



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DE LAS  
VARIACIONES DEL COMPLEJO *Hyaella azteca*  
(SAUSSURE, 1858) (AMPHIPODA: HYALELLIDAE)  
EN EL CENOTE AKTÚN-HA, QUINTANA ROO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G A**

**P R E S E N T A:**

**AURORA MARRÓN BECERRA**



**DIRECTORA DE TESIS:  
DRA. ANA MARGARITA HERMOSO SALAZAR**

**México, D.F. 2014**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## HOJA DE DATOS DEL JURADO

### 1. Datos del alumno

Marrón  
Becerra  
Aurora  
53 82 25 15  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
409020706

### 2. Datos del tutor (propietario).

Dra.  
Ana Margarita  
Hermoso  
Salazar

### 3. Datos sinodal 1 (propietario)

Dr.  
Juan José  
Morrone  
Lupi

### 4. Datos sinodal 2 (propietario)

Dra.  
Rosaura  
Mayén  
Estrada

### 5. Datos sinodal 3 (suplente)

Dr.  
José Luis  
Villalobos  
Hiriart

### 6. Datos sinodal 4 (suplente)

M en C.  
Alicia  
Rojas  
Ascencio

### 7. Datos del trabajo escrito

Caracterización morfológica de las variaciones del complejo *Hyalella azteca* (Saussure, 1858) (Amphipoda: Hyalellidae) en el cenote Aktún-Ha, Quintana Roo.  
93 p  
2014

# Agradecimientos

Este trabajo no sería posible sin la colaboración de todos aquellos que me brindaron su ayuda, conocimientos y apoyo para la conclusión de este trabajo, por eso aprovecho este espacio para expresarles mis más sinceros agradecimientos.

A la Dra. Ana Margarita Hermoso Salazar por la dirección de esta tesis. Gracias por aceptarme como su alumna, por compartirme valiosos consejos, por brindarme su gran apoyo y por ofrecerme su tiempo y paciencia estos años, por hacer del laboratorio un segundo hogar.

A los sinodales el Dr. Juan José Morrone Lupi, a la Dra. Rosaura Mayén Estrada, al Dr. José Luis Villalobos Hiriart y a la M. en C. Alicia Rojas Ascencio por tomarse el tiempo y dedicación en la revisión del presente trabajo y aprovecho para agradecerles por sus valiosos y acertados comentarios.

A la Dra. Vivianne Solís Weiss por aceptarme en el laboratorio de Ecología y Biodiversidad de Invertebrados Marinos del ICMyL, UNAM, y por el apoyo brindado durante mi estancia en el laboratorio.

Al Dr. Pablo Hernández Alcántara por proporcionarme todo el equipo y material necesario para la elaboración de esta tesis.

A la Dra. Laura Sanvicente Añorve por permitirme trabajar en el Laboratorio de Ecología de Sistemas Pelágicos, ICMyL, UNAM, y facilitarme el uso de sus instalaciones para la revisión del material.

A la Biol. Karina Arvizu Coyotzi por enseñarme a hacer disecciones, montar e identificar anfípodos, así como por el prestamos de literatura y compartirme sus conocimientos.

Al Dr. Manuel Ortiz por transmitirme su gusto por los peracáridos y por enseñarme a dibujarlos.

Al Dr. John Holsinger y el Dr. Luis Grosso por el préstamo de literatura.

Al Biol. Carlos Illescas Monterroso por sus asesorías y préstamo de material bibliográfico.

A la M. en C. Elia Lemus Santana por enseñarme a medir y fotografiar a los organismos.

A la Biol. y amiga Fernanda Charqueño Celis por ayudarme con la búsqueda de literatura.

A la Facultad de Ciencias, a la UNAM y al ICMyL por abrirme sus puertas y darme cobijo y apoyo.

A mis maestros por todo lo enseñado, por prepararme bien y por transmitirme su gusto por las ciencias.

# Dedicatoria

Este trabajo lo dedico a la memoria de mi padre y quiero agradecer a mi familia por todo su apoyo en este largo viaje.

A mi mamá por ser la persona que es, sobre todo por alentarme a estudiar tan maravillosa carrera y por enseñarme a vivir relajada y sin estrés.

A mi hermana por haberme apoyado siempre, sobre todo al revisar mis trabajos escritos.

A mis abuelitos porque sin su enorme apoyo no hubiera podido venir a estudiar a la UNAM ni sobrevivir en esta ciudad.

A mis tíos por su gran apoyo y por haberme cuidado el tiempo que pase lejos de mi mamá.

A mi prima, su esposo y mi querido sobrino por haber compartido su casa conmigo, por ayudarme y por tolerarme todos estos años.

A mis maravillosas amigas del laboratorio y del instituto (Fer, Lucy, Kari, Magy, Adriana) por toda su ayuda y por tantos recuerdos memorables.

A mis compañeros de la facultad por haberme dado tantas aventuras a su lado, por haberme presentado poco a poco esta gran ciudad y por enseñarme a disfrutarla.

A mi novio y gran amor Víctor Islas (Yovas) que siempre ha sido muy comprensivo, que me ha apoyado mucho todo este tiempo y que me da mi espacio y mi tiempo para la culminación de mis proyectos personales.

A mi primer amor, el mar, por haber sido siempre esa motivación en mi vida.

A mi segundo amor, la vida, que siempre es tan intrigante e impredecible.

Al género *Hyalella* y su complejidad porque sin ella no se hubiera podido concluir esta tesis.

# Tabla de contenido

---

<b>Resumen</b> .....	<b>1</b>
<b>Introducción</b> .....	<b>2</b>
Revisión histórica .....	8
<b>Justificación</b> .....	<b>10</b>
<b>Objetivos</b> .....	<b>11</b>
<b>Área de estudio</b> .....	<b>12</b>
Península de Yucatán .....	12
Cenote Aktún-Ha (Carwash) .....	16
<b>Antecedentes</b> .....	<b>18</b>
Anfípodos epicontinentales en México .....	18
Estudios en el cenote y sistema Aktún-Ha .....	20
Antecedentes generales .....	20
Plancton .....	21
Fauna .....	21
Peracáridos no anfípodos .....	22
<b>Metodología</b> .....	<b>23</b>
Trabajo de campo .....	23
Trabajo de laboratorio .....	23
Presentación de resultados .....	24
<b>Resultados</b> .....	<b>27</b>
Aspectos taxonómicos .....	27
Arreglo taxonómico de las especies del género <i>Hyaella</i> de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe .....	32
Clave taxonómica de las especies del género <i>Hyaella</i> de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe .....	33
Tratamiento sistemático de las especies del género <i>Hyaella</i> .....	36
<i>H. azteca</i> (Saussure, 1858) .....	36
<i>H. cf. azteca</i> .....	39
<i>H. cf. inermis</i> .....	42

<i>Hyalella</i> sp. 1 .....	46
<i>H. cenotensis</i> Marrón-Becerra, Hermoso-Salazar, Solís-Weiss, 2014.....	49
<i>H. caribbeana</i> Bousfield, 1996 .....	52
<i>H. faxoni</i> Stebbing, 1903 .....	54
<i>H. longicornis</i> Bousfield, 1996 .....	56
<i>H. meraspinosa</i> Baldinger, 2004 .....	58
<i>H. montezuma</i> Cole y Watkins, 1977 .....	60
<i>H. muerta</i> Baldinger, Shepard y Threlhoff, 2000 .....	63
<i>H. sandra</i> Baldinger, Shepard y Threlhoff, 2000 .....	65
<i>H. texana</i> Stevenson y Peden, 1973 .....	67
<b>Discusión</b> .....	<b>69</b>
Estado del conocimiento .....	69
Caracteres morfológicos .....	70
Estado taxonómico del complejo <i>Hyalella azteca</i> .....	72
Futuros estudios .....	74
<b>Conclusiones</b> .....	<b>75</b>
<b>Referencias</b> .....	<b>76</b>
<b>Glosario</b> .....	<b>92</b>

# Índice de figuras

---

**Figura 1.** Ubicación de la *lacinia mobilis* en la mandíbula y de los artejos en los pereiópodos..... **p. 3**

**Figura 2.** Morfología general de un anfípodo. Modificado de [Barnard \(1969\)](#) ..... **p. 3**

**Figura 3.** Morfología general de las piezas bucales de un anfípodo. Modificado de [Barnard \(1969\)](#) ..... **p. 4**

**Figura 4.** Ubicación geográfica de la península de Yucatán y el cenote Aktún-Ha ..... **p. 13**

**Figura 5.** Tipos de cuevas marinas. Modificado de [van Hengstum y Scott, \(2011\)](#). ..... **p. 15**

**Figura 6.** Esquema del sistema Aktún-Ha. a) Sistema de cuevas y ubicación del cenote, b) vista aérea del cenote. .... **p. 16**

**Figura 7.** Terminología usada para la localización de estructuras y apéndices en el cuerpo. Modificado de [González y Watling \(2002b\)](#)..... **p. 26**

**Figura 8.** Mapa con las distribuciones de las especies del género *Hyaella* de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe. .... **p. 31**

**Figura 9.** *Hyaella azteca*. Holotipo macho (7.8 mm). Plto) Pleosoma, mG2) Gnatópodo 2 del macho, P3) Pereiópodo 3, Mx1) Maxila 1 izquierda, Mx1r) Maxila 1 derecha, U1) Urópodo 1, U3) Urópodo 3, T) Telson. Modificado de [Gonzalez y Watling \(2002a\)](#)..... **p. 38**

**Figura 10.** Asimetría en el segundo par de gnatópodos en *Hyaella cf. azteca*

(macho). mG1) Gnatópodo 1 del macho, mG2l) Gnatópodo 2 izquierdo, mG2r) Gnatópodo 2 derecho. .... **p. 41**

**Figura 11.** Morfología externa de *Hyaella cf. azteca*. Cuerpo completo Plto) Pleonitos 1 y 2 con carina dorso-posterior, T) Telson..... **p. 41**

**Figura 12.** Morfología externa de *Hyaella cf. inermis* (macho). Cuerpo completo, liso, Plto) Pleonitos, sin carina dorso-posterior, mG2) Gnatópodo 2 del macho, T) Telson. .... **p. 44**

**Figura 13.** Morfología externa del morfo con tres espinas dorsales (*Hyaella* sp. 1). Macho (6.7 mm) Cuerpo completo, LL) labio inferior, Mx1) maxila 1, Mx2) maxila 2, Mxp) Maxilípodo, T) Telson, G2) gnatópodo 2, P3) pereiópodo 3, P4) pereiópodo 4, G1) gnatópodo 1..... **p. 48**

**Figura 14.** Morfología externa de *H. cenotensis*. Cuerpo completo, LL) labio inferior, Mx1) Maxila 1, P7) Pereiópodo 7, U3) Urópodo 3, T) Telson, Mxp) Maxilípodo. .... **p. 51**

**Figura 15.** *Hyaella caribbeana*. Holotipo macho (LT 5.2 mm). Mxp) maxilípodo, mG1) gnatópodo 1 del macho, mG2) gnatópodo 2 del macho, U3) Urópodo 3, T) telson. Tomada y modificada de [Bousfield \(1996\)](#)..... **p. 53**

**Figura 16.** *Hyaella faxoni*. Holotipo macho (LT 8.7 mm). Mx1) Maxila 1, T) Telson, U3) Urópodo 3, mG2) Gnatópodo del macho 2, fG2) Gnatópodo 2 de la hembra. Tomado y modificado de [González y Watling \(2002c\)](#) ..... **p. 55**

**Figura 17.** *Hyaella longicornis*. Holotipo macho (LT 7.0 mm). Mx1) Maxila 1, mG2) gnatópodo 2 del macho, U3) Urópodo 3, T) Telson. Modificado de [Bousfield \(1996\)](#) ..... **p. 57**

**Figura 18.** *Hyaella meraspinosa*. Holotipo macho (LT 5.4mm). P3-P7) Pereiódodos 3-7, U3) Urópodos 3, T) Telson. Modificada de [Baldinger \(2004\)](#).  
..... **p. 59**

**Figura 19.** *Hyaella montezuma* Cole y Watkins, 1977. Holotipo, macho (LT 8.5 mm). Mxp) Maxilípodo, LL) Labio inferior, Mx1) Maxila 1, Mx2) Maxila 2. Modificada de [Cole y Watkins \(1977\)](#) ..... **p. 61**

**Figura 20.** *Hyaella montezuma* Cole y Watkins, 1977. A.- Pereiódodo 4, B.- Pereiódodo 7, C.- Telson, D.- Gnatópodo 2 hembra, E.- Urópodo 1, F.- Urópodo 2, G.- Urópodo 3. Tomada de [Cole y Watkins \(1977\)](#) ..... **p. 62**

**Figura 21.** *Hyaella muerta*. Holotipo macho (3.28 mm). U3) Urópodo 3, T) Telson. Modificada de [Baldinger et al. \(2000\)](#) ..... **p. 64**

**Figura 22.** *Hyaella sandra*. Holotipo macho (4.80 mm). U3) Urópodo 3, T) telson. Modificado de [Baldinger et al. \(2000\)](#) ..... **p. 66**

**Figura 23.** *Hyaella texana* Holotipo macho (8 mm). G2) Gnatópodo 2 del macho, G1) Gnatópodo 1 del macho, Mxp) Maxilípodo, Mx1) Maxila 1, P7) Pereiódodo 7, Plt1) Pleonito 1, Plt2) Pleonito 2, Plt3) Pleonito 3, T) Telson. Modificada de [Stevenson y Peden \(1973\)](#) ..... **p. 68**

# Índice de tablas

---

**Tabla 1.** Especies del género *Hyaella* de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe ..... **p. 30**

**Tabla 2.** Comparación morfológica de las especies *H. azteca*, *H. cf. azteca* y *H. cf. inermis* ..... **p. 45**

**Tabla 3.** Tabla comparativa de los morfos del género *Hyaella* del cenote Aktún-Ha..... **p. 50**

# Resumen

---

*Hyaella. azteca* es la única especie de anfípodo epicontinental epigea registrada en México, sin embargo estudios recientes han demostrado que se trata de un complejo de especies. Un “complejo de especies” refiere a un grupo de especies cercanas taxonómicamente en las cuales los límites ecológicos o morfológicos no son suficientemente claros para delimitar fácilmente una especie de otra, este es el caso del complejo *H. azteca*, un grupo de anfípodos dulceacuícolas distribuidos en Norteamérica, Centroamérica y el Caribe. Con el fin de estudiar este complejo de especies en México, en abril del año 2008 se recolectaron manualmente cinco muestras de macroalga filamentosa en el cenote Aktún-Ha, Quintana Roo y se extrajo un total de 66 anfípodos dulceacuícolas del género *Hyaella* con el objetivo de realizar un análisis morfológico detallado para comparar a los diferentes morfos del complejo *H. azteca* observados en el cenote y así ampliar el conocimiento taxonómico del complejo y la información de los anfípodos epicontinentales de México. Como resultados de este trabajo se identificaron cuatro morfos del complejo *H. azteca*: *Hyaella* cf. *azteca*, *Hyaella* cf. *inermis*, *Hyaella* sp. 1 y uno de especial atención por la ausencia de ojos, *Hyaella cenotensis* Marrón-Becerra, Hermoso-Salazar & Solís-Weiss, 2014. Los cuatro morfos del cenote se describieron, se ilustraron y se compararon con las especies morfológicamente cercanas. Se describieron las variaciones intra e interespecíficas y se elaboró una clave taxonómica de las especies de Norteamérica, Centroamérica y Caribe. El género *Hyaella* es difícil de identificar a nivel específico debido a que variaciones interespecíficas no son contrastantes. Con este trabajo se plantearon tres especies potencialmente nuevas, lo que podría incrementar a 33 el número de especies de anfípodos epicontinentales del país. Este estudio confirmó que la diversidad de anfípodos epicontinentales en el país está subestimada.

# Introducción

---

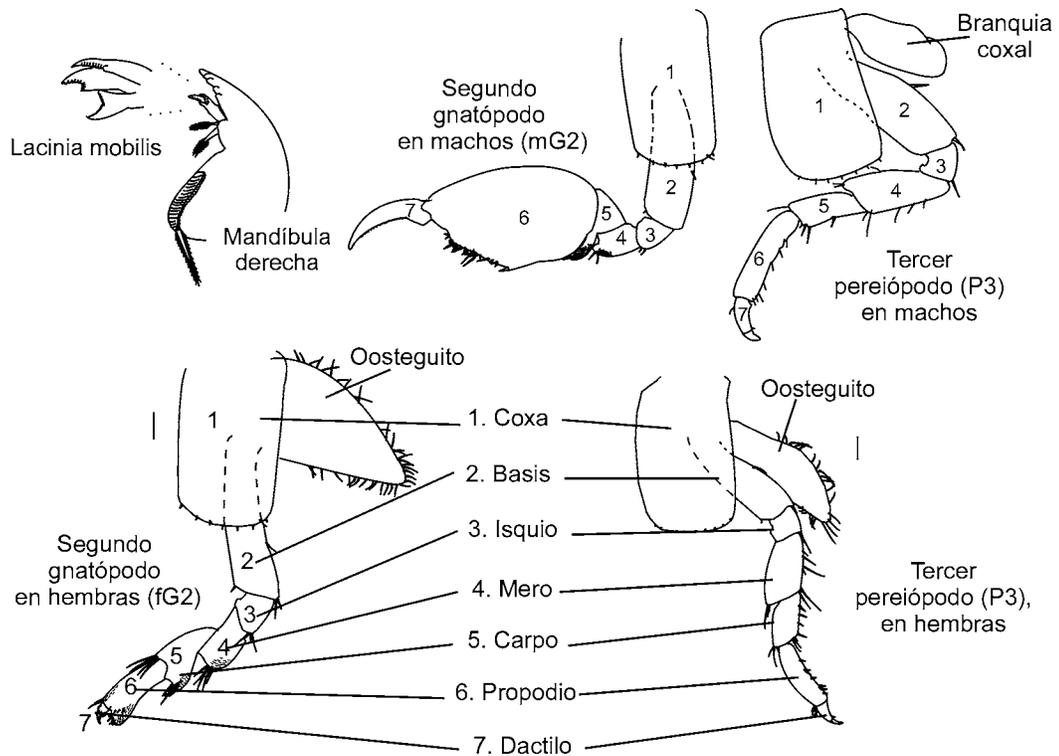
El orden Amphipoda se clasifica dentro del superorden Peracarida, un grupo de crustáceos con desarrollo directo, en el cual las hembras incuban sus huevos dentro de un “marsupio” o bolsa abdominal que se forma a partir de unas placas del tórax denominadas oosteguitos. Además, dentro de este grupo el adulto mantiene en al menos una de las mandíbulas, un proceso accesorio articulado y móvil denominado *lacinia mobilis* (Fig. 1) (Calman, 1904; Winfield y Ortiz, 2003; Thiel e Hinojosa, 2009).

El nombre Amphipoda proviene del griego *Amphi-* ambos lados y *poda-* patas, este nombre se le asignó por mostrar “patas dirigidas hacia ambas direcciones” (Latreille, 1817). El patrón estructural básico de los anfípodos se caracteriza por la ausencia de un caparazón y por la presencia, de manera general, de un cuerpo comprimido lateralmente. El cuerpo se divide en tres tagmas principales: cabeza (o cefalotórax), pereión y pleón (Fig. 2).

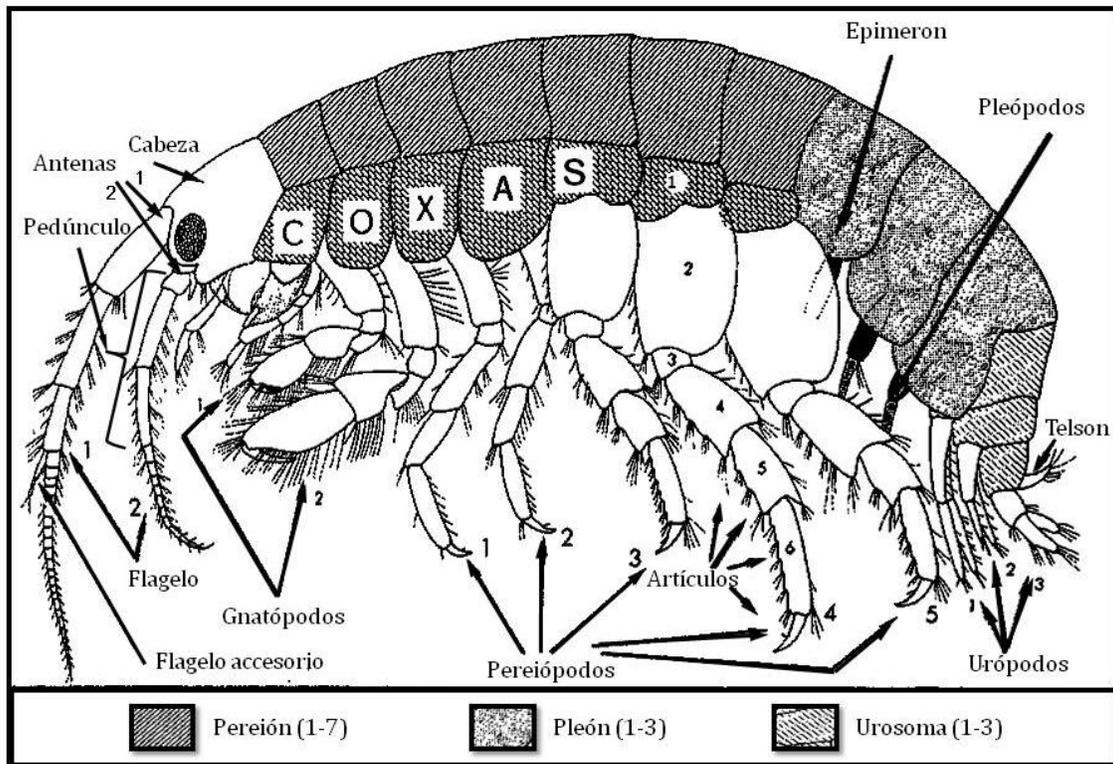
La cabeza presenta dos pares de antenas, un labio superior, un par de mandíbulas, un labio inferior, dos pares de maxilas (maxila 1 y maxila 2) y un maxilípodo (Fig. 3).

El pereión incluye siete somitas y el pleón seis. Los tres somitas anteriores del pleón constituyen el pleosoma, mientras los tres posteriores forman el urosoma. La subdivisión del pleón refleja la marcada separación funcional y estructural de los apéndices (Barnard, 1969; Winfield y Ortiz, 2003). Cada segmento del pereión, pleón y urosoma posee un par de apéndices denominados: pereiópodos, pleópodos y urópodos, respectivamente. Los pereiópodos son unirrámeos y elongados y los dos pares anteriores se denominan gnatópodos, estos apéndices se han modificado en estructuras prensiles que sirven para sujetar y rasgar el alimento y/o las algas (Barnard, 1969).

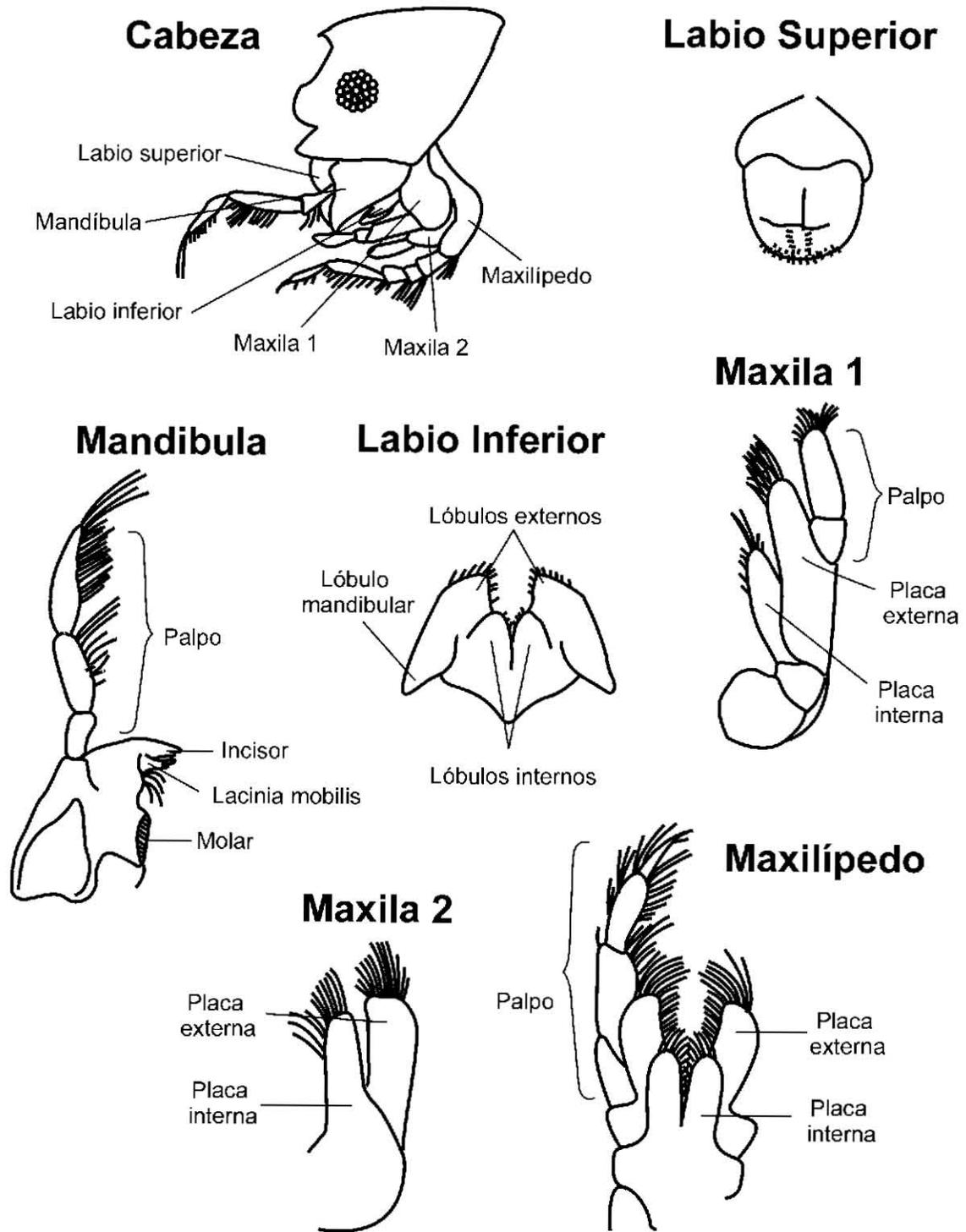
El pleón posee tres pares de apéndices birrámeos utilizados para la natación, y el urosoma posee dos o tres pares de apéndices cortos, birrámeos utilizados para desplazarse en forma de saltos. El extremo posterior del cuerpo incluye una estructura pequeña en forma de aleta denominada telson, unida al margen posterodorsal del pleonito seis (Barnard, 1969; Winfield y Ortiz, 2003).



**Figura 1.** Ubicación de la *lacinia mobilis* en la mandíbula y de los artejos en los pereiópodos.



**Figura 2.** Morfología general de un anfípodo. Modificado de [Barnard \(1969\)](#).



**Figura 3.** Morfología general de las piezas bucales de un anfípodo. Modificado de [Barnard \(1969\)](#).

Los anfípodos, en su mayoría, forman parte de la macrofauna que habita el bentos de los sistemas acuáticos, pero también tienen integrantes importantes en el plancton marino, por ejemplo el grupo de los hipéridos (McLaughlin, 1980).

Las diferentes adaptaciones morfológicas dentro del orden Amphipoda les han permitido colonizar numerosos hábitats (Winfield y Ortiz, 2003), principalmente se pueden encontrar en aguas marinas, desde ambientes someros hasta la zona hadal, pero también pueden habitar aguas continentales (ambientes dulceacuícolas, salinos y subterráneos) y ambientes terrestres (Barnard e Ingram, 1990; Alcocer *et al.*, 1998a; Smith, 2001; Väinölä *et al.*, 2008; Thiel e Hinojosa, 2009).

De manera general, el conocimiento sobre la diversidad y distribución de los crustáceos de cuerpos de agua continental de México es aún incipiente y las especies subterráneas han sido de mayor interés. Los isópodos y mísidos son los órdenes mejor conocidos entre el grupo de los peracáridos de aguas continentales, a pesar de que los anfípodos constituyen un número importante entre los peracáridos dulceacuícolas (Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993).

Actualmente, de acuerdo con la base mundial de anfípodos, existen más de 9,000 especies (Horton *et al.*, 2013), entre las cuales cerca de 1,870 son epicontinentales (20% de la riqueza mundial) (Väinölä *et al.*, 2008). En México, los estudios de anfípodos de aguas continentales son escasos en comparación con los trabajos de anfípodos marinos ya que sólo se tienen registradas 30 especies, la mayoría hipogeas y la única especie verdaderamente epígea es *Hyaella azteca* (Saussure, 1858) (Reddell, 1981; Villalobos-Hiriart *et al.*, 1993; Rocha *et al.*, 2008).

El grupo de los talítridos alberga al género *Hyaella*, un género dulceacuícola que se distribuye a lo largo del continente americano y del cual se conocen cerca de 70 especies (Horton *et al.*, 2013). Los estudios taxonómicos del género son más abundantes en Sudamérica donde se tienen registradas alrededor de 60 especies, entre estas, algunas especies estigobias (Pereira, 1989; Stock y Platvoet, 1991; González y Coleman, 2002; González y Watling, 2002b, 2003a, b, c, d; Coleman y González, 2006; González *et al.*, 2006; Cardoso *et al.*, 2011; Cardoso, 2013). Por otro lado, para Norteamérica y Centroamérica únicamente se cuenta con el registro de nueve especies válidas (Baldinger,

2004), seis descritas para Estados Unidos, una especie para las islas del Caribe (Isla Guadalupe), una especie para Costa Rica y una especie para México, *H. azteca*, con registros también en Estados Unidos y Canadá.

Graening *et al.* (2012) limitaron la distribución de *H. azteca* al estado de Veracruz de acuerdo a la redescrición de Gonzalez y Watling (2002a). Antes de estos estudios, esta especie se consideraba ampliamente distribuida por todo el Continente Americano y se conocía como la especie más común dentro del género. No obstante, es probable que la determinación de los individuos asignados como *H. azteca* en diferentes estudios haya sido errónea, debido a que análisis moleculares han demostrado que la forma típica de *H. azteca* representa en realidad un complejo de especies (González y Watling, 2002a; Wellborn y Cothran, 2004; Graening *et al.*, 2012). Un “complejo de especies” refiere a un grupo de especies relacionadas taxonómicamente en las cuales los límites ecológicos o morfológicos no son suficientemente claros para delimitar fácilmente una especie de otra (Brito *et al.*, 2014).

Estudios como los de Strong (1972), Cole (1984), France (1992), Thomas *et al.* (1994; 1998), Wellborn (1994, 1995, 2000) y McPeck y Wellborn (1998) hicieron hincapié en la presencia de variaciones locales y regionales de la especie *H. azteca* en las historias de vida, en tallas, conducta, fecundidad y un aparente aislamiento reproductivo incluso entre ecotipos de las diferencias poblaciones en un mismo cuerpo de agua o cuerpos de agua cercanos. Posteriormente a la identificación de las variaciones entre las poblaciones, se prestó mayor atención al estudio de las especies de este género, lo que derivó a la descripción de especies nuevas, algunas simpátricas (Stevenson y Peden, 1973; Cole y Watkins, 1977; González y Watling, 2003d; Vega *et al.*, 2010). Asimismo, se realizaron estudios que indicaron un flujo genético bajo y variabilidad genética reducida entre diferentes poblaciones de *H. azteca*, lo que sugirió divergencia entre las poblaciones (Thomas *et al.*, 1994; 1997, 1998; Duan *et al.*, 1997, 2000; Hogg *et al.*, 1998; McPeck y Wellborn, 1998; Witt y Hebert, 2000; Wellborn *et al.*, 2005).

De acuerdo con Wellborn y Cothran (2004), las especies fenotípicamente similares, pero que presentan aislamiento reproductivo y divergencia genética son conocidas como especies crípticas, considerando a las especies del complejo *H. azteca* como tales. Estudios

basados en técnicas moleculares identificaron un gran número de especies crípticas dentro del género. En una región de Estados Unidos se registraron cerca de 33 “especies provisionales” para el complejo (Witt *et al.*, 2006), mientras que en Canadá se identificaron siete “especies provisionales” (Hogg *et al.*, 1998; Witt y Hebert, 2000) sin ser descritas formalmente.

González y Watling (2001) y González (2003) mencionaron que las especies del complejo *H. azteca* son aquellas que se distribuyen únicamente en Norteamérica, Centroamérica y el Caribe. El complejo de especies *Hyaella azteca* se considera aún no resuelto y aunque se cuenta con numerosos estudios sobre esta especie dulceacuícola, ninguno trata las diferencias morfológicas entre las poblaciones (Gonzalez y Watling, 2002a). Se han registrado varias especies fenotípicamente crípticas del complejo, sin embargo, ninguna ha sido formalmente descrita (Wellborn y Capps, 2013). Por otro lado, no existen estudios que consideren tanto aspecto morfológicos como genéticos y poco se sabe de las variaciones fenotípicas entre las especies crípticas simpátricas por lo que son necesarios los estudios morfológicos del complejo (Wellborn y Cothran, 2004).

## Revisión histórica

Saussure (1858) describió a *H. azteca* y la nombró originalmente como *Amphitoe aztecus*, sin embargo, la descripción original proporcionada por el autor era escueta, acompañada de dibujos poco detallados. Los ejemplares fueron recolectados en una “cisterna” de Veracruz y en arroyos del lago de Chapultepec, al autor le llamó la atención este hecho peculiar, por la tolerancia de la especie a un intervalo amplio de temperatura, temperaturas altas en sitios cercanos a la costa y contrastantemente más bajas en la ciudad de México. La especie se caracterizó por la ausencia del rostro, por tener el primer par de antenas más corto que el segundo, ojos casi circulares, segundo par de patas más grueso que el primero y principalmente por poseer una espina media o carina al término de los dos primeros terguitos abdominales (pleón).

Más tarde, Bate (1862) describió a la especie *Allorchestes knickerbockeri* a partir de la revisión del supuesto material tipo de *Gammarus minus* Say, 1818, esta nueva especie posteriormente sería sinonimizada bajo *Hyaella azteca*. La confusión del material examinado por Bate (1862) se debió a que Say etiquetó equivocadamente a unos ejemplares que no correspondían a *G. minus*, además el material tipo de esta última se extravió.

Posteriormente Smith (1873-1874) publicó sobre los crustáceos de agua dulce de E.U.A, en donde describió un género nuevo para la familia Orchestidae y lo nombró como *Hyaella*, lo distinguió de *Hyale*, género morfológicamente más cercano, por las siguientes características: palpo de la maxila 1 uniarticulado, palpo del maxilípodo compuesto de cinco segmentos y telson corto, carnosos y enteros. En esta misma obra, el autor describió a *Hyaella dentata* y trasladó a *Amphitoe aztecus* a *Hyaella azteca* (Saussure, 1858), también propuso el cambio de género de la especie *Allorchestes knickerbockeri* Bate, 1862 a *Hyaella*, a pesar de que el palpo de la maxila 2 tenía dos articulaciones en lugar de una, igual que el género *Hyale* y no como el género *Hyaella* que es uniarticulado. Debido a lo anterior, Smith (1874-1875) redescibió al género *Hyaella* y a *H. dentata*, además sinonimizó a *H. knickerbockeri* con *H. dentata* y describió a *Hyaella inermis*.

Por muchos años se discontinuó el uso del nombre *Hyaella* para el género debido a que Faxon (1876) lo sinonimizó bajo *Allorchestes*.

Posteriormente, [Harford \(1876-1877\)](#) describió a *Lockingtonia fluvialis*, la cual sería sinonimizada por el parecido con *Hyaella dentata* [Smith \(1873-1874\)](#).

A principios del siglo XX, [Stebbing \(1903\)](#) describió a *Hyaella faxoni*, reestableciendo el nombre del género y años más tarde, [Stebbing \(1906\)](#) en su obra sobre los Anfíodos gamáridos, recapituló todo los sinónimos de *H. azteca*: *Amphitoe dentata* Say, 1818, *Amphitoe aztecus* Saussure, 1858, *Allorchestes knickerbockeri* Bate, 1862, *Hyaella dentata* Smith, 1874, *Allorchestes dentatus* Faxon, 1876, *Hyaella azteca* Stebbing, 1888 y *Lockingtonia fluvialis* Harford, 1877.

[Weckel \(1907\)](#), en su trabajo sobre anfíodos de agua dulce de Norteamérica, incluyó algunos comentarios de las sinonimias de *H. knickerbockeri* sin tomar en cuenta los estudios de [Stebbing \(1906\)](#). No obstante, la aportación de esta autora fue que sinonimizó a *H. faxoni* con *H. knickerbockeri*, a pesar de que esta última especie ya había sido sinonimizada a *H. azteca* por [Stebbing \(1906\)](#).

Más tarde, durante la expedición de Michigan-Walker efectuada en el año 1910 se recolectaron organismos en la Laguna de Catemaco, Veracruz. [Pearse \(1911\)](#) analizó este material y describió a *H. ornata*, la cual posteriormente [Shoemaker \(1933\)](#) la sinonimizó con *H. azteca*.

[Bousfield \(1996\)](#) realizó una reclasificación de los hyalelidos neotropicales, en esta incluyó una clave para géneros y subgéneros, además presentó una diagnosis de *H. azteca*, entre otras. El autor mencionó que *H. azteca* f. *inermis* es probablemente una forma ecofenotípica válida, más que una subespecie geográfica, ya que refleja el control de los factores edáficos y/o biológicos en las variaciones morfológicas, más que por un control genético.

Finalmente, [Gonzalez y Watling \(2002a\)](#) eligieron un lectotipo y redescubrieron a *H. azteca* basándose en los sintipos de Saussure (1858), así mismo sólo mencionaron dos sinonimias, *Amphitoe aztecus* y *Hyaella ornata*.

## Justificación

---

La Península de Yucatán posee un endemismo alto de especies y atrae la atención de los científicos debido a las estructuras cársticas denominadas cenotes (Mercado-Salas *et al.*, 2013). Aunque los trabajos faunísticos en los sistemas de cuevas se han incrementado, son pocos los estudios en la zona expuesta, a pesar de tratarse de sitios con impacto antropogénico directo, que requieren atención urgente de diferentes sectores, tanto científicos como gubernamentales.

El estudio de los anfípodos en estos sitios es relevante, por su destacada participación en las cadenas tróficas bentónicas (Thiel e Hinojosa, 2009; Winfield y Ortiz, 2011), ya que permiten la transferencia de energía del microalimento y las plantas hacia niveles tróficos superiores, fungiendo como alimento de aves, peces e insectos (González *et al.*, 2006; Rogers *et al.*, 2010). En particular, el estudio de las especies del complejo *Hyaella azteca* es de importancia, porque se consideran como hospederos intermediarios de platelmintos (Podesta y Holmes, 1970), nemátodos (Laberge y McLaughlin, 1989) y acantocéfalos (Uznanski y Nickol, 1980; Duclos *et al.*, 2006; García-Varela *et al.*, 2013). Por otra parte, su exoesqueleto alberga especies protistas epibiontes (Batten y DeGiusti, 1949; Mayén-Estrada y Aladro-Lubel, 2004, 2006; Dovgal y Mayén-Estrada, 2013). Además, el complejo *H. azteca* se considera útil en estudios toxicológicos por ser bioindicadores importantes (Duan *et al.*, 1997; Babin-Fenske *et al.*, 2012), pero es necesaria una correcta identificación para hacer más precisos dichos análisis (Duan *et al.*, 1997; Hogg *et al.*, 1998).

Los carcinólogos de México han prestado atención escasa a la taxonomía de la familia Hyalellidae, existen trabajos enfocados en toxicología, listados faunísticos, algunos tocan aspectos ecológicos, otros tratan el intervalo de distribución o la relación parásito-huésped. Sin embargo, autores como Cole (1984) y Hernández *et al.* (2010) ponen en duda la correcta determinación taxonómica de los individuos registrados en la literatura como *Hyaella azteca*. Por tanto, el análisis morfológico de *H. azteca*, como objetivo de este estudio, tiene la finalidad de ampliar el conocimiento del complejo en México, tarea importante que podría ayudar a formular hipótesis biogeográficas y evolutivas, así como hacer más precisos los estudios de toxicología y de interacciones parásitos-huéspedes.

# Objetivos

---

## Objetivo general

Realizar un análisis comparativo de los diferentes morfos del complejo *Hyaella azteca* recolectados en el cenote Aktún-Ha, Quintana Roo con el fin de ampliar el conocimiento taxonómico del complejo, así como proporcionar información de los anfípodos epicontinentales de México.

## Objetivos particulares

- ▶ Separar, Identificar y describir los morfos del complejo *Hyaella azteca* presentes en el cenote Aktún-Ha.
- ▶ Obtener los caracteres morfométricos y esquematizar los organismos de cada morfo del complejo *H. azteca* del cenote Aktún-Ha.
- ▶ Analizar y comparar los morfos del complejo *H. azteca* del cenote Aktún Ha con las descripciones y redescriptiones de las especies morfológicamente más cercanas de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe.
- ▶ Describir las variaciones inter e intraespecíficas y elaborar una clave taxonómica de las especies del género *Hyaella* de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe.

# Área de estudio

---

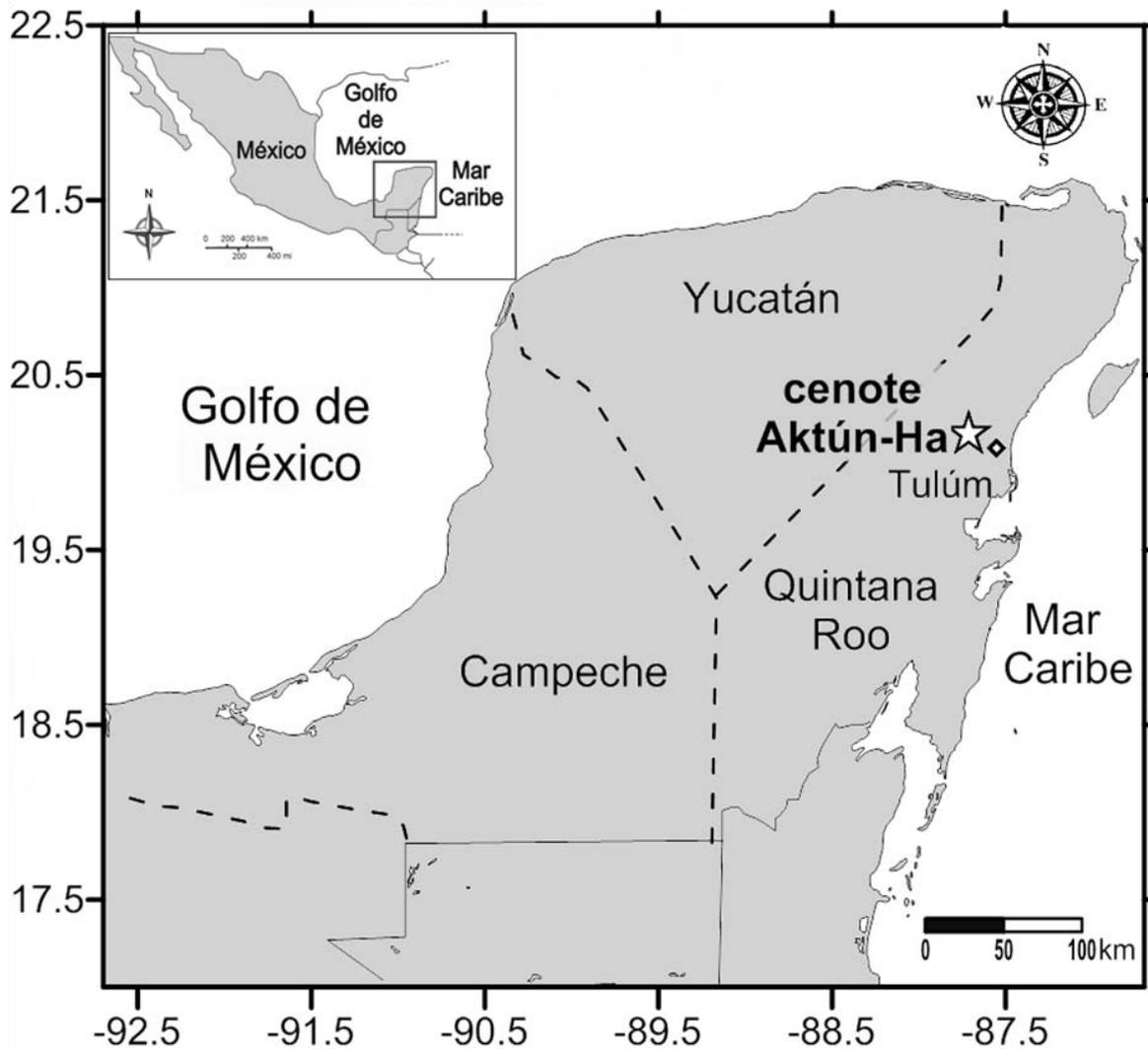
## Península de Yucatán

El cenote Aktún-Ha se localiza en la península de Yucatán. Esta región se ubica al sureste del territorio mexicano, entre las coordenadas 21° 36' N, 86° 42' W y 17° 53' N, 92° 28' W (INEGI, 2005), se delimita al oeste por las aguas del Golfo de México y al este por el mar Caribe (Fig. 4). La Península se conforma por una plataforma calcárea que abarca 300,000 km<sup>2</sup> de superficie y registra elevaciones menores a los 400 msnm (Lopez-Ramos, 1973; Wilson, 1980; Lugo-Hubp *et al.*, 1992; Beddows *et al.*, 2007a). Los estados del sureste mexicano, Campeche, Yucatán y Quintana Roo integran la porción emergida de la plataforma de Yucatán y abarcan en conjunto 7.1% (139,897 km<sup>2</sup>) del total del territorio nacional (INEGI, 2005), sin embargo, en sentido estricto esta unidad fisiográfica/geológica comprende también al Petén guatemalteco y el norte de Belice (Lopez-Ramos, 1973; Wilson, 1980; Lugo-Hubp *et al.*, 1992; Beddows *et al.*, 2007a).

La constitución litológica de la Península de Yucatán comprende rocas de origen sedimentario marino (calizas, dolomias y evaporitas) de porosidad alta, formadas durante el Cretácico-Medio al Cuaternario que yacen sobre un basamento de rocas ígneas y metamórficas del Paleozoico (Lopez-Ramos, 1973; Wilson, 1980; Bauer-Gottwein *et al.*, 2011).

La última glaciación, ocurrida hace 18,000 años, modificó la geología y topografía singular de la región; durante este tiempo la alternancia de los periodos de hielo y deshielo provocaron el ascenso y descenso del nivel del mar (trasgresiones y regresiones), fenómeno que culminó a inicios del Mioceno con una última trasgresión, la cual cubrió de agua a la plataforma de Yucatán y posteriormente se dio una emersión gradual de la península (Lugo-Hubp *et al.*, 1992).

El *karst* es el relieve que se forma por la disolución de la roca caliza. El tipo de *karst* que se pueda desarrollar depende fundamentalmente de los factores litológicos-estructurales, el espesor y la composición de la roca, así como de las condiciones hidrológicas y climáticas (Lugo-Hubp *et al.*, 1992)



**Figura 4.** Ubicación geográfica de la península de Yucatán y el cenote Aktún-Ha.

Esta región es considerada como kárstica porque el relieve de origen calcáreo se modifica a causa de la erosión y la disolución de la roca. La escorrentía del agua a través de las fracturas y porosidades de la roca erosionan el terreno. Adicionalmente el dióxido de carbono disuelto, de origen atmosférico o el proveniente de la respiración de los organismos, y las bacterias que metabolizan el ácido sulfhídrico, o que reducen la materia orgánica, generan iones libres que reaccionan con el agua y generan ácido carbónico y ácido sulfúrico respectivamente, ambos capaces de disolver la roca caliza y moldear el relieve formando espeleotemas, grietas, cuevas (secas o inundadas) y cavidades como los cenotes (Llopis, 1970; Gaona-Vizcayno *et al.*, 1980; Engel *et al.*, 2004).

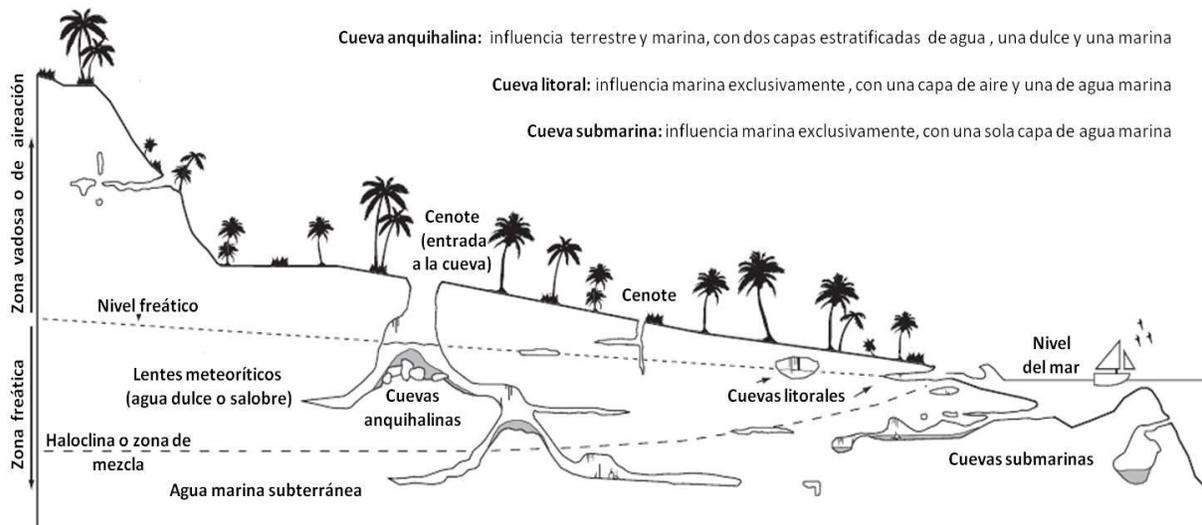
En la porción norte (Yucatán), los únicos cuerpos de agua superficiales son los cenotes; sin embargo, en la porción sureste (Quintana Roo) existe una mayor variedad de cuerpos dulceacuícolas, sin dejar de ser escasos, entre estos se encuentran lagunas (Cobá, Punta Laguna y la Unión, Conil, Chakmochuk y Nichupté), aguadas, pantanos, ríos temporales y un importante afluente, el Río Hondo, límite geográfico-político entre México y Belice (Doehring y Butler, 1974; Cole, 1910; Herrera-Sansores y Heredia-Escobedo, 2011).

Los cuerpos de agua superficiales de la Península son pocos a causa de la alta porosidad de la roca caliza, esto permite la infiltración de agua limitando la cantidad de agua dulce superficial disponible. La mayor cantidad de agua dulce se encuentra debajo de la superficie en ríos subterráneos que se forman por la infiltración del agua (Alcocer *et al.*, 1998b; Beddows *et al.*, 2007a; Bauer-Gottwein *et al.*, 2011).

Los hábitats anquihalinos están dispersos por todo el mundo y pueden ser de origen volcánico (grietas o tubos de lava) o kárstico, formados por la disolución de la roca caliza. Los sistemas de origen kárstico, generalmente, poseen nombres regionales como “*blue holes*” en Bahamas, “casimbas” en Cuba y “cenotes” (del maya tsónoót o d’zonot = caverna con depósitos de agua) en la Península de Yucatán, México (Ilfie, 1991; Negrea y Boitan, 2001; Ilfie y Bishop, 2007).

El término anquihalino proviene del griego *anchialos* que tiene por significado “cercano al mar”. Holthuis (1973) propuso usar el término como “estanques sin conexión superficial al mar, que contengan agua salada o salobre que fluctúa con las mareas”.

No obstante, la definición anterior se modificó por una más completa: “Los hábitats anquihalinos son cuerpos de agua salados o salobres, usualmente con una restringida exposición al aire libre, siempre con conexiones subterráneas al mar más o menos extensas, y presentan influencias tanto marinas como terrestres” (Stock *et al.*, 1986), esta última característica es lo que distingue a los sistemas anquihalinos de otras cuevas sumergidas como las cuevas litorales y las cuevas marinas (Fig. 5).



**Figura 5.** Tipos de cuevas marinas. Modificado de [van Hengstum y Scott \(2011\)](#).

La permeabilidad del terreno permite que el agua dulce de origen meteorítico se infiltre y se acumule en el subsuelo formando un lente de agua dulce sobre una capa de agua salada originada por la intrusión marina. La zona de transición entre ambas capas, en donde los parámetros fisicoquímicos (pH, temperatura y oxígeno disuelto) registran una mayor variación, se denomina haloclina ([Pohlman \*et al.\*, 2000](#); [Beddows \*et al.\*, 2007a](#); [Iiliffe y Bishop, 2007](#); [Iiliffe y Kornicker, 2009](#)). La profundidad a la que se encuentra la haloclina es variable y depende del espesor de la capa de agua dulce que se incrementa proporcionalmente con la distancia del cenote y la costa ([Beddows, 2003](#)).

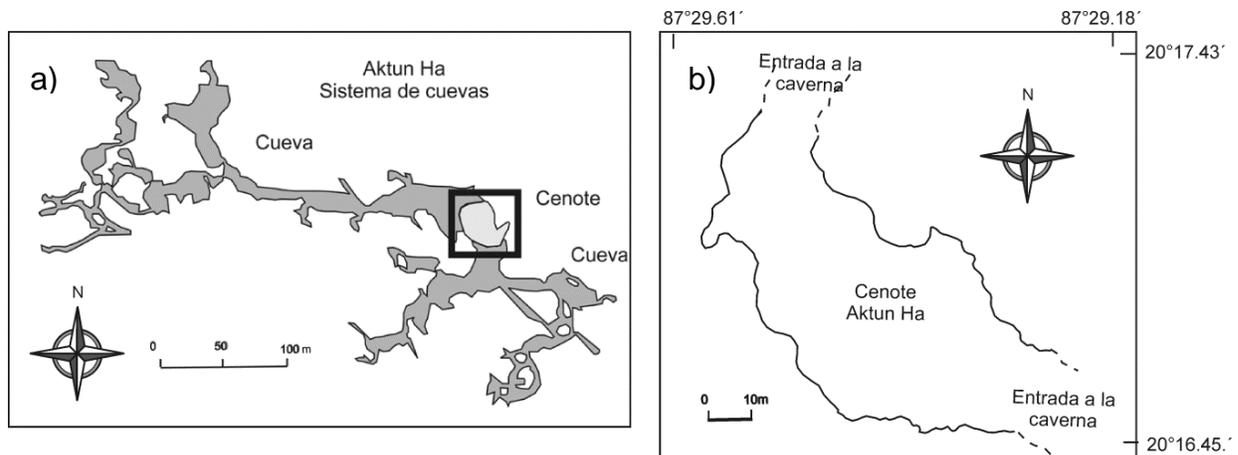
La haloclina es una característica de gran importancia biológica, restringe la mezcla vertical e intercambio de oxígeno y nutrientes, razón por la cual la capa de agua profunda suele ser oligotrófica e hipóxica (o anóxica). Esto propicia que la haloclina se considere como una barrera natural para algunos organismos dulceacuícolas y marinos ([Pohlman \*et al.\*, 1997](#); [Alcocer \*et al.\*, 1999](#); [Iiliffe, 2000](#); [Sánchez \*et al.\*, 2002](#); [Iiliffe y Kornicker, 2009](#)).

Las cuevas anquihalinas presentan una zonación análoga a las cuevas terrestres ([Poulson y White, 1969](#)). Se pueden diferenciar tres zonas basándose en la incidencia directa de la luz solar. La entrada o zona eufótica, donde incide directamente la luz solar y presenta fluctuaciones en temperatura y luz según el ciclo diurno y nocturno, es un ecotono entre el ambiente terrestre y el subterráneo; la zona disfótica o de penumbra presenta menor

incidencia de luz, se considera como una zona de transición y la zona afótica, con ausencia de luz solar, presenta cierta homogeneidad en los parámetros físicoquímicos (Poulson y White, 1969; Alcocer *et al.*, 1999; Culver y White, 2005; Lee *et al.*, 2012). En términos de espeleobuceo de sistemas anquihalinos estas tres zonas se denominan cenote (zona eufótica), caverna (zona disfótica) y cueva (zona afótica) (Rosenberg, 2004; Burger, 2006).

### Cenote Aktún Ha

El presente estudio se realizó en el cenote Aktún Ha (“caverna o cueva de agua” en lengua Maya), también llamado *Carwash* (o *Car Wash*) porque años atrás se usó como un lavadero de autos. El cenote se ubica al este del estado de Quintana Roo, aproximadamente 8.6 km de la costa de Tulum, en el kilómetro 3 de la carretera Tulum-Cobá, coordenadas 20° 16.48' N, 87° 29.20' W (Fig.4). Posee una forma oval con una superficie aproximada de 1,000 m<sup>2</sup> (Fig. 6), la profundidad máxima es de aproximadamente 5 m, con una temperatura promedio registrada de 25°C y una salinidad con características oligohalinas o incluso dulceacuícola (aproximada de 1.5 ups), el fondo se encuentra cubierto por ramas, troncos y un denso tapete algal (Rocha *et al.*, 1998; Beddows *et al.*, 2007b; van Hengstum, 2008; van Hengstum *et al.*, 2008, 2009; Gabriel *et al.*, 2009).



**Figura 6.** Esquema del sistema Aktún-Ha. a) Sistema de cuevas y ubicación del cenote, b) vista aérea del cenote.

El agua normalmente es cristalina pero, en época de lluvia, se puede observar un aspecto verdoso por la presencia de *blooms* de microalgas y la elevada producción primaria o un aspecto marrón-rojizo por la disolución del ácido tánico proveniente de los manglares (Alcocer *et al.*, 1998b).

El sistema de cuevas subterráneas asociadas al cenote presenta una longitud de 2,874 m, los pasajes hacia las cuevas sumergidas se encuentran en los extremos noroeste y sureste (Fig.6); la haloclina se extiende hasta los 21 m de profundidad y el flujo de agua se orienta de noroeste a sureste (Rocha *et al.*, 1998; van Hengstum *et al.*, 2008, 2009).

# Antecedentes

---

## Anfípodos epicontinentales en México

Los anfípodos de aguas continentales en el país se han encontrado en hábitats superficiales (epigeos) como son lagos, charcos y pozas; así como en aguas subterráneas (hipogeos), estos últimos se han recolectado en grutas, cuevas y sistemas kársticos anquihalinos como los cenotes (Rocha *et al.*, 2008).

Gran parte de los trabajos sobre anfípodos continentales de México se concentran en la región norte y sureste del país (Rocha *et al.*, 2008). Actualmente, se cuenta con el registro de 30 especies de anfípodos de aguas continentales mexicanas, distribuidos en 17 géneros dentro de siete familias: Bogidiellidae (10 especies), Hadziidae (12 especies), Melitidae (tres especies), Aoridae (una especie), Ischyroceridae (una especie), Hyalidae (una especie) y Hyaellidae (dos especies) (Rocha *et al.*, 2008; Trujillo-Pisanty *et al.*, 2010; Medina-Sánchez, 2012).

Probablemente, el primer registro formal de anfípodos epicontinentales en México lo realizó Saussure (1858), quien describió a *Hyaella azteca* bajo el nombre de *Amphitoe aztecus*, recolectado en Veracruz (localidad tipo), y en el Lago Chapultepec, Distrito Federal, Mexico.

Los estudios carcinológicos enfocados hacia anfípodos de sistemas kársticos de la Península de Yucatán han sido discontinuos en la escala de tiempo. Creaser (1936) fue el pionero en estudiar a los macrocrustáceos de estos ecosistemas y dio pauta para el inicio de investigaciones de la fauna de cenotes y de sistemas anquihalinos de esta península. Este autor registró por primera vez, entre otras especies, a *H. azteca* en los cenotes: Cenote Grande, Santa Ana e Ixil. Décadas más tarde, Reddell (1977) se encargó de explorar los ambientes cavernícolas de México y registró cuatro especies de anfípodos de sistemas anquihalinos y grutas para la península yucateca: *H. azteca*, *Quadrivisio lutzi* (Shoemaker, 1933) (Cenote de Tulum y Cueva de Tanchah, Quintana Roo), *Mayaweckelia yucateensis* Hosinger, 1977 (Grutas de Xtacumbilxunam, Campeche) y *Mayaweckelia cenotícola* Hosinger, 1977 (Cenote Xtacabihá, Yucatán localidad tipo, y los cenotes yucatecos Cenote de Las Ruinas, Cenote de San Martín, Cenote de Santo Domingo, Cueva de Tanchah, Cenote

Nohchén, Cueva de Orizaba y Grutas de Tzab-Nah). Este autor publicó durante varios años diferentes inventarios faunísticos de ambientes subterráneos de México, (Reddell y Mitchell, 1971; Reddell y Elliott, 1973a, 1973b; Elliott y Reddell 1973), incluyendo en sus últimas publicaciones a los sistemas kársticos de la Península de Yucatán (Reddell, 1977; 1981; 1982). A partir de los estudios anteriores, la literatura de anfípodos de aguas continentales se incrementó. Reddell (1981) recopiló la información previa sobre fauna de cuevas (incluyendo fauna de cenotes) y publicó una lista anotada de especies de invertebrados y vertebrados, en donde registró un total de 16 especies de anfípodos de cuevas de México de las familias Bogidiellidae (nueve especies), Hadziidae (cinco especies), Hyalellidae (una especie) y Melitidae (una especie), de las cuales únicamente cuatro especies fueron anfípodos de sistemas anquihalinos: dos especies de la familia Hadziidae, *Mayaweckelia yucatensis* y *M. cenotícola*; *Quadrivisio lutzi* de la familia Melitidae, así como *H. azteca* de la familia Hyalellidae.

Posteriormente, Holsinger (1990, 1992) hizo aportaciones importantes al describir especies troglobias nuevas de anfípodos recolectadas en diferentes sistemas kársticos de la Península de Yucatán, entre éstas, tres especies tuvieron registros en Quintana Roo, *Tuluweckelia cernua* Holsinger, 1990 (localidad tipo del Cenote Temple of Doom, Quintana Roo; paratipos de Cueva de la Calavera, Cenote Carwash, Cenote Mayan Blue, Cenote Mojara y Cenote Naharon, los cinco cenotes ubicados en Quintana Roo), *Bahadzia bozanici* Holsinger, 1992 (localidad tipo del Cenote Carwash, Tulum; paratipo de la Cueva Quebrada y Cenote Aerolito, Cozumel, Quintana Roo) y *Bahadzia setodactylus* Holsinger, 1992 (localidad tipo Cenote Xcan-ha, Cozumel, Quintana Roo).

Illife (1992, 1993) continuó con los estudios de crustáceos de la Península de Yucatán. El autor elaboró a partir de trabajos previos una recopilación de 20 especies acuáticas troglobias presentes en sistemas kársticos del estado de Quintana Roo, a partir de los trabajos previos, 18 de éstas fueron crustáceos, dentro de las cuales cinco pertenecieron a anfípodos: *Mayaweckelia cenotícola* y *M. yucatensis* (recolectadas en cuevas de agua dulce), *Bahadzia bozanici*, *B. setodactylus* y *Tuluweckelia cernua* (encontradas en sistemas anquihalinos).

Rocha *et al.* (2008) recopilaron información previa y elaboraron un listado de 26 especies de anfípodos epicontinentales de México, en el cual mencionaron las siete especies de sistemas kársticos previamente registradas para la península por otros autores.

Posteriormente, Trujillo-Pisanty *et al.* (2010) incrementaron el número de especies de anfípodos de los cenotes a partir de un estudio de la composición faunística de los crustáceos peracáridos en el Cenote Aerolito, Cozumel y obtuvieron tres especies de anfípodos y una de tanaidáceo. Las especies de anfípodos registradas fueron: *Melita longisetosa* Sheridan, 1980; *Melita planaterga* Kunkel, 1910 y *Parhyale hawaiiensis* Dana, 1853; y *Leptochela rapax* Harger, 1879 (como *Hargeria rapax*) de tanaidáceo.

Recientemente Medina-Sánchez (2012) registró por primera vez a dos especies de los géneros *Grandidierella* y *Cerapus* para el sistema Nohoch Nah Chich, Quintana Roo. La autora mencionó que probablemente los individuos utilizaron la cueva como refugio debido a que se encontraron en una estación de la cueva cercana al mar.

## **Estudios en el Cenote Carwash del sistema Aktún-Ha**

### **Antecedentes generales**

En el sistema Aktún-Ha se han realizado diversos estudios tanto paleontológicos como faunísticos y monitoreos continuos sobre las condiciones fisicoquímicas del agua del cenote desde el año 2000 al año 2007, en los cuales se logró caracterizar la hidrodinámica y algunos procesos hidroquímicos del sistema (Beddows, 2004; Beddows *et al.*, 2007b).

Van Hengstum (2008) y van Hengstum *et al.* (2008, 2009) estudiaron los foraminíferos y amebas con testa (tecamebas) y obtuvieron un listado taxonómico de microfósiles.

Gabriel *et al.* (2009) llevaron a cabo un estudio paleo-ambiental en el cenote, concluyendo mediante muestras palinológicas, que la zona evolucionó de lo que fue un pantano rodeado de mangle y helechos a lo que es actualmente. En este mismo trabajo registraron varios microfósiles de foraminíferos y amebas con testa, dos especies de gasterópodos y dos especies de ostrácodos. Posteriormente, van Hengstum *et al.* (2010) contribuyeron también con el conocimiento paleontológico de la zona, en este estudio se

concluyó que la paleoecología de los microfósiles (foraminíferos y tecamebas) de cuevas submarinas puede aportar datos importantes para documentar cambios en la hidrología y el clima de la región, lo que proporcionaría reconstrucciones paleo-climáticas e hidrogeológicas más precisas.

### **Plancton**

Existen estudios de plancton en diferentes cenotes, incluyendo al Cenote Aktún-Ha (Carwash). [Alcocer et al. \(1999\)](#) analizaron el bacterioplancton de cinco cenotes y dos cuevas anquihalinas, y registraron en promedio, densidades de entre  $5.8 \pm 0.35 \times 10^2$  a  $4.3 \pm 0.26 \times 10^3$  células/ml en los cenotes estudiados. En el caso de Aktún-Ha, las densidades de células fueron bajas y los valores fueron relacionados con ambientes oligotróficos. De forma general, los autores registraron una densidad más alta de células en las cuevas que en los cenotes, probablemente atribuido a la haloclina, la cual mantiene en suspensión a la materia orgánica. Otro resultado importante de resaltar fue la ausencia de bacterias quimio-autótrofas en los sitios de estudio.

[Sánchez et al. \(2002\)](#), elaboraron un inventario taxonómico del fitoplancton del Cenote Aktún-Ha y de otros seis cenotes más. En este estudio se mencionó que la distancia del cenote con respecto a la costa fue un factor determinante en la composición de las especies. En el Cenote Aktún-Ha se registraron un total de 32 especies de fitoplancton: 26 especies en la época de seca y 27 en la lluviosa, con recambio de especies entre ambas épocas.

### **Fauna**

Existen numerosos estudios faunísticos relevantes en el cenote y en el sistema de cuevas. El sistema Aktún-Ha destaca por ser la localidad tipo de varias especies, entre estas se encuentra la del remipedio *Speleonectes tulumensis* [Yager, 1987](#) recolectado en el sistema de cuevas, debajo de la haloclina.

[Iiffe \(1992, 1993\)](#) registró a dos especies de peces amenazadas, actualmente protegidas ([Chumba-Segura, 1983](#); [Medina-González et al., 2001](#)), la anguila ciega

*Ophisternon infernale* (Hubs, 1938) y la dama blanca ciega *Ogilbia pearsei* (Hubbs, 1938), originalmente registrada por Iliffe (1993) como *Thyphlatya pearsei*.

Fiers *et al.* (1996) describieron a la especie de copépodo *Mesocyclops yutsil* Ried, en Fiers, Reid, Iliffe & Suárez-Morales, 1996 y registraron para la zona a los copéodos *Arctodiaptomus dorsalis* (Marsh, 1907), *Tropocyclops prasinus mexicanus* Kiefer, 1938 y *Thermocyclops inversus* (Kiefer, 1936). Posteriormente Rocha *et al.* (1998) continuaron con los trabajos de copéodos y describieron una especie nueva, *Halicyclops cenoticola* Rocha, 1998, presente también en otros cenotes de la zona, y realizaron una clave taxonómica de las especies del género *Halicyclops* del Caribe y regiones adyacentes.

van Hengstum *et al.* (2008) registraron a *Astyanax mexicanus* (De Filippii, 1853) y la refirieron como la especie de pez más abundante del cenote.

Recientemente Medina-Sánchez (2012) realizó un estudio faunístico de la caverna y la cueva, y registró 15 géneros de foraminíferos, dos especies de nemátodos y una especie de copépodo calanoide para la zona. Por otro lado Boxshall *et al.* (2012) contribuyeron con la descripción de un nuevo género de copépodo spelophriido en el cenote.

### **Peracáridos no anfípodos**

En cuanto a la información de especies de peracáridos, Reddell (1981) registró en el cenote al mísido *Antromysis cenotensis* (Creaser, 1936).

Además, cabe destacar que Holsinger (1977, 1990) fue uno de los carcinólogos con contribuciones importantes en el estudio de peracáridos de cenotes al registrar y describir a varias especies recolectadas en las cuevas de diferentes sistemas anquialinos. El autor descubrió la presencia del termosbaenaceo *Tulumella unidens* Bowman & Iliffe, 1988, además de los anfípodos *Mayaweckeli cenoticola* y *Tuluweckelia cernua*.

Kallmeyer y Carpenter (1996) describieron al mísido *Stygiomysis cokei* con localidad de uno de los paratipos en el sistema de cuevas de Aktún-Ha y años más tarde, Botosaneanu e Iliffe (2002) registraron la presencia del isópodo *Creaseriella anops* (Creaser, 1936) en la zona.

# Metodología

---

## Trabajo de campo

El material biológico analizado en este trabajo provino del muestreo efectuado en abril del año 2008 en el borde de la parte externa del cenote Aktún-Ha (Carwash), Quintana Roo. Las muestras biológicas se obtuvieron en cinco estaciones, se recolectó manualmente un volumen aproximado de 500 ml de macroalga filamentosa, en un intervalo de 0.3 a 1 m de profundidad.

El alga se colocó en envases de 1 litro y se le agregó agua del cenote con formol al 10%, se etiquetaron y se transportaron al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

## Trabajo de laboratorio

En el laboratorio, las muestras se lavaron bajo el chorro del agua sobre un tamiz de 1 cm de apertura de malla para retener las macroalgas y sobre otro tamiz de 0.5 mm para retener la macrofauna. Los organismos fueron separados del alga bajo microscopio estereoscópico con la ayuda de pinceles y se preservaron en viales con alcohol etílico al 70%.

Para la identificación taxonómica de los anfípodos, los ejemplares fueron observados bajo microscopio estereoscópico y óptico. En la mayoría de los casos, los apéndices fueron extraídos, descritos y medidos. Para la identificación a nivel de familia se utilizó la clave de [LeCroy \(2000\)](#), para nivel de género la de [LeCroy \(2007\)](#) y para subgénero la de [Bousfield \(1996\)](#). Para la identificación de los ejemplares a nivel de especie se realizó una revisión bibliográfica intensiva sobre los anfípodos de América del género *Hyaella*, con la finalidad de comparar morfológicamente los ejemplares del cenote con las diagnósticos y descripciones de diferentes autores ([Bousfield, 1996](#) y [Gonzalez y Watling, 2002a](#)).

## Presentación de resultados

Para las especies del género *Hyalella* de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe se elaboró una clave taxonómica dicotómica en donde se incluyeron a los morfos encontrados en el presente trabajo.

La elaboración de las diagnósis y de las características de reconocimiento se basó en las observaciones realizadas durante el transcurso del trabajo y en las descripciones mencionadas en la literatura (González y Watling, 2002a, 2003c, 2003d; González, 2006) y se empleó la nomenclatura Zimmer *et al.* (2009) para la clasificación de las setas en los apéndices. Se proporcionan ilustraciones de las características morfológicas y un glosario de las estructuras morfológicas más usadas en la identificación taxonómica. El arreglo taxonómico de phylum a orden considerado en este trabajo fue el propuesto por Ahyong *et al.* (2011) y de orden a género el de Lowry y Myers (2013). Las especies se ordenaron alfabéticamente. Cada especie se acompañó de una diagnósis, distribución geográfica y comentarios taxonómicos y/o morfológicos.

Para cada especie recolectada en el cenote y registradas en Norteamérica, Centroamérica y Caribe se presenta la siguiente información:

### Nombre científico, autor y año

### Número de figura

**Sinonimia:** se incluyeron las revisiones taxonómicas más importantes de cada especie. En caso de no haber tenido acceso a los trabajos originales, se consideró la cita mencionada en otra publicación de autores de prestigio. En este último caso, se nombró la referencia y a continuación entre paréntesis la palabra *fide* seguida por el autor y el año de la publicación.

**Diagnósis:** se elaboró con las características morfológicas externas más relevantes para el reconocimiento de cada especie, con base en la descripción mencionada en la literatura y en las observaciones realizadas durante el transcurso de este estudio. Para la ubicación de las estructuras se empleó la terminología de la figura 7.

**Material examinado:** en caso de haber revisado material se presentó el número total de organismos, el número de machos, hembras y hembras ovígeras, la longitud total (LT) o intervalo de talla expresada en milímetros y además se anotaron entre paréntesis la localidad, fecha y profundidad de muestreo, así como sustrato y colectores.

**Hábitat:** se registró conforme a los datos de campo, completándola con las características presentadas en la literatura consultada.

**Localidad tipo:** se mencionó la localidad de donde proviene el material tipo de cada especie de acuerdo a la descripción original.

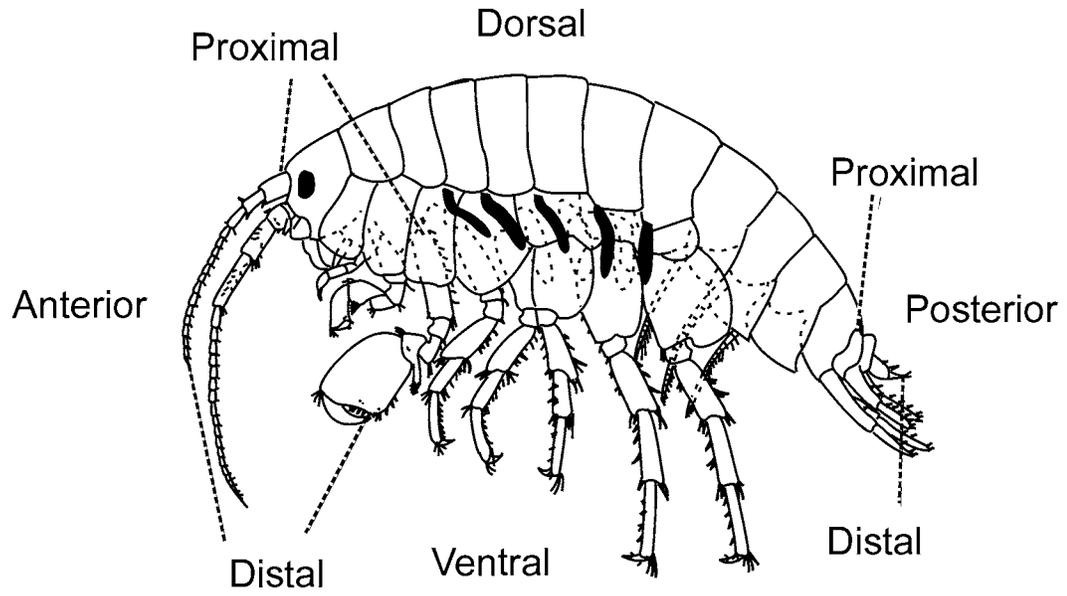
**Registros previos en México:** corresponde a los registros de cada especie citadas en la literatura. El orden de las localidades es de este a oeste y de norte a sur.

**Distribución mundial:** se indicó de acuerdo con la literatura consultada, se proporcionaron las localidades dónde está presente la especie.

**Observaciones:** se presentaron comentarios aclaraciones de acuerdo con lo mencionada en la literatura o se destacaron particularidades basadas en observaciones propias con respecto a los aspectos taxonómicos, morfológicos, ecológicos y de distribución geográfica.

**Ilustraciones:** se incluyó una imagen en donde se consideraron sólo aquellas estructuras que apoyaron la clave taxonómica y las diagnosis y se emplearon las siguientes abreviaturas:

<b>A</b>	Antena	<b>IG</b>	gnatópodo izquierdo
<b>UL</b>	Labio superior (Labrum)	<b>mG</b>	Gnatópodo macho
<b>LL</b>	Labio inferior (Labium)	<b>fG</b>	Gnatópodo hembra
<b>RMd</b>	Mandíbula derecha	<b>P</b>	Pereiópodo
<b>LMd</b>	Mandíbula izquierda	<b>Plt</b>	Pleonitos
<b>Mx</b>	Maxila	<b>PI</b>	Pleópodo
<b>Mxp</b>	Maxilípodo	<b>U</b>	Urópodo
<b>G</b>	Gnatópodo	<b>T</b>	Telson
<b>rG</b>	Gnatópodo derecho		



**Figura 7.** Terminología usada para la localización de estructuras y apéndices en el cuerpo. Modificado de [González y Watling \(2002b\)](#).

# Resultados

---

## Aspectos Taxonómicos

Se revisaron y analizaron 66 organismos del género *Hyaella*, provenientes del cenote Aktún-Ha, Quintana Roo y se identificaron cuatro morfos del complejo *Hyaella azteca*: *Hyaella* cf. *azteca*, *Hyaella* cf. *inermis*, *Hyaella* sp. 1 y uno de especial atención por la ausencia de ojos, *Hyaella cenotensis* Marrón-Becerra, Hermoso-Salazar & Solís-Weiss, 2014.

### Familia **Hyaellidae** Bulycheva, 1957

Talitridae.- Stebbing, 1906: 523 (en parte).

Orchestidae.- S.I. Smith, 1873-1874: 645(en parte); Paulmier, 1905: 152(en parte); Weckel, 1907: 54 (en parte).

Talitridae (*sensu lato*).- Barnard, 1972: 166.

Hyaellidae Bulycheva, 1957: 173.- Bousfield, 1973: 153; Bousfield, 1978 (*fide* Serejo, 2004); Bousfield 1982: 270; Barnard y Barnard, 1983: 161; Barnard y Karaman, 1991: 366; Hendrycks y Bousfield, 2001: 4; Martin y Davis, 2001: 67; González y Watling, 2001: 176; Lowry y Myers, 2013: 29.

Hyaellidae (Hyaellinae) Barnard, 1969: 467; Bousfield, 1996: 177; Bousfield, 2001: 104.

Talitridae (Hyaellinae).- Barnard, 1972: 170.

Dogielinotidae (Hyaellinae).- Serejo, 2004: 583; Ahyong *et al.*, 2011: 117.

**Género tipo:** *Hyaella* S.I. Smith, 1874.

**Taxas incluidos:** *Hyaella (Austrohyaella)* Bousfield, 1996; *Hyaella (Hyaella)* S.I. Smith, 1874; *Hyaella (Mesohyaella)* Bousfield, 1996.

**Diagnosis:** Cuerpo lateralmente comprimido. Ojos bien desarrollados o ausentes, si están presentes redondeados u ovoides. Antenas 1-2, calceoli ausentes. Antena 1, longitud menor, subigual o mayor a la de la antena 2; artejo 1 del pedúnculo más largo que el artejo 2, artejo 2 subigual en longitud al artejo 3, artejo 3 más corto que el artejo 1; artejos pedunculares 1-2 no geniculados; flagelo accesorio ausente. Antena 2, artejo 1 del pedúnculo elongado,

bulboso. Mandíbula con molar triturativo; palpo ausente. Maxila 1, endito basal apicalmente setoso, palpo presente o ausente. Maxila 2, endito basal sin una hilera oblicua de setas. Labium, lóbulos internos vestigiales o ausentes. Branquias coxales en los pereiópodos 2-7, no pedunculadas; branquias esternales presentes, simples; vesículas esternales ausentes; oosteguitos, setas marginales con el ápice rizado. Gnatópodo 1 similar en machos y hembras (sin dimorfismo sexual), más pequeño o similar en tamaño que el gnatópodo 2; palma del propodio sin setas robustas a lo largo del margen palmar. Gnatópodo 2, carpo ligeramente producido hacia el margen posterior del propodio. Pereiópodos 3-4 sin dimorfismo sexual. Pereiópodo 4 con un pequeño lóbulo posteroventral. Pereiópodo 5 más pequeño que el pereiópodo 6; coxa equilobulada o con un lóbulo posteroventral. Pereiópodo 7 más largo que el pereiópodo 5. Pleonitos 1-3 con una espina dorsal plana o una quilla o desarmada. Urosomitas 1-3 libres sin setas dorsales ni ventrales. Urópodo 1 sin setas basofaciales robustas. Urópodo 3 sin dimorfismo sexual, unirrámeo, sin setas plumosas. Telson entero, setas robustas dorsales o laterales ausentes, setas apicales robustas presentes o ausentes (basada en [Lowry y Myers, 2013](#)).

**Distribución:** Norteamérica, Centroamérica, Caribe y Sudamérica ([González y Watling, 2001](#)).

**Hábitat:** dulceacuícola, epigeo.

**Observaciones:** Esta familia difiere de los otros talítridos porque se observa el primer artejo del pedúnculo de la antena 2 engrosado y por la presencia de branquias coxales en el pereiópodo 7 ([Lowry y Myers, 2013](#)). [Serejo \(2004\)](#) consideró al grupo como subfamilia de la familia Dogielinotidae, no obstante [Lowry y Myers \(2013\)](#) con su análisis morfológico lo restablecieron a nivel de familia. Sin embargo, en artejos publicados recientemente ([Bastos-Pereira y Bueno, 2013](#); [Fišer et al., 2013](#)) consideran aún la clasificación de [Serejo \(2004\)](#), probablemente por haber sido publicados en el mismo año de la propuesta de [Lowry y Myers \(2013\)](#).

### **Género *Hyalella* S.I. Smith, 1874**

*Allorchestes*.- Dana, 1849:136 (en parte).- Faxon, 1876:362 (en parte).

*Hyalella* S.I. Smith, 1873-1874:645, placa 2, Figs. 8-10; 1874:608.- Stebbing, 1906:574.- Barnard & Barnard, 1983:708.- Bousfield, 1996:183; 2001:104.- Witt y Hebert, 2000:687.- González y Watling, 2001:176.- LeCroy, 2007:516.

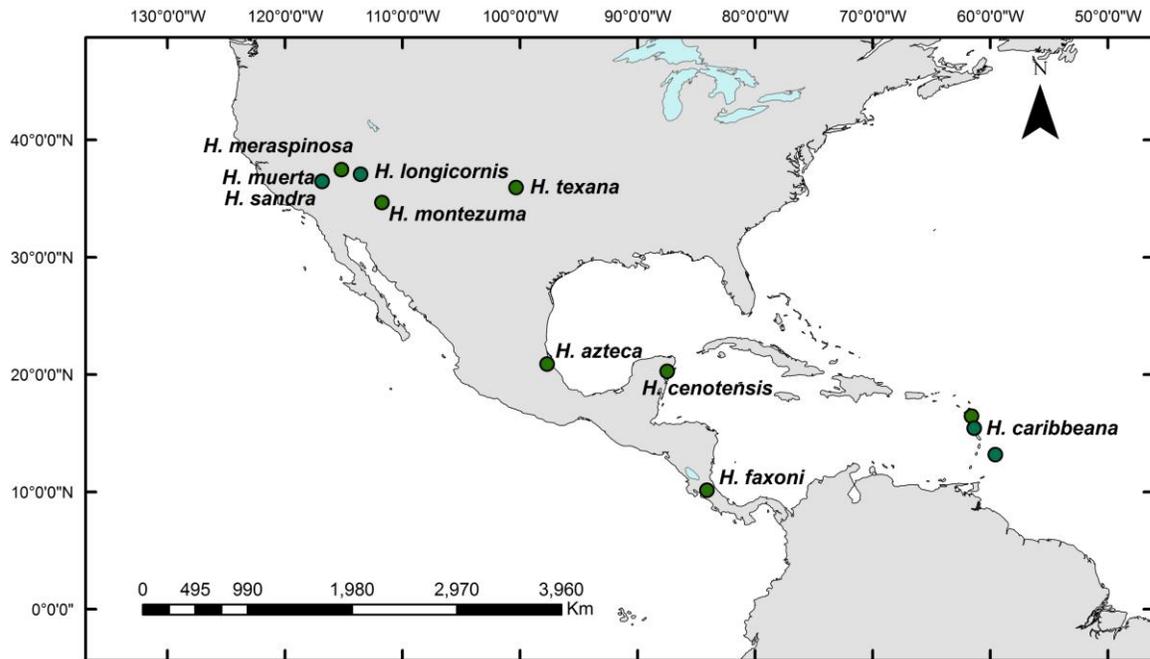
*Lockingtonia* Harford, 1876-1877:53.

**Diagnosis:** Antena 1 más corta que la antena 2. Palpo mandibular ausente. Maxila 1 palpo uniarticulado. Artejo 4 del palpo del maxilípodo unguiforme. Gnatópodos de ambos sexos subquelados. Gnatópodo 2 del macho más largo que el gnatópodo 1. Carpo de los gnatópodos producido entre el mero y el propodio. Urópodo 3, rama interna ausente. Coxa 4 excavada posteriormente. Telson entero (basada en [González y Watling, 2001](#)).

**Observaciones:** Actualmente se conocen aproximadamente 70 especies para el género *Hyalella*, de las cuales nueve se distribuyen en Norteamérica, Centroamérica y el Caribe (Tabla 1, Fig. 8).

**Tabla 1.** Especies del género *Hyaella* de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe.

Especies	Distribución	País	Hábitat	Referencias
<i>H. azteca</i> (Saussure, 1858)	Veracruz, México	México	dulceacuícola, epígeo, bentónico	González y Watling (2002a); Graening <i>et al.</i> (2012)
<i>H. caribbeana</i> Bousfield, 1996	Lagos y estanques de las islas Grand Terre, Guadalupe, Dominica, Barbados y probablemente en otras islas de las Antillas menores del barlovento.	Guadalupe, Dominica y Barbados	dulceacuícola, epígeo, bentónico	Bousfield (1996)
<i>H. faxoni</i> Stebbing, 1903	Volcán Reventado y Volcán Barva, Costa Rica, América Central	Costa Rica	dulceacuícola, epígeo, litoral	Stebbing (1903)
<i>H. longicornis</i> Bousfield, 1996	Utah, E.U.A.	E.U.A.	dulceacuícola, epígeo, bentónico	Bousfield (1996)
<i>H. meraspinosa</i> Baldinger, 2004	Ash Springs, Condado de Lincoln, Nevada, E.U.A.	E.U.A.	dulceacuícola, epígeo, bentónico	Baldinger (2004)
<i>H. montezuma</i> Cole y Watkins, 1977	Montezuma Well, Condado Yavapai, Arizona, E.U.A.	E.U.A.	dulceacuícola, epígeo, pelágico	Cole y Watkins, (1977)
<i>H. muerta</i> Baldinger, Shepard y Threlloff, 2000	Texas Springs y Travertine Springs, Death Valley National Park, Condado de Inyo, California, E.U.A.	E.U.A.	dulceacuícola, hipógeo, bentónico	Baldinger, <i>et al.</i> (2000)
<i>H. sandra</i> Baldinger, Shepard y Threlloff, 2000	Texas Springs y Travertine Springs, Death Valley National Park, Condado de Inyo, California, E.U.A.	E.U.A.	dulceacuícola, epígeo, bentónico	Baldinger, <i>et al.</i> (2000)
<i>H. texana</i> Stevenson y Peden, 1973	Clear Creek Spring, Texas, E.U.A.	E.U.A.	dulceacuícola, epígeo, bentónico	Stevenson y Peden (1973)



**Figura 8.** Mapa con las distribuciones de las especies del género *Hyalella* de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe.

**Arreglo taxonómico del las especies del género *Hyaella* de Norteamérica,  
Centroamérica y el Caribe**

Subphylum **Crustacea** Brünnich, 1772

Clase **Malacostraca** Latreille, 1802

Subclase **Eumalacostraca** Grobben, 1892

Superorden **Peracarida** Calman, 1904

Orden **Amphípoda** Latreille, 1803

Suborden **Senticaudata** Lowry & Myers, 2013

Infraorden **Talitrida** Rafinesqe, 1815

Pavorden **Talitridira** Rafinesque, 1815

Superfamilia **Talitroidea** Rafinesqe, 1815

Familia **Hyaellidae** Bulycheva, 1957

Género ***Hyaella*** S.I. Smith, 1874

*H. azteca* (Saussure, 1858)

*Hyaella* cf. *azteca* (Saussure, 1858)

*H. caribbeana* Bousfield, 1996

*H. cenotensis* Marrón-Becerra, Hermoso-Salazar y  
Solís-Weiss, 2014

*H. faxoni* Stebbing, 1903

*Hyaella* cf. *inermis* (S.I. Smith, 1875)

*H. longicornis* Bousfield, 1996

*H. meraspinosa* Baldinger, 2004

*H. montezuma* Cole y Watkins, 1977

*H. muerta* Baldinger, Shepard y Threlhoff, 2000

*H. texana* Stevenson y Peden, 1973

*H. sandra* Baldinger, Shepard y Threlhoff, 2000

*Hyaella* sp. 1

**Clave taxonómica de las especies del género *Hyalella* de Norteamérica, Centroamérica y el Caribe**

- 1a.** Ojos ausentes; telson sin o con más de dos setas distales ..... **2**
- 1b.** Ojos presentes; telson generalmente con dos setas apicales ..... **3**
- 2a.** Antena 1 más larga que la antena 2; telson con cuatro setas marginales en la porción distal; placa interna de la maxila 1 con dos setas apicales, cuerpo liso.....**H. muerta (Death Valley, California, E.U.A.)**
- 2b.** Antena 1 más corta que la antena 2; telson con dos grupos submarginales de tres setas plumosas cortas y delgadas; placa interna de la maxila 1 con tres setas apicales, cuerpo con espinas dorsales en los pleonitos 1 y 2 ..... **H. cenotensis (cenote Aktún-Ha, Quintana Roo, México)**
- 3a.** Mero de los pereiópodos 3 y 4 con setas en el margen anterior; rama del urópodo 3 más corta que el pedúnculo, vestigial ..... **H. meraspinosa (Ash Springs, Nevada, E.U.A)**
- 3b.** Mero de los pereiópodos 3 y 4 sin setas en el margen anterior; rama del urópodo 3 tan larga como el pedúnculo..... **4**
- 4a.** Maxilípedo, placa interna con cuatro a cinco setas cónicas apicales; cuerpo con tres a cuatro espinas dorsales ..... **5**
- 4b.** Maxilípedo, placa interna con menos de cuatro setas cónicas apicales; cuerpo liso o con un máximo de dos espinas dorsales..... **6**
- 5a.** Placa interna de la maxila 1 con veintidós a treinta setas plumosas distales sobre el margen interno, palpo con una seta apical; placa interna de la maxila 2 con tres a cuatro setas plumosas en el margen interno ..... **H. montezuma (Montezuma Well, Arizona, E.U.A)**

- 5b. Placa interna de la maxila 1 con tres setas plumosas distales, palpo sin setas apicales; placa interna de la maxila 2 con dos setas plumosas en el margen interno .....  
 ..... ***Hyalella* sp. 1 (cenote Aktún-Ha, Quintana Roo, México)**
- 6a. Flagelo de la antena 2 con quince o más artejos; basis del gnatópodo 2 del macho con más de tres setas en el margen posterior ..... 7
- 6b. Flagelo de la antena 2 con menos de quince artejos, basis del gnatópodo 2 del macho con un máximo de tres setas en el margen posterior ..... 10
- 7a. Antena 1, más larga que la mitad de la antena 2; cuerpo liso..... 8
- 7b. Antena 1, más larga que la mitad de la antena 2; pereionito 7 y pleonitos del 1 al 3 con proyecciones dorsales ..... ***H. texana* (Clear Creek Spring, Texas, E.U.A.)**
- 8a. Antena 2 con veinte a veinticuatro artejos; rama del urópodo 3 robusta con siete setas apicales; telson con dos setas cortas submarginales ..... ***H. sandra* (Death Valley, California, E.U.A.)**
- 8b. Antena 2 con menos de veinte artejos; rama del urópodo 3 elongada con cuatro a cinco setas apicales; telson con dos setas largas distales ..... 9
- 9a. Basis del gnatópodo 2 del macho con más de cinco setas en el margen posterior (de cinco a nueve); longitud del palpo de la maxila 1 el doble del ancho; telson con dos setas delgadas sobre el margen distal ..... ***H. longicornis* (St. Georges, Utah, E.U.A.)**
- 9b. Basis del gnatópodo 2 del macho con cuatro setas en el margen posterior; palpo con forma de ojiva; telson con dos setas robustas sobre el margen distal..... ***H. faxoni* (Volcán Reventado, Costa Rica)**
- 10a. Cuerpo liso..... 11
- 10b. Cuerpo con carina dorsal y/o espinas dorso-posteriores ..... 12

**11a.** Antena 1 subigual en longitud a la antena 2; pereiópodos 5-7 con dactilos cortos (longitud menor a 1/3 la longitud del propodio); telson con dos setas distales alargadas cercanas entre sí..... *H. caribbeana*

**(Grand Terre, Isla Guadalupe, Antillas Menores, Mar Caribe)**

**11b.** Antena 1 más corta que la antena 2, cerca de 3/4 de la longitud de la antena 2; pereiópodos 5-7 con dactilos largos (longitud mayor a 1/3 y hasta 1/2 de la longitud propodio); telson con dos setas distales alargadas ampliamente separadas entre sí.....

..... *Hyaella cf. inermis* (cenote Aktún-Ha, Quintana Roo, México)

**12a.** Telson tan largo como ancho, con dos setas apicales muy cercanas entre sí (adosadas); maxila 1, placa interna con tres setas plumosas distales; basis del gnatópodo 2 del macho con dos setas sobre el margen posterior ..... *H. azteca*

**(Veracruz, México)**

**12b.** Telson más ancho que largo, con dos setas apicales ampliamente separadas entre sí; maxila 1, placa interna con dos setas plumosas distales; basis del gnatópodo 2 del macho con una seta sobre el margen posterior..... *Hyaella cf.*

*azteca* (cenote Aktún-Ha, Quintana Roo, México)

## *Hyaella azteca* (Saussure, 1858)

### Figura 9

---

*Amphitoe dentata*.- Say, 1818: 383 (en parte).

*Amphitoe aztecus* Saussure, 1858: 474-475, fig. 33a-e.

*Amphitoe azteca*.- Bate, 1862: 250.

*Allorchestes knickerborkeri* Bate, 1862: 36, placa 6, fig. 1.

*Hyaella dentate* S.I. Smith, 1873-1874: 645, placa 2, figs. 8-10.- S.I. Smith, 1874-1875: 608.- Forbes, 1876: 5.- Rathbun, 1905: 53.- Shoemaker, 1933: 20.

*Hyaella azteca*.- S.I. Smith, 1873-1874: 647.- Stebbing, 1888: 311; 1906: 575.- Stout, 1912: 149; 1913: 635, fig. 84a-s.- Pearse, 1913: 3 (*vide* Shoemaker, 1933:21).- Saunders, 1933: 245, fig. 1.- Shoemaker, 1933: 21; 1942: 80.- Bulycheva, 1957: 181, figs. 65a y 66a-b.- Bousfield, 1958: 109, fig. 20; 1973: 154, placa 43.2.- Barnard y Barnard, 1983: 708.- Hendrycks y Bousfield, 2001: 28, figs.4-5, 6a y 14.- Bousfield, 2001: 104.- Toft *et al.*, 2002: 190, fig. 2c. González y Watling, 2002a: 175, figs.1-5.

*Hyaella azteka*.- Johansen, 1925: 138 (*error ortográfico*); 1926: 92 (*error ortográfico*).

*Hyaella inermis* S.I. Smith, 1874-1875: 609, placa 1, figs. 1-2.

*Allorchestes dentatus* var. *inermis*.- Faxon, 1876: 373.

*Lockingtonia fluvialis* Harford, 1876-1877: 54.

*Allorchestes dentata*.- Paulmier, 1905: 152, fig.19.

*Hyaella faxoni*.- Stebbing, 1903: 928, placa 61.

*Hyaella ornata* Pearse, 1911: 109, fig.2.

*Hyaella* f. *inermis*.- Bousfield, 1996: 207.

*Hyaella Knickerbockeri* Weckel, 1907: 54, fig.15; 1910: 623, fig.1.- Jackson, 1912: 49.- Huntsman, 1915: 152, fig. 4d.- Kunkel, 1918: 129, fig.36.- Schellenberg, 1935: 229.

*Hyaella azteca inermis* Pennak y Rosine, 1976: 324.

*Hyaella (Hyaella) azteca*.- Bousfield, 1996:207, fig.12; 2001:104.

**Diagnosis:** Pleonitos 1 y 2 con una carina dorso-posterior. Maxila 1, placa interna con tres setas apicales, fuertes y paposas. Gnatópodo 1, propodio con forma de martillo, palma transversa, sin setas sobre el borde anterior, cara interna con cuatro setas paposas, escamas setosas en los bordes distal anterior y distal posterior. Gnatópodo 2, margen posterior del basis con dos setas; palma más corta que el margen posterior, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior con un proceso ampliamente truncado. Urópodo 3, rama tan larga como el pedúnculo, estiliforme, con cuatro setas apicales simples y una cónica. Telson tan

largo como ancho, redondeado, apicalmente agudo, con dos setas apicales largas y simples muy cercanas entre sí (basada en [Gonzalez y Watling, 2002a](#)).

**Hábitat:** Dulceacuícola, epigeo, bentónico.

**Material tipo:** 1 macho, LT 8.7 mm; 1 hembra, LT 6.9 mm.

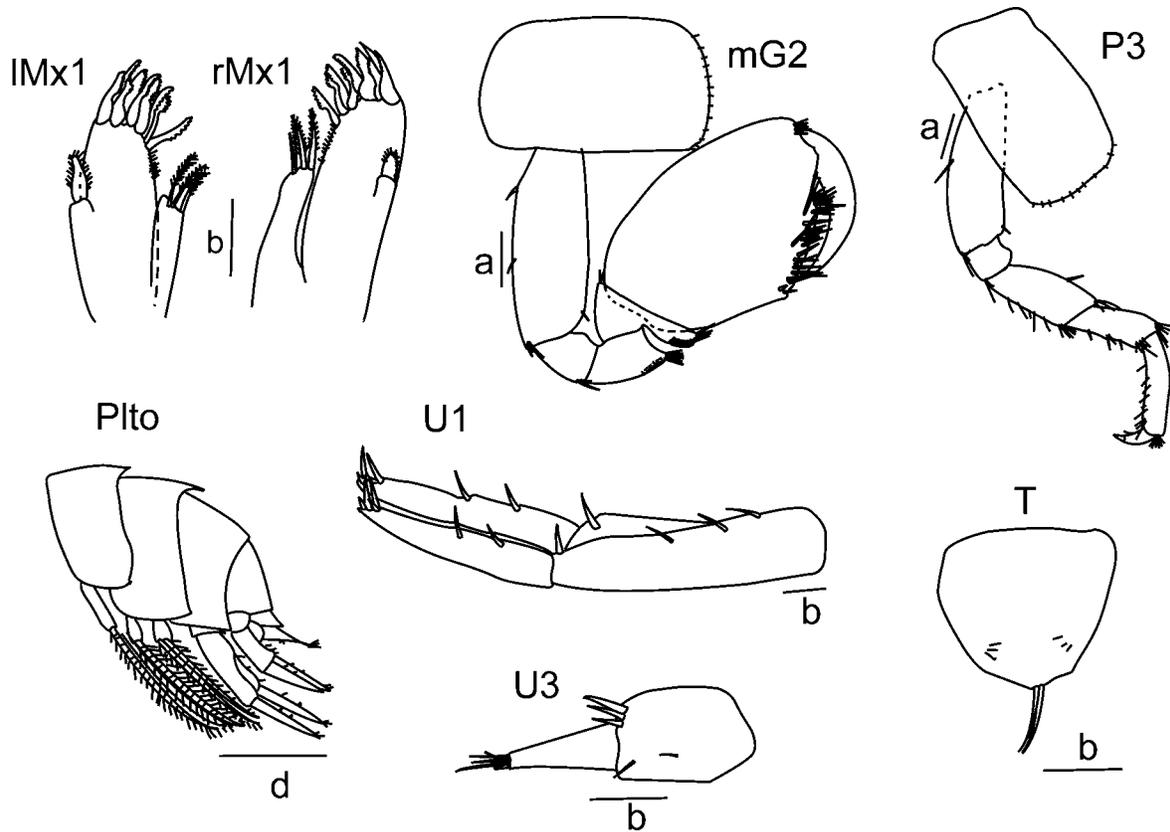
**Localidad tipo:** Vera-Cruz, México

**Registros previos en México:** históricamente la especie ha sido registrada en Cuatro Ciénegas, **Coahuila** ([Minckley, 1969](#); [Cole y Minckley, 1970, 1972](#); [Holsinger y Minckley, 1971](#); [Reddell, 1982](#); [Cole, 1984](#)). Monterrey, **Nuevo León** ([Rodríguez-Almaraz et al., 2014](#)). **Tamaulipas** ([Reddell, 1981](#)). **San Luis Potosí** ([Reddell, 1981](#)). Lago de Cuitzeo, Lago de Pátzcuaro, **Michoacán** ([Reddell, 1981](#); [Barba y Sánchez, 2007](#)). Lagos cráter Alchichica ([Alcocer et al., 1998a](#); [Hernández et al., 2010](#)), Atexcac ([Alcocer et al., 1998a](#)), La preciosa, Quechulac, Aljojuca, Tecuitlapa, **Puebla** ([Alcocer et al., 2002](#)). Lago Chapultepec, **Ciudad de México** ([Saussure, 1858](#)). Laguna de Alvarado, **Veracruz** ([Saussure, 1858](#); [Rocha-Ramirez et al., 2007](#)). Lagunas San Pedrito, Punteada, El Guanal, San Isidro, El Cometa, Narváez, Chichicastle, El Jpboo, Cantemoc, Concepción, Larga, El Tinal, Landeros, Sargazal, Loncho, El Coco, El Viento, Los Ídolos, Pantanos de Centla, **Tabasco** ([Montalvo-Urgel et al., 2010](#)). **Campeche** ([Reddell, 1982](#)). **Chiapas** ([Reddell, 1981](#)). Cenotes Grande, Santa Ana e Ixil, **Yucatán** ([Creaser, 1936](#)). Laguna de Chichankanab, **Quintana Roo** ([Strecker, 2006](#)).

**Distribución geográfica:** Anteriormente se consideraba como una especie ampliamente distribuida en el Continente Americano, y se contaban con registros en los siguientes países: Canadá, Estados Unidos, México, El Salvador, Costa Rica, Panamá, Venezuela, Perú, Chile, Uruguay, Argentina; Bermuda, Cuba, Islas Caimán, Jamaica, República Dominicana y Puerto Rico ([Faxon, 1876](#); [Johansen, 1925](#); [Shoemaker, 1933](#); [Lazo-Wasem y Gable, 1989](#); [Villarroel y Graziani, 1995](#); [Gonzalez y Watling, 2002a](#)).

**Observaciones:** Actualmente *H. azteca* considerada como un complejo de especies que habita en Norteamérica, Centroamérica y con incursiones al norte de Sudamérica. No obstante, [Gonzalez y Watling \(2002a\)](#) limitaron a la especie a la región de Veracruz,

México (localidad tipo), debido a que los organismos provenientes del parque de Chapultepec, se encontraban preservados en muy mal estado lo que imposibilitó su estudio e impidió que se extendiera su distribución. [Graening et al. \(2012\)](#) apoyaron este tipo de distribución.



**Figura 9.** *Hyalella azteca*. Holotipo macho (7.8 mm). Plto) Pleosoma, mG2) Gnatópodo 2 del macho, P3) Pereiópodo 3, Mx1) Maxila 1 izquierda, Mx1r) Maxila 1 derecha, U1) Urópodo 1, U3) Urópodo 3, T) Telson. Modificado de [González y Watling \(2002a\)](#). Escala a= 206  $\mu\text{m}$ , b=100  $\mu\text{m}$ .

## *Hyaella cf. azteca* (Saussure, 1858)

Figuras 10 y 11

---

**Diagnosis:** Pleonitos 1 y 2 con una carina dorso-posterior. Maxila 1, placa interna con dos a tres setas apicales, fuertes, paposas; palpo con una seta apical, elongado, longitud menor a la mitad de la longitud de la base del palpo al extremo distal de la seta más larga de la placa externa. Gnatópodo 1, propodio con forma de martillo, palma transversa, sin setas sobre el borde anterior, superficie interna con tres setas paposas, bordes distoanterior y distoposterior con escamas setosas. Gnatópodo 2 del macho, margen posterior del basis con una seta; palma más corta que el margen posterior, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior con un proceso ampliamente truncado. Pereiópodos 3 y 4, margen anterior sin setas. Urópodo 3, rama tan larga como el pedúnculo, estiliforme, con cuatro setas apicales, simples y una cónica. Telson más ancho que largo, redondeado, con dos setas apicales, simples, largas, ampliamente distanciadas entre sí.

**Material examinado:** 10 machos, LT 2.2-4.7 mm; 20 hembras, 3 ovígeras, LT 3.4-4.4 mm (cenote Aktún-Ha, Quintana Roo; abril, 2008; 0.3-1 m de profundidad; algas; cols. Vivianne Solis-Weiss, Sarita Frontana-Uribe).

**Hábitat:** Dulceacuícola, epigeo, bentónico.

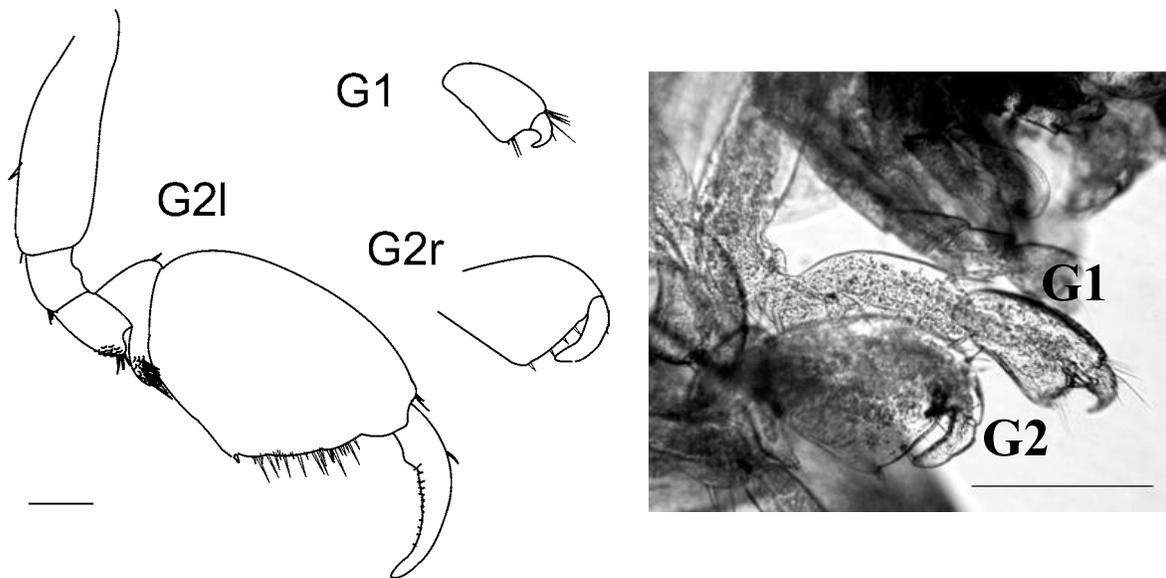
**Registros previos en México:** Ninguno

**Distribución geográfica:** Cenote Aktún-Ha, Quintana Roo, México.

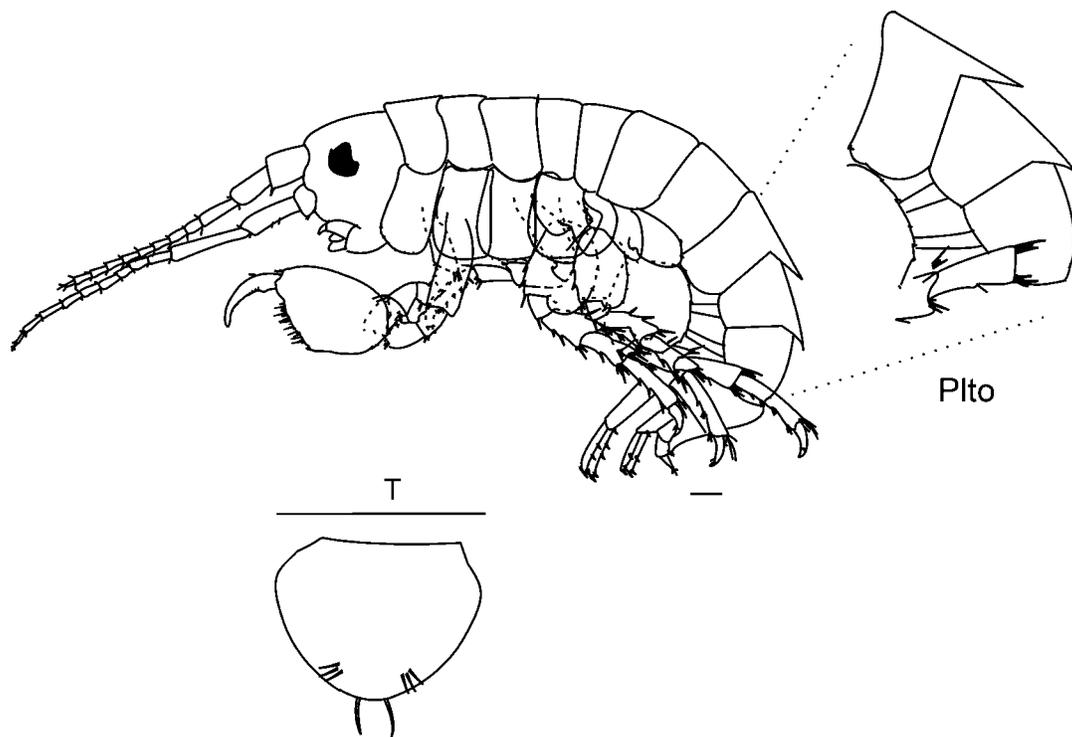
**Observaciones:** Los individuos de este morfo se encontraron en proceso de muda, excepto las hembras ovígeras. Esta condición acentuaba algunas variaciones intraespecíficas, como el largo de los apéndices. También se observó un grado de asimetría en algunos organismos, generalmente el lado izquierdo más desarrollado que el derecho. Esta asimetría se notó en el número de segmentos de las antenas y en el palpo de la maxila 1, del lado derecho, se observó un palpo diminuto, bulboso y semicircular, mientras que del lado izquierdo el palpo se notó más alargado y con una seta apical robusta. Además, uno de los machos presentó el segundo par de gnatópodos asimétricos, el gnatópodo derecho presentó

forma de juvenil (Fig. 8), mientras que el gnatópodo izquierdo estaba totalmente desarrollado, esta variación la reportó previamente [Wellborn \(2000\)](#).

En esta especie se observaron caracteres que impidieron que se ajustara su descripción a la descripción de [Gonzalez y Watling \(2002a\)](#), entre ellos destaca la presencia de un telson más ancho que largo con el ápice redondeado y con dos setas largas, simples, ampliamente separadas entre sí como lo presentan los esquemas de [Hendrycks y Bousfield \(2001\)](#) para la especie *H. azteca* y similar al de la redescipción de *H. faxoni* de [González y Watling \(2002c\)](#). Otra diferencia con respecto a la redescipción de la especie se ubica sobre el margen posterior del basis, dónde se observó una única seta, en vez de dos. Además el palpo de la maxila 1 presentó una seta apical, por lo que el palpo se observó con forma similar al de *H. faxoni* de [González y Watling \(2002c\)](#), contrastando con la redescipción de *H. azteca*.



**Figura 10.** Asimetría en el segundo par de gnatópodos en *Hyalella* cf. *azteca* (macho). mG1) Gnatópodo 1 del macho, mG2l) Gnatópodo 2 izquierdo, mG2r) Gnatópodo 2 derecho. Escala 100  $\mu$ m.



**Figura 11.** Morfología externa de *Hyalella* cf. *azteca*. Cuerpo completo Plto) Pleonitos 1 y 2 con carina dorso-posterior, T) Telson. Escala 100  $\mu$ m.

## *Hyalella cf. inermis* (S.I. Smith, 1875)

Figura 12

---

**Diagnosis:** Cuerpo liso, pleonito 1 y 2 sin carina dorso-posterior. Antena 1 más corta que la antena 2; flagelo de nueve artejos, más largo que el pedúnculo. Antena 2, longitud menor a la mitad de la longitud del cuerpo; pedúnculo, cuarto artejo de longitud similar al quinto; flagelo con diez artejos. Maxila 1, placa en forma de ojiva; placa interna con dos a tres setas distales, robustas, paposas. Gnatópodo 1, propodio con forma de martillo; palma transversa, sin setas sobre el borde anterior; cara interna con tres setas paposas, bordes distoposterior y distoanterior con setas escamosas. Gnatópodo 2 del macho, margen posterior del basis con una seta; propodio, palma más corta que el margen posterior, ligeramente oblicua, irregular, borde anterior con proceso amplio, trucado. Pereiópodos 3 y 4, margen anterior sin setas. Urópodo 3, rama ligeramente más corta que el pedúnculo, estiliforme, con cuatro setas apicales, simples y 1 seta apical, cónica. Telson ligeramente más ancho que largo, redondeado pero apicalmente truncado, ápice con dos setas largas, simples, ampliamente separadas entre sí. Hembra. Antena 1, flagelo con seis a siete artejos. Antena 2, flagelo con ocho a nueve artejos. Gnatópodo 1 y 2 similares en tamaño. Gnatópodo 2 más pequeño, propodio elongado, ligeramente paraquelado. Urópodo 2, ramas con una seta dorsal.

**Material examinado:** 7 machos, LT 2.4-4.6 mm; 11 hembras, LT 2.3-4.3 mm; (cenote Aktún-Ha, Quintana Roo; abril, 2008; 0.3-1 m de profundidad; algas; cols. Vivianne Solis-Weiss, Sarita Frontana-Uribe).

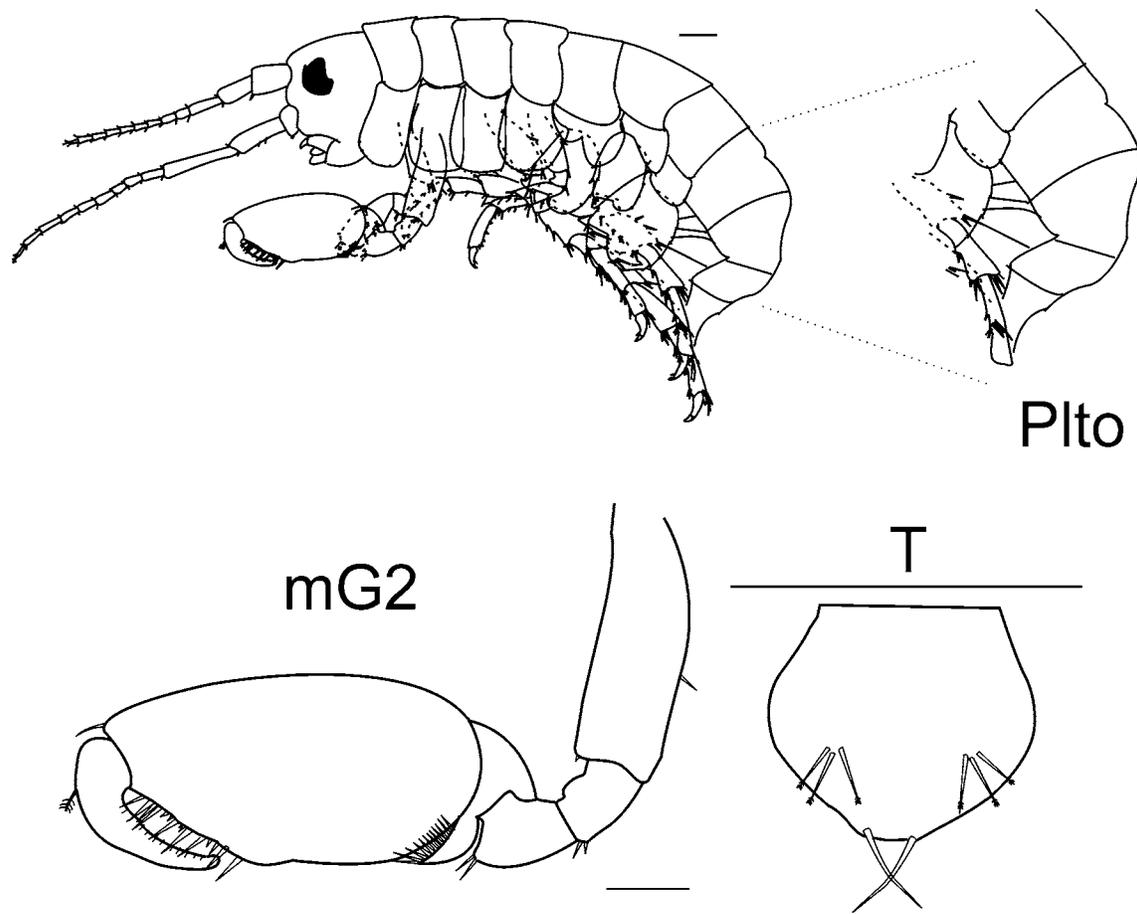
**Hábitat:** Dulceacuícola, epigeo, bentónico.

**Registros previos en México:** Ninguno

**Distribución geográfica:** Cenote Aktún-Ha, Quintana Roo, México.

**Observaciones:** En este estudio, se observó un proceso de muda en las piezas bucales de los machos lo cual podría ser causa de variaciones intraespecíficas. Este morfo difiere de la sp. D de Florida de [Lecroy \(2007\)](#) en la forma del telson y en el número de setas apicales

del urópodo 3. También se diferencia de *H. faxoni* porque presenta un número menor de setas en la placa interna de la maxila 1 y en el margen posterior del basis del gnatópodo 2 tanto de machos como de hembras. El principal carácter que no concuerda con respecto a la especie *H. azteca* redescrita por [Gonzalez y Watling \(2002a\)](#) es en la forma y setación del telson, en *H. azteca* es más largo que ancho con el margen apical agudo y dos setas muy juntas entre sí, en la especie aquí confrontada el telson es ligeramente más ancho que largo y el margen del telson es redondeado, truncado apicalmente, con dos setas largas apicales separadas entre sí. Este morfo se identificó con la clave de [Bousfield \(1996\)](#) como *H. azteca* f. *inermis* y se nombró en este trabajo como *Hyaella* cf. *inermis* por el trabajo de [Witt y Hebert \(2000\)](#) sin embargo, es necesaria una redescrición de la forma *inermis* para poder compararlas adecuadamente.



**Figura 12.** Morfología externa de *Hyalella cf. inermis* (macho). Cuerpo completo, liso, Plto) Pleonitos, sin carina dorso-posterior, mG2) Gnatópodo 2 del macho, T) Telson.

Escala 100  $\mu$ m.

**Tabla 2.** Comparación morfológica de las especies *H. azteca*, *Hyaella* cf. *azteca* y *Hyaella* cf. *inermis*

Carácter	<i>H. azteca</i> (redescricion González y Watling, 2002a)	<i>Hyaella</i> cf. <i>azteca</i>	<i>Hyaella</i> cf. <i>inermis</i>
Talla (mm)	7.8	2.3-4.3	2.2-4.6
Longitud de la cabeza menor a la longitud de los primeros 2 segmentos toracicos	Si	Subiguales	Subiguales
Antena 1, número de artejos del flagelo	7	<10	<10
Antena 2, número de artejos del flagelo	8	<10	<10
Maxila 1, número de setas en la placa interna	3	2-3	2-3
Maxila 1, ápice del palpo	Sin setas	Con una seta robusta	Con una seta robusta
Gnatópodo 1, número de setas en la cara interna del propodio	4	3	3
Gnatópodo 2, número de setas en el margen posterior del basis	2	1	1
Gnatópodo 2, número de setas en el margen posterior del mero	>7	<5	<5
Gnatópodo 2, relación de la longitud de la palma (P) y el margen posterior (MP)	P<MP	P≈MP	P<MP
Telson, relación largo (L) y ancho (A)	L≈A	L<A	L<A
Telson, forma del ápice	Agudo	Redondeado	Truncado
Telson, distancia entre las 2 setas apicales	Muy corta	Amplia	Amplia

## *Hyaella* sp. 1

Figura. 13

---

**Diagnosis:** Pereionito 7 y pleonitos 1 y 2 con una carina dorso-posterior distalmente aguda. Cabeza, longitud igual a la longitud de los dos primeros segmentos torácicos. Antena 2 más larga que la antena 1, alcanza hasta la mitad del pereionito 6, pedúnculo alcanza la división entre los pereionitos 2 y 3, casi 0.2 veces más largo que el pedúnculo de la antena 1; flagelo con 9 artejos, longitud 1.2 veces la longitud del pedúnculo. Maxilípedo con cinco setas cónicas en el margen anterior de la placa interna. Maxila 1, placa externa más larga que ancha, ligeramente mayor a 3.5 veces la anchura de la placa interna con tres setas paposas; palpo vestigial, uniarticulado, longitud cerca de un cuarto del largo de la base del palpo al extremo distal de la seta aserrada más larga de la placa externa, tres veces más largo que ancho, ápice redondeado. Gnatópodo 1 subquelado en forma de martillo, más corto que el gnatópodo 2, basis elongado, cerca de la mitad del margen posterior con una seta simple; propodio, superficie interna con tres setas paposas. Gnatópodo 2, propodio, palma más corta que el margen posterior. Telson ligeramente más ancho que largo, longitud 1.2 veces el ancho, entero, superficie lisa, superficie dorsal con tres setas submarginales, plumosas en ambos lados (derecho e izquierdo), setas submarginales alcanzan o sobrepasan el margen del telson, ápice relativamente truncado con dos setas apicales, robustas. Pereionitos del 2-7 con branquias coxales, pequeñas, simples, con forma de gota. Pereionitos 3-7 con branquias esternas tubulares.

**Material examinado:** 1 macho, LT 6.7 mm (cenote Aktún-Ha, Quintana Roo; abril, 2008; 1-3 m profundidad; algas; cols. Vivianne Solis-Weiss, Sarita Frontana-Uribe).

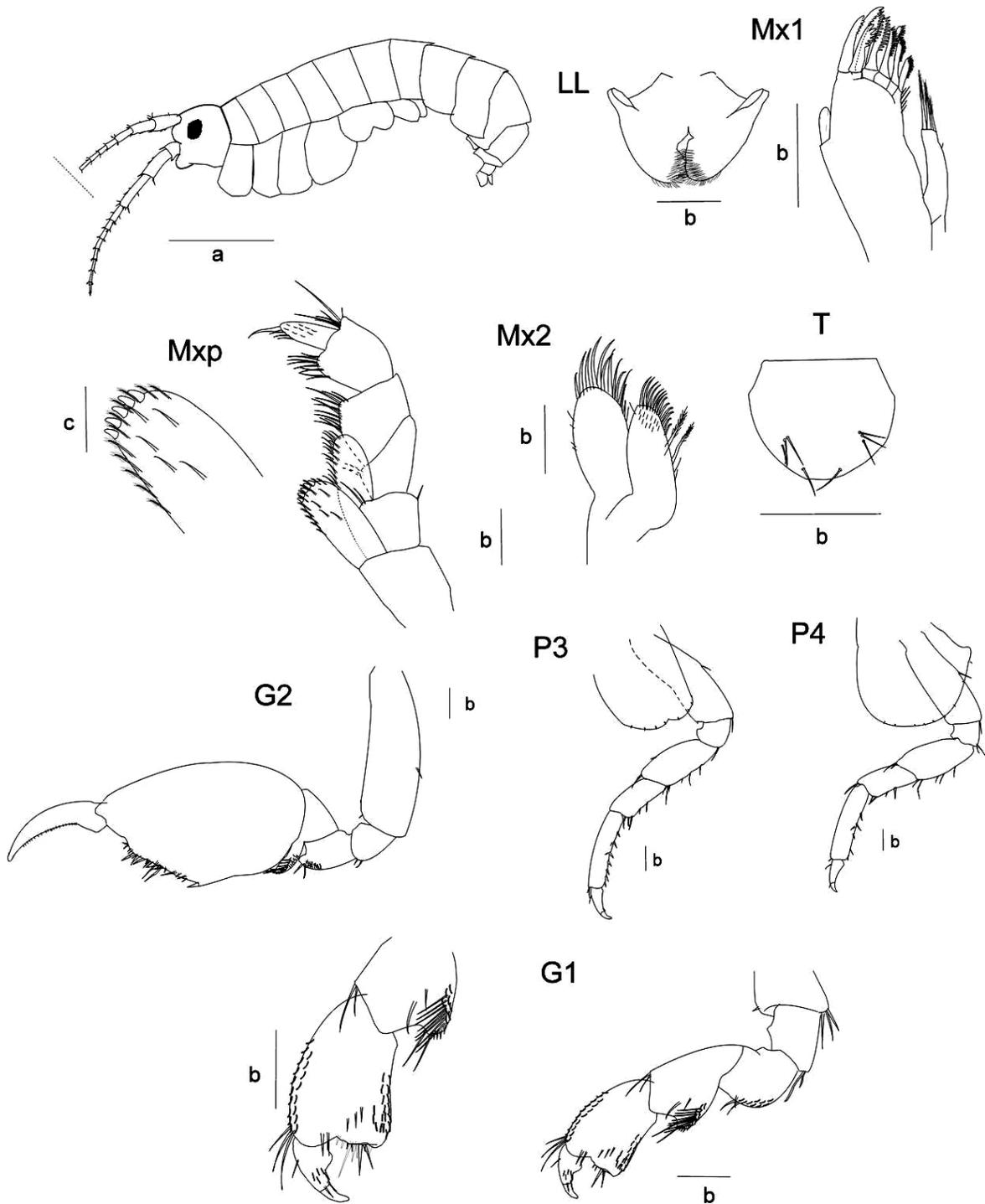
**Hábitat:** Dulceacuícola, epígeo, bentónico, encontrado en un tapete algal en el cenote.

**Registros previos en México:** Ninguno.

**Distribución mundial:** Cenote Aktún-Ha, Quintana Roo, México.

**Observaciones:** Esta especie posee tres espinas dorsales en el pereionito 7 y en los pleonitos 1 y 2, así como cinco setas cónicas en la placa interna del maxilípedo, similar a *H.*

*montezuma*, sin embargo presenta una pequeña muesca en la coxa 3, que no se observa en ninguna otra especie de *Hyalella*, y no presenta la distintiva forma de la coxa 4 de *H. montezuma*, además, el morfo encontrado en este estudio no presenta el elevado número de setas en la placa interna de la maxila 1 ni el hábito planctónico de *H. montezuma*.



**Figura 13.** Morfología externa del morfo con tres espinas dorsales (*Hyalella* sp. 1). Macho (6.7 mm) Cuerpo completo, LL) labio inferior, Mx1) maxila 1, Mx2) maxila 2, Mxp) Maxilípodo, T) Telson, G2) gnatópodo 2, P3) pereiópodo 3, P4) pereiópodo 4, G1) gnatópodo 1. Escala a= 1,000  $\mu\text{m}$ , b= 100  $\mu\text{m}$  y c= 50  $\mu\text{m}$

*Hyaella cenotensis* Marrón-Becerra, Hermoso-Salazar y Solís-Weiss, 2014

Figura 14

---

**Diagnosis:** Pleonito 1 y 2 con una espina dorso-posterior distalmente aguda. Ojos ausentes. Cabeza, longitud igual a la suma de la longitud del pereionito 1 y 2. Antena 1 más corta que la antena 2, sobrepasa el margen posterior del tercer pereionito; flagelo con siete artejos, sin flagelo accesorio. Antena 2 cerca de 1.2 veces la longitud de la antena 1, alcanza 1/3 de la longitud total del cuerpo, alcanza al cuarto pereionito; flagelo de ocho artejos (antena izquierda con 9 artejos). Labio inferior, lóbulos distales subtriangulares. Maxila 1, palpo uniarticulado con forma bulbosa, elongada y con una seta distal fuerte; placa interna con tres setas distales, paposas. Maxilípodo, placa interna con tres setas distales, cónicas, robustas. Pereiópodo 7, basis con un lóbulo posterior amplio. Urópodo 3 con una rama; pedúnculo con 4 setas distales, robustas; rama con una seta cónica y 3 setas distales, simples. Telson más ancho que largo, margen distal redondeado, con un par de grupos de tres setas submarginales, cortas, plumosas, no alcanzan el margen del telson, carece de setas apicales.

**Material examinado:** 2 hembras, LT 5.25-5.3 mm (cenote Aktún-Ha, Quintana Roo; abril, 2008; 1-3 m profundidad; algas; cols. Vivianne Solis-Weiss, Sarita Frontana-Uribe).

**Localidad tipo:** Cenote Carwash (Aktun-Há), Tulúm, Quintana Roo, México.

**Hábitat:** Probablemente dulceacuícola estigobio (hipogeo), encontrado en un tapete algal en el cenote.

**Registros previos en México:** Ninguno.

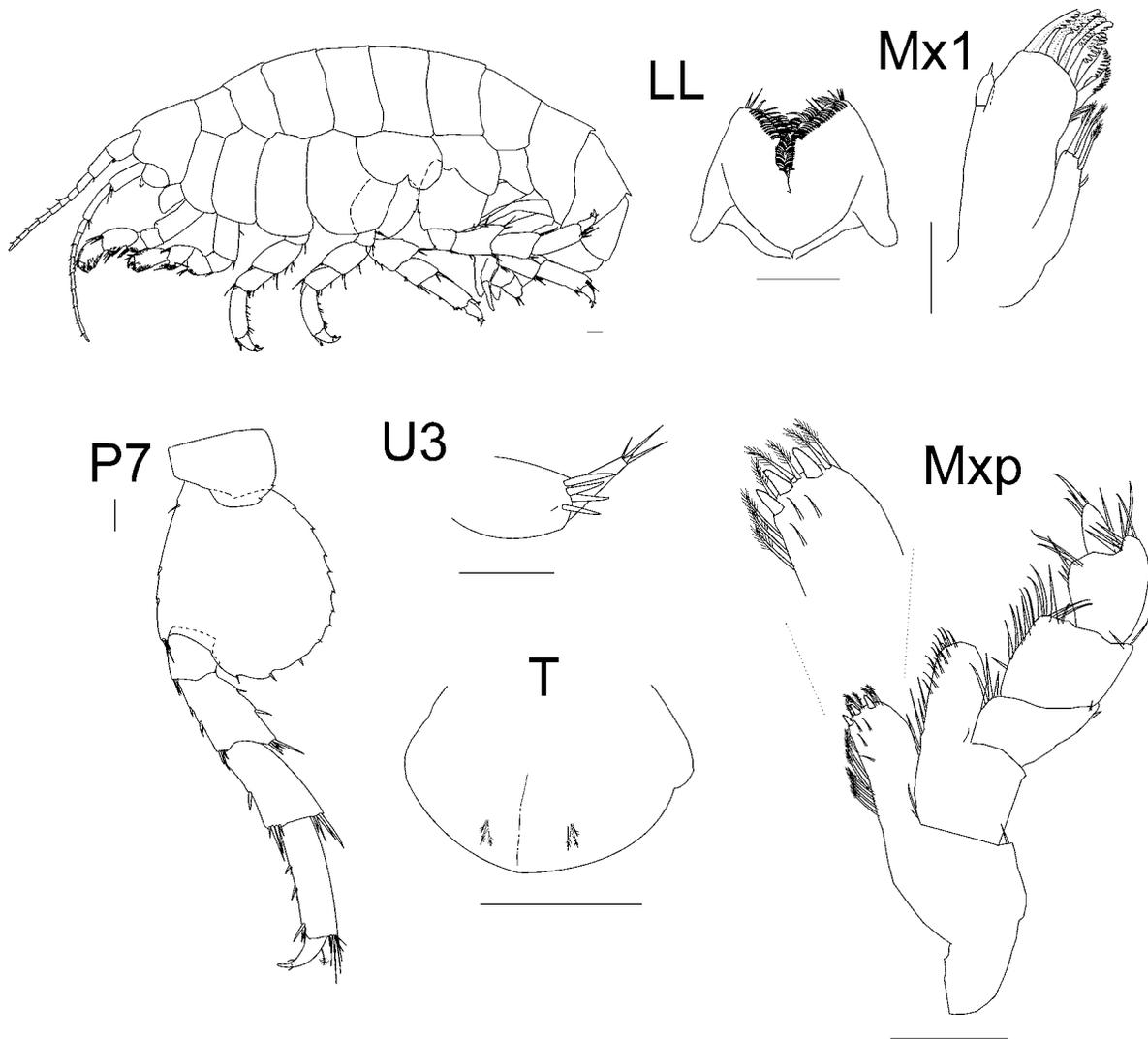
**Distribución mundial:** Cenote Aktún-Ha, Quintana Roo, México.

**Observaciones:** Se distingue de *Hyaella muerta* por la presencia de una espina corta dorso-posterior sobre los pleonitos 1 y 2, por la longitud de la antena 1 menor a la antena 2, probablemente la presencia de setas escamosas en los gnatópodos 1 y 2, la forma del palpo

de la maxila 1 y el número de setas de la placa interna de la maxila 1, *H. muerta* presenta dos setas en la placa interna de la maxila 1, mientras que esta especie presenta tres setas, además *H. muerta* presenta una antena 2 inusualmente más corta que la antena 1 (Wellborn y Broughton, 2008) y cuatro setas apicales en el telson mientras que en esta especie la antena 1 es más corta que la antena 2 y las setas del telson están ausentes.

**Tabla 3.** Tabla comparativa de los morfos del género *Hyalella* del cenote Aktún-Ha

Morfo	Talla promedio (mm)	Intervalo de talla (mm)	Número artejos max A1	Número artejos max A2	Promedio de la proporción A1/A2	Número de huevos
<i>Hyalella cf. azteca</i>	3.4 ± 0.84	2.3- 4.3	12	16	1.12	-
<i>Hyalella cf. inermis</i>	3.9 ± 0.61	2.2- 4.6	12	16	1.28	7
<i>Hyalella</i> sp. 1	6.7	-	9?	14	-	-
<i>H. cenotensis</i>	5.3 ± 0.05	-	10	13	0.85	3



**Figura 14.** Morfología externa de *H. cenotensis*. Cuerpo completo, LL) labio inferior, Mx1) Maxila 1, P7) Pereiópodo 7, U3) Urópododo 3, T) Telson, Mxp) Maxilípedo. Escala 100  $\mu\text{m}$ .

## *Hyaella caribbeana* Bousfield, 1996

### Figura 15

---

No *Hyaella inermis* [Pearse, 1921](#): 460.

**Diagnosis:** Cuerpo dorsalmente liso. Antenas cortas, subiguales. Antena 1, flagelo de nueve a diez segmentos. Antena 2, pedúnculo ancho, flagelo de 9 segmentos. Maxilípodo, segmento 2 del palpo tan ancho como largo; dácilo, ancho, longitud igual a la longitud del segmento 3. Gnatópodo 1, propodio en forma de martillo, longitud igual a la del carpo; lóbulo posterior del carpo corto. Gnatópodo 2, basis, margen posterior únicamente con dos a tres setas; propodio largo; palma más corta que el margen posterior, convexa, cercanamente vertical, con una espina robusta plana en bisagra; carpo con un delgado lóbulo posterior. Pereiópodos 3 y 4, margen posterior del mero con cuatro a cinco setas largas; dácilo corto, longitud un tercio de la longitud del propodio. Urópodo 3, pedúnculo con tres a cuatro setas posterodistales; rama, longitud cercanamente igual a la del pedúnculo con cuatro a cinco setas apicales. Telson más ancho que largo, redondeado con dos setas apicales cercanas entre sí.

**Hábitat:** Dulceacuícola, epigeo, bentónico.

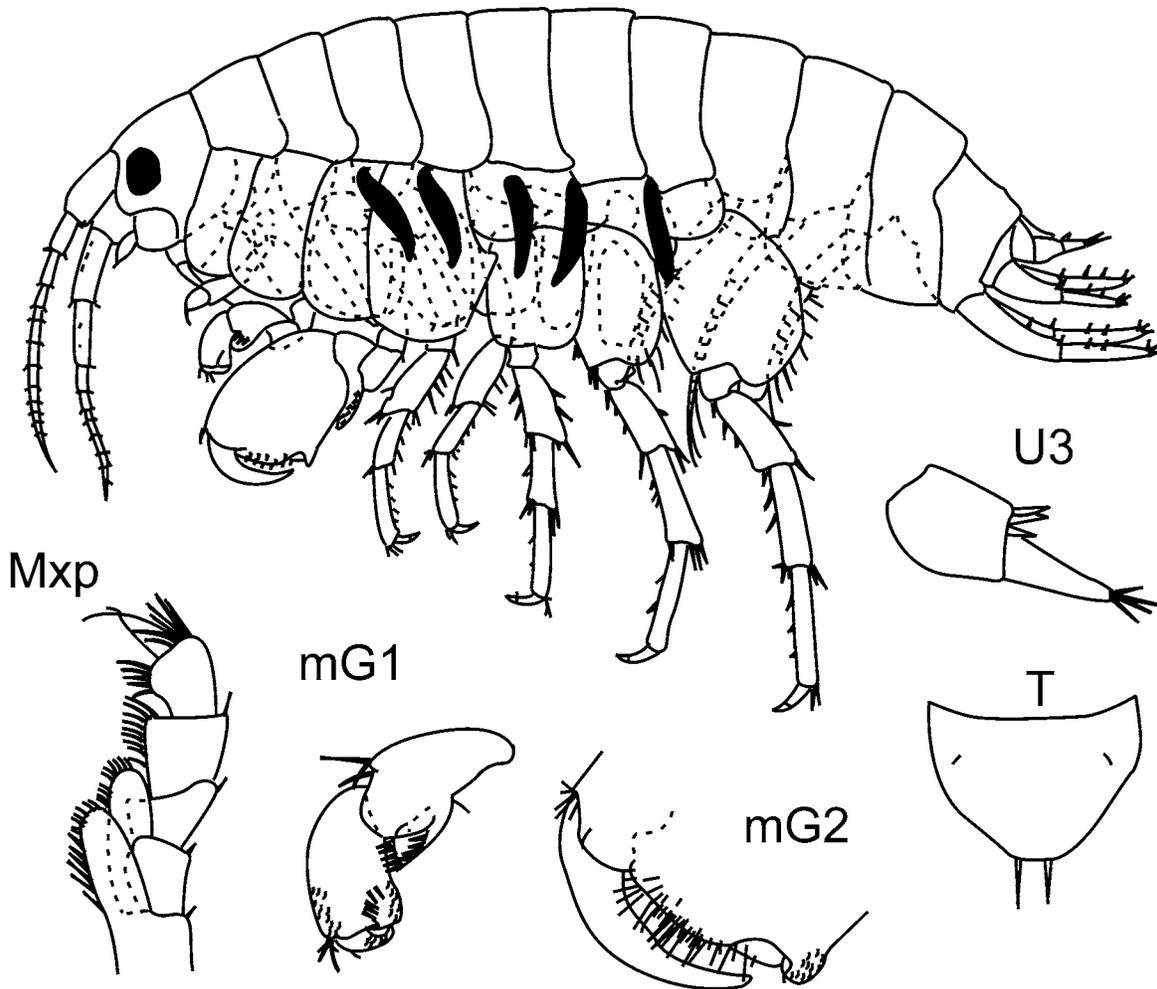
**Localidad tipo:** Grand Etang y Grand Terre, Isla Guadalupe, Antillas Menores, Mar Caribe.

**Registros previos en México:** Ninguno.

**Distribución geográfica:** Lagos y estanques de la isla Guadalupe, Dominica, Barbados y probablemente en otras islas de las Antillas menores del barlovento ([Bousfield, 1996](#)).

**Observaciones:** Esta especie difiere de *Hyaella inermis* en el número de setas largas en el margen posterior del carpo de los pereiópodos 3 y 4, pereiópodos 5-7 con el dácilo corto (longitud menor a un tercio del propodio) y el telson con 2 setas cercanas entre sí. [Baldinger \(2004\)](#) mencionó que *Hyaella squamosa* Mateus y Mateus, 1990 es similar a *H. caribbeana* y por proceder de localidades cercanas se debería considerar como una sola

especie, sin embargo señaló que se requiere la comparación del material tipo para llegar a conclusiones más certeras. De la misma manera, en este trabajo también se decidió considerar a *H. squamosa* como sinonimia de *H. caribbeana*, principalmente debido a la descripción poco detallada de *H. squamosa*, lo cual no permitió efectuar comparaciones morfológicas precisas.



**Figura 15.** *Hyalella caribbeana*. Holotipo macho (LT 5.2 mm). Mxp) maxilípido, mG1) gnatópodo 1 del macho, mG2) gnatópodo 2 del macho, U3) Urópodo 3, T) telson. Tomada y modificada de [Bousfield \(1996\)](#).

## *Hyalella faxoni* Stebbing, 1903

### Figura 16

---

*Hyalella faxoni* Stebbing, 1903: 928, fig. 61.

*Hyalella knickerbockeri*.- Weckel, 1907: 54.

*Hyalella faxoni* González y Watling, 2002c: 660, figs. 1-4.

**Diagnosis:** Cuerpo liso. Ojos pigmentados. Antena 1 más corta que la antena 2. Antena 2, longitud total menor a la mitad de longitud total del cuerpo. Mandíbula, proceso incisivo dentado. Maxila 1, palpo corto, alcanza menos de la mitad de la longitud entre la base del palpo y la punta de las setas de la placa externa; placa interna delgada, con cuatro setas apicales fuertes y paposas. Maxila 2, margen interno de la placa interna con dos setas paposas fuertes y cercanas. Gnatópodo 1, propodio, forma de martillo, longitud menor a dos veces la anchura máxima (cuadrangular), cara interna con cinco setas paposas, presencia de escamas setosas en el borde distal anterior y distal posterior. Gnatópodo 2, propodio oval, palma más corta que el margen posterior, ligeramente oblicua, borde anterior con un amplio proceso truncado o redondeado. Coxa 4 excavada posteriormente. Pereiópodos 3 y 4, margen posterior del mero y carpo con tres agrupaciones de setas marginales largas; propodio, margen posterior con cinco a ocho agrupaciones de setas. Urópodo 3, pedúnculo con cinco setas distales, robustas; longitud de la rama externa similar a la del pedúnculo, anchura basal más de dos veces de la anchura distal de la rama. Telson más ancho que largo, margen distal redondeado, con dos setas simples ampliamente separadas, distribuidas simétricamente. Segmentos del 3 al 7 con branquias esternales. Gnatópodo 1 similar en tamaño, con diferente forma al gnatópodo 2 en hembras. Gnatópodo 2 con dimorfismo sexual, diferente forma y más pequeño en hembra que en el macho, propodio, longitud en hembras dos o tres veces la anchura máxima, normalmente subquelado, palma ligeramente inversamente oblicua (Basada en González y Watling, 2002c).

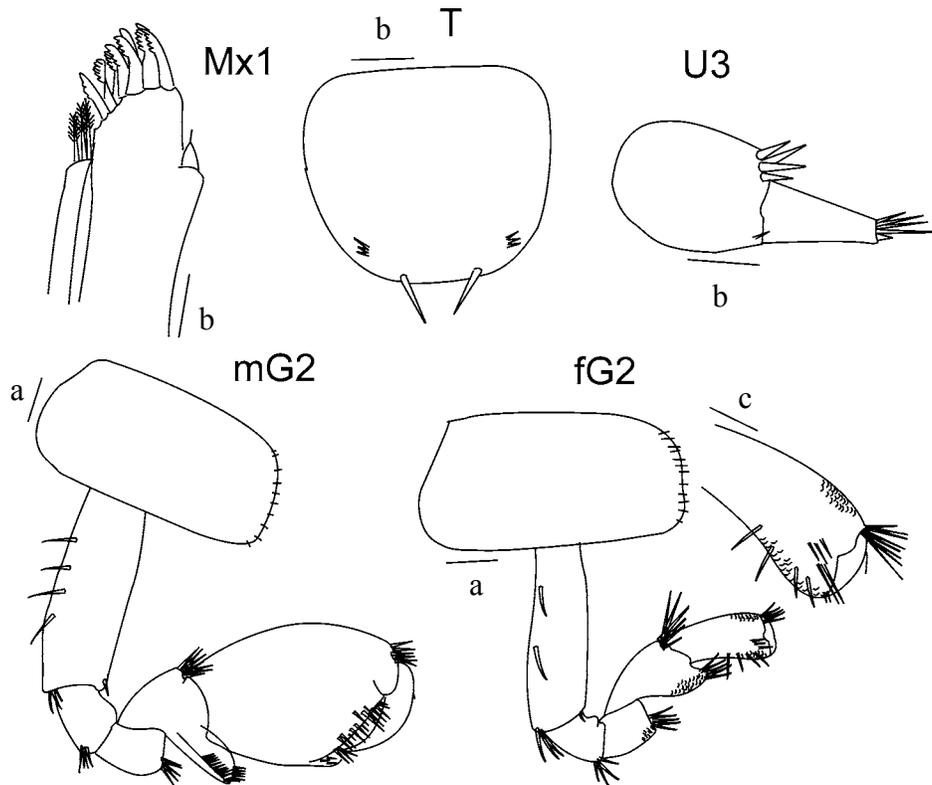
**Hábitat:** Dulceacuícola, epigeo, bentónico.

**Localidad tipo:** Volcán Reventado, Costa Rica.

**Registros previos en México:** Ninguno.

**Distribución geográfica:** Volcán Reventado y Volcán Barva, Costa Rica, América Central (González y Watling, 2002c).

**Observaciones:** Esta especie es muy similar a *H. azteca* sin embargo, González y Watling (2002c) puntualizaron la validez de ambas especies. *H. faxoni* se distingue de *H. azteca* por la ausencia de una quilla dorsal en los pleonitos, así como también la presencia de un telson entero, más ancho que largo, con el margen distal redondeado con dos largas setas simples ampliamente separadas entre sí; el pedúnculo del urópodo 3 globoso, más ancho que la rama, con cinco setas robustas distales; el palpo de la Maxila 1 en forma de ojiva y la placa interna de la maxila 1 con cuatro setas paposas.



**Figura 16.** *Hyalella faxoni*. Holotipo macho (LT 8.7 mm). Mx1) Maxila 1, T) Telson, U3) Urópodo 3, mG2) Gnatópodo del macho 2, fG2) Gnatópodo 2 de la hembra. Tomado y modificado de González y Watling (2002c). Escala a=192  $\mu$ m, b= 94  $\mu$ m, c= 50  $\mu$ m.

## *Hyalella longicornis* Bousfield, 1996

Figura 17

---

**Diagnosis:** Cuerpo dorsalmente liso. Ojo pequeño, oscuro, redondeado. Antena relativamente larga, longitud desigual. Antena 1, flagelo dos veces la longitud del pedúnculo, con 12 segmentos. Antena 2 longitud similar a 1.5 veces la longitud de la antena 1, flagelo con 16 segmentos. Maxila 1, palpo izquierdo relativamente largo, longitud mayor a dos veces el ancho. Maxilípodo, placa interna con tres setas cónicas apicales; placa externa corta. Gnatópodo 1, propodio en forma de martillo con una hilera oblicua distal de 5 setas, no expandido hacia la porción distal, palma más corta que el margen posterior. Gnatópodo 2, basis margen posterior con varias setas; propodio, palma más corta que el margen posterior, cercanamente recto, ligeramente oblicuo con una seta robusta en bisagra. Pereiópodos 3 y 4 subiguales, mero con cuatro a cinco pares de setas finas; dáctilos cortos, longitud menor a un tercio de longitud del propodio. Urópodo 3, rama y pedúnculo subiguales en longitud, pedúnculo con cuatro a cinco setas robustas postero-distales, rama delgada con cuatro a cinco setas simples y una seta robusta apical. Telson ampliamente redondeado, margen con 2 setas largas y delgadas ampliamente separadas. Gnatópodo 1 de la hembra, propodio no expandido distalmente, palma corta, vertical. Gnatópodo 2 de la hembra, propodio elongado, longitud mayor a dos veces la anchura, palma corta, vertical.

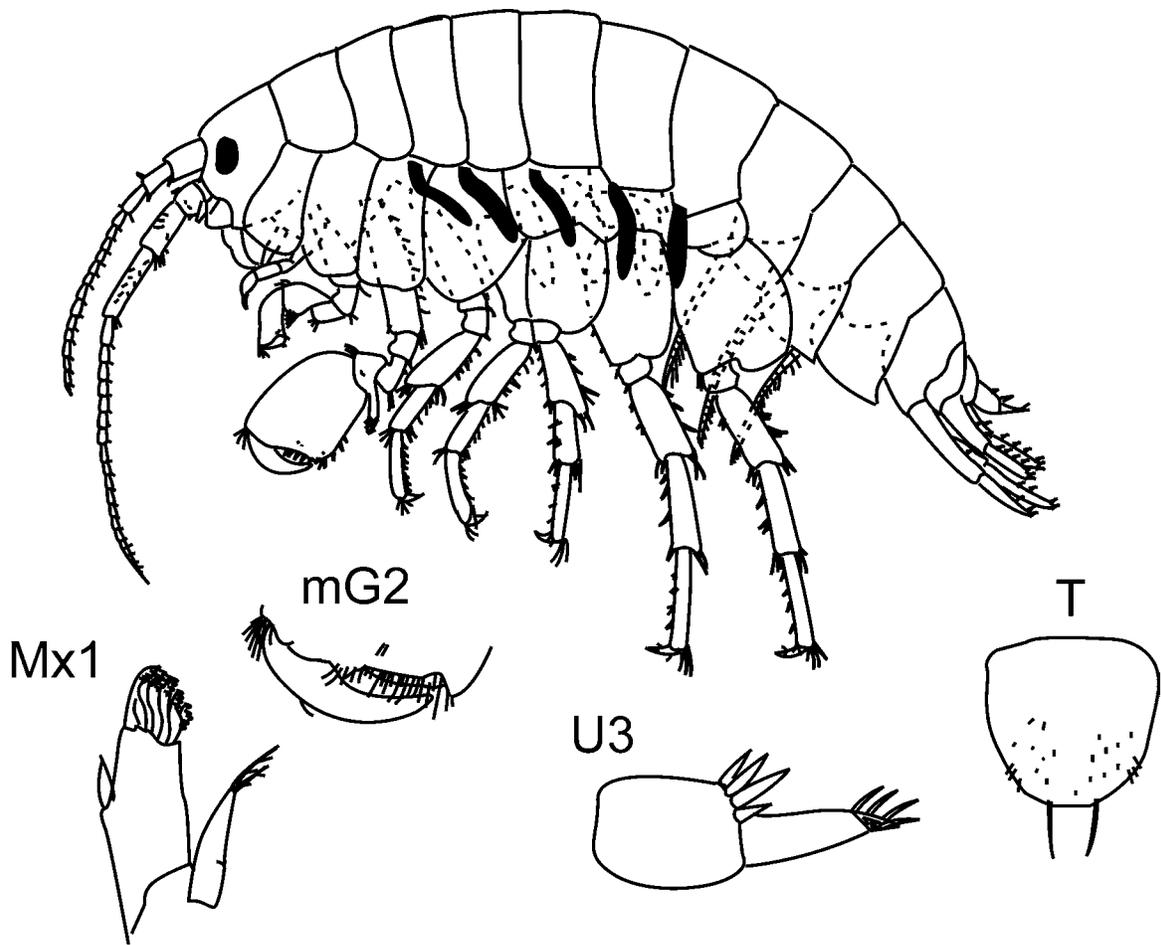
**Hábitat:** Dulceacuicola, epigeo, bentónico.

**Localidad tipo:** Spring St. George's Golf Course, Utah, E.U.A.

**Registros previos en México:** Ninguno.

**Distribución geográfica:** Spring St. George's Golf Course, Utah, E.U.A.

**Observaciones:** Esta especie se caracteriza por su larga antena, que hace referencia a su nombre.



**Figura 17.** *Hyalella longicornis*. Holotipo macho (LT 7.0 mm). Mx1) Maxila 1, mG2) gnatópodo 2 del macho, U3) Urópodo 3, T) Telson. Modificado de [Bousfield \(1996\)](#).

## *Hyalella meraspinosa* Baldinger, 2004

Figura 18

---

**Diagnosis:** Pereión sin carina o espinas dorsales. Antena 1 y antena 2 subiguales en longitud. Maxila 1, palpo vestigial. Propodio del gnatópodo 2 en macho mucho más largo que en hembras. Margen anterior del mero de los pereiópodo 3 y 4 con espinas bifurcadas. Basis del pereiópodo 7, lóbulo posterior no expandido. Urópodo 3, rama vestigial con dos o cuatro espinas apicales. Telson cuadrado con dos espinas cortas submarginales.

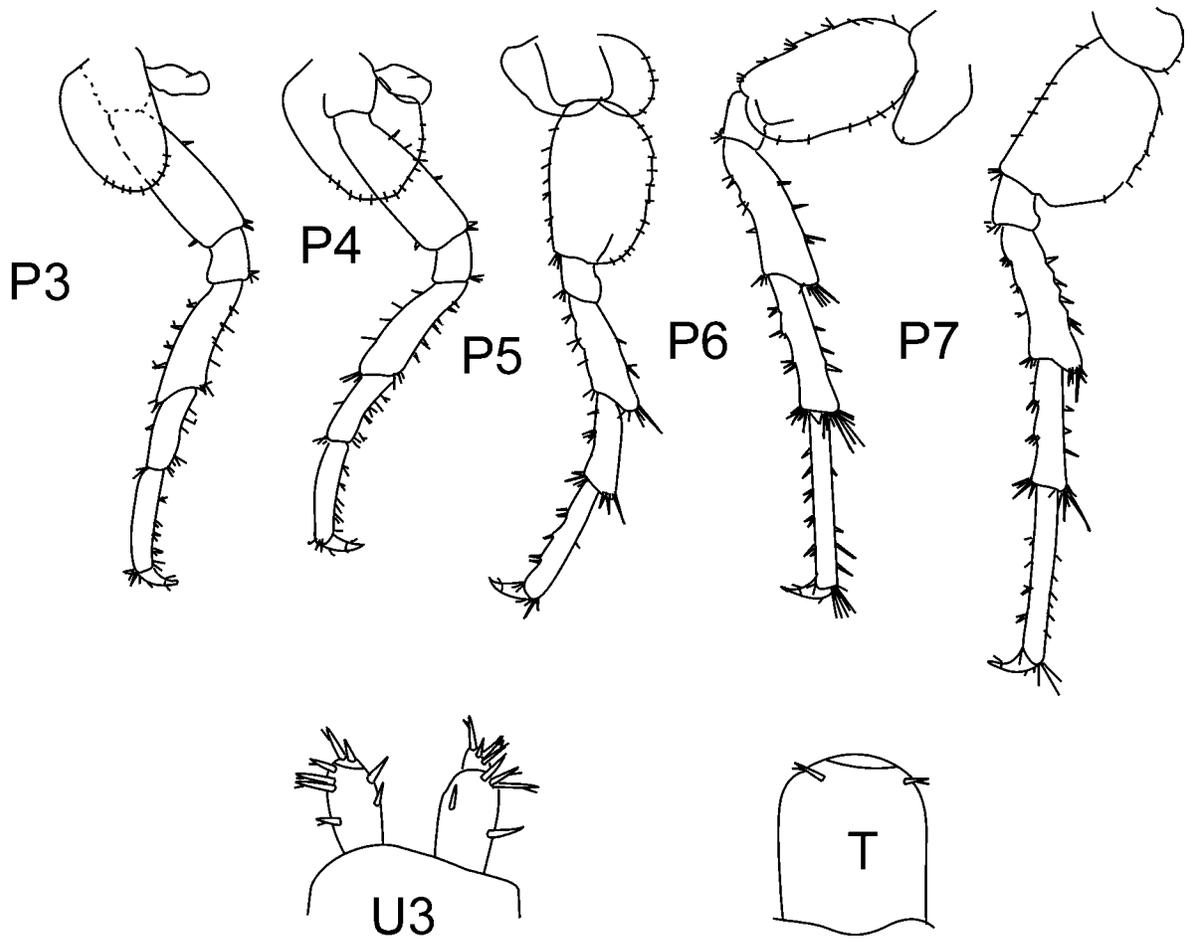
**Hábitat:** Dulceacuícola, epigeo, bentónico.

**Localidad tipo:** Ash Springs, Condado Lincoln, Nevada, E.U.A.

**Registros previos en México:** Ninguno.

**Distribución geográfica:** Ash Springs, Condado Lincoln, Nevada, E.U.A.

**Observaciones:** *H. meraspinosa* es morfológicamente similar a *H. sandra* y *H. longicornis*, sin embargo, se diferencia de estas dos especies por la longitud de las antenas, al ser subiguales en longitud la antena 1 y 2, en contraste con las otras dos especies siendo la longitud de la antena 2 aproximadamente el doble de la longitud de la antena 1. El lóbulo posterior del basis del pereiópodo 7 está distintivamente expandido en las otras dos especies, en *H. meraspinosa* es ligeramente expandido. El urópodo 3 en *H. meraspinosa* es vestigial con dos a tres setas apicales, mientras que en *H. sandra* es robusto con siete setas apicales y en *H. longicornis* es delgado con setas apicales. El telson es cuadrado en *H. meraspinosa*, mientras que en las otras dos especies es redondeado.



**Figura 18.** *Hyalella meraspinosa*. Holotipo macho (LT 5.4mm). P3-P7) Pereiódodos 3-7, U3) Urópodos 3, T) Telson. Modificada de [Baldinger \(2004\)](#).

## *Hyalella montezuma* Cole y Watkins, 1977

Figuras 19 y 20

---

*Hyalella azteca*.- Cole, 1963:410.- Cole 1975:44 (en parte).

**Diagnosis:** Ojos grandes, antenas y pereiópodos elongados, piezas bucales amplias. Antena 1 más de 0.5 veces la longitud de la antena 2. Pereionito 7 y pleonitos 1 y 2 con una espina posterodistal; pereionito 6 raramente con una espina posterodistal; coxa 4 inusualmente con el margen posterior oblicuo; maxila 1, placa interna amplia, subtriangular con 22-30 setas plumosas. Maxila 2, placa interna con cuatro setas plumosas proximales. Maxilípedo con el segmento 2 del palpo más largo que ancho, placa interna de cuatro a cinco dientes apicales, el más externo separado de los otros; urópodos 1 y 2 con ramas elongadas.

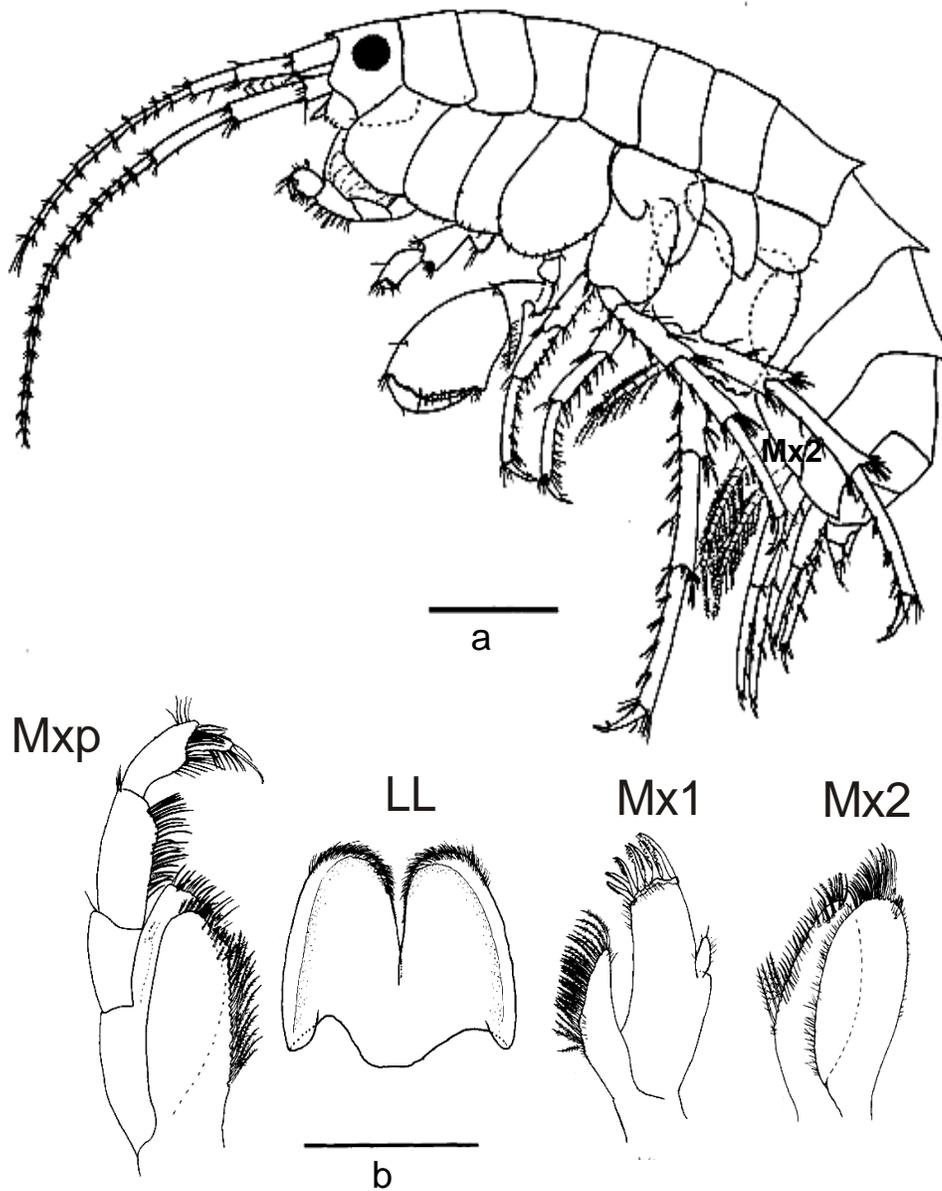
**Hábitat:** Dulceacuícola, epigeo, planctónico.

**Localidad tipo:** Montezuma Well, Condado Yavapai, Arizona, E.U.A.

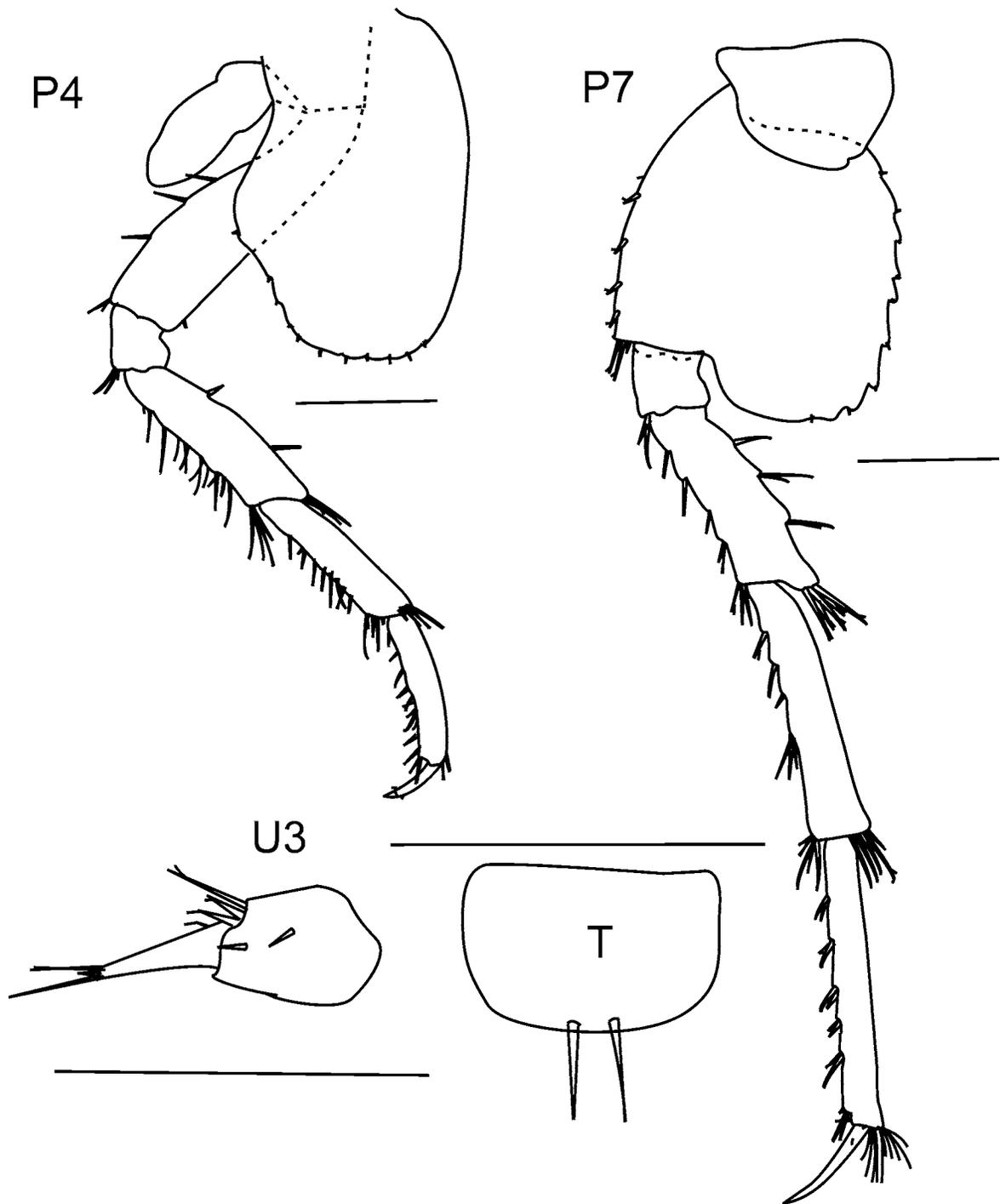
**Registros previos en México:** Ninguno.

**Distribución geográfica:** Montezuma Well, Condado Yavapai, Arizona, E.U.A.

**Observaciones:** Esta especie se considera como un miembro aberrante del género, principalmente por la forma distintiva de la coxa 4, la presencia de varias setas plumosas en la placa interna de la maxila 1, el abundante número de setas proximales en la placa interna de la maxila 2 y la presencia de más de tres setas cónicas apicales en la placa interna del maxilípedo (Cole y Watkins, 1977). Además presenta una espina dorso-posterior sobre el pereionito 7, pleonitos 1 y 2 y raramente sobre el pereionito 6 a diferencia de *H. azteca* que presenta sólo dos espinas dorso-posteriores en los pleonitos 1 y 2.



**Figura 19.** *Hyalella montezuma* Cole y Watkins, 1977. Holotipo, macho (LT 8.5 mm). Mxp) Maxilípido, LL) Labio inferior, Mx1) Maxila 1, Mx2) Maxila 2. Modificada de [Cole y Watkins \(1977\)](#). Escala a=1 mm, b=0.5 mm



**Figura 20.** *Hyalella montezuma* Cole y Watkins, 1977. A.- Pereiópodo 4, B.- Pereiópodo 7, C.- Telson, D.- Gnatópodo 2 hembra, E.- Urópodo 1, F.- Urópodo 2, G.- Urópodo 3. Tomada de [Cole y Watkins \(1977\)](#). Escala 0.5 mm

## *Hyaella muerta* Baldinger, Shepard y Threlhoff, 2000

Figura 21

---

**Diagnosis:** Ojos ausentes. Antena 1 más larga que la antena 2; flagelo accesorio ausente. Pereión liso, carina o espinas dorsales ausentes. Branquias esternales reducidas, sobre los pereionitos 3-7. Maxila 1, placa interna angosta con dos setas plumosas terminales. Macho gnatópodo 2, carpo con un lóbulo posterior ancho con cuatro setas submarginales; propodio robusto y mucho más largo que el gnatópodo 1 del macho, palma con dientes rectangulares cercanos a la base del dácilo. Telson redondeado, con cuatro setas distales marginales.

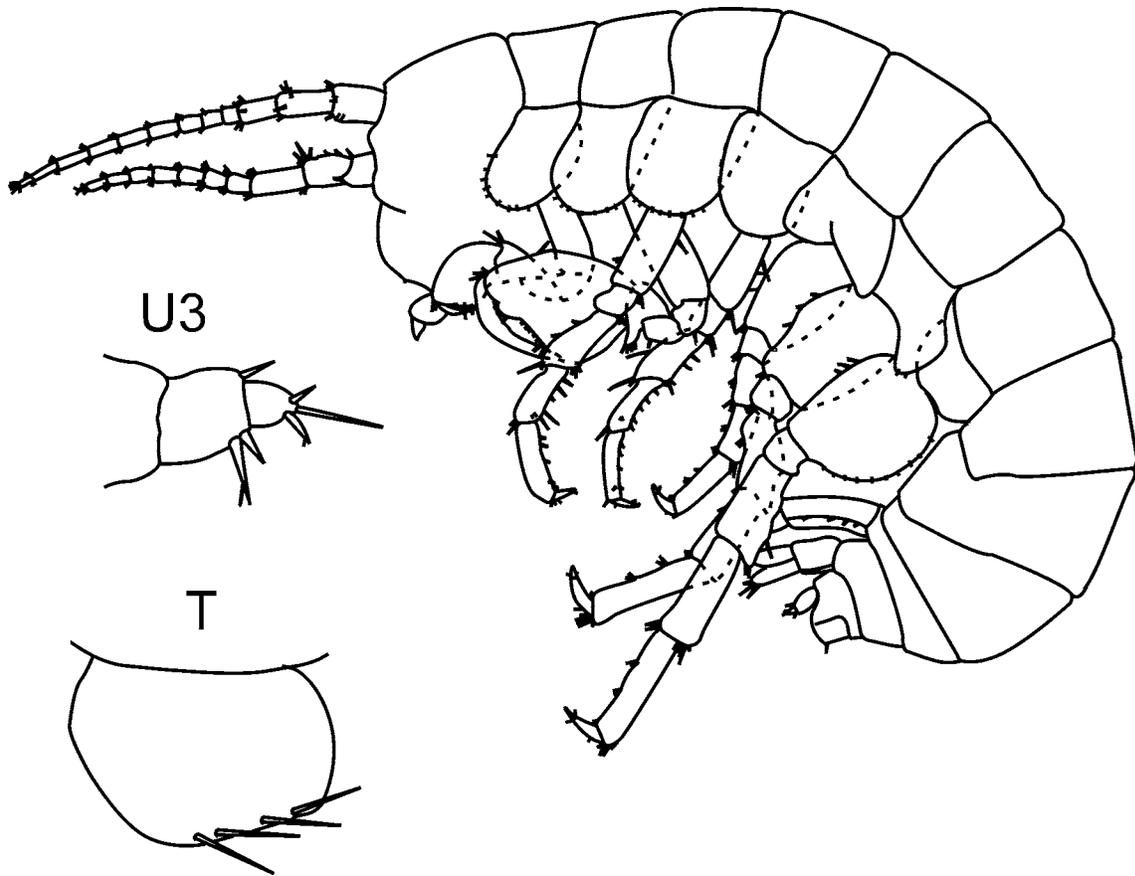
**Hábitat:** Dulceacuícola, hipogeo, bentónico.

**Localidad tipo:** Túnel en Texas Springs, Death Valley National Park, Condado Inyo, California, E.U.A.

**Registros previos en México:** Ninguno.

**Distribución geográfica:** Conocida únicamente de localidades en Death Valley National Park, Condado Inyo ([Baldinger et al., 2000](#); [Witt et al., 2006](#); [Graening et al., 2012](#)).

**Observaciones:** *H. muerta* es similar morfológicamente a la especie venezolana *Hyaella anophthalma* Ruffo, 1957 y a *Hyaella caeca* Pereira, 1989 de Brasil, por la ausencia de ojos, pero difieren en las branquias esternales y en la longitud de las antenas. *H. muerta* presenta branquias esternales en los pereionitos 3-7, mientras que en *H. caeca* y *H. anophthalma* se observan en los pereionitos del 2-7; por otro lado, la antena 1 en *H. muerta* es más larga que la antena 2, a diferencia de las otras dos especies en las cuales la antena 2 es más larga que la antena 1.



**Figura 21.** *Hyalella muerta*. Holotipo macho (3.28 mm). U3) Urópodo 3, T) Telson.  
Modificada de [Baldinger et al. \(2000\)](#).

## *Hyalella sandra* Baldinger, Shepard y Threlhoff, 2000

Figura 22

---

**Diagnosis:** Ojos presentes. Antena 1 más corta que la antena 2, flagelo con 10-11 artejos; flagelo accesorio ausente. Antena 2 elongada, flagelo con 20-24 artejos. Pereión sin carina dorsal o espinas. Branquias esternales presentes en los pereionitos 3-7, longitud aproximadamente 1/3 de la longitud de las branquias coxales. Maxila 1, placa interna angosta, con dos setas plumosas terminales. Macho, gnatópodo 2, carpo con un fuerte lóbulo cónico posterior con setas marginales. Urópodo 3, rama con siete setas robustas distales. Telson redondeado con dos setas robustas distales submarginales.

**Hábitat:** Dulceacuícola, epigeo, bentónico.

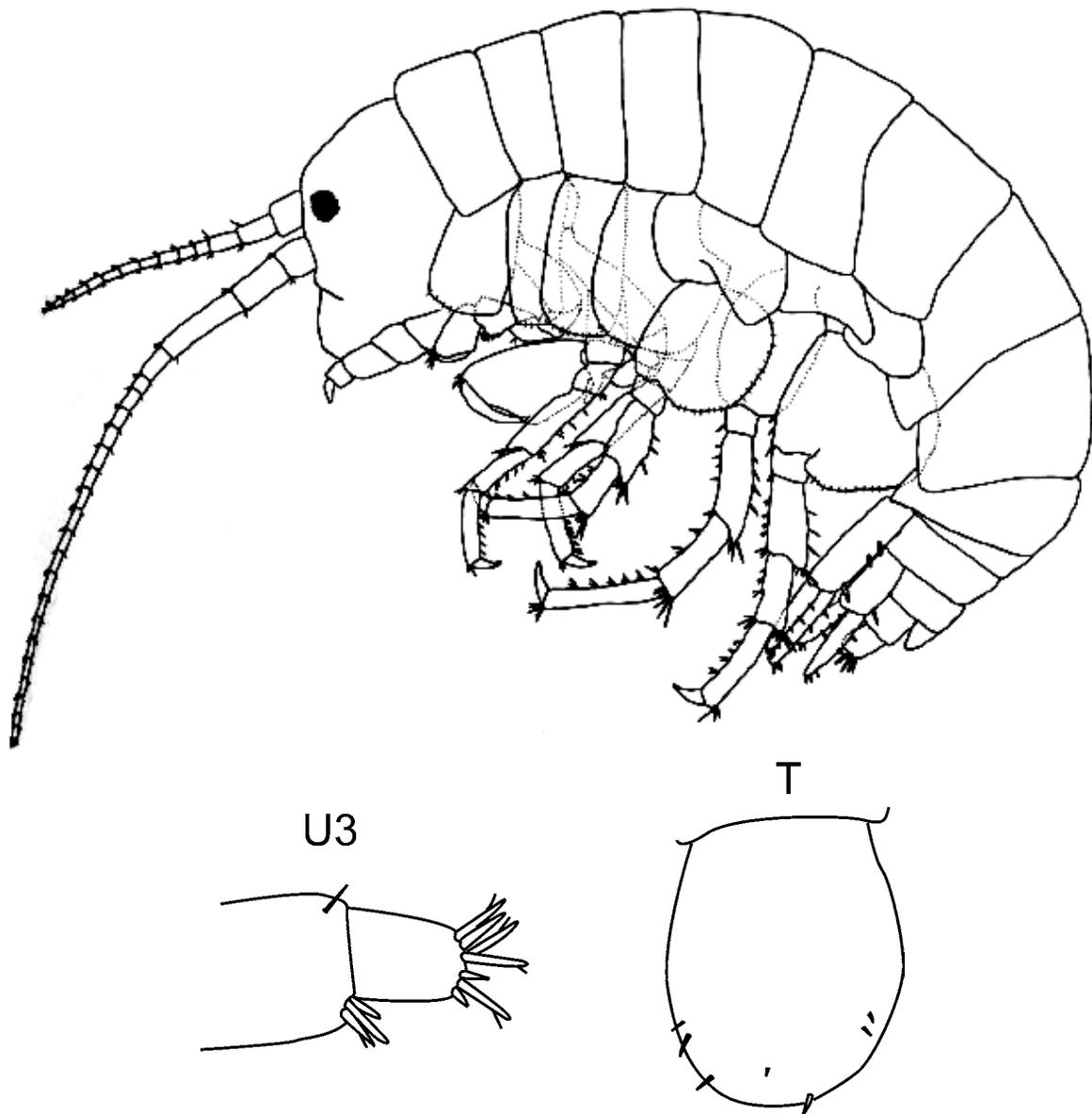
**Localidad tipo:** Travertine Spring, Death Valley National Park, Condado Inyo, California, E.U.A..

**Registros previos en México:** Ninguno.

**Distribución geográfica:** conocida sólo en localidades en Death Valley National Park, Condado Inyo (Baldinger *et al.*, 2000; Witt *et al.*, 2006; Graening *et al.*, 2012). Witt *et al.* (2006) recolectaron organismos en Nevares Springs, localidad adyacente a la localidad tipo, sin embargo, en su análisis genético concluyeron que las poblaciones registradas eran en realidad otra especie provisional, a pesar de haber sido recolectadas en localidades muy cercanas.

**Observaciones:** Según Baldinger *et al.* (2000) señalaron que *H. sandra* es morfológicamente similar a *H. longicornis*, pero de menor talla. La rama del urópodo 3 de *H. sandra* es robusta y con siete setas apicales, mientras que la de *H. longicornis* es delgada y con 4-5 setas apicales. El telson difiere entre ambas especies por la presencia de dos setas submarginales en *H. sandra* y dos setas apicales largas y delgadas en *H. longicornis*. El número de artejos del flagelo de la antena 2 en machos es diferente, en *H. sandra* con veinte a veinticuatro y en *H. longicornis* con dieciséis. Por otro lado, el palpo de la maxila 1 de *H. sandra* es vestigial y uniarticulado mientras que en *H. longicornis* es más largo,

además el margen posterior del basis del gnatópodo 2 con una a tres setas marginales en *H. sandra*, y nueve setas en *H. longicornis*.



**Figura 22.** *Hyalella sandra*. Holotipo macho (4.80 mm). U3) Urópodo 3, T) telson.

Modificado de [Baldinger et al. \(2000\)](#).

## *Hyaella texana* Stevenson y Peden, 1973

### Figura 23

---

**Diagnosis:** Especie de color anaranjado con una línea mediodorsal de color oscuro que se extiende del primer segmento torácico al último segmento abdominal. Antena 1, longitud menor a la mitad de la longitud de la antena 2, flagelo accesorio ausente. Antena 2, longitud cerca de la mitad de la longitud del cuerpo. Último pereionito y primeros tres pleonitos con una carina dorsal proyectada posteriormente. Placas coxales cortas y estrechas, placas coxales anteriores no sobrepuestas a las partes bucales, placas coxales posteriores proyectadas ligeramente sobre los artejos más distales de los apéndices. Gnatópodo 2 del macho, basis con cuatro setas en el margen posterior; gnatópodo 2 de la hembra, basis con dos setas en el margen posterior. Maxilípodo, placa interna con tres setas cónicas robustas y pequeñas setas apicales sobre la superficie anterior interna.

**Hábitat:** Dulceacuícola, epigeo, bentónico.

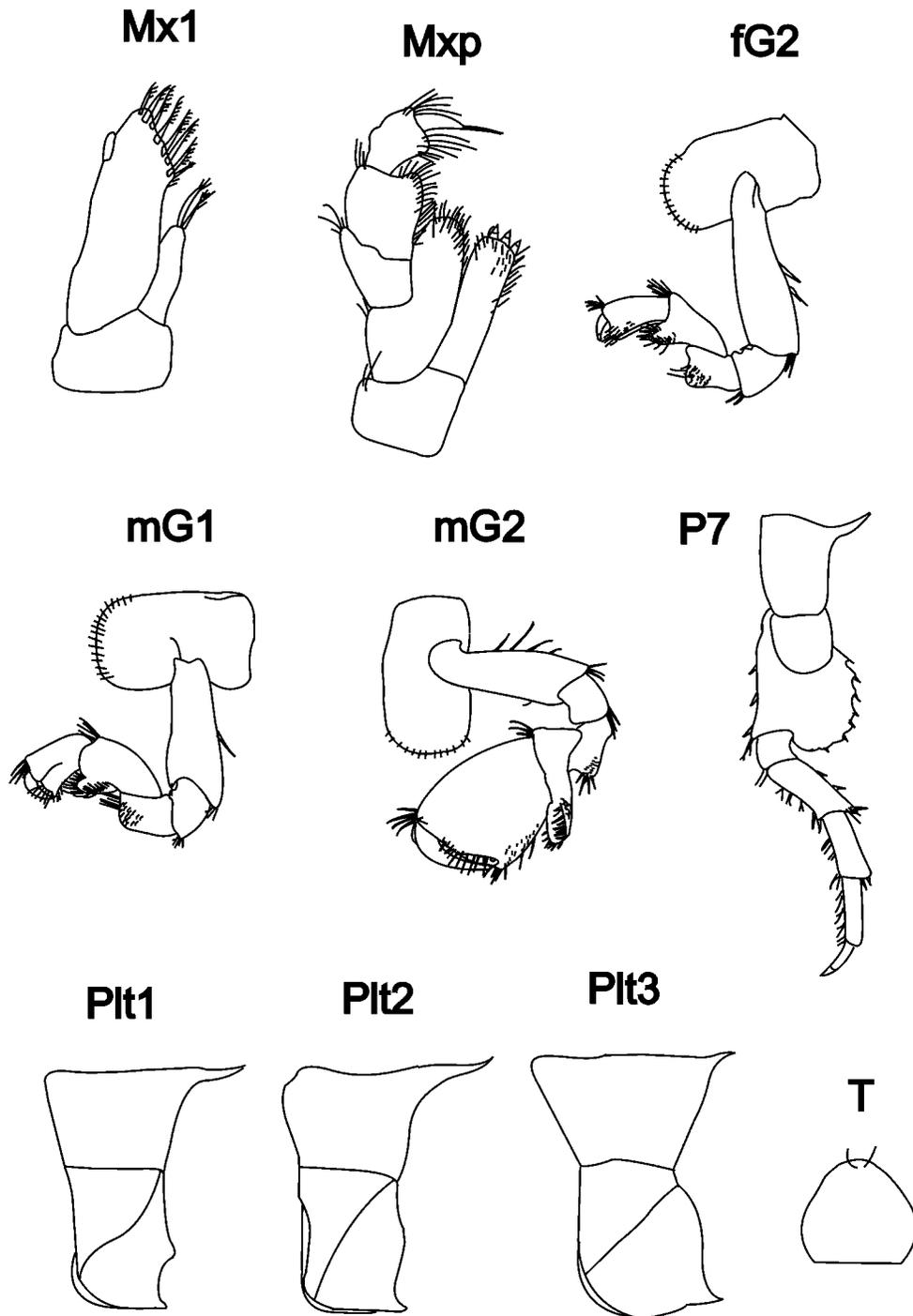
**Material examinado:** Ninguno.

**Localidad tipo:** Manantial Clear Creek, Condado de Menard, Texas, E.U.A.

**Registros previos en México:** Ninguno.

**Distribución geográfica:** Manantial Clear Creek, Condado de Menard, Texas, E.U.A.

**Observaciones:** Esta especie se difiere de *H. azteca* porque se observa la presencia de cuatro espinas dorsales largas en el pereionito 7 y los pleonitos del 1-3, estas se sobreponen regularmente, en cambio, en *H. azteca* se mantiene la presencia de dos espinas dorsales ubicadas en los pleonitos 1 y 2; además, en *H. texana* la antena es el doble de larga que en *H. azteca*. La población presenta una desproporción entre los sexos siendo más abundantes las hembras (Stevenson y Peden, 1973).



**Figura 23.** *Hyalella texana* Holotipo macho (8 mm). G2) Gnatópodo 2 del macho, G1) Gnatópodo 1 del macho, Mxp) Maxilípodo, Mx1) Maxila 1, P7) Pereiópodo 7, Plt1) Pleonito 1, Plt2) Pleonito 2, Plt3) Pleonito 3, T) Telson. Modificada de [Stevenson y Peden \(1973\)](#).

# Discusión

---

## Estado del conocimiento

La revisión histórica realizada en este estudio permitió denotar que los prolongados tiempos de publicación entre las diferentes obras científicas, sumado a las dificultades en la obtención de la literatura en esas fechas, originó una falta de comunicación directa y malentendidos entre los autores (e.g. [Harford, 1876-1877](#); [Weckel, 1907](#)), lo que condujo a una extensa serie de consideraciones taxonómicas confusas y generó la descripción de especies que con estudios posteriores se sinonimizaron a un solo taxón, como fue el caso de *H. azteca*. A pesar de las facilidades de la obtención de la literatura en la actualidad, y del surgimiento de la biología molecular, la taxonomía del complejo *H. azteca* aún se encuentra en proceso de actualización como lo demostraron los estudios de [Wellborn \(1995\)](#), [Hogg et al. \(1998\)](#), [Witt y Hebert \(2000\)](#), [González y Watling \(2002a\)](#), [Serejo \(2004\)](#), [Wellborn y Cothran \(2004\)](#), [Witt et al. \(2006\)](#), [Vergilino et al. \(2012\)](#) y [Lowry y Myers \(2013\)](#).

De acuerdo con [González y Watling \(2002a\)](#) el complejo *H. azteca* es un clado caracterizado por el elongado propodio del gnatópodo 2 en hembras, por presentar dos setas paposas sobre el margen interno de la placa interna de la maxila 2, por el proceso proximal truncado de la palma del gnatópodo 2 en machos y por presentar de una a tres setas paposas sobre la placa interna de la maxila 1. Las especies que se ajustan a estas características son aquellas que se distribuyen únicamente en Norteamérica (nueve especies), Centroamérica (dos especie) y el Caribe (una especie). En este estudio no se consideraron las dos especies de Florida y la especie de Guatemala mencionadas por [LeCroy \(2007\)](#) y [Brehm \(1939\)](#), respectivamente, debido a la carencia de una descripción adecuada y, en el caso de las especies de Florida, porque sólo fueron mencionadas en una clave taxonómica. La taxonomía incierta del complejo *H. azteca* tuvo origen desde inicios del siglo pasado, en un principio esto fue provocado por las descripciones escuetas de las especies, aunado al detalle escaso de los esquemas del material tipo ([Stock y Platvoet, 1991](#)).

Por otro lado, como resultado de estudios moleculares surgieron 40 especies “provisionales” del complejo *H. azteca* generadas por [Hogg et al. \(1998\)](#), [Witt y Hebert](#)

(2000) y Witt *et al.* (2006). En estos trabajos no se efectuaron descripciones morfológicas de los ejemplares provenientes de Canadá y E.U.A. Sin lugar a dudas, es importante conocer la morfología en paralelo para determinar el estado taxonómico de estas especies provisionales.

### **Caracteres morfológicos**

Dentro del género se maneja el concepto de “especies fenotípicamente cripticas” por la poca diferenciación morfológica debido a las sutiles variaciones fenotípicas, a pesar de diferenciarse molecularmente. Por lo general, en la literatura no se mencionan las variaciones intraespecíficas, aunque diferentes autores han recalcado lo trascendental de este ejercicio para evitar confusiones taxonómicas (González y Watling, 2002a).

La talla, el color y el número de espinas dorso-posteriores sobre los pleonitos son las únicas variaciones referidas en la literatura para el complejo *H. azteca* (Bousfield, 1958, Cole, 1984; Wellborn, 1994, 1995; Bousfield, 1996; McPeck y Wellborn, 1998; Wellborn, 2000; Smith, 2001), sin embargo, por tratarse de un complejo de especies no se tiene claro si las variaciones son inter o intraespecíficas. Con el análisis morfológico detallado realizado en este estudio se identificaron caracteres taxonómicos importantes para la distinción entre los morfos, como fueron: la presencia o ausencia de ojos, el número de segmentos en el flagelo y la proporción merística de las antenas, la forma y setación del palpo de la maxila 1, el número de setas cónicas sobre la placa interna del maxilípodo, el número de espinas postero-distales en los pleonitos, la proporción entre la longitud de la palma y la longitud del margen posterior del propodio del gnatópodo 2 en machos y la forma y setación del telson, además de los caracteres previamente considerados por González y Watling (2002a) para la distinción entre especies como: el número de setas de la placa interna de la maxila 1, organización de las setas del maxilípodo, número y organización de setas en el basis del gnatópodo 2, forma del propodio y la palma del gnatópodo 2, forma de las placas epimerales y la organización de las setas y relación entre la longitud del pedúnculo y la rama del urópodo 3. De los cuatro morfos encontrados en el cenote, la especie recientemente descrita, nombrada como *Hyaella cenotensis*, fue distinguida por la ausencia de ojos, por la ausencia de setas apicales en el telson y por el número de segmentos en el flagelo de las antenas.

Para evitar errores taxonómicos es importante considerar la talla de los organismos. Geisler (1944), Stevenson y Peden (1973) y García-Schroeder y Araujo (2009) observaron que el número de segmentos en el flagelo de las antenas y de las setas de los apéndices se incrementan con el proceso de mudas, lo cual puede ser una variación intraespecífica. No obstante, las tallas mayores no siempre presentan mayor número de segmentos o setas que las tallas menores entre las especies o morfós, como fue el caso de *H. cenotensis*. Esta especie se distinguió por ser de talla mayor que *H. cf azteca* y *H. cf inermis*, y presentó un número menor de segmentos en las antenas (Tabla 3).

Aunque Stevenson y Peden (1973) incluyeron la coloración (anaranjada) como carácter diagnóstico en la descripción de *H. texana*, el color de los organismos es un carácter poco confiable cuando se tratan de organismos conservados en colecciones debido a la pérdida de coloración, como sucedió con los ejemplares analizados en este estudio. Thiel e Hinojosa (2009) recomendaron observar a los organismos en vivo y capturar de inmediato imágenes después de ser recolectados para tener evidencias de la coloración, las cuales puede ser útiles en la distinción de las especies. Smith (2001) mencionó que el complejo *Hyaella azteca* presenta un amplio intervalo de coloración de una localidad a otra, entre los colores que los organismos pueden adoptar se encuentran: el café, el verde, el azul, el morado o incluso el rojizo. Cole (1984) también reportó este cambio de coloraciones en Cuatro Ciénegas y observó individuos de una tonalidad blanca distinguible de las demás poblaciones, esta variedad probablemente estaba enmascarada bajo *Hyaella azteca*.

Otro carácter morfológico con variación dentro del complejo de *H. azteca* es la presencia o ausencia de espinas dorso-posteriores sobre los pleonitos y el número de éstas. Bousfield (1958) señaló que en *H. azteca*, en el caso de estar presentes, el número de estas espinas podía variar de 2-4, en individuos de un mismo cuerpo de agua o diferentes. Para muchos autores, los anfípodos de agua dulce con presencia de estas espinas, sin importar el número, corresponden a *H. azteca*, esto no es correcto en su totalidad. Para evitar confusiones taxonómicas, este carácter no se puede considerar aislado, se tiene que combinar con otras características. Cole y Watkins (1977) extrajeron a *H. montezuma* de ejemplares considerados como *H. azteca* en un trabajo anterior, basados en la presencia de

tres espinas dorso-posteriores sobre los pleonitos, además de considerar las piezas bucales. [Stevenson y Peden \(1973\)](#) observaron dos morfos en un mismo cuerpo de agua, uno similar a *H. azteca* (con dos espinas sobre los pleonitos) y el otro lo nombraron *H. texana*, este último se distinguió por presentar de tres a cuatro espinas sobre los pleonitos y por las proporciones merísticas de las antenas así como la forma y setación de los apéndices bucales. En este estudio el ejemplar asignado como *Hyaella* sp. 1, se distinguió por presentar tres espinas dorso-posteriores, no obstante no correspondió a *H. montezuma* ni a *H. texana*, en un principio porque *H. montezuma* es una especie con piezas bucales adaptadas a su hábito planctónico y *H. texana* presenta setación diferente en el maxilípodo y el gnatópodo 2.

Posteriormente, [Bousfield \(1996\)](#) ajustó la diagnosis de *H. azteca* con la presencia de dos espinas dorso-posteriores en los pleonitos y reconoció a *H. azteca* f. *inermis* por la ausencia de éstas. Más tarde, [Gonzalez y Watling \(2002a\)](#) en la redescipción de *H. azteca* describieron detalladamente la morfología de todos los apéndices considerando el material tipo para resolver los problemas del complejo. De esta manera, la diagnosis de *H. azteca* quedó mejor caracterizada y delimitada poder realizar comparaciones más precisas. Considerando lo anterior, en este estudio los ejemplares con ninguna o con dos espinas dorso-posteriores se asignaron como *Hyaella* cf. *inermis* y *Hyaella* cf. *azteca*, respectivamente. Sin embargo, no se ajustaron completamente a la descripción de estas especies principalmente en características de las antenas, maxila 1, gnatópodo 2 y telson (Tabla 2).

### **Estado taxonómico del complejo *Hyaella azteca***

Sin duda, es indispensable estudiar de manera completa, continua y sistematizada a este grupo de anfípodos. Los trabajos de fauna dulceacuícola de México en donde registran anfípodos los refieren como *H. azteca*, considerándose la única especie epígea dulceacuícola del país, sin adentrarse en la morfología de los organismos. Las variaciones morfológicas no se delimitan en un área geográfica y pueden existir dos o más formas en un mismo cuerpo de agua ([Bousfield, 1958](#)). Al considerar a la variedad *inermis* se podría sugerir a la especie *H. azteca* como una especie polimórfica, sin embargo, [Bousfield \(1996\)](#) mencionó que esta forma es una variedad ecofenotípica (o raza microgeografica) más que

un linaje genético independiente, esto indica que el medio es el que influye en la variación. En contraste, Witt y Hebert (2000), con análisis genéticos distinguieron siete clados, y consideraron restablecer a *Hyaella inermis* como especie válida. En cambio, en este estudio los ejemplares asignados como *Hyaella* cf. *azteca* y *Hyaella* cf. *inermis* además de no ajustarse a las descripciones proporcionada en la literatura, sólo mostraron diferencias en el número de espinas dorso-posteriores de los pleonitos (0 y 2, respectivamente) y en la proporción L/A de la palma del gnatópodo 2. Son necesarios estudios de genética de poblaciones de los anfípodos del cenote Aktun-Ha para aclarar el estado taxonómico y conocer si ambos morfos son especies diferentes o se trata de una especie polimórfica.

La taxonomía de *Hyaella azteca* es tan compleja que no hay un acuerdo de si se trata de una especie polimórfica o politípica. Witt et al. (2003) encontraron dentro del género que los organismos pueden ser fenotípicamente similares pero diferentes a nivel genético o pueden ser fenotípicamente diferentes pero genéticamente cercanas. Además, no se tiene claro si el complejo es monofilético, Witt et al. (2008) encontraron linajes monofiléticos en un área pequeña pero polifiléticos si se comparaban áreas más extensas y separadas entre sí. A su vez, Witt et al. (2003) explicaron que la estasis fenotípica en los invertebrados dulceacuícolas está dirigida por una evolución normalizadora que selecciona caracteres convergentes entre varias especies, por tanto especies de diferentes clados pueden parecer cercanas confundándose con especies hermanas.

De acuerdo con Witt et al. (2008) la vicarianza y dispersión son los factores responsables de los patrones biogeográficos de las especies. De manera general se ha documentado que los anfípodos están restringidos a un área, ya que tienen una dispersión limitada, sobre todo por no presentar estructuras resistentes a la desecación ni estructuras de dispersión como quistes o larvas. Sin embargo, se ha observado que individuos del género pueden dispersarse por medio del plumaje de aves o el pelaje de los mamíferos colonizando diferentes cuerpos de agua (Rosine 1955; Peck, 1975; Swanson, 1984) y que una sola hembra ovígera puede establecer una nueva población (Wellborn y Capps, 2013).

## **Futuros estudios**

En estudios de anfípodos dulceacuícolas es importante describir las variaciones intra e interespecíficas de las diferentes poblaciones del género *Hyaella*. Esto podría ayudar a obtener una idea de la plasticidad de caracteres morfológicos dentro de un taxón y así dilucidar el estado taxonómico de las especies de *Hyaella* en el país.

## Conclusiones

---

El análisis morfológico realizado mostró la importancia de considerar la talla de los organismos, sobre todo al comparar el número de artejos de las antenas o el número de setas de algunos apéndices bucales debido a las variaciones relacionadas con el crecimiento y desarrollo de los organismos.

Es recomendable no considerar el color y el número de espinas dorsoposteriores como caracteres diagnóstico debido a que son caracteres poco confiables, sin embargo es importante documentarlos.

En la determinación de especies epigeas dulceacuícolas, la presencia de espinas dorsoposteriores sobre los pleonitos no debe considerarse como un carácter aislado, se debe combinar con otros caracteres principalmente de los apéndices bucales.

Con el análisis morfológico detallado de los ejemplares del cenote Aktún-Ha se distinguió y describió a *Hyaella cenotensis*, incrementando a dos el número de especies del género *Hyaella* para México. Además, se plantearon tres especies potencialmente nuevas, lo que podría incrementar a 33 el número de especies de anfíodos epicontinentales del país.

La presencia de cuatro morfos en una pequeña área demuestra que la diversidad de anfíodos epicontinentales en el país está subestimada.

# Referencias

---

## A

- Ahyong, S.T, J.K. Lowry, M. Alonso, R.N. Bamber, G.A. Boxshall, P. Castro, S. Gerken, G.S. Karaman, J.W. Goy, D.S. Jones, K. Meland, D.C. Rogers y J. Svavarsson. 2011. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. *Zootaxa*, 3148: 165-191.
- Alcocer, J., E. Escobar, A. Lugo y L. Peralta. 1998a. Littoral benthos of the saline crater lakes of the basin of Oriental, Mexico. *International Journal of Salt Lake Research*, 7: 87-108.
- Alcocer, J., E. Escobar, L. Peralta y F. Álvarez. 2002. Population structure of the macrobenthic amphipod *Hyaella azteca* Saussure (Crustacea: Peracarida) on the littoral zone of six crater lakes. *En: Escobar-Briones, E. y F. Álvarez (Eds.) Modern approaches to the study of Crustacea*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, U.S.A., pp. 111-115.
- Alcocer, J., A. Lugo, L.E. Marín y E. Escobar. 1998b. Hydrochemistry of waters from five cenotes and evaluation of their suitability for drinking-water supplies, Northeastern Yucatan, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 6(2): 293-301.
- Alcocer, J., A. Lugo, M.R. Sánchez, E. Escobar y M. Sánchez. 1999. Bacterioplankton from cenotes and anchialine caves of Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 47 (supl.1): 73-80.

## B

- Babin-Fenske, J.J., T.J.S. Merritt, J.M. Gunn, T. Walsh y D. Lesbarrères. 2012. Phylogenetic analysis of *Hyaella* colonization in lakes recovering from acidification and metal contamination. *Canadian Journal of Zoology*, 90(5): 624-629.
- Baldinger, A.J. 2004. A new species of *Hyaella* (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae) from Ash Springs, Lincoln County, Nevada, U.S.A., with a key to the species of the genus in North America and the Caribbean region. *Journal of Natural History*, 38: 1087-1096.
- Baldinger, A.J., W.D. Shepard y D.L. Threlhoff. 2000. Two new species of *Hyaella* (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae) from Death Valley National Park, California, U.S.A. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 113(2): 443-457.
- Barba, E. y A. Sánchez. 2007. A new record of *Hyaella azteca* Saussure, 1858 (Amphipoda, Hyaellidae) from the Lerma-Chapala basin, Mexican Pacific coast. *Crustaceana*, 80(5): 625-630.
- Barnard, J.L. 1969. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda. *United States Museum Bulletin*, 271: 1- 524.
- Barnard, J.L. 1972. The marine fauna of New Zealand: Algae living littoral Gammaridea (Crustacea Amphipoda). *New Zealand Oceanographic Institute Memoir*, 62: 1-216.

- Barnard J.L. y C. M Barnard.** 1983. *Freshwater Amphipoda of the World I y II*. Hayfield Associates, Mt. Vernon, Virginia, U.S.A., 830 p.
- Barnard, J.L. y C. Ingram.** 1990. Lysianassoid Amphipoda (Crustacea) from deep-sea thermal vents. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 499: 1-80.
- Barnard, J.L. y G.S. Karaman.** 1991. The families and genera of marine gammaridean Amphipoda (Except Marine Gammaroids). Part I. *Records of the Australian Museum*, supl. 13: 1-417.
- Bastos-Pereira, R. y A.A.P. Bueno.** 2013. A new species of freshwater amphipod (Dogielinotidae, *Hyaella*) from Southeastern Brazil. *Nauplius*, 21(1): 79-87.
- Bate, C.S.** 1862. *Catalogue of the specimens of Amphipodous Crustacea in the Collection of the British Museum*. London British Museum, U.K., 399 p.
- Batten J.P.J. y D.L. DeGiusti.** 1949. A gregarine parasite in the amphipod, *Hyaella azteca*. *Journal of Parasitology*, 35 (supl. 6): 31.
- Bauer-Gottwein, P., B.R.N. Gondwe, G. Charvet, L.E. Marín, M. Rebolledo-Vieyra y G. Merediz-Alonso.** 2011. Review: The Yucatán Peninsula karst aquifer, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 19(3): 507-524.
- Beddows, P.A.** 2003. Yucatan phreas, Mexico. *En: Gunn, J. (Ed.). Encyclopedia of Cave and Karst Science*. Routledge Taylor & Francis Group. New York, U.S.A., pp. 1677-1682.
- Beddows, P.A.** 2004. Groundwater hydrology of a coastal conduit carbonate aquifer: Caribbean coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Ph.D. Dissertation*. School of Geographical Sciences. University of Bristol. U.K., 194 p.
- Beddows, P., P. Blanchon, E. Escobar, O. Torres-Talamante.** 2007a. Los cenotes de la Península de Yucatán. *Arqueología Mexicana*, 83: 32-35.
- Beddows, P.A., P.L. Smart, F.F. Whitaker y S.L. Smith.** 2007b. Decoupled fresh-saline groundwater circulation of a coastal carbonate aquifer: Spatial patterns of temperature and specific electrical conductivity. *Journal of Hydrology*, 346: 18-32.
- Botosaneanu, L. y T.M. Iliffe.** 2002. 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: 101-111.
- Bousfield, E.L.** 1958. Fresh-water Amphipod Crustaceans of Glaciated North America. *The Canadian Field-Naturalist*, 72(2): 55-113.
- Bousfield, E.L.** 1973. Shallow-water Gammaridean Amphipoda of New England. *Cornell University Press*, Ithaca, New York, U.S.A., 312 p.
- Bousfield, E.L.** 1978. A revised classification and phylogeny of amphipod crustacean. *Transactions of the Royal Society of Canada*, 4: 242-390.
- Bousfield, E.L.** 1982. Amphipoda: Gammaridea. *En: Sybil, P. P. (Ed.), Synopsis and Classification of Living Organisms*, vol. 2. McGraw Hill, New York, pp. 254-285.

- Bousfield, E.L.** 1996. A contribution to the reclassification of neotropical freshwater hyalellid amphipods (Crustacea: Gammaridea, Talitroidea). *Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona*, 20: 175-224.
- Bousfield, E.L.** 2001. An updated commentary on phyletic classification of the amphipod Crustacea and its applicability to the North American fauna. *Amphipacifica*, 3(1): 49-119.
- Boxshall, G., D. Jaume, T.M. Iliffe y E. Suárez-Morales.** 2012. A new genus of spelophriid copepod (Copepoda: Misophrioida: Spelophriidae) from a cenote in the Yucatan, Mexico. *Natura Croatica*, 21 (supl. 1): 12-14.
- Brehm, V.** 1939. La Fauna Microscópica del Lago Petén, Guatemala. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 1: 173-203.
- Brito, R.M., F.O. Francisco, S.Y.W. Ho y B.P. Oldroyd.** 2014. Genetic architecture of the *Tetragonula carbonaria* species complex of Australian stingless bees (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Biological Journal of the Linnean Society*, 113: 149-161.
- Bulycheva, A.I.** 1957. The sea-fleas of the seas of the U.S.S.R. and adjacent waters (Amphipoda, Talitroidea). *Akademiia Nauk SSSR, Opredeliteli po Faune SSSR*, 65: 1-185.
- Burger, P.** 2006. *Cave exploring: the definitive guide to caving technique, safety, gear, and trip leadership*. Globe Pequot, U. S. A., 119 p.

## C

- Calman, W.T.** 1904. On the classification of the Crustacea Malacostraca. *Annals and Magazine of Natural History*, Serie 7. 13: 144-158.
- Cardoso, G.M.** 2013. Especies de *Hyaella* Smith, 1874 (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) encontradas em ambientes subterráneos. *M.Sc. Dissertation*. Universidade Federal de Rio Grande do Sul. Instituto de Biociências. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, 75 p.
- Cardoso, G.M., A.A.P. Bueno y R.L. Ferreira.** 2011. A new troglobitic species of *Hyaella* (Crustacea, Amphipoda, Dogielinotidae) from Southern Brazil. *Nauplius*, 19: 17-26.
- Chumba-Segura, L.** 1983. Brotulidae: *Typhliasina pearsei*. Fauna de Los Cenotes de Yucatán no. 4. Departamento de Acuicultura y Biología Marina. Universidad de Yucatán/SEP, 11 p.
- Cole, L.J.** 1910. The Caverns and People of Northern Yucatan. *Bulletin of the American Geographical Society*, 42(5): 321-336.
- Cole, G.A.** 1963. The American Southwest and Middle America. *En: Frey, D.G. (Ed.) Limnology in North America*. University of Wisconsin Press, Madison, pp. 393-434.
- Cole, G.A.** 1975. *Textbook of limnology*. C.V. Mosby Co., St. Luis, 283 p.
- Cole, G.A.** 1984. Crustacea from the Bolson of Cuatro Ciénegas, Coahuila, Mexico. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 19: 3-12.

- 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(1): 71-81.
- Cole, G.A. y W.L. Minckley.** 1972. Stenasellid isopod crustaceans in the western hemisphere -a new genus and species from Mexico- with a review of other North American freshwater isopod genera. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 84: 313-326.
- Cole, G.A. y R.L. Watkins.** 1977. *Hyaella montezuma*, a new species (Crustacea: Amphipoda) from Montezuma Well. *Hydrobiologia*, 52(2-3): 175-184.
- Coleman, C.O. y E.R. González.** 2006. New hyalellids (Crustacea, Amphipoda, Hyalellidae) from Lake Titicaca. *Organisms Diversity & Evolution*, 6 (supl. 10): 1-28.
- Creaser, E.P.** 1936. Crustaceans from Yucatan. Chapter 11. *En: Pearce, A.S., E.P. Creaser y F.G. Hall (Eds.). The Cenotes of Yucatan: A Zoological and Hydrographic survey.* Carnegie Institution of Washington publ. 457, U.S.A., pp. 117-132.
- Culver, D.C. y W.B. White.** 2005. *Encyclopedia of caves.* Elsevier, U.S.A., 654 p.

## D

- Dana, J.** 1849. Synopsis of the Genera of Gammaracea. *American Journal of Science and Arts*, 8: 135-140.
- Doehring, D.O y J.H. Butler.** 1974. Hydrogeologic Constrains on Yucatan's development. *Science*, 186: 591-595.
- Dovgal, I.V. y R. Mayén-Estrada.** 2013. Comparative morphology of *Dendrocometes paradoxus* (Ciliophora, Suctorea) from two distant regions (Ukraine and Mexico) and different host species. *Vestnik zoologii*, 47(3): 47-53.
- Duan, Y., S.I. Guttman y J.T. Oris.** 1997. Genetic differentiation among laboratory populations of *Hyaella azteca*: implications for toxicology. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 16: 691-695.
- Duan, Y., S.I. Guttman, J.T. Oris y A.J. Bailer.** 2000. Genetic structure and relationships among populations of *Hyaella azteca* and *H. montezuma* (Crustacea: Amphipoda). *Journal of the North American Benthological Society*, 19(2): 308-320.
- Duclos, L.M., B.J. Danner y B.B. Nickol.** 2006. Virulence of *Corynosoma constrictum* (Acanthocephala: Polymorphidae) in *Hyaella azteca* (Amphipoda) throughout parasite ontogeny. *The Journal of Parasitology*, 92(4): 749-755.

## E

- Elliott, W.R. y J.R. Reddell.** 1973. A checklist of the cave fauna of Mexico. VI. Valle de los fantasmas region, San Luis Potosí. *Bulletin of the Association for Mexican Cave Studies*, 5: 191-201.
- Engel, A.S., L.A. Stern y P.C. Bennett.** 2004. Microbial contributions to cave formation: New insights into sulfuric acid speleogenesis. *Geology*, 32: 369-372.

## F

- Faxon, W.** 1876. Exploration of Lake Titicaca by Alexander Agassiz and S.W. Garman. IV. Crustacea. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard*, 3(16): 361-375.
- Fiers, F., J.W. Reid, T.M. Iliffe y E. Suárez-Morales.** 1996. New hypogean cyclopoid copepods (Crustacea) from the Yucatán Peninsula, Mexico. *Contributions to Zoology, Amsterdam*, 66: 65-102.
- Fišer, C., M. Zigmajster y R.L. Ferreira.** 2013. Two new Amphipod families recorded in South America shed light on an old biogeographical enigma. *Systematics and Biodiversity*, 11(2): 117-139.
- France, R.L.** 1992. Variation in size-specific fecundity of the amphipod *Hyaella azteca*. *Crustaceana*, 62(3): 240-248.

## G

- Gabriel, J.J., E.G. Reinhardt, M.C. Peros, D.E. Davidson, P.J. van Hengstum y P.A. Beddows.** 2009. Palaeoenvironmental evolution of Cenote Aktun Ha (Carwash) on the Yucatan Peninsula, Mexico and its response to Holocene sea-level rise. *Journal of Paleolimnology*. DOI 10.1007/s10933-008-9271-x.
- Gaona-Vizcayno, S., T. Gordillo-de Anda y M. Villasuso-Pino.** 1980. Cenotes, karst característico: Mecanismos de formación. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*, 4(1): 32-36.
- García-Varela, M., C.D. Pinacho-Pinacho, A.L. Sereno-Uribe y B. Mendoza-Garfias.** 2013. First record of the intermediate host of *Pseudocorynosoma constrictum* Van Cleave, 1918 (Acanthocephala. Polymorphidae) in central Mexico. *Comparative Parasitology*, 80: 171-178.
- García-Schoeder, D.L. y P.B. Araujo.** 2009. Post-marsupial development of *Hyaella pleoacuta* (Crustacea: Amphipoda): stages 1-4. *Zoologia*, 26: 391-406.
- Geisler, F.S.** 1944. Studies on the postembryonic development of *Hyaella azteca* (Saussure). *Biological Bulletin*, 86(1): 6-22.
- González, E.R.** 2003. The freshwater amphipods *Hyaella* Smith, 1874 in Chile (Crustacea: Amphipoda). *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 623-637.
- González, E.R. y C.O. Coleman.** 2002. *Hyaella armata* (Crustacea, Amphipoda, Hyaellidae) and the description of a related new species from Lake Titicaca. *Organisms Diversity & Evolution*, 2 (supl. 6): 1-19.
- González, E.R. y L. Watling.** 2001. Three new species of *Hyaella* from Chile (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae). *Hydrobiologia*, 464: 175-199.
- Gonzalez, E.R. y L. Watling.** 2002a. Redescription of *Hyaella azteca* from its type locality, Vera-Cruz, Mexico (Amphipoda: Hyaellidae). *Journal of Crustacean Biology*, 22(1): 173-183.
- González, E. y L. Watling.** 2002b. A new species of *Hyaella* from the Andes in Perú (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae). *Revista de Biología Tropical*, 50(2): 649-658.

- González, E. y L. Watling.** 2002c. Redescription of the freshwater amphipod *Hyaella faxoni* from Costa Rica (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae). *Revista de Biología Tropical*, 50(2): 659-667.
- González, E. y L. Watling.** 2003a. A new species of *Hyaella* from the Patagonia, Chile, with redescription of *H. simplex* Schellenberg, 1943 (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Natural History*, 37(17): 2077-2094.
- González, E. y L. Watling.** 2003b. A new species of *Hyaella* from Colombia, and the redescription of *H. meinerti* Stebbing, 1899 from Venezuela (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Natural History*, 37(17): 2095-2111.
- González, E. y L. Watling.** 2003c. A new species of *Hyaella* from Brazil (Crustacea: Amphipoda: Hyaellidae), with redescriptions of three other species in the genus. *Journal of Natural History*, 37(17): 2045-2076.
- González, E. y L. Watling.** 2003d. Two new species of *Hyaella* from Lake Titicaca, and redescriptions of four others in the genus (Crustacea: Amphipoda). *Hydrobiologia*, 497: 181-204.
- González, E.R., G. Bond-Buckup y P.B. Araujo.** 2006. Two new species of *Hyaella* from Southern Brazil (Amphipoda: Hyaellidae) with a taxonomic key. *Journal of Crustacean Biology*, 26(3): 355-365.
- Graening, G.O., D. C. Rogers, J.R. Holsinger, C. Barr y R. Bottorff.** 2012. Checklist of Inland Aquatic Amphipoda (Crustacea: Malacostraca) of California. *Zootaxa*, 3544: 1-27.

## H

- Harford, W.G.W.** 1876-1877. Description of a new genus and new species of sessile eyed Crustacea. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 7: 53-55.
- Hendrycks, E.A. y E.L. Bousfield.** 2001. The amphipod genus *Allorchestes* in the North Pacific Region: Systematics and Distributional Ecology. *Amphipacifica*, 3(2): 3-38.
- Hernández, M. del C., E. Escobar y J. Alcocer.** 2010. Ensamble de crustáceos bentónicos en un lago salino tropical. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: S133-S140.
- Herrera-Sansores J.C. y J.D. Heredia-Escobedo.** 2011. Hidrología. En: Pozo, C., N. Armijo Canto y S. Calmé (Eds.). *Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación*. Tomo I. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (PPD). México., pp. 42-49.
- Hogg, I.D., C. Larose, Y. de Lafontaine y K.G. Doe.** 1998. Genetic evidence for a *Hyaella* species complex within the Great Lakes –St. Lawrence River drainage basin: implications for ecotoxicology and conservation biology. *Canadian Journal of Zoology*, 76(6): 1134-1152.
- Holsinger, J.R.** 1977. A new genus and two new species of subterranean amphipod crustaceans (Gammaridae s. lat.) from the Yucatan Peninsula in Mexico. *Bulletin of the Association for Mexican Cave Studies*, 6: 15-26.

- Holsinger, J.R.** 1990. *Tuluweckelia cernua*, a new genus and species of stygobiont amphipod crustacean (Hadziidae) from anchialine caves on the Yucatan Peninsula in Mexico. *Beaufortia*, 41(14): 97-107.
- Holsinger, J.R.** 1992. Two new species of the subterranean Amphipod genus *Bahadzia* (Hadziidae) from the Yucatan Peninsula region of southern Mexico, with an analysis of phylogeny and biogeography of the genus. *Stygologia*, 7(2): 85-105.
- Holsinger, J.R. y W.L. Minckley.** 1971. A new genus and two new species of subterranean amphipod crustaceans (Gammaridae) from northern Mexico. *Proceedings of Biological Society of Washington*, 83: 425-444.
- Holthuis, L.B.** 1973. Caridean shrimps found in land-locked saltwater pools at four indo-west Pacific localities (Sinai Peninsula, Funafuti Atoll, Maui and Hawaii Islands) with the description of one new genus and four new species. *Zoologische Verhandelingen*, 128: 3-48.
- Horton, T, J. Lowry y C. De Broyer.** 2013. *World Amphipoda database*. Consultado el día 25 de noviembre de 2013 en: <http://www.marinespecies.org/amphipoda>.
- Huntsman, A.G.** 1915. The fresh-water malacostraca of Ontario. *Contributions to Canadian Biology and Fisheries* 1911-1914, c(2): 145-163. Doi: 10.1139/fl1-015.

## I

- Iiffe, T.M.** 1991. Anchialine fauna of the Galápagos Islands. Chapter 10. *En: James, M. J. (Ed.). Galapagos Marine Invertebrates*. New York, Plenum Press, U.S.A., pp. 209-231.
- Iiffe, T.M.** 1992. An annotated list of the troglobitic anchialine and freshwater fauna of Quintana Roo. *En: Navarro, D. y E. Suárez-Morales (Eds.). Diversidad Biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México. Vol. II. CIQRO/SEDESOL, México, pp. 197-215.*
- Iiffe, T.M.** 1993. Fauna Troglobia Acuática de la Península de Yucatán. *En: Salazar-Vallejo, S.I. y N.E. González (Eds.). Biodiversidad Marina y Costera de México. CONABIO/CIQRO, México, pp. 673-686.*
- Iiffe, T.M.** 2000. Anchialine cave ecology. *En: Wilkens, H., D.C. Culver y W. F. Humplhreys (Eds.). Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems. Elsevier, Amsterdam, pp. 59-76.*
- Iiffe, T.M. y R.E. Bishop.** 2007. Adaptations to life in marine caves. *En: Safran, P. (Ed.). Fisheries and Aquaculture. Encyclopedia of life Support Systems (EOLSS). UNESCO. EOLSS Publishers. Oxford, UK, disponible en línea en: <http://www.tamug.edu/cavebiology/reprints/reprint-176.pdf>.*
- Iiffe, T.M. y L.S. Kornicker.** 2009. Worldwide diving discoveries of living fossil animals from the depths of anchialine and marine caves. *Smithsonian Contributions to Marine Sciences*, 38: 269-280.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI).** 2005. Mexico en cifras. Información nacional por entidad federative y municipios. Consultado el día 25 de enero del 2014 en: <http://www3.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/>

## J

- Jackson, H.H.T.** 1912. A Contribution to the Natural History of the Amphipod *Hyaella knickerbockeri* (Bate). *Bulletin of the Wisconsin Natural History Society*, 10: 49-60.
- Johansen, F.** 1925. Further notes on canadian freshwater isopods and amphipods. *Canadian Field Naturalist*, 39(6): 138-139.
- Johansen, F.** 1926. Observations of canadian freshwater Crustacea made in 1925. *Canadian Field Naturalist*, 40(5): 92-95.

## K

- Kallmeyer, D.E. y J.H. Carpenter.** 1996. *Stygiomysis cokei*, new species, a troglobitic mysid from Quintana Roo, Mexico (Mysidacea: Stygiomysidae). *Journal of Crustacean Biology*, 16(2): 418-427.
- Kunkel, B.W.** 1918. The Arthrostraca of Connecticut. *Bulletin of State of Connecticut, State Geological and Natural History Survey*, 26: 1-268.

## L

- Laberge, R.J.A. y D. McLaughlin.** 1989. *Hyaella azteca* (Amphipoda) as an intermediate host of the nematode *Streptocara crassicauda*. *Canadian Journal of Zoology*, 67(9): 2335-2340.
- Latreille, P.A.** 1817. Crustacés. En: *Nouveau Dictionnaire d'histoire naturelle, appliquée aux arts, à l'agriculture, à l'Économie rurale et domestique, à la Médecine, etc. Par une société de naturalistes et d'agriculteurs*. Nouvelle Édition. A Paris. MDCCCXVI (vol. 36) Tomo 3, 487-494 p.
- Lazo-Wasem, E.A. y M.E. Gable.** 1989. First report of a freshwater amphipod (Gammaridea: Hyaellidae), *Hyaella azteca* (Saussure), from nonanchialine waters of Bermuda. *Postilla*, Peabody Museum Yale University, 204: 1-4.
- LeCroy, S.E.** 2000. *An Illustrated Identification Guide to the Nearshore Marine and Estuarine Amphipoda of Florida*. Vol 1. Florida Department of Environment Protection, Bureau of Laboratories, Tallahassee. Disponible en: [www.dep.state.fl.us/labs/cgi-bin/sbio/keys.asp](http://www.dep.state.fl.us/labs/cgi-bin/sbio/keys.asp).
- LeCroy, S.E.** 2007. *An Illustrated Identification Guide to the Nearshore Marine and Estuarine Amphipoda of Florida*. Vol 4. Florida Department of Environment Protection, Bureau of Laboratories, Tallahassee. Disponible en: [www.dep.state.fl.us/labs/cgi-bin/sbio/keys.asp](http://www.dep.state.fl.us/labs/cgi-bin/sbio/keys.asp).
- Lee, N.M., D.B. Meisinger, R. Aubrecht, L Kovacic, C. Saiz-Jimenez y S. Baskar.** 2012. Cave and karst environments. En: Bell, E. M. (Ed.). *Life at extremes: Environments organisms and strategies for survival*. CABI: Sterling V.A., Australia, pp. 320-344.
- Llopis, N.** 1970. *Fundamentos de la hidrogeología cárstica*. Bluma, Madrid, 269 p.

- Lopez-Ramos, E.** 1973. Estudio geológico de la Península de Yucatán. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros*, 25: 23-76.
- Lowry, J.K. y A.A. Myers.** 2013. A phylogeny and classification of the Senticaudata subord. nov. (Crustacea: Amphipoda). *Zootaxa*, 3610(1): 001-080.
- Lugo-Hubp, J., J.F. Aceves-Quesada y R. Espinasa-Pereña.** 1992. Rasgos geomorfológicos mayores de la Península de Yucatán. *Revista del Instituto de Geología, UNAM*, 10(2): 143-150.

## M

- Marrón-Becerra A., M. Hermoso-Salazar y V. Solís-Weiss.** 2014. *Hyaella cenotensis*, a new species of Hyalellidae (Crustacea: Amphipoda) from the Yucatán Peninsula, Mexico. *Zootaxa*, 3811(2): 262-270.
- Martin, J.W. y G.E. Davis.** 2001. An updated classification of the recent Crustacea. *Science Series Natural History Museum of Los Angeles County*, 39: 1-124.
- Mateus, A. y E. Mateus.** 1990. Etude d'une collection d'amphipodes spécialement du sud-ouest asiatique – du Muséum d'Histoire Naturelle de Vienne (Autriche). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B Botanik und Zoologie*, 91: 273-331.
- Mayén-Estrada, R. y M.A. Aladro-Lubel.** 2004. First record of *Conidophrys pilisuctor* (Cicliophora: Pilisuctorida) as ecosymbiont of *Hyaella azteca* from Mexico. *Hydrobiología*, 529: 19-26.
- Mayén-Estrada, R. y M.A. Aladro-Lubel.** 2006. *Lagenophrys lenticula* and *L. patina* (Peritricha), epibionts of *Hyaella azteca* (Amphipoda). A study using scanning electron microscopy to reveal details of the lorica aperture. *Protistology*, 4(4): 339-345.
- McLaughlin, P.A.** 1980. Amphipoda. *En: Comparative morphology of recent Crustacea*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, U.S.A., pp. 109-116.
- McPeck, M.A. y G.A. Wellborn.** 1998. Genetic variation and reproductive isolation among phenotypically divergent amphipod populations. *Limnology & Oceanography*, 43(6): 1162-1169.
- Medina-González, R., G. Proudlove, L. Chumba-Segura y T. Iliffe.** 2001. Threatened fishes of the world: *Ophisternon infernale* (Hubbs, 1938) (Synbranchidae). *Environmental Biology of Fishes*, 62: 170.
- Medina-Sánchez, A.N.** 2012. Estructura comunitaria bentónica en dos sistemas anquihalinos localizados en el estado de Quintana Roo, México. *Tesis de Maestría*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. 113 p.
- Mercado-Salas, N.F., B. Morales-Vela, E. Suárez-Morales y T.M. Iliffe.** 2013. Conservation status of the inland aquatic crustaceans in the Yucatan Peninsula, Mexico: shortcomings of a protection strategy. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 23(6): 939-951.
- Minckley, W.L.** 1969. Environments of the bolsón of Cuatro Ciénegas, Coahuila, México with special reference to que aquatic biota. *Texas Western Press, University of Texas El Paso, Science Series*, 2: 1-65.

**Montalvo-Urgel, H., A.J. Sánchez, R. Florido y A. A. Macossay-Cortez.** 2010. Lista de crustáceos distribuidos en troncos hundidos en el humedal tropical Pantanos de Centla, al sur del Golfo de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: S121-S131.

## N

**Negrea, S. y V. Boitan.** 2001. An ecological and biogeographical overview of the terrestrial and aquatic subterranean environments from Romania. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle, Grigore Antipa*, 43: 367-424.

## P

**Paulmier, F.C.** 1905. Higher Crustacea of New York City. *Bulletin of the New York State Museum. Serie Zoology*, 12: 117-189.

**Pearse, A.S.** 1911. Report on the Crustacea collected by the University of Michigan-Walker expedition in the state of Vera-Cruz, Mexico. *Michigan Academy of Science*, 13: 108-114.

**Pearse, A.S.** 1913. Notes on Crustacea acquired by the Museum. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 1: 1-4.

**Pearse, A.S.** 1921. Crustacea from Lake Valencia, Venezuela. *Proceedings of United States National Museum*, 59(2381): 459-462.

**Peck, S.B.** 1975. Amphipod dispersal in the fur of aquatic mammals. *Canadian Field Naturalist*, 89: 181-182.

**Pennak, R.W. y W.N. Rosine.** 1976. Distribution and Ecology of Amphipoda (Crustacea) in Colorado. *American Midland Naturalist*, 96(2): 324-331.

**Pereira, V.F.G.C.** 1989. Uma nova espécie de anfípode cavernícola do Brasil *Hyaella caeca* sp.n. (Amphipoda, Hyalellidae). *Revista brasileira de zoologia*, 6(1): 49-55.

**Podesta, R.B. y J.C. Holmes.** 1970. Hymenolepidid cysticeroids in *Hyaella azteca* of Cooking Lake, Alberta: Life cycles and descriptions of four new species. *The Journal of Parasitology*, 56(6): 1124-1134.

**Pohlman, J.W., T.M. Iliffe y L.A. Cifuentes.** 1997. A stable isotope study of organic cycling and the ecology of an anchialine cave ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 155: 17-27.

**Pohlman, J.W., L.A. Cifuentes y T.M. Iliffe.** 2000. Food web dynamics and biogeochemistry of anchialine caves: A stable isotope approach. Chapter 18. *En: Wilkens, H, D. C. Culver y W. F. Humphreys (Eds.). Ecosystems of the World 30. Subterranean Ecosystems.* Elsevier Science, Amsterdam, pp. 345-357.

**Poulson, T.L. y W. White.** 1969. The cave environment. *Science*, 165: 971-981.

## R

- Rafinesque, C.S.** 1815. *Analyse de la nature ou tableau de l'univers et des corps organisés*, 1-224.
- Rathbun, M.J.** 1905. Fauna of New England 5. Crustacea. *Occasional papers of the Boston Society of Natural History*, 7: 1-117.
- Reddell, J.R.** 1977. A preliminary survey of the caves of the Yucatan Peninsula. *Bulletin of the Association for Mexican Cave Studies*, 6: 215-296.
- Reddell, J.R.** 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala and Belize. *Bulletin of the Texas Memorial Museum of The University of Texas at Austin*, 27: 1-327.
- Reddell, J.R.** 1982. A checklist of the cave fauna of México. VII. Northern México. *Association for Mexican Cave Studies Bulletin 8 and Texas Memorial Museum Bulletin*, 28: 249-283.
- Reddell, J.R. y W.R. Elliott.** 1973a. A checklist of the cave fauna of Mexico. IV. Additional records from the Sierra de El Abra, Tamaulipas and San Luis Potosi. *Bulletin of the Association for Mexican Cave Studies*, 5: 171-180.
- Reddell, J.R. y W.R. Elliott.** 1973b. A Checklist of the cave fauna of Mexico. V. Additional records from the Sierra de Guatemala, Tamaulipas. *Bulletin of the Association for Mexican Cave Studies*, 5: 181-190.
- Reddell, J.R. y R.W. Mitchell.** 1971. A checklist of the cave fauna of Mexico. I. Sierra de El Abra, Tamaulipas and San Luis Potosi. *Bulletin of the Association for Mexican Cave Studies*, 4: 137-180.
- Rocha, C.E.F., T.M. Iliffe, J.W. Reid y E. Suárez-Morales.** 1998. A new species of *Halicyclops* (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico, with an identification key for the species of the genus from the Caribbean region and adjacent areas. *Sarsia*, 83: 387-399.
- Rocha, A., L. Peralta y J. Alcocer.** 2008. Anfipodos e isópodos de aguas epicontinentales de México. Cap.4. *En: Álvarez, F. & G. Rodríguez-Almaraz (Eds). Crustáceos de México: estado actual de su conocimiento.* Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, pp. 53-79.
- Rocha-Ramírez, A., A. Ramírez-Rojas, R. Chávez-López y J. Alcocer.** 2007. Invertebrate assemblages associated with root masses of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms-Laubach 1883 in the Alvarado Lagoonal System, Veracruz, Mexico. *Aquatic Ecology*, 41: 319-333.
- Rodríguez-Almaraz, G., V. Ortega-Vidales y J.A. Treviño-Flores.** 2014. Macrocrustáceos del Parque Nacional Cumbres de Monterrey, México: distribución y estado de conservación. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 276-293.
- Rogers, D.C., A.P. Covich y J.H. Thorp.** 2010. Introduction to the subphylum Crustacea. Capítulo 18. *En: Thorp, J. H. y A. P. Covich (Eds.), Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*, 3 ed. Academic Press (Elsevier), San Diego, California, U.S.A., pp. 695-724.
- Rosenberg, S.** 2004. *Diving Cozumel*. Aqua Quest Publications, New York, U. S. A., 120 p.

**Rosine, W.N.** 1955. The distribution of invertebrates on submerged aquatic plant surfaces in Muskee Lake, Colorado. *Ecology*, 36: 308-314.

## S

**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.

**Saunders, L.G.** 1933. Fresh-water amphipods of Vancouver Island. *Contributions to Canadian Biology*, 8: 243-249.

**Saussure, H.** 1858. Mémoire sur divers crustées nouveaux des Antilles et du Mexique. *Mémoires de La Société de Physique et D'Histoire Naturelle de Genève*, 14(2): 417-496.

**Say, T.** 1818. An account of the Crustacea of United States Part II. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1(2): 374-401.

**Schellenberg, A.** 1935. Fauna Chilensis. Amphipoden von Chile und Juan Fernandez. *Zoologische Jarbbucher Abteilung fur Systematik*, 67: 225-234.

**Serejo, C.S.** 2004. Cladistic revision of talitroidean amphipods (Crustacea, Gammaridea) with a proposal of a new classification. *Zoologica Scripta*, 33: 551-586.

**Shoemaker, C.R.** 1933. Amphipoda from Florida and the West Indies. *American Museum Novitates*, 598: 1-24.

**Shoemaker, C.R.** 1942. A new species of amphipoda from Uruguay and Brazil. *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 32(3): 80-82.

**Smith, D.G.** 2001. Amphipoda. *En: Pennak's freshwater invertebrates of the United States: Porifera to Crustacea*. 4th ed. John Wiley & Sons, U.S.A., pp. 569-584.

**Smith, S.I.** 1873-1874. The Crustacea of the fresh waters of the United States. A synopsis of the higher fresh-water Crustacea of the Northern United States. Appendix F. Natural History. Report of the commissioner for 1872 and 1873. *United States Commission of Fish and Fisheries*, 2: 637-665.

**Smith, S.I.** 1874-1875. Report on the Amphipod Crustaceans. *Annual report of the United States geological and geographical survey of the territories, Embracing Colorado. Being a report of progress of the exploration for the year 1873, by F.V. Hayden*, 2: 608-612.

**Stebbing T.R.R.** 1888. Report on the Amphipoda collected by H.M.S. Challenger during the Years 1873-76. *Report of the Scientific Results of the Voyage of H.M.S Challenger during the years 1873-76, Zoology*, 29 (1): 1-872.

**Stebbing, T.R.R.** 1903. Amphipoda from Costa Rica. *Proceedings of the United States National Museum*, 26: 925-931.

**Stebbing, T.R.R.** 1906. Amphipoda: I. Gammaridea. *Das Tierreich Eine Zusammenstellung Und Kennzeichnung Der Rezenten Tierformen*, 21: 1- 806.

- Stevenson, M.M. y A.E. Peden.** 1973. Description and ecology of *Hyaella texana* n.sp. (Crustacea: Amphipoda) from the Edwards Plateau of Texas. *American Midland Naturalist*, 89(2): 426-436.
- Stock, J.H. y D. Platvoet.** 1991. The freshwater Amphipoda of the Falkland Islands. *Journal of Natural History*, 25: 1469-1491.
- Stock, J. H., T.M. Iliffe y D. Williams.** 1986. The concept "Anchialine" reconsidered. *Stygologia*, 2(1/2): 90-92.
- Stout, V. R.** 1912. Studies in Laguna Amphipoda. *Annual Report of the Laguna Marine Laboratory*, 1: 134-149.
- Stout, V.R.** 1913. Studies in Laguna Amphipoda II. *Zoologische Jahrbücher*, 34: 633-659.
- Strecker, U.** 2006. The impact of invasive fish on an endemic *Cyprinodon* species flock (Teleostei) from Laguna Chichancanab, Yucatan, Mexico. *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 408-418.
- Strong, D.R.** 1972. Life history variation among populations of an amphipod (*Hyaella azteca*). *Ecology*, 53(6): 1103-1111.
- Swanson, G.A.** 1984. Dissemination of amphipods by waterfowl. *The Journal of Wildlife Management*, 48(3): 988-991.

## T

- Thiel, M. e I.A. Hinojosa.** 2009. Peracarida-Anfípodos, Isópodos, Tanaidáceos y Cumáceos. *En: Häussermann, V. y G. Förstera (Eds.). Fauna Marina Bentónica de la Patagonia Chilena.* Nature in Focus, Santiago de Chile, pp. 671-738.
- Thomas, E.P., D.W. Blinn y P. Keim.** 1994. A test of an allopatric speciation model for congeneric amphipods in an isolated aquatic ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society*, 13(1): 100-109.
- Thomas, P.E., D.W. Blinn y P. Keim.** 1997. Genetic and behavioural divergence among desert spring amphipod populations. *Freshwater Biology*, 38: 137-143.
- Thomas, E.P., D.W. Blinn y P. Keim.** 1998. Do xeric land-scapes increase genetic divergence in aquatic ecosystems? *Freshwater Biology*, 40: 587-593.
- Toft, J.D., J.R. Cordell y W.C. Fields.** 2002. New records of Crustaceans (Amphipoda, Isopoda) in the Sacramento/San Joaquin Delta, California, and application of criteria for introduced species. *Journal of Crustacean Biology*, 22(1): 190-200.
- Trujillo-Pisanty, D., E.M. Chavez-Solís, V. Solís-Weiss y M. Hermoso-Salazar.** 2010. Peracarids (Crustacea: Malacostraca) from cenote Aerolito Cozumel, Mexican Caribbean. *Cahiers de Biologie Marine*, 51: 177-180.

## U

- Uznanski, R.L. y B.B. Nickol.** 1980. Parasite population regulation: lethal and sublethal effects of *Leptorhynchoides thecatus* (Acanthocephala: Rhadinothynchidae) on *Hyaella azteca* (Amphipoda). *Journal of Parasitology*, 66(1): 121-126.

## V

- Väinölä, R., J.D.S. Witt, M. Grabowski, J.H. Bradbury, K. Jazdzewski y B. Sket.** 2008. Global diversity of amphipods (Amphipoda; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595: 241-255.
- van Hengstum, P.J.** 2008. Paleoenvironmental analysis using thecamoebians and foraminifera in Mexican anchialine caves: A focus on Aktun Ha (Carwash) Mexico. *M.Sc. Dissertation*. McMaster Univ. Ontario, Canada, 122 p.
- van Hengstum, P.J., E.G. Reinhardt, P.A. Beddows, R.J. Huang y J.J. Gabriel.** 2008. Thecamoebians (testae amoebae) and foraminifera from three anchialine cenotes in Mexico: low salinity (1.5-4.5 psu) faunal transitions. *Journal of Foraminifera Research*, 38(4): 305-317.
- van Hengstum, P.J., E.G. Reinhardt, P.A. Beddows, H.P. Schwarcz y J.J. Gabriel.** 2009. Foraminifera and testae amoeba (thecamoebians) in an anchialine cave: Surface distributions from Aktun Ha (Carwash) cave system, México. *Limnology and Oceanography*, 54(1): 391-396.
- van Hengstum, P.J., E.G. Reinhardt, P.A. Beddows y J.J. Gabriel.** 2010. Linkages between Holocene paleoclimate and paleohydrogeology preserved in a Yucatan underwater cave. *Quaternary Science Reviews*, 29: 2788-2798.
- van Hengstum, P.J. y D.B. Scott.** 2011. Ecology of foraminifera and habitat variability in an underwater cave: Distinguishing anchialine versus submarine cave environments. *Journal of Foraminifera Research*, 41(3): 201-229.
- Vega, M., P. De los Ríos y A. Mansilla.** 2010. Distribución del género *Hyaella* Smith, 1874 (Crustacea: Amphipoda) en el sur de la Patagonia. *Anales Instituto Patagonia*, 38(1): 141-143.
- Vergilino, R., K. Dionne, C. Nozais, F. Dufresne y C. Belzile.** 2012. Genome size differences in *Hyaella* cryptic species. *Genome*, 55(2): 134-139.
- Villalobos-Hiriart, J.L., A.C. Díaz-Barriga y E. Lira-Fernández.** 1993. Los crustáceos de agua dulce de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, Especial 44: 267-290.
- Villarroel, E.J. y C.A. Graziani.** 1995. Dispersión de *Hyaella azteca* (Amphipoda: Hyaellidae) hacia Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 43: 32.

## W

- Weckel, A.L.** 1907. The fresh-water amphipoda of North America. *Proceedings of the National Museum*, 32: 25-58.
- Wellborn, G.A.** 1994. The mechanistic basis of body size differences between two *Hyaella* (Amphipoda) species. *Journal of Freshwater Ecology*, 19(2): 159-168.
- Wellborn, G.A.** 1995. Predator community composition and patterns of variation in life history and morphology among *Hyaella* (Amphipoda) populations in Southeast Michigan. *American Midland Naturalist*, 133(2): 322-332.
- Wellborn, G.A.** 2000. Selection on a sexual dimorphic trait in ecotypes within the *Hyaella azteca* species complex (Amphipoda: Hyalellidae). *The American Midland Naturalist*, 143(1): 212-225.
- Wellborn, G.A. y R.E. Broughton.** 2008. Diversification on an ecologically constrained adaptive landscape. *Molecular Ecology*, 17: 2927-2936.
- Wellborn, G.A. y E. Crapps.** 2013. Establishment of a new population by a single gravid female: implications for *Hyaella* biogeography and speciation. *Evolutionary Ecology*, 27: 101-115.
- Wellborn, G.A. y R.D. Cothran.** 2004. Phenotypic similarity and differentiation among sympatric cryptic species in a freshwater amphipod species complex. *Freshwater Biology*, 49: 1-13.
- Wellborn, G.A., R.D. Cothran y S. Bartholf.** 2005. Life history and allozyme diversification in regional ecomorphs of the *Hyaella azteca* (Crustacea: Amphipoda) species complex. *Biological Journal of the Linnean Society*, 84: 161-175.
- Wilson, E. M.** 1980. Physical geography of the Yucatán Peninsula. Chapter 1. En: Moseley, E.H. y E.D. Terry (Eds.). *Yucatán: a world apart*. University of Alabama Press, Alabama, U.S.A., pp. 1-40.
- Winfield, I. y M. Ortiz.** 2003. *Anfipodos: un enfoque biológico*. FES-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 66 p.
- Winfield, I. y M. Ortiz.** 2011. Crustáceos con bolsa incubadora (Crustacea, Malacostraca, Peracarida). En: Lorea-Hernández, F. G., V. Hernández-Ortiz y J. M. Morales-Mavil (Eds.). *La biodiversidad de Veracruz estudio de estado*. vol II. CONABIO/Gobierno del estado de Veracruz, México, pp. 277-287.
- Witt, J.D.S. y P.N.D. Hebert.** 2000. Cryptic species diversity and evolution in the amphipod genus *Hyaella* within central glaciated North America: a molecular phylogenetic approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57: 687-698.
- Witt, J.D.S., D.W. Blinn y P.D.N. Hebert.** 2003. The recent evolutionary origin of the phenotypically novel amphipod *Hyaella montezuma* offers an ecological explanation for morphological stasis in a closely allied species complex. *Molecular Ecology*, 12: 405-413.
- Witt, J.D.S., D.L. Threlloff y P.D.N. Hebert.** 2006. DNA barcoding reveals extraordinary cryptic diversity in an amphipod genus: implications for desert spring conservation. *Molecular Ecology*, 15: 3073-3082.

**Witt, J.D.S., D.L. Threlloff y P.N.D. Hebert.** 2008. Genetic zoogeography of the *Hyalella azteca* species complex in the Great Basin: Rapid rates of molecular diversification in desert springs. *Geological Society of America Special Papers*, 439: 103-114.

## Y

**Yager, J.** 1987. *Speleonectes tulumensis* n. sp. (Crustacea: Remipedia) from two anchialine cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Stygologia*, 3(2): 160-166.

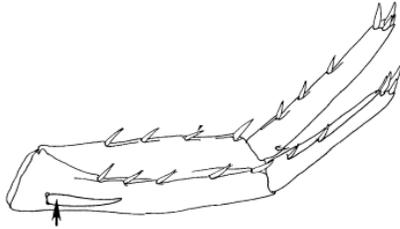
## Z

**Zimmer, A., P.B Araujo y G. Bond-Buckup.** 2009. Diversity and arrangement of the cuticular structures of *Hyalella* (Crustacea: Amphipoda: Dogielinotidae) and their use in taxonomy. *Zoologia*, 26(1): 127-142.

# Glosario

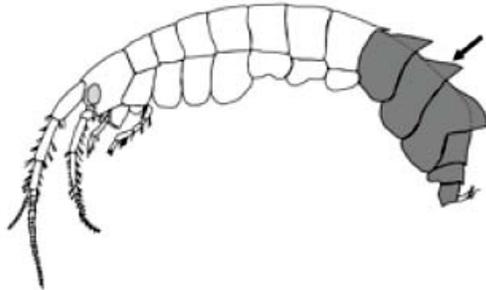
---

**Basofacial.**- En la base de la cara interna o externa. (e.g. Seta basofacial)



**Calceoli.**- Organos sensoriales globulares usualmente en la antena 2 del macho, posiblemente setas sensoriales (aestetascos) modificados.

**Carina.**-Cresta que se encuentra comúnmente sobre los pleonitos o urosomitos.



**Geniculado.**-en forma de codo, doblado permanentemente, en referencia a la antena flexionada.



**Ecofenotipo.**- Fenotipo que corresponde a la adaptación de ciertas características del medio, y no a una condición genética heredable.

**Epicontinental.**- relativo a cuerpos de agua en el interior de los continentes.

**Epigeo.**- Relativo a terrestre, de la superficie.

**Especie críptica.**- dos o más especies distintas que han sido clasificadas erróneamente (escondidas) bajo el mismo nombre de una sola especie.

**Estigobio.**- fauna que habita ríos subterráneos.

**Hipogeo.-** que habita en cuevas, relativo a subterráneo.

**Macrofauna.-**animales retenidos en un tamiz de 0.5 mm de apertura de malla.

**Morfo.-** Variedad, conjunto de individuos de una especie que poseen un carácter morfológico común y preciso, determinado genéticamente, de esta forma se dice que las poblaciones que presentan varios morfos son especies polimórficas.

**Raza geográfica.-** o subespecie, conjunto de poblaciones que ocupan un área geográfica definida y representan un mismo carácter o igual conjunto de caracteres.

**Subespecie.-** ver raza geográfica.

**Política.-** especie con varias razas geográficas.

**Ojiva.-** figura formada por dos arcos de círculos iguales, que se cortan en un extremo, cuyo corte longitudinal tiene la forma correspondiente.