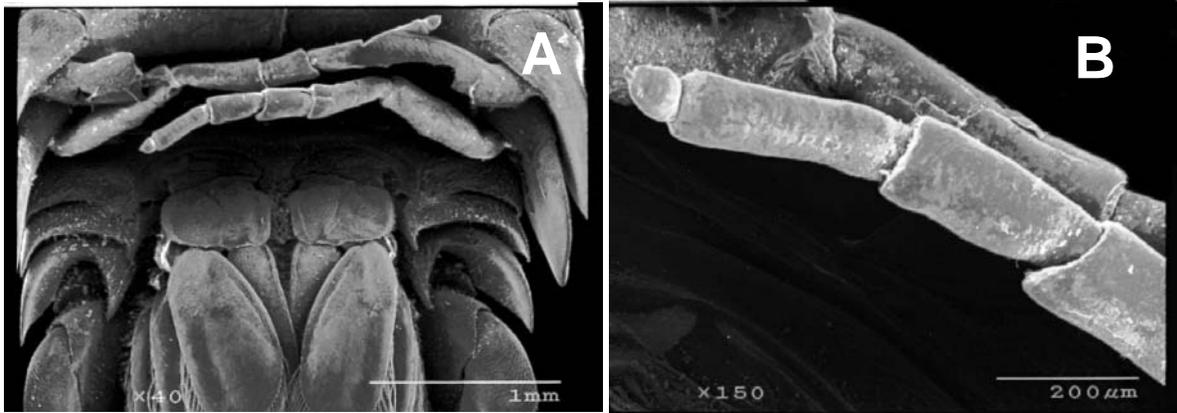


Figura 5. Séptimo par de pereiópodos de las mancas de *Creaseriella anops*. A) Pereiópodos ventralmente plegados, B) acercamiento del pereiópodo 7 izquierdo.

A todos los ejemplares se les midió la longitud total desde el borde anterior del cefalón hasta el margen posterior del pleotelson, así como el ancho total en el cuarto segmento torácico, con ayuda de un microscopio estereoscópico OLYMPUS SZX 9 equipado con reglilla, con una precisión de 0.01 mm.

La adición de características taxonómicas de la especie se basó en el estudio de 25 individuos, incluyendo cinco mancas, cinco juveniles, cinco machos, cinco hembras inmaduras y cinco hembras maduras, seleccionados entre los ejemplares mejor conservados. Estos individuos fueron completamente disectados y se observaron sus estructuras con unos microscopios estereoscópico y compuesto. Se realizaron dibujos de las estructuras diagnósticas con ayuda de una cámara clara, además de incluir algunas fotografías tomadas con un microscopio electrónico de barrido (HITACHI, Scan electron 2460).

Fase de gabinete.

Con los resultados de captura-recaptura, se estimó el tamaño de la población con el método de Yamamura (2003) y también utilizando el estimador de Petersen (modificado por Bailey) (Begon, 1979; Brower y Zar, 1984).

Método de Yamamura (2003).

$$\hat{N} = \frac{M_0(n_1 + 1)(n_1 + 2)m_2}{(m_1 + 1)(m_1 + 2)n_2} + n_1$$

Donde:

\hat{N} es el tamaño poblacional estimado.

M_0 es el número de individuos marcados y regresados a la población en el tiempo 0.

m_1 es el número de individuos marcados recapturados en el tiempo 1.

m_2 es el número de individuos marcados recapturados en el tiempo 2.

n_1 es el número total de individuos capturados en el tiempo 1.

n_2 es el número total de individuos capturados en el tiempo 2.

Error estándar.

$$SE(\hat{N}) = (\hat{N} - n_1)^2 \left[\left(\frac{m_1(2m_1 + 3)}{(m_1 + 1)(m_1 + 2)} \right)^2 \left(1 - \frac{n_1}{\hat{N}} \right) \left(\frac{1}{m_1} - \frac{1}{n_1} \right) + \left(1 - \frac{n_2}{\hat{N}} \right) \left(\frac{1}{m_2} - \frac{1}{n_2} \right) \right]$$

Método de Petersen.

$$N = \frac{M(n+1)}{R+1}$$

Donde:

N es el tamaño total estimado de la población.

M es el número de organismos marcados y regresados a la población.

n es el número de organismos capturados en el segundo muestreo.

R es el número de organismos recapturados que presentan marcas.

SE= Error estándar.

$$SE = \sqrt{\frac{M^2(n+1)(n-R)}{(R+1)^2(R+2)}}$$

Para determinar si el proceso de marcaje afecta el comportamiento o la sobrevivencia de los organismos, se utilizó el modelo descrito por Manly utilizando el estadístico g para probar su significancia, donde valores de $g > 1.64$ indican que el proceso de marcaje afecta a los organismos (Southwood y Henderson, 2000).

La proporción de individuos en cada fase de vida fue calculada como el número de individuos por fase entre el total de la muestra. Las diferencias entre cada muestreo y entre cenotes fueron analizadas mediante una tabla de contingencia (Zar, 1999). Así mismo, se realizó un análisis de correlación entre el número de hembras maduras con osteguitos y el número de mancas. La proporción de sexos fue calculada como la proporción de hembras entre el total de machos y fue validada con una prueba de χ^2 con la corrección por continuidad de Yates para un grado de libertad (Sokal y Rohlf, 1995).

Los datos morfométricos fueron capturados en una hoja de cálculo de Excel 2002. En un principio se realizó un análisis exploratorio de los datos para cada fase de vida, muestreo y cenote. Para analizar la distribución de tallas se realizaron histogramas de frecuencia con un intervalo de clase de 0.5 mm. Para comparar las longitudes medias de las fases de vida en los diferentes muestreos en cada cenote, se realizó un análisis de varianza de una vía. En los casos donde no se cumplía con los supuestos de normalidad, se realizó una transformación logarítmica; si los datos aún no eran normales se aplicó un análisis de varianza por rangos (prueba de Kruskal-Wallis) (Sigma Stat, 2006). Se utilizó una prueba de Mann-Witney para determinar si existían diferencias de la talla promedio entre machos y hembras de cada cenote.

Aun cuando existan diferencias significativas en el valor medio de las tallas entre muestreos para un mismo cenote, los organismos pueden ser considerados

como una fracción de la misma población de *C. anops*, por lo que los datos fueron agrupados para analizar las tendencias de crecimiento para cada fase de vida.

Para analizar la relación morfométrica entre el largo total y el ancho total se construyeron diagramas de dispersión y, de acuerdo a la tendencia de los datos, se ajustaron a un modelo lineal por mínimos cuadrados. La significancia del coeficiente de correlación fue probada con una prueba de t (Sokal y Rohlf, 1995).

Para examinar el tipo de crecimiento relativo se utiliza la fórmula $Y = aX^b$, en la que X representa la variable independiente y Y la variable cuya alometría se va a analizar, a es el intercepto de Y , y b es la pendiente, que representa la constante de crecimiento alométrico, tanto de los datos de X como de Y . El análisis requiere de la transformación logarítmica, antes de resolver la ecuación (Sokal y Rohlf, 1995). Una pendiente = 1 denota un crecimiento isométrico; una pendiente >1 indica un crecimiento alométrico positivo; y una pendiente <1 indica crecimiento alométrico negativo (Hartnoll, 1982). Las diferencias de la isometría sobre los valores de las pendientes fueron probadas por una prueba de t de Student. Las diferencias en las pendientes para cada sexo fueron probadas mediante un análisis de covarianza (Zar, 1999).

La longitud media de madurez sexual fue estimada por la curva logística donde P es la proporción de hembras maduras con osteguitos o machos con apéndice masculino por longitud (L), r es la pendiente de la curva, y L_m es la longitud que corresponde a una proporción de 50% de hembras maduras con osteguitos o machos con apéndice masculino, de acuerdo con lo mencionado por Fonseca *et al.* (2000). Las diferencias en la distribución fueron examinadas por la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Sokal y Rohlf, 1995).

$$P = \frac{1}{1 + e^{-r(L-L_m)}}$$

Por otro lado, se realizó un análisis de distribución de frecuencias para determinar los grupos de edad presentes en cada muestra y cenote. Dicho análisis se llevó a cabo con el programa Fisat (Fao-ICLARM Stock Assessment Tools), utilizando el método de Bhattacharya (1967) de diferencias logarítmicas; dicho método presupone que las tallas de los isópodos presentan una distribución normal, maximizando los resultados por máxima verosimilitud. Así mismo, se utilizó la rutina ELEFAN (Análisis electrónico de frecuencias) para calcular las constantes de crecimiento K y L_∞ (Sparre y Venema, 1995).

Resultados

Caracterización de los cenotes

Cenote Boca del puma

El cenote Boca del Puma se encuentra a 17.67 km de Puerto Morelos, sobre la carretera antigua a Leona Vicario (20° 52'08.9" N, 87°03'19.3" O). Se trata de un cenote de tipo caverna, con una entrada de aproximadamente 2.0 m de alto y 3.0 m de ancho, que conduce a una pequeña parte seca. La parte inundada tiene una longitud máxima de 16.6 m y un ancho máximo de 12.0 m (Fig. 6), con una

profundidad máxima de 16 m. Consiste en un sistema cerrado de agua dulce (salinidad de 0.7 ppm) y cristalina. Las mediciones de temperatura fueron casi constantes en toda la columna de agua, con un valor medio de 24.76 °C (Fig. 7). La concentración de oxígeno decreció con la profundidad, presentando valores en porcentaje de saturación desde 70% en superficie hasta 14% a una profundidad de aproximadamente 11 m (Fig. 8). Al igual que la temperatura, el pH no tuvo gran variación y registró un valor medio de 7.25 (Fig. 9).

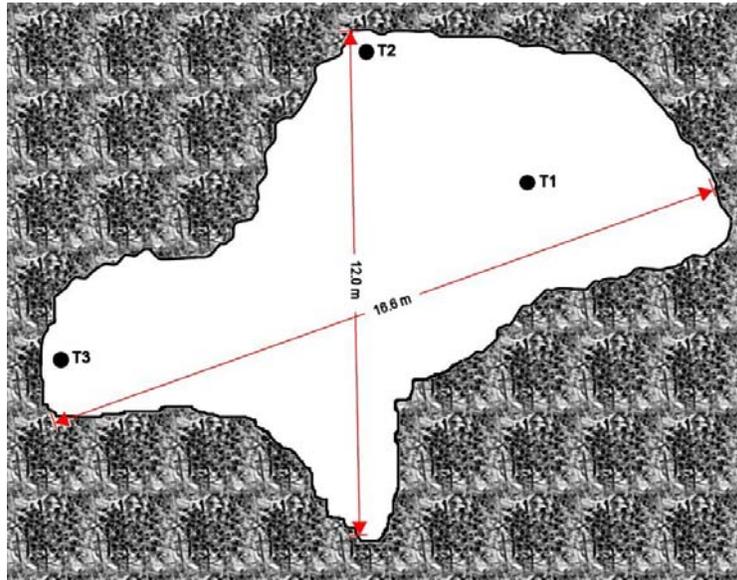


Figura 6. Mapa del cenote Boca del Puma mostrando la ubicación de las tres trampas.

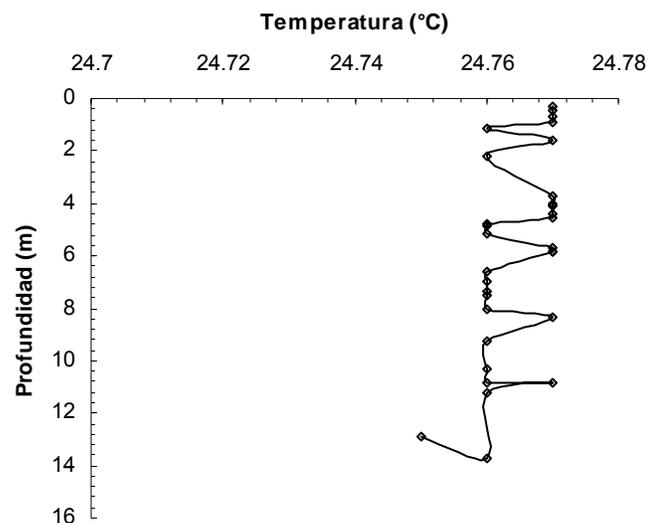


Figura 7. Distribución vertical de la temperatura del agua del cenote Boca del Puma.

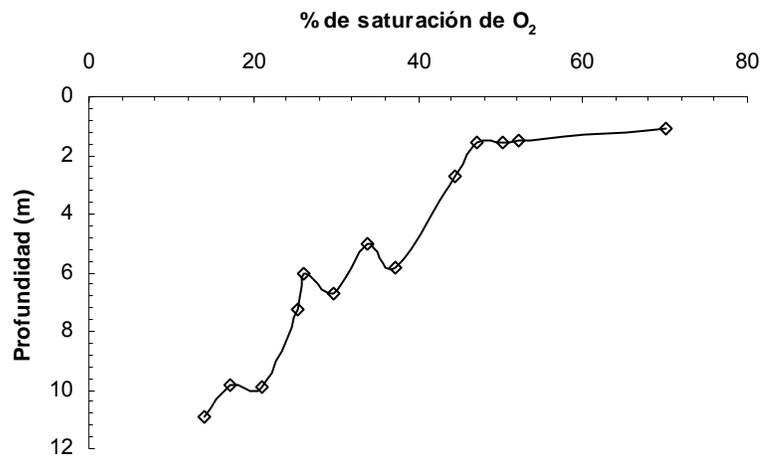


Figura 8. Distribución vertical del porcentaje de saturación de oxígeno del agua del cenote Boca del Puma.

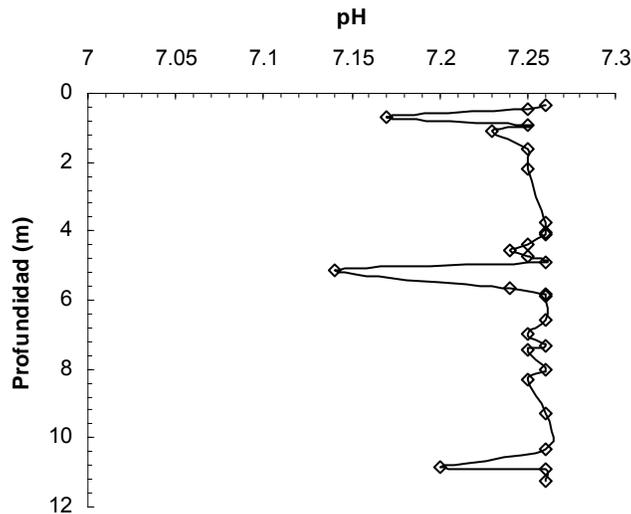


Figura 9. Distribución vertical del pH del agua del cenote Boca del Puma.

Cenote Tres Bocas.

El cenote Tres Bocas se encuentra a 20.17 km de Puerto Morelos sobre la carretera antigua a Leona Vicario (20° 52'44.3" N, 87°04'36.4" O). Se trata de un cenote de tipo vaso, con una profundidad máxima de 16.0 m. Como su nombre lo indica, presenta tres entradas, de las cuales las dos más grandes llegan casi a la superficie del agua. El agua es dulce y cristalina, con mucha materia orgánica y ramas en el fondo. Durante el estudio la temperatura se mantuvo casi constante en toda la columna de agua, con un valor medio de 24.76 °C (Fig. 10). La concentración de oxígeno decreció con la profundidad, presentando valores en porcentaje de saturación de 70% en superficie hasta 25% a una profundidad de aproximadamente 16 m (Fig. 11). Al igual que la temperatura, el pH no tuvo gran variación y presentó un valor medio de 7.3 (Fig.12).

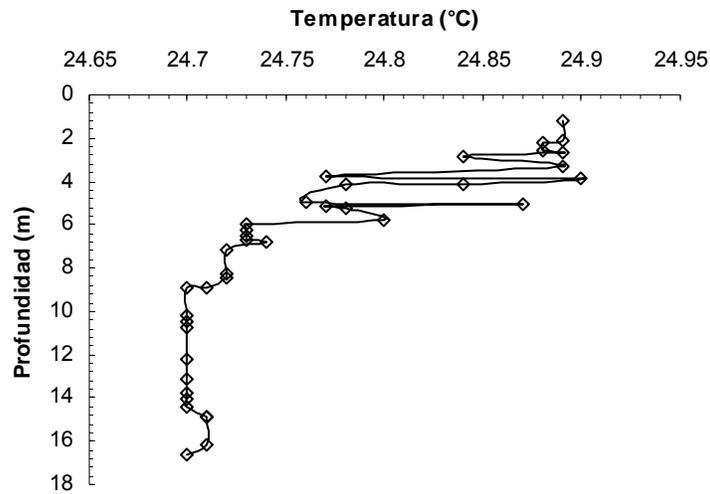


Figura 10. Distribución vertical de la temperatura del agua del cenote Tres Bocas.

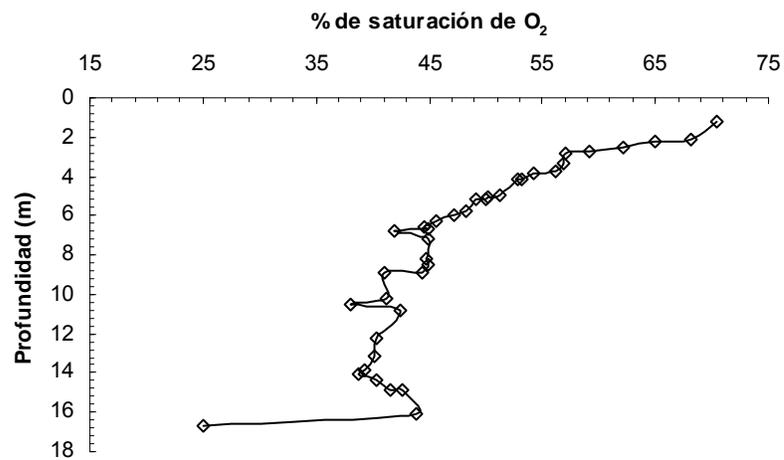


Figura 11. Distribución vertical del porcentaje de saturación de oxígeno del agua del cenote Tres Bocas.

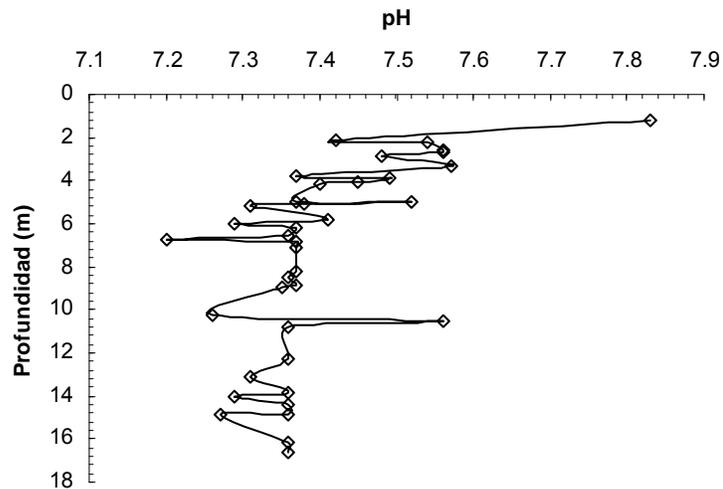


Figura 12. Distribución vertical del pH del agua del cenote Tres Bocas.

Cenote Aktun Jaleb (La madriguera del Tepezcuintle).

Este cenote se encuentra a 20.73 km de Puerto Morelos sobre la carretera antigua a Leona Vicario (20° 53'29.40" N, 87°04'44.76" O). Se trata de un cenote de tipo caverna de 12.0 m de longitud máxima y 5.0 m de ancho máximo (Fig. 13), con una profundidad máxima de 6 m en la entrada. Es de agua dulce (salinidad de 0.7 ppm). Este cenote presenta un pasaje hacia el lado izquierdo de la entrada que requiere de mayor exploración. La temperatura media del agua fue de 24.58 °C (Fig.14). En este cenote se presentaron porcentajes de saturación de oxígeno desde 13.8% en la superficie decreciendo con la profundidad hasta alcanzar un valor de 6.7% a los 6 m (Fig. 15). Al igual que la temperatura, el pH no tuvo gran variación y se registro un valor medio de 7.34 (Fig.16).

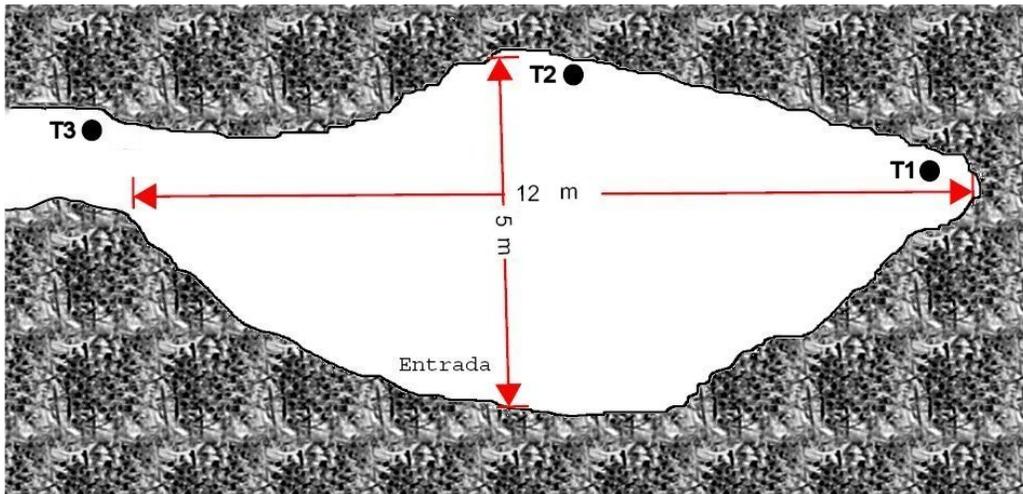


Figura 13. Mapa del cenote Aktun Jaleb mostrando la ubicación de las tres trampas.

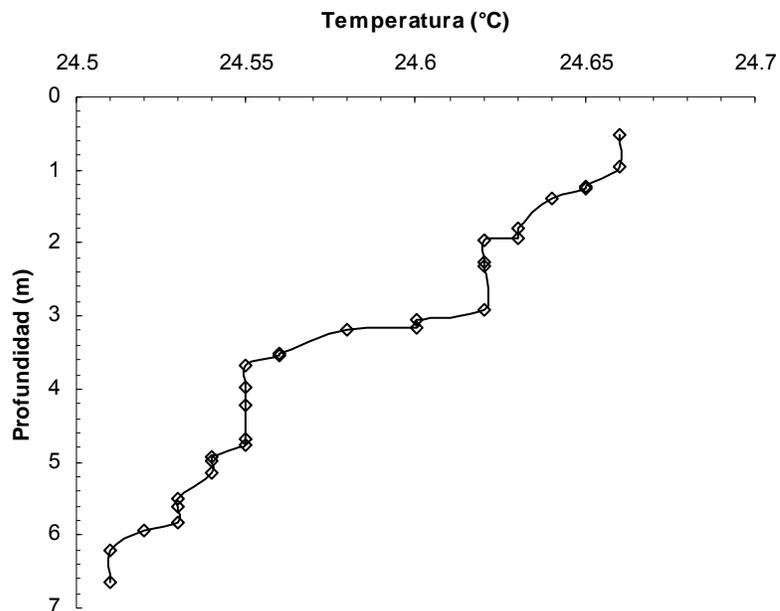


Figura 14. Distribución vertical de la temperatura del agua del cenote Aktun Jaleb.

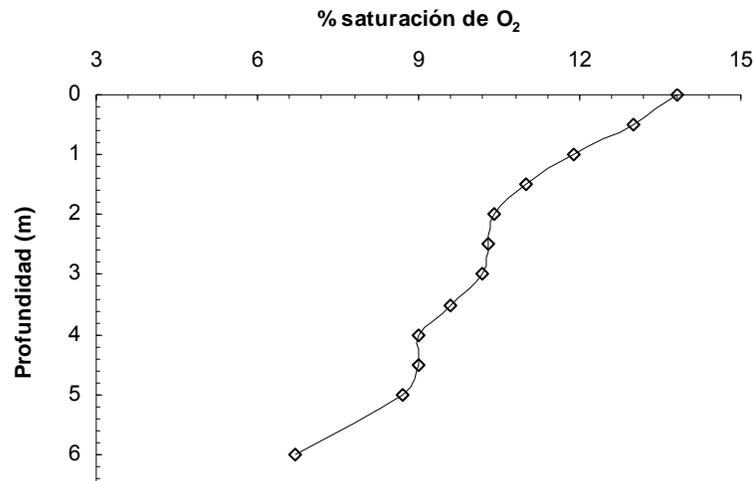


Figura 15. Distribución vertical del porcentaje de saturación de oxígeno del agua del cenote Aktun Jaleb.

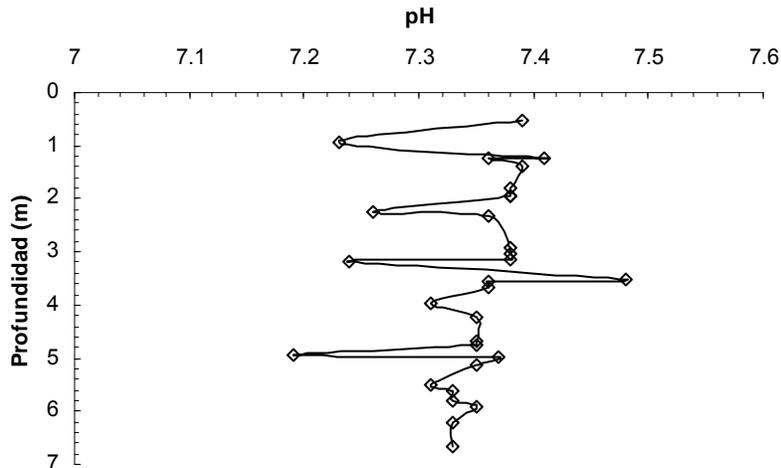


Figura 16. Distribución vertical del pH del agua del cenote Aktun Jaleb.

Estimación del tamaño de las poblaciones de isópodos.

La captura de isópodos utilizando trampas fue exitosa. Durante el estudio, siempre se marcaron muchos más ejemplares de los que se recapturaron en los dos eventos de recaptura siguientes, excepto en el cenote Boca del Puma en diciembre del 2007, donde sólo se marcaron 59 isópodos. Debido a que se recapturaron muy pocos isópodos marcados, las estimaciones del tamaño de la población por ambos métodos presentaron errores estándar muy amplios. En agosto del 2007, no fue posible realizar la estimación del tamaño poblacional de los isópodos en los cenotes Boca del Puma y Tres Bocas, debido a que no se recapturaron individuos marcados en la primera recaptura (Tabla 1).

Con la prueba de Manly, se obtuvieron valores de $g > 1.64$ ($p < 0.001$) para todos los meses de muestreo en los diferentes cenotes, lo que indica que el proceso

de marcaje pudo influir en el comportamiento o la sobrevivencia de los isópodos, y por lo tanto en el número de ejemplares marcados recapturados.

Tabla 1. Datos de captura-recaptura para *Creaseriella anops* por cenote y evento de muestreo. N, población estimada; SE, error estándar.

Agosto-2007				Yamamura	Petersen
Cenote Boca del puma	Marcaje	Primera recaptura	Segunda recaptura	N	N
	695	500	488	-	-
		Marcados	Marcados	SE	SE
		0	0	-	-
Cenote tres bocas	Marcaje	Primera recaptura	Segunda recaptura	N	N
	1,389	1,142	923	-	-
		Marcados	Marcados	SE	SE
		0	1	-	-
Cenote Aktun Jaleb	Marcaje	Primera recaptura	Segunda recaptura	N	N
	2,016	1,021	324	2,634,147	411,872
		Marcados	Marcados	SE	SE
		5	17	3,765,089	253,641
Diciembre-2007					
Cenote Boca del puma	Marcaje	Primera recaptura	Segunda recaptura	N	N
	59	1,437	482	12,695	10,779
		Marcados	Marcados	SE	SE
		8	4	16,407	5,825
Cenote Aktun Jaleb	Marcaje	Primera recaptura	Segunda recaptura	N	N
	1,476	812	224	17,181	34,267
		Marcados	Marcados	SE	SE
		35	5	17,242	10,500
Mayo-2008					
Cenote Aktun Jaleb	Marcaje	Primera recaptura	Segunda recaptura	N	N
	845	752	700	55641	31811
		Marcados	Marcados	SE	SE
		20	37	47096	12483

Composición de las poblaciones de isópodos.

A lo largo del estudio, se analizó un total de 1,321 isópodos en el cenote Boca del Puma, de los cuales 177 pertenecieron a la muestra de marzo, 473 a agosto y 671 a diciembre de 2007. La proporción de cada una de las fases de vida no fue significativamente diferente entre los muestreos ($\chi^2 = 8.357$, gl = 8, p = 0.399). En general se encontró un mayor porcentaje de machos, con un valor promedio de 40%, seguido por hembras inmaduras (23%), juveniles y mancas (13%, respectivamente), y por último, hembras maduras (11%) (Fig. 17).



Figura 17. Porcentajes de individuos por fase de vida de *Creaseriella anops* en cada uno de los muestreos realizados en el cenote Boca del Puma.

En el cenote Aktun Jaleb se analizó un total de 772 isópodos, de los cuales 217 pertenecieron a la muestra de agosto de 2007, 262 a la de diciembre de 2007, y 293 a la de mayo del 2008. La proporción de cada una de las fases de vida no difirió significativamente entre muestreos ($\chi^2 = 9.54$, $gl = 8$, $p = 0.298$). Se encontró un mayor porcentaje de machos, con un valor promedio de 39%, seguido por los juveniles (23%), las hembras inmaduras (23%), las mancás (10%) y, por último, las hembras maduras (6%) (Fig. 18).



Figura 18. Porcentajes por fase de vida de *Creaseriella anops* en cada uno de los muestreos para el cenote Aktun Jaleb.

En el cenote Tres Bocas se analizó un total de 731 isópodos, de los cuales 35% fueron machos, 34% juveniles, 17% hembras inmaduras, 8% hembras maduras y 6% mancás.

En el análisis global, al comparar el total de las muestras entre los diferentes cenotes, no se encontraron diferencias significativas en las proporciones de las fases de vida ($\chi^2 = 14.49$, $gl = 8$, $p = 0.070$). Así mismo, se encontró una correlación positiva entre el número de hembras maduras con osteguitos y el número de mancás encontradas en los diferentes muestreos en los cenotes ($r = 0.82$, $t = 3.51$, $p = 0.017$).

Durante el estudio, en todos los muestreos hubo una predominancia de machos, excepto durante marzo de 2007 en el cenote Boca del Puma y durante agosto de 2007 en el cenote Aktun Jaleb, donde la proporción sexual no difirió significativamente de la unidad (Tabla 2).

Tabla 2. Proporción sexual por cenote y evento de muestreo (ns: $p > 0.05$).

Boca del puma	Hembras	Machos	Proporción	χ^2
Marzo-2007	78	62	1.3:1	1.83 ns
Agosto-2007	132	197	0.7:1	12.8
Diciembre-2007	211	288	0.7:1	11.9
Aktun jaleb				
Agosto-2007	63	82	0.8:1	2.49 ns
Diciembre-2007	64	99	0.6:1	7.52
Mayo-2008	92	121	0.7:1	3.95
Tres bocas				
Agosto-2007	125	255	0.7:1	11.84

Distribución de tallas de los isópodos

La distribución de tallas de cada fase de vida por muestreo para el cenote Boca del Puma (Fig. 19) indica que, en general, las mancás presentaron un intervalo de talla de 6.0 a 8.5 mm LT, aunque se encontraron diferencias significativas en las tallas en los diferentes muestreos ($H = 33.54$, $gl = 2$, $p < 0.001$). Los juveniles tuvieron un intervalo de 7.0 a 15.0 mm LT, presentando diferencias significativas entre los muestreos ($H = 27.319$; $gl = 2$, $p < 0.001$). En cuanto a los machos, el intervalo fue de 9.0 a 19.0 mm LT, encontrándose diferencias significativas entre los tres muestreos ($H = 27.319$; $gl = 2$, $p < 0.001$). Por su parte, las hembras inmaduras se ubicaron en un intervalo de 11 a 21 mm LT, presentando diferencias significativas entre los muestreos ($F = 8.874$, $p < 0.005$). Por último, las hembras maduras con osteguitos se mantuvieron en un intervalo de 12.0 a 20.5 mm y también se encontraron diferencias significativas en las tallas entre los muestreos ($F = 4.987$, $p < 0.005$).

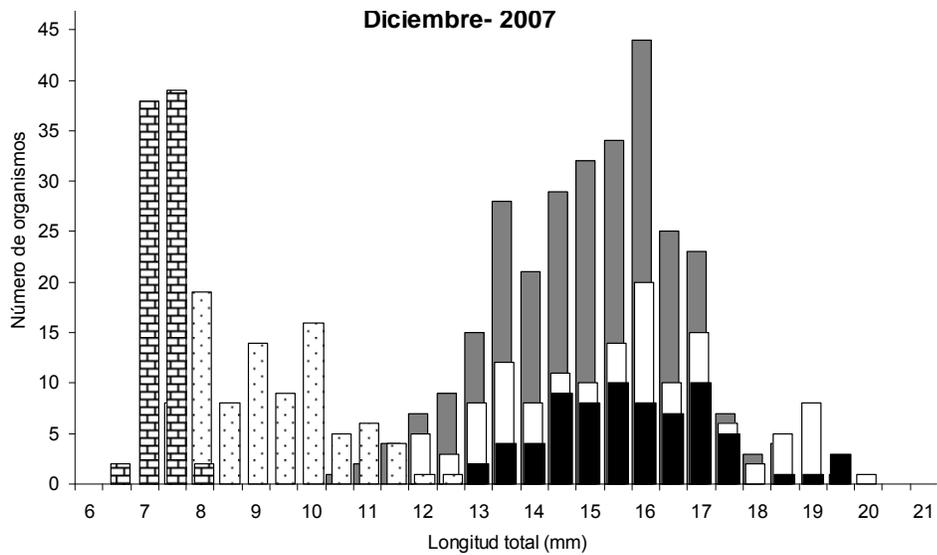
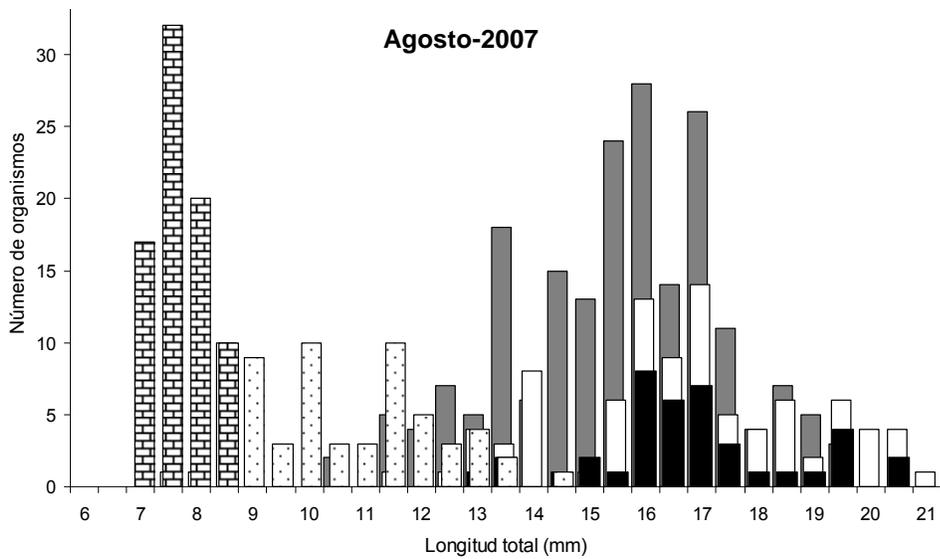
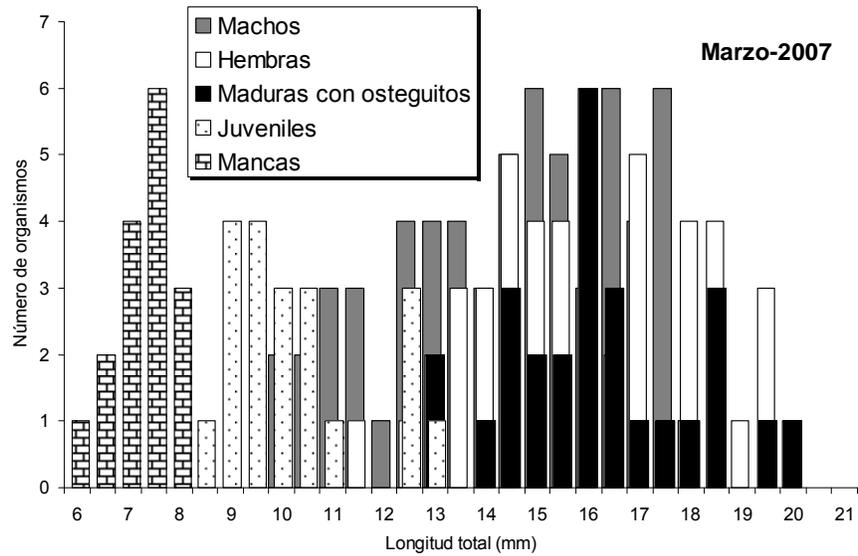


Figura 19. Histogramas de frecuencia de tallas por fase de vida de *Creaseriella anops* del cenote Boca del Puma.

La distribución de tallas por muestreo de cada fase de vida para el cenote Tres Bocas (Fig. 20) indica que las mancás presentaron un intervalo de talla de 6.5 a 7.5 mm de longitud total, los juveniles de 7.5 a 13.0 mm, los machos de 10.0 a 17.5 mm, las hembras inmaduras de 12.0 a 18.5 mm y las hembras maduras con osteguitos de 12.0 a 19.0 mm.

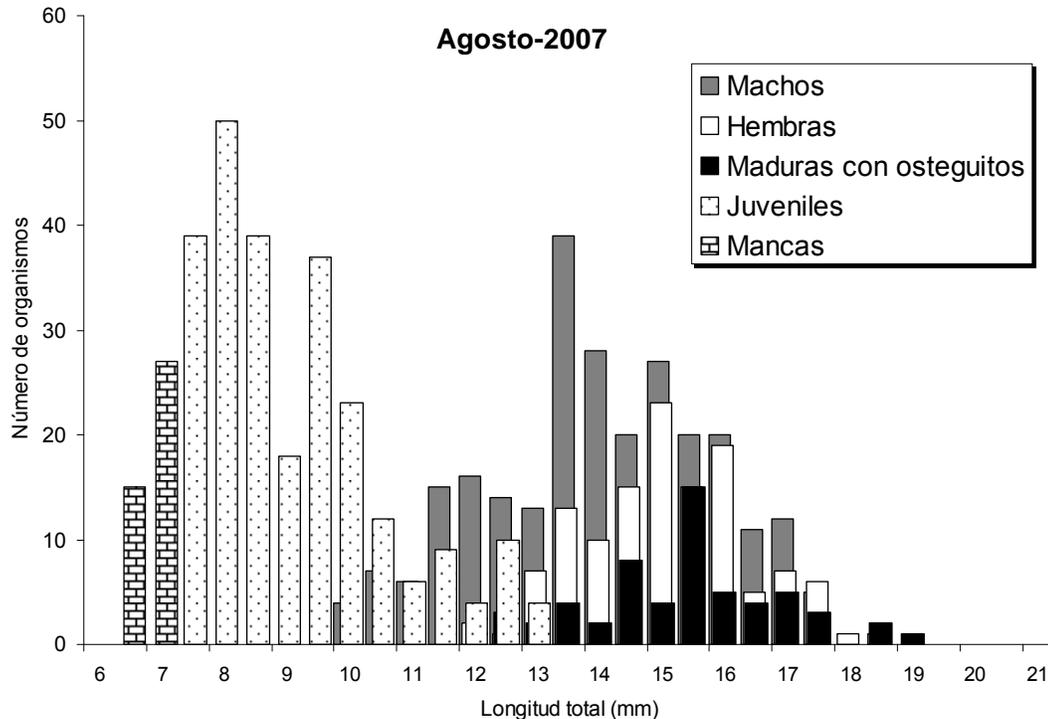


Figura 20. Histograma de frecuencia de tallas de *Creaseriella anops* del cenote Tres Bocas.

La distribución de tallas por muestreo de cada fase de vida para el cenote Aktun Jaleb muestra un patrón similar al de los cenotes Boca del Puma y Tres Bocas (Fig. 21). Las mancás presentaron un intervalo de talla de 6 a 8.5 mm de longitud total, encontrándose diferencias significativas en las tallas en los muestreo ($H = 47.006$, $gl = 2$, $p < 0.001$), los juveniles tuvieron un intervalo de 7 a 14 mm, presentando diferencias significativas entre los muestreos ($H = 16.095$, $gl = 2$, $p < 0.001$). Los machos se ubicaron en un intervalo de 10 a 19 mm de longitud, y no se encontraron diferencias significativas entre los muestreos ($F = 1.515$, $p = 0.221$). Por su parte las hembras inmaduras estuvieron en un intervalo de 11 a 19 mm, presentando diferencias significativas entre los muestreos ($F = 10.306$, $p < 0.001$). Por último, las hembras maduras con osteguitos se mantuvieron en un intervalo de 14 a 17 mm, encontrándose diferencias significativas en las tallas en los muestreos ($H = 5.158$, $p = 0.048$).

Al comparar las tallas entre machos y hembras, las hembras fueron más grandes que los machos en todos los cenotes (Boca del Puma $U = 85,274$, $n_1 = 547$ (machos), $n_2 = 421$ (hembras), $p < 0.01$; Cenote Aktun Jaleb $U = 20,297$, $n_1 = 302$ (machos), $n_2 = 235$ (hembras), $p < 0.01$; Cenote Tres Bocas $U = 48,963$, $n_1 = 255$ (machos), $n_2 = 183$ (hembras), $p < 0.01$).

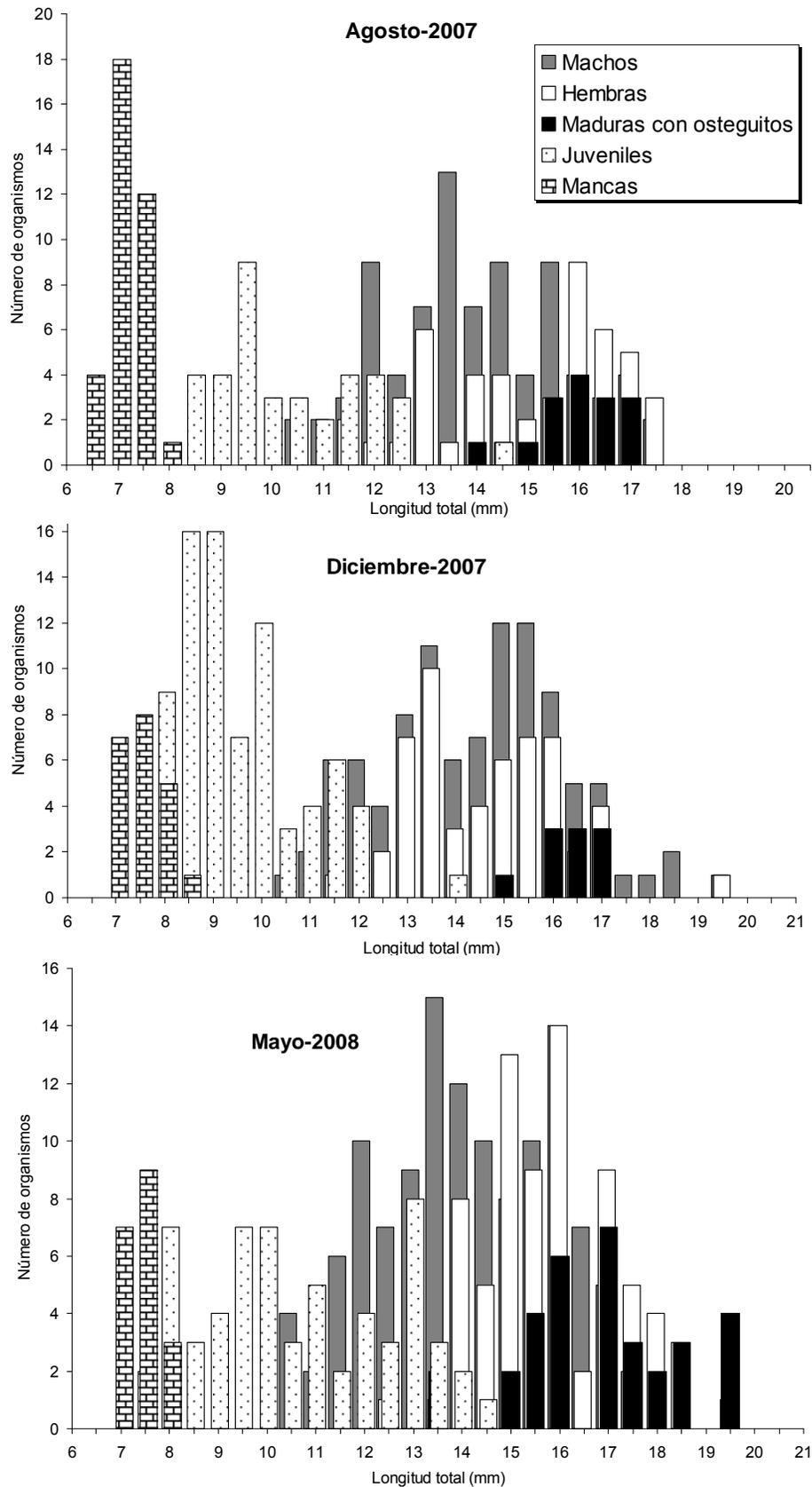


Figura 21. Histogramas de frecuencia de tallas por fase de vida de *Creaseriella anops* del cenote Aktun Jaleb.

Relaciones morfométricas y crecimiento relativo

La relación entre la longitud total y el ancho total de los isópodos recolectados en el cenote Boca del Puma fue de tipo lineal para todas las fases de vida (Fig. 22).

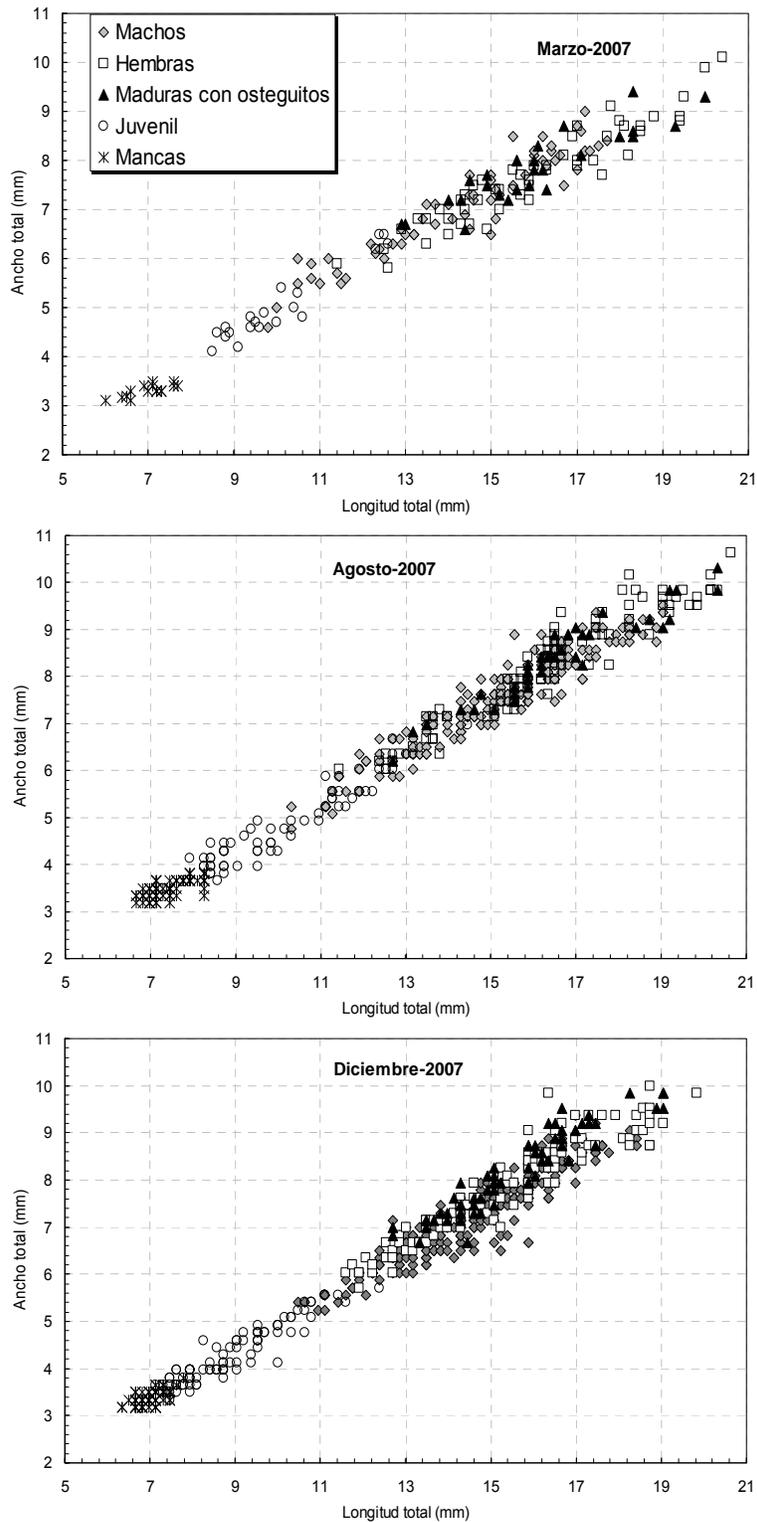


Figura 22. Relación entre la longitud total y el ancho total para cada fase de vida de *Creaseriella anops* recolectados en el cenote Boca del Puma.

En todos los casos, los índices de correlación (r) fueron significativos ($p < 0.05$), con valores por encima de 0.92, excepto para las mancas, donde se obtuvieron valores de r de 0.77 para marzo-2007, 0.71 para agosto-2007 y 0.63 para diciembre-2007.

Al igual que en el cenote Boca del Puma, en los cenotes Tres Bocas y Aktun Jaleb las relaciones entre la longitud total y el ancho total en cada fase de vida fueron de tipo lineal (Fig. 23 y 24). Las mancas también fueron las que presentaron el menor coeficiente de correlación; sin embargo, estos fueron estadísticamente significativos, con valores de $r = 0.54$ para el cenote Tres Bocas, y $r = 0.56$ para agosto-2007, $r = 0.67$ para diciembre-2007 y $r = 0.61$ para mayo-2008, en el cenote Aktun Jaleb.

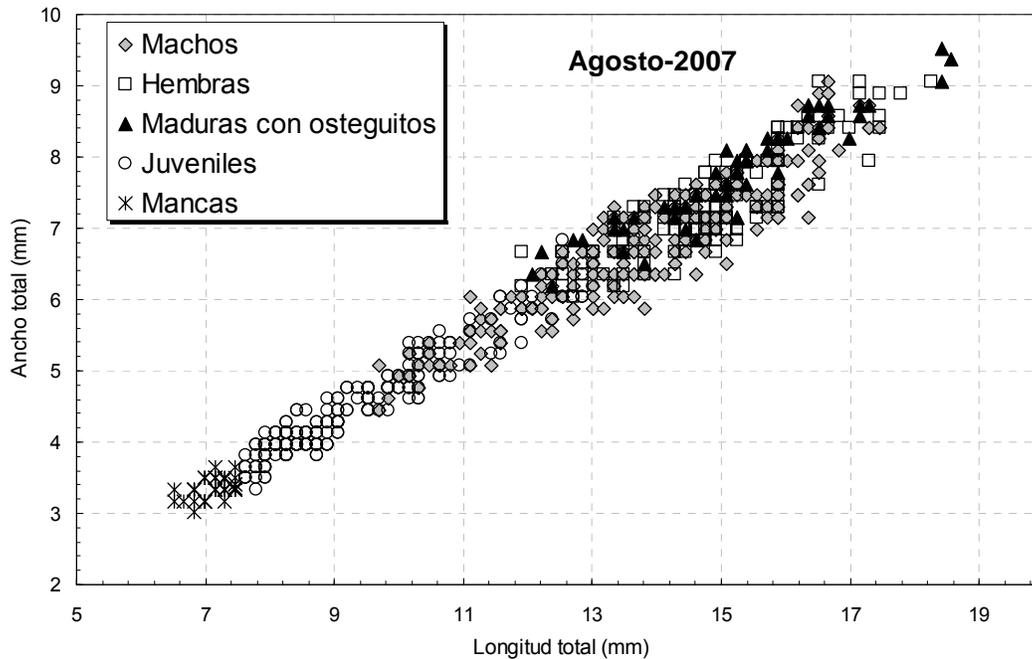


Figura 23. Relación entre la longitud total y el ancho total para cada fase de vida de *Creaseriella anops* para el cenote Tres Bocas.

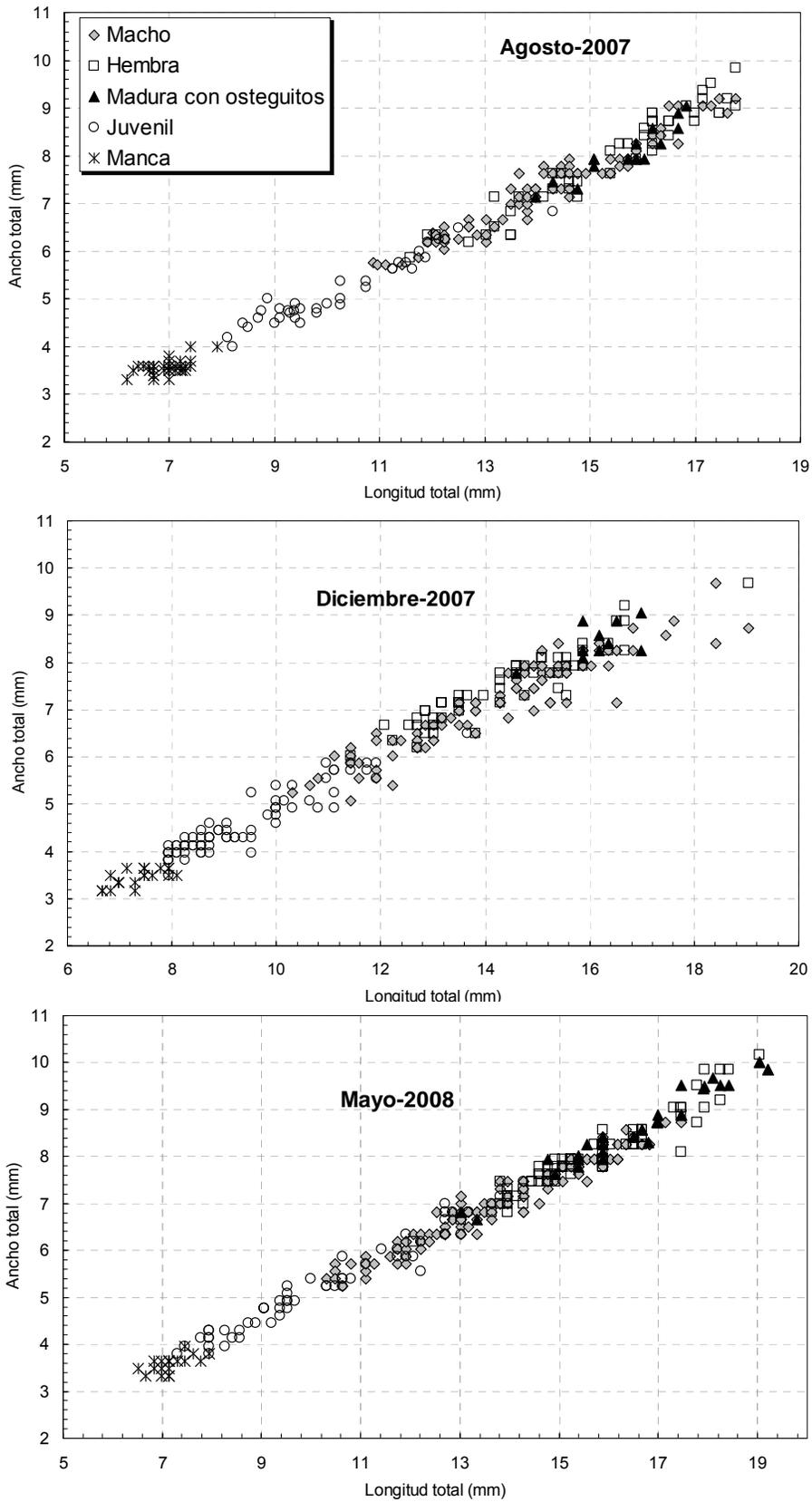


Figura 24. Relación entre la longitud total y el ancho total para cada fase de vida de *Creaseriella anops* del cenote Aktun Jaleb.

El tipo de crecimiento mostró un patrón similar, predominantemente isométrico, en las fases de vida en cada cenote, a excepción de las mancás que presentaron un crecimiento alométrico negativo (cenote Boca del Puma $t= 5.11$; cenote Aktun Jaleb $t= 6.38$, cenote Tres Bocas $t= 2.38$, $P<0.05$). Es decir, en las mancás, la longitud total incrementa a una tasa mayor que el ancho total. Sin embargo, los bajos valores de r^2 indican una débil relación entre ambas dimensiones (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados de los análisis de regresión de los datos morfométricos de *Creaseriella anops*, con datos Log-transformados. N, número de individuos; r^2 , coeficiente de determinación; LT, longitud total; AT, ancho total; -, alométrico negativo; =, isométrico.

	N	Ecuación de la regresión	r^2	Crecimiento
Cenote Boca del Puma				
Mancas	176	$\text{LogAT} = 0.0151 + (0.605 * \text{LogLT})$	0.52	-
Juveniles	177	$\text{LogAT} = -0.322 + (1.004 * \text{Log LT})$	0.91	=
Machos	547	$\text{LogAT} = -0.298 + (0.996 * \text{LogLT})$	0.90	=
Hembras	282	$\text{LogAT} = -0.252 + (0.961 * \text{LogLT})$	0.88	=
Maduras con osteguitos	139	$\text{LogAT} = -0.164 + (0.894 * \text{LogLT})$	0.81	=
Cenote Aktun Jaleb				
Mancas	75	$\text{LogAT} = 0.285 + (0.307 * \text{LogLT})$	0.14	-
Juveniles	176	$\text{LogAT} = -0.307 + (1.001 * \text{Log LT})$	0.89	=
Machos	302	$\text{LogAT} = -0.278 + (0.986 * \text{LogLT})$	0.90	=
Hembras	175	$\text{LogAT} = -0.317 + (1.028 * \text{Log LT})$	0.90	=
Maduras con osteguitos	44	$\text{LogAT} = -0.323 + (1.031 * \text{LogLT})$	0.74	=
Cenote Tres Bocas				
Mancas	42	$\text{LogAT} = 0.150 + (0.439 * \text{LogLT})$	0.17	-
Juveniles	251	$\text{LogA} = -0.355 + (1.039 * \text{Log LT})$	0.92	=
Machos	255	$\text{LogAT} = -0.310 + (1.001 * \text{LogLT})$	0.87	=
Hembras	125	$\text{LogAT} = -0.253 + (0.955 * \text{Log LT})$	0.74	=
Maduras con osteguitos	58	$\text{LogAT} = -0.231 + (0.948 * \text{LogLT})$	0.88	=

El análisis de comparación de líneas de regresión entre las dos variables con los datos transformados muestra diferencias significativas entre los valores de las pendientes entre fases de vida para cada cenote (Fig.25) (cenote Boca del Puma $F = 12.94$, cenote Aktun Jaleb $F = 11.96$, cenote Tres Bocas $F = 3.43$; en todos $p < 0.05$). Sin embargo, al eliminar a las mancás del análisis, no se encontraron diferencias significativas entre las pendientes de los machos, las hembras inmaduras, las hembras maduras con osteguitos, y los juveniles ($p > 0.05$).

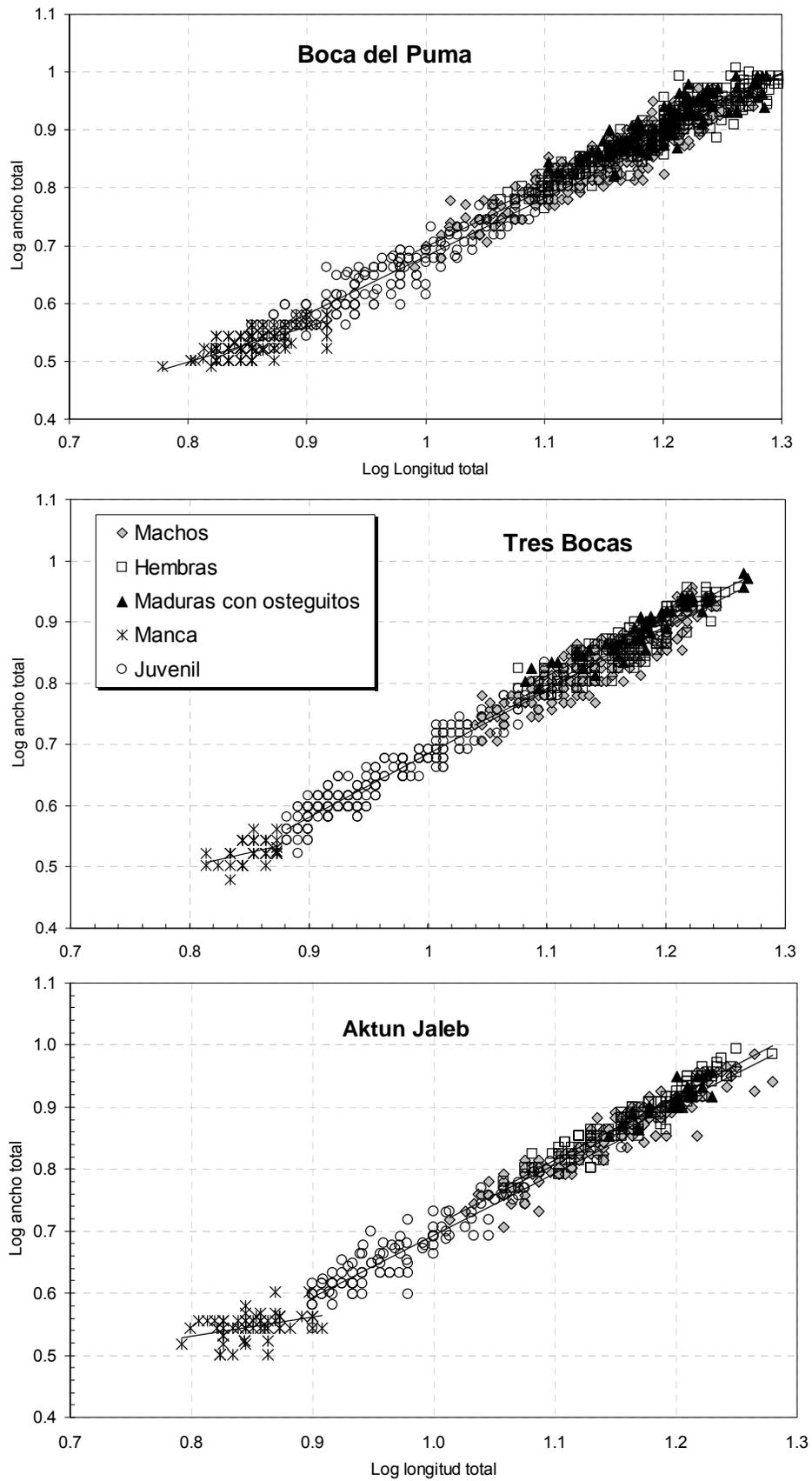


Figura 25. Relación entre la longitud total y el ancho total para cada fase de vida de *Creaseriella anops* por cenote (datos Log-transformados). Líneas de tendencia estimadas por mínimos cuadrados.

Talla media de madurez

Se utilizó un total de 137 hembras maduras con osteguitos y 849 machos para el análisis de la talla de madurez. La proporción para ambos sexos por clase de talla aumentó logísticamente con la longitud ($r^2 = 0.98$, $p < 0.05$, para hembras y $r^2 = 0.99$, $p < 0.05$ para machos). El tamaño estimado al 50% de madurez sexual fue de 15.7 ± 0.09 mm LT para hembras maduras con osteguitos y 14.6 ± 0.04 mm LT para machos, encontrándose diferencias significativas en la distribución ($D = 0.24$, $D_{0.05} = 0.10$, $n_1 = 137$, $n_2 = 849$) (Fig. 26).

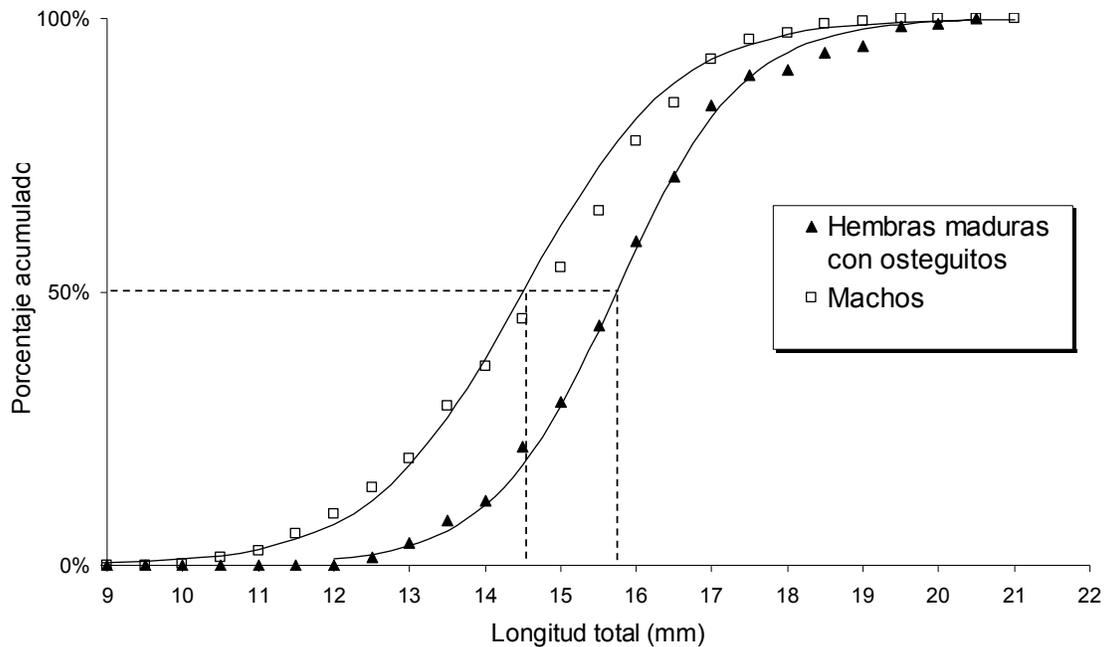


Figura 26. Curva logística de madurez sexual de las hembras maduras con osteguitos y machos de *Creaseriella anops*, mostrando la longitud media de madurez sexual (L_{50}).

Análisis de frecuencia de tallas

En el análisis de descomposición modal, en las muestras provenientes de los cenotes Boca del Puma y Aktun Jaleb se detectaron seis componentes modales, con una distribución muy similar entre ambos cenotes (Fig. 27). En el cenote Tres Bocas solo se pudieron identificar cinco componentes modales, de los cuales el primero incluye a mancas y algunos juveniles. Esta sobreposición puede deberse al alto número de juveniles encontrados en esa muestra (Fig. 28). Sin embargo, en todos los casos los índices de separación fueron >2 , lo que indica que pueden ser perfectamente separados (Sparre y Venema, 1995) (Tabla 4). La mayor parte de la población en los tres cenotes se ubicó en los componentes cuarto y quinto. En los cenotes Boca del Puma y Aktun Jaleb, el primer componente corresponde a las tallas de la fase de manca de 6-9 mm de longitud total.

De acuerdo con la rutina ELEFAN, la constante de crecimiento K fue de 0.53 mm por año y la longitud máxima L_{∞} de 22.05 mm para el cenote Boca del Puma.

Para el cenote Aktun Jaleb, los valores obtenidos fueron $K = 0.49$ mm por año y $L_{\infty} = 22.48$ mm. En el caso del cenote Tres Bocas no fue posible la estimación debido a que solo se hizo un muestreo.

Tabla 4. Resultado de los análisis de descomposición modal por el método de Bhattacharya para los tres cenotes. n.a. = no aplica.

Boca del puma				
Grupo modal	Media (mm)	Desviación estándar	Población	Indice de separación
1	7.49	0.39	199	n.a.
2	10	0.43	70	6.12
3	11.65	0.5	74	3.55
4	13.52	0.71	249	3.09
5	16.07	1.01	626	2.97
6	19.37	0.67	63	3.93

Aktun Jaleb				
Grupo modal	Media (mm)	Desviación estándar	Población	Indice de separación
1	7.52	0.47	97	n.a.
2	9.33	1.09	137	2.32
3	12.14	0.7	119	3.14
4	13.97	0.7	189	2.61
5	16.12	0.96	278	2.59
6	19.08	1.04	18	2.96

Tres Bocas				
Grupo modal	Media (mm)	Desviación estándar	Población	Indice de separación
1	8.45	0.98	226	n.a.
2	12	1.12	138	3.38
3	13.63	0.4	109	2.14
4	15.33	0.81	231	2.81
5	18.53	0.32	5	5.66

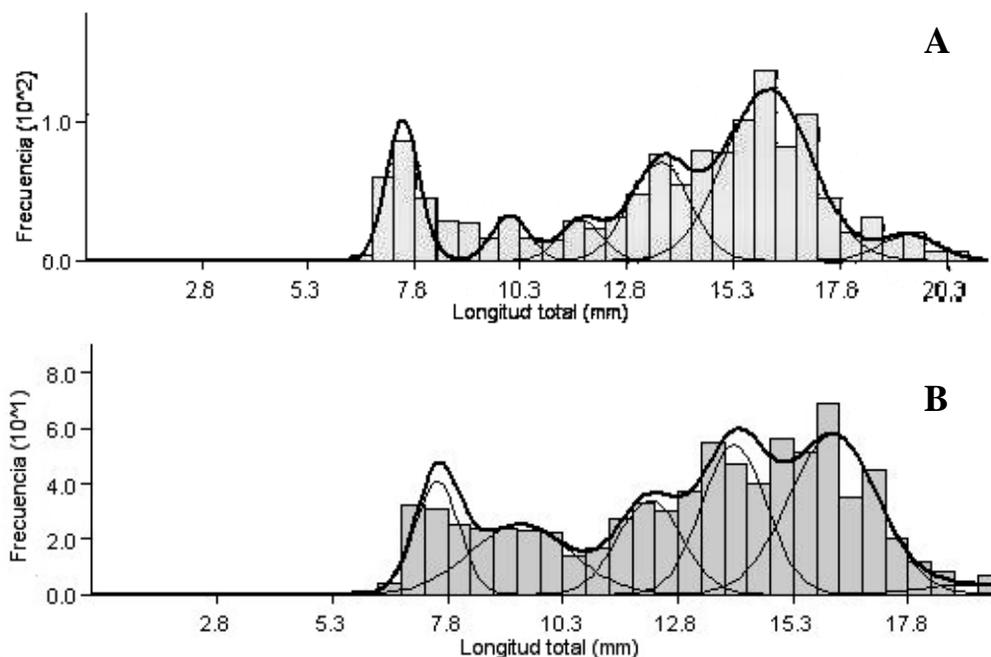


Figura 27. Descomposición modal de las cohortes de *Creaseriella anops*, por el método Bhattacharya; A) cenote Boca del Puma, B) cenote Aktun Jaleb.

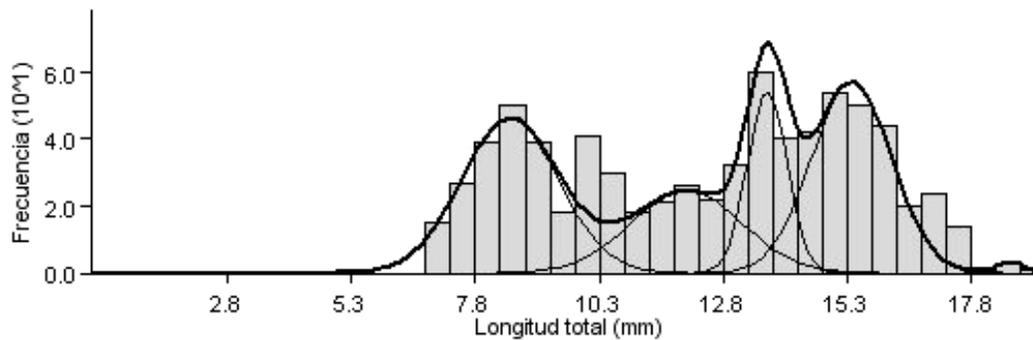


Figura 28. Descomposición modal de las cohortes de *Creaseriella anops* por el método Bhattacharya para el cenote Tres Bocas.

Adición y actualización de características taxonómicas

Phylum Arthropoda

Subphylum Crustacea Brünnich, 1772

Clase Malacostraca Latreille, 1806

Orden Isopoda Latreille, 1817

Familia Cirolanidae Dana, 1852

***Creaseriella anops* (Creaser, 1936)**

Localidad tipo: Cueva Santa Elena, Yucatán, México.

Sinonimia: *Cirolana anops* Creaser, 1936.

Referencias importantes: Creaser (1936), Rioja (1953).

Descripción: Especie robusta, sin pigmento y sin ojos, cabeza oblonga, pentagonal, dos veces más larga que ancha, borde anterior carinado. Cuerpo completamente enrollable en bola, primer pereonito casi dos veces más largo que los siguientes. Pereonitos 2-7 iguales en longitud, cuarto pereonito más ancho. Epímero del primer segmento visiblemente más grande, epimeros del 2-6 carinados, distintivamente separados y aumentando en tamaño hacia la parte posterior del cuerpo, las dos últimas en forma de hoja. Pleón compuesto por 5 segmentos, el primero casi completamente cubierto por el último pereonito (Fig. 29). Telson redondeado, con el borde del margen ondulado con 8 a 10 muescas. Longitud máxima del cuerpo a lo largo de la línea media dorsal, de la cabeza hasta el margen posterior del pleotelson, de 6.2 a 20.6 mm. El ancho máximo del cuerpo, medido dorsalmente al nivel del cuarto pereonito, presenta un intervalo de 3.1 a 10.6 mm; talla máxima de las hembras siempre ligeramente superior a la de los machos.

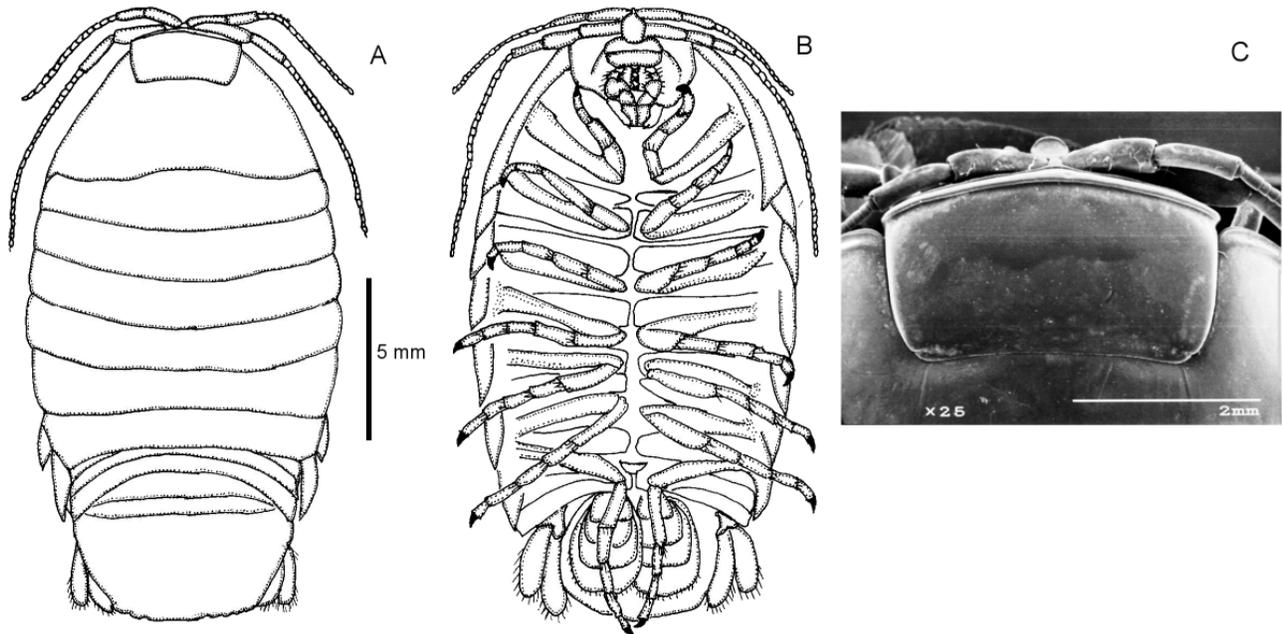


Figura 29. *Creaseriella anops*; A) Vista dorsal, B) vista ventral, C) micrografía electrónica del cefalón.

Complejo cípeo-labral con lámina frontal redondeada en su vista dorsal, en forma pentagonal, con una pequeña protuberancia en el borde anterior en vista ventral (Fig 30A). Cípeo con una escotadura en su parte anterior en la que se asienta la lámina frontal. Lóbulos laterales del cípeo con dos salientes redondeadas, dirigidas hacia la parte posterior, donde se unen los cóndilos de las mandíbulas. Labro trapezoidal con la base larga en contacto con el cípeo, base corta cóncava y con dos ángulos redondeados, el margen distal del labro con una línea regular de setas simples (Fig. 30B).

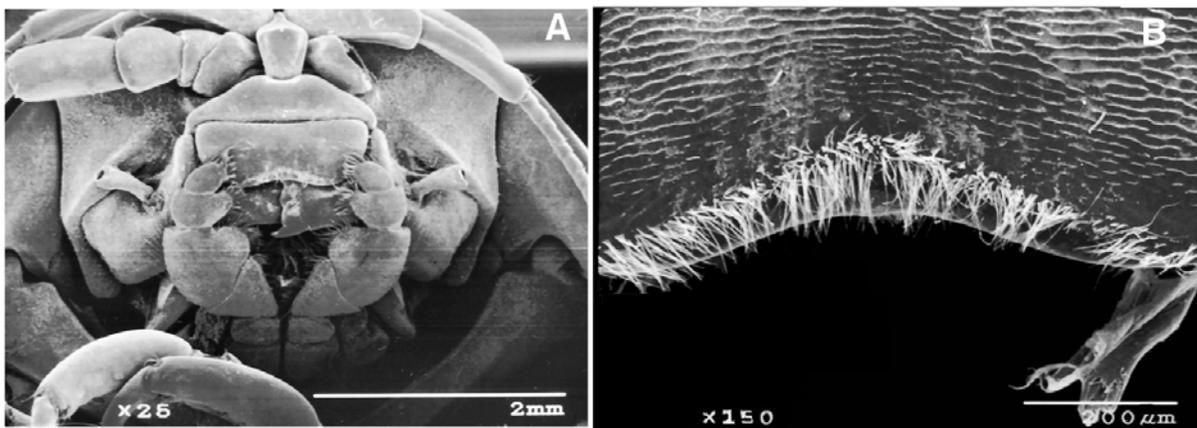


Figura 30. Micrografía electrónica de barrido de la cabeza de *Creaseriella anops*; A) Vista ventral del complejo cípeo-labral, B) labro.

Anténula sin alcanzar el borde del pereonito 1, con 2 artejos en el pedúnculo, el primero más ancho que el segundo. En cada artejo se presentan setas simples y

4-5 setas sensoriales en el primer artejo y 2-3 en el segundo. Flagelo más largo que el pedúnculo, proporcionalmente casi 1.5:1, con 15-27 artejos (Fig. 31A). Con excepción del primer artejo, en cada uno de ellos se presentan 2-3 estetascos en el ángulo superior; en el ángulo inferior se presenta, de manera intercalada, una seta simple. Artejo terminal con un grupo de 3-5 setas simples y una seta sensorial (Fig. 31B).

Antena alcanzando el borde posterior del pereonito 4. Pedúnculo con 5 artejos, longitud de los 3 primeros muy similar entre sí, 4° dos veces más largo que los primeros, 5° más delgado y casi 3 veces el largo de los primeros (Fig. 31C). Artejos 2 y 3 del pedúnculo con setas simples, 4° y 5° con setas simples y 2-3 setas sensoriales (Fig. 31D). Flagelo con 24-38 artejos, cada uno con setas simples; en el ángulo superior se observan setas simples. Artejo terminal con un grupo de 2-4 setas simples.

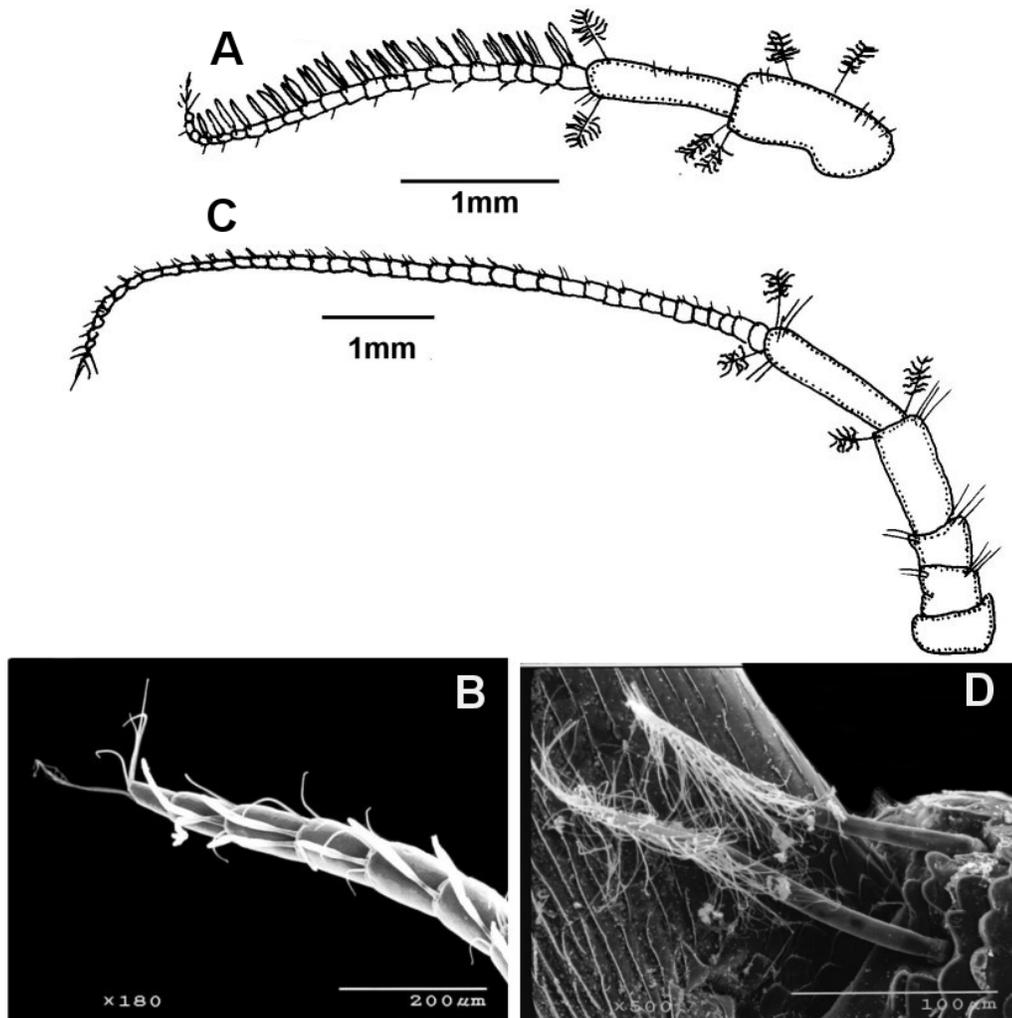


Figura 31. *Creaseriella anops*; A) Anténula, B) micrografía electrónica de la parte distal de la anténula, C) antena, D) micrografía electrónica de las setas sensoriales del pedúnculo de la anténula.

Mandíbula con par incisiva con 3 dientes en la mandíbula derecha y 4 en la izquierda (Fig. 32A). Lacinia mobilis redondeada, con 6-9 dientes (Fig. 32B), par molaris en forma de lengua con el margen superior ovalado provisto con 14-18 espinas denticuladas marginales (Fig. 32C). Palpo mandibular con 3 articulaciones, 1ª lisa, 2ª con setas simples en su mitad posterior y 4-5 espinas aserradas, 3ª con 15 espinas robustas y de 3-4 espinas aserradas (Fig. 32D).

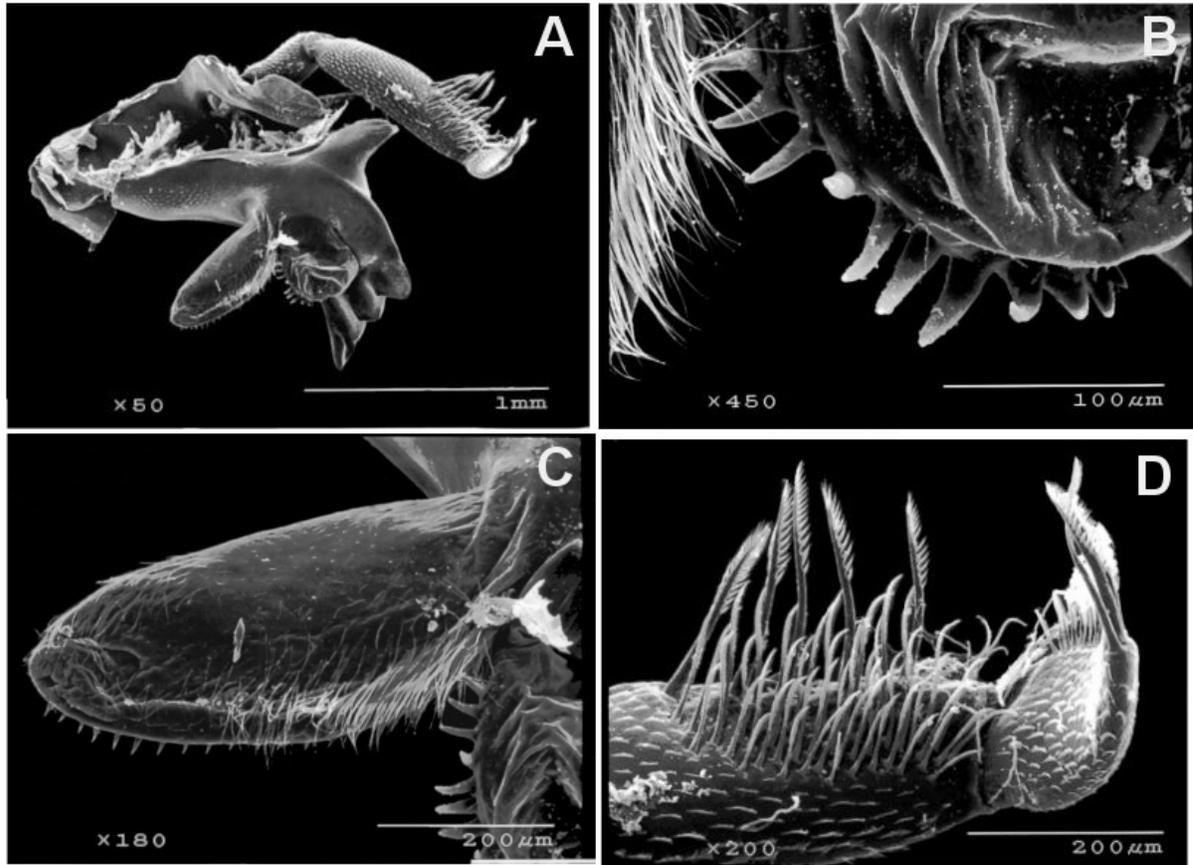


Figura 32. Micrografía electrónica de la mandíbula de *Creaseriella anops*: A) Mandíbula izquierda, B) palpo mandibular.

Maxílula con lóbulo interno redondeado, con 3 espinas circumplumosas, lóbulo lateral ensanchado y curvado, con 10-12 dientes marginales gruesos, fuertemente quitinizados y ligeramente curvados, dientes de la porción distal más grandes que los otros (Fig. 33A, B).

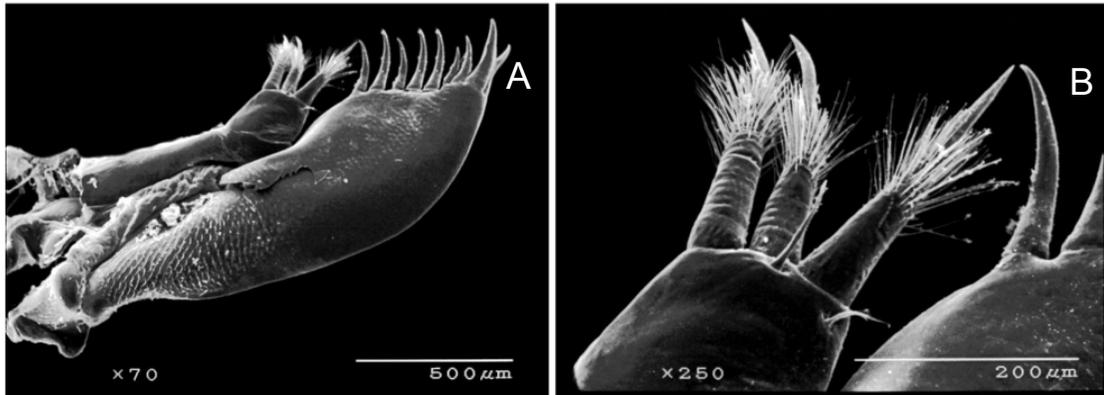


Figura 33. Micrografía electrónica de la maxílula de *Creaseriella anops*; A) Maxílula, B) lóbulo interno.

Maxila con lóbulo externo con 4-6 setas plumosas sobre un lado en la parte distal, borde interno con 4 espinas cortas aguzadas, de 12-14 espinas largas y tres espinas plumosas. Lóbulos medio e interno solo con espinas largas (Fig. 34A, B).

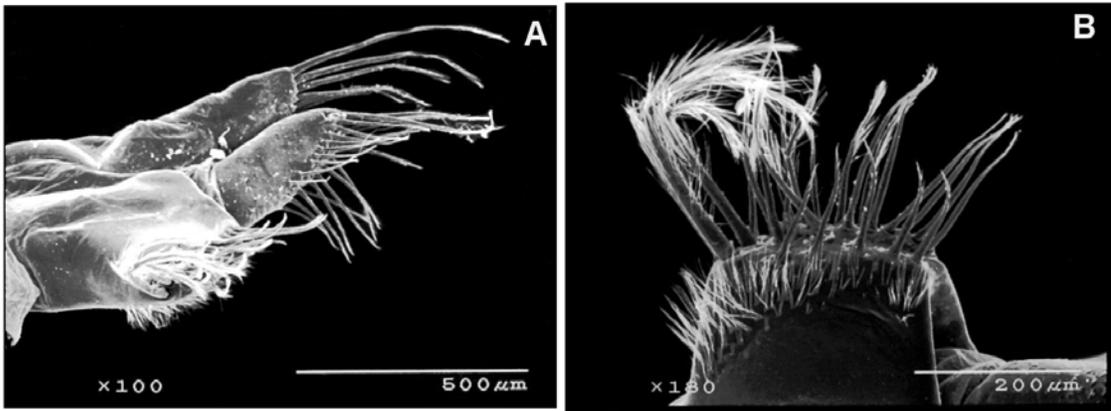


Figura 34. Micrografía electrónica de la maxila de *Creaseriella anops*; A) Maxila, B) lóbulo externo.

Basipodito del maxilípedo curvado con 2 articulaciones desiguales, 2ª más ancha que la primera, palpo (ó endopodito) con 5 articulaciones, 1ª sin setas, las 4 siguientes con numerosas setas en los dos bordes (Fig. 35A). Endito bien desarrollado, con 13 setas plumosas largas y 3 ganchos de acoplamiento gruesos (Fig. 35B).

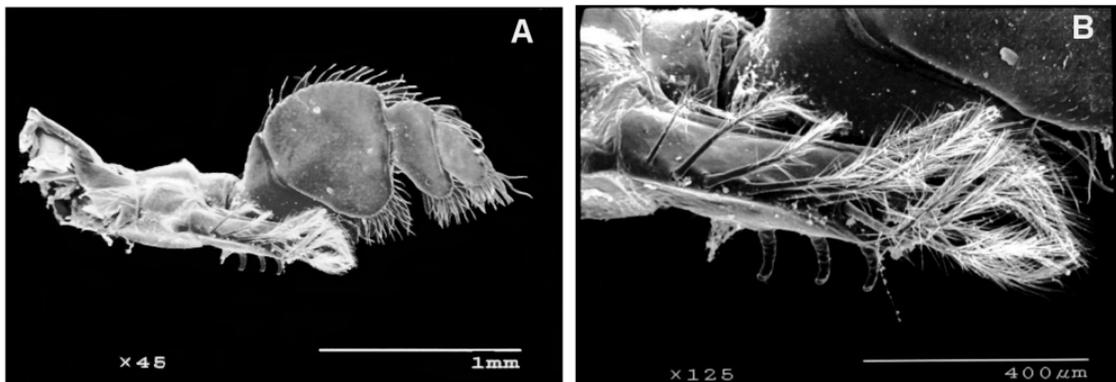


Figura 35. Micrografía electrónica del maxilípedo de *Creaseriella anops*; A) Maxilípedo, B) endito.

Primer pereiópodo más corto y más robusto que los restantes, pero no haptorial (prensor), base subrectangular provisto de setas simples. Isquio triangular, con 2 setas simples, una en la parte media interna y una en la distal externa. Mero con 4 espinas cortas en el borde interno y 2 setas en la parte distal externa. Carpo reducido en forma triangular con 1 espina y 1 seta simple en la parte distal interna (Fig. 36A). Própodo curvado con una hilera de 3 espinas en el borde interno y provisto de varias setas simples (Fig. 36B). Dactilo corto, robusto y arqueado, terminando en 4 uñas, 2 principales, la externa 2 veces más ancha y más larga que la interna, entre estas se observan dos uñas más pequeñas; en el borde distal del dactilo existe una estructura denominada órgano dactilopódico, que es un conjunto de 4 setas simples que emergen de un mismo surco (Fig. 36C).

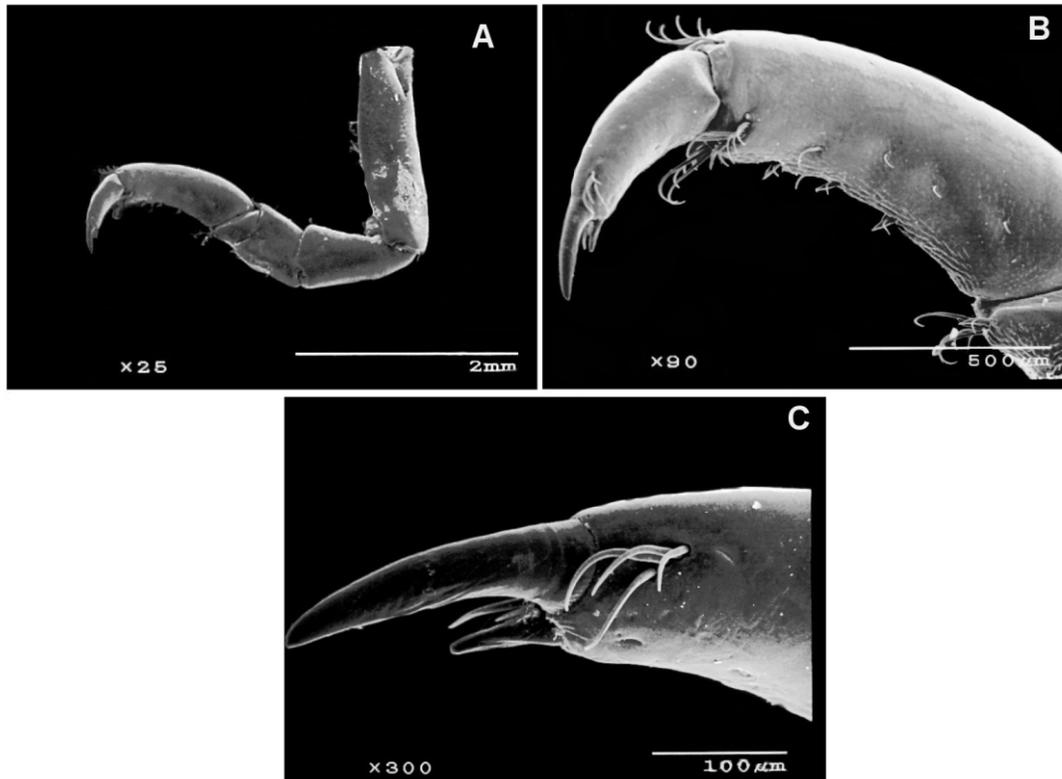


Figura 36. Micrografía electrónica del pereiópodo 1 de *Creaseriella anops*; A) Vista lateral, B) própodo y dactilo, C) uñas del pereiópodo 1.

Pereiópodos 2-7 ambulatorios, la base y el isquio aumentan de tamaño hacia los pereiópodos posteriores, siendo más largo en los 6° y 7°. Mero de similar tamaño, en todos los pereiópodos pero menos ancho en su base. Carpo del 2° y 3° pereiópodo más corto que en los siguientes. Própodo del 2° y 3° pereiópodos curvado, del 6° y 7° más largo y delgado. Dactilo disminuyendo de tamaño hacia los posteriores, siempre terminando en dos uñas, se conserva el órgano dactilopódico en todos los pereiópodos (Fig. 37A, C). El número de setas simples se reduce hacia los pereiópodos posteriores e incrementan las espinas simples provistas de setas simples (Fig. 37B). Número de espinas incrementando hacia los pereiópodos posteriores y más largas y aguzadas. Pereiópodos 6 y 7 con 2-3 espinas aserradas tridentadas en la porción distal del isquio, del mero, del carpo y del própodo; en el dactilo se conserva la estructura compuesta por un grupo de setas simples, además

de presentar en la parte interna setas sensoriales (Fig. 37D, E). En la fase de manca, el pereiópodo 7 no presenta setas ni espinas; dactilo y uña reducida (Fig. 37F).

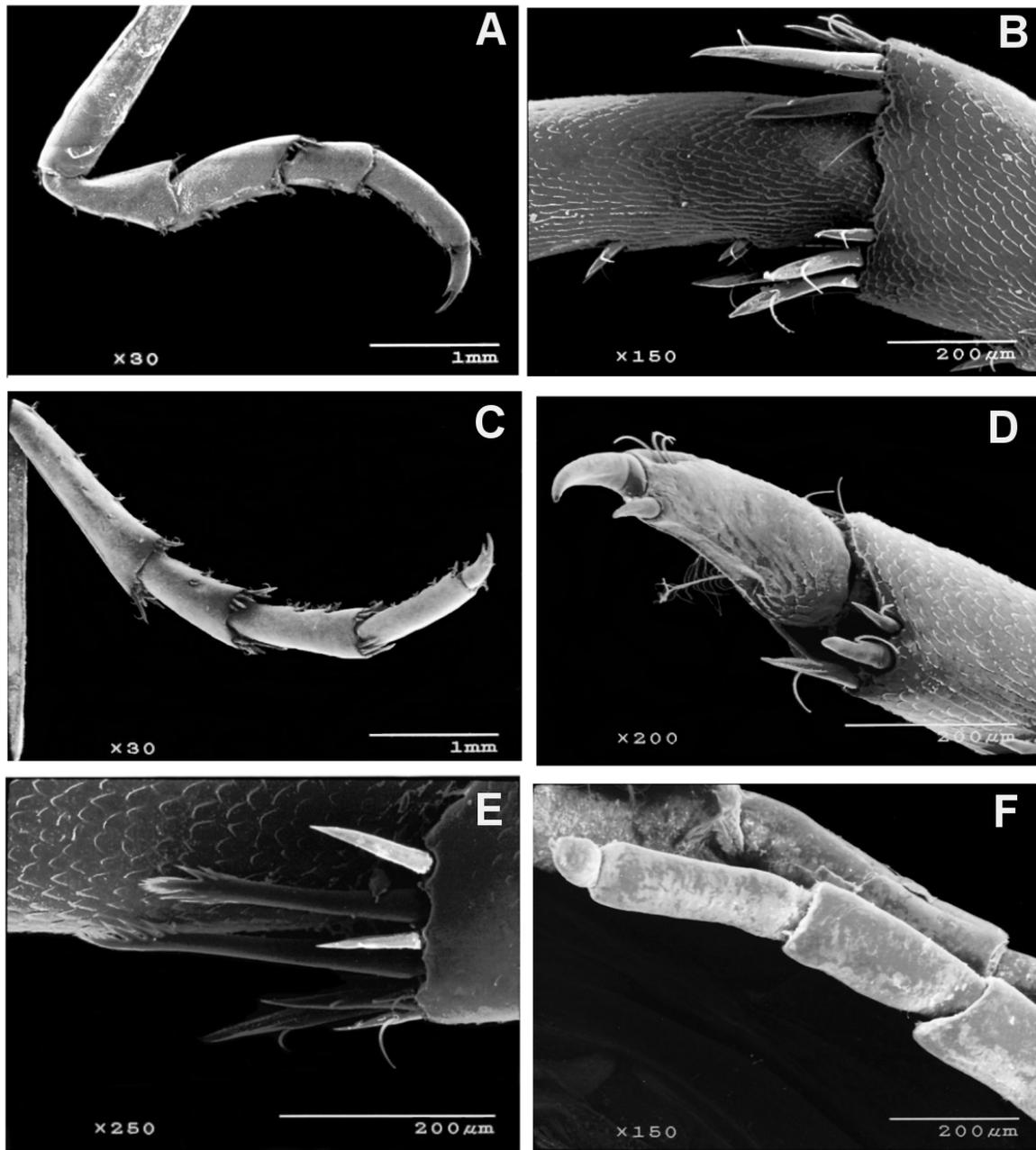


Figura 37. Micrografía del los pereiópodos de *Creaseriella anops*; A) Pereiópodo 2, B) espinas del pereiópodo 2, C) pereiópodo 7, D) própodo y dactilo del pereiópodo 7, E) espinas simples y aserradas del pereiópodo 6, F) pereiópodo 7 de la fase de manca.

Primer pleópodo con el protópodo corto y rectangular, con 5-9 espinas de acoplamiento y abundantes setas plumosas en la parte interna. Exópodo más grande que el endópodo, con un aguijón en su borde externo. Endópodo completamente ovalado. Exópodo y endópodo con abundantes setas plumosas en los bordes inferiores (Fig. 38A). Pleópodo 2 del macho con el endópodo más pequeño que el exópodo, con un apéndice masculino es ligeramente curvado y que sobrepasa en

longitud al pleópodo (Fig. 38B, C). Pleópodos 3-5 muy similares entre sí, exópodo del 3^{er} pleópodo casi tan ancho como largo, con el borde inferior redondeado, del 4^o y 5^o con el borde inferior bilobulado, con setas ligeramente más cortas. Endópodo sin setas y más pequeño que el exópodo.

Urópodos con simpodito subtriangular y liso, borde externo muy curvado, parte distal del borde interno termina con 1 seta plumosa. Endópodo más largo y más ancho que el exópodo, ambos con forma oval alargada, y provistos en todo su borde de abundantes setas plumosas, los bordes presentan pequeñas muescas. Bordes inferiores y externos con espinas cortas y gruesas (Fig. 38D).

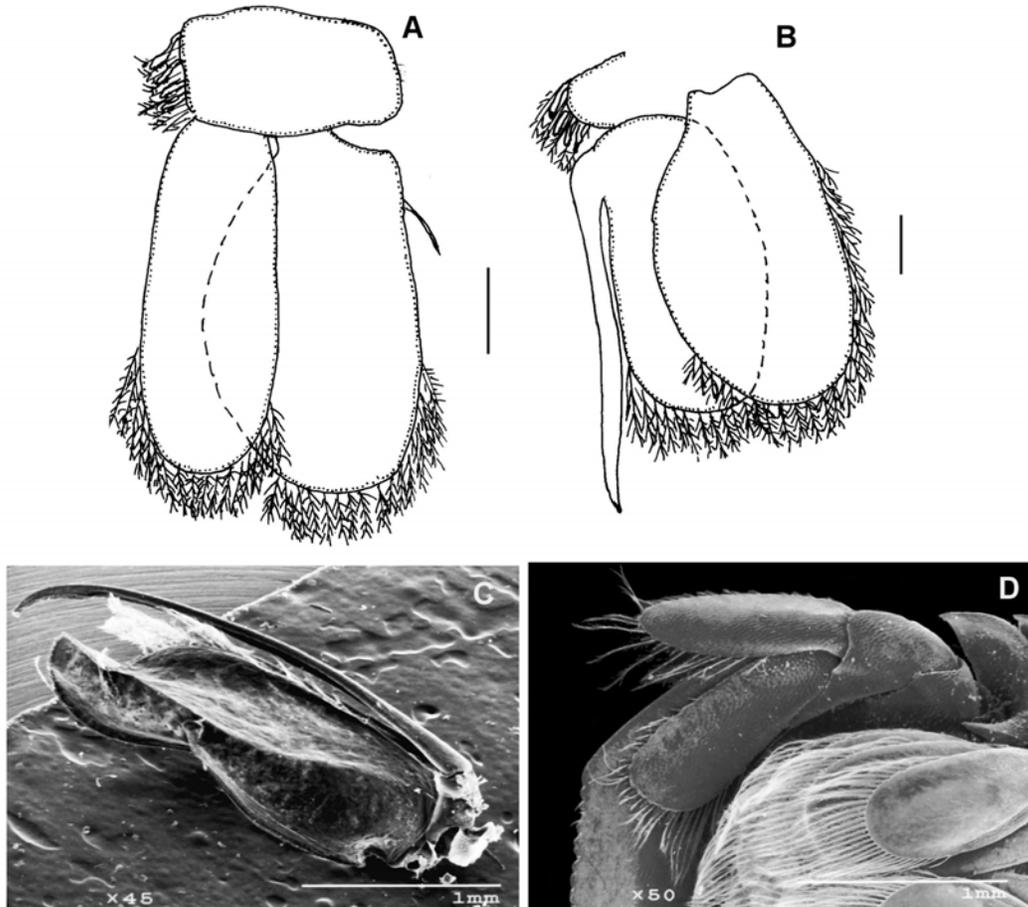


Figura 38. Pleópodos de *Creaseriella anops*; A) Pleópodo 1, B) pleópodo 2 del macho, C) micrografía electrónica del endópodo del pleópodo dos del macho, D) Micrografía del urópodo.

Crustáceos estigobiontes coexistentes con *C. anops*

Junto con las capturas de *C. anops*, en el cenote Boca del Puma también se encontró otra especie de isópodo cirolánido, *Cirolana (anopsilana) cf. yucatanana* Botosaneanu e Iliffe, 2000, dos especies de decápodos *Typhlatya mitchelli* Hobbs y Hobbs, 1976 y *Creaseria morleyi* (Creaser, 1936), y el mysidáceo *Antromysis cenotensis* (Creaser, 1936). Las cuatro especies son estigobiontes y endémicas de la península de Yucatán.

***Cirolana (Anopsilana) cf. yucatanana* Botosaneanu e Iliffe, 2000**

Referencia importante: Botosaneanu e Iliffe, 2000.

Material examinado: 7 ejemplares, Cenote Boca del Puma.

Caracterización: Organismo sin ojos, sin pigmento, cuerpo liso, ventralmente deprimido. Cefalón redondeado en su parte anterior, pereonito 1-4 incrementando en longitud, pereonito 5-7 de igual longitud. Ancho del cuerpo 1/3 de la longitud total desde el margen anterior del cefalón al final del pleotélson (Fig. 39A). Lámina frontalis redondeada, digitiforme aproximadamente del mismo ancho en la parte basal que en la parte distal. Clípeo con la base triangular aplanada con los bordes redondeados. Labrum trapezoidal con la base larga en contacto con el clípeo, margen distal del labrum con una línea regular de pequeñas setas (Fig. 39B). Anténula alcanza el borde anterior del pereonito 3, pedúnculo con 2 segmentos, 2º aproximadamente 1.5 veces más que el 1º. En cada segmento peduncular se observan 2 setas sensoriales plumosas. Flagelo más grande que el pedúnculo, con 10 segmentos, segmento terminal del flagelo con setas simples, 6 segmentos anteriores al terminal con 2 estetáscos cada uno, 1º-4º solo con setas simples (Fig. 39C). Antena larga alcanza la mitad del pereonito 7, pedúnculo antenal con 5 segmentos, incrementando en su longitud. Los primeros 3 sub iguales, 4º casi la longitud de los 3 primeros, 5º 1.5 veces la longitud de los tres primeros. Cada segmento peduncular con 3-4 setas plumosas sensoriales. Flagelo con 21 segmentos, 4.5 veces la longitud del pedúnculo, cada segmento con 2-3 setas simples, segmento terminal con 5 setas simples (Fig. 39D). Pereiópodos y pleópodos característicos de *Anopsilana*, dactilos delgados decreciendo en tamaño hacia los posteriores, endopoditos de los pleópodos 3-5 mucho más pequeños que los exopoditos y sin setas, exopoditos del 3-5 bipartidos (Fig. 39E, F, G). Urópodos sobrepasando ligeramente el pleotélson, simpodito subtriangular, exopodito más delgado y más corto que el endopodito (Fig. 39H).

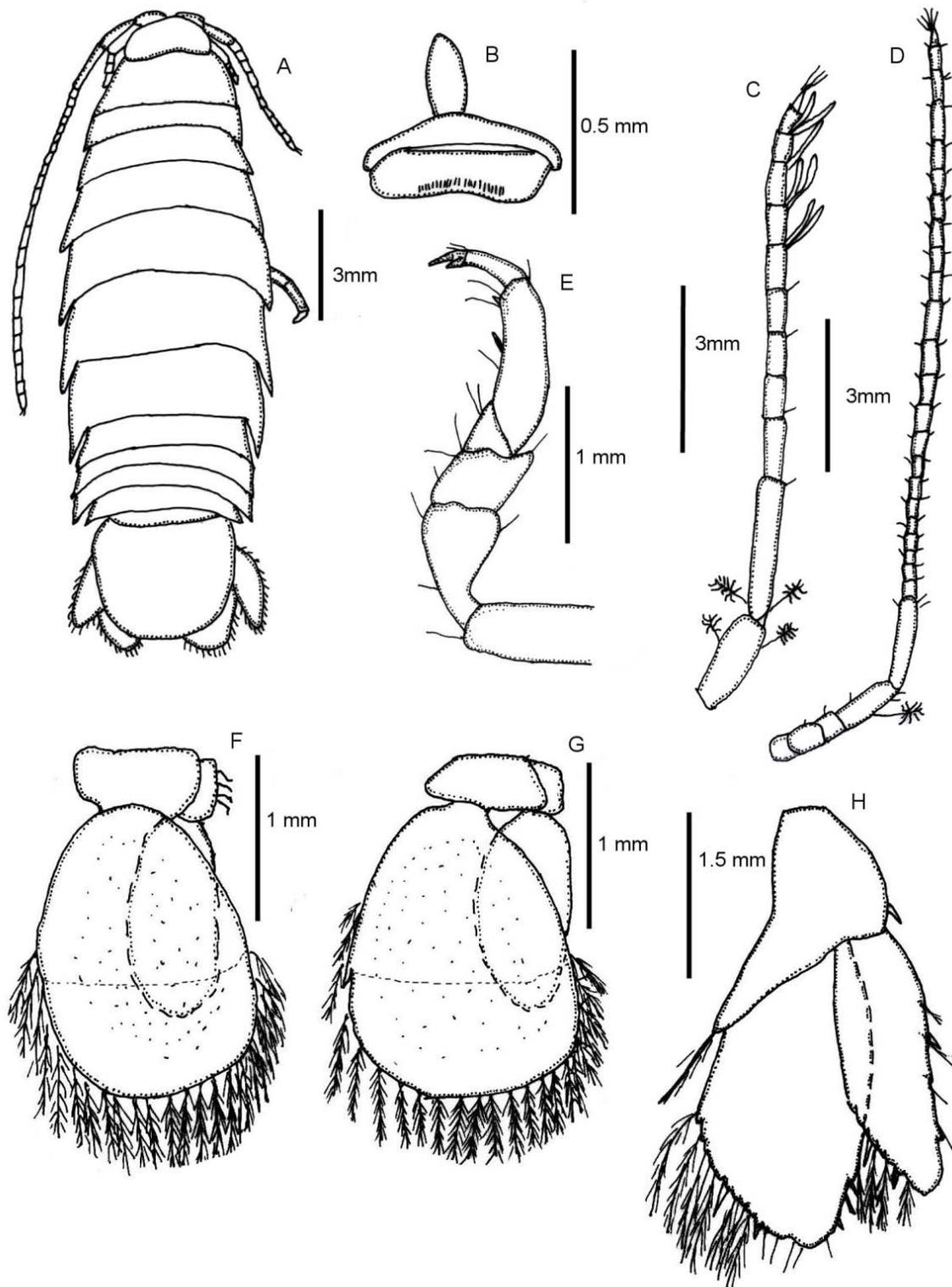


Figura 39. *Cirolana (Anopsilana) cf. Yucatanana*; A) Vista dorsal, B) complejo cílepo-labral, C) anténula, D) antena, E) pereiópodo 1, F) pleópodo 4, G) pleópodo 5, H) urópodo.

Discusión

De acuerdo con la clasificación presentada por Alcocer *et al.* (1998), los cenotes estudiados en el presente trabajo son del tipo más común, con aguas cristalinas, arenas limpias y/o fondos rocosos, y masas de aguas homogéneas. Estos cenotes contrastan con los que presentan aguas estancadas, turbias y estratificación térmica. Los mayores valores en porcentaje de saturación de oxígeno se encontraron en la superficie con el 70%, decreciendo con la profundidad a 25%, excepto en el cenote Aktun Jaleb, donde se observaron valores muy bajos de concentración de oxígeno desde la superficie. Esto puede deberse a la cantidad de materia orgánica presente donde se midió este parámetro.

Con base en las características mencionadas por Schmitter-Soto *et al.* (2002), los cenotes estudiados son cenotes jóvenes y lóticos, que presentan una buena conexión con el acuífero a través de fracturas. Las mediciones de temperatura y pH se mantuvieron muy estables en el intervalo de profundidad, así como entre los muestreos y cenotes. Esta estabilidad es muy común y ya ha sido documentada para estos sistemas (Alcocer *et al.*, 1998; Díaz-Arce *et al.*, 2000; Herrera-Silveira y Comín, 2000; Schmitter-Soto *et al.*, 2002; Cervantes-Martínez *et al.*, 2002). La topografía de los sistemas cársticos generalmente presenta muchos pasajes y fisuras que ofrecen una gran variedad de nichos potenciales para la fauna local (Quinlan, 1990). Desafortunadamente, este tipo de ambientes es de difícil acceso, lo que complica el estudio de la ecología y la biología de los organismos estigobiontes (Hakenkamp y Palmer, 1992).

Un aspecto fundamental de la ecología de los organismos es el tamaño poblacional. Los tamaños poblacionales pequeños, así como un número reducido de poblaciones, son criterios utilizados para enlistar especies en peligro o amenazadas. Sin embargo, existen de 50,000 a 100,000 especies que viven en cuevas (Culver y Holsinger, 1992), y sólo se han estimado los tamaños poblacionales de unas cuantas, utilizando principalmente métodos de captura-recaptura (Culver 1982; Simon, 1997). Estos métodos suelen brindar resultados más reales que simples censos o conteos en un solo tiempo.

Numerosas especies de estigobiontes son conocidas por solo dos o tres especímenes. En cambio, otras especies tienen poblaciones muy grandes, en las cuales cientos de individuos pueden ser observados, como es el caso de *Creaseriella anops*. Culver (1982) menciona que con estudios de captura y recaptura se ha podido estimar poblaciones del orden de 10^4 organismos; sin embargo, la mayoría de esas estimaciones se han hecho para decápodos y peces. Por su parte, Kane y Culver (1992) mencionan que las poblaciones de anfípodos e isópodos se encuentran por encima de esa magnitud. Por ejemplo, Culver (1995) estimó poblaciones de *Gammarus minius* Say, 1818, por encima de 10,000 organismos, con densidades mayores a 100 individuos/ m².

Se ha registrado que algunas especies, al ser su hábitat relativamente pobre en recursos orgánicos o al existir una contaminación orgánica, pueden incrementar momentáneamente sus tamaños poblacionales. No obstante, ante un impacto persistente, estas especies pueden ser desplazadas por representantes epigeos más competitivos y energéticamente exigentes (Sket, 1999).

En el presente estudio, las trampas cebadas resultaron exitosas para capturar ejemplares de *C. anops*, lo que refleja su capacidad quimiorreceptiva. En ejemplares de esta especie, Escobar *et al.* (2002) reconocieron la presencia de estructuras con función quimiorreceptora, las que también han sido reportadas para otras especies de isópodos estigobiontes (Edler y Dodds, 1996; Rouch y Danielopol, 1999). Las trampas cebadas también se han empleado en la captura de carroñeros tanto en sistemas de aguas subterráneas como en mar profundo (Creaser, 1936; Sainte Marie, 1986; Sainte Marie y Hargrave, 1987).

Sin embargo, en la estimación de los tamaños poblacionales se obtuvieron errores estándar muy grandes debido a las bajas tasas de recaptura de organismos marcados. Esto puede deberse a diversos factores, tales como pérdida de las marcas, la emigración, o una influencia del proceso de marcaje en el comportamiento o la sobrevivencia de los organismos, que ocasionarían que la probabilidad de captura no fuera la misma para todos los individuos de la población. Sin embargo, el proceso de marcado con plumones permanentes ha sido exitoso para la estimación de la población de *Estigobromus emarginatus* (Hubricht, 1943) (Knapp y Fong, 1999).

Algunos individuos pudieron perder las marcas como consecuencia del proceso de muda; sin embargo, el error por este factor debería ser muy pequeño, debido a que el tiempo transcurrido entre los eventos de recaptura fue corto y el proceso de muda no es muy frecuente en *C. anops*, como se observó en los organismos que permanecieron en el laboratorio por cerca de tres meses, y entre el primer y segundo evento de recaptura.

Otra explicación potencial sería que sólo se marcó una pequeña parte de la población y ésta en realidad es muy grande. Sin embargo, sería más probable que el error se debiera a la manipulación de los organismos en el proceso de marcado, lo que pudo haberlos estresado y afectar las recapturas. Esta sugerencia es apoyada por los resultados de la prueba de Manly. Por lo tanto, las estimaciones poblacionales presentadas deben ser consideradas con cautela, aunque con base en los valores de las capturas en cada periodo, se puede sugerir que las poblaciones en cada uno de los tres cenotes están compuestas por más de 2,000 organismos. Este número resulta alto comparado con el número de ejemplares de otras especies de crustáceos capturados durante este estudio.

Es necesario desarrollar nuevas metodologías en el marcaje de los organismos para evitar el efecto negativo sobre su comportamiento o sobrevivencia, que reduce el número de recapturas, así como la aplicación de otros modelos para que las estimaciones de los tamaños poblacionales obtenidos en este estudio puedan ser contrastados.

Las razones por las que algunas especies presentan grandes tamaños poblacionales se centran en el nivel de adaptación de los organismos, la concentración del alimento comúnmente asociada a lugares donde existe gran cantidad de guano de murciélagos (Mitchell, 1970; MacSwiney *et al.*, 2007), la presencia de aguas bien oxigenadas y la ausencia de depredadores (Culver, 1994). Culver (1982) menciona que las planarias pueden ser depredadores de invertebrados estigobiontes. Sin embargo, en muchos casos documentados los depredadores son

por lo general decápodos y peces, que probablemente son los animales más grandes en estos ambientes (Culver *et al.*, 1995).

El estudio de la ecología de invertebrados de aguas subterráneas es difícil y costoso (Malard *et al.*, 1994), debido a que no es posible muestrear un número de organismos por unidad de área, como se hace en otros estudios de invertebrados. El método de muestreo con trampas es uno de los más utilizados para el conocimiento de la fauna estigobionte, debido a que la mayoría de estos organismos presentan poblaciones muy pequeñas. Además, con el uso de trampas los organismos pueden ser regresados al medio, disminuyendo el impacto sobre las poblaciones. Algunos autores sugieren el uso de bombas para estimar el número de organismos por unidad de volumen (Edler y Dodds, 1996); sin embargo, este tipo de muestreo parece ser más destructivo, y aun así se desconoce que porción de la comunidad o la población se está capturando. Chadderton *et al.* (2003) utilizaron un muestreo directo con una red de 0.5 mm, introduciéndola en el sedimento. Este método, aunque puede ser útil, no es cuantitativo y serviría solo para fines taxonómicos. Además, en la mayoría de los cenotes no se observa gran cantidad de sedimentos por su condición oligotrófica y el tipo de rocas.

El isópodo *C. anops* puede ser recolectado en cenotes relativamente protegidos de la influencia exterior, pero no se ha encontrado en sistemas que presentan altas cantidades de ácido sulfhídrico (obs. personal) y la abundancia de la captura decrece hacia el interior de la cueva (Sánchez-Rodríguez, 2008).

La población de *C. anops* en los cenotes estudiados estuvo compuesta por mancás, juveniles, machos, hembras inmaduras y hembras maduras. La proporción relativa de estas fases de vida no difirió entre muestreos en un mismo cenote ni entre cenotes, y tampoco se encontró un patrón estacional. En todos los casos se observó una mayor proporción de machos, seguido por hembras inmaduras, juveniles, mancás, y por último, hembras maduras, excepto en el cenote Tres Bocas donde después de los machos, los juveniles fueron más abundantes. La abundancia relativa de las mancás fue muy similar en todos los muestreos y por lo regular fue mayor que la de las hembras maduras. Sin embargo, se necesitan más datos para poder concluir si la reproducción presenta una variación estacional, como lo encontrado en *Caecidotea recurvata* (Culver y Ehlinger, 1980), donde la distribución de tallas en los muestreos fueron menos uniformes. Sin embargo, en cirolánidos estigobiontes del género *Typhlocirolana*, no se presenta una reproducción estacional (Boutin y Boulanouar, 1983, 1984).

Se encontró una correlación positiva entre el número de hembras maduras con osteguitos y el número de mancás encontradas en los diferentes cenotes, similar a lo reportado por Edler y Dodds (1996) para *Caecidotea tridentata*. En estudios previos, la escasa captura de individuos de tallas pequeñas ha sido relacionada con altas tasas de mortalidad (19-50%) (Schram, 1986; Shafir y Field, 1980). Sin embargo, la tasa de mortalidad en *C. anops* aun permanece desconocida y se necesita realizar un estudio mas profundo para determinar la mortalidad natural.

Durante el estudio no se encontraron hembras ovadas (con huevos o embriones dentro del marsupio), similar a lo reportado por Botosaneanu *et al.* (1986) y Holsinger *et al.* (1994) para *Antrolana*, *Bahalana* y *Typhlocirolana*. Dicha ausencia

podría estar relacionada a un cambio conductual en el cual las hembras preñadas tienden a permanecer bajo las rocas, con un mecanismo de inanición y cuidado parental extendido, y esto evita que sean capturadas, lo cual ha sido observado para En especies de isópodos que viven en la región intermareal (Johnson, 1976, Tuomi *et al.*, 1988, Jormalainen y Merilaita, 1995; Thiel, 2003).

Debido a esto, aún se desconoce el número de embriones que producen las hembras de *C. anops*; sin embargo es muy probable que, al igual que otras especies de cirolánidos estigobiontes, produzcan de 3 a 7, de acuerdo con la hipótesis de que las condiciones del medio estigobio causan una reducción en el número de progenie (Camacho *et al.*, 1992). Boutin y Boulanouar (1983, 1984) pudieron observar de 11 a 12 huevos incubados dentro del marsupio por hembra en especies del género *Typhlocirolana*, lo que representa una alta fecundidad para un organismo estigobionte y una tendencia plesiomórfica posiblemente relacionada a la disponibilidad de alimento.

En cuanto a la proporción sexual, durante el estudio, en todos los muestreos, hubo una predominancia de machos, excepto durante marzo de 2007 en el cenote Boca del Puma y durante agosto de 2007 en el cenote Aktun Jaleb, donde la proporción sexual no difirió significativamente de la unidad. De acuerdo con la literatura, la proporción de hembras y machos en los isópodos puede variar considerablemente. En ciertas especies de isópodos terrestres y estigobios se ha encontrado una proporción sexual de 1:1 (50% de ambos sexos) (Paris y Pitelka, 1962; Edler y Dodds, 1996), o un predominio de las hembras (Johnson, 1976; Shafir y Field, 1980) que llegan a representar del 67% al 80% de la población adulta. También se han reportado diferencias estacionales en la proporción sexual para algunas especies (Arrontes, 1992). Por su parte Holdich (1968) menciona que la proporción sexual en isópodos marinos y de agua salobre presenta una dominancia de hembras. Chadderton *et al.* (2003) encontró una proporción de 1:1 para *Autridotea annectens*. Para algunas especies de *Jaera*, la proporción puede variar de 1:1 a 14:1 (Jones y Naylor, 1971), para *Cirolana imposita* de 1.05:1 a 3.42:1 (Shafir y Field, 1980) y para *Bathynomus giganteus* de 0.86:1 a 1:1.16 (Briones y Lozano, 1991). Esta misma situación ha sido mencionada para anfípodos estigobiontes del género *Stygonectes* por Culver y Holsinger (1969), quienes concluyen que en estos organismos puede existir partenogénesis a bajas densidades poblacionales.

Por otro lado, Heath y Khazaeli (1985) han mostrado que la predominancia de hembras fue un artefacto del método de muestreo. Kittlein (1991) observó que las hembras grávidas de *Sphaeroma rugicauda* Leach, 1914 presentan una baja actividad natatoria, incrementando su probabilidad de ser muestreadas. Otra explicación puede ser la migración y la mortalidad diferencial en ambos sexos (Hynes, 1955). Wenner (1972) menciona que la proporción sexual varía con respecto a la talla de los organismos; sin embargo, este aspecto no fue analizado en este estudio.

El alto número de machos encontrados en el estudio, pueden reflejar una tasa de mortalidad diferencial, un error del muestreo ó una selección diferencial del microhábitat con respecto a las hembras (Vease Wilson y Pianka, 1963; Wenner, 1972; Trott 1998). Es posible que la proporción sexual en *C. anops* no sea diferente a la unidad (50% hembras y 50% machos) debido a que en las muestras no se

encontraron hembras ovadas, posiblemente por el mecanismo conductual que evita su captura.

El intervalo de tallas encontrado en este estudio corresponde a lo reportado en la literatura (Creaser, 1936, Rioja, 1953; Pérez-Aranda, 1984). La talla mínima (6 mm LT) correspondió a una manca, mientras que la talla máxima (21 mm LT) la presentó una hembra madura con osteguitos.

La distribución de tallas de los isópodos fue estable en el curso del estudio, lo que, aunado a la presencia en los muestreos de hembras maduras con osteguitos y mancás, sugiere una reproducción continua. La presencia de mancás y juveniles en las diferentes fechas de muestreo indica una sobreposición de generaciones. Además, los histogramas de frecuencia fueron aproximadamente bimodales, lo que sugiere un reclutamiento continuo y una mortalidad regular a lo largo del año, similar a lo encontrado para *Anopsilana oaxaca* (Ramírez-Rocha *et al.*, 2002), *Typhlocirolana tizinensis* (Boutin y Boulanouar, 1983, 1984), y *Caecidotea tridentata* (Edler y Dodds, 1996).

Aún no existe un consenso sobre si la distribución estable de tallas a lo largo del año es una condición normal en organismos estigobiontes. Por ejemplo, la estructura de tallas de un pez Ambliopsido incluyó grandes proporciones de tallas adultas, con pocos organismos de tallas pequeñas (Culver, 1982). Por otro lado Mathieu y Turquin (1992) encontraron lo contrario para el anfípodo *Niphargus virei*: mayor proporción de tallas pequeñas con una reproducción estacional muy marcada. La reproducción estacional y su efecto sobre la estructura de tallas ha sido documentada para muchas especies de copépodos estigobiontes (Lescher-Moutoué, 1973). Por el contrario, los resultados del presente estudio concuerdan con Edler y Dodds (1993), quienes encontraron una distribución de tallas consistente a lo largo de su estudio, con un tamaño de muestra grande. Es posible que la reproducción estacional sea más importante para invertebrados que presentan tamaños poblacionales pequeños. Para aquellos que presentan poblaciones grandes, la reproducción continua parece ser es mas exitosa, debido a que siempre se encuentran presentes organismos maduros a lo largo del año y su reproducción sexual es siempre posible.

En el presente estudio se obtuvo una diferencia significativa en la talla promedio de machos y hembras de *C. anops*, lo que ha sido reportado para cirolánidos estigobiontes por Carpenter (1981). Por su parte, Iliffe (1993) reporta lo contrario para *Bahalana mayana*, donde los machos son más grandes que las hembras, mientras que en otras especies de isópodos estigobiontes no existe diferencia en las tallas o dimorfismo sexual representado por el tamaño (Edler y Dodds, 1996). El mayor tamaño de las hembras dentro de algunas poblaciones se ha explicado como un indicador de ventaja reproductiva o como el reflejo de diferencia en las tasas de supervivencia en caso de que el crecimiento continúe después de la madurez (Shine, 1988). Sin embargo, no se puede establecer que la talla mayor en las hembras de *C. anops* sea una correspondencia a la hipótesis de Darwin, sobre una ventaja en fecundidad, debido a que esta no fue medida en el presente estudio. No obstante, Culver *et al.* (1995) concluyen que a una mayor longitud de las hembras de *Gammarus minus* el número de huevos dentro del marsupio también aumenta en una relación lineal. Johnson *et al.* (2001) mencionan que la gran diferencia en

tamaño de las hembras con respecto al macho en isópodos parásitos es una consecuencia del gran número de embriones que estos pueden tener. Con el análisis de talla media de madurez se confirma que efectivamente las hembras son de mayor tamaño y que la talla de madurez es más pequeña en los machos (14.65 mm LT), que en las hembras (15.74 mm LT).

La relación entre la longitud total y el ancho total, para cada fase de vida en los tres cenotes fue de tipo lineal; además, no hubo diferencia en el tipo de crecimiento relativo entre juveniles, machos, hembras inmaduras y hembras maduras. Sólo se encontró un cambio ontogénico drástico en la fase de manca, con un patrón de crecimiento alométrico negativo. Hasta ahora no hay un caso documentado de este tipo de situación, la mayoría de los estudios se han enfocado a analizar las diferencias del tipo de crecimiento relativo en decápodos, donde el cambio en tipo de crecimiento ocurre después de la talla de madurez y se da principalmente por dimorfismo sexual (Allegrucci *et al.*, 1992; Botello y Álvarez, 2006; Lozano-Álvarez *et al.*, 2007). Hartnoll (2001) menciona que en la mayoría de los crustáceos el patrón general de crecimiento involucra una serie de fases inmaduras con morfología similar, terminando con una muda en la cual existen cambios morfológicos importantes, lo cual no es válido en el caso de *C. anops*, por no presentar una muda terminal. De acuerdo con Wilson (1991, 1998) el patrón de crecimiento encontrado puede ser una adaptación a la cantidad de embriones dentro del marsupio. Brum y Araujo (2007) encontraron que no se da un incremento significativo en el ancho total en el paso de las fases de manca 1 a manca 3, sin embargo, los autores no estudiaron la relación con el largo total. No obstante, las razones del por que se puede dar este tipo de crecimiento aún no son claras.

En el análisis de descomposición modal, se pudo observar que la distribución de frecuencias de tallas de *C. anops* en los tres cenotes puede ser separada en distintos componentes gaussianos, con una distribución de cada componente similar en cada uno de los cenotes y con un grado de sobreposición mínimo. El mayor grado de sobreposición ocurrió entre los componentes correspondientes a las tallas mayores; esto puede deberse a que en las cohortes más viejas se incrementa la variación en las tallas y al decremento en la tasa de crecimiento con la edad (Grant *et al.*, 1987). La tendencia a la distribución de frecuencia de longitudes aproximadamente bimodal, con un decremento hacia las tallas juveniles, indica que existe una alta mortalidad en las primeras etapas de la historia de vida de *C. anops*, lo que es común en invertebrados (principalmente marinos) y puede tener un efecto significativo sobre el tamaño de la población (Gosselin y Qian, 1997).

Los valores estimados de las constantes K y L_{∞} de crecimiento para *C. anops* fueron, respectivamente, 0.53 mm LT por año y 22.05 mm LT para el cenote Boca del Puma, y 0.49 mm LT por año y 22.48 mm LT, respectivamente, para el cenote Aktun Jaleb. Estos valores confirman que *C. anops* tiene un crecimiento muy lento y una alta longevidad. Cooper (1975) (citado en Culver, 1982) estimó la longevidad de *Orconectes australis* y concluyó que los organismos con una longitud máxima de 47 mm tendrían una longevidad de 147 años, y que la madurez sexual es alcanzada en 36 años.

Se han observado bajas tasas de crecimiento en otros cirolánidos (Shafir y Field, 1980; Alava y Defeo, 1991). Así mismo, se han reportado altas longevidades

para *Excirolana armata*, *Cirolana imposita* y *Exirolana brazilensis* (Fonseca, 2000), Los largos ciclos de vida están posiblemente relacionados a altas tolerancias fisiológicas que influyen en el crecimiento de los organismos (Brown y Odendaal, 1994). Ginet y Decou (1977) (Citado en Camacho *et al.*, 1992) presentaron datos sobre la longevidad y la duración de las fases de un isópodo del género *Stenasellus*, donde la duración del periodo juvenil es de 5-7 años, los adultos alcanzan la talla máxima en aproximadamente 97 años, y la reproducción se da cada tres a cinco años. Esta condición de alta longevidad ha sido reconocida por muchos autores y considerada como una tendencia primitiva y característica de los organismos estigobiontes, que se comportan como estrategias k, con una menor producción de huevos y un incremento en su tamaño, un menor número de estadios larvales y una producción anual de huevos más impredecible y una frecuencia de apareamiento reducida (Hobbs *et al.*, 1977; Culver, 1995). En cambio, en el bien estudiado isópodo *Asellus aquaticus*, la longitud del ciclo de vida puede ser de 1-2 años y el periodo de incubación de los embriones es de cinco meses (Anderson, 1967; Chambers, 1977).

Las tendencias primitivas de una especie podrían estar relacionadas a la edad de colonización de las aguas continentales por las poblaciones ancestrales de la especie presente (Boutin, 1993; Boutin y Coineau, 2005). El isópodo *C. anops* es frecuentemente encontrado en cenotes de agua dulce, donde no existe gran productividad primaria, pero también se le ha registrado en sistemas anquihalinos, por debajo de la haloclina (Escobar *et al.*, 2002). La tolerancia a altas salinidades sugiere que la invasión al agua dulce es reciente en tiempo geológico y que al igual que otras especies de cirolánidos estigobiontes, *C. anops* derivó de un ancestro marino que probablemente colonizó ambientes anquihalinos y posteriormente tuvo una adaptación progresiva al agua dulce durante los periodos de regresiones marinas (Wilkins, 1982; Botosaneanu y Holsinger, 1991; Iliffe y Botosaneanu, 2006).

En el presente estudio se observó que *C. anops* puede co-ocurrir con otras especies de crustáceos estigobiontes, tales como *Typhlatya mitchelli*, *Creaseria morleyi*, *Antromysis cenotensis* y *Cirolana (anopsilana) cf. yucatanana*. Las tres primeras se encuentran ampliamente distribuidas en cenotes de la península de Yucatán. Sin embargo, la presencia de *C. (anopsilana) cf. yucatanana* en el cenote Boca del Puma se considera como un nuevo registro, debido a que no existía otro desde su descripción para el cenote Dzonotila en Yucatán. Con estos datos se incrementa a cuatro los registros de coexistencia de cirolánidos estigobiontes (Botosaneanu *et al.*, 1986; Boutin, 1993).

Se consideró necesaria la adición y la actualización de características a la descripción de *C. anops*, a pesar del esfuerzo de Rioja (1953), debido a que no se conocían aspectos importantes de la hembra ni de la fase de manca, así como usar la terminología actualizada referente al tipo de setas presentes en los pereiópodos de los cirolánidos (Brusca *et al.* 1995). Este tipo de descripción debe ser basada en un grupo de ejemplares que contengan todas las fases de vida, presentando la variabilidad ontogénica, además de mencionar todas las características morfológicas del cuerpo, apéndices y especialmente los patrones en los diferentes tipos de setas en los organismos adultos, con el objeto de que se puedan hacer comparaciones (Boutin *et al.*, 2002).

Con las observaciones de microscopio electrónico de las partes bucales, resulta evidente que *C. anops* es un carroñero oportunista como lo señaló Creaser (1936), similar a los isópodos de mar profundo tales como *Bathynomus giganteus* y *B. doederleini* (Barradas-Ortiz *et al.*, 2003), y *Bahalana geracei* (Carpenter, 1981). Este comportamiento permite un flujo rápido de la energía proveniente de la materia importada de los sistemas adyacentes hacia los descomponedores en el sedimento, en un ecosistema donde las tramas alimenticias son generalmente simples (Edler y Dodds, 1996; Sánchez-Rodríguez, 2008). Debido a su abundancia, *C. anops* posiblemente es una especie clave en la comunidad, y podría jugar un papel principal en el funcionamiento de estos ecosistemas.

En cuanto a la biología reproductiva, Wilson (1991) propone dos tipos de cópula: en el primero, el macho introduce el apéndice masculino dentro de los poros genitales de la hembra que se encuentran en la base de la coxa del sexto pereonito; en el segundo, el apéndice masculino sólo ayuda a sujetar a la hembra. Las observaciones de microscopio electrónico realizadas en el presente estudio, apoyan el segundo tipo de cópula para *C. anops*, ya que no se detectaron los poros genitales en la hembra y se observaron diferencias importantes en la morfología de la papila genital de los machos y las hembras. En la papila genital muy prominente del macho también se observaron estructuras muy semejantes a espermatóforos. La mayoría de los estudios sobre las estructuras reproductivas en isópodos se han desarrollado con microscopio compuesto y, por lo general, no se ha asignado una función aparente a dichas estructuras (Jones y Fordy, 1971). Aunque en este estudio no se observó directamente el proceso de cópula, las observaciones sobre las estructuras reproductivas brindan un primer acercamiento al conocimiento de este proceso.

Es importante realizar más estudios sobre la biología, la ecología y las adaptaciones que presenta *C. anops*, así como sobre la calidad del agua en los sistemas donde habita, para poder identificar su nivel de sensibilidad a la contaminación antropogénica. Por ejemplo, *Typhlocirolana hauzensis* y *Proasellus coaxalis* tienden a desaparecer de los sistemas donde habitan cuando el agua es contaminada (Boutin *et al.*, 1997, 2002; Fakher el Abiari *et al.*, 1998).

Desafortunadamente existen muchos factores que deterioran la calidad de agua de los cenotes, tales como la remoción de la vegetación circundante, o la contaminación por nitratos como resultado del agua doméstica no tratada y de los fertilizantes utilizados en la agricultura. Los nitratos estimulan el crecimiento de bacterias que consumen el limitado oxígeno, obteniendo como resultado la anoxia, produciéndose sulfuro de hidrógeno y, por consiguiente, la exterminación de todos los organismos aerobios (Macswiney *et al.*, 2007). Así también, muchos cenotes son utilizados con fines recreativos. Numerosas especies oportunistas entran a alimentarse cuando los buceadores entran con luz artificial y, considerando que algunos cenotes son visitados por cientos de buceadores, cada semana los lugares se ven fuertemente impactados (Ilfie y Botosaneanu, 2006).

El nivel de amenaza para las especies epigeas es mas fácil de examinar que para las especies estigobiontes, debido a la dificultad en el muestreo y el acceso al hábitat que ocupan (Quinlan, 1990; Hakenkamp y Palmer, 1992). Sin embargo, la relativa fragilidad de la fauna subterránea, dada por su condición estenoica y el

restringido nicho que ocupan, hacen a estas especies muy vulnerables a las alteraciones en su hábitat ocasionadas por el hombre.

Conclusiones

Los cenotes estudiados presentan características físico-químicas del agua muy similares y no presentaron variaciones en los diferentes muestreos.

La utilización de trampas cebadas fue exitosa para la captura de ejemplares de *Creaseriella. anops*, con tamaños poblacionales de al menos en el orden de 10^3 individuos.

La estructura de la población en cada uno de los cenotes y en los muestreos, estuvo compuesta de mancas, juveniles, machos, hembras inmaduras y hembras maduras (con osteguitos). La proporción de cada una de estas fases no fue diferente entre los muestreos ni entre los cenotes. Durante el estudio no se encontraron hembras ovadas.

Se encontró una predominancia de machos, aunque se sugiere que la proporción sexual no debe ser muy diferente de la unidad considerando la ausencia de hembras ovadas en las muestras.

La distribución de tallas de los isópodos fue estable durante los muestreos en los diferentes cenotes. Hubo una diferencia significativa en la talla media entre machos y hembras, siendo las hembras de mayor tamaño, lo que apoya la hipótesis de existe una ventaja reproductiva al ser las hembras de mayor tamaño.

La estabilidad de la distribución de tamaño de los organismos, así como una baja proporción de individuos maduros, indican un estilo de vida típico de las especies estigobiontes, con una tasa de crecimiento lenta y alta longevidad, así como la ausencia de una reproducción estacional.

En las fases de juvenil, macho, hembra inmadura y hembra madura el crecimiento relativo fue de tipo isométrico. En la fase de manca fue de tipo alométrico negativo.

En los cenotes estudiados, *C. anops* co-ocurre con otras especies de crustaceos estigobiontes, tales como *Creaseria morleyi*, *Antromysis cenotensis* y *Cirolana (anopsilana) cf. yucatanana*.

Se hizo la adición y la actualización de características a la descripción de la especie, con base en la información obtenida en las fotografías de microscopio electrónico.

La información aquí generada presenta las bases para estudios posteriores. Aun quedan preguntas por resolver, tales como ¿qué factores influyen en la distribución y la abundancia de los isópodos?, ¿cómo interactúa la especie dentro de un sistema? y ¿cuál es la relación que tiene con la calidad ambiental que presente el sistema?.

Literatura Citada

- Aguilar, V. 2003. Aguas continentales y su diversidad biológica. *Biodiversitas* 48: 1-15.
- Alava, A. y O. Defeo, 1991. Distributional pattern and population dynamics of *Excirolana armata* (Isopoda: Cirolanidae) in a Uruguayan sandy beach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 33: 433-444.
- Alcocer, J., A. Lugo, L.E. Marin y E. Escobar, 1998. Hydrochemistry of waters from five cenotes and evaluation of their suitability for drinking-water supplies, northeastern Yucatan, Mexico. *Hydrogeology Journal* 6: 293-301.
- Allegrucci, G., F. Baldari, D. Cesaroni, R. S. Thorpe, y V. Sbordoni. 1992. Morphometric analysis of interspecific and microgeographic variation of crayfish from Mexican caves. *Biological Journal of the Linnean Society* 47: 455-468.
- Anderson, E. 1969. Life cycle and growth of *Asellus aquaticus* with special reference to the effects of temperature. Report of the Institute of Freshwater Research Drottningholm 49: 5-26.
- Anónimo. 2003. Caracterización ambiental del municipio de Benito Juárez, Quintana Roo para el ordenamiento ecológico local del municipio. Ayuntamiento Benito Juárez 2002-2005. 238 pág.
- Argano, R. 1972. An asellid of the subterranean waters of Veracruz, Mexico. *Quaderni Accademia Nazionale dei Lincei* 171: 34-42.
- Argano, R. 1973. *Mexistenasellus magniezi* n. sp., a blind aquatic isopod from Veracruz, Mexico (Crustacea). *Quaderni Accademia Nazionale dei Lincei* 171: 97-103.
- Argano, R. 1977. Asellota del Messico meridionale e Guatemala (Crustacea. Isopoda). *Quaderni Accademia Nazionale dei Lincei* 171: 100-123.
- Argano, R y G.L. Pesce. 1980. A cirolanid from subterranean waters of Turkey (Crustacea, Isopoda, Flabellifera). *Revue Suisse de Zoologie* 87: 439-444.
- Arrontes, J. 1992. Sex-ratio variation in a intertidal isopod. *Oikos* 63: 131-138.
- Baratti, M., M. Yacoubi-Khebiza y G. Masana. 2003. Microevolutionary processes in the stygobitic genus *Typhlocirolana* (Isopoda Flabellifera Cirolanida) as inferred by partial 12S and 16S rDNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42: 27-32.
- Barradas-Ortíz, C., P. Briones-Fourzán y E. Lozano-Álvarez. 2003. Seasonal reproduction and feeding ecology of giant isopods *Bathynomus giganteus* from the continental slope of the Yucatán peninsula. *Deep Sea Research* 50: 495-513.
- Begon, M. 1979. Investigating animal abundance. Edward Arnold, London. 97 pág.
- Bhattacharya, C.G. 1967. A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* 23: 115-135.
- Bolivar y Pieltain, C. 1950. Estudio de una nueva Cirolana cavernícola de la región de Valles, San Luis Potosí, México. *Ciencia* 10: 211-218.
- Botello, A. y F. Álvarez. 2006. Allometric growth in *Creaseria morleyi* (Creaser, 1936) (Decapoda: Palaemonidae), from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Caribbean Journal of Science* 42(2): 171-179.
- Botosaneanu, L. 2001. Morphological rudimentation and novelties in stygobitic Cirolanidae (Isopoda, Cymothoidae). *Vie et Milieu* 51: 37-54.

- Botosaneanu, L. y J.R. Holsinger. 1991. Some aspects concerning the colonization of the subterranean realm- especially of subterranean waters: a response to Rouch and Danielopol, 1987. *Stygologia* 6(1): 11-39.
- Botosaneanu, L. y T. M. Iliffe. 1997. Four new stygobitic cirolanids (Crustacea: Isopoda) from the Caribbean - with remarks on intergeneric limits in some cirolanids. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie* 67: 77-94.
- Botosaneanu, L. y T. M. Iliffe. 1999. On four new stygobitic cirolanids (Isopoda: Cirolanidae) and several already described species from Mexico and the Bahamas. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie* 69: 93-123.
- Botosaneanu, L. y T. M. Iliffe. 2000. Two new stygobitic species of Cirolanidae (Isopoda) from deep cenotes in Yucatán. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie* 70: 149-161.
- Botosaneanu, L. y T.M. Iliffe. 2002a. Notes on the intraspecific variability of *Cirolanides texensis* Benedict, 1896 (Isopoda: Cirolanidae) from Texas and Mexico. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 72: 113-118.
- Botosaneanu, L. y T.M. Iliffe. 2002b. Stygobitic isopod crustaceans, already described or new, from Bermuda, the Bahamas, and Mexico. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 72: 101-112.
- Botosaneanu, L. y T.M. Iliffe. 2003a. A new genus of stygobitic/troglophobic cirolanid (Isopoda: Cirolanidae) from a "blue hole" cave in the Bahamas. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 73: 81-90.
- Botosaneanu, L. y T.M. Iliffe. 2003b. A new species of the stygobitic cirolanid genus *Bahalana* from the Caicos Islands in the Caribbean (Isopoda: Cirolanidae). *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"* 45: 83-93.
- Botosaneanu, L. y T.M. Iliffe. 2006. A new species of the stygobitic cirolanid (Isopoda: Cirolanidae) from an anchialine cave on Abaco, Bahamas. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie* 76: 27-31.
- Botosaneanu L., N. Bruce y J. Notenboom. 1984. Isopoda: Cirolanidae. 412.422 pp. In: L. Botosaneanu (ed.) *Stygofauna Mundi*, a faunistic, distributional and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters, including the marine interstitial. Brill academic pub. Netherland.
- Botosaneanu, L., T.M. Iliffe y D.A. Hendrickson. 1998. On a collection of stygobitic cirolanids (Isopoda: Cirolanidae) from northern Mexico, with description of a new species. *Bulletin de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie* 68: 123-134.
- Boutin, C. 1984. Sensibilité a la pollution et répartition de quelques espèces de crustacés phréatobies a` Marrakech. *Memorie de Bioespéologie* 11: 55-64.
- Boutin, C. 1987. L'eau des nappes phréatiques superficielles, une richesse naturelle vitale mais vulnérable. L'exemple des zones rurales du Maroc. *Science de L'eau* 6: 357-365.
- Boutin, C. 1993. Biogéographie historique des crustacés isopodes cirolanides stygobies du groupe *Typhlocirolana* dans le bassin méditerranéen. *Comptes-Rendus de L'académie des sciences, Paris. Sciences de la Vie* 316: 1505-1510.
- Boutin, C. y M. Boulanouar. 1983 Méthodes de capture de la faune stygobie: expérimentation de différents types de pièges appâtés dans les puits de Marrakech. *Bulletin de la Faculté des Sciences de la Vie* 2: 5-21.

- Boutin, C. Y M. Boulanouar. 1984. Premières données sur la faune des puits des environs de Marrakech (Maroc occidental). *Verein. International Verein Limnologie* 22: 162-1165.
- Boutin, C y N. Dias. 1987. Impact de l'épandage des eaux usées de la ville de Marrakech sur la nappe phréatique. *Bulletin de la Faculté des Sciences de Marrakech. Sér. Biol.* 3: 5-27.
- Boutin, C.y N. Coineau. 2005. Marine regressions. 361-366 pp. In Culver. D.C. y W.B. White (eds.) *Encyclopedia of caves*. Elsevier-Academic Press, New York.
- Boutin C, M. Boulanouar y M. Yacoubi-Khebiza.1997. Un test biologique simple pour apprécier la toxicité de l'eau et des sédiments d'un puits. Toxicité comparée, in vitro, de quelques métaux lourds et de l'ammonium, vis-à-vis de trois genres de Crustacés de la zoocénose des puits. *Hydroécologie Appliquée* 7: 91-109.
- Boutin, C., M. Boulanouar, N. Coineau y M. Messouli. 2002. Biodiversity in the stygobiotic cirolanid (Crustacea:Isopoda) from the Mediterranean Basin: I - A new species of *Typhlocirolana* in Morocco, taxonomic, ecological and biogeographic data. *Journal of Natural History* 36: 797-817.
- Bowman, T.E. 1975a. A new genus and species of troglobitic cirolanid isopod from San Luis Potosí, Mexico. *Occasional Papers of the Museum Texas Tech University* 27: 1-7.
- Bowman, T.E. 1975b. *Speocirolana pubens* y *S. endeca*, new troglobitic isopod crustacean from Mexico (Flabellifera. Cirolanidae). *Association of Mexican Cave Studies Bulletin* 8: 13-23.
- Bowman, T.E. 1975c. Three new troglobitic asellids from western North America (Crustacea: Isopoda: Asellidae). *International Journal of Speleology* 7: 339-356.
- Bowman, T.E. 1987. *Bahalana mayana*, a new troglobitic cirolanid isopod from Cozumel Island and Yucatan Peninsula. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 100: 659-663.
- Briones-Fourzán P. y E. Lozano-Álvarez. 1991. Aspects of the biology of the giant isopod *Bathynomus giganteus* A. Milne Edwards, 1879 (Fabellifera: Cirolanidae) of the Yucatan Peninsula. *Journal of Crustacean Biology* 11(3): 375-385.
- Brower, J.E. y J.H. Zar. 1984. *Field and laboratory methods for general ecology*. Brown Company. Iowa 226 pág.
- Brown, A. C. y F.J. Odendaal. 1994. The biology of oniscid Isopoda of the genus *Tylos*. *Advances in Marine Biology* 30: 89-153.
- Bruce, N.L. y T.M. Iliffe. 1992. *Anopsilana conditoria*, a new species of anchialine troglobitic cirolanid isopod (Crustacea) from the Philippines. *Stygologia* 7(4): 225-230.
- Bruce, N.L. y W.F.Humphreys. 1993. *Haptolana pholeta*, sp. nov. The first subterranean flabelliferan isopod crustacean (Cirolanidae) from Australia. *Invertebrate Taxonomy* 7: 875-884.
- Brum P.E.D. y P.B. Araujo. The manca stages of *Porcellio dilatatus* Brant (Crustacea, Isopoda, Onicidacea). *Revista Brasileira de Zoologia* 24 (2): 493-502.
- Brusca, R.C., R. Wetzer y S.C. France. 1995. Cirolanidae (Crustacea: Isopoda: Flabellifera) of the tropical eastern Pacific. *Proceedings of the San Diego Society of Natural History* 30: 1-96.
- Caetano, C.H.S., R.S. Cardoso, V.G. Veloso y E.S. Silva. 2006. Population biology and secondary production of *Excirolana braziliensis* (Isopoda: Cirolanidae) in two sandy beaches of southeastern Brazil. *Journal of Coastal Research* 22(4): 825-835.

- Camacho, A.I., E. Bello, J.M. Becerra y N. Vaticon. 1992. A natural history of the subterranean environment and its associated fauna. 169-197 pp. In: Camacho A.I. (ed). The Natural History of Bioespeleology. Museo Nacional de Ciencias Naturales España.
- Cardoso, R. y O. Defeo. 2003. Geographical patterns in reproductive biology of the Pan-American sandy beach isopod *Excirolana braziliensis*. Marine Biology 143: 573-581.
- Carpenter, J.H. 1981. *Bahalana geracei* N. Gen. N. Sp., a troglobitic marine cirrolanid isopod from Lighthouse Cave, San Salvador Island, Bahamas. Bijdragen tot de Dierkunde 51: 259-267.
- Cervantes-Martínez, A. M. Elías-Gutiérrez, y E. Suárez-Morales. 2002. Lomnological and morphometrical data of eight karstic system "cenotes" of the Yucatán Peninsula, Mexico, during the dry season (February-May, 2001). Hydrobiologia 482: 167-177.
- Chadderton, W.L., P.A. Ryan y M.J. Winterbourn. 2003. Distribution, ecology, and conservation status of freshwater Idoteidae (Isopoda) in southern New Zealand. Journal of the Royal Society of New Zealand 33(2): 529-548.
- Chambers, M.R. 1977. A comparison of the population ecology of *Asellus aquaticus* and *Asellus meridianus* in the reed beds of the Tjeukemeer. Hydrobiologia 53: 147-154.
- Coineau, N., J.P. Henry, G. Magniez y I. Negoescu. 1994. Isopoda aquatica, 123-140 pp. in: C. Juberthie y V. Decu (eds). Encyclopedica Bioespeleologica.
- Cole, G.A. y W.L. Minckley. 1966. *Speocirolana thermydronis*, a new species of cirrolanid isopod crustacean from central Coahuila, Mexico. Tulane Studies in Zoology 13: 17.
- Cole, G.A. y W.L. Minckley. 1970. *Sphaerolana*, a new genus of cirrolanid isopod from northern Mexico, with description of two new species. The Southwestern Naturalist 15: 71-81.
- Contreras-Balderas, S. y D.C. Purata-Velarde. 1982. *Speocirolana guerrai* sp. nov. cirrolánido troglobio anoptalmo de la cueva de la chorrera, Linares, Nuevo León, México (Crustacea: Isopoda). Association of Mexican Cave Studies Bulletin 8: 1-12.
- Creaser, E.P. 1936. Crustaceans from Yucatan. Carnegie Institute of Washington Publication 457: 117-132.
- Culver, D.C. 1982. Cave life evolution and ecology. Harvard university press. Inglaterra 189 pág.
- Culver, D.C. 1994. Species Interactions. 271-285 pp. In: J. A. Stanford (ed). Groundwater Ecology. Academic Press. San Diego.
- Culver, D.C. y J.R. Holsinger. 1969. Preliminary observations on sex ratios in subterranean amphipod genus *Sygonectes* (Gammaridae). American Midland Naturalist 82(2): 631-633.
- Culver, D.C., T.C. Kane y D.W. Fong. 1995. Adaptation and Natural Selection in Caves: The evolution of *Gammarus minus*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts 223 pág.
- De Grave S. y S. Herrando-Pérez. 2003. A new species of *Typhlocirolana* (Isopoda, Cirrolanidae) from the Ullal de la Rambla de Miravet, Spain. Zootaxa 393: 1-11.
- Díaz-Arce V., J.A. Herrera-Silveira y F.A. Comín. 2000. Limnological characteristics of two types of cenotes of Yucatán. Verhandlungen der Internationale Verinigung für theoretische Limnologie, Stuttgart 27: 1-4.
- Eakher El Abiari A, Z. Oulbaz , M. Yacoubi-Khebiza, N. Coineau y C. Boutin. 1998 Étude expérimentale de la sensibilité comparée de trois Crustacés stygobies vis-à-vis de

- diversas sustancias tóxicas que pueden encontrarse en las aguas subterráneas. *Mémoires de Biospéologie* 25: 167-181.
- Edler, C. y K. Dodds. 1996. The ecology of a subterranean isopod, *Caecidotea tridentata*. *Freshwater Biology* 35: 249-259.
- Escobar, E., L. Oseguera, G.H. Vázquez-Nin y J. Alcocer. 2002. The external micro-anatomy of the cephalon of the asellotan isopod *Creaseriella anops*. *Hydrobiologia* 467: 57-62.
- Escobar-Briones, E., M.E. Camacho y J. Alcocer, 1997. *Calliasmata nohochi*, new species (Decapoda: Caridea: Hippolytidae), from anchialine cave systems in continental Quintana Roo, Mexico. *Journal of Crustacean Biology* 17: 733-744.
- Fonseca, D.B., V.G. Veloso y R.S. Cardoso. 2000. Growth, mortality and reproduction of *Excirolana braziliensis* Richardson, 1912 (Isopoda: Cirolanidae) on the Prainha Beach, Rio de Janeiro, Brazil. *Crustaceana* 73 (5): 535-545.
- Gaona-Vizcayno, S., T. Gordillo-de Anda y M. Villasuso-Pino. 1980. Cenotes, Karst característico: Mecanismos de formación. *Revista de la Universidad Nacional. Autónoma de México Instituto de Geología* 4 (1): 32-36.
- Gerrard, S. 2002. The cenotes of the Riviera Maya: A complete guide for snorkeling, cavern and cave diving the cenotes of the Riviera Maya. Rose Printing Inc.
- Gosselin, L.A. y P.Y. Qian. 1997. Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 146: 265-282.
- Grant, A., P.J. Morgan y P.J.W. Olive. 1987. Use made in marine ecology methods for estimating demographic parameters from size/frecuency data. *Marine Biology* 95: 201-208.
- Hakenkamp C.C. y Palmer M.A. 1992. Problems associated with quantitative sampling of shallow groundwater invertebrates. *Proceedings of the First International Conference on Groundwater Ecology* 101-110.
- Hall, F.G. 1936. Physical and chemical survey of cenotes of Yucatán. *Carnegie Institution of Washington Publications* 457: 5-16.
- Hartnoll, R.G. 1982. Growth. . 2: 111-196 pp. In: D.E. Bliss (ed.). *The biology of Crustacea: embryology, morphology and genetics*. New York Acedemic Press.
- Heath, D.J. y A.A. Khazaeli. 1985. Population dynamics of the estuarine isopod *Sphaeroma rugicauda*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 20: 105-116.
- Herrera-Silveira, J.A. y F. A. Comín. 2000. An introductory account of the types of aquatic ecosystems of Yucatán Peninsula (SE México). 213-227 pp. In: *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and slope*. Munawar M., S.G. Lawrence, I.F. Munawar y D.F. Malley. (eds). Backhuys publishers. Netherlands.
- Hobbs H.H. III. 2005. Crustacea. 141-151 pp. In: D.C. Culver y W.B. White (Eds). *Encyclopedia of caves*. Elsevier.
- Hobbs, H.H. III y H.H. Hobbs Jr, 1976. On the troglobitic shrimps of the Yucatan Peninsula, Mexico (Decapoda: Atyidae and Palaeomonidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 240: 1-23.
- Hobbs, H. H. Jr., H. H. Hobbs III and M. A. Daniel. 1977. A Review of the Troglobitic Decapod Crustaceans of the Americas. *Smithsonian Contributions to Zoology* 244: 1-183.
- Holdich, D.M. 1968. Reproduction, growth and bionomics of *Dynamene bidentata* (Crustacea: Isopoda). *Journal of Zoology* 156: 137-153.

- Holsinger, J.R., 1988. Trogllobites: the evolution of cave-dwelling organisms. *American Scientist* 76: 147-153.
- Holsinger, J.R., D.A. Hubbard Jr. y T.E. Bowman. 1994. Biogeographic and ecological implications of newly discovered populations of the stygobiont isopod crustacean *Antrolana lira* Bowman (Cirolanidae). *Journal of Natural History* 28: 1047-1058.
- Hynes, H.B.N. 1955. The reproductive cycle of some British freshwater Gammaridae. *Journal of Animal Ecology* 24: 352-387.
- Iliffe, T.M. 1986. The zonation model for the evolution of aquatic faunas in anchialine caves. *Stygologia* 2: 2-9.
- Iliffe, T.M. 1993. Fauna troglobia acuática de la Península de Yucatán. Pp. 673-686 In. *Biodiversidad Marina y Costera de México*. S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds). Comisión Nacional para la Biodiversidad y CIQRO, México. 865 pág.
- Iliffe, T.M. 2007. Anchialine caves and caves fauna of the world. <http://www.tamug.edu/cavebiology/index2.html>
- Iliffe, T.M. y L. Botosaneanu. 2006. The remarkable diversity of subterranean Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) in the peri-Caribbean and Mexican realm. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie* 76: 5-26.
- Jaume, D. y L. Garcia. 1992. A new *Metacirolana* (Crustacea: Isopoda: Cirolanidae) from an anchialine cave lake on Cabrera (Balearic Islands). *Stygologia* 7: 179-186.
- Johnson, C 1976. Biology and population dynamics of the intertidal isopoda *Cirolana harfordi*. *Marine Biology* 36: 343-350.
- Johnson, W. S., M. Stevens y L. Watling. 2001. Reproduction and development of marine peracaridans. *Advances in Marine Biology* 39: 105-260.
- Jones, D.A. y E. Taylor. 1970. The swimming rhythm of the sand beach isopod *Eurydice pulchra*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 4: 188-199.
- Jones, M.B. y M.R. Fordy. 1971. A stereoscan microscope study of male reproductive characters in *Jaera albifrons* group of species (Crustacea: Isopoda). *Marine Biology* 10: 265-271.
- Jones, M.B., y E. Naylor. 1971. Breeding and bionomics of the British members of *Jaera albifrons* group of species (Isopoda:Asellota). *Journal of Zoology* 165: 183-199.
- Jormalainen, V. y S. Merilaita. 1995. Female resistance and duration of mate-guarding in three aquatic peracarids (Crustacea). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 36: 43-48.
- Kane T.C. y D.C. Culver. 1992. Biological processes in space and time: analysis of adaptation. 377-395 pp. In. Camacho A.I. (ed). *The Natural History of Biospeleology*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. España.
- Kensley, B. y M. Schotte. 1989. *Guide to marine isopod crustaceans of the Caribbean*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 308 pág.
- Kensley, B.F., M. Schotte y S. Shiling. 2005. World list of marine, freshwater and terrestrial Crustacea Isopoda. National Museum of Natural History Smithsonian Institution: Washington D.C. E.U.A. <http://www.nmnh.si.edu/iz/isopod/index.html>.
- Kittlen, M.J. 1991. Population biology of *Sphaeroma serratum* Fabricius (Isopoda, Flabellifera) at the Port of Mar del Plata, Argentina. *Journal of Natural History* 25: 1449-1459.

- Knapp S.M. y D.W. Fong. 1999. Estimates of population size of *Stygobromus emarginatus* (Amphipoda: Crangonyctidae) in a headwater stream in Organ Cave, West Virginia. *Journal of Cave and Karst Studies* 61(1): 3-6.
- Lessios, H.A. y J. R. Weinberg. 1994. Genetic and morphological divergence among morphotypes of the isopod *Exciorolana* on the two sides of the isthmus of Panama. *Evolution* 48(3): 530-548.
- Lessios, H.A., J.R. Weinberg y V.R. Starczak. 1994. Temporal variation in populations of the marine isopod *Exciorolana*: How stable are gene frequencies and morphology? *Evolution* 48(3): 549-563.
- Lozano-Álvarez, E., P. Briones-Fourzán, A. Gracia, y A.R. Vazquez-Bader. 2007. Relative growth and size at first maturity of the deep water shrimp, *Heterocarpus ensifer* (Decapoda, Pandalidae) from the Southern Gulf of Mexico. *Crustaceana* 80: 555-568.
- Magniez, G. 1972. Deux stenaseillidae cavernicoles nouveaux de l'Amérique centrale: *Mexistenasellus parzefalli* n.sp. et *Mexistenasellus wilkensi* n. sp. (Crustacea: Isopoda: Asellota). *International Journal of Speleology* 4: 19-31.
- Magniez, G. 1973. Description du mâle de *Mexistenasellus parzefalli* (Crustacea: Isopoda: Asellota cavernicola du Mexique) et observations sur cette espèce. *International Journal of Speleology* 5: 163-170.
- Martínez G. y O. Defeo. 2006. Reproductive biology of the isopod *Exciorolana braziliensis* at the southern edge of its geographical. *Helgoland Marine Research* 60: 273–280.
- Mejía-Ortiz, L. M., E. Zarza y M. Lopez-Mejía. 2008. *Barbouria yanezi* sp. nov. A new species of cave shrimp (Decapoda, Barbouriidae) from Cozumel Island, Mexico. *Crustaceana* 81(6): 663-672.
- Moore, Y.H., R.K. Stoessell y D.H. Easley. 1992. Fresh-Water/Sea-Water relationship within a ground-water system, Northeastern coast of the Yucatan Peninsula. *Ground Water* 30(3): 343-350.
- Paris, O.H., y F.A. Pitelka. 1962. Population characteristics of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California grassland. *Ecology* 43: 229-248.
- Pérez-Aranda, L. 1984. Cirolanidae: *Cirolana anops*. Fauna de los Cenotes de Yucatan, Universidad de Yucatán, Mérida. 7: 1-13.
- Pesce, G.L. y T.M. Iliffe. 2002. New records of cave-dwelling mysids from the Bahamas and Mexico with description of *Palaumysis bahamensis* n. sp. (Crustacea: Mysidacea). *Journal of Natural History* 36(3): 265-278.
- Quinlan J.F. 1990. Special problems in groundwater monitoring in Karst terrains. *Groundwater and Vadose Zone Monitoring*. Publication of the American Society for Testing and Materials, Philadelphia. 275–304.
- Racovitza, E.G. 1912. Cirolanides (première série), *Bioespeologica*. 27. *Archives de zoologie expérimentale et générale* 10: 203-329.
- Rioja, E. 1953. Estudios carcinológicos. XXX. Observaciones sobre los cirolánidos cavernícolas de México. *Ciencia* 10: 211-218.
- Rocha-Ramírez, A., R. Román-Contreras y S. Cházaro-Olvera. 2002. Population structure and fecundity of *Anopsilana oaxaca* Carvacho y Haasmann, 1984 (Isopoda, Cirolanidae) of the Pacific coast of Mexico. *Crustaceana* 75(2): 97-109.

- Rouch, R. y D.L. Danielopol. 1999. Active dispersal of *Stenasellus vireiboui* Magniez (Isopoda) through the alluvial sediments of a pyrenean stream (southern France). *Crustaceana* 72: 849-862.
- Sainte-Marie, B. 1986. Effect of bait size and sampling time of the attraction of the lysianassid amphipods *Anonyx sarsi* (Steele y Brunel) and *Orchomenella pinguis* (Boeck). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 99: 63-77.
- Sainte-Marie, B., y B.T. Hargrave. 1987. Estimation of scavenger abundance and distance of attraction to bait. *Marine Biology* 94: 431-443.
- Sánchez M., J. Alcocer, E. Escobar y A. Lugo. 2002. Phytoplankton of cenotes and anchialine caves along a distance gradient from the northeastern coast of Quintana Roo, Yucatan Peninsula. *Hydrobiologia* 467: 79-89.
- Sánchez-Rodríguez, G. 2008. Distribución de la abundancia del isópodo *Creaseriella anops* (Creaser, 1936) en sistemas anquihalinos de Quintana Roo, México. Tesis de licenciatura. 56 pág.
- 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 y B. Steinich. 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatán Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia* 467: 215-228.
- Schultz, G.A. 1994. *Typhlotricholigioides* and *Mexiconiscus* from Mexico and *Cylindroniscus* from North America (Isopoda: Oniscidea: Trichoniscidae). *Journal of Crustacean Biology* 14: 763-770.
- Shafir, A. y J.G. Field. 1980. Population dynamics of the isopod *Cirolana imposita* Barnard in a kelp-bed. *Crustaceana* 39 (2): 185-196.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: A critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist* 131: 124-131.
- Shultz, G.A. 1969. The marine isopod crustaceans. WM.C. Brown company publishers. E.U.A. 359 pág.
- Sigma Stat. 2006. Manual del usuario. Systat software. Alemania.
- Simon, K.S. 1997. Effects of organic pollution on an Appalachian cave: changes in macroinvertebrate populations and food supplies. *American Midland Naturalist* 138: 387-401.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. Biometry. W.H. Freeman. E.U.A. 887 pág.
- Southwood T.R.E. y P.A. Henderson. 2000. Ecological Methods. 3a ed. Blackwell Science. 575 pág.
- Stoessell, R. K., W. C. Ward, B. H. Ford, y J. D. Schuffert. 1989. Water chemistry and CaCO₃ dissolution in the saline portion of an open-flow mixing zone, coastal Yucatan Peninsula, Mexico. *Geological Society of America Bulletin* 101: 159-169.
- Stoessell, R.K. 1995. Dampening of transverse dispersion in the halocline in karst limestone in the Northeastern Yucatán Peninsula. *Ground Water* 33(3): 366-371.
- Stoessell, R.K., J.G. Coke y D.H. Easley. 2002. Localized thermal anomalies in haloclines of coastal Yucatan Sinkholes. *Ground Water* 40(4): 416-424.
- Thiel, M. 2003. Extended parental care in crustaceans- an update. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 205-218.

- Trajano, E. y M.E. Bichuette. 2007. Population ecology of cave armoured catfish, *Ancistrus cryptoptalmus* Reish 1987, from central Brazil (Siluriformes:Loricariidae). *Ecology of Freshwater Fish* 16: 105-115.
- Tuomi, J., V. Jormalainen y H. Ilvessalo. 1988. Growth, food consumption and reproductive tactics of the aquatic isopod *Idotea baltica*. *Ann. Zool. Fennici* 25: 145-151.
- Wägele, J.W. 1990. Aspect of the evolution and biogeography of stygobiontic Isopoda (Crustacea: Peracarida). *Bijdragen tot de Dierkunde* 60(3/4): 145-150.
- Wenner, A.M. 1972. Sex ratio as a function of size in marine crustacean. *The American Naturalist* 106(949): 321-350.
- 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.
- Wilson, G.D.F. 1991. Functional Morphology and Evolution of Isopod Genitalia. 228-245. in: Bauer, R y J. Martin (eds.) *Crustacean sexual Biology*. Columbia university press.
- Wilson, G.D.F. 2008. Global diversity of Isopod crustaceans (Crustacea; Isopoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 231-240.
- Wilson, G. D. F. y G. D. Fenwick, 1999. Taxonomy and ecology of *Phreatoicus typicus* Chilton, 1883 (Crustacea, Isopoda, Phreatoicidae). *Journal of The Royal Society of New Zealand* 29: 41-64.
- Yager, J. 1981. Remipedia, a new class of crustacea from a marine cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology* 1(3): 328-333.
- Yamamura, K. 2003. Population estimation by a one-release, two-capture experiment. *Applied Entomology and Zoology* 38(4): 475-486.
- Yannicelli, B. y R.R. González. 2003. Lactate dehydrogenase activity in two cirolanid isopods: the relationship with zonation and motility capacity on sandy beaches. *Crustaceana* 76(6): 641-650.
- Yannicelli, B., R. Palacios y L. Giménez. 2001. Activity rhythms of two cirolanid isopods from an exposed microtidal sandy beach in Uruguay. *Marine Biology* 138: 187-197.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall. E.U.A. 663 pág.