



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Biología Marina

“Variación en la estructura y composición de la fauna anquihalina del sistema Ox Bel Ha (península de Yucatán) a través de un gradiente de distancia desde la zona litoral”

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

Maestro en Ciencias

PRESENTA:

Sergio Abdiel Benítez León

TUTOR PRINCIPAL

Dr. Fernando Álvarez Noguera

Instituto de Biología

MIEMBROS DEL COMITÉ TUTOR

Dr. Javier Alcocer Durand

Dr. Xavier Chiappa Carrara

Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldía

Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte

FES Iztacala

SISAL

Facultad de Ciencias

Fes Zaragoza

MÉXICO, D. F. OCTUBRE 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

“Basta un poco de espíritu aventurero para estar siempre satisfecho, pues en esta vida, gracias a Dios, nada sucede como deseábamos, como suponíamos, ni como teníamos previsto”.

A mi padre, pilar fundamental de nuestra familia, por haberme educado así. Estoy orgulloso de ser como soy y eso te lo debo a ti.

A mi madre por darme la vida, educarme con valores para crecer como persona, por su amor y comprensión.

A los seres que llenan y llenaron en algún momento mi vida de ternura, amor y comprensión, y que me impulsan a seguir adelante y ser mejor cada día: Abue Emmy de Anda, Abue Petra Benítez †, mi hermana Yelitza, amigos y compañeros que siempre han estado ahí para apoyarme. Por sus enojos y risas que nos motivan a continuar luchando cada día por mejorar la ciencia de este país.

AGRADECIMIENTOS

Debido a que esta tesis no hubiera sido posible solo con mi trabajo y buenos deseos, ya que detrás de ella hay mucho más de lo que puede verse a simple vista, quiero agradecer a aquellas personas que de una u otra manera contribuyeron en ella. Gracias entonces:

Al Dr. Fernando Álvarez Noguera, por dirigir esta tesis y apoyarme en todo momento durante la realización de esta investigación y aceptarme como estudiante, por sus consejos, por ser mi amigo más que jefe y por todas sus enseñanzas y, sobretodo, por sus palabras positivas en tiempos de crítica.

A mi familia, que sin importar el tiempo y la distancia me brindaron su amor y apoyo. En especial a mi padre Sergio Benítez y mi madre Elizabeth León por su interés a este trabajo y a la realización de una más de mis metas.

A Pamela Villaseñor, por el apoyo incondicional en mi interés por ingresar a este posgrado y poder concluir esta etapa en mi vida.

A todas las personas que colaboraron en la toma de los datos, Dr. Fernando Álvarez, Dr. José Luis Villalobos, Dr. Tom Iliffe, Dr. Patricia Beddows, Olinka Cortes, a los buzos David Brankovitz, Bil Phillips, Tyler Winkler, Brett Gonzalez, por su apoyo invaluable en campo y por compartir de cerca esta gran aventura en las capturas de crustáceos. Al equipo de FES IZTACALA (PILT), Luis Oseguera, Vania Pérez, Circe González y Joaquín Martínez.

A mis instructores de buceo, Bruno Espinosa y Arturo Mora, por su tiempo y paciencia para que pudiera concluir satisfactoriamente mis cursos de buceo técnico en cuevas.

A mis compañeros e integrantes de la Colección Nacional de Crustáceos, Olinka, Blanca, Gemma, Manuel, Adonis, Raquel, Gustavo, Monserrat, Leonardo, Sharif, Viridiana, Janet y Atzimba, por sus comentarios, sugerencias y ánimos en todo momento.

Al comité revisor, Dr. Fernando Álvarez, Dr. Javier Alcocer, Dr. Xavier Chiappa, Dr. Guillermina Alcaraz y Dr. Isaías Salgado, por las críticas, correcciones, tiempo y trabajo inmerso a todas las observaciones de este trabajo.

Al Dr. José Luis Villalobos y Benjamín Quiroz por su incondicional interés a resolver mis dudas en este trabajo.

A Francisco por ayudarnos a cargar con todas las cosas de la investigación (Equipo científico y equipo de buceo) a los puntos de muestreo.

A todas aquellas instituciones (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología e Instituto de Biología) en especial a CONACYT (155644) que gracias al proyecto: Procesos que generan y mantienen la biodiversidad de un ambiente extremo: los sistemas anquihalinos de Yucatán, no hubiese sido posible la realización de este trabajo, y a las personas que de alguna manera han formado parte importante en mi vida.

ÍNDICE

Agradecimientos	ii
Resumen	vi
Introducción	
Origen de los sistemas anquihalinos	1
Diversidad biológica de los sistemas anquihalinos	5
Preguntas de la investigación	6
Antecedentes	
Estudios taxonómicos de la fauna anquihalina	7
Estudios ecológicos de la fauna anquihalina	10
Hipótesis	11
Objetivos	
Objetivo general	12
Objetivos específicos	12
Material y métodos	
Área de estudio	13
Trabajo de campo	15
Trabajo de laboratorio	17
Análisis estadísticos	18
Resultados	
Características físico-químicas de la columna de agua	20
Listado de especies	24
Patrón de distribución de la fauna anquihalina	35
Similitud en el sistema	47
Discusión	
Consideraciones hidrológicas.....	52
Patrones de distribución.....	53
Escala de variación.....	54

Conclusiones	59
Literatura citada	60

RESUMEN

Existen vastas redes de sistemas de cavernas en buena parte de la península de Yucatán. Estas cuevas se encuentran inundadas y cerca de la costa, los cenotes, que son las entradas a las cuevas contienen típicamente agua dulce cerca de la superficie; sin embargo, algunos sistemas, bajo una haloclina abrupta, la salinidad se incrementa a niveles salobres o completamente marinos (14 a 35‰). Actualmente se tienen registradas un total de 45 especies de macro-crustáceos para los sistemas anquihalinos, distribuidas en 18 familias y la mayoría, endémicas de la región, son derivadas de ancestros marinos. Para conocer el grado de aislamiento entre secciones del sistema anquihalino estudiado y asociarlo al proceso de diferenciación de especies, se estableció un transecto de 12 km perpendicular a la línea de costa en el sistema de Ox Bel Ha, cercano al poblado de Tulum, Quintana Roo. Se eligieron cuatro puntos de muestreo y se realizaron tres muestreos a lo largo de un año (febrero, agosto y diciembre 2013). En cada uno de los sitios se tomaron datos de los parámetros fisicoquímicos del agua y muestras de organismos. Se observó que la salinidad promedio bajo la haloclina en el sistema es de 32‰, sobre la haloclina 5.9‰, la temperatura promedio fue de 26°C y un pH relativamente neutro en todo el sistema. Se colectó un total de 368 organismos, registrando un total de 15 de las 45 especies reportadas de macro-crustáceos para la península de Yucatán, siendo el termosbaenaceo *Tulumella unidens* la especie más abundante. Se representó la distribución y abundancia de los organismos en la columna de agua y por medio de análisis de agrupamiento se obtuvo la similitud entre secciones del sistema y temporadas, siendo los meses de febrero y agosto en los que el sistema se comportó de manera similar. Los resultados sugieren que existe una alta conectividad entre secciones del sistema y que la fauna se distribuye homogéneamente dentro de este continuo.

INTRODUCCIÓN

Origen de los sistemas anquihalinos

La península de Yucatán es una extensa planicie de origen cárstico, esto significa que presenta estructuras derivadas de disoluciones de calizas, como los cenotes, cavernas inundadas y exposiciones de acuíferos en algunas zonas de la planicie (Gaona *et al.*, 1985). El mineral más común es, desde luego, el carbonato de calcio, seguido por el carbonato de magnesio o dolomita. Ambos componentes se derivan de la depositación de los restos calcáreos de organismos marinos que producen conchas o exoesqueletos, de moluscos y corales principalmente.

Cuando el agua de lluvia y la de corrientes freáticas se mezclan con el dióxido de carbono forman un ácido débil, este ácido al filtrarse y tener contacto con estas capas de calcita comienza a disolverlas (Gaona *et al.*, 1980). Después de muchos años de repetirse esta solubilización llamada “karstificación” se forman depresiones, huecos y cavernas; ensanchando y alargando los ductos de las cenotes subterráneas. Los valores medios de la disolución específica en la mayoría de los karsts en zonas húmedas del mundo quedan comprendidos entre 50 y 100 m³ de roca disuelta por km² y año. Los valores descienden por debajo de 50 m³ en regiones poco favorables a la karstificación por distintas causas como: aridez, litología o evolución avanzada (Galan, 1991).

Las características hidrológicas de la península de Yucatán han dado lugar a la formación de sistemas limnológicos muy particulares, que incluyen aguas expuestas y subterráneas de origen cárstico. Estos sistemas, conocidos como sistemas anquihalinos son: “cuerpos de agua sin conexión superficial con el mar, que contienen agua salada o salobre, y están bajo la influencia de las mareas” (Holthuis, 1973).

Se sabe que existen más de 313 sistemas anquihalinos en el estado de Quintana Roo, México, dentro de los cuales destacan Ox Bel Ha (SOBH) y Sac Actun los cuales cuentan con más de 256,909 m de cavernas inundadas. A lo largo de cientos de kilómetros de galerías sumergidas se presenta una lucha entre el agua dulce del continente que se desplaza hacia el mar por efecto de la gravedad, y el agua marina que asciende a través de los mismos conductos, tierra arriba, impulsada por las mareas y vientos de tormentas. De esta manera se forman dos masas de agua separadas por su densidad, la primera más ligera que el agua marina se desplaza sobre la segunda, dirigiéndose hacia el mar, y la segunda fluye por el fondo hacia el interior del continente. Entre el agua dulce y el agua marina se puede reconocer una capa donde la salinidad

cambia rápidamente con respecto a la profundidad denominada haloclina (Fig. 1) (Álvarez *et al.*, 2000).

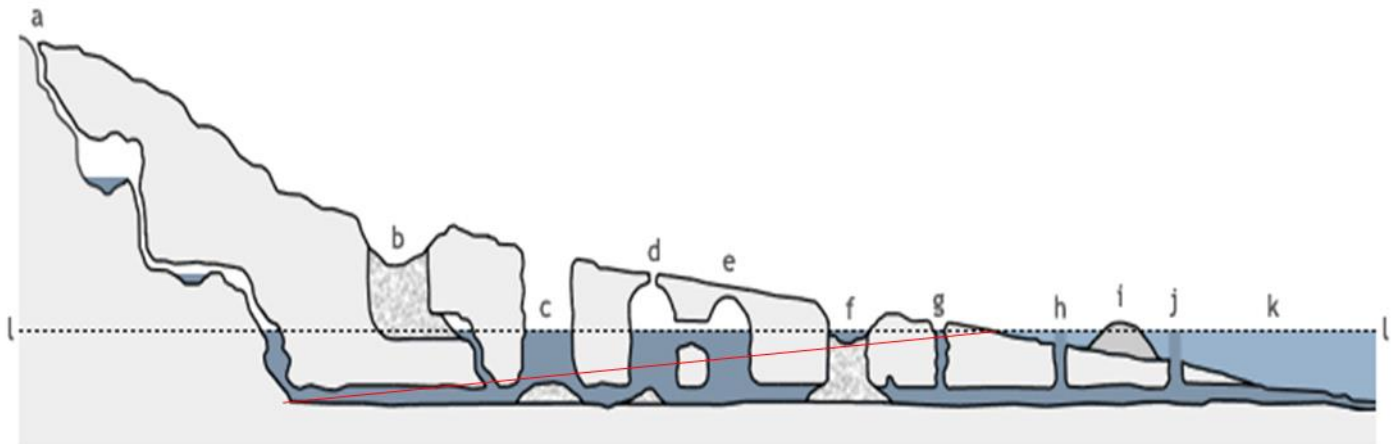


Figura 1. Perfil litoral de la península de Yucatán, en donde se pueden observar las componentes de un sistema anquihalino (**a**, caverna en la sierra con pasos y depósitos de agua conservados en depresiones impermeables; **b**, antiguo cenote (holla) que sólo temporalmente contiene agua, de la época de lluvias; **c**, cenote típico; **d** y **e**, cenotes nuevos o cavernas abovedadas conectadas por un pasaje al nivel del agua; **f**, viejo cenote con agua permanente (aguada); **g**, ojo de agua próximo a la costa con el nivel del líquido cerca de la superficie; **h**, manantial de agua dulce en un lago salobre o ciénaga; **i**, cayo costero de arena sobre el que se localizan los pueblos de la costa; **j**, manantial de agua dulce cerca de la costa; **k**, Mar Caribe; **l**, nivel del mar. La línea roja representa la haloclina. (Modificado de D.R. Gobierno del Estado de Yucatán 2012-2018).

Estas masas de agua subterráneas no corren propiamente como ríos subterráneos, sino que se escapan por entre las numerosas fracturas de las rocas. Aparentemente el flujo del drenaje subterráneo peninsular forma una “Y” que parte de la zona alta de la meseta Zoh-laguna (Fig. 2); uno de los ramales se dirige hacia la zona de Ría Lagartos, y el otro va hacia el noroeste de la península, descargando sus aguas por debajo del nivel litoral (Merino y Otero, 1981). Los máximos valores promedio de descarga se encuentran a lo largo del litoral oriental, en el área de Xel-Ha; zona donde el promedio anual de precipitación es de los más elevados de la península (Suárez y Rivera, 1998).

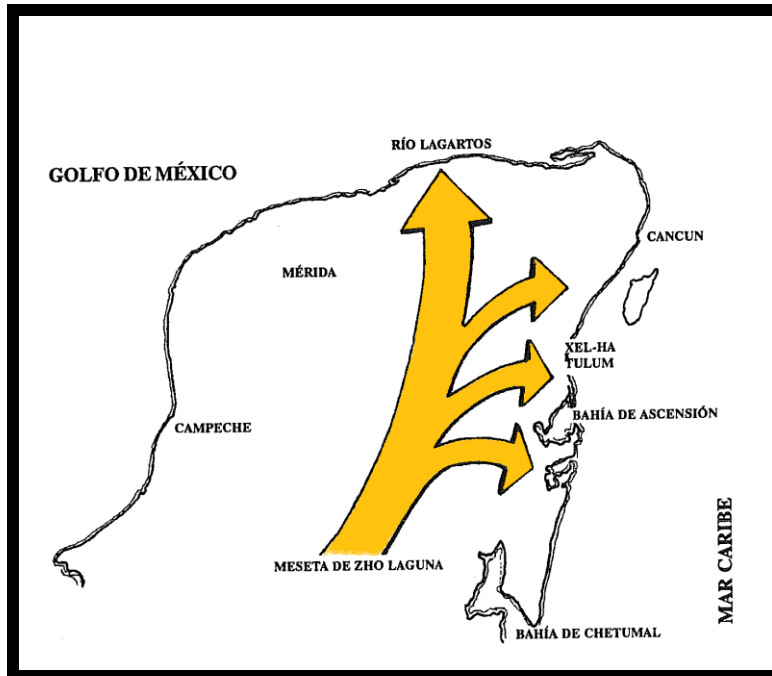


Figura 2. Se muestra el diagrama de la tendencia general de los flujos freáticos en la península de Yucatán (Modificado de: Instituto De Geografía, U.N.A.M., 1980).

Existen varios tipos de cenotes. Algunos son abiertos y de forma cilíndrica con paredes verticales que llegan a unos cuantos metros de la superficie del agua, como por ejemplo el cenote sagrado de Chichén Itzá. Otros, en cambio, de tipo caverna o de cántaro tienen una salida estrecha a la superficie y en ellos la luz es muy reducida. En los cenotes más cercanos a la costa, como la mayoría de los del estado de Quintana Roo, el nivel de sus aguas está mucho más cerca de la superficie del terreno y contienen agua marina sobre la que flota una capa de agua dulce. El nivel de las aguas de estos últimos cenotes depende de la fluctuación de las mareas.

Gaona *et al.* (1980) describieron cinco manifestaciones cársticas en la formación de los sistemas anquihalinos (Fig. 3): disolución cercana a la superficie, cavernas secas, cavernas inundadas, aguadas y cenotes (Fig. 1).

a) Disolución cercana a la superficie. La roca presenta disolución en los primeros metros del subsuelo y va decreciendo con la profundidad (Springal y Espinoza, 1972).

b) Cavernas secas (Fig. 1). En zonas alejadas de la costa existen sistemas de cavernas, que en algunas ocasiones llegan a tener varios kilómetros de longitud. En estos sistemas la disolución se presenta en dirección horizontal y en la vertical en forma de chimenea (Gaona *et al.*, 1980).

c) Cavernas inundadas (Fig. 3). Existen en la península cavernas y sistemas que aún cuando su formación se llevó a cabo principalmente arriba del nivel freático, ahora, debido a su crecimiento o aumento del nivel del agua, se encuentran parcial o totalmente inundadas. Algunas de estos cenotes iniciaron su desarrollo siguiendo una fractura en la roca, pero no es el caso general. La suposición de que se formaron por encima del nivel freático se basa en que en muchas de ellas se encuentran estalactitas, estalagmitas, columnas y sedimentos arcillosos con evidencias de que en algún momento estuvieron secas ya que se han registrado grietas de desecación a 30 m de profundidad en relación al nivel actual (Gaona *et al.*, 1980).

d) Aguadas (Fig. 3). Es un elemento abundante y estacional en la península; consisten en estanques donde es almacenada el agua de lluvia de forma natural. Aparentemente, la comunicación entre estos cuerpos de agua con el acuífero es poco probable pues se forman sobre capas impermeables, sus diámetros pueden alcanzar los 100 m, pero su profundidad no sobrepasa los 15 m (Gaona *et al.*, 1980).

e) Cenotes (Fig. 3). Son horadaciones en la roca calcárea cuyos diámetros van de 10 a 100 m y sus profundidades pueden alcanzar más de 125 m (Gaona *et al.*, 1980). En ocasiones, los más alejados de la costa se encuentran parcialmente cubiertos por bóvedas semiesféricas. Se ha podido comprobar en inspecciones subacuáticas que no presentan canales de disolución mayores a 0.5 m que lleguen o salgan de ellos, sin embargo toda la relación con el resto del acuífero es a través de fracturas cuyos claros no son mayores a los 0.2 m.

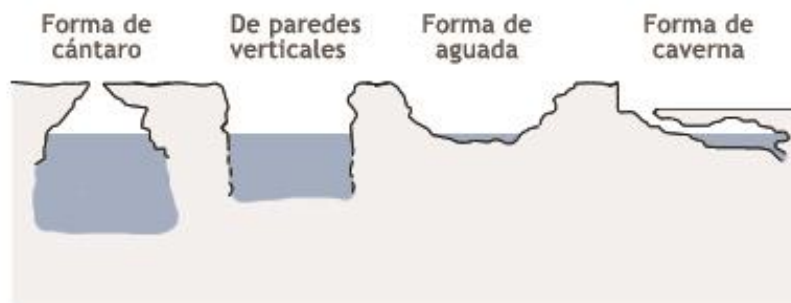


Figura 3. Se muestran los tipos de cenotes que se pueden encontrar en la península de Yucatán. (Tomado de: D.R. Gobierno del Estado de Yucatán 2012-2018).

Diversidad biológica de los sistemas anquihalinos

En los cenotes habita una gran diversidad de especies. Por el relativo aislamiento de estos cuerpos de agua, su historia geológica y sus características geográficas, muchos de los organismos que viven en ellos son endémicos (Iliffe, 1993). Se reconoce que un considerable porcentaje de las especies características de las grutas o de los cenotes de Yucatán son de origen marino, e invadieron el ambiente de las aguas continentales precisamente por los conductos subterráneos (Iliffe, 1993).

Álvarez e Iliffe (2008) compararon la diversidad de especies en varios sistemas anquihalinos a través del Gran Caribe. El inventario de especies de los sistemas anquihalinos de la península de Yucatán registraba para ese momento 43 especies de crustáceos distribuidas en 17 familias, incluyendo a la isla de Cozumel.

Los hábitos alimenticios de los organismos que viven dentro de los sistemas anquihalinos han evolucionado junto con su entorno para poder conseguir alimento. Los autótrofos han sido reemplazados por hongos y bacterias que crecen sobre la haloclina, o sobre las paredes y piso del sistema, generando lo que se conoce como biopelícula es decir un ecosistema microbiano organizado, conformado por uno o varios microorganismos asociados a una superficie viva o inerte, con características funcionales y estructuras complejas. La biopelícula al incorporar materia orgánica disuelta es usada por niveles tróficos superiores como alimento (Álvarez *et al.*, 2000).

Las dietas de los invertebrados anquihalinos son comúnmente polípagas, no especializadas. En combinación con esto la principal respuesta adaptativa de los organismos que habitan estos sistemas a la escasez de alimento es su resistencia a la inanición con una elevada eficiencia para asimilar y transferir energía. Así las tramas alimenticias en los sistemas son simples y se caracterizan por tener pocos niveles tróficos, de esta manera se evitan pérdidas en la transferencia de energía de un nivel a otro (Álvarez *et al.*, 2000).

Otras adaptaciones de los organismos para poder consumir el alimento disponible (biopelícula) son el desarrollo de cerdas o cepillos en los apéndices o elaboradas estructuras de percepción para detectar pequeñas concentraciones de aminoácidos (Álvarez *et al.*, 2000; Pohlman *et al.*, 2000; Iliffe y Bishop, 2007)

Las condiciones físicas del ambiente, como la oscuridad permanente han generado la ausencia de pigmentación, regresión ocular y la hipertrofia de los órganos sensoriales. Los apéndices tienden a ser largos y numerosos, con receptores mecánicos y

químicos altamente desarrollados para detectar el alimento y las presas en un ambiente tan diluido (Álvarez *et al.*, 2000; Mejía-Ortiz, 2008).

Pueden presentarse cambios en las dietas de los organismos, pues algunos pueden basar su alimentación en carnivoría durante los periodos de lluvia y permanecer varios meses alimentándose de la biopelícula durante el estiaje (Álvarez *et al.*, 2000)

Ya que los sistemas anquihalinos poseen características únicas, que no pueden ser encontradas en otros ecosistemas, el aislamiento entre las cavernas y la continua interacción entre dos masas de agua con condiciones contrastantes, hace que las condiciones para la vida sean rigurosas permitiendo un gran aislamiento, especiación y un alto grado endemismo. A través de este estudio se pretende empezar a conocer a qué escala están ocurriendo los procesos de aislamiento y cómo están influyendo en los procesos de especiación. El estudio que aquí se propone es parte de un proyecto más amplio en el que se revisará, además de la variación a nivel poblacional y genético de las poblaciones anquihalinas, el comportamiento de las masas de agua dentro del sistema y los tipos de redes tróficas que se desarrollan a lo largo del gradiente.

Preguntas de la investigación

Considerando que se estudiará el sistema Ox Bel Ha, al sur de Tulum, que es uno de los sistemas anquihalinos más grandes del mundo, y que se establecerá una red de estaciones desde su conexión con el mar, avanzando tierra adentro, se proponen las siguientes preguntas: ¿Cómo cambia la composición de especies a través del gradiente de distancia?; ¿Hay especies distintas a lo largo de todo el sistema?; ¿Las poblaciones son homogéneas o se encuentran fragmentadas? y ¿Cómo es el medio a través del gradiente, salino o dulceacuícola?

Todas estas preguntas están enfocadas a determinar si existen zonas de aislamiento dentro del sistema que puedan explicar cómo se lleva a cabo la diferenciación de especies. O bien, si la escala a la que ocurren los procesos de diferenciación es más regional que local.

ANTECEDENTES

Estudios taxonómicos de la fauna anquihalina

Las comunidades biológicas que habitan estos cuerpos de agua han sido estudiadas desde principios del siglo XX (Wilson, 1936; Pearse *et al.*, 1936; Creaser, 1936, 1938; Hubbs, 1938; Pearse, 1938;), enfatizando grupos conspicuos como la microfauna (copépodos, ostrácodos, anfípodos, isópodos y misidáceos) los peces y macrocrustáceos.

Los peces y los macrocrustáceos son los mejor conocidos de la fauna acuática peninsular (Hobbs y Hobbs, 1976; Hobbs, 1979; Navarro-Mendoza y Valdés-Casillas, 1990; Iliffe, 1992). Estudios recientes sobre la microfauna acuática de los cenotes y cavernas de la península abarcan grupos variados cuyas características permiten vislumbrar una riqueza biológica aún desconocida (Kornicker e Iliffe, 2000)

Gonzalez *et al.* (2010) mostraron la actividad bacteriana por medio de estudios en muestras de agua de dos cenotes en sistemas anquihalinos de Las Bahamas. Encontraron actividad genética de bacterias que fueron denominadas como pertenecientes al grupo de las deltaproteobacteriads las cuales se encuentran en medios anaerobios como sedimentos de lagos, pantanos y fondos marinos.

Además, de poseer una gran biodiversidad (Gibert y Deharveng, 2002), la fauna acuática que habita en estos sistemas tiene adaptaciones únicas (Barr, 1968; Culver y Holsinger, 1992), que permiten clasificarlos como: estigobios, los que son muy especializados y que viven todo su ciclo de vida en cavernas; estigófilos, los que se pueden encontrar en aguas superficiales y subterráneas, pero sin obvias adaptaciones para la vida subterránea; y estigoxenos, que aparecen sólo en raras ocasiones en aguas subterráneas (Gillieson, 1996).

En el ambiente epicontinental de Quintana Roo se han realizado varios estudios de la fauna de cenotes, que han permitido describir algunos aspectos de su microfauna, que aunque no son propiamente ambientes anquihalinos son ductos que conectan el sistema anquihalino con la superficie. Se ha registrado por ejemplo la presencia de 11 especies de cladóceros: *Daphnia hialina*, *D. pulex*, *D. longispina*, *Simocephalus seffulatus*, *Ceriodaphnia rigaudi*, *C. cornuta*, *Moina micrura*, *M. affinis*, *Echinisca rosea* y *Latonopsis fasciculata* (Suarez-Morales y Elías-Gutiérrez, 1992).

Álvarez e Iliffe (2008) mencionan que para la península de Yucatán se encuentran registradas 43 especies de macro-crustáceos distribuidas en 17 familias y dos de peces en 2 familias.

Furtos (1936, 1938) realizó los estudios pioneros más importante sobre la identificación y descripción de ostrácodos para estos sistemas, identificó 7 especies de las cuales tres son exclusivas de cavernas (*Cypridopsis inaudita*, *C. mexicana* y *C. yucateensis*). Las especies restantes de ostrácodos que se pueden encontrar en estos sistemas son: *Cypridopsis niagrensis*, *C. rhomboidea*, *Metacypris americana*, *Darwinula stevensoni*, *Herpetocypris meridiana*, *Candonocypris serratomarginata*, *Cyprinotus symmetricus*, *C. putei*, *Eucypris cisternina*, *E. serratomarginata*, *Strandesia intrepida*, *S. obtusata*, *Stenocypris fontinalis* y *Chlamydotheca texanensis*. Kornicker y Iliffe (1989), describieron a *Humphreysella mexicana*, un halocíprido de la familia Thaumatoocypridae; especie que sólo ha sido encontrada en la zona cercana a Tulúm y es la especie más primitiva del género (Danielopol, 1990), debido a la escasa información del grupo es poco lo que se puede encontrar sobre su distribución en la península, habita en cenotes entre los 10 y 15 m de profundidad. (Iglkoska y Boxshall, 2013).

Actualmente se han registrado poco más de 45 especies de copépodos en la península, de las cuales al menos 25 están representadas en los cenotes de Quintana Roo (Suárez-Morales *et al*, 1996). La especie más abundante en cenotes es el calanoide *Arctodiaptomus dorsalis*, considerándose como indicador de cuerpos de agua eutróficos. Aparentemente sólo se puede encontrar en los cenotes contenidos dentro de la franja costera que circunda la porción central de Quintana Roo, ya que no se ha registrado en otras zonas de la península ni en el resto de México. Otras especies de copépodos planctónicos y/o bentónicos registradas en sistemas anquihalinos son: el calanoide *Pseudodiaptomus marshi*, descrito por Suárez-Morales y Reid (1994) junto con el cyclopoide *Eucyclops conrowae*. También se pueden encontrar especies como el calanoide: *Leptodiaptomus novamexicanus*, y el cyclopoide *Halicyclops caneki*, único representante de la subfamilia Halicyclopinae en la península (Dussart y Dafey, 1995).

Recientemente se hallaron cuatro nuevas especies de cyclopoides pertenecientes a los géneros *Diacyclops* y *Mesocyclops* (Suárez-Morales *et al.*, 1996). Es posible que varias de estas especies resulten ser endémicas, como la mayoría de la fauna local. Se han registrado especies de copépodos plenamente marinos (*Farranula gracilis*, *F. rostrata*) y al menos una especie del género *Candacia*. Esto confirma la gran influencia marina que reciben estos sistemas en la zona cercana a la costa. Como ya se sabe, las

aguas marinas invaden estratos más profundos que los cenotes costeros haciendo previsible la presencia de éstos y otros zooplancteres de origen y afinidad plenamente marinos por debajo de la haloclina (Navarro-Mendoza *et al.*, 1988). Cuevas inundadas cercanas a Tulúm son producto de la invasión de aguas de origen marino que quedaron atrapadas después de las regresiones marinas (Suárez-Morales y Rivera-Arriaga, 1998).

Destaca el hallazgo en estas cenotes de *Tulumella unidens*, crustáceo termosbaenáceo (Peracarida: Thersmosbaenacea) que pertenece a un grupo cercano a los misidáceos y que está totalmente adaptado al ambiente anquihalino (Cals y Monod, 1988). También es muy destacado el hallazgo de dos crustáceos pertenecientes a la clase Remipedia, *Xibalbanus tulumensis* y *X. fuchscockburni*, ya que sólo se conocen unas cuantas especies en el mundo y representan uno de los grupos más antiguos de crustáceos. El género *Xibalbanus* sólo tiene cinco especies, todas ellas anquihalinas que carecen de ojos y pigmentación (Yager, 1987; Iliffe, 1992).

En particular *Xibalbanus fuchscockburni* es una nueva especie que fue descrita recientemente (Teinber *et al.*, 2012). Descubierto en el sistema anquihalino de un cenote situado en la costa noreste de la península de Yucatán.

Existen especies que tienen afinidades taxónomicas particulares con formas marinas, se trata del anfípodo *Mayaweckelia cenotícola* que sin embargo es una especie propia de ambientes continentales (Holsinger, 1990). Esta afinidad podría estar asociada a procesos de transgresión marina que ocurrieron en el Terciario tardío y los inicios del Cuaternario. Así, su forma ancestral pudo haber quedado atrapada en los sistemas anquihalinos después de la regresión y producir esta forma continental (Holsinger, 1990).

Para el orden de los decápodos Álvarez y Iliffe (2008) registraron un total de 13 especies presentes en los sistemas anquihalinos de Yucatán: *Procaris mexicana*, *Typhlatya mitchelli*, *T. pearsei*, *T. campecheae*, *T. dzilamensis*, *Agostocaris bozanici*, *Creaseria morleyi*, *Jonga serrei*, *Barbouria cubensis*, *Janicea antiguensis*, *Parhippolyte sterreri*, *Yagerocaris cozumel* y *Calliasmata nohochi*.

Estudios ecológicos de la fauna anquihalina

Aunque los estudios relacionados con la ecología de estos sistemas datan del siglo antepasado (Cope, 1865; Baker, 1895) es hasta 1932 cuando se realiza un estudio más extenso de las condiciones fisicoquímicas de los cenotes y se describen más formalmente las especies que los habitan (Pearse *et al.*, 1936).

Posteriormente a estas publicaciones se realizaron estudios específicos de la fauna de los cenotes y cavernas de la península (Holthuis, 1952; Reddell, 1977, 1981, 1982; Hobbs y Hobbs, 1976, 1977; Holsinger, 1977). En la década de 1980, la Universidad Autónoma de Yucatán inició estudios biológicos de los cenotes realizándose redescripciones de los peces y crustáceos (Chumba-Segura 1983, 1983a, 1984, 1984a; Pérez-Aranda 1983, 1984, 1985) y descripción de algunos grupos del fitoplancton (Sánchez-Molina 1985); y el CIQRO realizó un estudio sistemático de la fauna dulceacuícola de la región (Navarro-Mendoza 1991).

Simultáneamente, investigadores de universidades extranjeras realizaron estudios de peces y crustáceos, incluyendo los sistemas anquihalinos (Wilkens 1982; Kornicker e Iliffe 1989). En la década de 1990 se observa un creciente interés por el estudio de los cenotes; diferentes grupos de investigación, tanto nacionales como extranjeros continúan o inician investigaciones en estos ecosistemas (Medina-González, 2013)

Sobre el aspecto trófico de estos sistemas, Pohlman *et al.* (1997) realizaron estudios con isotopos estables de nitrógeno y carbón para identificar los recursos de materia orgánica que soportan las cadenas alimenticias en los sistemas anquihalinos. Encontraron que la materia orgánica particulada proviene principalmente de tres fuentes: 1, suelo de la selva; 2, algas de agua dulce presentes en las albercas de los cenotes; y 3, bacterias quimio-autotróficas nitrificantes que viven dentro de la cueva. Comprobaron la nitrificación con evidencia en la producción de nitrato y la disminución del O₂ a lo largo de la haloclina. Además de que observaron que la fauna troglobia del sistema es capaz de alimentarse preferentemente de algún reservorio orgánico en específico.

Los hallazgos en las exploraciones realizadas apuntan a la necesidad de contar con investigaciones más detalladas de las relaciones de los aspectos fisicoquímicos y biológicos en los cenotes y sugieren enfoques multidisciplinarios ya que el entendimiento del funcionamiento de estos ecosistemas tiene que ser visto desde una óptica integral, que finalmente involucre no solamente los aspectos ecológicos fundamentales sino también las implicaciones que en el aspecto sociocultural conlleva su manejo y conservación.

HIPÓTESIS

Considerando que la fauna anquihalina de la península de Yucatán está formada por especies endémicas casi en un 100%, que se encuentran habitando estos sistemas subterráneos en donde algunos de ellos hidrológicamente se encuentran estratificados y que se extienden por cientos de kilómetros conteniendo diferentes masas de agua, es posible plantear escenarios en los cuales ocurra aislamiento de poblaciones dentro de la red de galerías que pudiera derivar en tiempo evolutivo en un mecanismo de diversificación. Para poner a prueba este planteamiento se presentan varias empleando el sistema Ox Bel Ha (SOBH) como sitio de estudio.

Ho hidrológica: A lo largo del transecto estudiado en el SOBH, debido a la conectividad entre las distintas zonas del ramal, se observará la haloclina a profundidades que se incrementaran junto con la distancia a la costa.

Ho riqueza, abundancia y diversidad: De acuerdo a la hidrología del sistema y teniendo en cuenta las dos masas de agua contrastantes que se encuentran en él, se espera que la diversidad y la abundancia de organismos típicamente de agua dulce o salobre aumenten con la distancia de la costa dentro del sistema, ya que la masa de agua dulce aumenta y el agua marina disminuye; por el contrario, los organismos preferentemente marinos tenderán a disminuir conforme la distancia a la costa aumente.

Ho similitud entre cenotes: Considerando que la composición de la fauna cambie de acuerdo con la distancia a la costa, se encontrará un patrón en el cual los cenotes más próximos serán más similares entre si y conforme aumente la distancia entre ellos se observaran mayores diferencias.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la riqueza taxonómica de crustáceos en SOBH, cercano al poblado de Tulúm, Quintana Roo, e identificar los posibles factores que promueven la diversidad existente en un ambiente extremo.

Objetivos específicos

- Identificar las especies de crustáceos presentes en el área de estudio.
- Determinar si la composición de especies a través del gradiente de distancia tiene alguna variación.
- Observar si existen cambios fisicoquímicos en la columna de agua a través del transecto estudiado, y en todo caso, ver si tienen relación con la composición de la fauna
- Observar si existen cambios morfológicos en las especies que se distribuyen a lo largo del sistema.

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

La costa de Quintana Roo está formada por sedimentos del Terciario y Cuaternario formando una planicie calcárea. Desde la superficie hasta los 220 m de profundidad, la península está conformada por estratos horizontales de calizas masivas, recristalizadas y de buena permeabilidad. Después de los 220 m, hay capas impermeables de margas y calizas cuyos espesores se extienden varios cientos de metros (Butterlin y Bonet, 1960).

En la región la época de lluvias se encuentra comprendida entre mayo y octubre, con un promedio anual de 967 mm (Vega, 1981). Por debajo de la superficie de la península el agua se mueve continuamente a través de los numerosos cenotes y depresiones cársticas. Después de alcanzar la zona de saturación en las calizas, se mueve lateralmente entre las rocas cavernosas hacia la costa, donde es descargada por ojos de agua o por fisuras entre las superficies calcáreas. Así, como resultado de las condiciones de alta permeabilidad e intercomunicación subterránea, el agua se mueve libremente en los mantos freáticos; el nivel del agua se ubica no más de unos metros por encima del nivel medio del mar (Merino y Otero, 1991)

La temperatura ambiente media es de 26.5°C, y va de 8°C en el invierno a 40°C en verano, con un promedio de 59% de humedad relativa. La región está cubierta por bosque tropical caducifolio (Rezdowsky, 1978).

El SOBH se encuentra al sureste de la península de Yucatán; al sur de Tulúm, en el estado de Quintana Roo, México, limitado al sur por el paralelo 20°00' N; al este por el meridiano 88°30' W; al norte y al oeste por las aguas del Caribe (Fig. 4). Comienza en el mar Caribe y se desarrolla hacia el interior pasando por debajo de manglares, praderas de sabana y selva de matorral bajo antes de llegar a la densa jungla típica de la península de Yucatán. Se han explorado y registrado un total de 257 km de cavernas y túneles inundados con aproximadamente 140 cenotes, todos éstos se encuentran interconectados entre sí y todo el sistema tiene tres conexiones o salidas de agua dulce en el mar Caribe (Fig. 5). La profundidad promedio del sistema es de 16 m, con una profundidad máxima de 34.7 m, la haloclina se encuentra en promedio a una profundidad de 13 m (GEO, 2001).

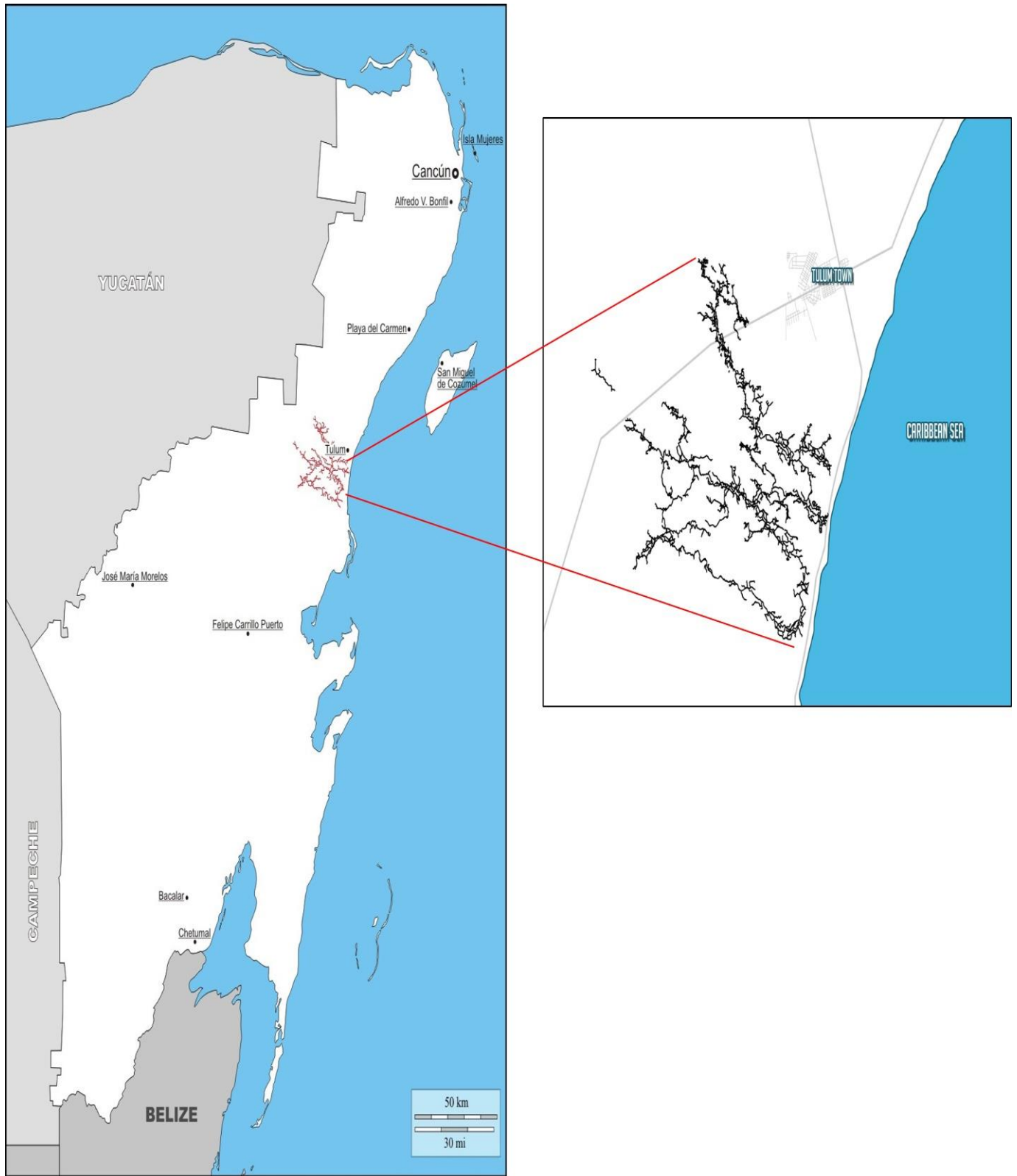


Figura 4. Área de estudio, en donde se presentan los sistemas de cenotes, cuevas inundadas o ríos subterráneos explorados en los alrededores de Tulum. Se puede observar la ubicación y conformación del sistema anquihalino de Ox Bel Ha.

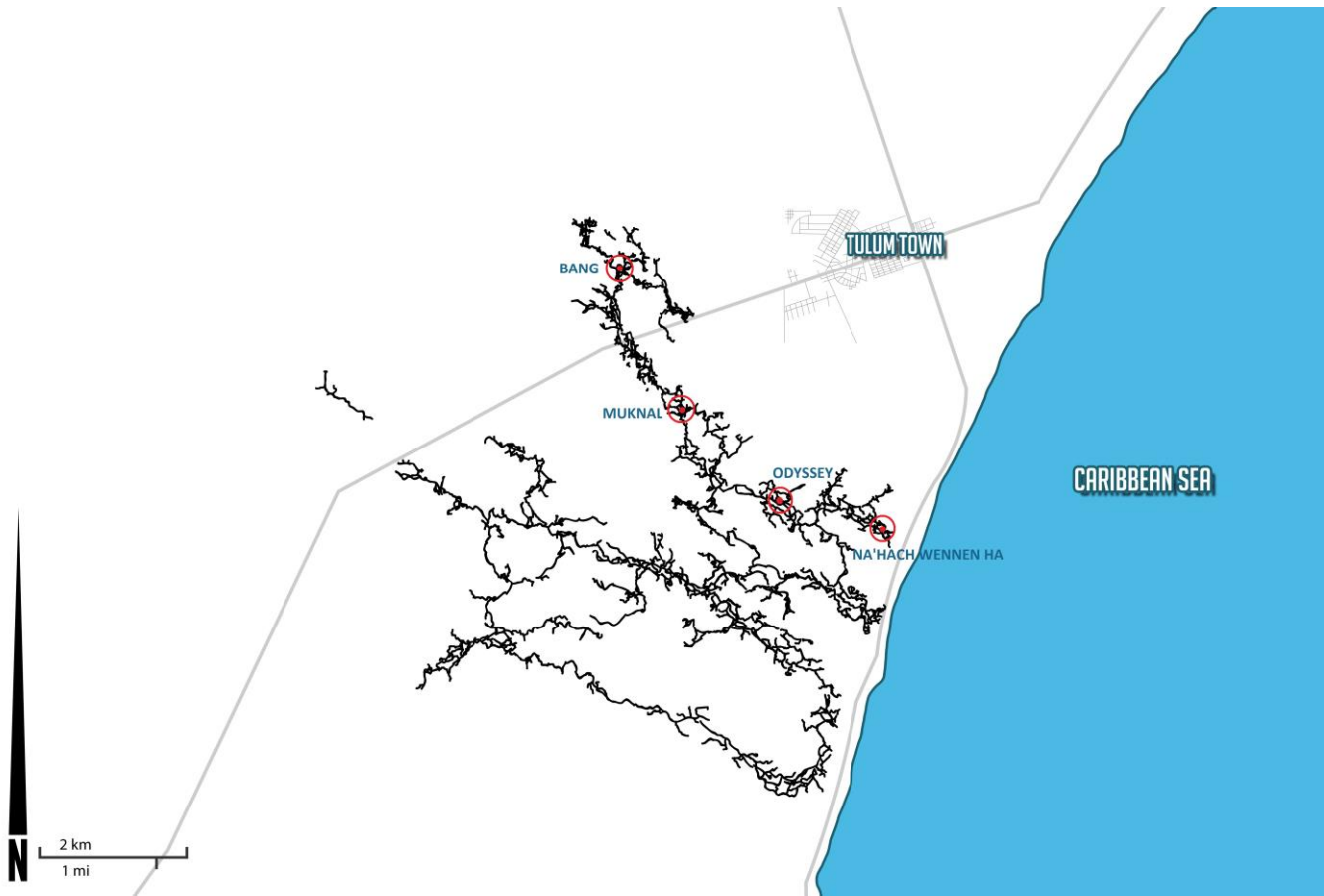


Figura 5. Se muestra el transecto seleccionado del sistema Ox Bel Ha en donde se observan los cuatro puntos de muestreo (Cenote Na'hach Wennen Ha, Odyssey, Muknal y Bang).

Trabajo de campo

Se realizaron un total de tres muestreos, esto, para cubrir un año completo y poder observar las variaciones estacionales en el sistema, los muestreos se llevaron a cabo en febrero, agosto y diciembre del 2013.

Dentro del SOBH se estableció un transecto a partir de la línea de costa hacia el interior de la península, partiendo de las conexiones al mar (Fig. 7). Se seleccionaron cuatro puntos en donde existían cenotes (Na'hach Wennen Ha, Odyssey, Muknal y Bang) que permitieron el acceso a las galerías sumergidas para llevar a cabo el muestreo. El transecto abarca el ramal norte del SOBH que se extiende por unos 12 km desde la orilla del mar hasta la porción más interna (Fig. 5).

En cada uno de los puntos se realizaron dos inmersiones por buzos con equipo de buceo específico para cenotes por muestreo, se midieron las variables fisicoquímicas con una Sonda Multiparamétrica DataSondex 5X (Hydrolab) para posteriormente obtener los perfiles de: temperatura, salinidad (conductividad) y pH.

Se trató de que en todos los meses y en los cuatros puntos de muestreo la colecta se realizara con el mismo esfuerzo, es decir, mismo número de buzos (3), mismo tiempo de inmersión (1:45 hr), mismas rutas dentro de las cenotes y mismo número de viales para colectar (Fig. 6). También se trató de que los buzos fueran los mismos en todos los muestreos para así evitar un sesgo en la captura de los ejemplares.

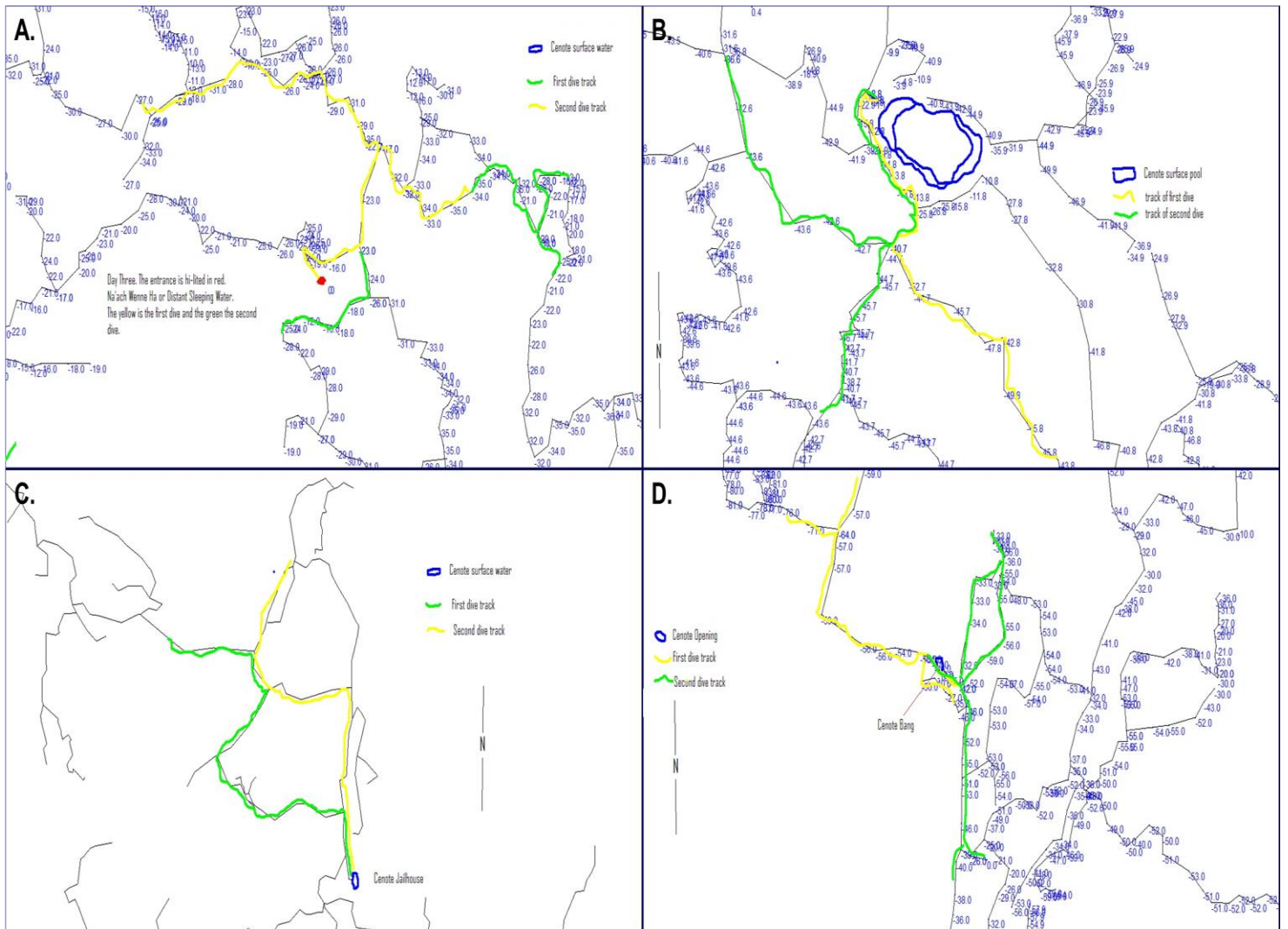


Figura 6. Rutas seguidas por los buzos en los cuatro puntos del muestreo en donde la línea verde representa la ruta de la primer inmersión y la línea amarilla la segunda inmersión (A. cenote Na'ach Wennen Ha; B. cenote Odyssey; C. cenote Muknal y D. cenote Bang).

Las sondas fueron llevadas por buzos para obtener los perfiles en los cuatro sitios seleccionados y obtener una imagen de cuál es el comportamiento del ramal completo en un momento dado, este perfil se llevó a cabo por un buzo, el cual entró primero a la cenote y se dirigió hasta el punto más profundo programado para ese buceo a una velocidad constante para que el hydrolab pudiese tomar los datos necesarios para realizar los perfiles. Paralelamente a la realización de los perfiles, se colectaron directamente los organismos por los buzos con ayuda de viales o frascos de vidrio y se registró la profundidad a la que fueron capturados. Dependiendo de las características de cada sitio se determinó como estandarizar el esfuerzo de muestreo.

Durante el primer muestreo hubo fallas de la sonda y se perdieron algunos datos del cenote Muknal.

Trabajo de laboratorio

Los datos obtenidos por el hydrolab fueron descargados a la computadora y se depuraron. Se realizaron perfiles comparativos de salinidad, temperatura y pH para cada sitio de muestreo en las tres temporadas. Con la ayuda de estos perfiles se pudo obtener la profundidad y grosor de la haloclina a lo largo del SOBH y se observó cómo fluctúa para corroborar si el sistema se encontraba conectado o desconectado entre sí.

El procesamiento de muestras se realizó en la CNCR. Se identificaron los organismos colectados en los muestreos realizados en febrero, agosto y diciembre de 2013 con la ayuda de bibliografía referente a cada familia registrada para el área de estudio (Álvarez *et al.*, 2005; Botello *et al.*, 2013; Botello y Álvarez, 2006, 2010; Botosaneanu, 1980; Botosaneanu e Iliffe, 1997; Bowman, 1977, 1984, 1987; Bowman *et al.*, 1984; Bowman e Iliffe., 1988; Chumba-Segura, 1983; Creaser, 1936; Creaser, 1938; Danielopol, 1990; Escobar-Briones *et al.*, 1997; Hobbs, 1979; Holsinger, 1990; Iliffe, 1993; Jaume y García, 1992; Kallmeyer y Carpenter. 1996; Kornicker e Iliffe. 1989; Von Reumont *et al.*, 2013; Perez-Aranda, 1983, 1984, 1985; Rioja, 1953; Wagner, 1994; Yager, 1987).

Una vez identificadas las especies se procedió a realizar gráficos comparativos en donde se asociaron las profundidades a las que los organismos se colectaron con los parámetros fisicoquímicos obtenidos por el hydrolab (salinidad/profundidad). De esta manera se pudo obtener una visualización de la distribución de la fauna en la columna de

agua, para posteriormente comparar los gráficos de cada sitio de muestreo y observar cómo cambió la distribución de la fauna a lo largo del SOBH.

Análisis estadísticos

Se estimó la diversidad específica con la ayuda del índice de Shannon-Wiener (Shannon y Weaver, 1949), el cual mide el contenido de información por individuo en muestras obtenidas al azar proveniente de una comunidad 'extensa' de la que se conoce el número total de especies S . También puede considerarse a la diversidad como una medida de la incertidumbre para predecir a qué especie pertenecerá un individuo elegido al azar de una muestra de S especies y N individuos. Por lo tanto, $H' = 0$ cuando la muestra contenga sólo una especie, y H' será máxima cuando todas las especies S estén representadas por el mismo número de individuos n_i , es decir, que la comunidad tenga una distribución de abundancias perfectamente equitativa (H'_{max}):

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i \times \log_2 p_i)$$

Para analizar la distribución de la abundancia por especies se utilizó el índice de equitatividad de Pielou (J'):

$$J' = \frac{H'}{\log_2 S}$$

dónde: H' = índice de Shannon-Wiener

$\log_2 S$ = es la diversidad máxima (H'_{max}) que se obtendría si la distribución de las abundancias de las especies en la comunidad fuesen perfectamente equitativas.

$$H'_{max} = - S \left(\frac{1}{S} \times \log_2 \frac{1}{S} \right) = \log_2 S$$

Para el análisis de similitud y distribución se realizaron análisis multivariados utilizando el software PRIMER V6 (Plymouth routines in multivariate ecological research) (Clarke y Gorley, 2006). Se utilizó el análisis de agrupamiento (cluster) de Bray-Curtis con el que se cuantificó la similitud en la composición de especies entre los distintos sitios del muestreo, basándose en la ausencia/presencia y abundancia de especies para cada sitio. De esta manera se puso a prueba la hipótesis: sobre similitud entre cenotes, en la que se espera que la composición de especies de la fauna cambie gradualmente conforme aumente la distancia de la costa.

Los siguientes análisis se llevaron a cabo en STATISTICA 6.0 (StatSoft, 1995), con un nivel de significancia (α) de 0.05.

Cambios espacio- temporales en la riqueza y las abundancias

Se realizaron pruebas a priori de Kolmogorov-Smirnov, las cuales indicaron que las diferentes variables pueden ser consideradas normales y pruebas de Cochran para probar que las muestras eran homocedásticas. Para probar si existían cambios temporales en las abundancias y la riqueza se realizaron pruebas de análisis de varianza de bloques. En caso de ser necesario se realizaron pruebas a posteriori de Tukey. (Lindman, 1974 en: Statsoft, 1995).

Cambios espacio- temporales en la diversidad de Shannon

Se realizaron pruebas de t pareadas descrita por Poole (1974) para febrero-agosto, agosto-diciembre y diciembre-febrero y con ésto poder observar si existían diferencias entre los valores de diversidad calculados.

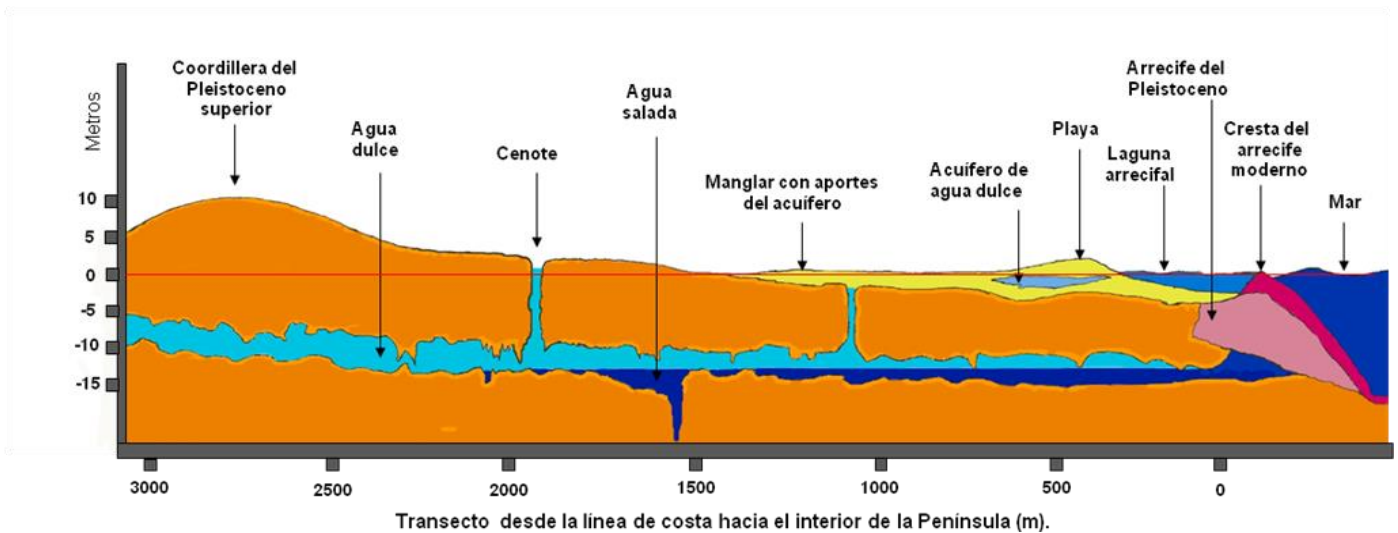


Figura 7. Se muestra el perfil del transecto dentro de una porción del sistema anquihalino para el estudio (Modificado de: Álvarez, 2012).

RESULTADOS

Características físico-químicas de la columna de agua

A través de los tres muestreos realizados se caracterizó la columna de agua en cuanto a salinidad, temperatura y pH. La salinidad tuvo una variación entre 2 y 35‰ para todo el sistema (Fig. 10). En el cenote Na'ach Wennen Ha los valores fluctuaron entre 2 y 32‰, en general la salinidad se incrementó entre 2 y 9‰ en los primeros 10 m, mientras que la haloclina, la cual se delimitó en base a los datos de salinidad obtenidos por el hydrolab, se presentó entre los 11 y 12 m de profundidad, con una capa inferior con una salinidad de 32‰ (Fig. 8A). En el cenote Odyssey los valores fluctuaron entre 0.6 y 35‰, en general la salinidad se incrementó entre 0.6 y 9‰ en los primeros 10 m, mientras que la haloclina se presentó entre los 13 y 14 m de profundidad, con una capa inferior con una salinidad de 35‰ (Fig. 8B). En el cenote Muknal los valores fluctuaron entre 0.5 y 33‰, en general la salinidad se incrementó entre 0.5 y 7‰ en los primeros 10 m, mientras que la haloclina se presentó entre los 14 y 15 m de profundidad, con una capa inferior con una salinidad de 33‰ (Fig. 8C). En el cenote Bang los valores fluctuaron entre 1 y 34.5‰, en general la salinidad se incrementó entre 1 y 3‰ en los primeros 10 m, mientras que la haloclina se presentó entre los 17 y 20 m de profundidad, con una capa inferior con una salinidad de 34‰ (Fig. 8D).

Con respecto a la temperatura (Fig. 9) se observó una variación entre 25.1 y 29 °C en todo el sistema. En el cenote Na'ach Wennen Ha los valores fluctuaron entre 25.1 y 27.7 °C, se presentó una termoclina entre los 5 y 10 m de profundidad, la cual fue delimitada mediante las mediciones de temperatura obtenidas por el hydrolab, con una capa inferior con una temperatura de 26.6 °C (Fig. 9A). En el cenote Odyssey los valores fluctuaron entre 25.2 y 26.9 °C, se presentó una termoclina entre los 7 y 8 m de profundidad, con una capa inferior con una temperatura de 26.9 °C (Fig. 9B). En el cenote Muknal los valores fluctuaron entre 25.3 y 28.6 °C, se presentó una termoclina entre los 5 y 15 m de profundidad, con una capa inferior con una temperatura de 26.3 °C (Fig. 9C). En el cenote Bang los valores fluctuaron entre 25.1 y 25.9 °C, se presentó una termoclina entre los 18 y 20 m de profundidad, con una capa inferior con una temperatura de 25.8 °C (Fig. 9D). En lo que respecta al pH se observó para todo el sistema una variación entre 6.1 y 8.1 (Fig. 10). Los valores más altos se encontraban bajo la haloclina, es decir en el agua salada (< 33‰), mientras que el agua dulce (3‰ <) o salobre tuvo valores menores, tendiendo hacia la acidificación.

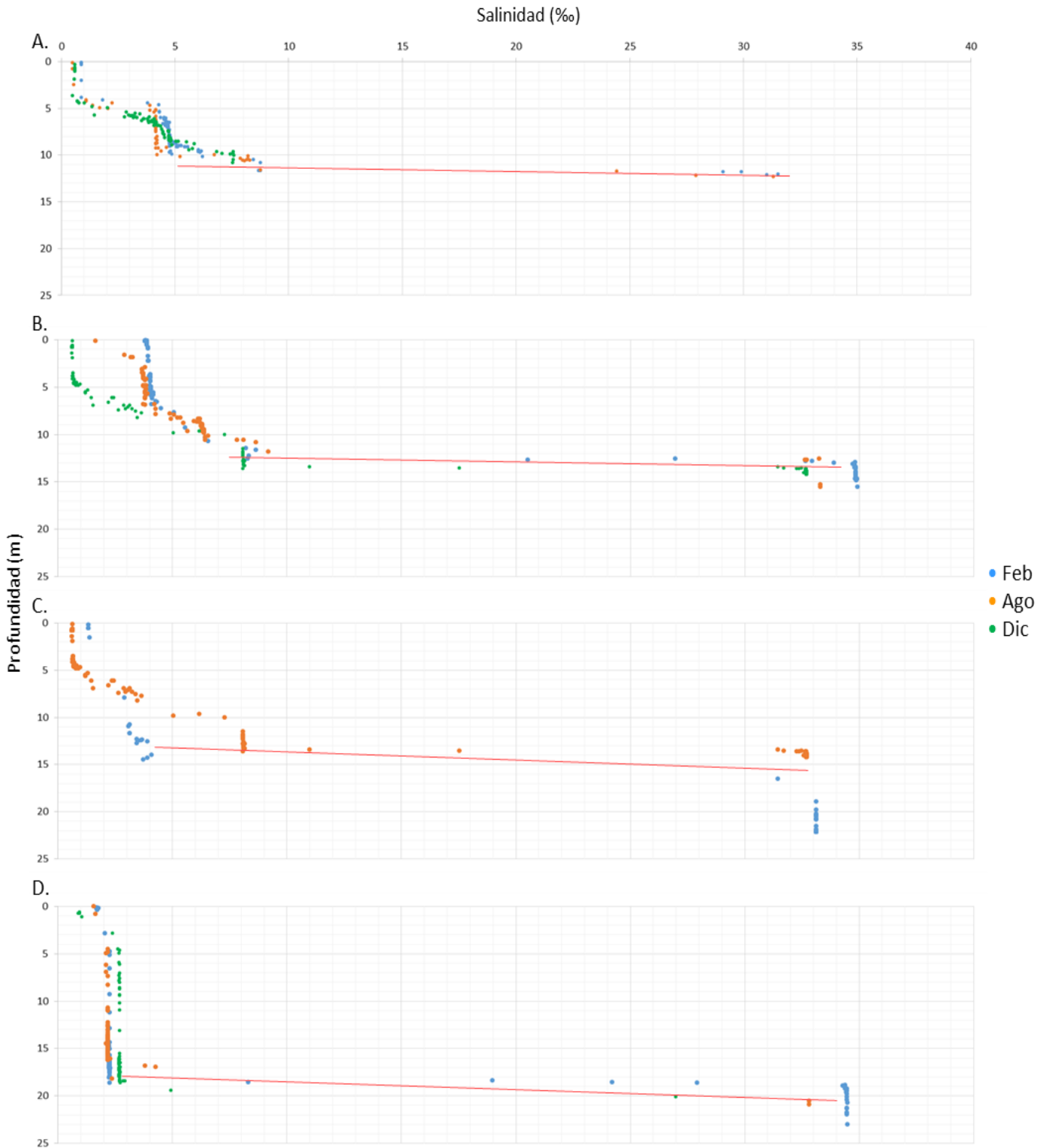


Figura 8. Perfiles de salinidad obtenidos para los cuatro puntos de muestreo en los tres meses de muestreo: A, cenote Na'ach Wennen Ha; B, cenote Odyssey; C, cenote Muknal; y D, cenote Bang.



Figura 9. Perfiles de temperatura obtenidos para los cuatro puntos de muestreo en los tres meses de muestre: A, cenote Na'ach Wennen Ha; B, cenote Odyssey; C, cenote Muknal; y D, cenote Bang.

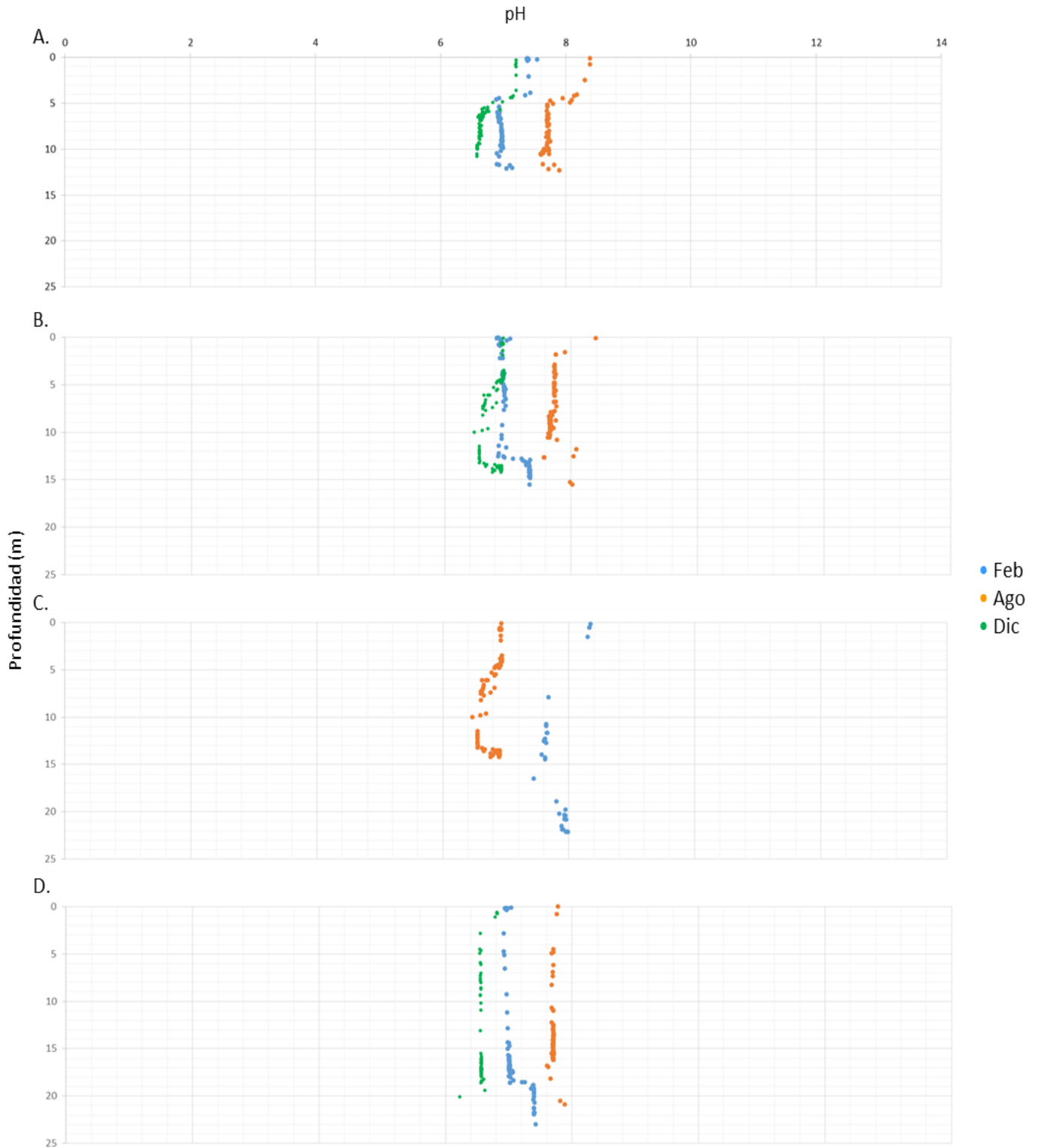


Figura 10. Perfiles de pH obtenidos para los cuatro puntos de muestreo en los tres meses de muestreo: A, cenote Na'ach Wennen Ha; B, cenote Odyssey; C, cenote Muknal; y D, cenote Bang.

Listado de especies

Se colectó un total de 368 organismos; 123 en el cenote Na'ach Wennen Ha, 93 en cenote Odyssey, 88 en cenote Muknal y 64 en cenote Bang. Por muestreo, 103 en febrero, 162 en agosto y 103 en diciembre. La especie más abundante fue *Tulumella unidens*, con un total de 81 individuos, seguida de *Typhlatya mitchelli* con 79 individuos. Las especies menos abundantes fueron *Calliasmata nohochi* y *Mayaweckelia cenotica* con un individuo colectado de cada especie (Fig. 11). Se identificaron 15 especies de crustáceos distribuidas en 10 familias (Tabla 1). Esta diversidad representa el 34.8% del total que se conoce para la península de Yucatán (Álvarez y Iliffe, 2008). Los resultados se presentan en dos secciones: primero se presenta un listado de las especies y después el análisis de los patrones de diversidad y distribución.

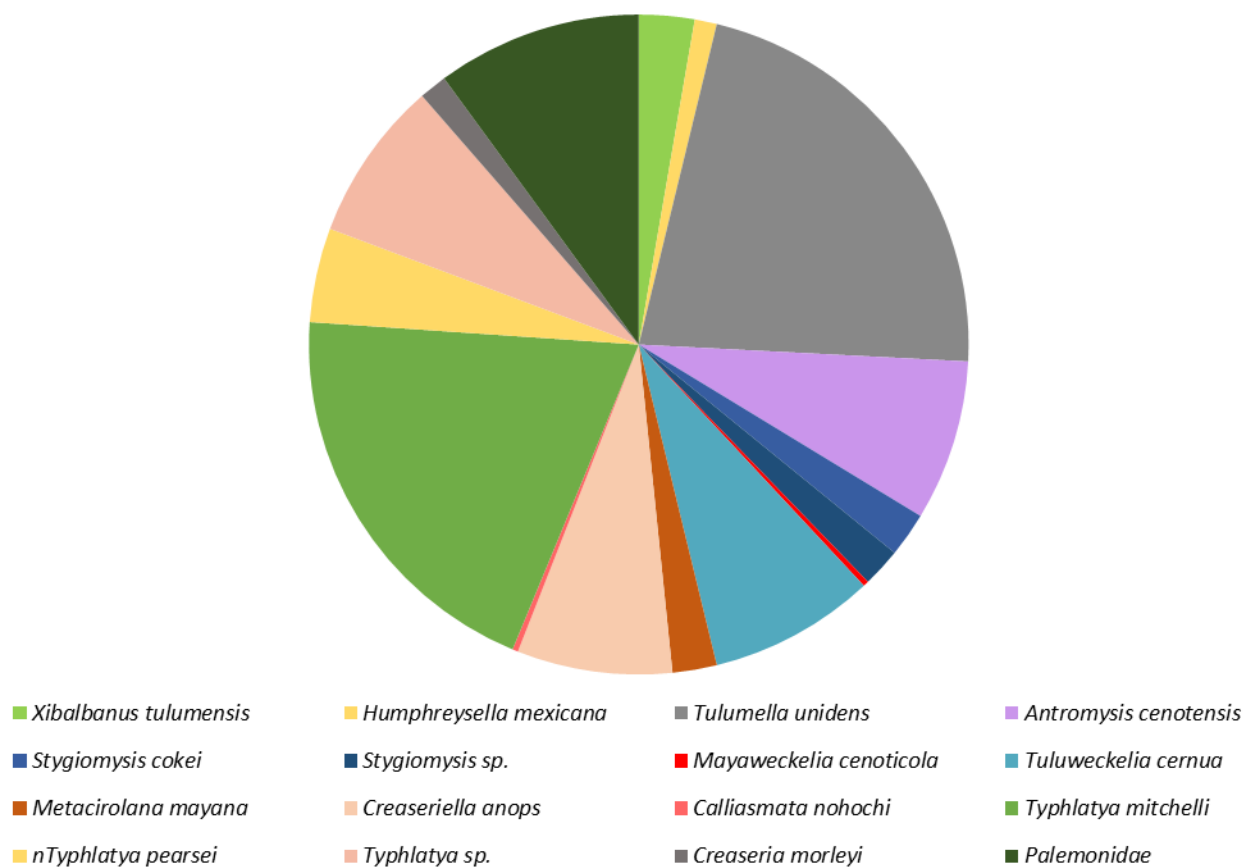


Figura 11. Abundancia de especies colectadas durante los tres muestreos en el SOBH.

Tabla I. Especies registradas durante los tres muestreos en el SOBH.

CLASE	ORDEN	FAMILIA	GÉNERO	ESPECIE
Remipedia	Nectiopoda	Speleonectidae	<i>Xibalbanus</i>	<i>Xibalbanus tulumensis</i>
Ostracoda	Halocyprida	Thaumatocyprididae	<i>Humphreysella</i>	<i>Humphreysella mexicana</i>
Eumalacostraca	Thermosbaenacea	Tulumellidae	<i>Tulumella</i>	<i>Tulumella unidens</i>
Malacostraca	Mysida	Mysidae	<i>Antromysys</i>	<i>Antromysys cenotensis</i>
Malacostraca	Mysida	Stygiomysidae	<i>Stygiomysys</i>	<i>Stygiomysys holthuisi</i>
Malacostraca	Mysida	Stygiomysidae	<i>Stygiomysys</i>	<i>Stygiomysys cokei</i>
Malacostraca	Amphipoda	Hadziidae	<i>Mayaweckelia</i>	<i>Mayaweckelia cenoticola</i>
Malacostraca	Amphipoda	Hadziidae	<i>Tuluweckelia</i>	<i>Tuluweckelia cernua</i>
Malacostraca	Isopoda	Cirolanidae	<i>Metacirolana</i>	<i>Metacirolana mayana</i>
Malacostraca	Isopoda	Cirolanidae	<i>Creaseriella</i>	<i>Creaseriella anops</i>
Malacostraca	Decapoda	Hippolytidae	<i>Calliasmata</i>	<i>Calliasmata nohochi</i>
Eumalacostraca	Decapoda	Atyidae	<i>Typhlatya</i>	<i>Typhlatya mitchelli</i>
Eumalacostraca	Decapoda	Atyidae	<i>Typhlatya</i>	<i>Typhlatya pearsei</i>
Eumalacostraca	Decapoda	Atyidae	<i>Typhlatya</i>	<i>Typhlatya sp.</i>
Malacostraca	Decapoda	Palaemonidae	<i>Creaseria</i>	<i>Creaseria morleyi</i>
Malacostraca	Decapoda	<i>Palaemonidae</i>	<i>Palaemonid</i>	<i>sp.</i>

Clase Remipedia

Orden Nectiopoda

Familia "Incierta"

Xibalbanus tulumensis (Yager, 1987)

(Fig. 12a)

Taxonomía. En particular el género *Xibalbanus* sólo tiene dos especies, ambas anquihalinas (Yager, 1987; Iliffe, 1992). Anteriormente conocido como *Speleonectes tulumensis* Yager, 1987, esta especie se cambió al nuevo género *Xibalbanus* basándose en un análisis molecular filogenético de toda la clase Remipedia (Hoenemann *et al.* 2013). Especie alargada, delgada, sin pigmento ni ocelos. Escudo cefálico pequeño; los segmentos del tronco aumentan con la edad hasta un máximo conocido de 36 (Yager, 1987).

Hábitat. Se pudo observar en cenotes anquihalinas de piedra caliza por debajo de los 12 m de profundidad. Schram (1986) ha señalado que, en general, viven por debajo de

la haloclina en distintas capas salobres (32‰) de aguas profundas por lo general dentro de los cenotes. El nivel de oxígeno disuelto en su hábitat es muy bajo, prácticamente anóxico.

Observaciones. Los organismos son moderadamente activos y se consideran buenos nadadores. Schram (1986) menciona que los remipedios en general viven bajo la haloclina conspicua en los estratos salobres, generalmente en lo profundo de las cenotes. Se ha observado que se alimentan de *Typhlatya* sp. La presa se atrapa en las partes bucales flexibles y se presiona estrechamente a la boca, dejando a la deriva un exoesqueleto vacío cuando termina de alimentarse (Iliffe, 2013).

Clase Ostracoda
Orden Halocyprida
Familia Thaumatocyprididae

Humphreysella mexicana (Kornicker y Iliffe, 1989)

(Fig. 12c)

Taxonomía. Ostrácodo con espinas en el caparazón. Largo y altura del caparazón: 0.95 mm por 0.74 mm. Anteriormente conocido como *Danielopolina mexicana* esta especie fue resignada al género *Humphreysella* junto con otras especies a lo largo del Caribe (Iglkowska and Boxshall 2013).

Hábitat. Cenotes anquihalinas de piedra caliza. Se encuentra a profundidades de 16 m, cerca de la haloclina a salinidades de 30-35‰.

Observaciones. Se conocen siete especies del género, seis de las cuales son troglobias y una de mar profundo. *H. mexicana* comparte varias características con *D. carolinae* y podría estar más estrechamente relacionada con esta especie del mar profundo que con cualquier otra de las especies troglobias y es la más primitiva del género (Iliffe *et al.* 1984).

Clase Malacostraca
Superorden Peracarida
Orden Thermosbaenacea
Familia Monodellidae

Tulumella unidens Bowman y Iliffe, 1988
(Fig. 12d)

Taxonomía. Halosbénido de aproximadamente 3 mm de largo, despigmentado, ciego con pedúnculos oculares pequeños pero no funcionales, que pertenece a un grupo cercano a los misidáceos (Iliffe, 1993). Está totalmente adaptado al ambiente anquihalino (Cals y Monod, 1988).

Hábitat. Esta especie es localmente abundante en cenotes cercanos al poblado de Tulum (SOBH). Vive en cenotes anquihalinas de piedra caliza. Se pueden encontrar cerca la haloclina en la capa de agua dulce o salobre a una profundidad que va desde los 4.5 a los 25 m (Iliffe, 2013).

Orden Mysida
Familia Mysidae

Antromysis (Antromysis) cenotensis Creaser, 1936
(Fig. 12e)

Taxonomía. Mísido pequeño, ciego y despigmentado. Se caracteriza por tener una talla de 3 a 4mm desde la punta del rostro hasta el final del telson (Iliffe, 2013).

Hábitat. Cenotes anquihalinas de piedra caliza, se encuentra principalmente sobre la haloclina, desde la superficie hasta los 16 m de profundidad, ocasionalmente puede encontrarse bajo la haloclina cuando la salinidad es baja.

Observaciones. Esta especie se encuentra en la lista roja de especies amenazadas de México (Nom-059-Semarnat-2010) como especie amenazada. Todos los miembros del subgénero *Antromysis* carecen de ojos y habitan en cenotes. Se observaron enjambres en grandes cantidades en las aguas oscuras, en el interior de algunos de las cenotes muestreadas en el mes de agosto.

Familia Stygiomysidae

Stygiomysis cokei Kallmeyer y Carpenter, 1996

(Fig. 12f)

Taxonomía. Sin pigmento, vermiforme, la longitud del caparazón es una quinta parte de la longitud del cuerpo, el telson es de una sexta parte de la longitud del cuerpo y el margen posterior de éste tiene 15 espinas en 5 grupos de 3 cada uno (Kallmeyer y Carpenter, 1996).

Hábitat. Cenotes anquihalinas de piedra caliza. En profundidades de 10 - 20 m en la capa de agua dulce aunque se han observado cerca de la haloclina en donde el agua tiene una temperatura de 24.5 - 25.5°C y pH de 6.8 - 7.0.

Observaciones. Se colectaron a profundidades de 6 – 16 m, en la capa de agua dulce y ocasionalmente en la parte superior de la haloclina. Todas las muestras fueron colectadas en zonas remotas de las cuevas donde hay poca perturbación. Kallmeyer y Carpenter (1996) señalaron que puede ser encontrado en aguas con poco oxígeno cerca de 2.0‰ y con fauna asociada que incluyen átyidos, termosbaenáceos, anfípodos, copépodos, ostrácodos, isópodos cirolánidos y remipedios

Stygiomysis holthuisi (Gordon, 1958)

(Fig. 12g)

Taxonomía. Misidáceo ciego, con cuerpo vermiforme, caparazón reducido, los endópodos de los toracópodos 2 – 4 son prensiles y el protopodio del urópodo es largo. Las hembras poseen cuatro pares de oostegitos bien desarrollados, un número que caracteriza a los misidáceos (Gordon, 1958)

Hábitat. Cenotes anquihalinas de piedra caliza. Se han observado en pasajes de agua dulce o baja salinidad a profundidades entre los 4 y 10 m.

Observaciones. Los organismos fueron identificados como *S. holthuisi*, sin embargo poseen diferencias con la descripción de la especie. Pesce e Iliffe (2002) señalaron diferencias en los organismos colectados en Yucatán. Se observa una longitud mucho más grande en los urópodos en relación con la longitud del telson. Es muy posible que se trate de una nueva especie para los organismos de Yucatán.

Orden Amphipoda

Familia Hadziidae

Mayaweckelia cenoticola Holsinger, 1977

(Fig. 12h)

Taxonomía. Tiene afinidades taxónomicas muy particulares, con formas marinas, aunque se trata de una especie propia de ambientes continentales (Holsinger, 1990). Esta afinidad podría estar asociada a procesos de transgresión marina que ocurrieron en el Terciario tardío y los inicios del Cuaternario. Así, su forma ancestral pudo haber quedado atrapada en los sistemas anquihalinos después de la regresión y producir esta forma continental (Holsinger, 1990). Los machos pueden medir hasta 4.0 mm y las hembras hasta 6.0mm. Carecen de ocelos y pigmento (Iliffe, 1993).

Hábitat. Cenotes de piedra caliza de aguas anquihalinas y totalmente dulce. Predomina en agua dulce, y sólo tres de sus 11 poblaciones conocidas se registran en aguas ligeramente salobres. Algunos organismos se observaron en pequeños charcos aislados de las masas de agua en las cenotes (Holsinger, 1977).

Observaciones. Holsinger (1989) concluyó que *Mayaweckelia* se originó de un ancestro marino “varado” por un mar en regresión durante el Terciario tardío o el Cuaternario temprano. Así, tiene afinidades taxónomicas con formas marinas, mientras que habita en cenotes ubicadas entre las líneas de costa del Plioceno y del Pleistoceno. Sólo se capturó un organismo en diciembre en cenote Odyssey a una profundidad de 5 m en agua dulce.

Tuluweckelia cernua Holsinger, 1990

(Fig. 12i)

Taxonomía. Carece de ocelos y pigmento. Región anterior del cuerpo doblada hacia abajo en un ángulo agudo. Los machos alcanzan tallas de hasta 5.0 mm y las hembras hasta de 8.0 mm (Iliffe, 1993)

Hábitat. Cenotes anquihalinas de piedra caliza. Observado desde agua dulce hasta aguas salobres de cavernas débilmente anquihalinas, a profundidades de 13-26 m. Holsinger (1990) menciona registros para la costa noreste de Quintana Roo.

Observaciones. Algunas hembras colectadas se encontraban ovígeras, es muy común dentro del SOBH, claramente es una especie de agua dulce hasta profundidades de 16 m. Holsinger (1990) menciona que los ancestros marinos de *Tuluweckelia* colonizaron cenotes durante una regresión de un nivel del mar más alto a mediados del Pleistoceno. La evidencia de esto es su distribución en aguas parcialmente salobres de grutas cercanas a la costa (Ilfie, 1993).

Orden Isopoda
Familia Cirolanidae

Metacirolana mayana (Bowman, 1987)

(Fig. 12j)

Taxonomía. Isópodo cirolánido de mediano tamaño sin ojos ni pigmento, con una longitud de hasta 10mm en los machos y 8.5 mm en hembras.

Hábitat. Cenotes anquihalinas de piedra caliza. A una profundidad de 5-18m.

Observaciones. Se colectó siempre debajo de la haloclina en salinidades de 32‰ o mayores. Los miembros del género pueden derivar de un ancestro marino que ocupaba el área entre las Bahamas y la península de Yucatán (Holsinger, 1989).

Creaseriella anops (Creaser, 1936)

(Fig. 12k)

Taxonomía. De gran tamaño con hasta 21.8 mm de longitud total, sin ocelos ni pigmento (Ilfie, 1993).

Hábitat. Cenotes de piedra caliza de aguas anquihalinas y totalmente dulce. Habita en cenotes o cenotes semi-cerrados donde la luz está ausente. Se han observado desde la superficie hasta profundidades de más de 50 m, sobre todo en las aguas dulces, aunque algunos especímenes se encuentran en aguas marinas por debajo de la haloclina. Muy a menudo se observan en la parte inferior, pero pueden moverse hacia arriba en la columna de agua cuando son perturbados (Ilfie, 2013).

Observaciones. *Creaseriella anops* se encuentra en la lista roja de especies amenazadas de México (Semarnat 2010) .Es común en el SOBH, se encontró

prácticamente en todos los puntos de muestreo y a distintas profundidades y salinidades. Derivada de formas marinas en el Pleistoceno temprano (Wilkins, 1982).

Superorden Eucarida
Orden Decapoda
Familia Atyidae

Typhlatya mitchelli Hobbs y Hobbs, 1976

(Fig. 12m)

Taxonomía. Camarón pequeño translúcido a blanco o pigmentado. El pigmento, que se presenta únicamente en individuos de algunas localidades, luce grisáceo a negro o pardo (Hobbs, 1979). Los ojos carecen de facetas y pigmento. El rostro no se extiende anteriormente más allá de los ojos. Tienen una longitud total de hasta unos 16 mm, el largo del caparazón en las hembras puede medir hasta 4.8 mm (Ilfie, 1993).

Hábitat. En piscinas de agua dulce dentro de las cenotes.

Observaciones. Se encuentra en la lista roja de especies amenazadas de México (Semarnat 2010), los organismos se encontraron en el sustrato, "cuelgan" de las paredes sumergidas a lo largo de los bordes de los lagos, nadan libremente, y entre los sistemas densos de raíces ramificadas que cuelgan desde el techo de los cenotes. Especie común en el SOBH. A menudo se encuentran junto con *T. pearsei* (Ilfie, 2013).

Typhlatya pearsei Creaser, 1936

(Fig. 12n)

Taxonomía. Camarón pequeño, blanquecino y opaco, ojos sin facetas ni pigmento. Rostro extendido anteriormente más allá de los ojos. La longitud total puede llegar a los 17mm. El largo del caparazón en machos puede llegar a los 3.8mm, mientras que en las hembras puede llegar a medir 5.2 mm (Ilfie, 1993).

Hábitat. En piscinas de agua dulce dentro de las cenotes. Se encuentra a profundidades de 0.5-10 m en salinidades que van desde 2 hasta 10‰.

Observaciones. *T. pearsei* se encuentra en la lista roja de especies amenazadas de México (Semarnat 2010), es la especie del género con mayor distribución en la península de Yucatán. Generalmente se encuentra en la oscuridad total, pero en ocasiones

se observó en las entradas del cenote donde las piscinas reciben la luz directa o indirecta de la superficie. Hall (1936) menciona que los niveles de oxígeno disuelto en las piscinas que contienen este camarón son tan bajas como 0.78 mg/l, o aproximadamente el 10% de saturación. *Typhlatya pearsei* y *T. mitchelli*, muestran grados idénticos de reducción ocular, lo que sugiere que iniciaron la evolución cavernícola al mismo tiempo (Wilkins, 1982).

Familia Palaemonidae

Creaseria morleyi (Creaser, 1936)

(Fig. 12p)

Taxonomía. Palemónido grande, translúcido a blanco. Ojos en forma de bala y sin pigmento. El caparazón cuenta con dos espinas sobre el margen anterior lateral. El largo total puede llegar a los 70mm, el largo del caparazón en los machos puede alcanzar 20.3 mm, mientras que en las hembras 29.0 mm (Ilife, 1993)

Hábitat. Cenotes anquihalinas de piedra caliza. Vive en aguas tranquilas con profundidades de 0.5-15 m. Visto en zonas de total oscuridad, así como en zonas que reciben la luz. Estos cuerpos de agua son saturados por guano, limo, restos orgánicos, escombros y rocas. Se ha observado que se arrastra sobre el fondo del sustrato. Además, son nadadores rápidos extremadamente sensibles a las vibraciones y la luz.

Observaciones. *C. morleyi* se encuentra dentro de la lista roja de especies amenazadas de México (Semarnat, 2010). Sólo se colectó en tres ocasiones, esto puede deberse a su su gran capacidad de nado que le permite huir ante cualquier vibración o estímulo. Se reporta canibalismo por estudios en contenidos estomacales (Hobbs, 1979). Se cree que este camarón deriva de un ancestro marino varado por las regresiones en el nivel del mar en el Pleistoceno temprano (Wilkins, 1982).

Familia Hippolytidae

Calliasmata nohochi Escobar-Briones, Camacho y Alcocer, 1997

(Fig. 121)

Taxonomía. Posee pigmentación que va desde un rojo pálido hasta un rosa translúcido. Tegumento del caparazón finamente puntuado con diminutas escamas alargadas. La espina antenal casi alcanza el margen distal de los ojos. El rostro no se extiende más allá de los ojos. Telson sin espinas marginales.

Hábitat. Cenotes anquihalinas de piedra caliza. Encontrado en total oscuridad debajo de la haloclina. Su presencia se limita a aguas totalmente marinas (35.2‰).

Observaciones. Especie muy rara, sólo se ha colectado en tres ocasiones el material de las primeras dos colectas fue utilizado para la descripción de la especie (Escobar-Briones *et al.*, 1997). La colecta de este estudio proviene del SOBH en cenote Muknal en agosto.

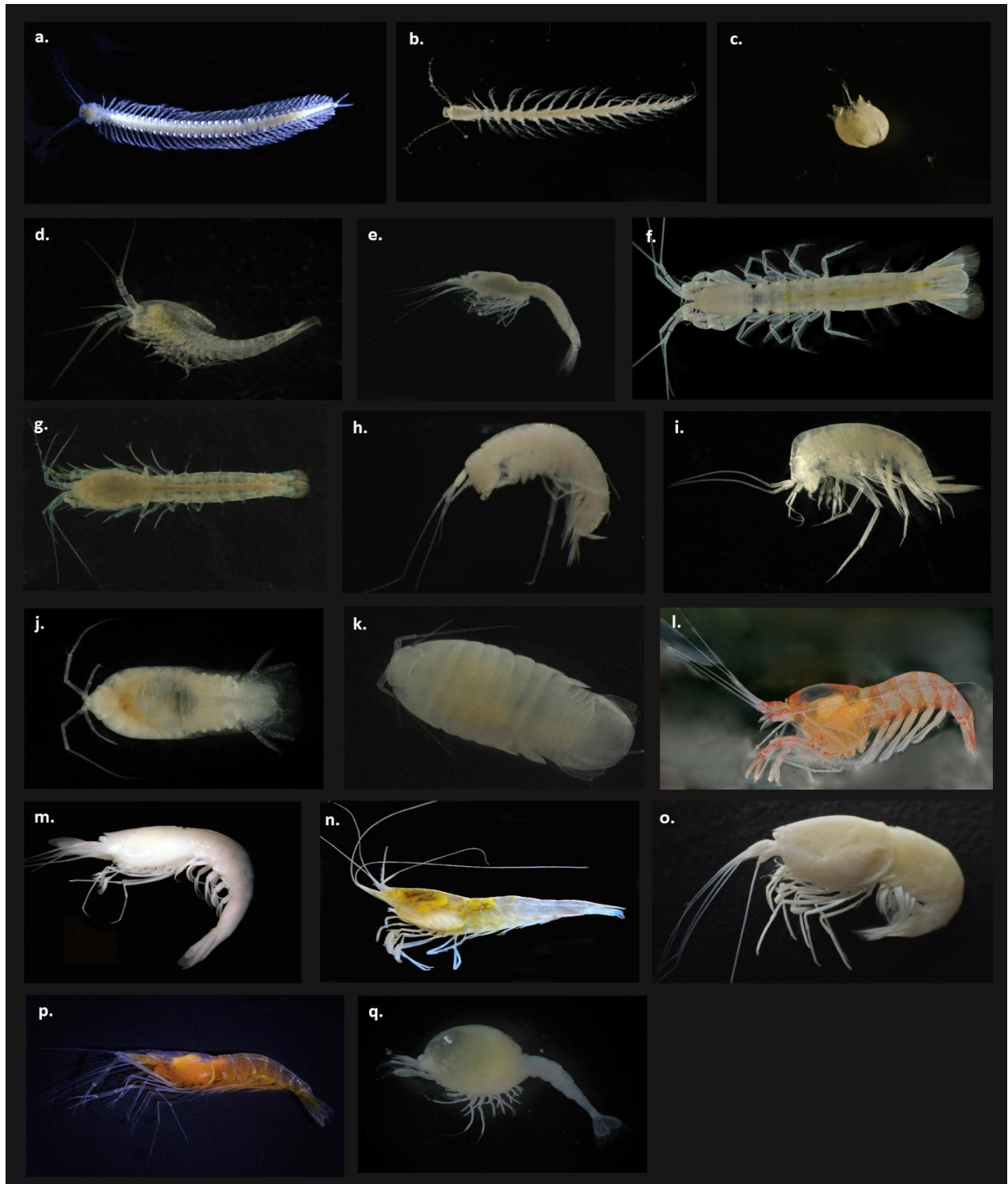


Figura 12. Fotografías de los organismos encontrados en el sistema Ox Bel Ha, en el estado de Quintana Roo: a, *Xibalbanus tulumensis*; b, *Remipedio sp*; c, *Humphreysella mexicana*; d, *Tulumella unidens*; e, *Antromysis cenotensis*; f, *Stygiomysis cokei*; g, *Stygiomysis holthuisi*; h, *Mayaweckelia cenoticola*; i, *Tuluweckelia cernua*; j, *Metacirolana mayana*; k, *Creaseriella anops*; l, *Calliasmata nohochi*; m, *Typhlatya mitchelli*; n, *Typhlatya pearsei*; o, *Typhlatya sp.*; p, *Creaseria morleyi* y q, larva de palemónido.

Patrón de distribución de la fauna anquihalina

Los organismos presentaron una distribución diferencial a lo largo del sistema en la columna de agua de la siguiente manera: cenote Na'ach Wennen Ha tuvo la presencia de un total de 9 especies durante los tres muestreos, 6 en febrero, 8 en agosto y 4 en diciembre; los organismos siempre se colectaron sobre o muy cerca de la haloclina sin sobrepasar ésta. La salinidad del cenote varió de 2 a 31‰ siendo diciembre el mes que tuvo las condiciones más salobres (Fig. 13C). Cenote Odyssey tuvo la presencia de 12 especies; 6 en febrero, 10 en agosto y 7 en diciembre; los organismos estuvieron presentes sobre, entre y bajo la haloclina, cada especie con una preferencia distinta de salinidad la cual varió de 4.2 a 34.2‰ a lo largo del muestreo (Fig. 14). Para cenote Muknal se colectaron 12 especies, 7 especies en febrero, 11 en agosto y 3 en diciembre; los organismos se colectaron sobre, entre y bajo la haloclina, nuevamente cada especie con su preferencia salina la cual varió de 4.1 a 33.1‰ (Fig. 15). Finalmente cenote Bang presentó un total de 12 especies, 10 en febrero, 8 en agosto y 3 en diciembre; Los organismos fueron colectados nuevamente sobre, entre y bajo la haloclina, la salinidad de este cenote varió de 2.7-34.8‰ (Fig.16).

La distribución de los organismos en la columna de agua de los cuatro sitios de muestreo varió a lo largo del muestreo. En febrero el cenote Na'ach Wennen Ha, siendo el más alejado de la costa presentó una haloclina de los 10 a los 12 m de profundidad con una salinidad de 5.5 a 31‰ sobre y bajo la haloclina, respectivamente; el cenote Odyssey presentó un haloclina de los 12 a los 13 m de profundidad con una salinidad de 7.9‰ en el límite superior y 34.2‰ en el límite inferior; en el cenote Muknal la haloclina se tomó en referencia a los buzos que la observaron a los 13 m de profundidad y el cenote Bang siendo el cenote más alejado de la costa, la haloclina se encontró de los 18 a los 19 m con salinidades de 2.8 y 34.8‰ (Fig. 17). En agosto la haloclina se encontró de los 10 a los 12 m en el cenote Na'ach Wennen Ha con salinidades de 2 a 31‰; de los 12.5 a 13m en el cenote Odyssey con una salinidad de 4.2‰ en el límite superior y 33.2‰ en el límite inferior de la haloclina; cenote Muknal mostró una haloclina entre 16 y 18 m con salinidades de entre 4.1 y 33.1‰; de los 16 a los 18m en el cenote Muknal con salinidades de 4.1 y 33.1‰; y en el cenote Bang de los 18 a 21 m con salinidades de 4.2 y 32.8‰ (Fig. 18). En diciembre no se encontró la haloclina en el cenote Na'ach Wennen Ha, la salinidad varió de 0.5 a 7.6‰ a 11m de profundidad; el cenote Odyssey se presentó de los 14 a 15 m con salinidades de 8 a 32.2‰; en el cenote Muknal fue de 18 a 19 m con

salinidades de 5.4 y 29‰; y en cenote Bang de los 19 a 21 m con salinidades de 2.7 a 27‰ (Fig. 19).

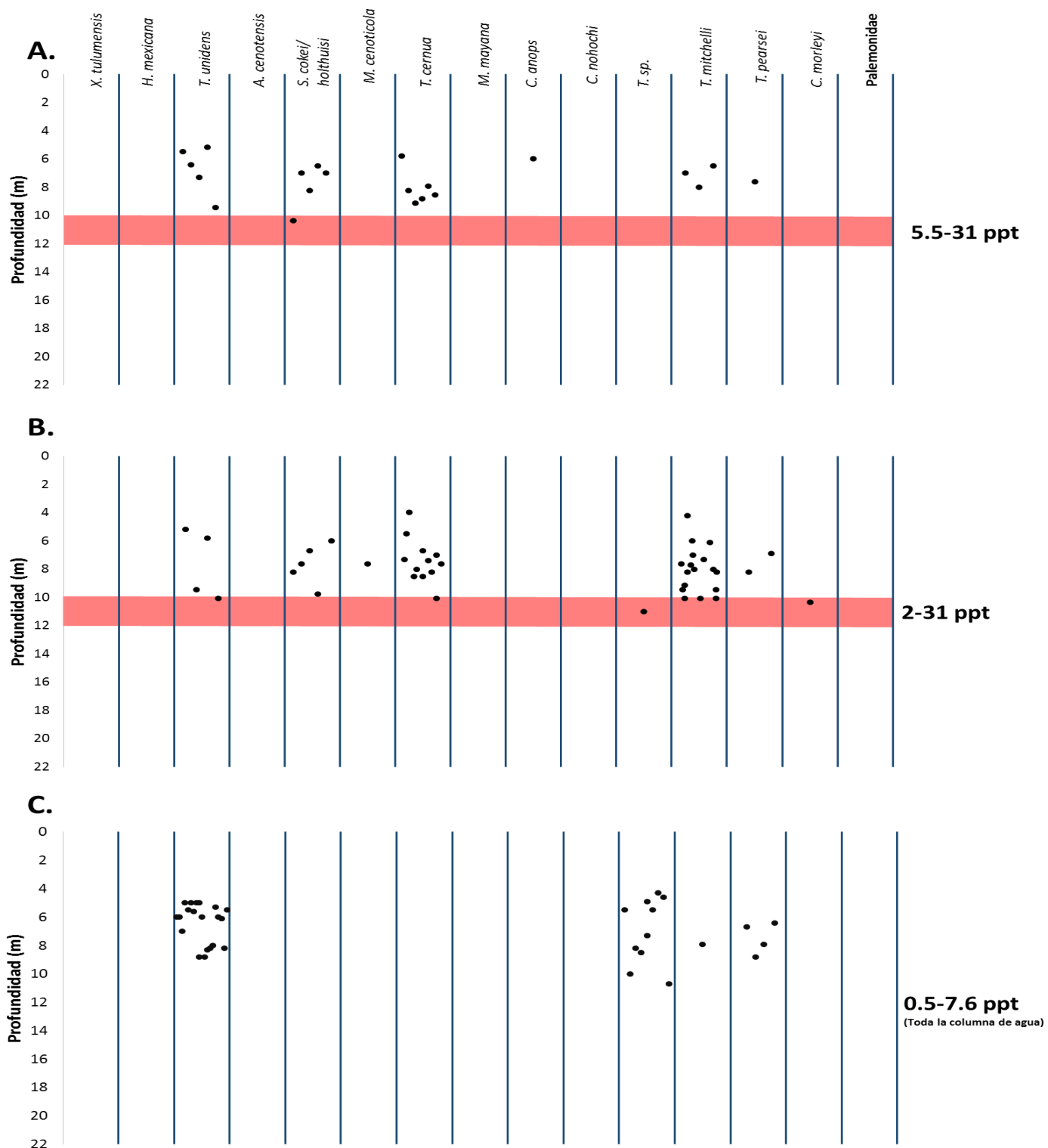


Figura 13. Distribución de los organismos dentro de la cenote “Na’ach Wennen Ha” en relación a la profundidad, la línea roja representa la profundidad y espesor de la haloclina en el eje “x” se encuentran las 15 especies identificadas; A, febrero; B, agosto; C, diciembre.

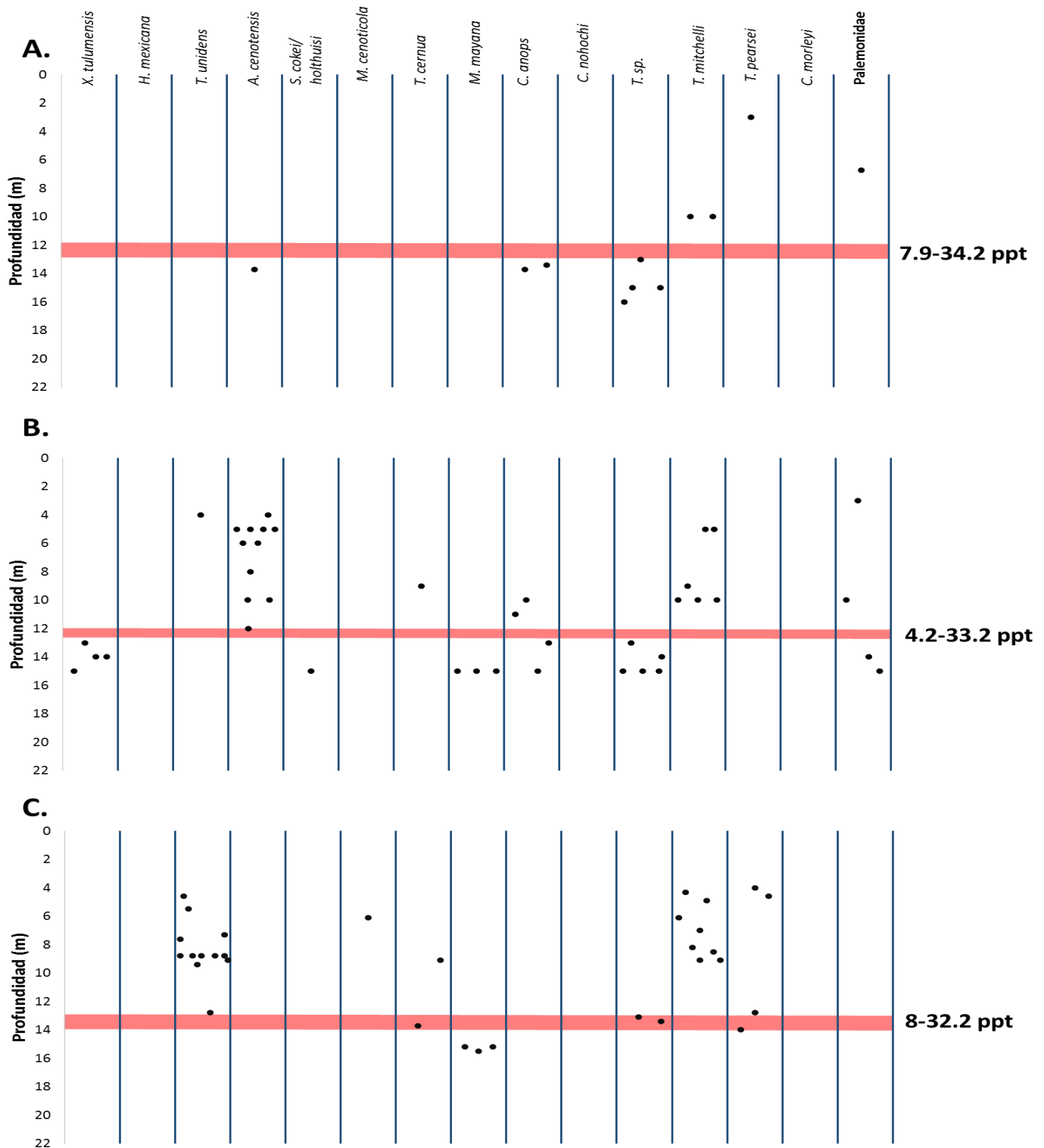


Figura 14. Distribución de los organismos dentro de la cenote “Odyssey” en relación a la profundidad, la línea roja representa la profundidad y espesor de la haloclina en el eje “x” se encuentran las 15 especies identificadas; A, febrero; B, agosto; C, diciembre.

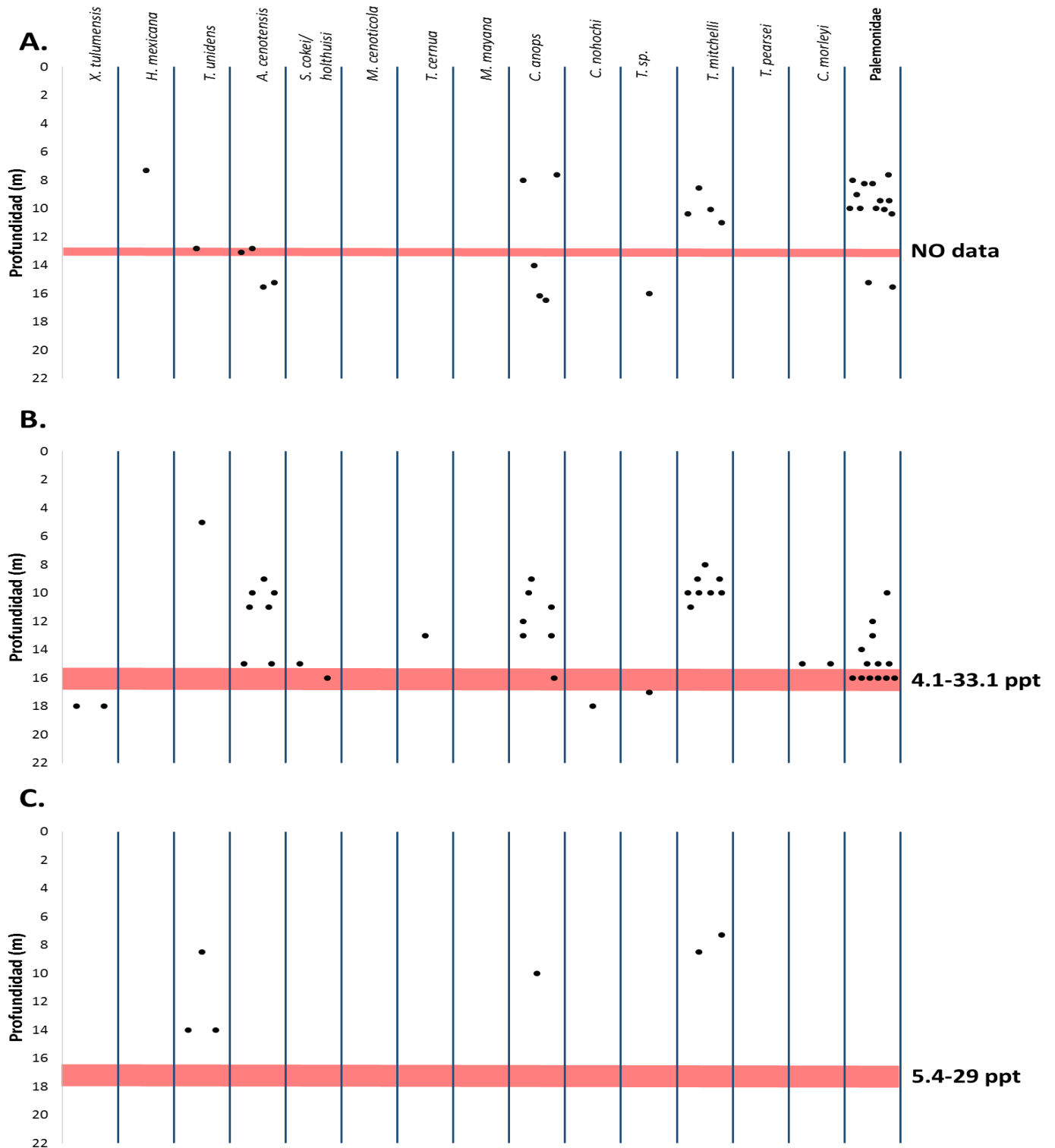


Figura 15. Distribución de los organismos dentro de la cenote “Muknal” en relación a la profundidad, la línea roja representa la profundidad y espesor de la haloclina en el eje “x” se encuentran las 15 especies identificadas; A, febrero; B, agosto; C, diciembre.

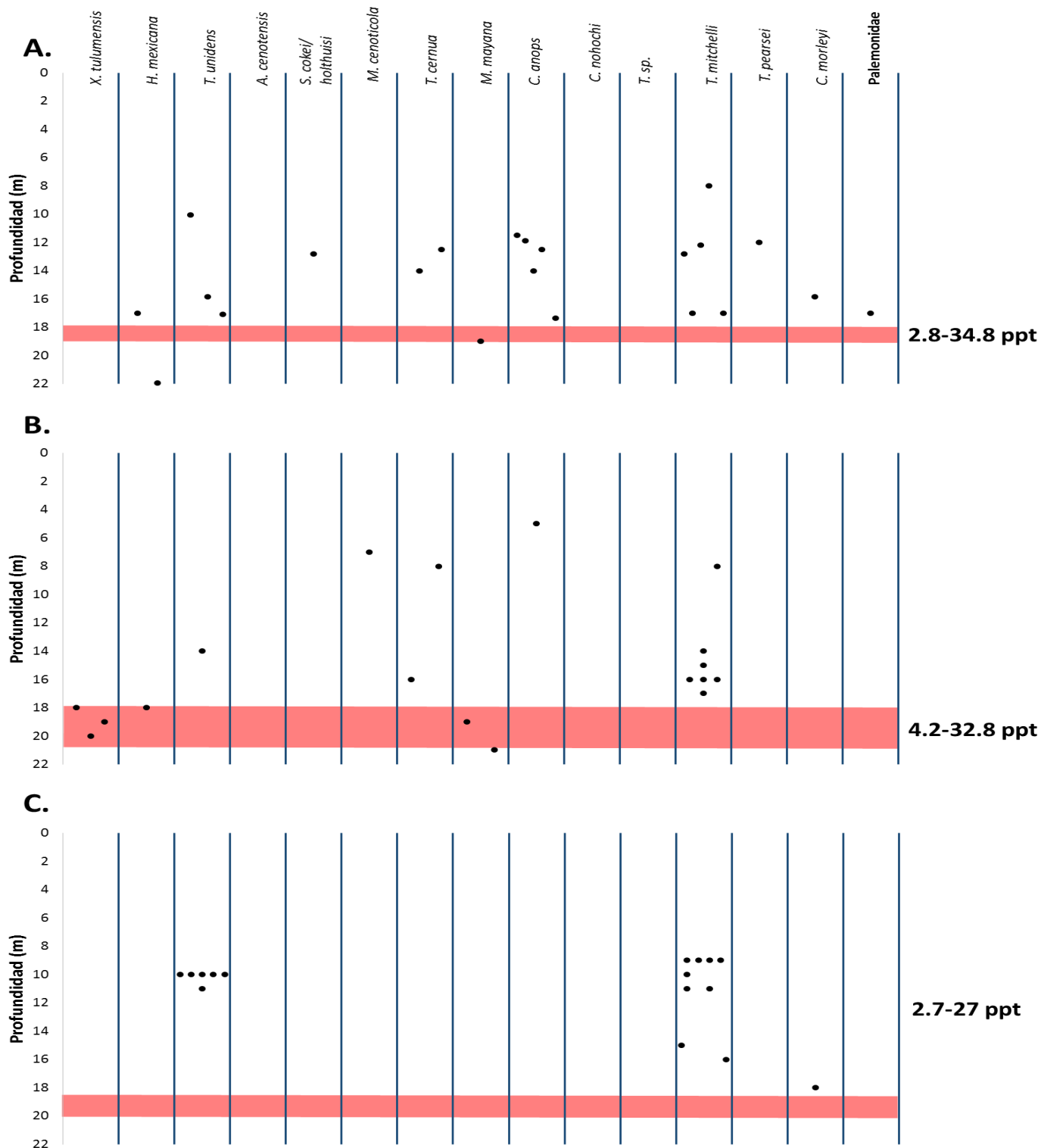


Figura 16. Distribución de los organismos dentro de la cenote “Bang” en relación a la profundidad, la línea roja representa la profundidad y espesor de la haloclina en el eje “x” se encuentran las 15 especies identificadas; A, febrero; B, agosto; C, diciembre.

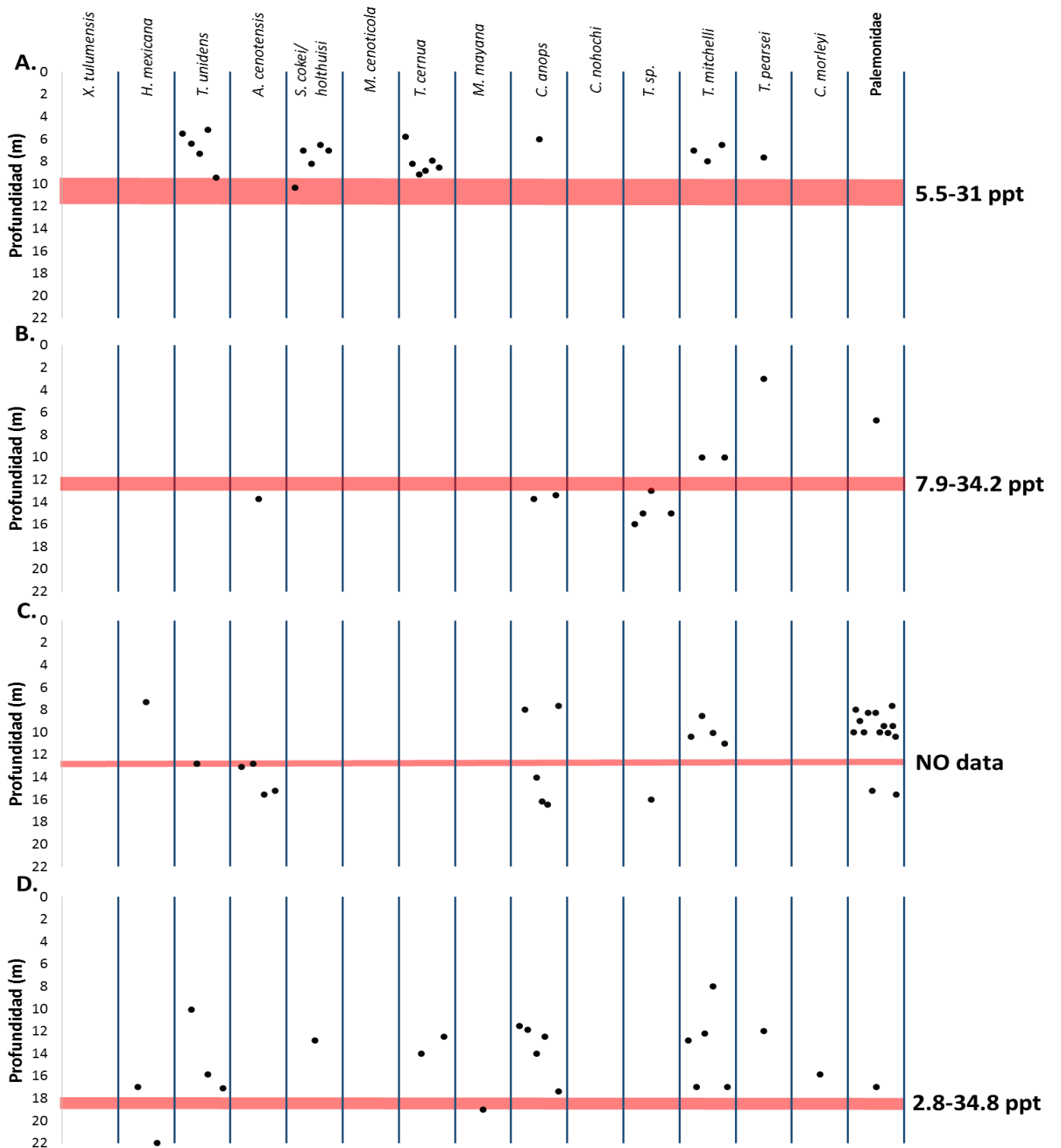


Figura 17. Distribución de los organismos del muestreo realizado en febrero del 2013: A, Na'ach Wennen Ha; B, Odyssey; C, Muknal; D, Bang.

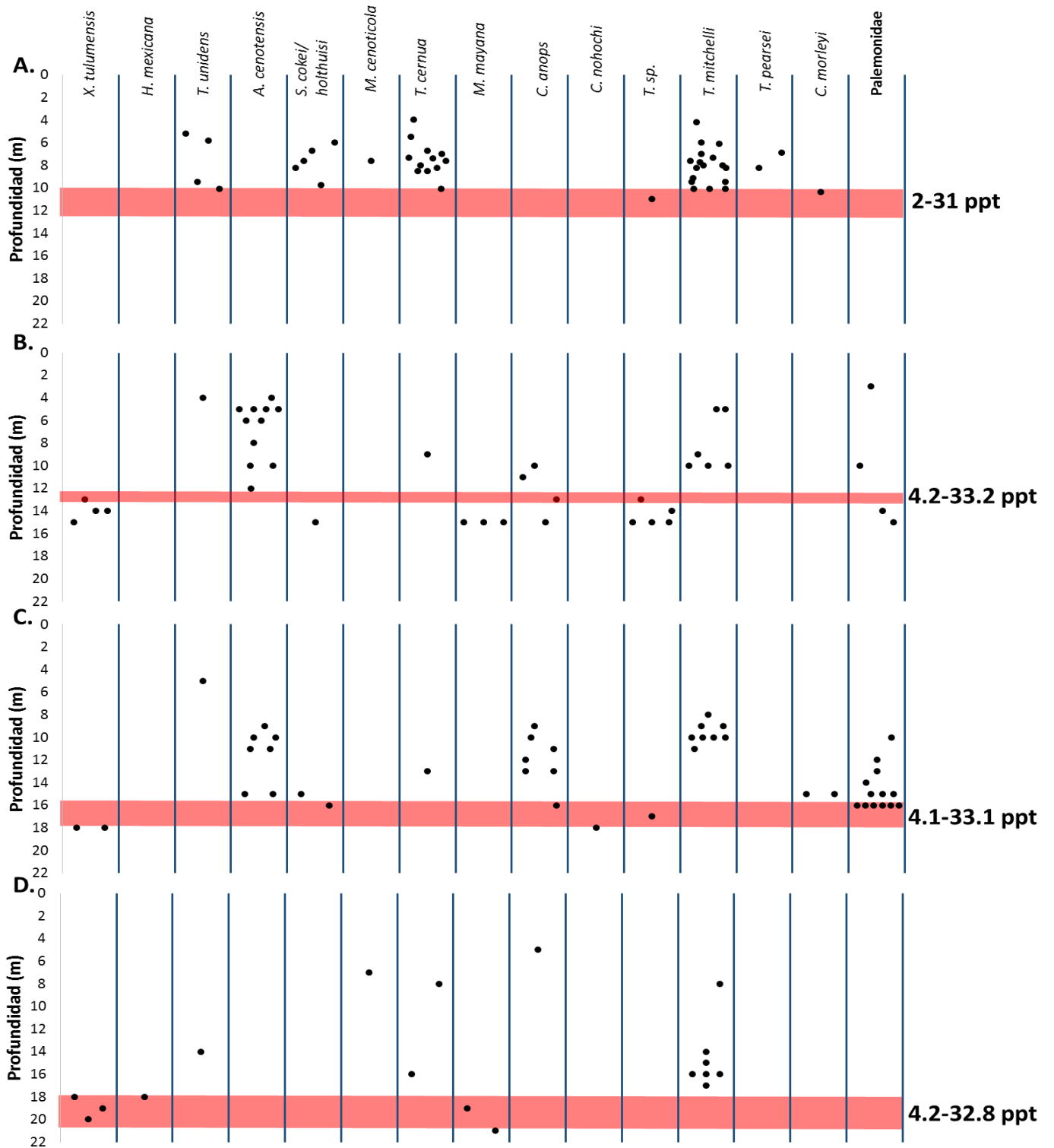


Figura 18. Distribución de los organismos del muestreo realizado en agosto del 2013: A, Na'ach Wennen Ha; B, Odyssey; C, Muknal; D, Bang.

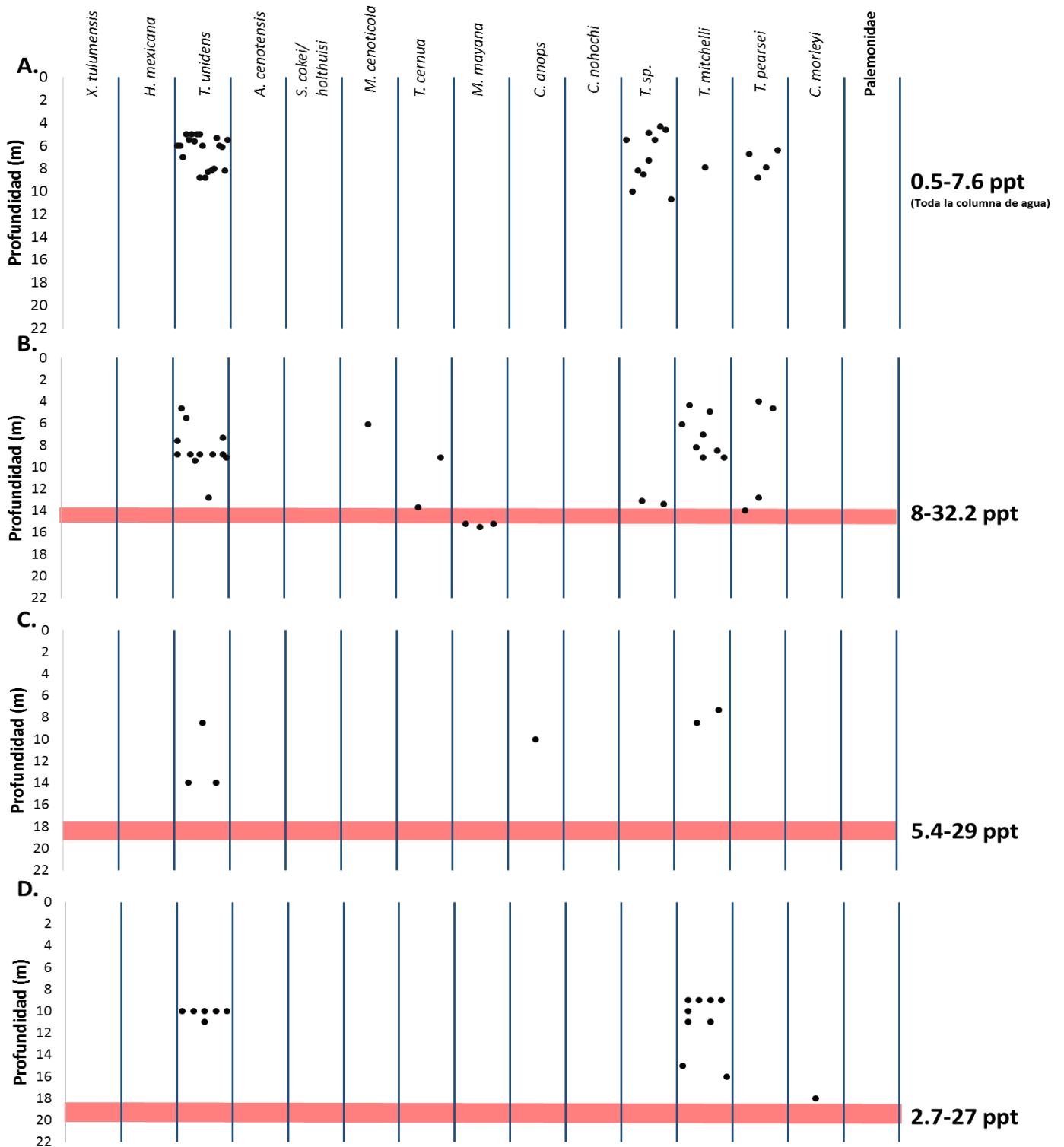


Figura 19. Distribución de los organismos del muestreo realizado en diciembre del 2013: A, Na'ach Wennen Ha; B, Odyssey; C, Muknal; D, Bang.

Dispersión de los organismos en el gradiente distancia

La abundancia y diversidad de los organismos en el sistema muestra un patrón con respecto a los cuatro sitios de muestreo a las especies encontradas. Se observa que la mayoría de las especies se encuentran presentes en los sitios medios del SOBH (Muknal y Odyssey) mientras que son pocos los organismos que se encuentran en los extremos del sistema, cinco de las 15 especies encontradas se encuentran a lo largo de todo el ramal muestreado (*S. holthuisi*, *C. anops*, *T. cernia*, *T. mitchelli* y *T. unidens*) Se distinguen 6 especies que se pueden considerar como raras (*M. cenoticola*, *C. nohochi*, *H. mexicana*, *S. cokei*, *M. mayana*, *C. morleyi*), otras 6 especies con abundancias medias (*T. pearsei*, *X. tulumensis*, Palaemonidae, *A. cenotensis*, *T. sp.*, *S. holthuisi*) y 4 especies abundantes (*C. anops*, *T. cernua*, *T. mitchelli*, *T. unidens*). Las mayores abundancias se registraron en el cenote Na'ach Wennen Ha, que es el sitio de muestreo más cercano a la costa (Fig. 21).

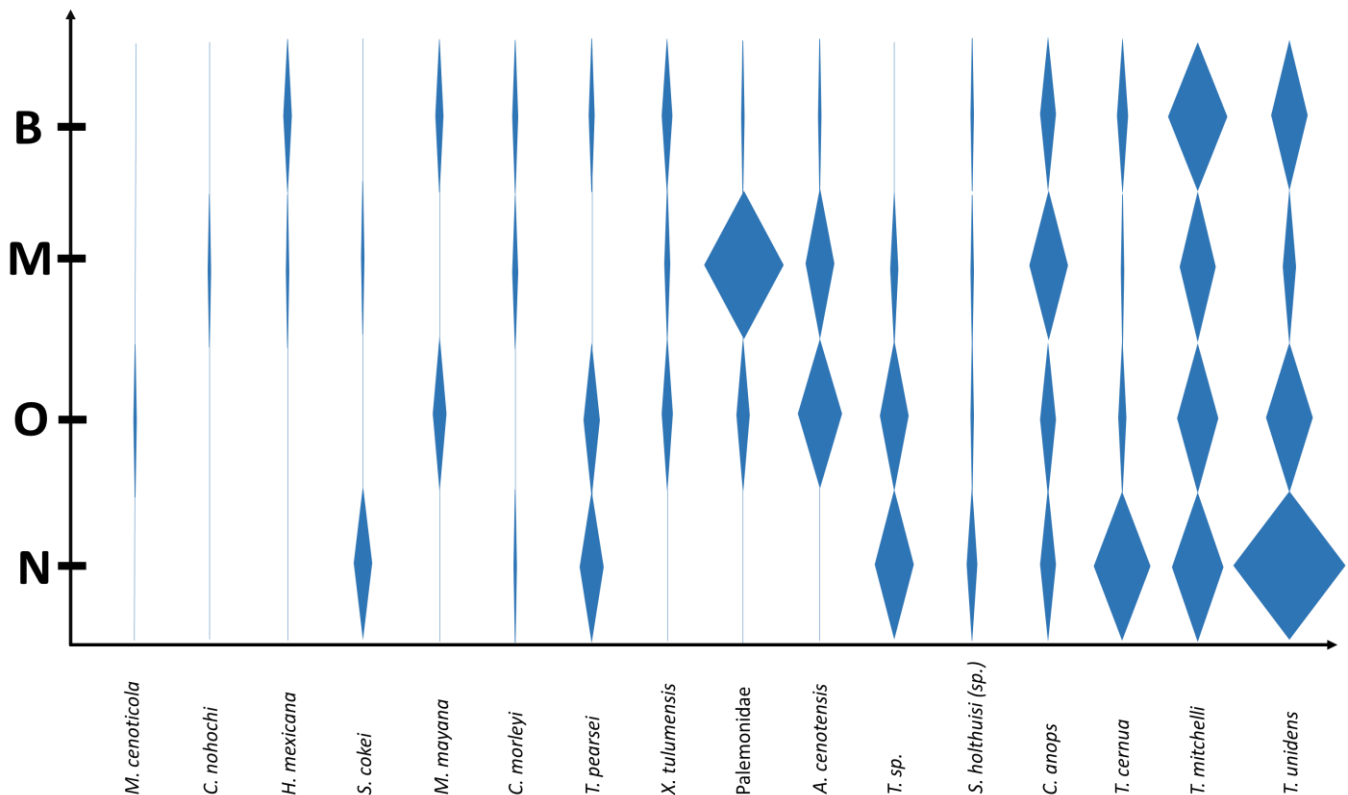


Figura 20. Distribución de las especies a lo largo del ramal estudiado en el SOBH. El ancho de los rombos es proporcional a la abundancia encontrada en ese lugar. N, Na'ach Wennen Ha; O, Odyssey; M, Muknal; B, Bang.

Índices ecológicos

Los resultados obtenidos de los índices de diversidad y equitatividad muestran en general que hay poca variación dentro del sistema en cada muestreo (Figs. 21, 22). Sin embargo, existe un cierto cambio estacional que aparece en diciembre, que podría deberse a la interrupción de las masas de agua por efecto de las lluvias. En febrero, los valores tanto del índice de diversidad (2.22-2.96) como del de equitatividad (0.78-0.95) son similares a lo largo del transecto en SOBH. El número de especies se incrementa al alejarse de la costa, pero no así el número de organismos y salvo en el cenote Odyssey, hay mayor número de organismos arriba de la haloclina que abajo de ella. En agosto, la diversidad (2.48-2.99) y la equitatividad (0.83-0.96) son muy similares a los encontrados en febrero, y más parecidos entre sí. El número de especies es también más homogéneo entre cenotes, Na'ach Wennen Ha tuvo la presencia de ocho especies, Odyssey 10, Muknal 11 y Bang ocho especies, nuevamente hay una mayor abundancia por encima de la haloclina. Las profundidades a las que se presenta la haloclina son muy similares a las de febrero. En diciembre, hay una menor H' así como una menor riqueza de especies. La haloclina se vuelve más profunda en los cenotes Na'ach Wennen Ha (12 m), Odyssey (13-14 m) y Muknal (16-18 m) en el cenote Bang la profundidad de la haloclina se mantuvo muy parecida a los otros muestreos (18-20 m) y el contraste entre la masa de agua superior y la inferior no es tan marcado y estable como en febrero y agosto.

Tabla II. Número de especies, organismos por especies, distribución en relación a la haloclina.

feb-13

	# Especies	# Org.	Org↑/Org↓		H'	J'	Haloclina	%↑/%↓		Dist. a costa
N	7	27	22	1	2.49	0.88	10-12m	5.5	31	0.86km
O	6	13	6	7	2.47	0.95	12-13m	7.8	34.2	3.17km
M	7	37	25	12	2.22	0.78	13m	-	-	6.74km
B	11	26	23	2	2.96	0.89	18-19	2.8	34.8	10.17km

ago-13

N	8	52	41	9	2.48	0.83	10-11.7m	2	31	0.86km
O	10	44	23	17	2.86	0.86	12-12.5m	4.2	33.2	3.17km
M	11	47	34	12	2.99	0.83	15-16.5m	4.1	33.1	6.74km
B	10	19	12	6	2.58	0.86	18-20.9m	4.2	32.8	10.17km

dic-13

N	4	44	40	0	1.44	0.72	12m	7.6	-	0.86km
O	7	36	27	4	2.18	0.78	13-14m	13.6	32.7	3.17km
M	4	4	7	0	1.5	0.94	16-18m	5.4	31	6.74km
B	2	19	16	0	1.24	0.78	18-20m	2.71	26.9	10.17km

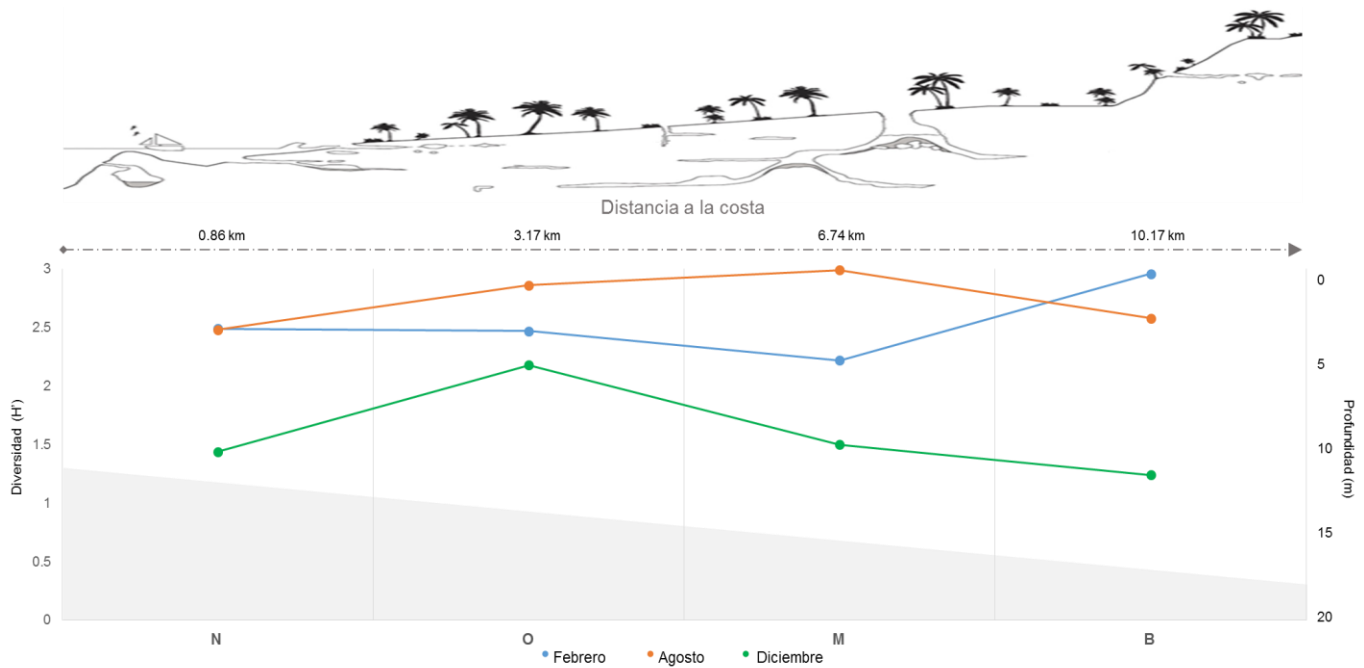


Figura 21. Valores de diversidad (H') en los tres meses de muestreo en cada sitio: N, Na'ach Wennen Ha; O, Odyssey; M, Muknal; B, Bang. La barra gris representa la haloclina a lo largo del SOBH la cual cambia con respecto a la distancia a la costa y profundidad.

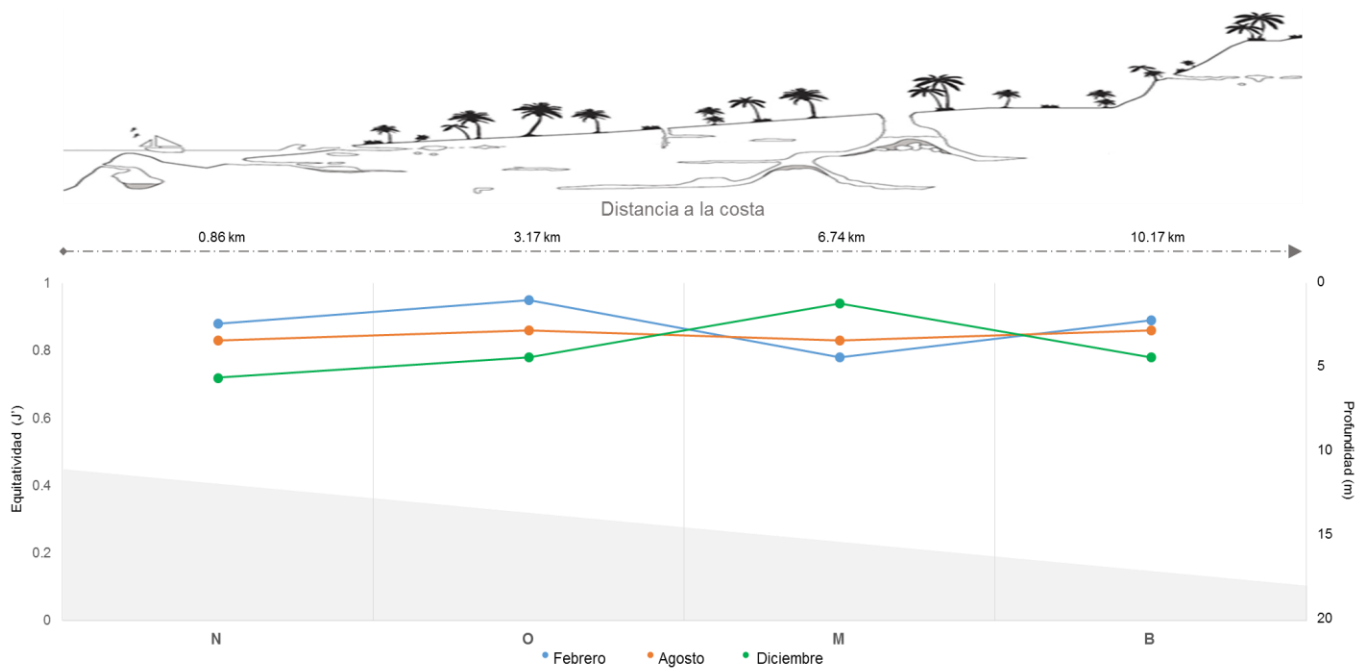


Figura 22. Valores de equitatividad (J') en los tres meses de muestreo en cada sitio: N, Na'ach Wennen Ha; O, Odyssey; M, Muknal; B, Bang. La barra gris representa la haloclina a lo largo del SOBH la cual cambia con respecto a la distancia a la costa y profundidad.

Similitud en el sistema

El SOBH presentó distintos patrones de distribución y abundancia en la columna de agua de los organismos en los distintos puntos de muestreo y en las diferentes temporadas. Las estaciones del transecto conservan un grado de similitud a lo largo del tiempo (Fig. 24). En febrero todo el ramal tiene un grado de similitud del 40%, sin embargo los cenotes Odyssey y Muknal presentan una similitud del 55% mientras que Na'ach Wennen Ha y Bang son similares hasta en un 60%. Para agosto la similitud en todo el sistema de nuevo 40%, los cenotes Odyssey y Muknal son similares en un 75% mientras que el cenote Bang es similar a éstos en un 60%. En diciembre la similitud fue del 35% para todo el ramal, cenote Na'ach Wennen Ha y Odyssey presentaron una similitud del 65% y fue similar a éstos en un 50%.

Al compararse los tres meses de muestreo junto con sus cuatro puntos muestreados, se obtiene una similitud del 52% para todo el sistema, siendo más similares los cenotes Odyssey y Bang compartiendo el 72% de las especies encontradas, el cenote Muknal comparte el 65% de las especies y Na'ach Wennen Ha 52% (Fig. 25). Cuando se comparó la similitud de cada cenote con los tres meses de muestreo se observó que todos los puntos de muestreo se comportan de la misma manera, es decir Na'ach Wennen Ha es un 77% más similar en febrero y agosto mientras que en diciembre sólo es un 42% similar (Fig. 26). Los cenotes restantes fueron similares de la misma manera, es decir todos presentaron una similitud mayor en los meses de febrero y agosto.

La similitud anual en todo el ramal es del 35% (Fig. 27); sin embargo, se aprecia la formación de 4 grupos que son similares en un 60% (Fig. 28). No se observa ningún patrón definido, sino al contrario, se mezclan localidades y fechas de muestreo.

Cambio espacio- temporal en la riqueza y abundancia

En el análisis de varianza de bloques para las riquezas no se encontraron diferencias significativas por localidad ($F_{2y6}=1.32$, $p=0.33$), ni por estación ($F_{3y6}=0.89$, $p=0.49$).

Para el análisis de varianza de bloques de las abundancias no se encontró diferencia significativa por localidad ($F_{2y6}=0.25$, $p=0.85$), mientras que entre estaciones, si se encontró una diferencia significativa ($F_{2y6}=6.48$, $p=0.03$). La prueba a posteriori indicó que sólo existe diferencia significativa entre agosto y diciembre.

A lo largo del sistema se observó que la abundancia de los organismos son inversamente proporcionales con respecto a la distancia de la línea de costa (Fig. 28).

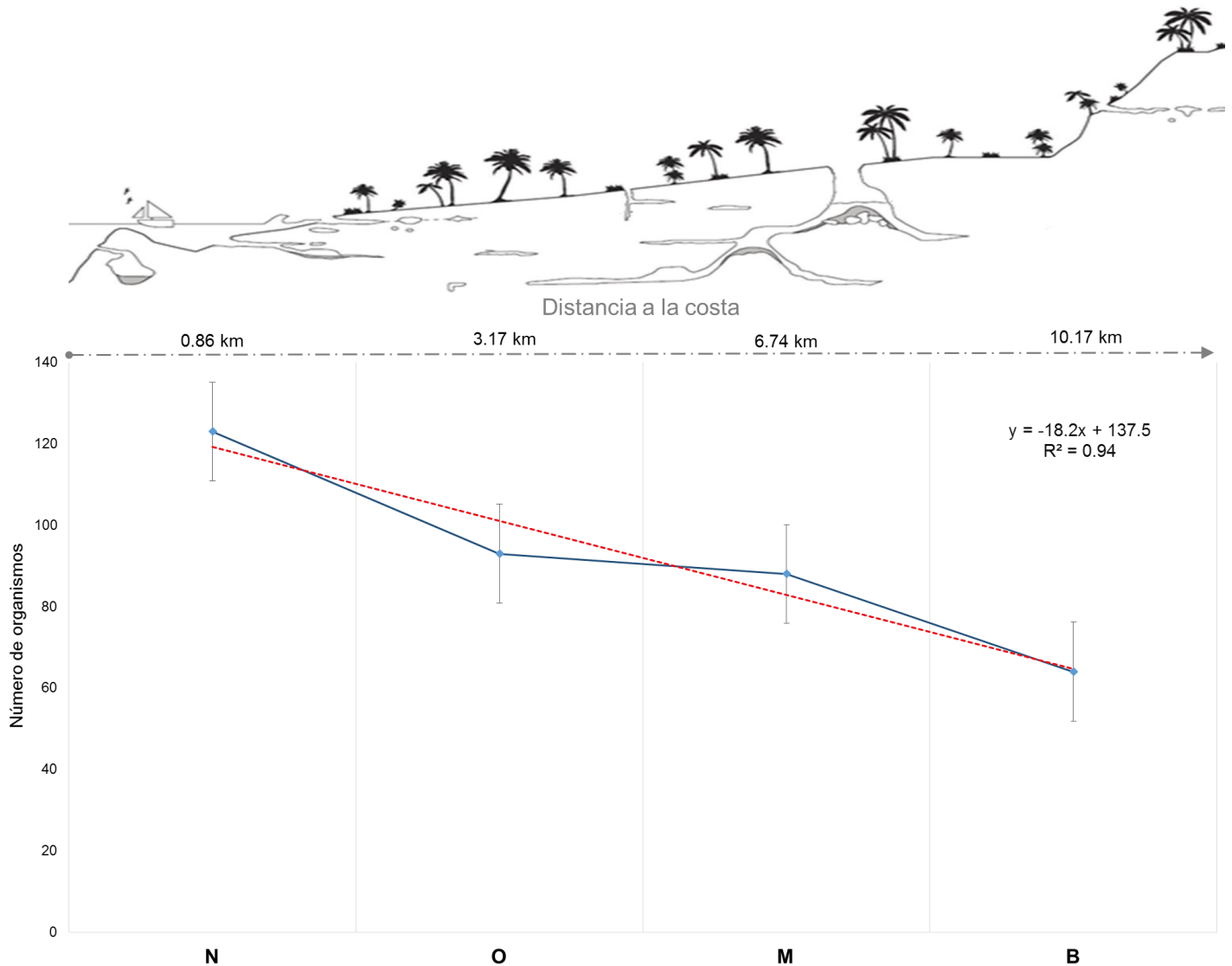


Figura 23. Abundancias totales de los organismos por cada sitio de muestreo con respecto a distancia a la costa: N, Na'ach Wennen Ha; O, Odyssey; M, Muknal; B, Bang.

Cambio espacio- temporales en la diversidad de Shannon

Las pruebas de *t* pareadas no mostraron diferencias significativas en ninguno de los casos (agosto-febrero $t_{0.05(2),210}=1.972$; agosto-diciembre $t_{0.05(2),149}=1.976$; $t_{0.05(2),198}=1.972$).

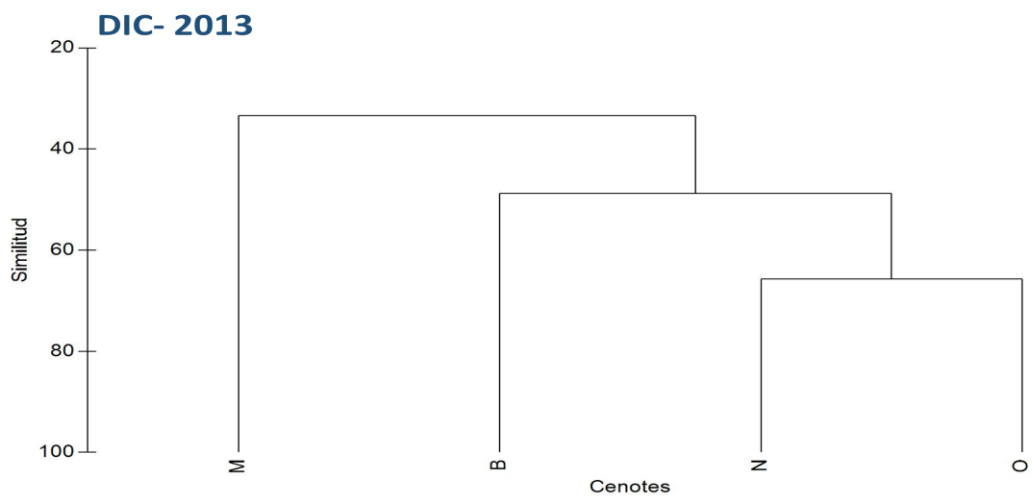
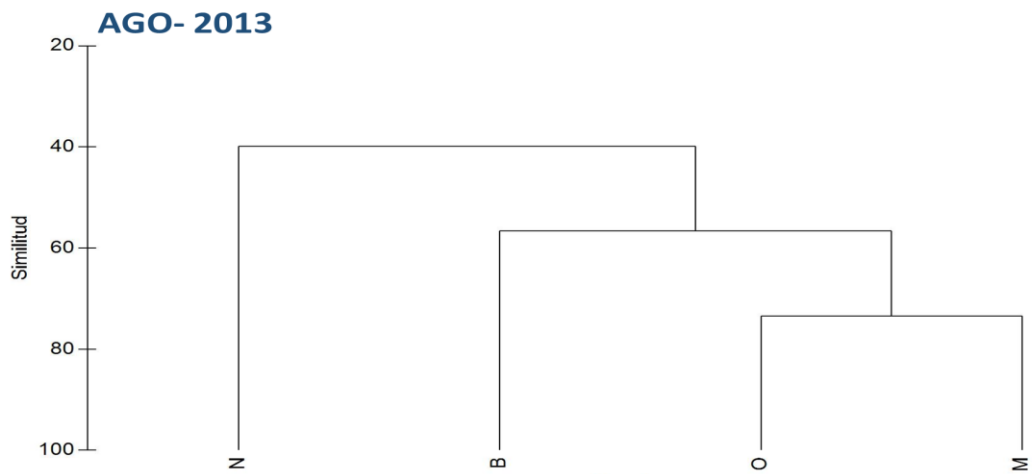
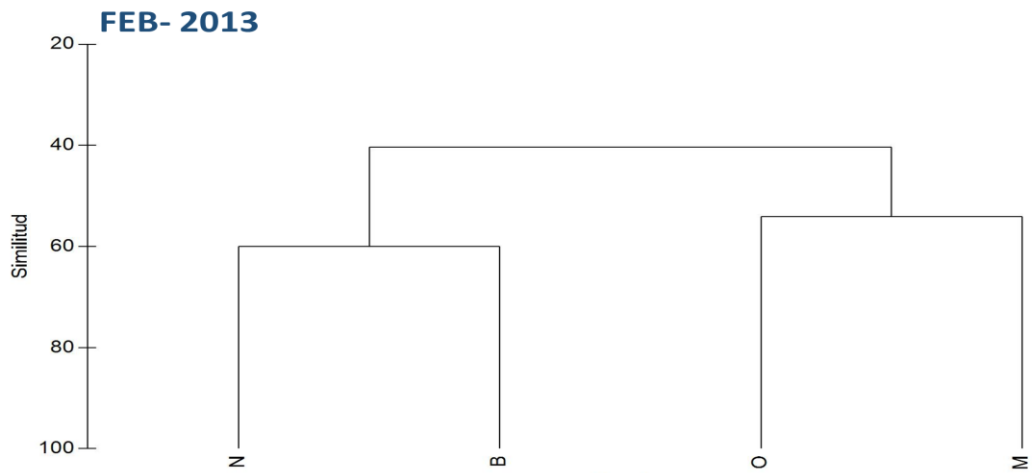


Figura 24. Similitud entre los cuatro puntos de muestreo (N, Na'ach Wennen Ha; O, Odyssey; M, Muknal y B, Bang.) en los tres diferentes meses de acuerdo al estadístico de Bray-Curtis

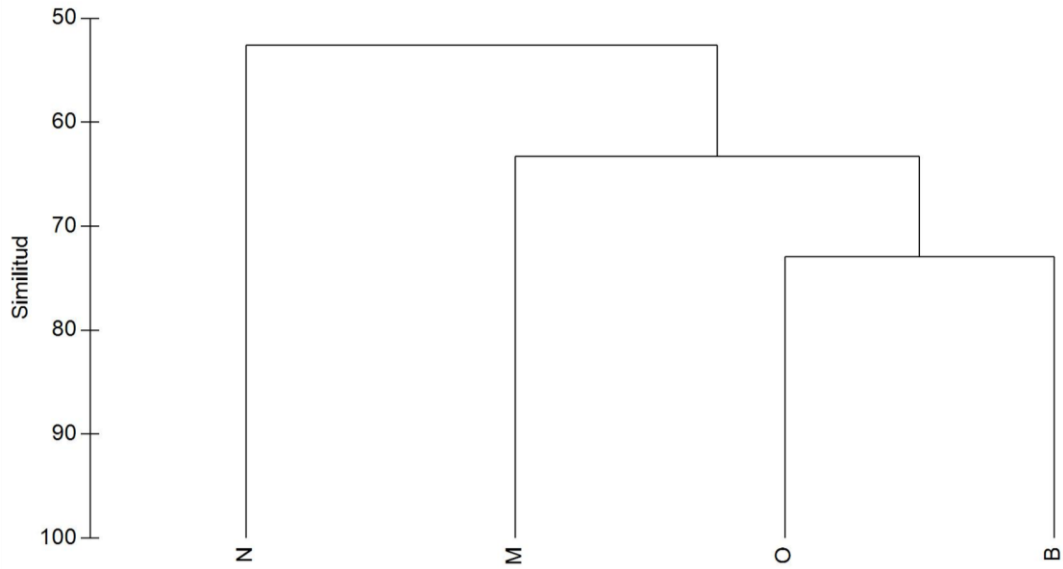


Figura 25. Similitud de las localidades del SOBH considerando los tres muestreos juntos.

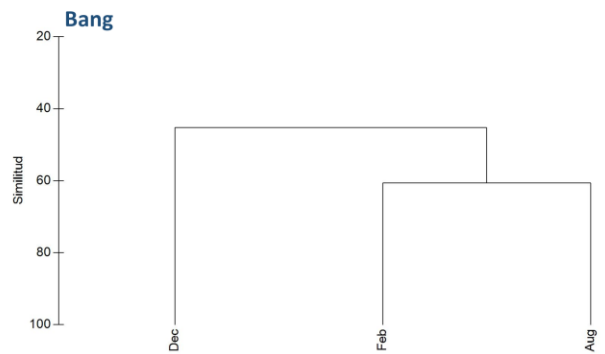
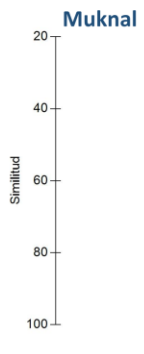
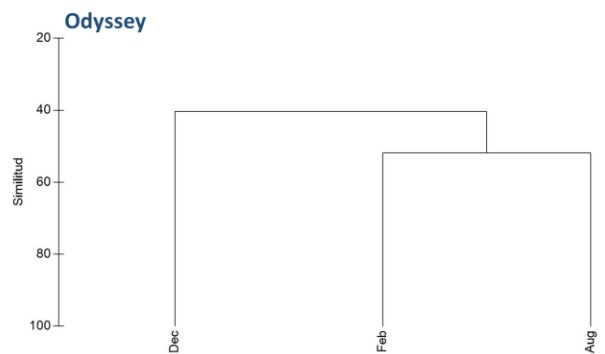
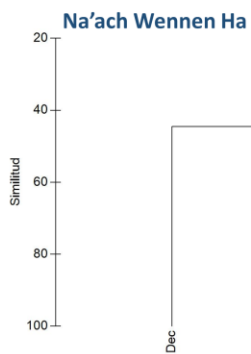


Figura 26. Similitud anual de los cuatros puntos de muestreo con respecto a fecha de muestreo.

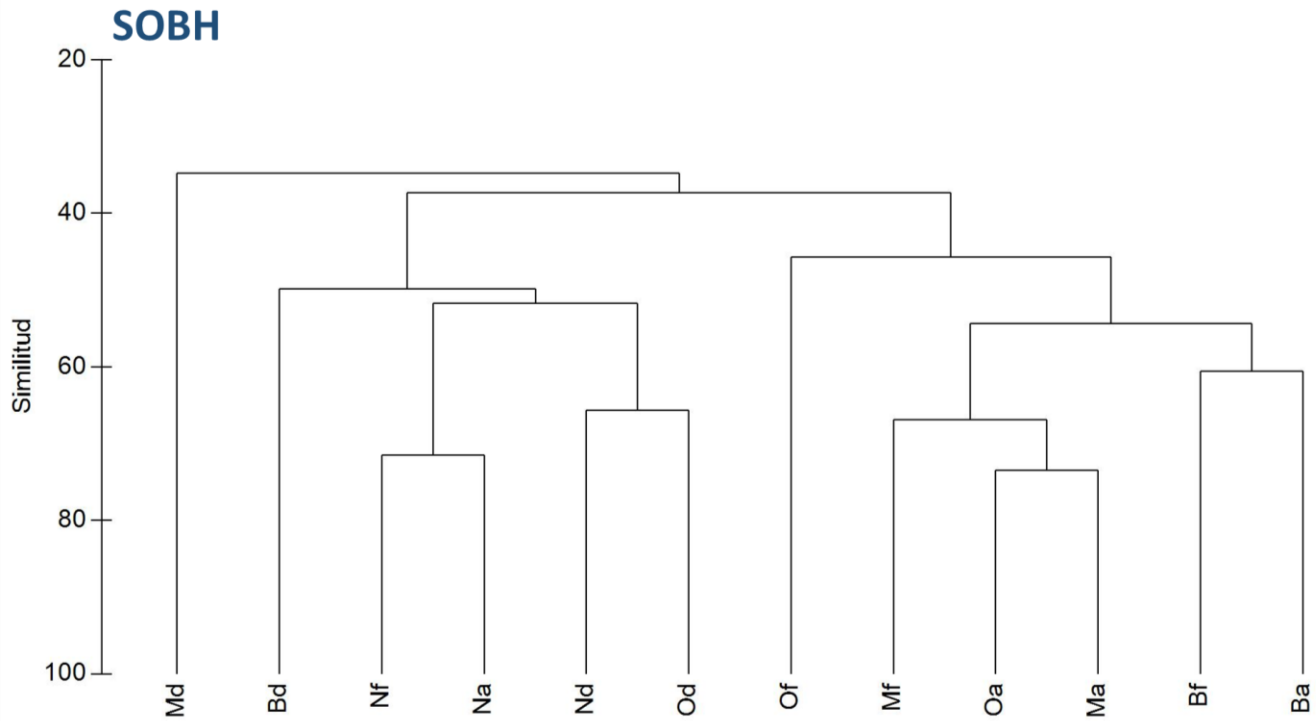


Figura 27. Similitud global considerando las cuatro localidades y los tres muestreos: N, Na'ach Wennen Ha; O, Odyssey; M, Muknal; B, Bang; f, febrero; a, agosto y d, diciembre.

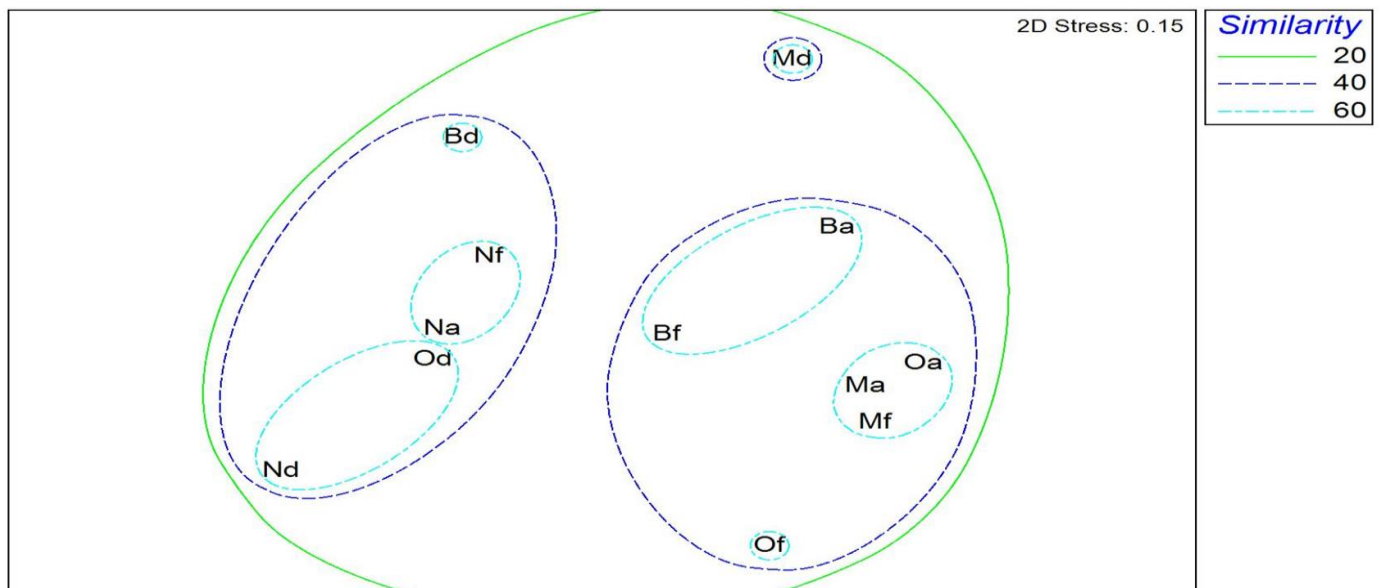


Figura 28. Gráfica de similitud que presentó el SOBH considerando las cuatro localidades y los tres muestreos: N, Na'ach Wennen Ha; O, Odyssey; M, Muknal; B, Bang; f, febrero; a, agosto y d, diciembre.

DISCUSIÓN

Consideraciones hidrológicas

Se comprobó que las aguas presentes en los cenotes del transecto estudiado contienen altas concentraciones salinas (Fig. 8), principalmente en las porciones más profundas. El contenido de sales en este tipo de cuerpos de agua se encuentra influenciado por la dilución de la roca caliza por parte de las aguas meteóricas, así como por la intrusión de agua marina por los conductos y a través de la matriz de roca porosa (Schmitter-Soto *et al.*, 2002; Beddows, 2003). Schmitter-Soto *et al.* (2002) han reportado un enriquecimiento relativo del sodio en relación con el calcio a medida que se incrementa la conductividad tanto a mayor profundidad como en cercanías de la costa, el cual es asociado con la influencia directa del agua de mar. Esta condición sugiere que en el caso de SOBH se podría presentar una mayor influencia de las aguas marinas sobre las características salinas del agua, principalmente la del fondo. La salinidad tuvo una variación entre 2‰ y 35‰ para todo el sistema.

En plataformas costeras carbonatadas recientes e islas oceánicas, esta masa dulceacuícola generalmente se encuentra como un lente de agua regionalmente extenso con un espesor máximo lejos de la costa el cual se reduce en cercanías a ésta, donde el agua se descarga debido al gradiente hidráulico, y se mantiene distinta del agua marina debido a las diferencias en densidad entre las dos masas determinada por la concentración relativa de sal (Beddows, 2003). Las características hidrológicas del área de estudio sugieren que existe una alta conectividad dentro de cada sistema anquihalino. La posición de la haloclina cada vez más profunda al alejarse de la costa, es evidencia de que las dos masas de agua principales están formando un continuo. Los pocos estudios sobre trazado de agua dentro de estos sistemas (Beddows *et al.*, 2002, 2007) sugieren que las masas de agua dentro de los sistemas de cenotes tienen una alta conectividad ya que existe un flujo significativo y constante de aguas subterráneas a través de esta región. La variabilidad de diciembre en nuestro muestreo pudo ser efecto de la temporalidad ya que los sitios se muestrearon durante los diferentes meses del año coincidiendo con Beddows (2003), que sugiere que estos cuerpos de agua se encuentran influenciados por rasgos geomorfológicos, época del año y la incidencia de eventos climáticos y oceanográficos, entre ellos la estacionalidad e intensidad de los vientos y mareas, las precipitaciones y la presencia de huracanes (Díaz-Arce *et al.*, 2000; Cervantes-Martínez *et al.*, 2002; Schmitter-Soto *et al.*, 2002; Beddows, 2003).

Lo observado refleja claramente que existe gran intrusión del agua de mar que penetra en los acuíferos kársticos y el gran volumen de movimiento que tiene el agua dulce en las descargas de tales sistemas, por lo que se debe determinar de forma explícita como esta agua puede tener un impacto significativo sobre los ecosistemas costeros (Moore, 2010). Este patrón de flujo y conexión en el SOBH puede ser el resultado de lo descrito por Beddows (2007) en donde el enfriamiento de agua de mar que es más caliente al moverse tierra adentro en el sistema desde la costa, opuesta a la dirección de flujo que tiene el agua dulce en el sistema, la cual es más fría produce una circulación por convección geotérmica creando más corrientes y flujos laminares de agua.

Patrones de distribución

La dispersión de los organismos en la columna de agua dentro de la cenote, muestra que la mayor diversidad se encuentra en la capa de agua dulce o salobre en donde habitan 10 de las 15 especies registradas (*H. mexicana*, *T. unidens*, *A. cenotensis*, *S. cokei*, *S. holthuisi*, *M. cenoticola*, *T. cernua*, *T. mitchelli*, *T. pearsei*, *C. morleyi*), sólo tres de las 15 especies registradas se distribuyen en toda la columna de agua (*C. anops*, *T. sp* y larvas de palemónido), mientras que otras tres especies presentan afinidades totalmente salinas (*X. tulumensis*, *M. mayana*, *C. nohochi*). De esta manera se pudo reforzar la información existente a cerca del hábitat de estos organismos que ha sido descrito por distintos autores (Iliffe *et al.*, 1984; Iliffe, 1992, 1993, 2013; Cals y Monod, 1988; Holsinger, 1977, 1989, 1996; Kallmeyer y Carpenter, 1996; Schram, 1986; Wilkens, 1982 y Yager, 1987). Significa también que al estar preferentemente en el agua dulce es una fauna especializada que tiene pocas probabilidades de dispersión a través del agua marina costera.

Bishop *et al* (2004) realizó un estudio sobre el metabolismo de algunos organismos anquihalinos, estos estudios le permitieron concluir que la fauna anquialina se adapta a su medio ambiente a través de tasas metabólicas muy bajas y de tamaños pequeños, y, además, su maquinaria enzimática permite periodos largos de anoxia. Parecen estar utilizando estrategias similares para los organismos que residen en los mínimos de oxígeno: la maximización de la eficiencia de la extracción de oxígeno del agua, así como tener una reducción de proteínas y un aumento de los lípidos, que puede servir como un depósito de energía cuando el suministro de alimentos está limitando en estos ambientes hostiles, con baja disponibilidad de alimentos con temperaturas elevadas y zonas anóxicas (Schmidt, 1925; Sewell y Fage, 1948; Banse, 1964).

La distribución y abundancia de las especies a lo largo del gradiente muestra que no todas las especies están presentes en los cuatro sitios de muestreo y además de que no todas las especies son igual de abundantes. También se puede ver que no hay especies específicas de ciertas partes del sistema. Lo que ésto indica es que no hay fragmentación del hábitat que pudiera producir el aislamiento de individuos o poblaciones. Al contrario, lo que se aprecia es un alto grado de conectividad. Los análisis de similitud indican que tanto los sitios como los muestreos en distintas fechas son muy parecidos, aunque no deja de existir cierta varianza en la composición y abundancia.

Como apoyo a la idea de que no existe fragmentación dentro del ramal estudiado de SOBH, se tienen los valores de H' y J' que son muy similares a través de las localidades y muestreos, y que consideran las mismas especies. Se observó que hubo especies raras que sólo se colectaron una vez; sin embargo las especies abundantes se distribuyeron por todo el transecto.

Escala de variación

Una pregunta central del presente estudio es si se podría detectar en un transecto de 12 km en el ramal norte del SOBH algún indicio de fragmentación, ya fuera en las masas de agua o en la abundancia y composición de las especies. Hasta este punto, la evidencia sugiere que dentro de un sistema hay una alta conectividad, de manera que la escala a la cual puede darse el aislamiento debe ser mayor. Una posibilidad es que exista cierto aislamiento entre sistemas, por ejemplo entre SOBH y Sac Actun o Nohoch Nah Chich.

No hay un patrón generalizado que se haya descrito hasta ahora para sistemas anquihalinos. Por una parte se pueden encontrar grandes diferencias en las poblaciones en distancias muy cortas, como el estudio de Santos (2006) en donde utilizó al decápodo *Halocaridina rubra* para ver si existía una diferencia significativa entre 16 poblaciones. El autor examinó organismos de 10 localidades distintas en ambientes anquihalinos dentro de una misma isla de Hawaii. Se obtuvieron 135 haplotipos distintos y un nivel de divergencia entre las poblaciones del este y del oeste que indican que los dos grupos han estado separados por 1.17 – 2.13 millones de años. A lo largo de la costa observó una subdivisión de las poblaciones y que el flujo génico es muy poco o no existe entre poblaciones a más de 30 km de separación. La estructura poblacional y demografía de *H. rubra* en Hawaii está influenciada por la hidrología regional, geología, vulcanismo y dos

eventos de colonización distintos de la isla. Esto demostró que las poblaciones de organismos anquialinos endémicas pueden tener niveles significativos de la estructura genética y niveles restringidos de flujo génico en escalas geográficas limitadas.

Contrario a lo anterior, es el caso en donde las poblaciones que habitan en cuevas en lados opuestos de la tierra tal como sucede en algunas especies remipedios, ostrácodos y termosbaenáceos se cree que son relictos cuyos antepasados habitaron el mar de Tetis durante el Mesozoico (Humphreys, 2000; Hunter *et al.*, 2008; Iliffe *et al.* 1984; Zakšek *et al.*,2007). Algunos taxones anquialinos están presentes en el Mediterráneo, pero otros, especialmente remipedios y termosbaenáceos, están ausentes. Esta ausencia de algunos taxones anquialinos en el Mediterráneo tiene respuesta teniendo en cuenta que esta cuenca permaneció completamente seca durante largos períodos de tiempo durante el Mioceno. Especialmente el camarón átyido *Typhlatya* muestra una distribución interesante, con 17 especies conocidas que habitan en agua dulce y cuevas anquialinas en la región mediterránea, Bermuda, Isla Ascensión, lugares del Caribe como Cuba y Yucatán, y las Islas Galápagos (Álvarez *et al.*, 2005). La familia de camarón Procarididae contiene un género con especies en el medio del Atlántico y el Caribe, así como Hawai y la presencia del camarón anquialino *Antecaridina lauensis* que se encuentra en el Mar Rojo, el Canal de Mozambique, las Islas Salomón, Japón, Fiji y Hawaii (Maciolek, 1983). Estos ejemplos muestran que se puede conservar un flujo genético de tal magnitud que prevenga la diferenciación (Kano y Kase, 2004). El caso extremo es en donde en un sólo cenote o cueva “Oven Rock Cave” en Great Guana Cay (Cayos Exuma, Bahamas) ha habido un intenso proceso de especiación, mostrando que dentro de una cueva puede darse la diferenciación. Oven Rock Cave contiene una de las más diversas comunidades de estigobios anquialinos conocidos hasta la fecha. Además de la nueva especie de *Pleomothra fragilis* (Koenemann *et al.*, 2008), la cueva contiene al remipedio *Godzillioptomus cf. frondosus*; los copépodos *Bofuriella vorata* Fosshagen, Boxshall y Iliffe, 2001; *Bomburiella gigas* Fosshagen, Boxshall y Iliffe de 2001, *Enantronoides bahamensis* Fosshagen, Boxshall y Iliffe, 2001; y *Oinella longiseta* Fosshagen, Boxshall y Iliffe, 2001; los ostrácodos halocípridos *Deeveya exleyi* Kornicker y Iliffe, 1998, *Humphreysella exuma* Kornicker y Iliffe, 1998, *Humphreysella kakuki* Kornicker y Iliffe, 2000, y *Spelaeoecia capax* Kornicker, 1990 (Kornicker *et al.*, 1990.); los isópodos cirolánidos *Bahalana exumina* Botosaneanu y Iliffe, 2002 y *Cirolana (Cirolana) troglexuma* Botosaneanu y Iliffe, 1997; el anfípodo *Spelaeonicippe provo* Stock y Vermeulen, 1982; los camarones *Macromaxillocaris bahamaensis* Álvarez, Iliffe y Villalobos, 2006, y

Barbouria cubensis (Von Martens, 1872), el termosbaenáceo *Tulumella* sp.; y el poliqueto *Pelagomacellicephala* (Koenemann *et al.*, 2008). Con estos ejemplos se revisa, muy brevemente, que la escala a la cual puede ocurrir la diferenciación dentro de los sistemas anquihalinos varía desde adentro de una sola cueva aislada hasta entre islas, pasando por sistemas de cuevas adyacentes.

Con base en el número de especies estigobíticas, el archipiélago de las Bahamas parece haber sido un posible centro de origen de la fauna anquialina. Un ejemplo es la clase Remipedia, ya que 15 de 20 especies descritas habitan cuevas de las Bahamas (Koenemann *et al.*, 2008b;.. Daenekas *et al.*, 2009), mientras que el orden Halocyprida que contiene ostrácodos anquialinos, está representado en Bahamas por 4 de las 11 especies del género *Humphreysella*, 6 de las 11 especies del género *Spelaeoecia*, y las 8 especies existentes de *Deeveya* (Kornicker *et al.*, 2007).

Santos y Weese (2001) mencionan cómo la demografía, estructura de la población y la historia evolutiva de los organismos anquialinos endémicos pueden estar íntimamente acoplados a la historia geológica particular de su hábitat físico. Para *Halocaridina*, este acoplamiento se debe a los rasgos de historia de vida, tales como el tamaño de un huevo grande, el desarrollo abreviado, hábitat de larvas restringido y el modo de alimentación de las larvas aislando eficazmente a los individuos sobre las nuevas "islas" (es decir, distintos acuíferos y sus hábitats anquialinos) tras la dispersión exitosa y/o un evento de fragmentación alopátrica (Santos, 2006; Craft *et al.*, 2008). Por lo tanto, no sería sorprendente encontrar que este escenario, acompañado por tasas excepcionales de divergencia, se extiende a otras especies anquialinas con rasgos de historia de vida similares o que pertenecen a grupos con capacidad de dispersión reducida, por ejemplo, anfípodos (Finston *et al.*, 2007).

Un total de 43 de 45 especies de crustáceos, principalmente decápodos, son endémicos de la península de Yucatán (Ilfie, 1993; Álvarez y Ilfif, 2008). El alto nivel de endemismo se explica como consecuencia del aislamiento geográfico de las poblaciones fundadoras (Barr y Holsinger, 1985). Por lo general, las poblaciones estigobias exhiben una estructura genética similar a la predicha por la teoría de islas (Verovnik *et al.*, 2003), que establece que las poblaciones son genéticamente fragmentadas con haplotipos exclusivos y eventos de dispersión periódica (Hedrick, 2000). La estructura resultante es la consecuencia de un flujo limitado de genes como resultado de la distribución discontinua y las capacidades de dispersión reducida de la fauna estigobia (Verovnik *et al.*, 2004).

En el SOBH es evidente que la riqueza de especies y la abundancia de cada grupo de crustáceos encontrado es alto, hay especies o miembros de cada género en casi todos los cenotes estudiados. También es claro que el nivel de endemismo dentro de cada cueva en la península de Yucatán es bajo a comparación de otras cuevas anquihalinas del mundo. En cualquier caso, es posible distinguir un patrón en el cual las especies raras de la península de Yucatán se encuentran en cenotes o cuevas más alejados de la costa, con poca influencia directa de las mareas. Mendoza (1988) menciona que en los cenotes más alejados de la costa, no ingresan componentes ícticos marinos; solamente aparecen especies primarias totalmente dulceacuícolas o secundarias derivados de mayor tolerancia salina, lo que coincide con la distribución de la fauna encontrada en el transecto del SOBH. Aún existen pocos estudios que respondan a la hipótesis sobre las cuestiones evolutivas de estos animales en relación con la historia geológica de esta zona (Holsinger, 1986; Wilkens, 1982). En particular, estudios genéticos realizados con el átyido *T. mitchelli* de la península de Yucatán, sugieren que las diferentes poblaciones son congruentes con un modelo de cuellos de botella (variación de 1.6%), debido a las variaciones del nivel del mar que han afectado al acuífero en la península de Yucatán. Sin embargo, este índice de fijación asume que las poblaciones han estado en equilibrio durante mucho tiempo, por lo que es posible obtener valores bajos en poblaciones con variación vestigial (Templeton, 2006).

Los continuos cambios del nivel del mar que modificaron la extensión del acuífero en la península de Yucatán, pudieron haber producido la extirpación de algunas poblaciones en zonas invadidas por el mar, concentrando así haplotipos sobrevivientes en áreas más reducidas. Esto es probable teniendo en cuenta que, durante el período interglaciar hace 125 000 años, el nivel del mar era 4-7 m más alto de lo que es hoy, y, a través del último episodio glacial hace 18 000 años, el nivel del mar descendió un máximo de 120 m en comparación con el nivel actual, alcanzando su nivel actual hace sólo 5000 años (Beddows, 2003). Estos cambios son críticos si pensamos en que el área de estudio se encuentra entre los 5-10 m sobre el nivel del mar y que la profundidad promedio en los cenotes y cuevas estudiadas se encuentra en el intervalo de 10-30 m, con la haloclina entre 10-20 m, dependiendo de la distancia de la costa. Como lo sugirieron Botello y Álvarez (2010), el patrón de variación que muestran las poblaciones de *Creaseria morleyi* puede ser explicado mediante la contracción de la distribución en eventos de descenso del nivel del mar y la recuperación de la distribución a través de la península durante periodos en los cuales el nivel del mar sube. Este mecanismo podría ser útil para explicar

la presencia de algunas especies en varios sistemas anquihalinos que no tienen una conexión actual obvia.

Cabezas *et al* (2012) no encontraron diferencias significativas entre las poblaciones de la langostilla *Munidopsis polymorpha* en Lanzarote, Islas Canarias, por lo que concluyeron que hubo un evento fundador reciente con pocos individuos, o un evento de colonización antigua. En el caso de éste último, los efectos de una reducción en el tamaño de la población pudieron pasar inadvertidos por los marcadores genéticos y sus métodos. Para ambos escenarios, la capacidad de la especie para alcanzar poblaciones localmente grandes y densas dentro del tubo de lava podría haber impedido que los efectos de la deriva debido a los cambios demográficos recientes fueran detectados. Concluyeron que la homogeneidad genética dentro de los sistemas anquihalinos sugiere que no existe flujo genético significativo con otras poblaciones fuera del sistema de tubo de lava estudiado. Esto refuerza el alto grado de aislamiento y endemismo de la especie.

Los resultados de este estudio sugieren que las poblaciones de los diferentes puntos de muestreo dentro del SOBH tienen un alto grado de conectividad. Así mismo, la presencia en otros sistemas anquihalinos, presumiblemente no conectados son SOBH, de la mayoría de las especies encontradas sugiere que la escala a la cual se está dando el aislamiento es mucho mayor. Es posible, siguiendo el modelo propuesto por Botello y Álvarez (2010) que la especiación en la península de Yucatán sea un proceso que ocurre solamente durante episodios de aislamiento extremo debido a los cambios en el nivel del mar. La información que se deriva del estudio de la distribución actual de la mayoría de las especies es consistente con esta idea.

CONCLUSIONES

- La posición de la haloclina a lo largo del gradiente de distancia que cubrió el transecto dentro del SOBH sugiere un alto grado de conectividad dentro del sistema.
- La riqueza de especies que se reconoció dentro de SOBH, 15 especies, representa una fracción importante, el 33%, de la fauna anquihalina conocida para toda la península.
- Se encontró que la fauna anquihalina del SOBH se distribuye preferentemente en la capa de agua dulce, con una fracción de especies (3, 20%) que siempre se encuentra debajo de la haloclina.
- Se encontró que la abundancia de organismos disminuye al aumentar la distancia de la costa, lo que sugiere un cierto grado de dependencia del aporte de nutrientes que llegan al sistema a través de la influencia de las mareas.
- El grado de similitud, en términos de presencia de especies, entre los puntos de colecta dentro del transecto trazado en SOBH fue muy alto.
- Al igual que en muchas otras comunidades no todas las especies aparecen con la misma frecuencia ni en todos los puntos de muestreo; se encontraron 4 (27%) especies abundantes, 6 (40%) especies frecuentes, 5 (33%) especies comunes.

Se concluye que la escala a la que se da el aislamiento que pudiera generar nuevas especies debe ser entre sistemas, pues dentro de SOBH la evidencia sugiere una fauna común.

LITERATURA CITADA

- Alatalo, R.V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos*, 37: 199-204.
- Álvarez, F. y G. Rodríguez-Almaraz (Editores). 2008. *Crustáceos de México: Estado actual de su conocimiento*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, Nuevo León, México, ISBN 978-970-694-482-5, 522 p.
- Álvarez, F., T.M. Iliffe y J.L. Villalobos. 2005. New species of the genus *Typhlatya* Creaser, 1936 (Decapoda: Atyidae) from anchialine caves in Mexico, the Bahamas and Honduras. *Journal of Crustacean Biology*, 25(1): 81-94
- Álvarez, F., E. Escobar-Briones y J. Alcocer. 2000. Sistemas anquihalinos en México. *Ciencia y Desarrollo*, 26(155).
- Back, W. y B.B. Hanshaw. 1970. Comparison of chemical hydrogeology of the carbonate peninsulas of Florida and Yucatán. *Journal of Hydrology*, 10:330–368.
- Back, W., B. B. Hanshaw, T. E. Pyle, L. N. Plummer, y A. E. Weidie. 1979. Geochemical significance of groundwater discharge and carbonate solution to the formation of Caleta Xel Ha, Quintana Roo, Mexico. *Water Resources Research*, 15:1521–1535.
- Back, W., 1985. Hydrogeology of Yucatan. En: W.C. Ward y A.E.W. Back (eds.). *Geology and hydrogeology of Yucatan and Quaternary geology of northeastern Yucatan Peninsula*. New Orleans Geological Society, Pp. 99-119.
- Back, W., B.B. Henshaw, J.S. Herman y J.N. Van Driel. 1986. Differential dissolution of a Pleistocene reef in the ground-water mixing zone of coastal Yucatan, Mexico. *Geology*, 14: 137-140
- Barr, T.C., Jr. y J.R. Holsinger. 1985. Speciation in cave faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16: 313 - 337.
- Bishop, R. E., B. Kakuk y J. J. Torres. 2004. Life in the hypoxic and anoxic zones: metabolism and proximate composition of Caribbean troglobitic crustaceans with observations on the water chemistry of two anchialine caves. *Journal of Crustacean Biology*, 24: 379–392.
- Creaser, E.O. 1936. *Crustacea from Yucatan*. Carnegie Institution of Washington, 457: 117-132.
- Banase, K. 1964. On the vertical distribution of zooplankton in the sea. En: M. Sears (ed.). *Progress in Oceanography*. Pergamon Press, New York. 2: 53-125.

- Beddows, P.A. 2003. Cave Hydrology of the Caribbean Yucatan Coast. Bulletin 11, Association of Mexican Cave Studies, 96 pp.
- Beddows, P.A., P.L. Smart, F.F. Whitaker y S.L. Smith. 2003. Density stratified groundwater circulation on the Caribbean Coast of the Yucatan peninsula, Mexico. British Cave Research Association Science Symposium. Journal of Cave and Karst Science, 29(2):91.
- Beddows, P.A., P.L. Smart, F.F. Whitaker y S.L. Smith. 2007. Decoupled fresh–saline groundwater circulation of a coastal carbonate aquifer: spatial patterns of temperature and specific electrical conductivity. Journal of Hydrology, 346 (1), 18–32.
- Botello, A., T.M. Iliffe., F. Álvarez., C. Juan., J. Pons y D. Jaume. 2013. Historical biogeography and phylogeny of *Typhlatya* cave shrimps (Decapoda: Atyidae) based on mitochondrial and nuclear data. Journal of Biogeography, 40(3): 594-607.
- Botello, A. y F. Álvarez. 2006. Allometric growth in *Creaseria morleyi* (Creaser, 1936) (Decapoda: Palaemonidae), from the Yucatan Peninsula, Mexico. Caribbean Journal of Science, 42(2): 171-179.
- Botello, A. y F. Álvarez. 2010. Genetic variation in the stygobitic shrimp *Creaseria morleyi* (Decapoda: Palaemonidae): evidence of bottlenecks and re-invasions in the Yucatan Peninsula. Biological Journal of the Linnean Society, 99: 315-325.
- Botosaneanu, L. 1980. *Stygiomysis holthuisi* found on Anguilla (Crustacea, Mysidacea). Studies on the fauna of Curacao and other Caribbean Islands, 61(190):128-132.
- Botosaneanu, L. y T.M. Iliffe. 1997. Four new stygobitic cirolanids (Crustacea: Isopoda) from the Caribbean – with remarks on intergeneric limits in some cirolanids. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie, 67:77-94.
- Botosaneanu, L. y T.M. Iliffe. 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, 72:101-112.
- Bowman, T.E. 1977. A review of the genus *Antromysis* (Crustacea: Mysidacea), including new species from Jamaica and Oaxaca, Mexico, and a redescription for *A. cenotensis*. Association of Mexican Cave Studies, Bulletin. 6:27-38.
- Bowman, T.E. 1984. Mysidacea. Stygofauna Mundi, p. 405-409.
- Bowman, T.E. 1987. *Bahalana mayana*, a new troglobitic cirolanid isopod from Cozumel Island and the Yucatan Peninsula, Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington, 100(3):659-663.

- Bowman, T.E. y T.M. Iliffe. 1988. *Tulumella unidens*, a new genus and species of thermosbaenacean crustacean from the Yucatan Peninsula, México. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 101: 221-226.
- Bowman, T.E., T.M. Iliffe, y J. Yager. 1984. New records of the troglobitic mysid genus *Stygiomysis*: *S. clarkei*, new species, from the Caicos Islands, and *S. holthuisi* (Gordon) from Grand Bahama Island (Crustacea: Mysidacea). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 97(3):637-644.
- Cabezas, P., F. Alda, E. Macpherson, y A. Machordom. 2012. Genetic characterization of the endangered and endemic anchialine squat lobster *Munidopsis polymorpha* from Lanzarote (Canary Islands): management implications. *ICES Journal of Marine Science*, doi:10.1093/icesjms/fss062
- Cals, P. y T. Modod. 1988. Évolution et biographie des Crustacés Thermosbénacés. *Les Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, 307: 341-348.
- Cervantes-Martínez, A., M. Elías-Gutiérrez y E. Suárez-Morales. 2002. Limnological and morphometrical data of eight karstic systems “cenotes” of the Yucatan Peninsula, Mexico, during the dry season (February-May, 2001). *Hidrobiologia*, 482: 167-177
- Christiansen K. 1995. La evolución de la vida cavernícola. *Mundos Subterráneos UMAE*, 7: 25-33.
- Chumba-Segura, L. 1983. Brotulidae: *Typhliasina pearsei*. *Fauna de Los Cenotes de Yucatan*, Universidad Autónoma de Yucatán, Merida, 9pp.
- Craft, J. D., A. D. Russ, M. N. Yamamoto, T. Y. Iwai, S. Hau, J. Kahiapo, C. T. Chong, S. Ziegler-Chong, C. Muir, Y. Fujita, D. A. Polhemus, R. A. Kinzie y S.R. Santos. 2008. Islands under islands: The phylogeography and evolution of *Halocaridina rubra* Holthuis, 1963 (Crustacea: Decapoda: Atyidae) in the Hawaiian archipelago. *Limnology and Oceanography*, 53: 675-689.
- Creaser, E.P. 1936. Crustaceans from Yucatan. The cenotes of Yucatan: a zoological and hydrographic survey. *Carnegie Institution of Washington*, pp. 117–132.
- Creaser, E.P. 1938. Larger cave Crustacea of the Yucatan Peninsula. *Fauna of the caves of Yucatan*. *Carnegie Institution of Washington*, pp.159–164
- Daenekas, J., T.M. Iliffe, J. Yager y S. Koenemann. 2009. *Speleonectes kakuki*, a new species of Remipedia (Crustacea) from Anchialine and sub-seafloor caves on Andros and Cat Island, Bahamas. *Zootaxa*, 2016: 51-66.

- Danielopol, D.L. 1990. The origin of anchialine cave fauna-the "deep sea" versus the "shallow water" hypothesis tested against the empirical evidence of the Thaumatoocyprididae (Ostracoda). *Bijdragen tot der Dierkunde*, 60: 137-143.
- Díaz-Arce, V., J.A. Herrera-Silveira y F.A. Comín. 2000. Limnological characteristics of two types of cenotes of Yucatán. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 27: 1-4
- Escobar, B.E., M.E. Camacho y J. Alcocer. 1997. *Calliasmata nohochi*, new species (Decapoda: Caridea: Hippolytidae), from anchialine cave systems in continental Quintana Roo, Mexico. *Journal of Crustacean Biology*, 17(4):733-744.
- Finston, T.L., M.S. Johnson, W.F. Humphreys, S.M. Ebergard y S.A. Halse. 2007. Cryptic speciation in two widespread subterranean amphipod genera reflects historical drainage patterns in an ancient landscape. *Molecular Ecology*, 16: 355-365
- Gaona-Vizcayno, S., T. Gordillo de Anda y M. Villasuso-Pino. 1980. Cenotes, karst característico: mecanismo de formación. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 4: 32-36.
- Hedrick, P.W. 2000. *Genetics of population*. Sudbury, MA, Jones & Bartlett Publishers.
- Gondwe, B.R., S.H. Hong, S. Wdowski y P. Bauer-Gottwein. 2010. Hydrologic dynamics of the ground-water-dependent Sian Ka'an wetlands, Mexico, derived from InSAR and SAR data. *Wetland Scientists* 30: 1-13.
- Hall, F.G. 1936. Physical and chemical survey of cenotes of Yucatan. *Carnegie Institution of Washington*, 457: 5-16.
- Heip, C. 1974. A new index measuring evenness. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*, 54: 555-557.
- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- Hobbs, H.H. III y Hobbs, H.H. Jr. 1976 On the troglobitic shrimps of the Yucatan Peninsula, Mexico (Decapoda: Atyidae and Palaemonidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 240: 1-23.
- Hobbs, H.H. III., Hobbs, H.H. Jr. y Daniel M.A. 1977. A review of the troglobitic decapod crustaceans of the Americas. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 244.
- Hobbs, H.H. Jr. 1979. Additional notes on cave shrimps (Crustacea: Atyidae and Palaemonidae) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 92: 618-633.

- Holsinger, J.R. 1977. A new genus and two new species of subterranean amphipod crustaceans (Gammaridae s. lat.) from the Yucatán Peninsula in Mexico. Association for Mexican Cave Studies, Bulletin, 6:15-25.
- Holsinger JR. 1986. Zoogeographic patterns of North American subterranean amphipod crustaceans. En: R.H. Gore y K.L. Heck, (eds.). Crustacean Biogeography (in Crustacean Issues). Rotterdam, Balkema, 85-106 p.
- Holsinger, J.R. 1990. *Tuluweckelia cernua*, a new genus and species of stygobiont amphipod crustacean (Hadziidae) from anchialine caves on the Yucatan península of Mexico. Beaufortia, 41:97-107.
- Humphreys, W. F. 2000. The hypogean fauna of the Cape Range Peninsula and Barrow Island, northwestern Australia. En: H. Wilkens, D.C. Culver y W.F. Humphreys (eds). Ecosystems of the World, Vol. 30 — Subterranean Ecosystems. Elsevier, Amsterdam. p. 581-601.
- Hunter, R.L., M.S. Webb, T.M. Iliffe y J.R. Alvarado-Bremer. 2008 Phylogeny and historical biogeography of the cave-adapted shrimp genus *Typhlatya* (Atyidae) in the Caribbean Sea and western Atlantic. Journal of Biogeography, 35: 65-75.
- Hurlbert, S.H. 1971. The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. Ecology, 52(4): 577-586.
- Iliffe, T.M., H. Wilkens, J. Parzefall y D. Williams. 1984 Marine lava cave fauna: composition, biogeography, and origins. Science, 225: 309-311.
- Iliffe, T.M. 1986. The zonation model for evolution of aquatic faunas in anchialine waters. Stygologia, 2: 2-9.
- Iliffe, 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 the Marine Sciences, 38: 269-280.
- Iliffe, T.M. 1992. An annotated list of the troglobitic anchialine and freshwater fauna of Quintana Roo. En D. Navarro y E. Suarez (eds). Diversidad Biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, Mexico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y CIQRO, Mexico 2: 197-215.
- Iliffe, T.M. 1993. Fauna troglobia acuática de la Península de Yucatán. En: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). Biodiversidad marina y costera de México. CONABIO y CIQRO. p. 673-686.

- Iliffe, T.M y R.E. Bishop. 2007, Adaptations to life in marine caves. En: Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), Developed under the Auspices of the UNESCO, Eolss Publishers, Oxford, UK, Retrieved September 25, 2007.
- Jaume, D. y L. Garcia. 1992. A new *Metacirolana* (Crustacea: Isopoda: Cirolanidae) from an anchihaline cave lake on Cabrera (Balearic Islands). *Stygologia*, 7:179-186.
- Kallmeyer, D.E., y J. Carpenter. 1996. *Stygiomysis cokei*, new species, a troglobitic mysid from Quintana Roo, Mexico (Mysidacea: Stygiomysidae). *Journal of Crustacean Biology*, 16(2):418-427.
- Kano, Y. y T. Kase. 2004. Genetic exchange between anchialine cave populations by means of larval dispersal: the case of a new gastropod species *Neritilia cavernicola*. *Zoologica Scripta*, 33: 423-437.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological methodology. Harper Collins Publishers, New York, 653 p.
- Krebs, C.J. 1995. Ecology. The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper Collins Publishers, New York, 801 p.
- Koenemann, S., M. Ziegler, y T. M. Iliffe. 2008b. *Pleomothra fragilis* n. sp. (Remipedia) from the Bahamas, with Remarks on Morphologic Reductions and Postnaupliar Development. *Journal of Crustacean Biology*, 28(1): 128-136.
- Kensley, B. 1988. New species and records of cave shrimps from Yucatan Peninsula (Decapoda: Agostocarididae and Hippolytidae). *Journal of Crustacean Biology*, 8: 688-699.
- Kornicker, L.S. y T.M. Iliffe. 1989. New Ostracoda (Halocyprida: Thaumatoocyprididae and Halocyprididae) from anchialine caves in the Bahamas, Palau and Mexico. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 470: 1-47.
- Kornicker, L.S. y T.M. Iliffe. 2000. Myodocopid Ostracoda from Exuma Sound, Bahamas, and from marine caves and blue holes in The Bahamas, Bermuda, and Mexico. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 606: 1-98.
- Kornicker, L. S., T. M. Iliffe, y E. Harrison-Nelson. 2007. Ostracoda (Myodocopa) from Anchialine Caves and Ocean Blue Holes. *Zootaxa*, 1565:1– 151.
- Ludwig, J. y F. Reynolds. 1988. Statistical ecology. A Primer on Methods and Computing. John Wiley & Sons, 337 p.
- Maciolek, J.A. 1983. Distribution and biology of Indo-Pacific insular hypogeal shrimp. *Bulletin of Marine Science*, 33: 606-618.
- Margalef, D.R. 1958. Information theory in ecology. *General Systematics*, 3: 36-71.

- Merino, M. y L. Otero. 1991. Atlas ambiental costero. Puerto Morelos, Quintana Roo. CIQRO/ICMyL-UNAM. México. 80 p.
- Navarro-Mendoza, M. 1988. Inventario íctico y estudios ecológicos preliminares en los cuerpos de agua conti-nentales en la reserva de la biósfera de Sian Ka'an y áreas circunvecinas en Quintana Roo, México. Centro de Investigaciones de Quintana Roo/Secretaría de Desarrollo Urbano y Ecología/ United States Fish & Wildlife Service, Chetumal, México. 240 p.
- Navarro-Mendoza, M. y C. Valdés-Casillas. 1990. Peces cavernícolas de la Península de Yucatán en peligro de extinción, con nuevos registros para Quintana Roo. En: J. Camarillo y F. Rivera (eds.). Áreas protegidas en México y especies en extinción. ENEP-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. p. 219-241.
- Neiber M.T., F.C. Hansen, T.M. Iliffe, B.C. Gonzalez y S. Koenemann. 2012. Molecular taxonomy of *Speleonectes fuchscockburni*, a new pseudocryptic species of Remipedia (Crustacea) from an anchialine cave system on the Yucatán Peninsula, Quintana Roo, Mexico. Zootaxa, 3190: 31-46.
- Pearse, A.S. 1936. Fauna of the caves of Yucatan. Carnegie Institution of Washington Publication, 457: 1-304.
- Pearse, A.S. 1938a. Fauna of the caves of Yucatan. Carnegie Institution of Washington Publication, 491: 1-304.
- Pearse, A.S. 1938b. Fauna of the caves of Yucatan. Introduction. Carnegie Institution of Washington Publication, 491: 1-17.
- Pearse, A.S., E.P. Creaser y F.G. Hall. 1936. The cenotes of Yucatan. A zoological and hydrographic survey. Carnegie Institution of Washington, 287 p.
- Peet, R.K. 1975. Relative diversity indices. Ecology, 56: 496-498.
- Reumont B.V., A. Blanke, S. Richter, F. Álvarez, C. Bleidorn y A. Jenner. 2013. The first venomous crustacean revealed by transcriptomics and functional morphology: remipede venom glands express a unique toxin cocktail dominated by enzymes and a neurotoxin. Molecular Biology and Evolution, 31(1): 48-58.
- Perez-Aranda, L. 1983a. Palemonidae: *Creaseria morleyi*. Fauna de los cenotes de Yucatán, No. 1. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, 11 pp.
- Perez-Aranda, L. 1983b. Atydae: *Typhlatya pearsei*. Fauna de los cenotes de Yucatán, No. 3. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, 11 pp.
- Perez-Aranda, L. 1984a. Atydae: *Typhlatya mitchelli*. Fauna de los cenotes de Yucatán, No. 5. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, 14 pp.

- Perez-Aranda, L. 1984b. Cirolanidae: *Cirolana anops*. Fauna de los cenotes de Yucatán, No. 7. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, 13 pp.
- Perez-Aranda, L. 1985. Mysidae: *Antromysis cenotensis*. Fauna de los cenotes de Yucatán, No. 3. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, 11 pp.
- Pielou, E.C. 1969. An Introduction to Mathematical Ecology. Wiley-Interscience John Wiley & Sons, 285 p.
- Pohlman, J. W., L.A. Cifuentes y T.M. Iliffe. 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. En: Ecosystems of the world. 30. Subterranean Ecosystems. (ed). H. Wilkens, D.C. Culver y W.F. Humphreys. Pp. 345-357. Amsterdam: Elsevier Science.
- Reddell, J. A. 1977. A preliminary survey of the caves of Yucatan Peninsula. Association for Mexican Cave Studies, Bulletin, 6: 625-296.
- Poole, R. W. 1974. An introducción to cuantitative ecology. Mc Graw Hill. New York.
- Rioja, E. 1953. Observaciones sobre los cirolanidos cavernícolas de México (Crustaceos, Isopodos). Annales del Instituto de Biología de México, 24(1):147-170.
- Rocha, C.E.F., T.M. Iliffe, J.W. Reid, y E. Suarez-Morales. 2000. *Prehendocyclops* a new genus of the subfamily Halicyclopinæ (Copepoda: Cyclopoida, Cyclopidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico. Sarsia, 85:119-140.
- Santos, S.R. 2006. Patterns of genetic connectivity among anchialine habitats: a case study of the endemic Hawaiian shrimp *Halocaridina rubra* on the Island of Hawaii. Molecular Ecology 15:2699-2718.
- Shannon, C.E. y W. Weaver. 1949. The Mathematical Theory of Communication. University Illinois Press, Urbana, IL.
- Schmidt, J. 1925. On the contents of oxygen in the ocean on both sides of Panama. Science (Washington), 61: 592-593.
- Schmitter-Soto, J.J., F.A. Comín, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, M. Elías-Gutiérrez, V. Díaz-Arce, L.E. Marín y B. Steinich. 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE México). Hydrobiologia, 467: p. 215-228.
- Sheldon, A.L. 1969. Equitability Indices: Dependence on the Species Count. Ecology, 50: 466-467.

- Simpson, E.H. 1949. Measurement of Diversity. *Nature*, 163: 688.
- Suárez-Morales, E. y M. Elías-Gutiérrez. 1992. Cladóceros (Crustacea:Branchiopoda) de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo y zonas adyacentes. En: D. Navarro y E. Suárez-Morales (eds.). *Diversidad biológica en la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, México*, CIQRO/SEDUE. p. 145-161.
- Suárez-Morales, E., J.W. Reid. T.M. Iliffe y F. Fiers. 1996. Catálogo de los copépodos (Crustacea) continentales de la península de Yucatán, México. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Chetumal, Quintana Roo, Mexico. 296 p.
- Suárez-Morales, E. y E. Rivera-Arriaga. 1998. Hidrología y fauna acuática de los cenotes de la península de Yucatán. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 48:37-47.
- Springal, G. y L. Espinosa. 1972. El subsuelo de la península de Yucatán. México, D.F. Reunión de Mecánica de Suelos, 4, mem., p. Y-1-Y-102.
- STATSOFT. 1995. *Statistica for Windows versión 5.0*. StatSoft Inc. Tulsa, Oklahoma.
- Sewell, R.B.S., y L. Fage. 1948. Minimum oxygen layer in the ocean. *Nature (London)*, 162: 949-951.
- Templeton, A.R. 2006. *Population genetics and microevolutionary theory*. Princeton, NJ, Wiley.
- Verovnik, R., B. Sket, S. Prevorcnik y P. Trontelj. 2003. Random amplified polymorphic DNA diversity among surface and subterranean populations of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda). *Genetica*, 119: 155-165.
- Verovnik, R., B. Sket y P. Trontelj. 2004. Phylogeography of subterranean and surface populations of water lice *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda). *Molecular Ecology*, 13: 1519-1532.
- Wagner, H.P. 1994. A monographic review of the Thermosbaenacea (Crustacea: Peracarida): A study on their morphology, taxonomy, phylogeny and biogeography. *Zoologische Verhandelingen (Leiden)*, 291:3-338.
- Weese, D.A., Y. Fujita y S.R. Santos. 2013. Multiple colonizations lead to cryptic biodiversity in an island ecosystem: Comparative phylogeography of anchialine shrimp species in the Ryukyu Archipelago, Japan. *Biological Bulletin*, 225(1): 225-241.
- Wilkins, H. 1982. Regressive evolution and phylogenetic age: The history of colonization of fresh waters of Yucatan by fish and Crustacea. *Association for Mexican Cave Studies, Bulletin*, 8: 237-243.

- Wilson, C.B. 1936. Copepods from the cenotes and caves of the Yucatan Peninsula. Eith notes on cladocerans. En: A.S. Pearse, E.P. Creaser y F.G. Hall (eds). The cenotes of Yucatan. Carnegie Institute of Washington, 457: 77-78.
- Yager, J. 1987. *Speleonectes tulumensis* n sp. (Crustacea, Remipedia) from two anchialine cenotes of the Yucatan Peninsula. Stygologia 3: 160-166.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical Analysis. Fourth edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
- Zakšek, V., B. Sket, y P. Trontelj. 2007. Phylogeny of the cave shrimp *Troglocaris*: evidence of a young connection between Balkans and Caucasus. Molecular Phylogenetics and Evolution, 42(1): 223-235.

<http://www.tamug.edu/cavebiology/>