



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
UNIDAD ACADÉMICA MAZATLÁN
(BIOLOGÍA MARINA)

DISTRIBUCIÓN, ECOLOGÍA, ASPECTOS REPRODUCTIVOS Y RELACIONES
TAXONÓMICAS DE *Acanthephyra brevicarinata* Hanamura, 1984 (DECAPODA:
CARIDEA: ACANTHEPHYRIDAE) EN EL PACÍFICO MEXICANO

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS

PRESENTA:
B.P. DANIELA GUADALUPE RÍOS ELÓSEGUI

TUTOR
DR. MICHEL HENDRICKX RENERS
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD ACADÉMICA
MAZATLÁN, UNAM

COMITÉ TUTOR
DRA. MA. NURIA MÉNDEZ UBACH
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA, UNIDAD ACADÉMICA
MAZATLÁN, UNAM
DRA. LAURA SANVICENTE AÑORVE
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DR. HUGO AGUIRRE VILLASEÑOR
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA
DRA. MARGARITA HERMOSO SALAZAR
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

MAZATLÁN, SIN., SEPTIEMBRE 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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



DISTRIBUCIÓN, ECOLOGÍA, ASPECTOS REPRODUCTIVOS Y
RELACIONES TAXONÓMICAS DE *Acanthephyra brevicarinata*
Hanamura, 1984 (DECAPODA: CARIDEA: ACANTHEPHYRIDAE)
EN EL PACÍFICO MEXICANO

T E S I S

Que para optar por el grado de:
MAESTRA EN CIENCIAS

P R E S E N T A
DANIELA GUADALUPE RÍOS ELÓSEGUI

Director de tesis:

DR. MICHEL E. HENDRICKX RENERS

Comité tutorial:

DRA. MA. NURIA MÉNDEZ UBACH
DRA. LAURA SANVICENTE AÑORVE
DRA. MARGARITA HERMOSO SALAZAR
DR. HUGO AGUIRRE VILLASEÑOR

MAZATLÁN, SIN., SEPTIEMBRE 2015

"Los grandes espíritus siempre
han encontrado una violenta oposición
de parte de mentes mediocres"

-Albert Einstein

“Eres como una luciérnaga,
todos envidian tu luz y tratarán de apagarla,
pero esta seguirá viva”

-Capitán Barajas

“Si nadie me pregunta, lo sé; si trato de explicarlo, no lo sé”

-San Agustín

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias a aquellas personas que apoyaron de cualquier forma a terminar lo interminable.

Gracias a todos los que colaboraron en alguna o varias partes del trabajo, que además dejaron enseñanzas muy grandes y permanentes.

Por ayudarme y enseñarme a trabajar con un apartado que lo veía difícil y al final fue lo que más me gustó, Maestro Bortollini y Hugo Aldana. Brian y Ana, que por su hospitalidad también fueron parte de este capítulo. Al Dr. Carballo, por permitirme trabajar en su laboratorio y, Erick y Matías por ayudarme y estar al pendiente de lo que trataba de hacer, gracias.

Al Dr. Chassin, Sebastián y gente del laboratorio, gracias por brindarme un espacio y apoyarme en ese trabajito que si salió pero no... gracias

A Vanesa y J. Yacomelo, quienes a coscorriones y casi patadas me ayudaron a hacer y entender unas cosas muy extrañas y difíciles, tanto como la $P < 0.05$... ahora sí no la voy a olvidar! (creo).

Dr. Aguirre, por mostrarme el punto con el que terminaría el capítulo que me tenía detenida, fue con el que se inició el trabajo y el que lo terminó al final, por la información, muchas gracias.

Dr. Hendrickx por la tutoría del trabajo. Margarita, Nuria, Hugo y Laura, por sus revisiones y comentarios, gracias.

El uso del R/V "El Puma" durante las campañas TALUD III-XVI-B fue financiado por la Universidad Nacional Autónoma de México y CONACyT (TALUD XV y XVI-B). Este estudio fue apoyado en parte por CONACyT (Proyectos 31805-N y 179467) y PAPIIT, DGAPA, UNAM (Proyectos IN-217306-3 y INE-203013-2), Mexico.

A mis amigos, les agradezco mucho, el estar presentes, el estar pendientes, las pláticas, los comentarios, las burlas, las risas, la compañía, las jaibas, ceviches y tamales... Rufo, Yaco, Vane, Daniela, Paloma, Adrián, gracias de verdad.

Compañeros y amigos del labo, Nancy, José-Carlos, Bety y especialmente a Pepe, gracias por ser como son, lo que importa aquí es que aguantaron de mi mucho tiempo.

Rufo, gracias por el apoyo moral y de trabajo, siempre ahí, siempre.

A mi familia, les agradezco tanto que finalmente es todo, gracias a mi madre quien siempre me ha apoyado y ha estado pendiente de mi, te quiero mucho. Especilmente a Adriana y Laura, quienes aunque no lo acepten, me han dado a entender que lo que hago les gusta y al parecer es un ejemplo, me comienzan a caer bien... saben que siempre las apoyaré.

Sin haber nombrado a muchos, gracias por haber estado en cualquier lugar y en cualquier momento conmigo. Espero no se enojen por no nombrarlos, gracias.

Gracias a todos, por todo.

Índice

| | |
|--|----|
| RESUMEN | 1 |
| I. Introducción..... | 4 |
| II. Antecedentes | 7 |
| Características físico-químicas del mar profundo..... | 7 |
| Conocimiento del mar profundo | 8 |
| El Pacífico este mexicano | 10 |
| La Zona del Mínimo de Oxígeno..... | 11 |
| Adaptaciones de las especies y las comunidades en la Zona del Mínimo de Oxígeno..... | 14 |
| Distribución de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> | 16 |
| Reproducción..... | 19 |
| Evolución, relaciones taxonómicas..... | 23 |
| III. Objetivos..... | 25 |
| Objetivos específicos | 25 |
| IV. Métodos | 27 |
| Trabajo de campo..... | 27 |
| Morfometría y estandarización de datos | 28 |
| Análisis de distribución..... | 30 |
| Análisis ecológicos | 30 |
| Espinas rostrales, crecimiento relativo y estructura de tallas..... | 31 |
| Análisis de reproducción..... | 32 |
| Análisis genéticos | 34 |
| V. Resultados | 36 |
| Distribución..... | 36 |
| Ecología | 38 |
| Morfometría | 50 |
| Reproducción | 53 |
| Morfometría y desarrollo embrionario..... | 56 |
| Histología de gónadas | 60 |
| Análisis de similitud genética | 68 |

| | |
|---|-----|
| VI. Discusión | 73 |
| Distribución geográfica..... | 73 |
| Ecología | 75 |
| Morfometría | 82 |
| Fecundidad..... | 84 |
| Morfometría de huevos | 86 |
| Desarrollo gonadal | 88 |
| Análisis de similitud genética | 91 |
| VII. Conclusiones | 95 |
| VIII. Referencias bibliográficas..... | 97 |
| A N E X O 1. Material examinado..... | 121 |
| A N E X O 2. Histología..... | 125 |
| A N E X O 3. Similitud genética. | 128 |
| A N E X O 4. Información de las secuencias del NCBI | 129 |

Índice de Figuras

| | |
|---|----|
| Figura 1. Morfología común de un Caridea y características de identificación (→) de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> (Imagen: Hanamura, 1984, adaptada: Ríos-Elósegui, este trabajo)..... | 24 |
| Figura 2. Medición de la longitud cefalotorácica (Lc) aplicada a los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> | 28 |
| Figura 3. Localización de las espinas dorsales (D) y ventrales (V) en el rostro de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> | 29 |
| Figura 4. Mediciones aplicadas a los huevos de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> : L, longitud; A, anchura..... | 33 |
| Figura 5. Mapa genético del ADN mitocondrial..... | 35 |
| Figura 6. Localidades de muestreo del proyecto TALUD (+) y localidades de captura de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> (•) en el Pacífico mexicano. Se incluyen las localidades donde fue recolectado por Hanamura para la descripción de la especie en 1983 (estrellas)..... | 37 |
| Figura 7. Intervalo de distribución batimétrica de los muestreos (gris) de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> (negro) en el Pacífico mexicano (P.M.) y en sus tres zonas: oeste de Baja California (O.B.C.), en el golfo de California (G.C.) y en el suroeste de México (S.O.M.)..... | 38 |
| Figura 8. Relaciones entre la densidad (org/ha) (barras), la biomasa (g/ha) (■) y la profundidad registrada en las capturas de los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> , en los años de muestreo de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Bigote blanco, desviación estándar de la densidad. Bigote rojo, desviación estándar de la biomasa..... | 39 |
| Figura 9. Relaciones entre la densidad media por sexos y la profundidad registrada en las capturas de los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> , durante los muestreo de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas..... | 40 |
| Figura 10. Intervalo de oxígeno de muestreo (gris) y de captura de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> (negro) en el Pacífico mexicano (P. M.) y en sus tres zonas: oeste de Baja California (O.B.C.), en el golfo de California (G.C.) y en el suroeste de México (S.O.M.)..... | 41 |
| Figura 11. Relaciones entre la densidad (org/ha) (barras), la biomasa (g/ha) (■) y la concentración de oxígeno disuelto registrado en las capturas de los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> , en los años de muestreo de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Bigote blanco, desviación estándar de la densidad. Bigote rojo, desviación estándar de la biomasa..... | 41 |

| | |
|--|----|
| Figura 12. Relaciones entre la densidad media (org/ha) por sexos y concentración de oxígeno disuelto registrado en las capturas de los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> en los años de muestreo de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas. | 42 |
| Figura 13. Intervalo de temperatura de muestreo (gris) y de captura de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> , en el Pacífico mexicano (P.M.) y separado en tres zonas: oeste de Baja California (O.B.C.), golfo de California (G.C.), suroeste de México (S.O.M.). | 43 |
| Figura 14. Relaciones entre la densidad (org/ha) (barras), la biomasa (g/ha) (●) y la temperatura registrada en las capturas de los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> en los años de muestreo de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Bigote blanco, desviación estándar de la densidad. Bigote rojo, desviación estándar de la biomasa. | 43 |
| Figura 15. Relaciones entre la densidad media (org/ha) por sexos y la temperatura registrada en las capturas de los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> durante los muestreos de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas. | 44 |
| Figura 16. Índice de selectividad de Ivlev (S) por sexos de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> en relación a las profundidades de muestreo en los cruceros TALUD en el Pacífico mexicano. | 45 |
| Figura 17. Índice de selectividad de Ivlev (S) por sexos de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> en relación con las concentraciones de oxígeno medidas en los cruceros TALUD en el Pacífico mexicano. | 46 |
| Figura 18. Índice de selectividad de Ivlev (S) por sexos de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> , en relación a las temperaturas medidas en los cruceros TALUD en el Pacífico mexicano. | 46 |
| Figura 19. Proporción sexual de los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> de acuerdo a distintos estratos batimétricos muestreados durante las campañas TALUD. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas. | 47 |
| Figura 20. Distribución de tallas por sexo de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> entre los distintos estratos batimétricos muestreados en el proyecto TALUD. Lc, longitud cefalotorácica. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas. | 49 |
| Figura 21. Espinas dorsales (D) en relación a las espinas ventrales (V) del rostro por talla (Lc) de los machos (♂), las hembras (♀) y las hembras ovadas (♀♀) de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> capturados en el Pacífico mexicano. | 50 |
| Figura 22. Relación de tipo potencial entre la longitud cefalotorácica (Lc) y el peso (Pt) de machos (A) y hembras (B) de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> , considerando el total de especímenes recolectados durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. ... | 51 |
| Figura 23. Relación de tipo potencial entre la longitud cefalotorácica (Lc) y el peso de las hembras con huevos (P1) y sin huevos (P2) de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> , | |

| | |
|--|----|
| considerando el total de especímenes recolectados durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. n = 34 | 52 |
| Figura 24. Distribución de tallas de los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> recolectados durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. | 52 |
| Figura 25. Proporción sexual de los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> recolectados en diferentes meses durante las campañas TALUD. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas. Asterisco rojo, diferencia significativa (P<0.05)... | 53 |
| Figura 26. Talla media de primera madurez (L ₅₀) de las hembras ovadas de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> recolectadas durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano... | 54 |
| Figura 27. Fecundidad (número de huevos) del total de hembras ovadas encontradas (A) y en aquellas con cantidades >500 huevos (B) de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> , en relación a sus longitudes cefalotorácicas (Lc) considerando los especímenes recolectados durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Puntos de colores: datos eliminados de la figura 27B y correspondientes a la tabla 2. | 55 |
| Figura 28. Relación entre la longitud (Lc) y la anchura (A) de los huevos extraídos de las hembras ovadas de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> , recolectadas durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano..... | 56 |
| Figura 29. Relación entre la razón de la longitud del huevo (L) y el ancho del huevo (A) entre la talla de las hembras ovadas (Lc)..... | 57 |
| Figura 30. Representación del aumento de longitud de los huevos (L) de acuerdo a las cinco etapas de desarrollo definidas en las masas de huevos de las hembras ovadas de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> recolectadas en las campañas TALUD en el Pacífico mexicano..... | 59 |
| Figura 31. Número de huevos de las cinco etapas de desarrollo embrionario observados en las hembras ovadas de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> recolectadas en las campañas TALUD en el Pacífico mexicano..... | 59 |
| Figura 32. Sistema reproductor masculino de <i>A. brevicarinata</i> en vista macroscópica. Tst = Testículos. Vd = Vasos deferentes..... | 60 |
| Figura 33. Amplificación de ADN de dos especímenes de <i>Acanthephyra curtirostris</i> . Amplificación con alrededor de 610 pb, indicado por el marcador (primera columna izquierda). | 68 |
| Figura 34. Apéndices interna (AI) y masculina (AM) derechos de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> (A, B, vista en negativo; C, vista original), de <i>Acanthephyra curtirostris</i> (D, E, vista en negativo; F, vista original) y de <i>Acanthephyra cf. brevicarinata</i> (G, H, vista en negativo; I, vista original). a, aleta; cc, cincunuli; z, setas. Escala de 500 µm. | 69 |
| Figura 35. Dendrograma de arsimonia basado en el porcentaje de similitud entre especies del género <i>Acanthephyra</i> disponibles en el NCBI. Los valores en cada clado son los | |

porcentajes de similitud entre las ramas. El número anterior a la secuencia es el número de identificación en la Tabla 4..... 70

Figura 36. Dendrograma de Neighbor-Joining del gen mtCO1 basado en el porcentaje de similitud entre las especies del género *Acanthephyra* disponibles en el NCBI, soportado por el análisis de bootstrap (500 réplicas). Los valores en cada clado son los porcentajes de repeticiones de la posición. El número de cada clado corresponde al mismo del dendrograma anterior. El número anterior a la secuencia es el número de identificación en la Tabla 4..... 72

Lámina I. A. Corte longitudinal de la zona distal del testículo con aglomeraciones de células en distinto estado de madurez, tinción H-E. **B.** Corte longitudinal de la zona proximal del testículo con aglomeraciones de células en distinto estado de madurez, tinción H-E. **C.** Corte longitudinal del vaso deferente medio con formación de espermátforo, tinción Lendrum. **D.** Corte transversal del vaso deferente proximal sin formación de espermátforo, tinción H-E. **E.** Células de crianza separando dos aglomeraciones de células en etapa distinta. **F.** espermatozoide inicial. **Evd** : epitelio del vaso deferente, **Lu** : lumen del vaso deferente, **Tf** : trifosol, **Spt** : espermátforo en formación. **→** : células de crianza. **I** : espermatogonia, **II** : espermátocito I, **III** : espermátocito II, **IV** : espermátide I, **V** : espermátide II, **VI** : espermatozoide maduro. 62

Lámina II. A. Corte longitudinal de óvulo del área cefalotorácica. Tinción tricrómica de Masson. **B.** Corte longitudinal del óvulo con enfoque a una zona de proliferación. **C.** Células germinales u ovogonias. Registro de una célula multiplicándose por mitosis. **D.** Ovocitos con macrovitelo. **E.** Ovulos cercanos a una zona de proliferación. **F.** Ampliación de la zona de proliferación de la imagen E, mostrando ovogonias y ovocitos I. **G.** Células accesorias de tamaño reducido entre óvulos. **Zp** : zona de proliferación, **oo** : ovogonias, **oI** : ovocitos previtelogénicos I, **oII** : ovocitos previtelogénicos II, **mi** : ovocitos con microvitelo, **ma** : ovocitos con macrovitelo, **ov** : óvulos, **ca** : células accesorias. 66

Índice de tablas

| | |
|---|-----|
| Tabla 1. Análisis de χ^2 de la proporción sexual de los especímenes de <i>Acanthephyra brevicarinata</i> de cada estrato batimétrico muestreado durante las campañas TALUD. No, no significativo..... | 48 |
| Tabla 2. Número de huevos observados por etapa de desarrollo embrionario y por talla de cada hembra ovada. Se indican los valores de los parámetros ambientales asociados con cada captura..... | 55 |
| Tabla 3. Etapas de desarrollo embrionario (I-V) reconocidas en el presente estudio, con imágenes representativas (sin escala). | 58 |
| Tabla 4. Información de las secuencias del gen COI de especies del género <i>Acanthephyra</i> disponibles en el NCBI. ID, número de identificación. ANO, Atlántico noroeste. IE, Índico este. PET, Pacífico este tropical. PNE, Pacífico noreste. ANE, Atlántico noreste. N/P, no publicado. N/D, no disponible..... | 129 |

RESUMEN

AcanthePHYra es un género cosmopolita dominante en las comunidades de decápodos batiales. *AcanthePHYra brevicarinata* es una especie que se distribuye a grandes profundidades por debajo del núcleo de la Zona del Mínimo de Oxígeno, entre 600 y 1600 m. A diferencia de otras especies de *AcanthePHYra*, su ecología y biología son prácticamente desconocidas. En el presente trabajo se estudiaron sus patrones de distribución geográfica y ambiental, así como sus aspectos reproductivos y las relaciones genéticas con sus especies hermanas. Entre 1991 y 2014 se realizaron 16 cruceros multidisciplinares a bordo del B/O “El Puma”. Se realizaron 163 arrastres con un trineo bentónico y una draga Agassiz entre 700 y 2260 m, y se midieron la concentración de oxígeno disuelto y la temperatura cerca del fondo. Se recolectaron 203 organismos en 46 estaciones entre 710 y 2260 m. La densidad y la biomasa de *A. brevicarinata* aumentaron con la profundidad (Kruskal-Wallis, $H_{5,158}=22.51$, $p<0.05$ para densidad; $H_{5,158}=22.53$, $p<0.05$ para biomasa), con máximos de 6.50 org/ha y 16.01 g/ha en el intervalo de 1900 a 2200 m. Se encontraron especímenes en concentraciones mínimas y muy variables de oxígeno (0.15-2.37 ml/l) y las temperaturas de captura fueron muy variables, entre 2.0-4.4°C. El índice de selectividad de Ivlev indicó que las hembras ovadas presentan mayor preferencia a profundidades y concentraciones de oxígeno mayores, al contrario de los machos y hembras no ovadas. No se registraron variaciones significativas en los patrones de distribución de tallas en relación a los distintos estratos batimétricos (Kruskal-Wallis, $p>0.05$) ni diferencias significativas en la proporción sexual dentro y entre estratos batimétricos (χ^2 , $p>0.05$ en todos los casos). El número de espinas rostrales fue muy variable y sin algún patrón entre tallas o sexos. La longitud cefalotorácica varió de 6.78 a 28.54 mm, sin diferencias significativas en los patrones de distribución de tallas entre machos y hembras (Prueba de Mann-Whitney, $p>0.05$), siendo las hembras ovadas más grandes que las no ovadas (Prueba de Mann-Whitney =148.5, $p<0.001$). La proporción sexual total fue de 1.28H:1M, sin diferencias significativas (χ^2 , $p>0.05$), caso contrario a la proporción sexual mensual, donde se encontraron diferencias significativas (χ^2 , $p<0.05$) en 6 meses de los 9 muestreados. La talla mínima de hembras ovadas fue de 19.35 mm de longitud cefalotorácica, mientras que la talla media de madurez fue a los 21 mm de longitud cefalotorácica. La fecundidad mínima encontrada fue de 64 huevos y la máxima fue de 2,929 y no se encontró relación entre la fecundidad y la talla ni con algún parámetro ambiental. Se encontraron 5 estados de desarrollo embrionario y la relación largo-ancho de los huevos fue alométrica y lineal, observándose un incremento de talla de los huevos en el transcurso de los estadios embrionarios. *AcanthePHYra brevicarinata* se reproduce de manera asincrónica y continua. En este trabajo, no se obtuvo alguna secuencia genética del

gen COI de *A. brevicarinata* y las secuencias de especies congéneres obtenidas en la base de datos NCBI causaron confusiones por la mala identificación de los autores de las secuencias. Los resultados indican que *A. brevicarinata* es una especie euritópica, lo que le permite ocupar un intervalo de profundidad muy amplio. Su máximo de densidad se halla en aguas muy profundas altamente oxigenadas donde la mayoría de las otras especies de crustáceos decápodos desaparece. Presenta una reproducción habitualmente observada en especies de mar profundo y una fecundidad común de las especies de la familia Acanthephyridae.

ABSTRACT

Acantheephyra is a cosmopolitan genus, dominant in decapod bathyal communities. *Acantheephyra brevicarinata* is a species found in the deep sea below the Oxygen Minimum Zone, between 600 and 1,600 m. In contrast to other *Acantheephyra* species, its ecology and biology are practically unknown. In the present work patterns of geographical and environmental distribution were studied, as well as patterns of reproduction and genetic relationships with this congeneric species. Between 1991 and 2014, 16 multidisciplinary cruises were carried out on board the R/V "El Puma". In total 163 hauls with a benthic sledge and Agassiz dredge between 700 and 2,260 m were carried out, and the concentration of dissolved oxygen and temperature were measured near the bottom. A total of 203 organisms were collected at 46 stations between 710 and 2,260 m. The density and biomass of *A. brevicarinata* increased with depth (Kruskal-Wallis, $H_{5,158} = 22.51$, $p < 0.05$ for density; $H_{5,158} = 22.53$, $p < 0.05$ for biomass), with a maximum of 6.50 org/ha and 16.01 g/ha in the range from 1,900 to 2,200 m. Specimens were found in low and variable oxygen concentrations (0.15-2.37 ml/l). Temperatures of capture were highly variable, between 2.0-4.4°C. The Ivlev selectivity index indicates that ovigerous females have a higher preference for greater depths and oxygen concentrations, unlike males and non ovigerous females. No significant variations were registered in the size distribution patterns in relation to the different bathymetric levels (Kruskal-Wallis, $p > 0.05$), and no significant differences were found in the sex ratio by and among bathymetric levels (χ^2 , $p > 0.05$ in all cases). The number of rostral spines was very variable, without any patterns between sizes or sexes. The carapace length ranged from 6.78 to 28.54 mm, with no significant differences in patterns of size distribution among males and females (Mann-Whitney U test, $p > 0.05$). The ovigerous females were larger than non-ovigerous ones ($U = 148.5$, $p < 0.001$). Total sex ratio was 1.28H:1M without significant differences (χ^2 , $p > 0.05$), but the monthly sex ratio showed significant differences (χ^2 , $p < 0.05$) for 6 months of the 9 sampled. The minimum size of ovigerous females was 19.35 mm cephalotoracic length, while the average size at maturity was 21 mm cephalotoracic length. The minimum fecundity was 64 eggs and the maximum 2,929. No relation with size and with some environmental parameter was found. Five stages of embryonic development were found, the length-width ratio of eggs was allometric and linear, with an increase in size over the course of the embryonic stages. *Acantheephyra brevicarinata* reproduces asynchronously and continuously. In this work, no sequences of COI gene of *A. brevicarinata* was obtained, and sequences of fellow species taken in the NCBI database caused confusion due to incorrect identification. The results indicate that *A. brevicarinata* is an eurytopic species, allowing it to occupy a very large depth range. Maximum density occurs in very deep water, where the high oxygen concentrations was found and where most other decapod crustacean species disappear. *Acantheephyra brevicarinata* presents a reproduction patterns commonly found in deep-sea species and a common fertility Acantheephyridae species.

I. Introducción

Dentro de los crustáceos decápodos, los "camarones" representan uno de los grupos más diversificados, perteneciendo a cuatro infraorden distintos: Dendrobranchiata, con 533 especies, el cual incluye los camarones peneoideos, generalmente sujetos a una intensiva pesca y a cultivos en muchas regiones del mundo; Stenopodidae, con 71 especies, habitantes de arrecifes y de aguas profundas; Procarididea, con 6 especies, encontrados en Isla Ascensión y en Hawaii; y Caridea, con 3438 especies, extremadamente diversificados y que habitan en prácticamente todos los ecosistemas acuáticos y contienen algunas especies de importancia comercial (De Grave y Fransen, 2011; De Grave *et al.*, 2014). Los carídeos son un grupo clasificado como cosmopolita por que se pueden encontrar en ríos, aguas marinas polares, templadas o tropicales, aguas someras y aguas profundas (Holthuis, 1991; Brusca y Brusca, 2003; Bauer, 2004).

En el ámbito marino, los miembros de Caridea son abundantes en la epifauna, se encuentran en fondos arenosos o lodosos en la plataforma y el talud continental (e.g., *Pandalus*, *Heterocarpus*, *Crangon*, *Processa*), asociados con zonas rocosas y arrecifes coralinos (e.g., *Alpheus*, *Synalpheus*), con peces (e.g., *Alpheus*) o con anemonas (e.g., *Thor*), como comensales de bivalvos (e.g., *Pontonia*) o, incluso, fungen el papel de limpiadores de peces (e.g., *Periclimenes*, *Lysmata*). Comúnmente establecen asociaciones temporales o permanentes con otros organismos incluyendo cnidarios, esponjas, moluscos, equinodermos, peces, estomatópodos y otros crustáceos (Bracken *et al.*, 2009). El nivel de adaptación y la diversidad biológica encontrados en los carídeos es sobresaliente comparativamente con otros grupos de crustáceos decápodos (Bracken *et al.*, 2009).

También existe una amplia serie de formas pelágicas (e.g., *Oplophorus*, *Pasiphaea*, *Maryprocessa*), que habitan la columna de agua, donde se reproducen, alimentan y realizan migraciones verticales diurnas (Hendrickx y Estrada-Navarrete, 1996; Bauer, 2004),

contribuyendo a la estructura y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos (Richardson y Cook, 2006).

Por lo general, los miembros de la familia Oplophoridae son especímenes que tienen adaptaciones para este tipo de hábitat como exópodos natatorios ligeramente calcificados, que generalmente se encuentran en todas las especies, además de un esqueleto membranoso en algunos géneros, el cual es evidencia del hábitat al que pertenecen (Wasmer, 1986). Contiene especies pelágicas y bentopelágicas (Welsh y Chace, 1937). Las especies epipelágicas y mesopelágicas tienden a realizar migraciones verticales nocturnas hacia la superficie. En cambio, las especies batipelágicas no realizan una significativa o detectable migración vertical, probablemente porque el desgaste energético no es compensado por la alimentación que pueden conseguir (Bauer, 2004).

Tal como era considerada la familia Oplophoridae (*s.l.*) hasta el año 2010 contenía 10 géneros y 70 especies. De acuerdo con Chan *et al.* (2010) y De Grave y Franssen (2011), la familia Oplophoridae *s.l.* ha sido dividida en dos grupos distintos: Oplophoridae *s.s.* (géneros *Hoplophorus*, *Janicella*, *Oplophorus*, *Systellapsis*) y Acanthephyridae (géneros *Acanthephyra*, *Ephyrina*, *Heterogenys*, *Hymenodora*, *Kemphyra*, *Meningodora*, *Notostomus*, *Tropiocaris*). Esta última familia había desaparecido de acuerdo a la taxonomía y aparentemente, su resurrección se basó en la revisión de un par de especies (Li *et al.*, 2011). El grupo Acanthephyridae es comparativamente primitivo, de pleópodos birrámidos que facilitan el desplazamiento de los organismos, y pereiópodos que apoyan en la captura de los alimentos con las pinzas que poseen en las extremidades (Welsh y Chace, 1937).

El grupo de Acanthephyridae contiene actualmente 8 géneros, de los cuales *Acanthephyra* es el más diverso, con un total de 20 especies cosmopolitas que la gran mayoría son mesopelágicas y migran en las noches a zonas cercanas a la superficie. A algunas de estas especies se las podría considerar bentónicas, deduciendo esto sobre observaciones morfológicas como los pereiópodos, los cuales son robustos, y por poseer un cuerpo corpulento. Además, la mayoría de las veces, estas especies han sido capturadas por

muestreos de arrastres en el fondo (Welsh y Chace, 1937). Este es el caso de unas especies que han sido encontradas habitando en un sistema bentopelágico, alimentándose de materia planctónica que se sedimenta en el fondo o de presas estrictamente bentónicas: *Acanthephyra armata*, *Acanthephyra eximia*, y *Acanthephyra brevicarinata* (Chace, 1986; Cartes, 1993; Bailey *et al.*, 2003; Pequegnat y Wicksten, 2006).

En un muestreo realizado a 820 millas náuticas del oeste de la península de Baja California, se encontraron cinco especies pertenecientes al género *Acanthephyra* (Hanamura, 1983). Una de estas especies, *Acanthephyra brevicarinata*, ha sido encontrada en las aguas profundas del Pacífico mexicano, por debajo de la Zona del Mínimo de Oxígeno (ZMO) (Hendrickx, 2003). Debido a la frecuencia de aparición y la abundancia relativa de las muestras de *A. brevicarinata* obtenidas a lo largo del proyecto TALUD, enfocado al estudio de la biodiversidad y la distribución de la fauna presente por debajo de la ZMO en el Pacífico mexicano es importante conocer la biología y ecología de la especie. En la actualidad, no hay estudios acerca de su biología, como por ejemplo, lo relacionado con la fecundidad, sus límites de distribución en el área y los factores ambientales que se relacionan con este patrón de distribución (e.g., profundidad, oxígeno, temperatura). Tampoco hay registro de código de barras de la especie y se desconocen sus afinidades con las demás especies de *Acanthephyra*. Por estos motivos, y aprovechando que se cuenta con una amplia serie de especímenes recolectados a lo largo del Pacífico mexicano, el propósito de este trabajo es generar información relacionada con *A. brevicarinata* en las aguas profundas del Pacífico mexicano.

II. Antecedentes

Características físico-químicas del mar profundo

En los mares y océanos, las temperaturas superficiales y subsuperficiales están directamente ligadas a las condiciones atmosféricas locales. Sin embargo, las condiciones atmosféricas no influyen de forma directa en el mar profundo, ya que conforme aumenta la profundidad, la temperatura tiende a disminuir de forma gradual hasta que se mantiene constante a temperaturas mínimas. Por ejemplo, a los 1500 m de profundidad, el agua tiene una temperatura de 4°C aproximadamente (Hamon, 1967; Emery y Dewar, 1982).

La salinidad en aguas profundas no presenta cambios bruscos. Sin embargo, la salinidad y la temperatura son importantes para la definición y distribución de las masas de agua, cuya influencia sobre los patrones de distribución de especies y comunidades profundas ha sido confirmado (Colloca *et al.*, 2003; Fock *et al.*, 2004; Menezes *et al.*, 2006). Adicionalmente, en un ambiente tan estable como el mar profundo, cambios pequeños en las variables físico-químicas pueden afectar la estructura de las comunidades que en él habitan (González-Gordillo y Rodríguez, 2003; Fanelli *et al.*, 2013).

El oxígeno disuelto en el agua superficial se encuentra cercanamente ligado a los valores de salinidad y temperatura, generando altas concentraciones de oxígeno atribuidas a la mezcla atmosférica y a la fotosíntesis (Kromkamp *et al.*, 1995). Al igual que en el caso de la temperatura, la distribución del oxígeno disuelto en el océano está vinculado a importantes procesos de circulación y mezcla. La distribución del oxígeno en los océanos es el resultado neto de: i) el equilibrio del oxígeno atmosférico con la capa superficial de mezcla; ii) la producción biológica de oxígeno causadas por la fotosíntesis en aguas subsuperficiales; iii) la utilización biológica del oxígeno por la respiración y la oxidación del material orgánico en aguas intermedias, cercanas a los 800 m de profundidad; iv) el aumento del oxígeno en las aguas profundas causadas por el hundimiento de agua fría rica en oxígeno (Millero, 2005).

El principal aporte de alimento al mar profundo llega a través del flujo vertical de materia orgánica particulada que se deriva de la producción primaria en la zona eufótica y consiste principalmente en lo que se denomina “nieve marina” (Sumich, 1999). La nieve marina es una combinación de fitodetritus y restos de zooplancton (e.g., Beaulieu, 2002). El flujo vertical se presenta por transporte pasivo de la materia orgánica o por transporte activo, en las migraciones verticales de organismos mesopelágicos (Sardou *et al.*, 1996). Además existen los flujos advectivos que transportan materia terrestre o de la plataforma por el talud (Puig *et al.* 2001). Existe una dependencia por parte de las comunidades de las profundidades hacia el flujo alóctono de materia orgánica marina (Drazen, 2008; Stowasser *et al.*, 2009)

La limitación de alimentos es ampliamente determinante sobre el metabolismo de las poblaciones en alta mar, aunque existen quienes afirman que las especies disminuyen su metabolismo como adaptación a la poca disponibilidad de alimento (Gillooly *et al.*, 2001; Seibel y Drazen, 2007).

En general, más allá de la plataforma continental (en promedio >200 m de profundidad) se encuentran zonas con sedimentos finos de tipo arenosos, arcillosos o limosos (Millero, 2005). En el talud continental y en las llanuras abisales, los sedimentos superficiales son generalmente blandos. La textura de los sedimentos determina el contenido de materia orgánica, estructura y ecología de las comunidades bentónicas (Millero, 2005).

Conocimiento del mar profundo

Al estudiar la ecología de las comunidades de aguas profundas se encuentran varios factores limitantes. El muestreo de fauna y de parámetros ambientales en mar profundo requiere equipos de muestreo especiales que resistan a la alta presión y alcancen el piso oceánico en condiciones óptimas, los tiempos de muestreo pueden ser extremadamente largos, en general no hay una percepción directa de lo que se está muestreando y la estructura del fondo (e.g., pequeños afloramientos rocosos y depresiones, pequeños montes) representan, a menudo, un riesgo difícil de evaluar (Gage y Tyler, 1991; Hendrickx, 2012).

El conocimiento acerca de las comunidades de macro y megafauna de aguas profundas es todavía muy limitado. En el caso de los crustáceos decápodos, programas de exploración recientes en aguas profundas han aportado nueva información taxonómica (e.g., Verity *et al.* 2012; Anker *et al.* 2014; Macpherson y Robainas-Barcia 2015) y de distribución de las especies (e.g., Ho *et al.*, 2004; Komai y Collins, 2009; Hendrickx y Serrano, 2010). Sin embargo, a pesar de este creciente interés todavía son escasos los estudios enfocados en las relaciones de una especie o una comunidad con su medio ambiente (e.g., Quiroga *et al.* 2009; Papiol *et al.*, 2012; Fanelli *et al.*, 2013; Brown *et al.*, 2014).

El área con el mayor conocimiento acerca de la megafauna de aguas profundas y de los crustáceos decápodos en particular es el mar Mediterráneo (e.g., Cartes y Sardà, 1993; Kapiris, 2012; Guijarro *et al.*, 2012; Fanelli *et al.*, 2013; Arculeo *et al.*, 2014). En el Pacífico este, los pocos estudios en aguas profundas han sido en su mayoría enfocados a la ecología de la macrofauna (e.g., Levin *et al.* 1991; Levin *et al.* 2009; Méndez 2007), aspectos taxonómicos (e.g., Wicksten y Méndez, 1982; Hendrickx, 2014) y la búsqueda de nuevos recursos pesqueros (e.g., Kameya *et al.* 1997; Wehrmann *et al.* 2012). Sin embargo, recientemente se ha incrementado el interés por el estudio integral de las comunidades de crustáceos decápodos de aguas profundas con la finalidad de entender su funcionamiento (Quiroga *et al.* 2009; Kilgour y Shirley, 2014).

Generalmente existe una visión sobre las profundidades del océano como un ambiente hostil y aparentemente los organismos de aguas profundas enfrentan una serie de desafíos insuperables, como las bajas temperaturas, alta presión hidrostática, baja disponibilidad de alimento y, en las regiones afectadas por las zonas del mínimo de oxígeno (ZMO), una fuerte deficiencia de oxígeno disuelto que puede llevar, incluso, a condiciones de hipoxia severa o de anoxia (Halley y Levin, 2004; Seibel y Drazen, 2007). Sin embargo, estas condiciones son realmente las más estables del medio ambiente ya que se encuentra una uniformidad del sistema, dando lugar a una reducción de diversidad, abundancia y biomasa, y a profundidades mayores a 900 m, donde las condiciones son

todavía más estables, se presentan especies más euribáticas que las especies costeras (Sardà *et al.*, 2004).

La biomasa en el fondo marino depende, en primer lugar, de la transferencia de alimento producido en la superficie de la columna de agua hacia las aguas profundas, donde es utilizado a través de las redes tróficas. La limitación de alimento es ampliamente determinante sobre el metabolismo de las poblaciones en alta mar, ya que estas disminuyen su metabolismo como adaptación a la poca disponibilidad de alimento (Gillooly *et al.*, 2001; Seibel y Drazen, 2007). Sin embargo, las poblaciones utilizan algunas estrategias para adaptarse a estas condiciones: e.g., algunas especies excluyen ciertas etapas de su ciclo de vida, otras oscilan a través de distintos intervalos de profundidad para evitar la competencia, y adaptan su estructura poblacional de acuerdo con la profundidad y/o los periodos reproductivos están adaptados a los flujos de energía de materia orgánica desde la zona fótica durante las estaciones de alta producción primaria. Estas adaptaciones han sido documentadas en los juveniles y las hembras maduras de algunas especies, los cuales se agregan en zonas profundas cercanas al sustrato donde se encuentran mayores niveles de alimento, como es el caso de un carideo del género *Plesionika* (Company y Sardà, 1997; Puig *et al.*, 2001; Company *et al.*, 2003).

Las especies del fondo marino han adoptado patrones de reproducción estacional y continua, los cuales pueden coexistir en una misma zona, pero la reproducción continua es la más común en estas áreas a partir de los 1000 m (Tyler, 1988). Una regla en las especies de mar profundo es mantener una tasa de crecimiento lenta, baja fecundidad y tasas metabólicas muy lentas comparadas con las especies de las zonas costeras (Childress y Nygaard, 1973).

El Pacífico este mexicano

El Pacífico este se caracteriza por una zona de agua superficial caliente (Agua Superficial Tropical, AST). Esta masa de agua caliente (>27.5°C) y de baja salinidad le da a la región su carácter tropical, con una fauna diversa y abundante cerca de la costa. Esta masa de agua es ocasionalmente afectada por el fenómeno de “El Niño” (aumento de la

temperatura del agua por la modificación de las intensidades de las corrientes que favorece la presencia de aguas ecuatoriales) o de “La Niña” (disminución de la temperatura del agua debido al fenómeno inverso). Por debajo de esta AST se presenta una termoclina-haloclina muy marcada, la cual separa las aguas superficiales de las aguas de la picnoclina (i.e., franja con fuertes y rápida modificaciones verticales de la densidad del agua). Otra masa de agua subyacente a la AST, el Agua Subtropical Inferior (ASI) se caracteriza por ser caliente pero de salinidad más alta. A mayor profundidad se encuentran aguas frías, intermedias, con salinidad más baja, las cuales tienen su origen en el norte (Aguas Intermedias del Pacífico Norte, AIPN) o en el sur (Aguas Intermedias de la Antártica, AIA). Finalmente, más cerca del fondo, se encuentran las Aguas Profundas del Pacífico (APP) en el norte y las Aguas Profundas del Antártico (APA), en el sur. Cerca de la Antártica se encuentran también la masa de Aguas Circumpolares (ACP). Cada masa de agua posee una “firma” químico-física de salinidad y de temperatura, lo cual le da su densidad característica (diagramas T-S) (Álvarez-Borrego, 2010).

En el Pacífico este se ha registrado la existencia de una ZMO, que se origina en el hemisferio sur, en la capa de agua subsuperficial en el área subtropical, y fluye lentamente hasta el Pacífico oriental (Serrano, 2012).

La Zona del Mínimo de Oxígeno

Las zonas del mínimo de oxígeno (ZMO) son grandes áreas marinas donde las concentraciones de oxígeno disuelto en la columna de agua alcanzan valores mínimos (<0.5 ml/l) (Levin *et al.*, 1991; Stramma *et al.*, 2008). Las ZMO se presentan a diferentes intervalos de profundidad, entre los 50 y los 1300 m de profundidad (Murty *et al.*, 2009; Gooday *et al.*, 2009; Hendrickx y Serrano, 2010). Se encuentran en todo el mundo y las más desarrolladas se localizan en el norte del océano Índico, en el este del océano Atlántico (frente la costa de África) y en el este del océano Pacífico (Childress y Seibel, 1998; Levin, 2003; Murty *et al.*, 2009), siendo esta la más extensa a nivel mundial, encontrándose desde los 60°N a los 30°S (Díaz y Rosenberg, 1995; Helly y Levin, 2004; Serrano, 2012).

La ZMO del Pacífico este cubre la gran mayoría de las aguas mexicanas, excepto en el alto golfo de California, y es muy amplia en el centro-sur del golfo de California y en la costa suroeste de México (Hendrickx y Serrano, 2010; Serrano 2012). En México, la ZMO inicia desde profundidades muy someras (aproximadamente 50 m) y el espesor se mantiene constante, entre 700 m (frente a Baja California) y 1180 m (frente al suroeste de México) (Fiedler y Talley, 2006). En el núcleo de la ZMO predominan, en su mayoría, bacterias anaeróbicas, encontrándose cantidades de oxígeno inferiores a 0.5 ml/l. Por debajo de la ZMO, las concentraciones de oxígeno incrementan gradualmente alcanzando valores mayores a 0.5 ml/l, cerca de los 1000-1300 m de profundidad, y hasta 2.0 ml/l en profundidades mayores a 2000 m (Hendrickx y Serrano, 2010; Serrano, 2012). Este aumento se debe al aporte de oxígeno del Agua Profunda del Pacífico, y favorece la presencia y el aumento de la abundancia de las especies menos tolerantes a condiciones de hipoxia (Díaz y Rosenberg, 1995; Hendrickx, 2012; Serrano 2012).

La presencia de las ZMO es atribuible a la combinación de diversos factores, tanto físico-químicos como biológicos. Por un lado, suelen hallarse en áreas con una elevada producción primaria superficial y una alta tasa de sedimentación de materia orgánica, por lo que la oxidación de esta materia orgánica en la columna de agua conlleva un alto consumo de oxígeno que provoca un descenso de la concentración de oxígeno en el ambiente. Las variaciones temporales en la producción primaria afectan la distribución y la posición de la ZMO en la columna de agua (Levin, 2003). Otro factor que potencia la presencia de la ZMO es la presencia de una pycnoclina muy marcada y permanente, lo que limita la mezcla de las aguas superficiales que reciben oxígeno a través de la difusión de la atmósfera con las capas de agua más profundas y menos oxigenadas (Fiedler y Talley, 2006; Murty *et al.*, 2009). Finalmente, la formación de las ZMO también se atribuye a la presencia de corrientes de masas de agua “viejas” de circulación lenta a profundidades intermedias, en las cuales la concentración de oxígeno generalmente es muy baja (<0.2 ml/l) y la tasa de renovación es muy lenta (Childress y Seibel, 1998; Levin, 2003; Serrano, 2012).

Debido al calentamiento global, el oxígeno disuelto disminuye mayormente en las zonas tropicales y, por la contribución de factores térmicos, dinámicos y biogeoquímicos en

estas áreas, las ZMO se encuentran en expansión horizontal y vertical desde hace unos 50 años (Stramma *et al.*, 2010). Las consecuencias biológicas de la reducción de las concentraciones del oxígeno disuelto en el océano son notorias, principalmente en las capas superficiales. La tendencia de expansión de las ZMO afecta los ciclos de carbono y nitrógeno, repercutiendo en los ecosistemas marinos y, por lo tanto, en la distribución y el manejo de los recursos pesqueros ya muy afectados en algunas regiones (Grantham *et al.*, 2004; Stramma *et al.*, 2008; Hendrickx y Serrano, 2010).

Verticalmente, las ZMO en general muestran tres características comunes: i) una capa superficial muy productiva, poco profunda, con un consumo de oxígeno alto, pero con un suministro de oxígeno suficiente por parte de la mezcla atmosférica para mantener el oxígeno en punto de saturación; ii) una capa intermedia, donde la producción primaria y la mezcla atmosférica disminuyen, por lo tanto el consumo supera al suministro de oxígeno, formando una región hipóxica (ZMO) entre 50 y 1000 m de profundidad, con lo que la densidad poblacional en esta capa decrece; y iii) a mayores profundidades, se presenta una capa más gruesa, menos intensa y hasta 35% más oxigenada (Paulmier y Ruíz-Pino, 2009; Hendrickx y Serrano, 2010). La oxigenación de las aguas profundas se debe a que existen flujos profundos de agua rica en oxígeno desde el Pacífico suroeste, que corren por el Ecuador llegando a oxigenar las masas de agua ubicadas debajo de la ZMO del Pacífico este tropical (Reid y Mantyla, 1978). Además de atribuir esta oxigenación a las corrientes profundas, existe la hipótesis de que las concentraciones de oxígeno aumentan debido a una menor demanda biológica de oxígeno (Wyrtsky, 1962). Esta transición de condiciones hipóxicas por debajo del núcleo de la ZMO estimula la presencia de organismos, donde de igual forma que en otras regiones del mundo, la densidad disminuye con la profundidad pero incrementa la biodiversidad, es decir, aumenta el número de grupos taxonómicos y disminuye la número de organismos (Rogers, 2000).

La presencia de la ZMO restringen la distribución vertical y el contacto entre los taxa que se encuentran sobre la ZMO (fauna de aguas someras) y los que habitan por debajo de esta y ocasiona discontinuidad en la distribución vertical de las comunidades (Stramma *et al.*, 2010; Hendrickx y Serrano, 2014). El efecto de esta barrera ha sido

relacionado con posibles efectos en los procesos de especiación (Rogers, 2000). En la mayoría de los ecosistemas marinos, la hipoxia altera los procesos fisiológicos y metabólicos, afectando la abundancia, el estilo de vida, la composición, la complejidad, la diversidad y la estructura de tallas de las poblaciones (Childress y Seibel, 1998; Levin, 2003). En el este del Pacífico las surgencias de aguas pobres en oxígeno son corrosivas y subsaturadas en carbonato de calcio, lo que agrava el estrés sobre los ecosistemas aledaños (Stramma *et al.*, 2010).

Adaptaciones de las especies y las comunidades en la Zona del Mínimo de Oxígeno

El efecto principal relacionado con la presencia de una ZMO sobre las comunidades es la reducción de la abundancia específica, debido a la incapacidad de muchas especies a sobrevivir en zonas con baja concentración de oxígeno en el ambiente. Los efectos varían dependiendo de los taxa y, según el tamaño, se conoce que en términos de proporción de biomasa total de la comunidad, los grupos de tallas pequeñas reemplazan a aquellos de tallas mayores, pues la densidad de meiofauna aumenta o se mantiene aún en condiciones de hipoxia severa dentro de la ZMO, mientras que la densidad de macrofauna y megafauna disminuye rápidamente hasta que estos dos grupos casi desaparecen a concentraciones de oxígeno inferiores a 0.15 ml/l (Levin, 2003; Gooday *et al.*, 2009; Rex *et al.*, 2006; Quiroga *et al.*, 2009). La tolerancia a concentraciones mínimas de oxígeno es mayor por parte de la meiofauna (principalmente nemátodos), seguido por la macrofauna (anélidos poliquetos) y finalmente por la megafauna. En orden de tolerancia se observa la siguiente secuencia: moluscos > crustáceos > equinodermos (Levin *et al.*, 1991; Levin, 2003; Rex *et al.*, 2006). La baja cantidad de macro y megafauna en el núcleo de la ZMO resulta en un consumo reducido de materia orgánica en la columna de agua, que desciende hasta el fondo oceánico. Esto da lugar al depósito de una cantidad abundante de alimento en los sedimentos. Muchos estudios argumentan que, debajo de la ZMO, esta elevada disponibilidad de alimento favorece la presencia de un alto número de especies y de grandes densidades de macro y megafauna, siendo esta zona donde el oxígeno empieza a aumentar paulatinamente (Childress y Seibel, 1998; Levin, 2003; Quiroga *et al.*, 2009). En cambio, a mayor profundidad, aunque el oxígeno siga aumentando, la abundancia de la

fauna disminuye. La fauna que habita la parte inferior de la ZMO presenta fuertes gradientes verticales selectivos para las tasas óptimas de crecimiento, los modos de reproducción, el desarrollo de las especies, el tipo de alimentación y la tolerancia a las variaciones en las concentraciones de oxígeno. Por grupo, existe una aglomeración bien diferenciada en la presencia de estos gradientes; en el caso de los poliquetos, se encuentran en altas densidades a lo largo del intervalo inferior a la ZMO; los moluscos se encuentran a lo largo de la franja inferior a la ZMO, pero su densidad es alta en profundidades ligeramente mayores al borde inferior de la ZMO; los crustáceos son más abundantes justo en el borde inferior de la ZMO; y los equinodermos, presentan una tendencia contraria a la de los crustáceos, ya que se encuentran a profundidades mayores después del borde inferior de la ZMO, y sus densidades son bajas (Mullins *et al.*, 1985; Rogers, 2000).

Los organismos que habitan en las regiones de ZMO presentan fuertes adaptaciones que aumentan su capacidad de supervivencia en este tipo de condiciones. Existen distintos modos de adaptación a estos ambientes, como el desarrollo de mecanismos altamente eficaces para una mejor absorción de oxígeno (e.g., aumento del ritmo respiratorio, circulatorio y/o de la superficie branquial), la reducción de las tasas metabólicas mínimas para la supervivencia de los organismos, el uso de metabolismo anaeróbico temporáneo o permanente para completar la demanda metabólica total, el aumento de la superficie corporal o cambios de la profundidad de residencia, entre otros (Diaz y Rosenberg, 1995; Childress y Seibel, 1998). Las especies pelágicas que habitan en estas zonas pueden tener acceso a concentraciones mayores de oxígeno realizando migraciones verticales de cientos de metros dentro y fuera de la ZMO (e.g., *Gnathophausia ingens*) (Sanders y Childress, 1990). Por el contrario, las especies bentónicas que se encuentran en estas áreas, al tener que desplazarse por el suelo oceánico, tienen mayor capacidad para moverse dentro y fuera de la ZMO (e.g., *Encephaloides armstrongi*) (Childress y Seibel, 1998). Las especies que viven justo debajo de la ZMO no presentan este tipo de adaptaciones, y a consecuencia son menos tolerantes a las condiciones deficientes de oxígeno (e.g., *Nematocarcinus gracilis*) (Allen *et al.*, 2000).

En ambientes de aguas profundas y especialmente debajo de la ZMO, la aparición de megafauna bentónica suele ser espacialmente irregular o en “parches”, y probablemente esto ocurra como resultado de alguna interacción interespecífica (Omori, 1974; Piepenburg y Schmid, 1997; Rogers, 2000; Hunter *et al.*, 2011). Estas densas agrupaciones puntuales de megafauna debajo de la ZMO juegan un papel muy importante en la estructura del bentos marino por las perturbaciones físicas del sedimento, la depredación sobre la meio y macrofauna, y el consumo selectivo de materia orgánica el sedimento (Allen *et al.*, 2000; Hunter *et al.*, 2011). Por lo tanto, los cambios en la zonificación de la megafauna por debajo de la ZMO pueden actuar como factores predictivos sobre importantes procesos biogeoquímicos como el reciclaje y entierro de materia orgánica (Hunter *et al.*, 2011).

Distribución de *AcanthePHYra brevicarinata*

Las especies de carídeos son cosmopolitas, ya que se distribuyen en aguas con temperaturas desde templadas hasta tropicales en cualquier región del mundo. Varias especies de carídeos se localizan en aguas profundas, en zonas mayores de 800 m de profundidad, fuera del límite de operaciones de la pesca comercial (Holthuis, 1980; King y Moffitt, 1984; Cartes, 1993; Company *et al.*, 2004). Otras especies de carídeos realizan migraciones verticales diarias, las cuales juegan un papel muy importante en la transferencia de energía entre especies pertenecientes a capas pelágicas y bentónicas (Company *et al.*, 2001).

El género *AcanthePHYra* contiene especies pelágicas (e.g., *A. pelagica*, *A. purpurea*) que han sido capturadas en la columna de agua con artes de pesca pelágicas (e.g., redes Isaac Kidds) y especies bentopelágicas que han aparecido tanto en muestras de fondo como dentro de la columna de agua (e.g., *A. armata*, *A. eximia* y *A. brevicarinata*) (Hanamura, 1984; Hendrickx y Ríos-Elósegui, 2014).

De los pocos trabajos disponibles tratando a *A. brevicarinata*, se encuentra el de Hanamura (1983), donde la cita por primera vez dentro de su estudio de camarones pelágicos del Pacífico nororiental. En 1984, Hanamura realiza la descripción formal de la especie y proporciona algunos datos acerca de su biología y comenta que la distribución de

la especie probablemente podría extenderse hasta el golfo de Panamá, donde Faxon (1895) la debió de haber confundido con *A. curtirostris*. Posteriormente, esta especie ha sido registrada en el Pacífico mexicano por Hendrickx y Estrada-Navarrete (1996). Hendrickx (2003) presentó nuevos registros geográficos para esta especie, así como algunos datos preliminares acerca de su abundancia y de su talla.

Visión

Los animales que viven en el mar profundo se encuentran adaptados a condiciones muy diferentes a las que observamos en aguas someras o cerca de la superficie. En regiones de baja intensidad de luz, por lo general, los ojos incrementan en talla (e.g., anfipodos pelágicos, calamares, algunas especies de peces) y/o se ha perdido pigmentación en los ojos, pues la luz en esta profundidad no es un factor limitante en muchas especies. En cambio, en muchas especies se ha conservado la pigmentación, y esto se relaciona con una posible migración a la zona fótica o con la necesidad de detectar la bioluminiscencia de otras especies presas (Welsh y Chace, 1937).

Los Oplophoridae y Acanthephyridae habitan a menudo las zonas profundas del mar donde la penetración de la luz solar es prácticamente nula. Generalizando, la forma de los ojos en los Acanthephyridae es muy constante a pesar de ser un grupo muy diversificado y en el caso de las especies de *Acanthephyra*, los ojos son de talla normal, generalmente bien pigmentados (Welsh y Chace, 1937; Crosnier y Forest, 1977; Butler, 1980; Bauer, 2004).

Coloración

Las especies que se distribuyen en la zona mesopelágica tienen una coloración parcialmente roja o con un patrón de colores rojos a naranjas. La coloración rojo brillante, carmesí, es característica de especies batipelágicas aunque otras especies son transparentes pero poseen grandes cantidades de fotóforos (Bauer, 2004).

Entre los camarones decápodos, muchas familias de peneideos y carídeos tienen dichos fotóforos en estructuras cuticulares o en túbulos modificados del hepatopáncreas. Por parte de los carídeos, en la familia Acanthephyridae los fotóforos están presentes en

ojos, extremidades, cefalotórax y abdomen, especialmente en los géneros *Systemaspis* y *Oplophorus* que poseen grandes cantidades de fotóforos cuticulares (Welsh y Chace, 1937; Nowel *et. al.*, 1998).

Alimentación

La alimentación es un factor muy importante en la biología de todos los organismos, influyendo en el crecimiento y la reproducción. Los crustáceos, generalmente, son omnívoros o depredadores, y se pueden sustentar de cualquier tipo de alimento. Es el caso de especies de la familia Oplophoridae (*s.l.*) que pueden alimentarse desde materia en descomposición hasta presas vivas. El análisis del contenido estomacal de *Oplophorus typus* indicó que la especie es omnívora, alimentándose mayormente de detritus, restos de crustáceos, chaetognatos, diatomeas y dinoflagelados (Omori, 1974; Karippasamy y Menon, 2004). En el caso particular de *Acanthephyra eximia*, que se alimenta de restos gelatinosos, restos de peces y de isópodos pelágicos, en su dieta también incluye en alta proporción (24%), a *Acanthephyra pelagica*, una especie congénere (Cartes y Maynou, 1998).

Al igual que otras especies de la familia Oplophoridae (*s.l.*), las especies de *Acanthephyra* pueden alcanzar tallas relativamente grandes. Por lo tanto, son consumidores importantes en la red trófica y, a la vez, son depredados por especies mayores. Restos de especies de la familia Oplophoridae (*s.l.*) han sido encontrados en el contenido estomacal de especies de distintos grupos: lenguados de Groenlandia (*Reinhardtius hippoglossoides*) (Rodríguez-Marín *et al.*, 2005), tiburón de Groenlandia (*Somniosus (Somniosus) microcephalus*) (Yano *et al.*, 2007), el atún aleta amarilla (*Thunnus albacares*) y el atún patudo (*Thunnus obesus*) (Potier *et al.*, 2004; Grubbs *et al.*, 2005), en peces de profundidades de la familia Macrouridae (Dazen *et al.*, 2001; Bergstad *et al.*, 2010) y el pez “reloj naranja” (*Hoplostethus atlanticus*) (Rosecci *et al.*, 1988). También son parte de la dieta de mamíferos marinos como delfines (*Stenella longirostros* y *Delphinus delphis*) (Perrin, 1998; Pusineri *et al.*, 2007), de cefalópodos, tales como el calamar *Ornithoteuthis antillarum* (Arkhipkin *et al.*, 1998) e, incluso, se cataloga como alimento ocasional de

algunas aves marinas como *Sterna fuscata* (Jaquement *et al.*, 2008) y *Pterodroma phaeopygia* (Imber *et. al.*, 1992).

Reproducción

Los carídeos presentan al menos cinco métodos de reproducción. Pocos grupos son hermafroditas protándricos (primera fase como macho y segunda como hembra) y se han registrado diferencias dentro de éstos: i) protandría simple; ii) protandría con presencia de juveniles que poseen una primera fase como hembra; iii) protandría con madurez temprana y primera fase como hembra; iv) protandría simultánea con hermafroditismo, en este caso la primera fase es macho y la segunda es hembra hermafrodita (Bauer, 2004). La mayoría de los carídeos presentan gónadas pareadas ubicadas en el cefalotórax y son v) gonocóricos, es decir, que presentan sexos separados o que producen óvulos y espermatozoides, reproduciéndose permanentemente como machos o hembras, como se observa en el género *Acanthephyra* (Bauer, 2004; Espinoza-Fuenzalida *et al.*, 2008, Ramírez-Llodra, 2000; Follesa *et al.*, 2013).

Muchos aspectos de la vida están limitados por la gametogénesis, la cual se define como la producción de gametos masculinos y femeninos que es uno de los pasos más importantes de la reproducción (Ramírez-Llodra, 2000). Es un proceso de alta demanda energética que se ve afectada por factores externos, como la baja cantidad y calidad del alimento disponible en el ambiente o por un hábitat inestable, llegando a causar la interrupción del proceso vitelogénico, encontrándose con una mala producción de huevos y conllevando un decremento en la fecundidad en las hembras (Ramírez-Llodra, 2000).

En las hembras, la producción y la maduración de los ovocitos son conocidas como la ovogénesis. Este proceso envuelve el crecimiento de las células germinales llamadas ovogonias, a ovocitos previtelogénicos, los cuales son relativamente pequeños, con un núcleo muy grande y citoplasma basofílico (Ramírez-Llodra, 2000). Los ovocitos previtelogénicos se desarrollan llegando a convertirse en ovocitos vitelogénicos. La vitelogénesis envuelve la síntesis y la producción de las reservas ovoplásmicas (yema) en

los ovocitos. El desarrollo de los ovocitos es conducido usualmente por células accesorias que colaboran en la nutrición durante la vitelogénesis (Ramírez-Llodra, 2000).

En los machos, el proceso de producción de gametos se denomina espermatogénesis, en la que las células germinales o espermatogonias se dividen mitóticamente dando lugar a los espermátocitos primarios y secundarios, y posteriormente a las espermátidas (Poljaroen *et al.*, 2010). Las espermátidas se desarrollan en espermatozoides con un acrosoma, brazos radiales y un núcleo (Reinolds, 2002; Poljaroen *et al.*, 2010). Cuando se completa la espermatogénesis, las células sexuales se transportan al vaso deferente en el cual los espermatozoides se encapsulan en sacos llamados espermátóforos (Kroll *et al.*, 1992; García y Silva, 2006). En Dendobranchiata, se presentan tres niveles de desarrollo: i) espermatogénesis en testículos; ii) espermiogénesis y producción de espermátóforos en vasos deferentes; y iii) maduración y capacitación de espermatozoides, cuando el espermátóforo se encuentra adherido a las hembras (Alfaro-Montoya, 2010). King (1948) afirma que las células espermáticas bajan a lo largo del canal del vaso deferente y el flujo es facilitado por el movimiento de cilios y por secreciones glandulares que se encuentran en el epitelio. El epitelio posee un recubrimiento interno que produce fluido que probablemente influye en la formación del espermátóforo. Este fluido se produce en la zona intermedia del vaso deferente (King, 1948; García y Silva, 2006).

Los espermatozoides de la mayoría de los carídeos tienen tres regiones: i) el núcleo, el cual contiene altas cantidades de cromatina descondensada, es redondo y tiene forma de “tachuela” o “sombrija invertida”; ii) el subacrosoma (malla fibrilar); y iii) el acrosoma (cápsula) y la espícula o apéndice, el cual es una extensión de la estructura acrosomal (King, 1948; Medina, 1994; Poljaroen *et al.*, 2010; Alfaro-Montoya, 2013). A pesar de que la espina acrosomal aparenta ser un flagelo móvil como lo comenta King (1948), en realidad es completamente inmóvil (Bauer, 2004). Se ha reportado que el acrosoma se encuentra ausente en algunas especies de Palaemonidae. En los machos, buenos indicadores de la calidad reproductiva es la cantidad y proporción de espermatozoides normales con espinas bien formadas (Alfaro-Montoya, 2013).

Los procesos reproductivos en *Acanthephyra* pueden ser provocados por factores externos como la presencia y la abundancia de materia orgánica y la temperatura. En el caso de *A. eximia*, se han observado largos periodos de ovoposición y un aumento de la frecuencia de ovoposición en el verano (Follesa *et al.*, 2013). El desove en largas temporadas es una función reproductiva generalizada para las especies que se distribuyen en las áreas profundas de los océanos donde las condiciones ambientales son poco afectadas por la estacionalidad (Tyler, 1988). La mayoría de los crustáceos de profundidades de las áreas tropicales oceánicas, como los camarones de las familias Glyphocrangonidae y Crangonidae, así como anfípodos e isópodos, presentan una reproducción asincrónica (Rokop, 1974, 1977).

Thorson (1950) predijo que, en éstos ambientes, las estrategias de supervivencia de las especies son disminuir la fecundidad y producir huevos más grandes, y tener un desarrollo embrionario directo (i.e., eclosionar en una fase avanzada, cercana o igual al estado juvenil). Esta última estrategia permite paliar con las altas tasas de mortalidad asociadas con el largo tiempo de vida de las larvas que deben pasar por muchos estadios antes de llegar a la fase juvenil.

En los crustáceos decápodos, durante la incubación de los embriones, la talla y el volumen de los huevos aumentan, ya que se incrementa la cantidad de agua contenida en ellos y se generan cambios bioquímicos dentro del huevo durante el desarrollo embrionario (Clarke, 1993; Pandian, 1994).

Bauer (2004) indica que el número de huevos (fecundidad) aumenta de forma lineal de acuerdo al incremento en la longitud cefalotorácica (Lc) de las hembras. Por ejemplo, en el caso de un carídeo de la familia Crangonidae, el cual puede producir aproximadamente 600 huevos a 35 mm Lc, se observó un aumento lineal de la cantidad de huevos, de tal modo que a los 50 mm Lc puede producir hasta 2700 huevos (Dornheim, 1969).

Existe una pérdida natural de huevos durante la incubación en camarones carídeos, que es uno de los factores que afectan el rendimiento reproductivo. La pérdida de huevos puede ser causada por mecanismos de estrés, parásitos y ocasionalmente por un aumento en

el volumen de los huevos durante la incubación (Blasundaram y Pandian, 1982; Bilgin y Samsun, 2006).

En estudios realizados sobre el crecimiento de los embriones se han encontrado diferencias significativas en la tasa de desarrollo de diferentes especies de decápodos. Aunque hay poca información, la talla de los huevos depende considerablemente de su tasa de desarrollo (Herring, 1974). En los decápodos, la temperatura aparentemente es la variable ambiental predominante de la cual depende el periodo de incubación de los embriones. Al realizar observaciones entre huevos de tamaños muy similares de diferentes especies en condiciones de temperatura similares, se observaron variaciones significativas en el tiempo de desarrollo (Herring, 1974). Efford (1969) indica que el tamaño del huevo está inversamente relacionado con la temperatura ambiente del agua; las especies que habitan en agua más fría tienen huevos más grandes. Esta relación parece no observarse en la familia Acanthephyridae a pesar de las considerables diferencias en la distribución vertical entre las especies y, por lo tanto, en la temperatura ambiental (la cual disminuye con la profundidad), ya que las tallas de los huevos son relativamente uniformes (Herring, 1974).

El periodo de incubación de los embriones de algunas especies de *Acanthephyra* en condiciones de laboratorio varía entre 52 y 69 días a 12°C (Herring, 1974). El tiempo estimado de incubación de los embriones en un ambiente natural para *A. purpurea*, que se encuentra en temperaturas de 7 a 9°C, es aproximadamente de tres meses. En cambio, para *A. acutifrons* que se encuentra a temperaturas de 6 a 8°C y menores, el periodo de incubación podría llegar hasta los seis meses (Herring, 1974). Por otra parte, los registros del tiempo de eclosión indican que en el género *Acanthephyra* es entre uno y nueve días, en condiciones de laboratorio (Herring, 1974).

El desarrollo sincrónico de los embriones en una misma hembra, que conduce a la liberación casi sincrónica de todas las larvas viables durante un corto periodo de tiempo, es acentuado por la ventilación de la masa de huevos provocada por la hembra (Davis, 1964).

Evolución, relaciones taxonómicas

Durante las últimas cinco décadas se han realizado varios estudios direccionados a la sistemática de los decápodos, explícitamente sobre los carídeos. Algunos de estos han examinado específicamente los arreglos sistemáticos y la evolución entre superfamilias y familias del infraorden Caridea (Bracken *et al.*, 2009).

Un primer estudio comparativo (Thompson, 1967) dividió a Caridea en 10 superfamilias y 23 familias, basado en la morfología de las especies a edad adulta. Thompson (1967) otorgó información sobre un conjunto de caracteres evolutivos, como las adaptaciones de las quelas, la estructura de las mandíbulas, la armadura del telson y la estructura branquial. Propuso una nueva clasificación de Caridea, asumiendo que las familias Pasiphaeidae, Stylodactylidae, Glyphocrangonidae y Crangonidae formaban parte de un grupo monofilético, postulando que estas familias provenían de un grupo de Oplophoridae, el cual sería un ancestro común. Recientemente, se realizó una nueva clasificación de Caridea, bajo minuciosas revisiones morfológicas, en donde el grupo se dividió en 36 familias, encontrando sinonimias y familias nuevas (Martin y Davis, 2001; De Grave y Moosa, 2004; Bracken *et al.*, 2009).

La hipótesis de Thompson (1967) ha sido descartada por los análisis moleculares realizados por Bracken *et al.* (2009), los cuales afirman que la familia de los Oplophoridae (*s.l.*) se encuentra en un clado muy extenso y es un grupo polifilético, añadiendo que se necesitaría trabajar más y exclusivamente con esta familia. Chan *et al.* (2010) trabajaron con análisis moleculares y decidieron retomar a la familia Acanthephyridae, separando a sus miembros de la familia Oplophoridae. Li *et al.* (2011) comentaron que esta decisión fue errónea, ya que la cantidad de especies con las que trabajaron Chan *et al.* (2010) fue muy limitada, siendo sólo dos especies de cada familia. En el caso de *A. brevicarinata*, desde su descripción se ha mencionado que existen confusiones con *A. curtirostris* por su morfología (Hanamura, 1984). *Acanthephyra brevicarinata* se identifica por poseer un cefalotórax con una carina muy pronunciada que se extiende desde la espina branquiostegal hasta la región branquial. La espina branquiostegal mide menos de 3/5 de la distancia del surco hepático. El rostro posee de 1 a 2 dientes ventrales (Hanamura, 1984; Chace, 1985) (Fig. 1).

La identificación o clasificación molecular de especímenes de crustáceos decápodos que se encuentran en grandes colecciones y han sido conservados por largas temporadas en formol y/o etanol es complicada. En un estudio para la compilación de secuencias de 449 especies de la colección del Museo Nacional de Historia Natural de París, con más de 40 años de antigüedad, donde se utilizaron dos kits de extracción de DNA nuclear y los primers Folmer (1994) (LCO1490 y HCO2198, primers universales de invertebrados para el gen Citocromo Oxidasa I) (Folmer *et al.*, 1994), sólo se lograron secuenciar el 42% de los especímenes seleccionados ya que la degradación del DNA afecta la posibilidad de la amplificación de la secuencia en una Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR por sus siglas en inglés) (Zuccon *et al.*, 2012).

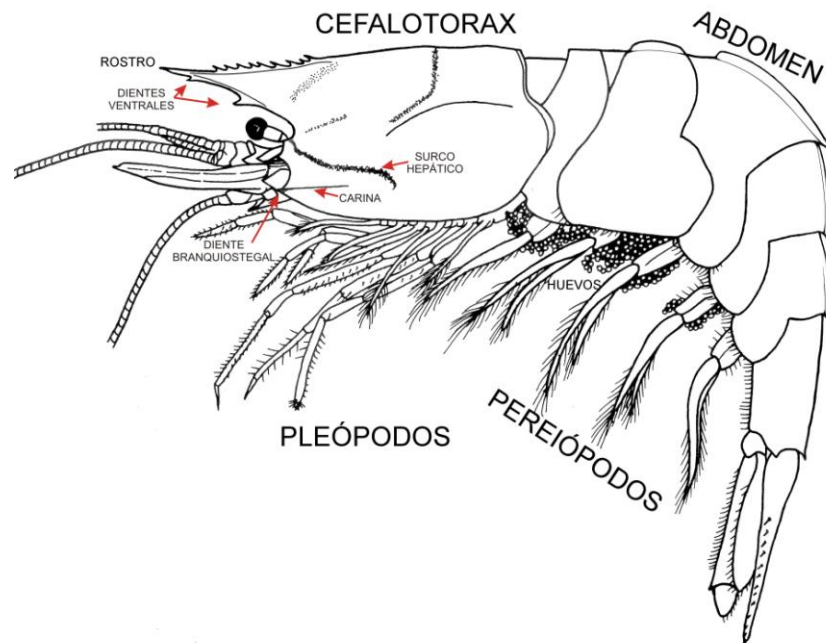


Figura 1. Morfología común de un Caridea y características de identificación (→) de *Acanyhephyra brevicarinata* (Imagen: Hanamura, 1984, adaptada: Ríos-Elósegui, este trabajo).

III. Objetivos

Basándose en las muestras disponibles de 16 campañas oceanográficas (proyecto TALUD, ICMYL, UNAM), se estudió la ecología, aspectos reproductivos y similitudes genéticas del camarón carídeo *Acanthephyra brevicarinata* en el Pacífico mexicano.

Objetivos específicos

Establecer la distribución latitudinal de *A. brevicarinata* en el Pacífico mexicano utilizando el material disponible y las bases de datos de las estaciones de muestreo.

Analizar la relación entre la presencia, densidad y abundancia totales y por sexos de la especie de acuerdo con la profundidad, oxígeno disuelto y temperatura presentes en el área de captura y definir sus preferencias ambientales.

Registrar la proporción sexual y analizar la distribución de tallas por sexo de la especie por estrato batimétrico.

Establecer si existe alguna variación en el número de espinas dorsales o ventrales del rostro por talla y por sexo.

De acuerdo con las curvas de crecimiento relativo por sexo, analizar la diferencia entre las curvas y establecer el tipo de crecimiento.

Analizar la distribución de tallas y establecer los grupos modales por sexo.

Calcular la proporción sexual (H:M) total y mensual, la talla media de madurez (L_{50}) y la fecundidad en las hembras ovadas.

Comparar la talla mínima de hembras ovadas con observaciones microscópicas de hembras de tallas inferiores y determinar una talla mínima de primera madurez real.

Establecer una relación entre las medidas de las longitudes y anchuras de los huevos y determinar el tipo de crecimiento. Observar la variación de la razón longitud-anchura de los huevos de acuerdo con las tallas de las hembras.

Establecer las etapas de desarrollo embrionario y relacionarlas con las tallas de los huevos para observar el posible aumento de talla de acuerdo con estas etapas.

Determinar el tipo de reproducción de la especie, describir las etapas de desarrollo de los gametos y realizar observaciones generales de las gónadas.

Analizar la similitud genética entre especies del género *Acanthephyra*.

IV. Métodos

Trabajo de campo

El material analizado en este trabajo fue recolectado en el B/O "El Puma" de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), entre 1984 y 2012. Los especímenes de *Acanthephyra* fueron capturados durante las operaciones de toma de muestras en el golfo de California (G.C.) durante nueve cruceros (TALUD III, septiembre de 1991; TALUD IV, agosto de 2000; TALUD V, diciembre, 2000; TALUD VI, marzo de 2001; TALUD VII, junio de 2001; TALUD VIII, abril de 2005; TALUD IX, noviembre de 2005; TALUD X, febrero de 2007; TALUD XIII, enero de 2009), frente a la costa oeste de la península de Baja California (O.B.C.) (TALUD XV, julio- agosto de 2012) y frente a la costa suroeste de México, desde Jalisco hasta Guerrero (S.O.M.) (TALUD XII, marzo-abril de 2009). Durante estos cruceros, se muestrearon un total de 205 localidades, de 377 a 2394 m de profundidad. Las coordenadas posicionales para cada estación de muestreo se obtuvieron usando un sistema de navegación GPS. La profundidad se midió con una ecosonda analógica EdoWestern (TALUD III - VIII) y una ecosonda digital SIMRAD (TALUD IX - XV). La temperatura, salinidad y oxígeno fueron medidos con un CTD-O₂ Seabind 19, el oxígeno se rectificó con el método Winkler (Strickland y Parsons, 1972). Los especímenes fueron capturados con equipos bentónicos, incluyendo una draga Agassiz (1.6 m de ancho, 0.8 m de altura) y un trineo bentónico (2.5 m de ancho, 0.9 m de altura) equipado con una red camaronera modificada (5.5 cm de malla estirada). Sólo en una ocasión se obtuvo una muestra con un equipo pelágico (CICIMAR 8405). El material recogido durante la exploración fue depositado en la Colección Regional de Invertebrados Marinos (EMU) de la UNAM, en Mazatlán, México.

Los organismos fueron fijados con formol al 5%, posteriormente lavados con agua dulce y preservados en etanol al 70%. Algunos especímenes seleccionados fueron conservados directamente en etanol al 70%.

Morfometría y estandarización de datos

El sexo de los organismos se determinó basándose en los trabajos de Bauer (2004) y Possenti *et al.* (2007), quienes indicaron que la diferenciación entre sexos depende de la presencia/ausencia del apéndice masculino en el segundo par de pleópodos.

Se midió la longitud cefalotorácica (Lc) (Fig. 2) de la parte posterior de la órbita del ojo al margen dorsal posterior del cefalotórax con un vernier digital de 0.01 mm de precisión (Mitutoyo NTD12-6'' CX).

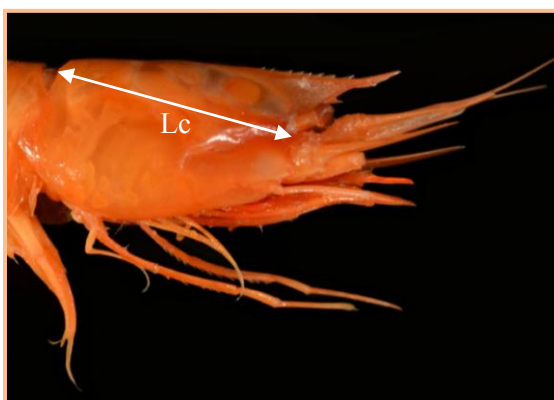


Figura 2. Medición de la longitud cefalotorácica (Lc) de los especímenes de *AcanthePHYRA brevicarinata*.

Se tomó el peso total (Pt) sobre la base del trabajo de Gorny y George (1997), que hace referencia a la obtención de los pesos de crustáceos decápodos conservados. A los organismos se les extrajo el líquido colocándolos unos segundos en papel secante, luego se pesaron con una balanza analítica (Citizen CZ 103) de 0.001 g de precisión. En las hembras ovadas, el peso fue medido con y sin la masa de huevos.

Se contaron las espinas del rostro (Fig. 3) con el fin de encontrar algún vínculo entre el número de espinas y el aumento de talla de los organismos, haciendo una relación de espinas dorsales/espinas ventrales (D/V) con la longitud cefalotorácica.

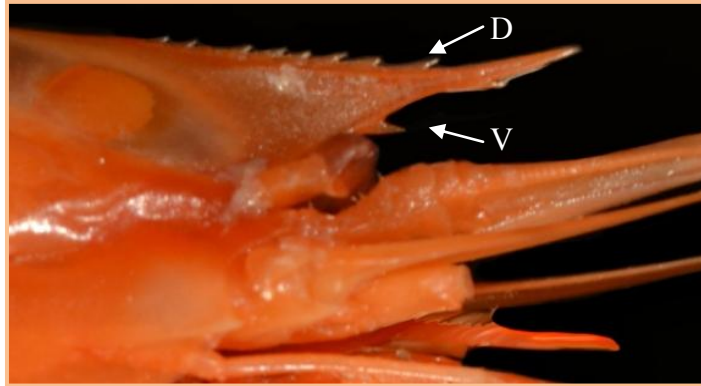


Figura 3. Localización de las espinas dorsales (D) y ventrales (V) en el rostro de *AcanthePHYRA brevicarinata*.

El número de organismos por estación y los pesos de éstos fueron estandarizados a densidad (org/ha) y biomasa (g/ha) (Hendrickx y Salgado-Barragán, 1989). La densidad fue calculada con las siguientes formulas:

De los organismos capturados en cierto tiempo de arrastre, se realizó la conversión a el número de organismos capturados en 60 minutos (1 h):

$$\text{Org/h} = \frac{60 * N}{T}$$

Donde: N = número bruto de especímenes recolectados; T = minutos de arrastre.

Se obtuvo el área barrida (A): $A = V * T * a$

Donde: V = velocidad media de arrastre; T = tiempo de arrastre; a = anchura de la red.

$$V = 1.75 \text{ nudos} = 3,242 \text{ m/h}; T = 1\text{h}; a = 2.35 \text{ m.}$$

$$A = 7,618 \text{ m}^2.$$

Para conseguir el coeficiente de conversión (S) se dividió una hectárea entre el área barrida (A).

$$S = \frac{10,000\text{m}^2}{7,618 \text{ m}^2} = 1.31$$

Se multiplicó el número de organismos por hora (org/h) por el coeficiente de conversión (S), para obtener el número de org/ha.

De la misma manera se estimaron los valores estandarizados de biomasa expresados en g/ha.

Análisis de distribución

Se agregó información a la base de datos de la colección EMU de *A. brevicarinata*, de los nuevos registros obtenidos en campañas recientes, agregando datos de las coordenadas de captura, localidad, fecha de muestreo, profundidad, método de captura y número de catálogo. Con las coordenadas de las localidades de muestreo y las localidades de captura se realizaron los mapas con el software libre Seaturtle para analizar el patrón de distribución de *A. brevicarinata* en el Pacífico mexicano.

Análisis ecológicos

Utilizando los parámetros medidos durante el estudio en el Pacífico mexicano, y separándolo en tres zonas específicas [el oeste de Baja California (O.B.C.), el golfo de California (G.C.) y el suroeste de México (S.O.M.)], se graficó la presencia/ausencia de *A. brevicarinata*, considerando los intervalos de captura: profundidad, de 500 a 2500 m; temperatura, de 0 a 5°C; concentración de oxígeno, de 0 a 2.5 ml/l.

Se hicieron histogramas de densidad (org/ha) (general y por sexos) y una curva de biomasa (g/ha) general en relación a intervalos de profundidad de 300 m, de temperatura de 0.5°C y de oxígeno de 0.5 ml/l para observar alguna preferencia a ciertos valores ambientales.

Se aplicó el índice de selectividad de Ivlev (1961), siguiendo los trabajos de Imperio *et al.* (2010) y Wiley y Simpfendorfer (2007), quienes lo utilizaron en el grupo Ungulata y en elasmobranquios, respectivamente, para determinar la posible de preferencia a ciertos valores de los factores ambientales. En este caso se utilizaron como factores ambientales las profundidades, las concentraciones de oxígeno y las temperaturas, tomando en cuenta la siguiente fórmula:

$$IS = (ri - pi)/(ri + pi)$$

Donde: ri = es el número de las estaciones con presencia de la especie entre el total de estaciones por intervalo; pi = es el número del total de estaciones por intervalo entre el total de estaciones muestreadas; S = selectividad, con rangos de -1 a 1. Los valores positivos cercanos a 1 indican preferencia, los valores negativos cercanos a -1 indican evasión y valores cercanos a 0 indican poca influencia.

Se realizó un histograma de proporción sexual por intervalos batimétricos de 300 m. Se aplicó la prueba de χ^2 para determinar alguna posible diferencia en la proporción sexual por estrato batimétrico y entre ellos. Se hicieron gráficas de la distribución de tallas por sexo por intervalos batimétricos de 300 m (con punto medio a los 150 m) para observar variaciones en la distribución de tallas en relación a la profundidad.

Se realizó un histograma de proporción sexual mensual y para determinar alguna posible diferencia en la proporción se aplicó la prueba de χ^2 .

Espinas rostrales, crecimiento relativo y estructura de tallas

Se estimaron las relaciones entre el número de espinas rostrales por talla entre sexos, para observar una posible variación del número de espinas rostrales en relación con el crecimiento de los organismos.

Se realizaron las curvas de tipo potencial para el crecimiento relativo utilizando las longitudes y los pesos de cada organismo y se obtuvieron las ecuaciones correspondientes. Las curvas se analizaron bajo la prueba de curvas coincidentes (Haddon, 2001) para determinar si existía diferencia significativa del crecimiento relativo entre los sexos. Para determinar la isometría del crecimiento de la especie se realizó la prueba t de Student de dos colas, para establecer una tendencia de crecimiento alométrico o isométrico.

Con las frecuencias relativas de las longitudes del cefalotórax se realizaron histogramas para observar la distribución de las tallas de la población.

Análisis de reproducción

La proporción de sexos se calculó estableciendo la relación entre el número de machos y hembras (M:H), en la cual la relación 1:1 corresponde a la equidad entre ambos sexos. Se comprobó una posible diferencia con la prueba de χ^2 . Siguiendo el trabajo de Fransozo *et al.* (2005), se hizo el análisis de la frecuencia de sexos por mes tomando en cuenta los muestreos realizados desde 1991 (TALUD III).

La talla media de madurez se obtuvo mediante la proporción de hembras ovadas en relación a las tallas, realizando una curva de frecuencia acumulada, registrando la L50 en el 50% de la curva (Chilari *et al.*, 2005).

Para el análisis de fecundidad, los huevos fueron retirados de los pleópodos de las hembras ovadas donde se encontraban adheridos y preservados en viales de 1.5 ml con etanol al 70%. Para el conteo y la medición de los huevos, se utilizó un tratamiento de cloro comercial (dilución al 14%) para favorecer su disgregación (Ríos-Elósegui, 2013).

Cabe aclarar que en el caso del presente trabajo, se hace la distinción entre huevos y embriones, ya que el conteo fue realizado sobre los huevos encontrados en los pleópodos, estando o no fecundados. Las mediciones se hicieron considerando el largo y el ancho de los huevos, no de los embriones, que son los organismos que se encuentran en desarrollo dentro de los huevos.

Los huevos se colocaron en una caja de Petri con etanol (70%) y su respectiva etiqueta, tratando de separarlos de manera homogénea para fotografiar el total de los huevos y posteriormente contarlos y medirlos (largo [L] y ancho [A]) (Fig. 4) con el software Image J de National Institutes of Health. Posteriormente se tomaron imágenes más cercanas de los huevos, de manera que se observara muy bien el embrión dentro.

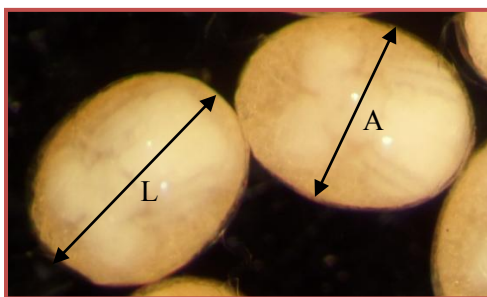


Figura 4. Mediciones aplicadas a los huevos de *AcanthePHYRA brevicarinata*: L, longitud; A, anchura.

Finalmente, se realizó el análisis de fecundidad, estableciendo la relación entre el número de huevos y la talla de las hembras (Ahamed y Ohtomi, 2011).

Con las imágenes tomadas y las mediciones de los huevos, se realizaron las observaciones requeridas para establecer las distintas etapas de madurez de los embriones. Las etapas de desarrollo de los embriones se determinaron basándose en los trabajos de Guerao y Rivera (1995) y Bilguin y Samsun (2006), quienes establecen tres etapas de desarrollo de acuerdo al volumen que ocupa el vitelo en el huevecillo. Se realizó una representación lineal tomando en cuenta las etapas de desarrollo encontradas en *A. brevicarinata*, como variable independiente, y el logaritmo de las longitudes de los huevos, como variable dependiente. Se realizaron histogramas de frecuencia del número de huevos por etapa, con el fin de observar posibles variaciones en las cantidades de huevos entre las etapas I (fase cercana al desove) y V (fase cercana a la eclosión) en relación con la talla de las hembras portadoras de huevos en cada una de las etapas de desarrollo. Para estimar una posible deformación de los huevos durante el desarrollo, como lo indican Clarke (1993) y Bilguin y Samsun (2006), se estableció una correlación entre la longitud y el ancho (L/A).

Se realizaron revisiones histológicas de gónadas de 11 hembras (de seis campañas oceanográficas distintas) y 8 machos (de tres campañas oceanográficas distintas) de diferentes tallas para realizar una secuencia de desarrollo de la gametogénesis de la especie con los métodos de tinción Hematoxilina-Eosina, Lendrum y tricrómica de Masson (Anexo 2). Para diferenciar los estadios de madurez se utilizaron los trabajos de Bell y Lightner (1988) y Moreno *et al.* (2012), quienes trabajaron con camarones *Dendrobranchiata* y

Caridea, respectivamente. Se utilizó la talla mínima de primera madurez como dato comparativo al observar el estadio de madurez de las gónadas de hembras de tallas inferiores (con preparaciones histológicas). De esta manera, se pudo definir una talla de primera madurez real, basada en la “madurez gonadal microscópica”.

Análisis genéticos

Para los análisis moleculares preliminares se seleccionaron todos los especímenes de *A. brevicarinata* de la colección, de los cuales los más antiguos fueron fijados con formol y posteriormente conservados en etanol (70%) desde 1991. También se tomaron en cuenta una especie congénere recolectada durante las operaciones del crucero TALUD XVI-B del 2014: *A. curtirostris*.

El ADN fue extraído de abdomen, ojos y pleópodos usando los kits de extracción QIAamp ADN Tissue para las muestras en formol y DNeasy Blood y Tissue (ambas Qiagen) para las muestras fijadas en etanol, siguiendo las instrucciones del fabricante.

Para la amplificación se realizaron PCRs (Reacción en Cadena de la Polimerasa) de las muestras XVI-1, XVI-9, XVI-7 utilizando los Primers de Folmer *et al.* (1994). El protocolo de amplificación mejor ajustado fue el de Bracken *et al.* (2009) en el cual, en 25µl se utilizaron: 200 mM de dNTP's, 3.5 mM de MgCl₂, 0.5 mM de cada primer, 1x de buffer, 2u de Taq y 3µl de ADN. En el programa de PCR: con 94°C por 10 min para desnaturalización, con 40 ciclos a 94°C por 1 min, 46°C por 1.5 min y 72°C por 1.5 min para alineamiento, y 72°C por 10 min para extensión.

Para visualizar el producto de extracción y de PCR se cargaron 8 µl del producto tiñéndolo con 3µl de colorante de carga, en geles de agarosa al 1.5%, colocados en la cámara de electroforesis y llenándola con buffer TBE 5X. La cámara se conectó a una fuente de poder de 130 V/20 min. En la electroforesis, el ADN, por su carga negativa, migra hacia el lado positivo.

Los polímeros fueron secuenciados por el laboratorio de servicios MacroGenUSA.

Para la alineación se utilizó una región del ADN mitocondrial perteneciente al gen Citocromo Oxidasa subunidad 1 (COI) (Fig. 5) del género *Acanthephyra* y agregando como grupo externo la especie *Heterogenys microphthalmus* de la familia Acanthephyridae.

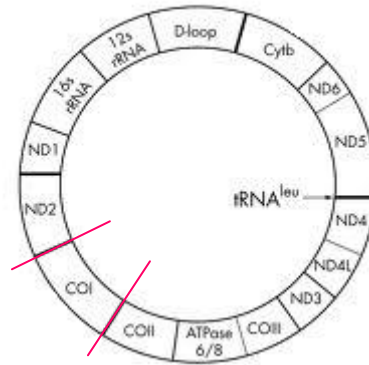


Figura 5. Mapa genético del ADN mitocondrial

Las secuencias del gen COI de otras especies de *Acanthephyra* fueron obtenidas del GenBank (National center for Biotechnology Information) y del BOLD (Barcode of Life Data Systems).

El análisis filogenético se realizó utilizando el programa Mega 5 con los métodos estadísticos de Parsimonia y Neighbor-Joining, con diferentes réplicas de bootstrap, según el número de pares de bases (pb) de cada secuencia más uno, bajo el modelo de p-distance para la construcción de los árboles de distancia genética.

V. Resultados

Distribución

Un total de 203 especímenes de *A. brevicarinata* fueron recolectados en el 42% del total de estaciones muestreadas en los cruceros del proyecto TALUD (62 de 148 estaciones).

Distribución anterior. "Dowd tablemount" (localidad tipo; 13°28'N; 119°49'W), a 820 millas náuticas frente a la costa occidental de la península de Baja California (Hanamura, 1984); cuenca de Guaymas ("Albatross" St. 3010, 27°23'45"N; 111°25'W) (Chace, 1986); frente a las costas de Sinaloa (Hendrickx y Estrada-Navarrete, 1996) y en el sureste del golfo de California, frente a Sinaloa y Nayarit (Hendrickx, 2003; Hendrickx y García-Guerrero, 2007); en el golfo de California, frente a Mazatlán, Sinaloa (22°47'N, 106°52'W) y frente a Guaymas, Sonora (26°45'N, 111°02'W); frente a Bahía Magdalena al suroeste de la península de Baja California (24°23'N, 112°17'W) (Hendrickx y Wicksten 2004).

Nuevos registros. Fuera de la costa occidental de la península de Baja California, frente a isla Magdalena (25°02'N, 112°54'W) hasta una localidad fuera de Todos Santos (23°12'N, 111°20'W). Centro y norte del golfo de California, con límite más septentrional a 28°01'N, 112°17'W. Costa suroeste de México, frente a las costas de Tenacatita, Jalisco (19°22'N, 105°16'W), hasta Acapulco, Guerrero (16°58'N, 100°55'W) (Anexo 1).

Distribución general. Incluyendo los nuevos registros citados en esta contribución, *Acanthephyra brevicarinata* se distribuye en gran parte de la costa del Pacífico mexicano, desde 25°02'N, en la costa occidental de Baja California y 28°01'N, en el golfo de California, a 16°58'N, frente a la costa suroeste de México. Además, fue encontrada a 820 millas náuticas frente a la costa occidental de la península de Baja California (ca 13°28'N, 119°49'W) (Fig. 6).

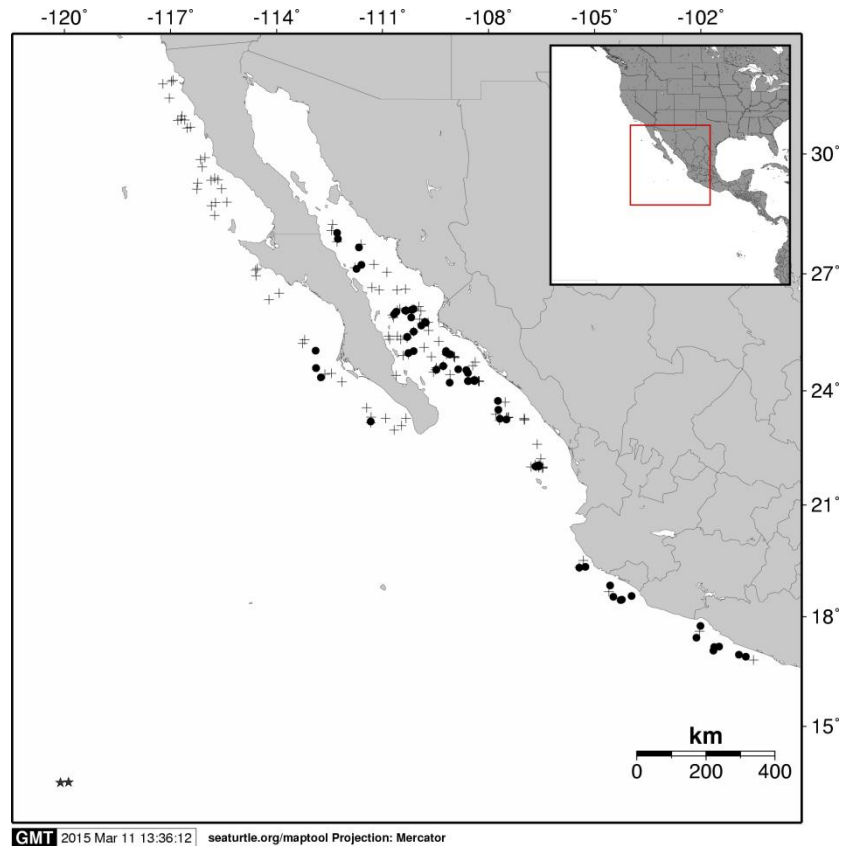


Figura 6. Localidades de muestreo del proyecto TALUD (+) y localidades de captura de *Acanthephyra brevicarinata* (•) en el Pacífico mexicano. Se incluyen las localidades donde fue recolectado por Hanamura para la descripción de la especie en 1983 (estrellas).

Observaciones. El número de especímenes de *A. brevicarinata* obtenidos en el arte de muestreo varió de 1 a un máximo de 14 (TALUD XII St. 24). El número total de especímenes registrados fue de 203. De estos, 12 no pudieron ser sexados. El resto consistió de 84 machos y 107 hembras (H:M, 1.27:1), de los cuales 34 (32%) fueron ovadas. El material examinado incluyó una mayoría de tallas grandes a medias de los especímenes, y esto pudo estar relacionado con el tamaño de la luz de malla (ca 2 cm interno). Las tallas (CL) de *A. brevicarinata* variaron desde 6.78 hasta 28.54 mm en machos (media, 19.25 ± 5.18 mm), 16.11 a 24.81 mm en hembras no ovadas (media, 8.22 ± 4.05 mm), y 17.53 a 25.23 mm en hembras ovadas (media, 22.66 ± 1.97 mm) (Anexo 1).

Ecología

Profundidad

Tomando en cuenta todos los muestreos en el Pacífico mexicano (P.M.), se observó a *A. brevicarinata* en un intervalo de distribución batimétrica de la especie de 770 a 2,260 m. (Fig. 7). Separando el Pacífico mexicano en tres zonas, se observa que en el golfo de California (G.C.) la distribución batimétrica es más amplia (770 a 2,260 m), comparándola con las otras dos zonas. En el suroeste de México (S.O.M.), se encontraron desde 800 hasta 2100 m de profundidad, mientras que el oeste de Baja California (O.B.C.) la especie se presentó en un intervalo batimétrico más estrecho, desde 1,100 hasta 2,100 m de profundidad (Fig. 7).

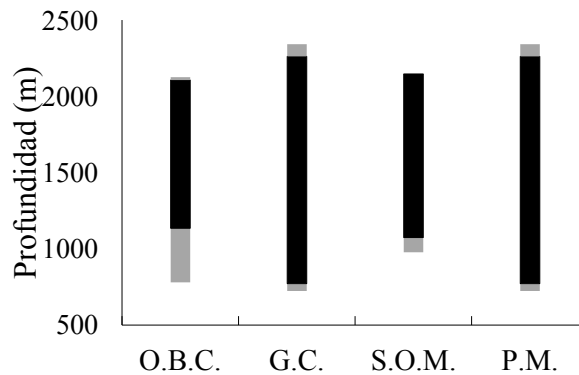


Figura 7. Intervalo de distribución batimétrica de los muestreos (gris) de *Acanthephyra brevicarinata* (negro) en el Pacífico mexicano (P.M.) y en sus tres zonas: oeste de Baja California (O.B.C.), en el golfo de California (G.C.) y en el suroeste de México (S.O.M.).

Se seleccionaron seis intervalos de profundidad con una diferencia de 300 m. Se observó un aumento en la densidad y la biomasa de acuerdo a la profundidad (Kruskal-Wallis, $H_{5,158}=22.51$, $p<0.05$ para densidad; $H_{5,158}=22.53$, $p<0.05$ para biomasa), y se encontró una agregación de datos en el intervalo de 2,201-2,500 m, con una densidad de 6.50 ± 8.79 org/ha y una biomasa de 16.01 ± 23.83 g/ha (Fig. 8). Comparando los intervalos intermedios, en el de 1,601-1900 m se observa una densidad de 5.24 ± 6.85 org/ha, similar al intervalo de 1,301-1600 m, pero en la biomasa se observa menor al aumento esperado, encontrando 9.38 ± 11.48 g/ha (Fig. 8).

En el intervalo mayor considerado (2,201-2,500 m), se registró un declive en la densidad y en la biomasa, obteniendo valores de 1.87 ± 3.28 org/ha y de 3.28 ± 9.84 g/ha (Fig. 8). Los valores mínimos se registraron en el intervalo de 701-1,000 m, con 0.24 ± 0.83 org/ha y 0.85 ± 2.98 g/ha (Fig. 8).

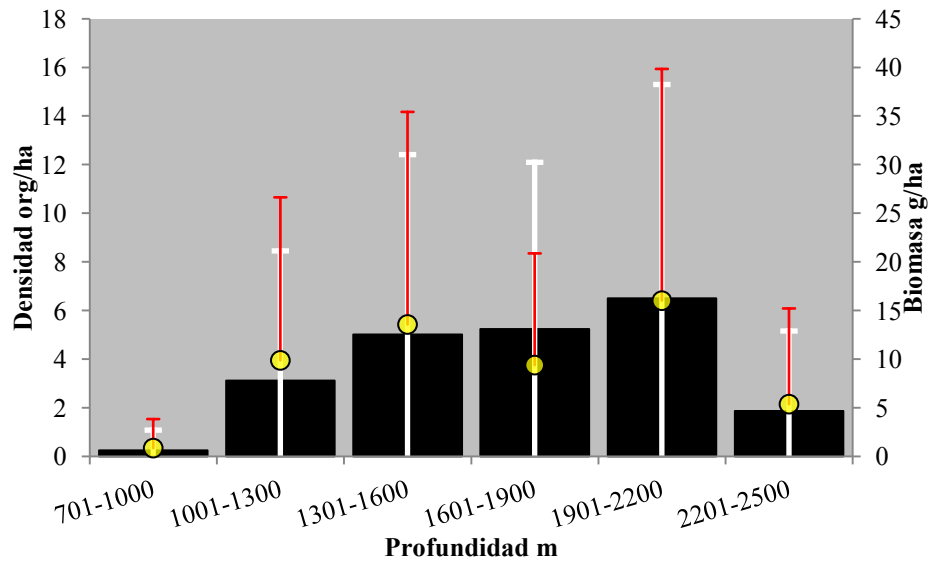


Figura 8. Relaciones entre la densidad (org/ha) (barras), la biomasa (g/ha) (●) y la profundidad registrada en las capturas de los especímenes de *AcanthePHYRA brevicarinata*, en los años de muestreo de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Bigote blanco, desviación estándar de la densidad. Bigote rojo, desviación estándar de la biomasa.

Los machos se encontraron a partir del intervalo de 1,001-1,300 m, con un aumento en la densidad en relación a la profundidad hasta llegar a un máximo de densidad de 1.50 ± 2.34 org/ha en el intervalo de 1,901-2,200 m. En el intervalo siguiente, de 2,201-2,500 m, se observa un decremento en la densidad, con 0.66 ± 1.63 org/ha (Fig. 9).

Las hembras no ovadas se localizaron en todos los estratos muestreados, desde el intervalo de 701-1,000 m. Presentaron una ligera tendencia a aumentar en intervalos intermedios, con un máximo de 0.91 ± 1.36 org/ha en el intervalo de 1,301-1,600 m. A profundidades mayores, la densidad disminuyó llegando hasta 0.5 ± 0.83 org/ha en el intervalo de 2,201-2,500 m (Fig. 9).

Las hembras ovadas también se registraron en todos los estratos muestreados, observándose una ligera tendencia a aumentar con la profundidad, registrándose un mínimo

de 0.02 ± 0.23 org/ha en el intervalo más somero y hasta 0.33 ± 0.52 org/ha en el intervalo más profundo (2,201-2,500 m) (Fig. 9).

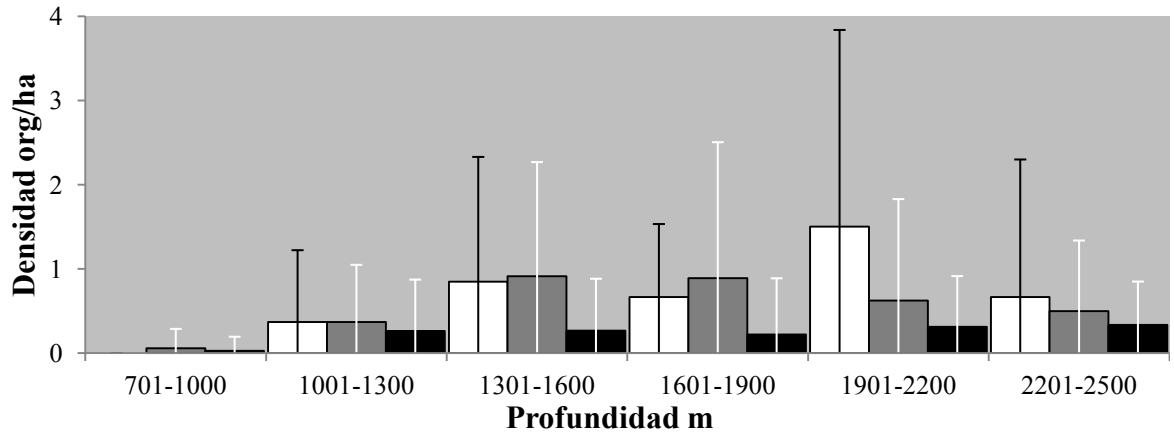


Figura 9. Relaciones entre la densidad media por sexos y la profundidad registrada en las capturas de los especímenes de *Acantheephyra brevicarinata*, durante los muestreo de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas.

Oxígeno

Considerando todos los muestreos, la especie se encontró en un intervalo de concentración de oxígeno disuelto muy amplio, entre 0.15 y 2.37 ml/l O₂ (Fig. 10, P.M.). Al separar los valores de oxígeno por zona, en la S.O.M. *A. brevicarinata* se localizó desde 0.22 hasta 1.75 ml/l O₂ y en el O.B.C. fue encontrada en un intervalo de O₂ más estrecho, entre 0.5 y 1.23 ml/l O₂, indicando una tolerancia mayor a concentraciones bajas de O₂. En G.C. el intervalo fue el más amplio observado (Fig. 10).

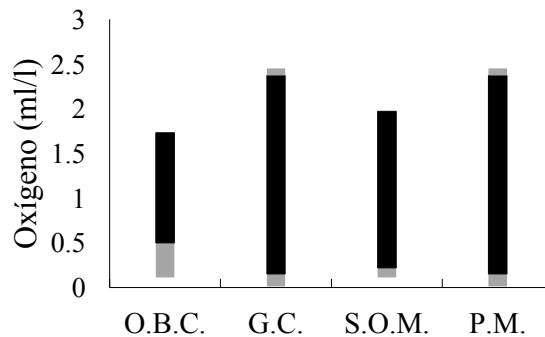


Figura 10. Intervalo de oxígeno de muestreo (gris) y de captura de *Acanthephyra brevicarinata* (negro) en el Pacífico mexicano (P. M.) y en sus tres zonas: oeste de Baja California (O.B.C.), en el golfo de California (G.C.) y en el suroeste de México (S.O.M.).

Se utilizaron cinco intervalos de concentración de oxígeno con diferencia de 0.5 ml/l. Se observó un notable aumento de la densidad de *A. brevicarinata* en intervalos intermedios, de 0.51-1.00 a 1.51-2.00 ml/l, con un máximo de 5.53 ± 8.61 org/ha en el intervalo de 0.51-1.00 ml/l. La biomasa registró un máximo de 13.81 ± 14.63 g/ha en el intervalo de 1.01-1.50 ml/l. En los intervalos inferior y superior se registraron bajas densidades y biomasa, con 1.71 ± 4.63 org/ha y 4.51 ± 11.74 g/ha en el intervalo de 0.01-0.50 ml/l, y 1.14 ± 3.03 org/ha y 4.20 ± 7.28 g/ha en el intervalo de 2.01-2.50 ml/l (Fig. 11).

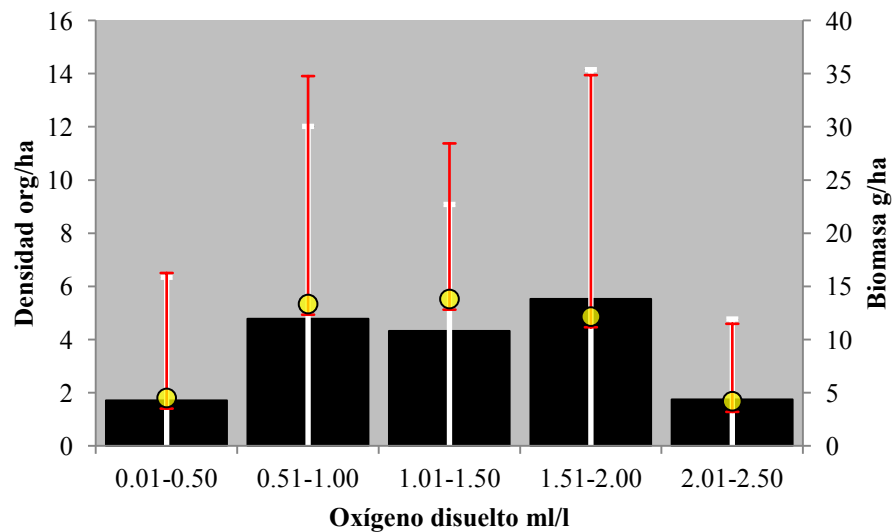


Figura 11. Relaciones entre la densidad (org/ha) (barras), la biomasa (g/ha) (●) y la concentración de oxígeno disuelto registrado en las capturas de los especímenes de *Acanthephyra brevicarinata*, en los años de muestreo de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Bigote blanco, desviación estándar de la densidad. Bigote rojo, desviación estándar de la biomasa.

Los machos se encontraron desde el intervalo de 0.01-0.50 ml/l hasta el de 1.51-2.00 ml/l, con tendencia a aumentar las densidades en concentraciones de oxígeno mayores, con un máximo de 1.18 ± 2.26 org/ha en el intervalo de 1.51-2.00 ml/l. No se recolectaron machos en el intervalo de 2.01-2.50 ml/l (Fig. 12).

Al igual que los machos, las hembras no ovadas se encontraron en los intervalos de 0.01-0.50 y 1.51-2.00 ml/l, con densidades mayores en los intervalos de 0.51-1.00 y 1.51-

2.00 ml/l (0.33 ± 1.37 org/ha y 0.38 ± 1.34 org/ha, respectivamente) y tampoco se recolectaron hembras no ovadas en el intervalo más alto de oxígeno, 2.01-2.50 ml/l (Fig. 12).

Las hembras ovadas se encontraron en todos los intervalos de oxígeno muestreados, observándose una ligera tendencia a aumentar la densidad con el incremento de las concentraciones de oxígeno, con excepción del intervalo 1.01-1.50 ml/l donde se registró la densidad mínima (0.05 ± 0.22 org/ha). En el intervalo de 1.51-2.00 ml/l se registró la máxima densidad: 0.38 ± 0.62 org/ha (Fig. 12).

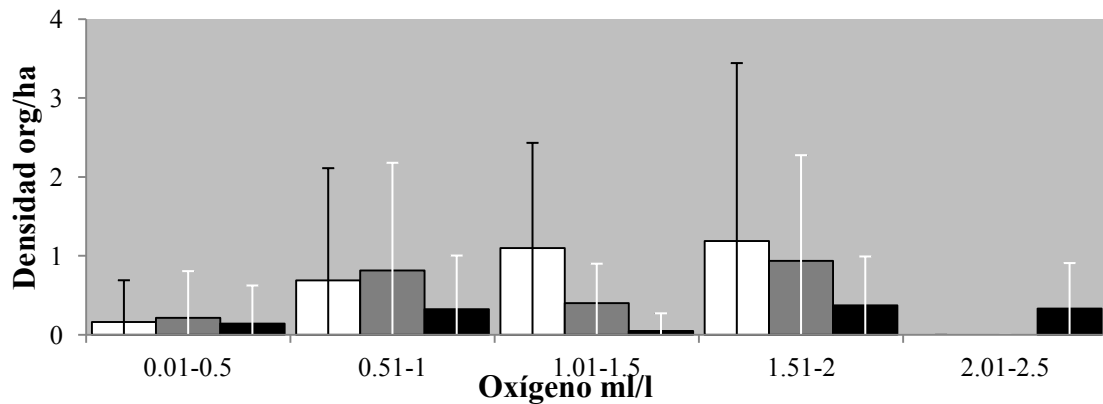


Figura 12. Relaciones entre la densidad media (org/ha) por sexos y concentración de oxígeno disuelto registrado en las capturas de los especímenes de *Acanthephyra brevicarinata* en los años de muestreo de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas.

Temperatura

Considerando todos los datos obtenidos durante el proyecto TALUD, *A. brevicarinata* se encontró en intervalos de temperatura entre 2 y 4.4°C (Fig. 13; P.M.). Entre zonas, en el G.C. y el S.O.M. la especie se encontró en intervalos más amplios y similares, mientras que el O.B.C. se capturó en un intervalo de temperatura más estrecho (2.0-3.9°C) (Fig. 13).

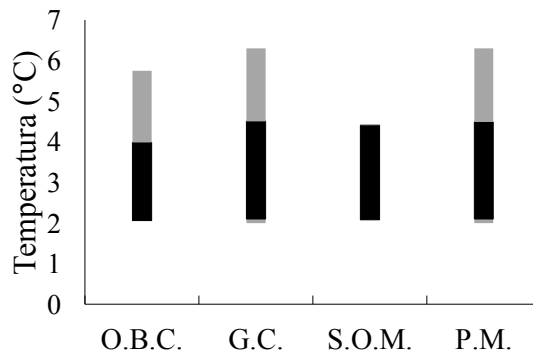


Figura 13. Intervalo de temperatura de muestreo (gris) y de captura de *Acanthephyra brevicarinata*, en el Pacífico mexicano (P.M.) y separado en tres zonas: oeste de Baja California (O.B.C.), golfo de California (G.C.), suroeste de México (S.O.M.).

En el caso de este parámetro, se seleccionaron cinco intervalos de temperatura de 0.5°C. Se observaron densidades altas en los intervalos de 3.01-3.50°C (5.63 ± 16.21 org/ha) y de 4.01-4.50°C (6.15 ± 18.75 org/ha), siendo éste último el que presentó la densidad máxima. En intervalos intermedios, se registraron los datos mínimos: 2.51-3.00°, 3.84 ± 7.44 org/ha; 3.51-4.00°, 3.75 ± 4.42 org/ha (Fig. 14). Por tanto, las grandes variaciones encontradas no permitieron observar alguna tendencia de aumento o de disminución de la densidad en relación con los intervalos de temperatura seleccionados (Fig. 14).

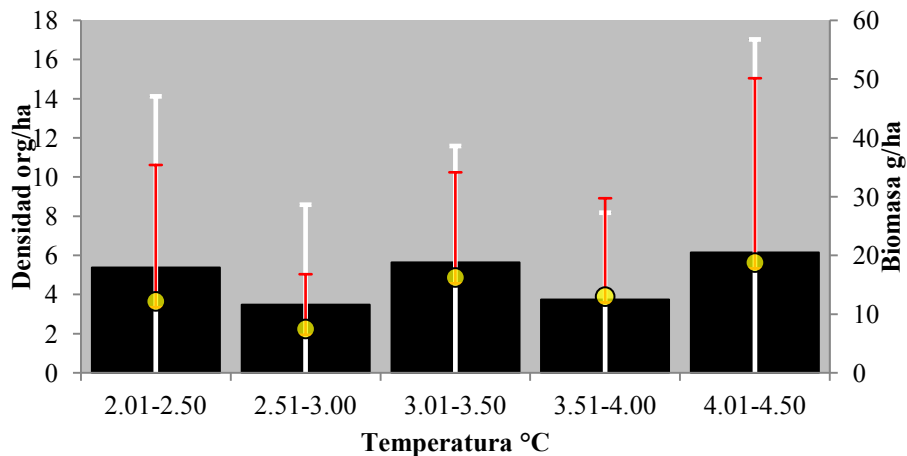


Figura 14. Relaciones entre la densidad (org/ha) (barras), la biomasa (g/ha) (●) y la temperatura registrada en las capturas de los especímenes de *Acanthephyra brevicarinata* en los años de muestreo de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Bigote blanco, desviación estándar de la densidad. Bigote rojo, desviación estándar de la biomasa.

Los machos se encontraron en los cinco intervalos de temperatura establecidos. Debido a la irregularidad que presentaron los valores de biomasa, no se observa que la temperatura sea un factor que afecte particularmente la densidad de los machos en los distintos intervalos utilizados, ya que se observan densidades muy variables (máximo, 1.15 ± 1.99 org/ha en el intervalo de $2.01-2.50^{\circ}\text{C}$; mínimo, 0.47 ± 0.68 org/ha en el intervalo de $2.51-3.00^{\circ}\text{C}$) entre los cinco intervalos utilizados (Fig. 15).

Las hembras no ovadas presentaron el valor máximo en el intervalo de temperatura intermedia de $3.01-3.50^{\circ}\text{C}$, con 0.38 ± 1.35 org/ha, y un mínimo de 0.29 ± 0.77 org/ha en el intervalo de $3.51-4.00^{\circ}\text{C}$. Comparativamente, las hembras no ovadas presentaron densidades más bajas respecto a los machos y las hembras ovadas (Fig. 15).

Las hembras ovadas obtuvieron las densidades más altas a temperaturas intermedias, entre $2.51-3.00^{\circ}$ y $3.01-3.50^{\circ}\text{C}$, con un máximo de 0.86 ± 0.80 org/ha. El registro de densidad mínima se obtuvo en el intervalo de $2.01-2.50^{\circ}\text{C}$, con 0.53 ± 0.63 org/ha (Fig. 15).

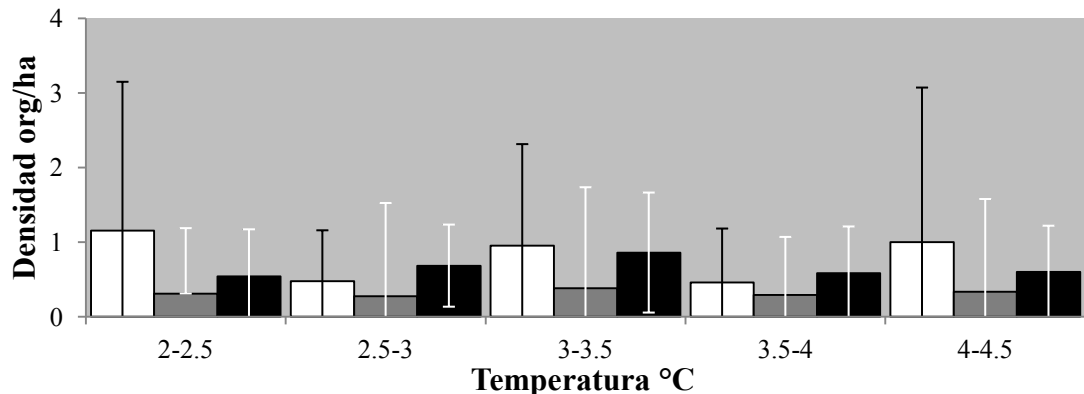


Figura 15. Relaciones entre la densidad media (org/ha) por sexos y la temperatura registrada en las capturas de los especímenes de *Acanthephyra brevicarinata* durante los muestreos de las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas.

Índice de selección de Ivlev

Se analizaron las preferencias ambientales de *A. brevicarinata* separando los especímenes por sexo: machos, hembras y hembras ovadas.

El intervalo de profundidad de muestreo fue de 721 a 2,340 m. *Acanthephyra brevicarinata* fue capturada entre 770 y 2,262 m de profundidad. En general se observó un patrón de preferencia al intervalo de profundidad de 1,600-1,900 m, evitando profundidades menores. Los machos exhibieron una mayor afinidad al intervalo de profundidad de 1,600-1,900 m. Las hembras presentaron una mayor afinidad a dos intervalos de profundidad, de 1,600-1,900 m y 2,200-2,500 m. Por otra parte, las hembras ovadas presentaron un gradiente de preferencia por las zonas más profundas, con un índice máximo correspondiente al intervalo 2,200-2,500 m (Fig. 16).

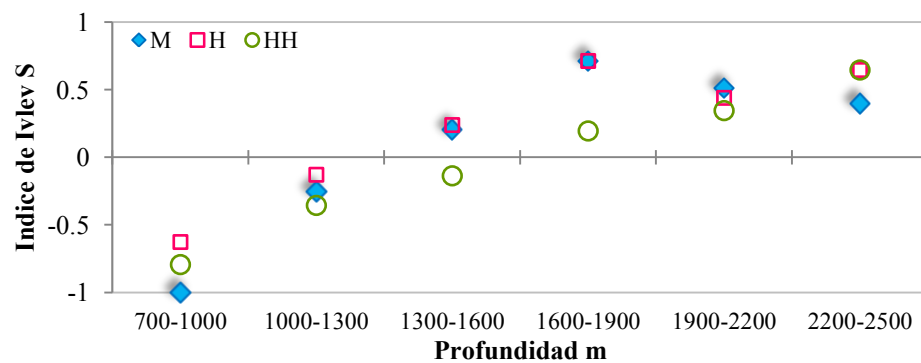


Figura 16. Índice de selectividad de Ivlev (S) por sexos de *Acanthephyra brevicarinata* en relación a las profundidades de muestreo en los cruceros TALUD en el Pacífico mexicano.

El intervalo de concentración de oxígeno medido en los muestreos fue de 0.01 a 2.45 ml/l y *A. brevicarinata* fue capturado entre 0.15 y 2.37 ml/l. En general la especie exhibió preferencia por concentraciones de oxígeno de 1-1.5 ml/l. Se presentó una tendencia al aumento de selectividad entre sexos a las concentraciones mayores de oxígeno. Los machos mostraron preferencia al intervalo de oxígeno de 1-1.5 ml/l, evitando las concentraciones mínimas y máximas de captura. Las hembras presentaron una mayor preferencia al intervalo de 1.5-2.0 ml/l de oxígeno. Por su parte, las hembras ovadas mostraron una mayor selectividad para el intervalo de oxígeno de 2.0-2.5 ml/l, evitando las concentraciones de oxígeno inferiores (Fig. 17).

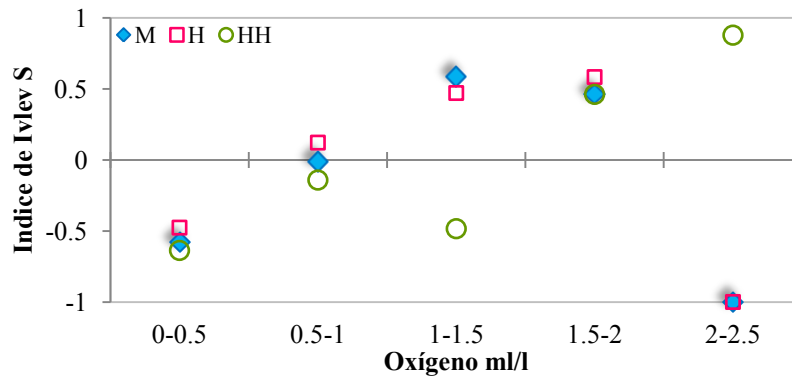


Figura 17. Índice de selectividad de Ivlev (S) por sexos de *Acanthephyra brevicarinata* en relación con las concentraciones de oxígeno medidas en los cruceros TALUD en el Pacífico mexicano.

El intervalo de temperatura en los muestreos fue de 1.9 a 7.0 °C y *A. brevicarinata* fue capturado entre 2.0 y 4.4°C. En general, la especie presentó poca selectividad a la temperatura, ya que los valores del índice de Ivlev fueron, en general, más cercanos a cero, indicando que las variaciones de este parámetro tienen poca influencia sobre el comportamiento de esta especie. Aún así, con los resultados obtenidos se registra una mayor selectividad para el intervalo de temperatura menor, de 2.0-2.5°C, evitando temperaturas menores a 2.0°C y mayores a 4.5°C. Esta tendencia fue mostrada sobre todo en el caso de los machos y las hembras. En cambio, las hembras ovadas exhibieron un comportamiento distinto, ya que reflejan selectividad a temperaturas bajas, alrededor de los 2.0-2.5°C ($S = 0.3717$) y a temperaturas altas, alrededor de 4.0-4.5°C ($S = 0.3723$) (Fig. 18).

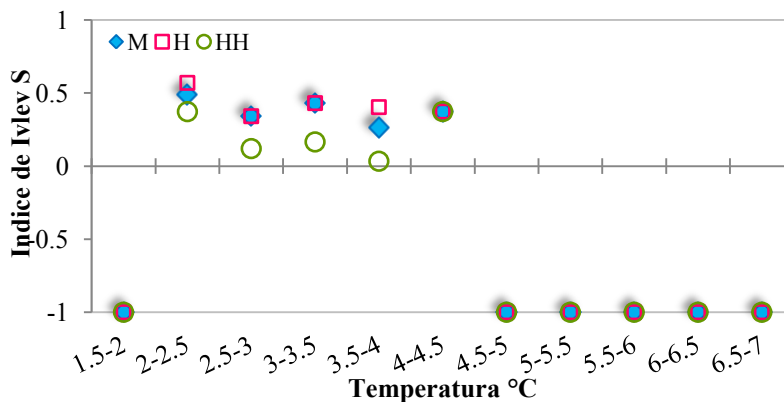


Figura 18. Índice de selectividad de Ivlev (S) por sexos de *Acanthephyra brevicarinata*, en relación a las temperaturas medidas en los cruceros TALUD en el Pacífico mexicano.

Proporción sexual por profundidad

Considerando los intervalos de profundidad usados anteriormente, se realizó el histograma de proporción sexual, desechando el intervalo de 701-1,000 m por la poca representatividad de organismos y sexos. Los machos presentaron una proporción alta en los intervalos de 2,051 y 2,351 m, con 62 y 46% del total de las capturas (Fig. 19).

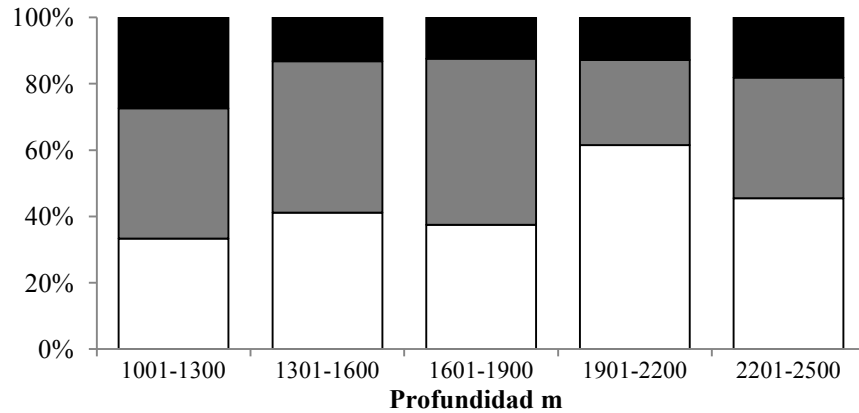


Figura 19. Proporción sexual de los especímenes de *Acantheephyra brevicarinata* de acuerdo a distintos estratos batimétricos muestreados durante las campañas TALUD. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas.

En la mayoría de los intervalos se observó que las hembras no ovadas fueron más abundantes, abarcando desde el 39% hasta el 50% entre los intervalos de 1,001-1,300 m y 1,601-1,900 m (Fig. 19). Por su lado, las hembras ovadas representan una pequeña fracción del porcentaje en todos los intervalos, encontrándose como máximo 28% de las capturas en el intervalo de 1,001-1,300 m (Fig. 19). El análisis de χ^2 realizado para comprobar diferencias en las proporciones por estrato indica que no existe diferencia significativa en dichas proporciones (Tabla 1), y el mismo análisis entre estratos indica no haber diferencia significativa ($\chi^2 = 7.715$, gl = 4, P > 0.05).

Tabla 1. Análisis de χ^2 de la proporción sexual de los especímenes de *Acanthephyra brevicarinata* de cada estrato batimétrico muestreado durante las campañas TALUD. No: no significativo.

| Intervalo | M | H | H:M | P>0.05 |
|-----------|----|----|-------|--------|
| 1,151 | 17 | 31 | 1.8:1 | No |
| 1,451 | 28 | 40 | 1.4:1 | No |
| 1,751 | 6 | 10 | 1.7:1 | No |
| 2,051 | 24 | 15 | 0.6:1 | No |
| 2,351 | 5 | 6 | 1.2:1 | No |

Distribución de tallas de los sexos por estrato batimétrico

El intervalo más somero trabajado anteriormente (701-1,000 m) fue excluido de los histogramas por la poca representatividad de datos (2 hembras, 16-21 mm Lc ; 21-26 mm Lc = 1 hembra ovada). Las tallas por sexos se encontraron bien distribuidas en todos los estratos batimétricos. En el intervalo batimétrico de 1,001-1,300 m se encontraron machos de tallas medianas a grandes (desde 11.1 hasta 26.1 mm Lc) con mayor frecuencia en el intervalo 16.1-21 mm Lc (6 especímenes). Las hembras se registraron desde tallas pequeñas a grandes (desde 6.1 hasta 26 mm Lc) igualmente que con los machos, con una mayor frecuencia en el intervalo de 16.1-21 mm Lc (8 especímenes). Las hembras ovadas se presentaron en tallas mayores, con mayor frecuencia en el intervalo de 21.1-26 mm Lc (Fig. 20).

En el intervalo batimétrico de 1,301-1,600 m se encontraron machos de tallas pequeñas a grandes, con mayor frecuencia en el intervalo de 16.1 mm Lc (9 especímenes). Las hembras se encontraron en todos los intervalos de tallas, registrando mayores frecuencias en tallas pequeñas y medianas (máx = 12 especímenes en el intervalo 16.1-21 mm Lc). Las hembras ovadas, de igual forma que en el intervalo batimétrico anterior, se encontraron en los intervalos de tallas mayores y con mayor frecuencia en el intervalo 21.1-26 mm Lc (Fig. 20).

En el intervalo batimétrico de 1,601-1,900 m las frecuencias fueron muy bajas. Se registraron machos desde pequeños a grandes, con mayor frecuencia en el intervalo de

16.1-21 mm Lc (3 especímenes). En las hembras se registraron sólo tallas pequeñas y medianas, con mayor frecuencia en el intervalo de 16.1-21 mm Lc (4 especímenes). Las hembras ovadas sólo se registraron en el intervalo de 21.1-26 mm Lc (2 especímenes) (Fig. 20).

En el intervalo batimétrico de 1,901-2,200 m las frecuencias por intervalo de talla aumentaron, encontrándose machos y hembras en tallas pequeñas a medianas, registrándose el máximo de machos en el intervalo de 21.1-26 mm Lc (11 especímenes) y de hembras en dos intervalos, 11.1-16 y 16.1-21 mm Lc (6 especímenes). Las hembras ovadas se encontraron en las tallas mayores, con mayor frecuencia en el intervalo de 21.1-26 mm Lc (5 especímenes) (Fig 20). El intervalo batimétrico de 2,201-2,500 m también fue excluido de los histogramas por la poca representatividad de muestras.

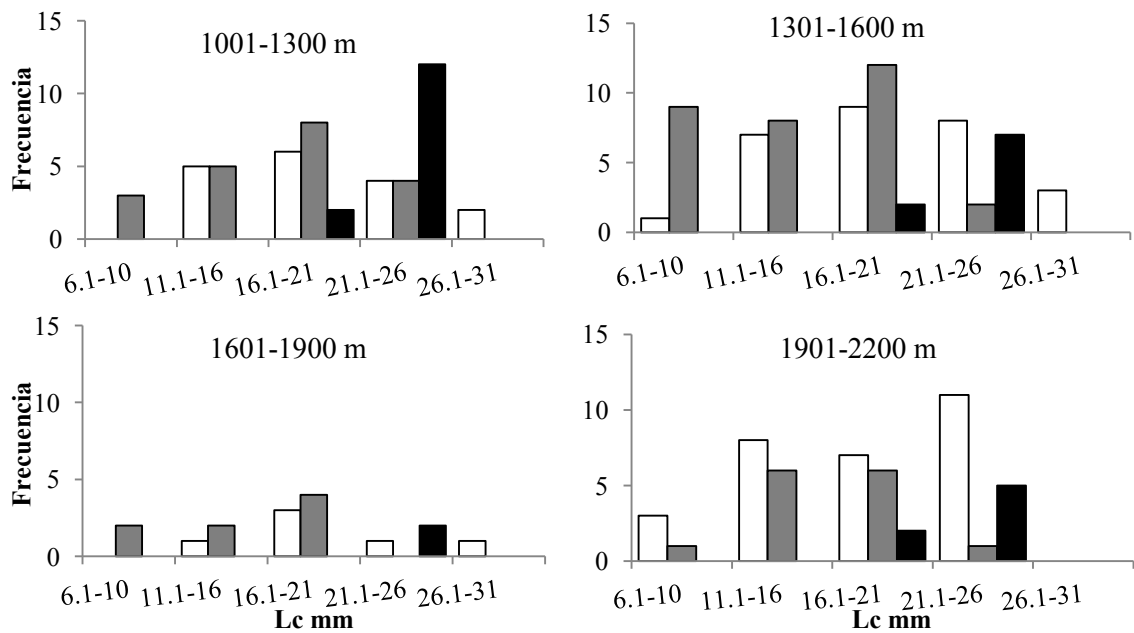


Figura 20. Distribución de tallas por sexo de *Acantheephyra brevicarinata* entre los distintos estratos batimétricos muestreados en el proyecto TALUD. Lc, longitud cefalotorácica. Blanco, machos. Gris, hembras. Negro, hembras ovadas.

Morfometría

Espinas rostrales

En el caso del material recolectado durante las campañas TALUD se observó una fuerte variación en los números de espinas rostrales. De los registros mínimos, en los machos se encontraron 7 espinas dorsales y una ventral en organismos de 7 a 28 mm Lc (Fig. 21); en las hembras no ovadas se observaron 6 espinas dorsales y una ventral en organismos de 13 a 24 mm Lc (Fig. 21); en las hembras ovadas se encontró un espécimen de 22.5 mm Lc con nueve espinas dorsales y sin espinas ventrales (Fig. 21). Por su parte, para las cantidades máximas de espinas, se obtuvieron organismos con 10 espinas dorsales y dos ventrales: un macho de 18.6 mm Lc, dos hembras no ovadas entre 16 y 19 mm Lc, y una hembra ovada de 22 mm Lc (Fig. 21).

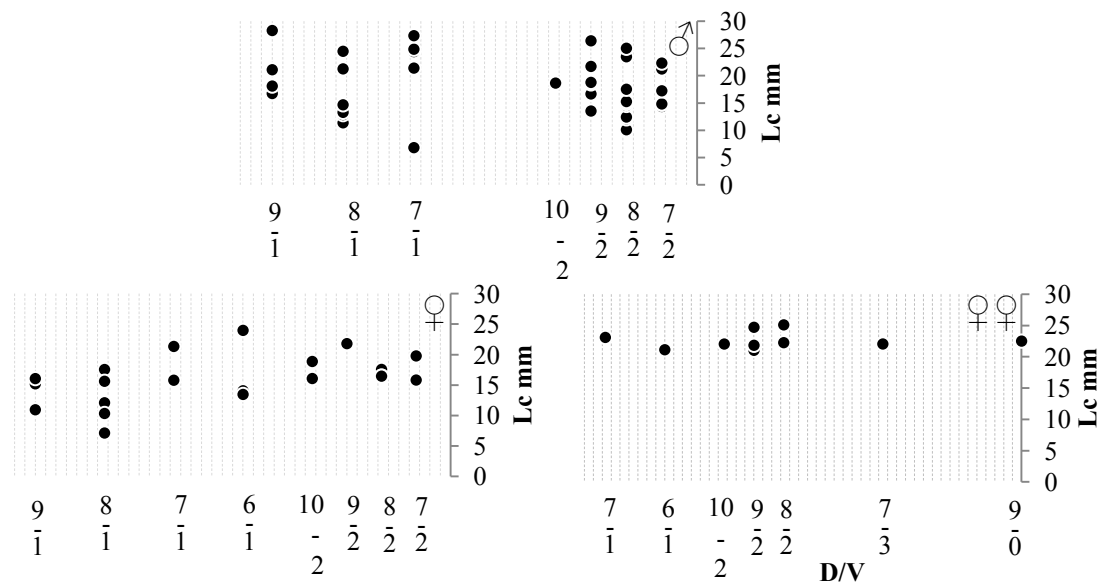


Figura 21. Espinas dorsales (D) en relación a las espinas ventrales (V) del rostro por talla (Lc) de los machos (♂), las hembras (♀) y las hembras ovadas (♀♀) de *Acanthephyra brevicarinata* capturados en el Pacífico mexicano.

Crecimiento relativo

En la relación longitud-peso los machos fueron los organismos más grandes, encontrándose que el de menor talla (6.78 mm Lc) tenía un peso de 0.151 g y el de mayor talla (28.54 mm Lc) un peso de 8.99 g. Se obtuvo una R^2 de 0.91 ($b=2.91$) (Fig. 22A). En el caso de las hembras no ovadas, la más pequeña (7.08 mm Lc) pesó 0.122 g y la más grande (24.81 mm Lc) pesó 6.568g. Se obtuvo una R^2 de 0.96 ($b=3.0084$) (Fig. 22B).

En el caso de las hembras ovadas, se pesaron con masa de huevos (P1) y sin esta (P2). La hembra ovada de menor talla (19.35 mm Lc) pesó 2.59 g con masa de huevos y 2.22 g sin esta, mientras que la hembra ovada de mayor talla (25.23 mm Lc) pesó 7.94 g con masa de huevos y 6.96 g sin ella. La correlación obtenida fue muy baja ($R^2=0.65$ y 0.56, respectivamente) ($b= 3.17$ y 3.32) y no fue significativa ($P> 0.05$) (Fig. 23).

Comparativamente, las tallas y los pesos presentados por los machos fueron mayores, y la prueba de curvas coincidentes indicaron que existe una diferencia significativa ($P< 0.05$) en la comparación de la relación longitud-peso entre sexos.

Se realizó la prueba t, para la isometría, obteniendo que machos (2A) y hembras (2B) presentan un crecimiento de tipo isométrico ($P>0.05$).

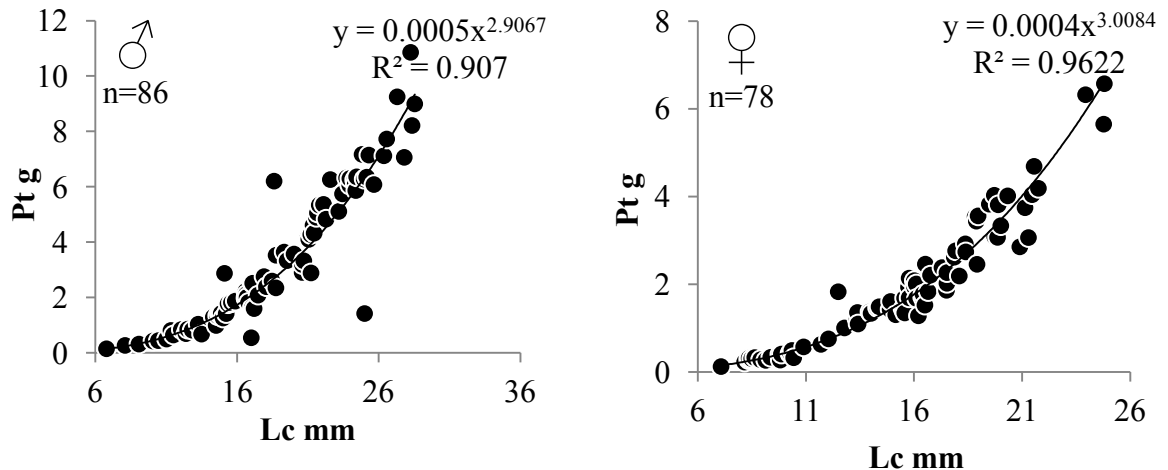


Figura 22. Relación de tipo potencial entre la longitud cefalotorácica (Lc) y el peso (Pt) de machos (♂) y hembras (♀) de *Acanthephyra brevicarinata*, considerando el total de especímenes recolectados durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano.

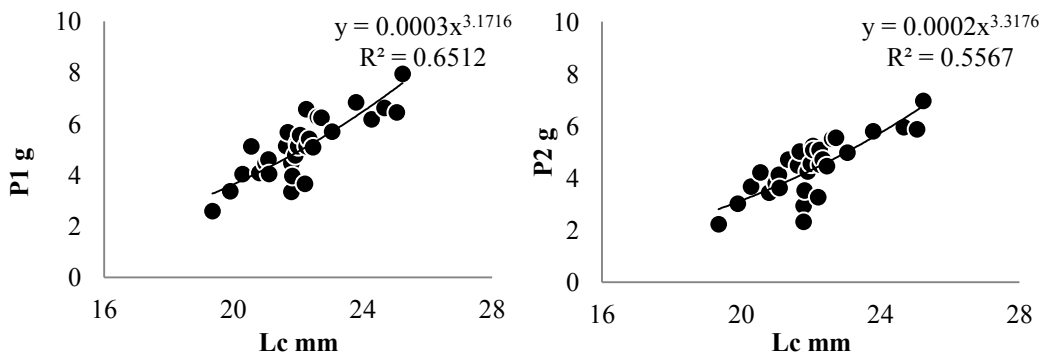


Figura 23. Relación de tipo potencial entre la longitud cefalotorácica (Lc) y el peso de las hembras con huevos (P1) y sin huevos (P2) de *Acanthephyra brevicarinata*, considerando el total de especímenes recolectados durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. n = 34

Distribución de tallas

Machos: Las tallas de 86 machos analizados variaron desde 6.78 mm hasta 28.54 mm Lc, con una media de 18.83 mm Lc. Se observó una distribución bimodal, observando una frecuencia mayor en los intervalos de 17.5 y 22.7 y otra entre 21-23 mm Lc (Fig. 24).

Hembras: Las tallas de 110 hembras analizadas variaron desde 7.08 mm hasta 25.05 mm Lc, la talla máxima correspondió a una hembra ovada. Las hembras ovadas fueron encontradas a partir de los 19.35 mm Lc. Se observaron tres modas, a los 9.7 mm y 17.5 mm Lc en las hembras no ovadas y a los 22.75 mm Lc en las hembras ovadas (Fig. 24).

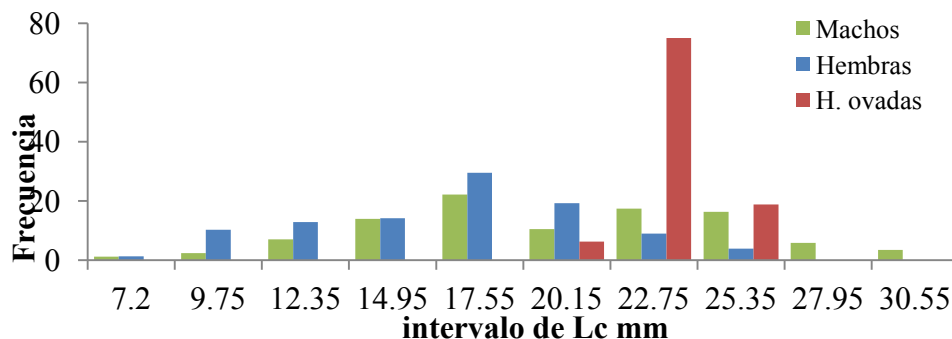


Figura 24. Distribución de tallas de los especímenes de *Acanthephyra brevicarinata* recolectados durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano.

Reproducción

Proporción sexual

En los análisis de proporción sexual se encontró que del total de organismos recolectados el 56% fueron hembras y el 44% machos. La proporción sexual fue de 1.28H:1M y no se encontró diferencia significativa ($\chi^2 = 0.625$, $P > 0.05$).

Mensualmente, se observó que los machos fueron proporcionalmente más abundantes en diciembre, con más del 80% de la captura, seguido por los meses de marzo y abril con 50% del total de organismos recolectados (Fig. 25). No se capturaron machos en enero y julio. Las hembras fueron obtenidas en todas las capturas, encontrándose mayores cantidades de éstas en comparación con los machos (máx = 100% en enero; mín = 14% en diciembre). En enero la captura total consistió de hembras ovadas. La menor proporción de hembras representa aproximadamente el 28% de la captura de abril. No fueron recolectadas en mayo, septiembre, octubre y diciembre (Fig. 25). Se observa la presencia de hembras ovadas en 8 de los 9 meses de captura de la especie. Las hembras ovadas fueron proporcionalmente más abundantes en febrero y julio con más de 30% de la captura (Fig. 25). Desafortunadamente, no se tiene disponible material de la especie para los meses de mayo, septiembre y octubre. La proporción sexual analizada con la prueba de χ^2 , indicó que seis de los nueve meses muestreados presentan diferencias significativas ($\chi^2 \geq 1$, $P < 0.05$) (Fig. 25).

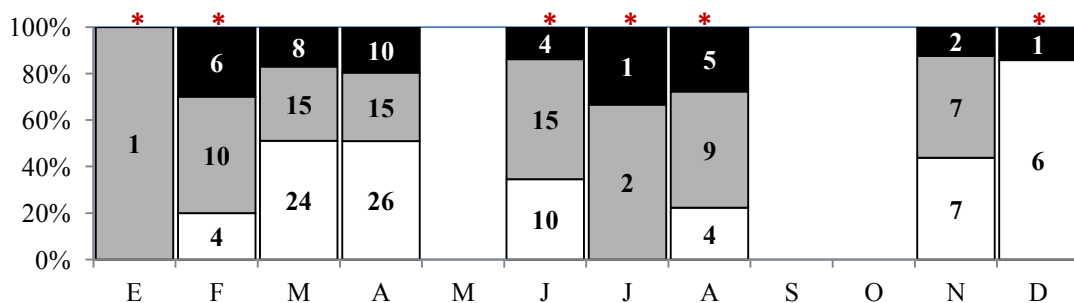


Figura 25. Proporción sexual de los especímenes de *Acanthephyra brevicarinata* recolectados en diferentes meses durante las campañas TALUD. Blanco: machos. Gris: hembras. Negro: hembras ovadas. Número: organismos totales capturados en el mes. Asterisco rojo, diferencia significativa ($P < 0.05$).

Talla media de madurez calculada (L_{50})

La mayoría de las hembras ovadas se encontraron entre 21 y 22 mm Lc. En la curva acumulativa de tallas, se encontró que las hembras alcanzaron la talla media de primera madurez (L_{50}) a los 21 mm Lc (Fig. 26).

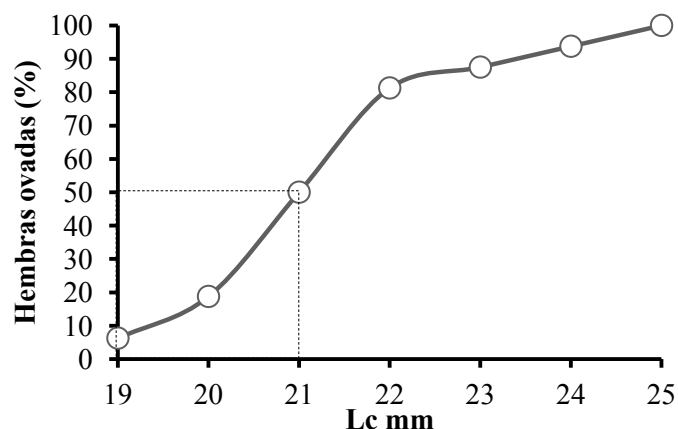


Figura 26. Talla media de primera madurez (L_{50}) de las hembras ovadas de *Acanthephyra brevicarinata* recolectadas durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano.

Fecundidad

El número de huevos cargados entre los pleópodos de las hembras varió considerablemente. La menor cantidad de huevos encontrada fue de 64 en una hembra de 20.28 mm Lc, mientras que la cantidad más alta fue de 2,929 en una hembra de 23.79 mm Lc. Se encontraron variaciones muy grandes entre el número de huevos cargados por las hembras y la talla (Lc) de éstas, por lo que se obtuvo una correlación muy baja ($R^2 = 0.0082$) ($b=1.59$, $n= 32$). Por ejemplo, en el intervalo de tallas de 20 a 25 mm Lc, se encontraron diferencias de más de 2,000 huevos por hembra (Fig. 27A). Sobre el hecho de que las hembras se podrían haber encontrado en el proceso de ovoposición, o que se iniciaba la eclosión de los huevos, se eliminaron los registros de bajas cantidades de huevos y se encontró que el valor de R^2 presentó una leve tendencia a aumentar ($R^2 = 0.311$) (Fig. 27B).

Observando las bajas cantidades de huevos correspondiendo a diferentes tallas de las hembras, se intentó averiguar la posible influencia de algunos de los parámetros

ambientales sobre la escasa producción de huevos (Tabla 2). Se encontró que un par de hembras se ubicaban en zonas de temperatura menor ($\approx 2^\circ\text{C}$) a la de preferencia ($>3^\circ\text{C}$). Una hembra se encontraban en áreas de bajas concentraciones de O_2 (<0.5 ml/l). La profundidad donde fueron encontradas varió por 1,000 m, aproximadamente. Por lo tanto, las condiciones ambientales tomadas en cuenta no parecen ser factores decisivos para la baja producción de huevos.

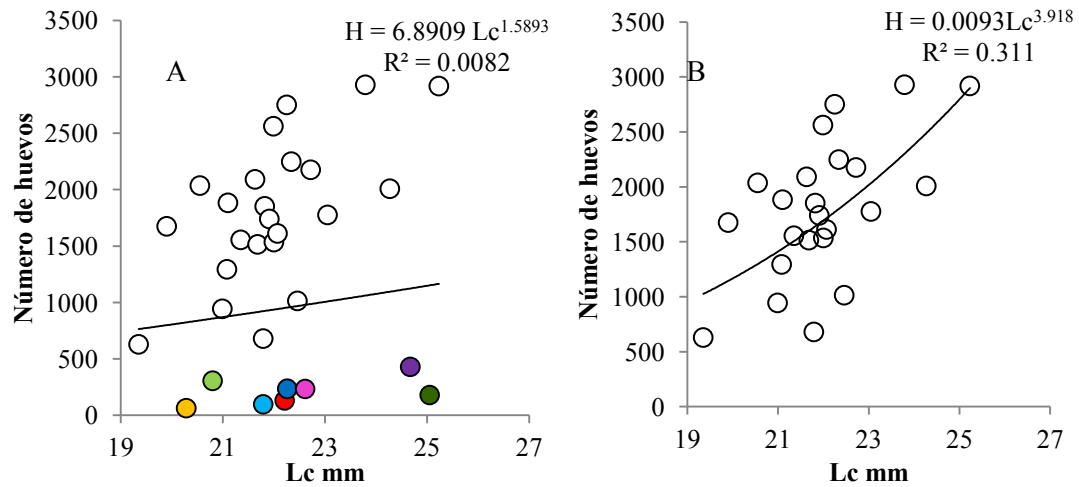


Figura 27. Fecundidad (número de huevos) del total de hembras ovadas encontradas (A) y en aquellas con cantidades >500 huevos (B) de *Acanthephyra brevicarinata*, en relación a sus longitudes cefalotorácicas (Lc) considerando los especímenes recolectados durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano. Puntos de colores: datos eliminados de la figura 27B y correspondientes a la tabla 2.

Tabla 2. Número de huevos observados por etapa de desarrollo embrionario y por talla de cada hembra ovada. Se indican los valores de los parámetros ambientales asociados con cada captura.

| No.huevos | Etapa | Talla hembra (mm) | Temp ($^\circ\text{C}$) | O2 (ml/l) | Prof (m) |
|-----------|-------|-------------------|---------------------------|-----------|----------|
| 64 | 5 | 20.28 | 3.00 | 4.34 | 1,500 |
| 306 | 4 | 20.8 | 2.04 | 2.37 | 2,248 |
| 98 | 5 | 21.79 | 3.22 | 0.22 | 1,073 |
| 132 | 2 | 22.21 | 3.00 | 0.71 | 1,362 |
| 235 | 3 | 22.26 | 4.00 | 1.02 | 2,000 |
| 233 | 1 | 22.61 | 3.01 | 0.51 | 1,529 |
| 430 | 4 | 24.67 | 2.26 | 1.61 | 2103 |
| 180 | 4 | 25.05 | 3.60 | 0.75 | 1,406 |

Morfometría y desarrollo embrionario

Morfometría de huevos

Los huevos de cada una de las hembras ovadas fueron contados. Se observó que los huevos tenían una forma ovoide y se consideraron 15 huevos de cada masa de huevos como submuestra con la finalidad de medir las longitudes (L) y anchuras (A). Con estos valores, se realizó una curva de tipo potencial de la cual se obtuvo una alta correlación ($R^2 = 0.92$), la que indica que los huevos crecen de manera alométrica, aumentando más rápido en su longitud que en su anchura (Fig. 28).

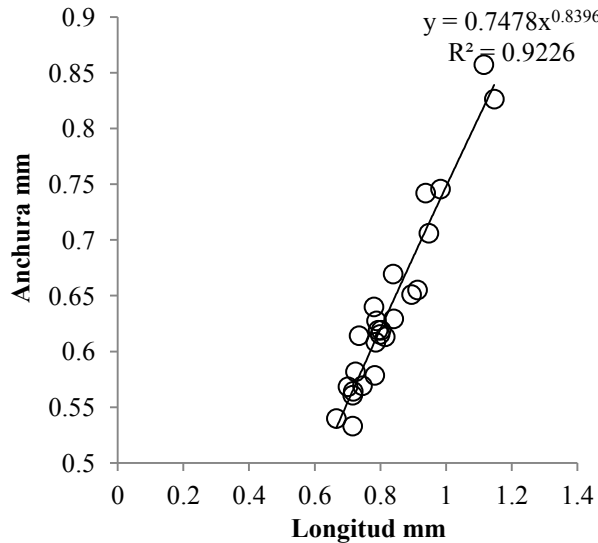


Figura 28. Relación entre la longitud (Lc) y la anchura (A) de los huevos extraídos de las hembras ovadas de *Acanthephyra brevicarinata*, recolectadas durante las campañas TALUD en el Pacífico mexicano.

En promedio, los huevos tienen una razón entre su longitud y su anchura de 1.3:1 mm. También se estableció la relación entre la tallas de las hembras ovadas y la razón obtenida entre la longitud y la anchura de los huevos cargados, observándose que los valores de esta razón son muy similares (Fig. 29), lo que indica que la forma de los huevos no sufre cambios relacionados con las tallas de las hembras.

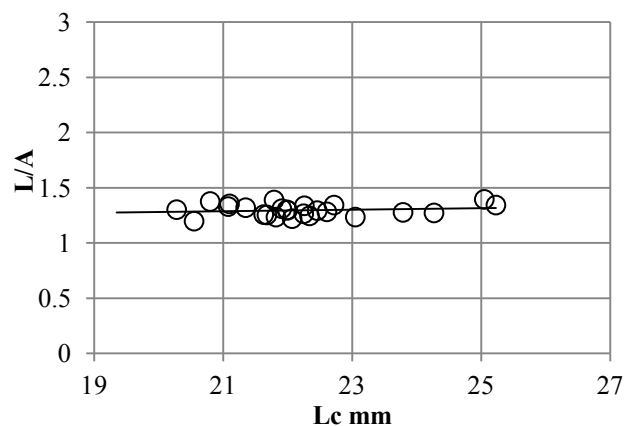


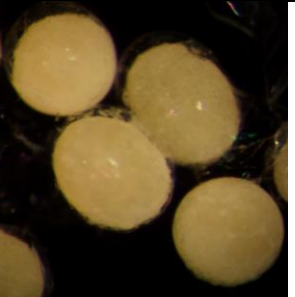
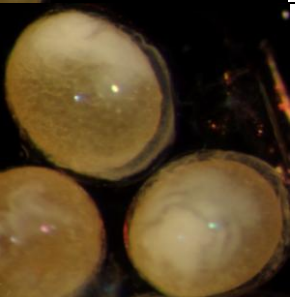
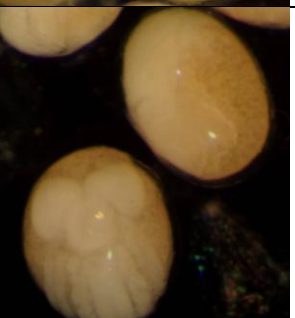
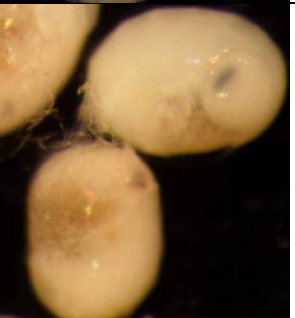
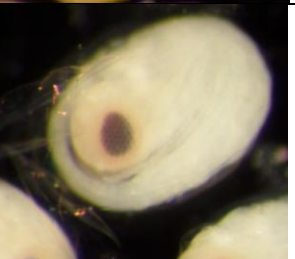
Figura 29. Relación entre la razón de la longitud del huevo (L) y el ancho del huevo (A) entre la talla de las hembras ovadas (Lc).

Desarrollo embrionario

Sobre la base de los trabajos de Guerao y Rivera (1995) y Bilguin y Samsun (2006) se realizaron observaciones de las etapas de desarrollo embrionario, estimando el porcentaje de vitelo que contenían los huevos y examinando el estado de madurez del embrión. Con estas observaciones, se definieron cinco etapas de desarrollo (Tabla 3). Se revisaron la totalidad de las masas de huevos disponibles (25) para determinar las etapas de desarrollo en las que se encontraban los embriones. El porcentaje más alto (25.8%) correspondía al estadio II, mientras que el estadio V fue el más bajo con 9.7% del total. Los demás resultados fueron: estadio I, 22.8%; estadio III, 19.35%; estadio IV, 22.58%.

Se estableció una relación entre la longitud de los huevos (L) y las cinco etapas de desarrollo definidas, donde sólo se observó un aumento de talla a medida que los huevos se van desarrollando (Fig. 30).

Tabla 3. Etapas de desarrollo embrionario (I-V) reconocidas en el presente estudio, con imágenes representativas (sin escala).

| Etapa | % Vitelo | Diámetro L (mm) | Características de los embriones | |
|-------|----------|-------------------|--|---|
| I | 100 | 0.699 ± 0.078 | El vitelo es una masa uniforme que ocupa todo el volumen del huevecillo. No se observa desarrollo. |  |
| II | 75 | 0.783 ± 0.039 | El vitelo ocupa cerca del 75% del volumen del huevecillo. Embrión visible, muy poco desarrollado. |  |
| III | 50 | 0.808 ± 0.086 | El vitelo ocupa aproximadamente el 50% del huevecillo. Se observa la formación de globos oculares con poca/nula pigmentación. Branquias en formación. |  |
| IV | 25 | 0.873 ± 0.085 | El vitelo ocupa aproximadamente el 25% del volumen del huevecillo. El embrión está desarrollado. Los globos oculares son grandes con una línea oscura de pigmentación. Las extremidades están bien desarrolladas. El huevecillo se deforma por el tamaño y la forma (somites grandes) del embrión. |  |
| V | 0 | 1.023 ± 0.175 | El vitelo es escaso. El embrión está bien formado. Los ojos están bien pigmentados. Celdas oculares visibles y tonalidad amarilla alrededor de la pigmentación negra. |  |

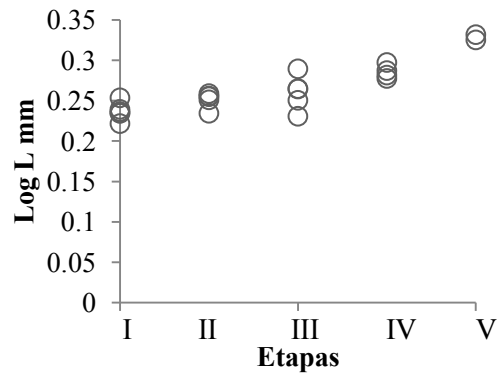


Figura 30. Representación del aumento de longitud de los huevos (L) de acuerdo a las cinco etapas de desarrollo definidas en las masas de huevos de las hembras ovadas de *Acantheephyra brevicarinata* recolectadas en las campañas TALUD en el Pacífico mexicano.

Se graficó el número de huevos en relación a las etapas de desarrollo definidas (I-V) (Fig. 31). En todos los casos, se encontraron variaciones muy altas en el número de huevos cargados por las hembras ovadas (entre 132 y 2929). En la etapa V se encontró la menor cantidad de huevos (entre 64 y 680), lo que corresponde probablemente que en este estadio avanzado una parte de los embriones que ya habían eclosionado (Fig. 31).

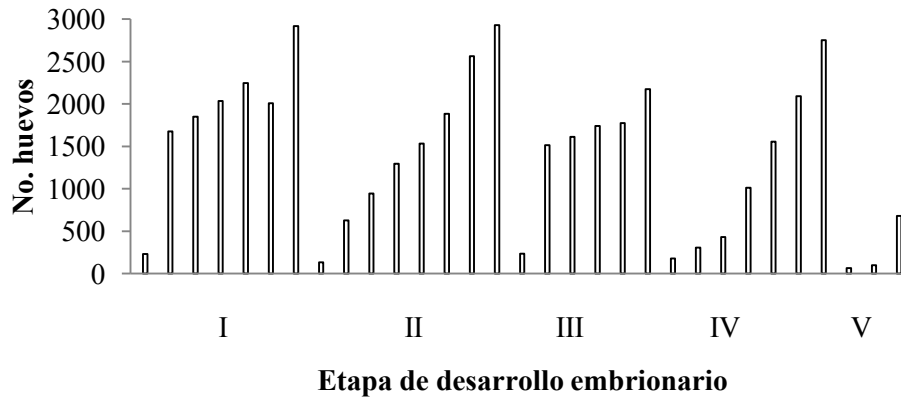


Figura 31. Número de huevos de las cinco etapas de desarrollo embrionario observados en las hembras ovadas de *Acantheephyra brevicarinata* recolectadas en las campañas TALUD en el Pacífico mexicano.

Histología de gónadas

Histología de testículos

Se realizaron cortes de seis machos de tallas entre 18.4 y 28.5 mm Lc, seleccionando especímenes de tallas intermedias con la finalidad de cubrir de la manera más completa posible el intervalo de tallas.

El sistema reproductor masculino de *A. brevicarinata* consiste de un par de testículos y vasos deferentes. Los testículos son pareados, cada uno compuesto de túbulos seminíferos muy sinuosos, localizados en el área dorsal del cefalotórax. Un vaso deferente surge de cada testículo y ambos se abren en los gonoporos, situados en las coxas del quinto par de pereiópodos (Fig. 32).



Figura 32. Sistema reproductor masculino de *A. brevicarinata* en vista macroscópica. Tst = Testículos. Vd = Vasos deferentes.

Sobre las observaciones realizadas histológicamente, en las gónadas se encontraron la mayoría de los estadios de desarrollo, sin encontrar diferencia entre organismos de distintas tallas. Se diferenciaron seis estados de desarrollo: espermatogonia, espermatocito I y II, espermatide I y II, y espermatozoide maduro (Lámina I, I-VI); también se observó el espermatozoide inicial (Lámina I, F). Dentro de los túbulos se puede observar un desarrollo asincrónico, encontrándose de dos a cuatro aglomeraciones de células en distinto estado de madurez (Lámina I, A, B). Las aglomeraciones son separadas por una hilera de células de crianza (Lámina E). En el área distal de la gónada se encuentran las células menos maduras, mientras que en el área proximal de la gónada y en el vaso medio se encuentran las células maduras.

Las células de crianza, que participan en la nutrición y desarrollo de las células espermáticas, se localizan en la periferia de los túbulos, en cercana asociación con las células espermáticas y además, se encargan de “empaquetar” las células en proceso de maduración, formando una hilera que separa las células en distintas etapas de desarrollo (Lámina I, E). No se observan células nodrizas cercanas a los espermatozoides que se encuentran en el vaso deferente dentro del espermatóforo en formación (Lámina I, C).

El espermatóforo se forma en el vaso deferente medio. En el vaso deferente se observa el epitelio glandular, el cual es cilíndrico, y su parte dorsal se denomina trifosol, siendo el área más gruesa del vaso deferente (Lámina I, C y D) que produce una secreción acelular donde se encapsulan los espermatozoides maduros para generar el espermatóforo (Lámina I, C).

Lámina I. A. Corte longitudinal de la zona distal del testículo con aglomeraciones de células en distinto estado de madurez, tinción Hematoxilina-Eosina. **B.** Corte longitudinal de la zona proximal del testículo con aglomeraciones de células en distinto estado de madurez, tinción H-E. **C.** Corte longitudinal del vaso deferente medio con formación de espermatóforo, tinción Lendrum. **D.** Corte transversal del vaso deferente proximal sin formación de espermatóforo, tinción H-E. **E.** Células de crianza separando dos aglomeraciones de células en etapa distinta. **F.** espermatozoide inicial. **Evd** : epitelio del vaso deferente, **Lu** : lumen del vaso deferente, **Tf** : trifosol, **Spt** : espermatóforo en formación. → : células de crianza. **I** : espermatogonia, **II** : espermatocito I, **III** : espermatocito II, **IV** : espermatide I, **V** : espermatide II, **VI** : espermatozoide maduro.

Histología de ovarios

Se realizaron cortes de 11 hembras de tallas entre 15.55 y 25.23 mm Lc, seleccionando cuatro especímenes de tallas inferiores a la mínima de primera madurez registrada (19.35 mm Lc) con la finalidad de observar el estado de desarrollo de las tallas pequeñas.

El aparato reproductor femenino consiste de un par de ovarios, oviductos y gonoporos que se localizan en el tercer par de coxas de los pereiópodos. Los ovarios están parcialmente unidos, son simétricos y se extienden longitudinalmente desde el área del rostro hasta el tercer somite.

Se registraron seis estadios distintos: célula germinal u ovogonia, ovocito I, ovocito II, ovocito con microvitelo, ovocito con macrovitelo y óvulo (Lámina II, A, G). La mayoría de los ovarios mostraron distintas etapas de desarrollo, pero sólo en algunos se registraron células desde ovogonia hasta óvulos. Esto se observa sólo cuando la gónada está muy madura, lo que indica que la reproducción es asincrónica (Lámina II, A, E, F). El epitelio germinal, también llamado “zona de proliferación”, del cual emergen las oogonias, no se distribuye sobre la pared del ovario sino que se encuentra en distintos lugares de la gónada (Lámina II, A) y, conforme las ovogonias se multiplican, las células en etapas siguientes se ven forzadas a desplazarse a la periferia de los lóbulos (Lámina II, A, B). Las ovogonias son células muy pequeñas ($<2\mu\text{m}$), se observa principalmente la cromatina y los distintos arreglos del proceso de la mitosis (Lámina II, C). Los ovocitos I presentan un núcleo significativamente grande y poco citoplasma (Lámina II, B). Los ovocitos II se diferencian por un incremento en la cantidad de citoplasma (Lámina II, B). Los ovocitos con microvitelo presentan pequeñas gotas de “yema” dentro del citoplasma sólo alrededor del núcleo (Lámina II, B), mientras que los ovocitos con macrovitelo presentan gotas de “yema” de mayor tamaño dentro de todo el citoplasma (Lámina II, D). En estos dos estadios, la cantidad de citoplasma aumenta significativamente. Los óvulos son células muy

grandes ($>300\mu\text{m}$), amorfas por la gran cantidad de citoplasma y una aglomeración de células similares a los alrededores; se observa muy poco espacio entre óvulos (Lámina II, G). Las células foliculares o “nodrizas” se encuentran en grandes cantidades en la periferia de los lóbulos y rodeando a los ovocitos, mientras que, cerca de las ovogonias, se encuentran en baja cantidad y dispersas (Lámina II, B).

Las células foliculares presentan un tamaño ovalado cuando el desarrollo se encuentra desde ovocito I hasta ovocitos con microvitelo (Lámina II, B). Cuando en el desarrollo se registran ovocitos con macrovitelo, las células accesorias se comienzan a aplanar, por el espacio que se reduce entre ovocitos (Lámina II, D). Cuando se observaban óvulos, las células accesorias eran más pequeñas y estaban muy aplanadas, siendo difícil distinguir las entre la membrana celular de los óvulos (Lámina II, G).

Descripción de las gónadas de talla inferior a la de primera madurez

a) Hembras de 15.5 y 16.5 mm Lc

En general la gónada es muy delgada e, internamente, se observa una alta producción de ovogonias, que maduran hasta ovocitos I. Se encuentran muy pocas células accesorias grandes de forma oval; la mayoría se encuentran en las periferias de los lóbulos.

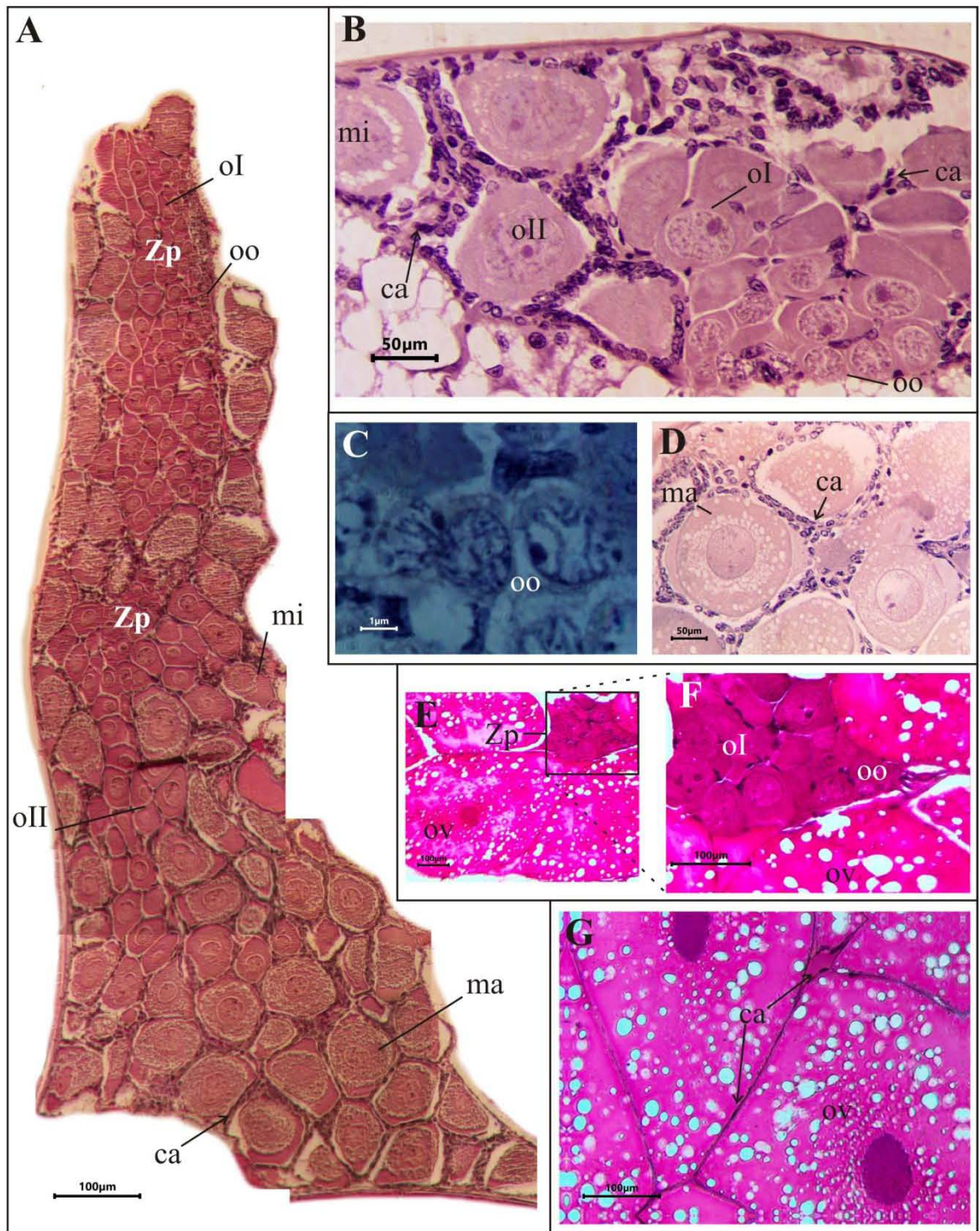
b) Hembra de 17.5 mm Lc

El epitelio germinal se encuentra distribuido en distintos puntos dentro de la gónada. Se registran ovocitos I y II en alta cantidad. Las células accesorias se encuentran en gran cantidad entre los ovocitos y en la periferia de los lóbulos.

c) Hembra de 18.4 mm Lc

De igual forma, el epitelio germinal se distribuye en distintos puntos de los ovarios. Se registraron células desarrolladas hasta macrovitelo en concentraciones muy bajas, lo que podría indicar que los ovocitos con microvitelo se encontraban en transición a ovocitos con macrovitelo. Las células accesorias cercanas a los ovocitos con macrovitelo se observan alargadas.

Lámina II. **A.** Corte longitudinal de óvulo del área cefalotorácica. Tinción tricrómica de Masson. **B.** Corte longitudinal del óvulo con enfoque a una zona de proliferación. **C.** Células germinales u ovogonias. Registro de una célula multiplicándose por mitosis. **D.** Ovocitos con macrovitelo. **E.** Ovulos cercanos a una zona de proliferación. **F.** Ampliación de la zona de proliferación de la imagen E, mostrando ovogonias y ovocitos I. **G.** Células accesorias de tamaño reducido entre óvulos. **Zp** : zona de proliferación, **oo** : ovogonias, **oI** : ovocitos previtelogénicos I, **oII** : ovocitos previtelogénicos II, **mi** : ovocitos con microvitelo, **ma** : ovocitos con macrovitelo, **ov** : óvulos, **ca** : células accesorias.



Análisis de similitud genética

Se realizaron extracciones de ADN de las muestras disponibles de *A. brevicarinata* (203 en total). Sólo en 46 muestras se registró ADN poco degradado, mientras que en el resto el ADN estaba degradado. Una muestra pertenecía a un espécimen de *Acanthephyra* cf. *brevicarinata*, cuya identificación a especie era indecisa. Además se extrajo ADN de especímenes de *A. curtirostris* y sólo se obtuvo de dos muestras de ésta especie.

De las 46 muestras positivas en la extracción, sólo se obtuvieron las PCR de las dos muestras de *A. curtirostris* (Fig. 33) y del *A. cf. brevicarinata*.

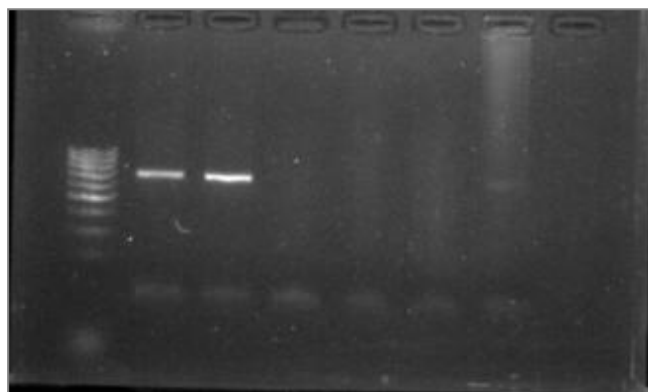


Figura 33. Amplificación de ADN de dos especímenes de *Acanthephyra curtirostris*. Amplificación con alrededor de 610 pb, indicado por el marcador (primera columna izquierda).

De las amplificaciones positivas, sólo se obtuvieron cinco secuencias, 2 "forward": 1 de *A. curtirostris* y 1 de *A. cf. brevicarinata*; y 3 "reverse" de las tres PCR positivas. Se realizaron los alineamientos, con 23 secuencias del gen COI de algunas de las demás especies del género de distintos lugares del mundo (tomadas de NCBI y BOLD).

La revisión morfológica realizada a los apéndices interna (AI) y masculina (AM) del espécimen identificado como *A. cf. brevicarinata* se hizo con el fin de identificar al organismo de una manera precisa comparándolo con material de *A. brevicarinata* y

de *A. curtirostris* disponible en el laboratorio. En las observaciones del espécimen de *A. brevicarinata* se registró que tenía un AI alargado y aplanado con setas delgadas sólo en la parte posterior, muy cercanas a la punta (Fig. 34 A, C). El AM era proporcionalmente más grande que el AI, no tenía setas y el área del cincinnuli era alargada, encontrándose a la izquierda de la punta en el área interna del AM (Fig. 34 B, C). Mientras que en el espécimen de *A. cf. brevicarinata* se observó que el AI era robusto, con una elevación similar a una “aleta” en la parte externa, setas gruesas y muy largas en la mitad posterior del margen del AI (Fig. 34 G, I). El AM tenía setas en el margen izquierdo muy largas y el área del cincinnuli era más amplio con una densidad más elevada de cincinnulus (Fig. 34 H, I). Estas características correspondieron a lo observado en el espécimen de referencia de *A. curtirostris* (Fig. 34D, E, F). Por lo tanto, se consideró que el espécimen en duda pertenecía a *A. curtirostris*.

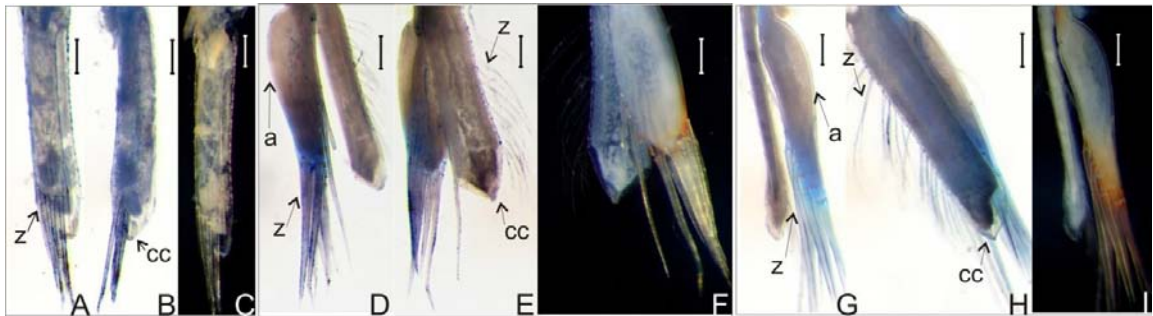


Figura 34. Apéndices interna y masculina derechos de *Acanthephyra brevicarinata* (A, B, vista en negativo; C, vista original), de *Acanthephyra curtirostris* (D, E, vista en negativo; F, vista original) y de *Acanthephyra cf. brevicarinata* (G, H, vista en negativo; I, vista original). a, aleta; cc, cincinnuli; z, setas. Escala de 500 μ m.

El análisis filogenético con el método de Parsimonia arrojó similitudes de hasta 99% en algunas secuencias de distintas especies, como es el caso de los clados 1 (*A. curtirostris* y *A. stylostratis*), 3 (*A. pelagica*, *A. quadrispinosa* y *A. purpurea*) y 4 (*A. eximia*, *A. sp.* y *A. purpurea*) (Fig. 35). Los porcentajes de similitud entre las ramas de estos clados fueron variables, pero el porcentaje registrado en el nodo indica que esas variaciones sólo son dentro del clado. Se observaron diferencias entre secuencias de las mismas especies, encontrándose como divergencia el área

geográfica de donde proceden: los especímenes de *A. curtirostris* recolectados en Madagascar (Clado 1, Fig. 35) fueron similares a los del Pacífico mexicano (Clado 1, Fig. 35), encontrándose divergencias de sólo 4-11% (Anexo 3). Estas secuencias fueron diferentes a las de la misma especie recolectada en el Pacífico de Canadá (Clado 2, Fig. 35) y las divergencias fueron de más de 20% (Anexo 3) (Fig. 35). Especímenes de *A. purpurea* presentan divergencias de 21% entre las secuencias del Atlántico noroeste (Clado 3, Fig. 35) y Atlántico noreste (Clado 4, Fig. 35), encontrándose separados desde el nodo basal en el dendograma (Fig. 35).

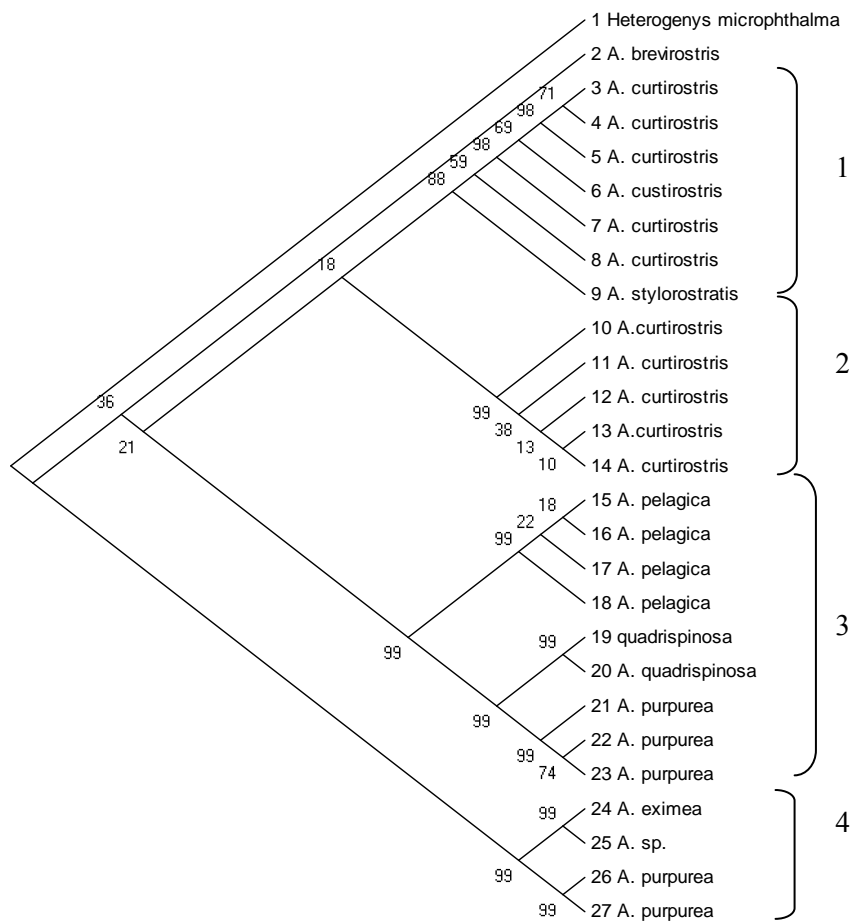


Figura 35. Dendrograma de arsimonia basado en el porcentaje de similitud entre especies del género *Acanthephyra* disponibles en el NCBI. Los valores en cada clado son los porcentajes de similitud entre las ramas. El número anterior a la secuencia es el número de identificación en la Tabla 4.

En el análisis filogenético de Neighbor-Joining se observó lo señalado anteriormente, en las mismas posiciones comprobadas con hasta el 100% de réplicas entre secuencias de distintas especies como se observa en el clado 1 (*A. curtirostris* y *A. stylirostris*), clado 3 (*A. purpurea*, *A. quadrispinisa* y *A. pelagica*) y clado 4 (*A. eximia*, *A. sp.* y *A. purpurea*) (Fig. 36). Se encontró un componente uniendo dos clados de especies muy distintas (*A. purpurea*, *A. quadrispinosa* y *A. pelagica*), soportado por un 100% de las réplicas (clado 3, fig. 36). Al igual que en el análisis anterior, se observaron grupos de la misma especie (i.e., *A. purpurea*, *A. curtirostris*) con divergencias geográficas. Con éste método se comprobó la separación de las secuencias de *A. curtirostris* por lugares. Las secuencias del material del Pacífico mexicano se encontraron en un mismo clado con las de Madagascar (clado 1, fig. 36) mientras que las secuencias del Pacífico de Canadá se encuentran en una rama interna distinta (clado 2, Fig. 36). Lo mismo se encontró en el caso de *A. purpurea*; las secuencias se encontraron en distintas ramas internas el 100% de las réplicas. Estas diferencias se encontraron entre las secuencias del Atlántico noroeste (clado 3) y Atlántico noreste (clado 4) (Fig. 36).

En ambos métodos se distinguió que *A. stylirostris* fue más cercanamente relacionado a las secuencias de *A. curtirostris* del Pacífico mexicano y de Madagascar, con sólo 10% de divergencia (Anexo 3). *Acanthephyra pelagica* del Atlántico noroeste se encontró muy cercanamente relacionado a *A. quadrispinosa* y *A. purpurea* del Atlántico noroeste, presentando sólo entre 3-9% de divergencia (Anexo 3). Las secuencias de *A. purpurea* del Atlántico noreste estuvieron muy relacionadas con *A. eximia*; se obtuvo sólo 7% de divergencia (Anexo 3).

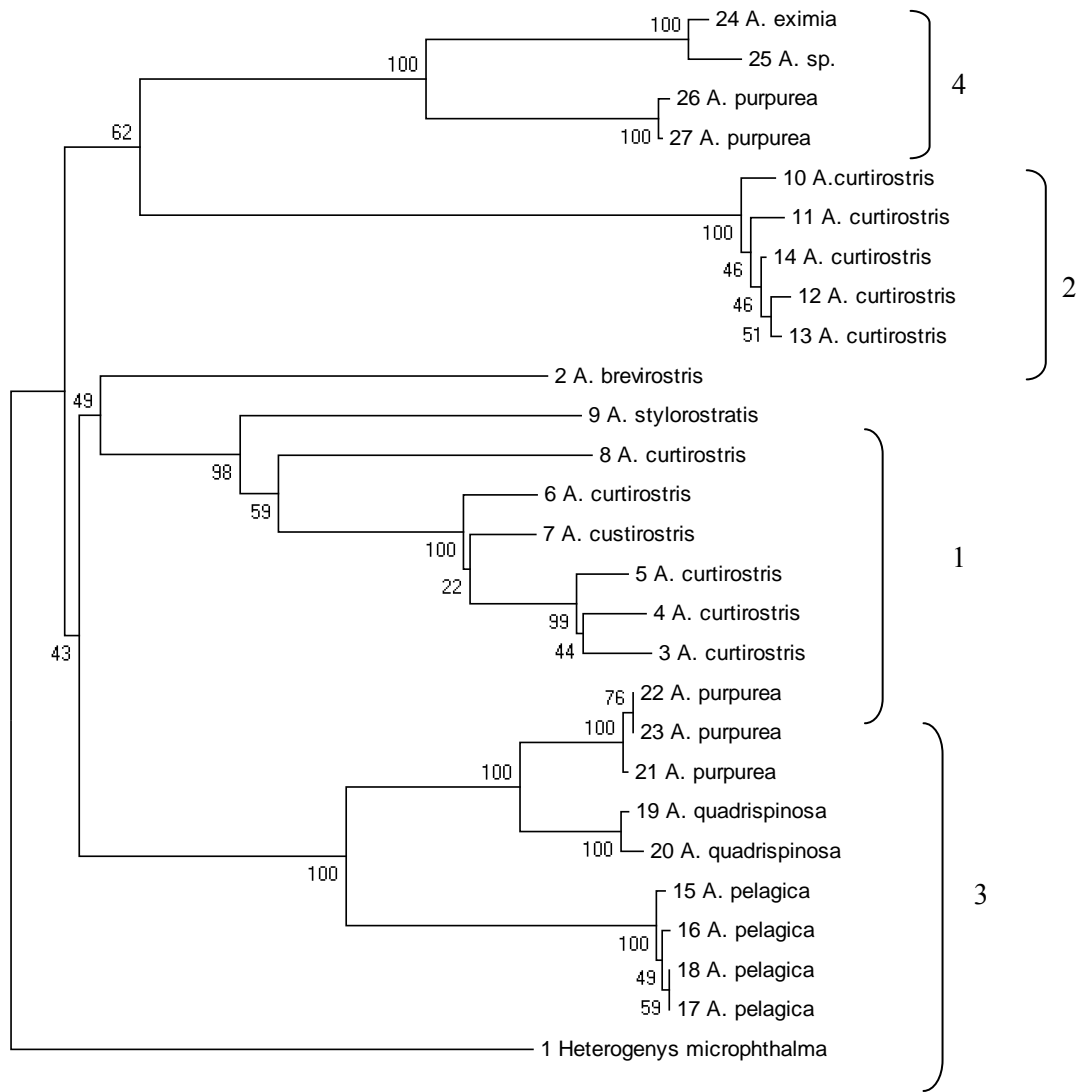


Figura 36. Dendrograma de Neighbor-Joining del gen mtCOI basado en el porcentaje de similitud entre las especies del género *Acanthephyra* disponibles en el NCBI, soportado por el análisis de bootstrap (500 réplicas). Los valores en cada clado son los porcentajes de repeticiones de la posición. El número de cada clado corresponde al mismo del dendrograma anterior. El número anterior a la secuencia es el número de identificación en la Tabla 4.

VI. Discusión

Distribución geográfica

El género *Acantheephyra* cuenta con 20 especies (De Grave y Fransen, 2011), de las cuales ocho se encuentran en el Pacífico americano, algunas con una distribución limitada como *A. chacei*, *A. eximia*, *A. quadrispinosa* en el área de Estados Unidos y *A. faxoni*, *A. trispinosa* en Sudamérica. Otras presentan una distribución muy amplia como *A. curtirostris* desde Canadá hasta Chile, y *A. brevirostris*, desde México hasta Chile (Williams *et al.*, 1989; Hendrickx y Wicksten, 2004; Moscoso, 2014). Estas dos últimas especies también son encontradas en el Pacífico mexicano además de *A. brevicarinata* la cual, hasta el momento, se registra como especie endémica al no encontrarse en otra área.

El presente trabajo proporciona un número elevado de estaciones de captura (63 estaciones) de *A. brevicarinata* en un área muy extensa, en más de 150 estaciones muestreadas. Con eso, aumenta el número de localidades donde esta especie se ha registrado de 24 a 87. Anteriormente, se contaba con registros de la especie a 820 millas nauticas de la costa oeste de Baja California (Hanamura, 1983, 1984) y en el golfo de California (Hendrickx, 2003; Hendrickx y Wicksten, 2004). Este importante aumento de registros (incremento de más de 250%) permite a la vez, proporcionar nuevas localidades de distribución en la costa oeste de México. Sobre estos registros, se establece que *A. brevicarinata* cuenta con un amplio intervalo de distribución geográfica en el Pacífico oriental (Lat máx = 28.24°N; Lat mín = 16.82°N). Hanamura (1984) comentó que la distribución de *A. brevicarinata* podría extenderse al sur de Panamá, suponiendo que existen confusiones en los trabajos realizados por Faxon (1895) en el golfo de Panamá, donde este autor podría haber confundido a *A. brevicarinata* con *A. curtirostris*. Considerando los patrones de distribución de los crustáceos decápodos de aguas profundas registrados en las aguas del Pacífico mexicano (Kameya *et al.* 1997; Hendrickx, 2012; Moscoso, 2012), es de esperar que

A. brevicarinata extienda su intervalo de distribución aún más al sur, posiblemente hasta el norte de Perú.

Por parte del número de organismos recolectados, Hanamura (1984) registró 160 especímenes en la contribución en la que se describe la especie, pero sólo en ocho muestreos. Hendrickx y Wicksten (2004) registraron 11 especímenes en el suroeste del golfo de California. En el presente estudio se registraron 203 organismos de *A. brevicarinata* capturados en 63 muestreos a lo largo del Pacífico mexicano. Comparativamente, el esfuerzo de captura de *A. brevicarinata* en este trabajo fue mucho mayor que en el estudio donde Hanamura (1984) describió la especie.

Definir el modo de vida de las especies en estas profundidades presenta dificultades, aunque se podría inferir sobre el carácter de cada especie de acuerdo a su tamaño y el tipo de arte de captura. Gage y Tyler (1991) indican que las artes de arrastre bentónico, como la draga Agassiz, se usan principalmente para recolectar grandes cantidades de megafauna bentónica y algunos elementos de la fauna bentopelágica. Gates *et al.* (2012) informaron de la presencia de *A. eximia* en el contenido estomacal de peces demersales y clasifican a la especie como suprabentónica. Follesa *et al.* (2013) consideran a *A. eximia* como nectobentónica. De igual forma, en el presente estudio los organismos fueron recolectados con un patín de arrastre bentónico de 2.35 m² de abertura. Hanamura (1984), en su trabajo de la descripción de *A. brevicarinata*, indica que los organismos fueron capturados con una draga de media agua de 9 m² de abertura, operada hasta 1,600 m de profundidad. Comparando la información, se puede inferir que *Acantheephyra brevicarinata* es de carácter bentopelágico, de acuerdo a la definición de Gage y Tyler (1991), quienes indican que las especies bentopelágicas son organismos nadadores o flotadores, algunos de los cuales pueden pasar cantidades variables de tiempo sobre o incluso dentro del sustrato del fondo marino. Sobre la base de esta información, es necesario realizar muestreos discretos tanto en el ámbito pelágico como bentónico con la finalidad de definir con mayor exactitud la distribución batimétrica de *A. brevicarinata*.

Ecología

La distribución batimétrica de las especies depende de una serie de variables ambientales, como la temperatura y la disponibilidad de alimento, que afectan la densidad y los límites extremos de distribución. Se ha argumentado que la profundidad es comúnmente el principal gradiente de estructuración de las comunidades marinas, aunque realmente es una combinación de factores, incluyendo la presión, la temperatura, la luz y la disponibilidad de alimento, que actúan en sinergia (Cartes, 1993). Como resultado de estos gradientes, la fauna bentopelágica y bentónica de aguas profundas con frecuencia presenta cambios en su distribución (Jones *et al.*, 2003). Existen especies que se encuentran en intervalos de profundidad muy restringidos, como el Callianassidae *Notiax santarita* (365-502 m) y el Pandalidae *Heterocarpus reedi* (124-365 m) (Jones *et al.*, 2003), mientras que otras especies presentan una distribución vertical muy amplia, como el Polychelidae *Stereomastis shumii* (500-2,200 m) y el Geryonidae *Geryon longipes* (660-1,950 m) (Jones *et al.*, 2003; Quiroga *et al.*, 2009). En el caso de las especies de *AcanthePHYRA*, de las cuales algunas poseen adaptaciones morfológicas que les permiten nadar, como pleópodos que funcionan como remos, y un exoesqueleto ligeramente calcificado y membranoso (Bauer, 2004; Cardoso, 2013), estas presentan distribuciones batimétricas muy amplias debido a migraciones diurnas que realizan para alimentarse, como se observa en *AcanthePHYRA purpurea*, que se distribuye entre los 600 y 1,000 m en el noreste del Atlántico (Fasham y Foxton, 1979; Ramírez-Llodra, 2000). Lo mismo ocurre con *AcanthePHYRA eximia*, la cual se ha encontrado desde los 200 m hasta los 2,500 m en los océanos Atlántico e Indo-Pacífico (Crosnier y Forest, 1973) y de 816 a 4,264 m de profundidad en el mar Mediterráneo (Jones *et al.*, 2003; Cartes *et al.*, 2004). *AcanthePHYRA kinsleyi* se encuentra en el noreste del Atlántico entre los 500 y 700 m, y migra a zonas menos profundas en las noches, llegando hasta los 100 m de profundidad (Ramírez-Llodra, 2000). *AcanthePHYRA acanthitelsonis* se encuentra entre los 600 y 1000 m y migra a zonas someras hasta los 400 m. *A. stylostratis* se distribuye por debajo de los 1000 m y migra a zonas menos profundas, hasta los 700 m de profundidad aproximadamente. *AcanthePHYRA chacei*

se encuentra desde 1,500 hasta 3,900 m (Krygier y Forss, 1981). Otra especie, *A. pacifica*, se ha encontrado desde los 500 hasta los 1,500 m de profundidad y es probable que sus migraciones sean de limitada extensión (Fasham y Foxton, 1979). Tres especies, *A. prionota*, *A. curtirostris* y *A. acutifrons*, se encuentran a profundidades mayores de los 900 m, y en estos casos no existe evidencia de alguna migración nocturna (Fasham y Foxton, 1979).

En el presente trabajo, *Acanthephyra brevicarinata* se encontró desde 710 hasta 2,350 m de profundidad, siendo un gradiente de distribución muy amplio como en algunas de las especies congéneres mencionadas, por lo que se puede considerar a esta especie como euribática, es decir, que puede vivir en un amplio intervalo de profundidad. Sardà *et al.* (2004) indicaron que las poblaciones que se encuentran en profundidades mayores a 900 m tienden a ser más euribáticas que las especies costeras, simplemente porque las condiciones ambientales son más estables. En el caso de *A. brevicarinata*, la distribución batimétrica podría ser más amplia que la registrada en este trabajo, pues la profundidad máxima de captura fue la máxima de muestreo durante el estudio (2,340 m aproximadamente). Afirmado esto por la hipótesis de Hanamura (1984), el cual comenta que es probable que *A. brevicarinata* se encuentre hasta profundidades mayores de 4,000 m. Además, podría presentar un patrón de distribución vertical similar a algunas de las especies congéneres, realizando migraciones a zonas menos profundas. En el caso de migraciones verticales de *A. brevicarinata* a aguas menos profundas, es probable que la especie no las pueda realizar, ya que los muestreos del proyecto TALUD han abarcado intervalos batimétricos muy amplios (275-2350 m) y artes de muestreo variables (arrastres de media agua y de bentos), y el registro de la especie ha sido sólo a partir de los 700 m. Es probable que la migración a zonas menos profundas no ocurra por la presencia de la ZMO en toda el área donde ha sido capturada la especie, la cual puede fungir como una barrera fisiológica que dificulta o impide la migración a zonas menos profundas, tal como lo comentan Stramma *et al.* (2010) y Hendrickx y Serrano (2013) en el caso de otras especies.

En el límite inferior de la ZMO se encuentra una gran disponibilidad de alimento debido al bajo consumo de materia orgánica en la columna de agua en el núcleo de la ZMO (Childress y Seibel, 1998; Levin, 2003). Esto favorece la presencia de grandes densidades de macro y megafauna, siendo una zona donde el oxígeno aumenta paulatinamente (Levin, 2003; Quiroga *et al.*, 2009). Al aumentar la profundidad, aunque el oxígeno sigue aumentando, la abundancia disminuye y la fauna que habita las áreas inferiores presenta fuertes gradientes verticales selectivos para distintos procesos biológicos (Mullins *et al.*, 1985). Los crustáceos suelen seguir el patrón de abundancia descrito anteriormente (Rogers, 2000; Hendrickx, 2001; Papiol y Hendrickx, sometido). Sin embargo, en el caso de *A. brevicarinata* no se observa este patrón, ya que su mayor densidad se registró en zonas profundas, entre 1,900 y 2,100 m de profundidad, muy por debajo del límite inferior de la ZMO. En este intervalo batimétrico las demás especies de megafauna (crustáceos decápodos y peces) son poco abundantes por lo que probablemente *A. brevicarinata* encuentra un entorno donde la competencia por alimento y la presión de los depredadores disminuyen. Dado el patrón general de disminución de alimento con la profundidad y la escasez de presas en estas zonas más profundas por debajo de las ZMO (Wishner *et al.*, 1995; Levin *et al.*, 2009), *A. brevicarinata* puede ser una especie adaptada a este medio con tan poco alimento gracias a la baja intensidad de consumo de alimento que presenta este género frente a otros grupos dominantes como los pandálidos, como es el caso de *A. eximia* en el mar Mediterráneo, el cual sustituye al pandálido *Plesionika martia* en estratos más profundos y menos productivos y, aunque ambas especies presentan una dieta similar, esto es posible porque la intensidad de alimentación de *A. eximia* es menor (Cartes, 1993).

Existe un patrón conocido en los camarones de mar profundo, donde la proporción sexual presenta cambios de acuerdo a la profundidad. En el caso de *Plesionika heterocarpus* y *P. martia* las hembras maduras se ubican en áreas más profundas y las hembras no ovadas y los machos se encuentran en zonas menos profundas (Puig *et al.*, 2001; Fanelli y Cartes, 2008). La concentración de hembras

maduras se ha asociado a la presencia de capas nefeloides que son áreas de mayor acumulación de materia orgánica particulada. Esto les proporciona una mayor disponibilidad de alimento, permitiéndoles almacenar una mayor cantidad de energía para la maduración gonadal, la producción o la expulsión de los huevos. Esta proporción sexual no es una regla general y existen distintas variaciones, como que las hembras ovadas se pueden encontrar en zonas más someras y, en algunos casos, los machos se distribuyen en áreas de mayor profundidad (Company y Sardà, 1997), o simplemente no se encuentra alguna estructura poblacional (tallas y/o proporción sexual) en relación con la profundidad, como en el caso de *Plesionika acanthonotus* (Puig *et al.*, 2001). Este también fue el caso de *A. brevicarinata* en este trabajo, donde la proporción sexual no presentó diferencias significativas entre las distintas profundidades de muestreo. Esto podría deberse a que las especies recolectadas a grandes profundidades a menudo se encuentran en grupos, los cuales pueden estar compuestos de un número igual de representantes de cada sexo, dependiendo del estado de madurez de las hembras, aumentando considerablemente las posibilidades de una fertilización exitosa (Young *et al.*, 1992; Baillon *et al.*, 2011). En otros grupos se ha reportado una asociación entre la proporción sexual homogénea y la reproducción continua en algunas especies, como ocurre con *A. brevicarinata* (véase reproducción). Esta es una adaptación que ha sido señalada para muchas especies que habitan aguas profundas y que presentan bajas densidades. La reproducción continua garantiza que los machos siempre estén listos para reproducirse cuando se encuentran con una hembra madura lista para expulsar los huevos (Baillon *et al.*, 2011). Por el momento con este trabajo no se puede concretar si los sexos de *A. brevicarinata* se distribuyen de manera homogénea entre los distintos estratos batimétricos ya que, como se comentó anteriormente, el intervalo de distribución de la especie puede ser mucho mayor al muestreo hasta la fecha y queda en duda si por debajo de la zona máxima de muestreo se presente una estratificación por sexo.

La distribución de tallas por profundidad de *A. brevicarinata* tampoco presentó segregación por estrato batimétrico muestreado. La segregación batimétrica

de tallas sucede comúnmente en algunas poblaciones de Caridea del mar profundo. En algunos casos los organismos adultos se encuentran a mayores profundidades que los juveniles, como ocurre en el género *Heterocarpus* (Tuset *et al.*, 2009). En otros casos, los organismos juveniles se encuentran en estratos batimétricos más profundos que los adultos, como en el género *Hymenodora* (Krygier y Percy, 1981). Sin embargo, también hay casos donde al parecer, el reclutamiento es generalizado y se presenta en todas las profundidades, pudiendo estar ligado a la reproducción continua y a la homogeneidad en la proporción sexual en todo el intervalo de distribución batimétrica, como puede ocurrir con *A. brevicarinata*, ya que las hembras ovadas se distribuyen a cualquier profundidad y los organismos de tallas pequeñas se encuentran en las profundidades donde eclosionaron (Orsi Relini y Relini, 1998; D'onghia *et al.*, 2009). Al ser considerada una especie bentopelágica, nadadora y euribática, *A. brevicarinata* podría realizar migraciones ya sea en la columna de agua o a lo largo del talud continental (Mauchline, 1995; Cartes *et al.*, 2004; D'Onghia *et al.*, 2009). Estas migraciones podrían ser realizadas por los especímenes de todas las tallas (y sexos), puesto que no habría conflicto por la competencia por alimento ya que la dieta varía en composición y tamaño, dependiendo de las tallas de los organismos, como en el caso de *A. eximia* (Cartes, 1993).

El contenido de oxígeno en el agua es fundamental para el desarrollo y distribución de la vida animal. De igual forma, la temperatura influye en los procesos vitales de los organismos, en las reacciones químicas y los procesos fisiológicos en general (Margalef, 1974). Estas variables ambientales son interdependientes, y afectan el desarrollo, el crecimiento y especialmente el metabolismo, llegando a regular la capacidad aeróbica de los organismos. Por esto, las poblaciones están adaptadas a determinadas condiciones ambientales, que limitan su supervivencia en diferentes hábitats (Margalef, 1974; Ekau *et al.*, 2010). El oxígeno y la temperatura se correlacionan con la profundidad (Pamatmat y Banse, 1969) y es posible que la combinación específica de los valores ambientales establezcan límites en la distribución vertical y horizontal las especies (Ekau *et al.*, 2010), hecho que puede ser

todavía más acentuado en las ZMO debido a los fuertes gradientes de oxígeno y temperatura que tienen lugar en estas (Seibel, 2011; Hendrickx y Serrano, 2014). Las poblaciones que viven en el mar profundo han tenido que adaptarse al medio y aún más aquellas que viven debajo de la ZMO, ya que los migradores verticales al presentar un umbral de oxígeno mínimo (0.22 ml/l) que afecta su distribución, poseen un metabolismo anaeróbico mejorado y la capacidad de reducir su metabolismo, la cual es una estrategia común para la supervivencia durante las incursiones en las áreas de la ZMO donde las cantidades de oxígeno llegan a ser menores a 0.2 ml/l (Seibel, 2011). La prevalencia de esta reducción metabólica dentro de una población que migra verticalmente dependerá de la distribución del oxígeno, de las especies en particular, así como de la temperatura, uno de los factores que causan la reducción del metabolismo cuando un organismo se encuentra a bajas temperaturas (Seibel y Drazen, 2007; Seibel, 2011). Estas adaptaciones pueden estar presentes en *A. brevicarinata*, especie que se distribuye en intervalos batimétricos muy amplios, que podría realizar migraciones verticales, e incursionarse dentro de la ZMO por tiempo limitado, ya que se ha encontrado en áreas de concentraciones de oxígeno muy críticas (0.15 ml/l). Además, el oxígeno y la temperatura no parecen ser factores limitantes en la distribución batimétrica de *A. brevicarinata*, encontrándose en concentraciones desde 0.15 ml/l hasta 2.37 ml/l de oxígeno y de 2.00°C a 4.40°C de temperatura.

Las hembras ovadas de *A. brevicarinata* presentan cierta preferencia a concentraciones altas de oxígeno y mayores profundidades. Este comportamiento es bien conocido para las hembras de las especies de decápodos que cargan la masa de huevos en el abdomen, ya que la demanda de oxígeno por parte de los embriones aumenta a medida que avanza el desarrollo embrionario (Baeza y Fernández, 2002) y en el área de estudio, las concentraciones de oxígeno son mayores en zonas más profundas y facilitan la aireación de los huevos. En las zonas más profundas, donde la cantidad de alimento es menor, decrece la diversidad y el oxígeno incrementa, es a donde las hembras ovadas migran, ya que además de tener mayor disponibilidad de

oxígeno, se encuentran menos expuestas a la depredación (King y Butler, 1985; Sardà *et al.*, 2004; Chilari *et al.*, 2005). Aunque este comportamiento podría ser representado por *A. brevicarinata* debido a las “preferencias” mencionadas, hay que ser cauteloso con los resultados obtenidos en el análisis de selectividad de Ivlev, ya que éste índice solamente representa las capturas realizadas mas no las densidades, y puede causar confusiones con los demás resultados obtenidos (e.g., proporción sexual por estrato batimétrico, distribución de tallas por estrato batimétrico).

Morfometría

En este estudio, se observó una diferencia significativa entre el crecimiento relativo entre sexos (Prueba de Haddon, $P < 0.05$), ya que los machos presentan mayores longitudes (L_c) y pesos que las hembras. En ambos sexos, el crecimiento relativo fue isométrico. Company y Sardà (2000) señalan que, al observar un crecimiento relativo como isométrico, definen a las especies como bentopelágicas, ya que en el crecimiento relativo el peso aumenta proporcionalmente más rápido que la longitud, a diferencia de las especies pelágicas como se observa en *A. kingsley* y *A. purpurea* (Ramírez-Llodra, 2000). Además de que el presentar mayor peso hace menos adecuada una vida pelágica, e inclusive indica una posible adaptación al hábitat bentónico (Cartes *et al.*, 1993; Sardà y Lleonard, 1995), aunque no se rechaza la presencia de migraciones para las especies bentopelágicas de crecimiento relativo isométrico (Company y Sardà, 2000). Bajo estos criterios, se retoma el establecimiento de *A. brevicarinata* como una especie bentopelágica, tal como se discutió anteriormente (véase ecología).

Hanamura (1984) presentó un intervalo de distribución de tallas para ambos sexos en *A. brevicarinata* de 5.3 a 30.0 mm L_c ; en el presente estudio se observaron tallas similares, de 6.8 a 28.5 mm L_c . Al no registrarse capturas en el mar profundo en el Pacífico mexicano no se presenta algún factor antropogénico que afecte la estructura poblacional y de tallas de las especies que habitan en este ecosistema. Por lo tanto, podemos considerar que las tallas máximas obtenidas por Hanamura (1984) y en este estudio corresponden a las máximas registradas para *A. brevicarinata*. Cabe resaltar que en *A. brevicarinata* no se observan variaciones en las tallas, contrariamente a lo que sucede con especies de aguas someras o sistemas costeros que se ven obligadas a cambiar su estructura poblacional por la presión que ejerce la presencia de comunidades humanas dañando el hábitat (Jennings y Kaiser, 1998).

Fischer (1930) comenta que la proporción sexual 1:1 es una prueba de equilibrio biológico. En especies de *Acanthephyra*, se han registrado proporciones sexuales donde las hembras se presentan en mayor cantidad que los machos, como en

A. curtirostris (1.4H:1M) y *A. chacei* (2.2H:1F) (Krygier y Pearcy, 1981). Hanamura (1984) registró una proporción sexual de 1.33H:1M en *A. brevicarinata*. En el presente estudio, se encontró una proporción sexual de 1.28H:1M, sin diferencia significativa, un resultado muy similar al de Hanamura (1984), de forma que éste es otro factor por el cual se puede definir que la especie no presenta alteraciones ambientales y que probablemente se contempla como una misma población que habita un ecosistema amplio en el Pacífico mexicano.

Mensualmente, la proporción sexual observada en *A. brevicarinata* presenta diferencias significativas en seis de los nueve meses muestreados, además de que la variación del esfuerzo de muestreo aplicado cada mes es distinto, desde cuatro colectas en enero hasta 25 en marzo. Por lo tanto, hay que tener precaución con los resultados obtenidos, y no se pueden establecer conclusiones hasta tener una mayor frecuencia de captura de la especie.

La talla de primera madurez observada en el presente trabajo para *A. brevicarinata* fue de 19.35 mm Lc. Hanamura (1980) comentó que las hembras con tallas a partir de los 20 mm Lc son las que pueden cargar huevos, sin embargo no proporcionó algún dato puntual. A pesar de esto, ambos datos son los más pequeños registrados para especies de este género. Comparativamente, en el caso de *A. eximia*, Follesa *et al.* (2013) registraron la hembra ovada más pequeña capturada de 22.1 mm Lc y Only Pohle (1992), trabajando con la misma especie, encontró una talla mínima de 36.1 mm Lc. La talla mínima de ovoposición es una proporción de la talla máxima registrada para las hembras y, generalmente, representa la misma proporción entre especies, aunque exista diferencia de tallas máximas entre estas (Ríos-Elósegui y Hendrickx, 2015). Por a otro lado, las hembras maduras pueden encontrarse expuestas a distintos factores ambientales que afecten o favorezcan la talla mínima de ovoposición, ya que depende de un equilibrio óptimo entre los beneficios y costos del proceso para determinar la talla de la primera madurez (Ramírez-Llodra, 2000). Finalmente, no hay que descartar que también influye el arte de muestreo, ya que si la luz de malla es pequeña se pueden obtener organismos ovados de tallas menores.

Fecundidad

El número de los huevos cuantificados se denomina como la fecundidad en los crustáceos decápodos, la cual incrementa con el aumento de la longitud del caparazón de las hembras. En Caridea, la fecundidad se puede establecer mediante el conteo de huevos adheridos en los pleópodos (Jewett *et al.*, 1985; Chilari *et al.*, 2005; Bilgin y Samsun, 2006) y el número de huevos puede variar desde cantidades muy pequeñas como 10 en un pequeño Palaemonidae (*Periclimenes patae*), hasta 35,000 huevos en un Pandalidae (*Heterocarpus vicarius*) (Heard y Spotte, 1991; Echeverría-Sáenz y Wehrtmann, 2011). Generalmente existe una pérdida de huevos durante la incubación, en algunos casos por factores temporales y ambientales, o estrés durante la captura (Chilari *et al.*, 2005; Oyarzún *et al.*, 2010). Esta pérdida podría ser interpretada como una baja fecundidad. En el caso de los carídeos la pérdida de huevos durante el desarrollo embrionario es común y llega a alcanzar hasta el 47% de la masa de huevos (Ahamed y Ohtomi, 2001; Oyarzún *et al.*, 2010; Echeverría-Sáenz y Wehrtmann, 2011).

En el caso del género *Acanthephyra* la fecundidad presenta grandes variaciones y no se relaciona con la talla, como se ha registrado en *A. pelagica* y *A. eximia* (Ramírez-Llodra *et al.*, 2000; Follesa *et al.*, 2013). Por parte de *A. brevicarinata*, en el presente estudio se registró una fecundidad máxima de 2,929 huevos (23.8 mm Lc) similar a las demás especies del género (*A. pelagica* máx= 2,250 huevos en 21.7 mm Lc; *A. purpurea* máx= 2,878 huevos en 20.1 mm Lc; *A. kingsley* máx =1,957 huevos en 19.3 mm Lc). La fecundidad del género es baja comparando con especies de aguas someras. Pero es conocido que, generalmente la fecundidad decrece con la profundidad (Ramírez-Llodra, 2000).

En el mar profundo las condiciones ambientales son muy estables (Sardà *et al.*, 2004), es decir las variaciones climáticas que se presentan en aguas someras no afectan las áreas profundas. Las observaciones realizadas de los parámetros ambientales (e.g., profundidad, temperatura, oxígeno) en relación a las bajas cantidades de huevos presentes señalan que no influyen sobre la variabilidad en la

fecundidad de *A. brevicarinata*. En cambio, la alta variabilidad en la fecundidad y la baja correlación con la talla de las hembras puede atribuirse al arte de muestreo, como lo aclaran Oyarzún *et al.* (2010). La recolección fue ejecutada con una draga Agassiz y con un patín de arrastre, donde entran piedras y se capturan organismos de distintas tallas que pueden estropear la muestra y dañar a los organismos de tal modo que exista una pérdida de huevos por abrasión en las hembras ovadas de cualquier especie, en este caso de *A. brevicarinata*.

El tamaño de los huevos es indicativo del tiempo de vida libre de las larvas. La talla del huevo depende, en parte, de la cantidad de vitelo, o reservas alimentarias almacenadas en el huevo, el cual tiene influencia en el curso del desarrollo embrionario. Esto apunta a que cuanto mayor sea la cantidad de vitelo (lecitofia), el tiempo de vida libre será más corto (e.g., *Glyphocrangon spinicauda*) (Gurney, 1942; Bauer, 2004). En otros casos, las larvas con poco vitelo (planctotrofia) tienen que realizar migraciones a aguas superficiales para alimentarse y, posteriormente, tienen que descender a su hábitat, como es el caso de especies encontradas en latitudes altas y temperaturas bajas, las cuales presentan un largo desarrollo embrionario (e.g., *Austropandalus grayi*) (Bauer, 2004). En el caso de especies asociadas con aguas profundas, estas migraciones representarían un alto gasto energético. Se conoce que generalmente las especies de crustáceos de mar profundo poseen huevos de gran tamaño, pero el género *Acantheephyra* es una excepción, ya que produce huevos de tallas pequeñas; siendo así, los embriones poseen poca cantidad de vitelo pero tienen desarrollados los apéndices natatorios y bucales, lo que es apto para una vida planctotrófica (Mauchline, 1988; Ramírez-Llodra, 2000; Follesa *et al.*, 2013). Presentado esto, es probable que a pesar de poseer poco vitelo, las larvas de *A. brevicarinata* no realizan migraciones hacia la superficie y aprovechan las grandes cantidades de alimento que se encuentran debajo de la ZMO, siendo el área donde se ha registrado la especie.

Morfometría de huevos

Los huevos de los crustáceos varían en forma, desde esférica a elíptica y, en algunos, la forma del huevo inicial cambia de acuerdo al progreso del desarrollo del embrión (Bilguin y Samsun, 2006; Ravi y Manisseri, 2013). La deformación del huevo, iniciando como esférico y finalizando como ovoide, se observó en *A. brevicarinata* en el presente estudio. Tal como lo menciona Hanamura (1984), los huevos de las hembras ovadas incrementan de talla durante el desarrollo embrionario, especialmente en el eje longitudinal.

Las tallas de los huevos de *A. brevicarinata* examinados en este trabajo son comparables con aquellas especies del género *Acanthephyra* analizados por Ramírez-Llodra (2000). En *A. pelagica*, las longitudes medias fueron de 1.08 a 1.27 mm, en *A. purpurea* de 0.97 a 1.00 mm y en *A. kingsley* de 0.90 a 1.03 mm. En *A. brevicarinata* las tallas de los huevos variaron de 0.669 a 1.023 mm de longitud. Comparativamente, las tallas mínimas de *A. brevicarinata* son inferiores a las especies presentadas por Ramírez-Llodra (2000). Sobre las tallas mayores de los huevos, se observa una relación entre las especies, siendo más cercanas a las medidas de *A. purpurea* y *A. kingsley*, aunque ésta última sea la especie más pequeña del género. *Acanthephyra pelágica* es la especie más grande del género y se conoce que la talla de los huevos incrementa con la Lc de la hembra (Clarke, 1993); por lo tanto, es de esperar que ésta especie presente las tallas de huevos más grandes.

La descripción embrionaria se realiza de formas muy distintas de acuerdo a los autores y a los detalles que se deseen describir. Se debe tomar en cuenta que el desarrollo embrionario es continuo, por lo tanto las “etapas” establecidas se refieren a las características observadas en el momento de la descripción, y generalmente no se observan los mismos rasgos que otros autores señalaron anteriormente. En Caridea se han realizado diferentes descripciones, en algunos muy básicas como en *Plesionika izumiae* y *Heterocarpus vicarius*, donde se registraron rasgos esenciales: I) ojos sin pigmentación, II) ojos pigmentados, para la primera especie y I) huevos recién fecundados, II) ojos no pigmentados, III) ojos pigmentados para la segunda especie

(Ahamed y Ohtomi, 2011; Echeverría-Saenz y Wehrtmann, 2011). Hay quienes realizan la descripción del desarrollo embrionario tomando en cuenta las proporciones de vitelo dentro del huevo, como lo hicieron Guerao y Ribera (1995) con *Palaemon adersus* y Bilguin y Samsun (2005) con tres especies de Crangonidae, donde establecieron tres estadios. En cambio, en este trabajo, además de tomar en cuenta el porcentaje de vitelo, también se hicieron observaciones del embrión dentro del huevo. Sobre estas observaciones se reconocieron cinco etapas de desarrollo que fueron corroborados con las tallas de los huevos, encontrándose un aumento de talla con la secuencia de las etapas. Comparativamente, Hanamura (1984) realizó una descripción detallada de los embriones dentro del huevo de *A. brevicarinata* donde determinó cuatro estadios. Las estructuras y los rasgos encontrados para la especie en ambos trabajos son similares; las diferencias encontradas radican en el momento de desarrollo en el que se encontraban los embriones y en lo que identificó cada autor, pues no existe una definición exacta de las "etapas" observadas por presentarse en desarrollo continuo. Por otro lado, en el caso de las especies de carídeos (y de otros crustáceos) de aguas profundas, es prácticamente imposible llevar a cabo el cultivo de las larvas como se hace de manera rutinaria con especies de aguas someras o de aguas dulces (e.g., Hancock, 1998; Brillon *et al.*, 2005) ya que los individuos llegan muertos en la superficie. Por lo anterior, se cuenta con muy poca información acerca del desarrollo embrionario y larvario de las especies de aguas profundas.

Desarrollo gonadal

En los crustáceos existen distintos métodos de reproducción, desde los hermafroditas (e.g., Cirripedia) hasta los gonocoristas (e.g., Pandalidae) (Brusca y Brusca, 2003). En Caridea, el gonocorismo es una regla general (Wicksten, 2010) y el género *AcanthePHYra* no es una excepción, tal como se observa en *A. eximia*, *A. pelagica*, *A. kingsley*, *A. purpurea* y *A. brevicarinata* (Ramírez-Llodra, 2000; Follesa *et al.*, 2013; este trabajo). Las hembras poseen ovarios tubulares extendidos dorsalmente en el cefalotórax hasta la segunda o tercera pleura y oviductos pareados que desembocan en los gonóporos de las coxas del tercer par de pereiópodos, siendo esta la estructura general de las gónadas de las hembras de los carídeos (Bauer, 2004; Wicksten, 2010). Este patrón es igual al observado en *A. brevicarinata* en este estudio. Dentro de los ovarios de *A. brevicarinata* se encontraron ovocitos en distintas etapas de desarrollo. Los ovocitos maduros se encontraron en la periferia de la gónada y se registraron distintas zonas de proliferación, generalmente alineadas en el centro de la gónada. Esta ubicación de las zonas de proliferación se presenta durante la maduración del ovario y se debe a la presión causada por los ovocitos en desarrollo ubicados en la periferia, como sucede con *Solenocera* sp. (Villalobos-Rojas y Wehrtmann, 2011).

Existen variaciones morfológicas en la estructura de los testículos de los decápodos y, generalmente, se conocen dos tipos de estructuras que pueden ser bien reconocidas entre los crustáceos: los túbulos seminíferos y los lóbulos testiculares (López-Greco, 2013). En los machos de *A. brevicarinata*, al igual que en otras especies de carídeos, los testículos están compuestos de túbulos seminíferos pareados extendidos dorsalmente en el cefalotórax, unidos a un par de ductos llamados vasos deferentes que desembocan en los gonoporos masculinos que se encuentran en las coxas del quinto par de pereiópodos (Krol, *et al.*, 1992; Bauer, 2004; Wicksten, 2010). En un corte transversal del testículo tubular, se puede ver el lumen y, dentro los gametos que, según la sección cortada, se observan en distintas etapas de la espermatogénesis. En el caso del género *Macrobrachium* se observa que, en el

proceso de maduración, las espermatogonias se sitúan en la periferia de los túbulos seminíferos y los espermatoцитos se localizan en el centro del túbulo (Poljaroen *et al.*, 2010), lo cual es muy distinto a lo observado en *A. brevicarinata*, donde el desarrollo de las células ocurre por grupos intercalados entre sí y no se observa un orden definido, encontrándose hasta cuatro estadios distintos en un solo corte. Este tipo de agrupación de las células es un patrón muy común que se registra en algunas especies de Brachyura, Penaeoidea y Caridea (Krol *et al.*, 1992; Poljaroen *et al.*, 2010; García y Silva, 2006; López-Greco, 2013). Es necesario enfatizar que en el presente estudio se observaron estados de desarrollo graduales de los gametos masculinos. Las células menos desarrolladas se ubicaron en la zona distal del testículo, aquellas en mayor etapa de desarrollo se encontraron en la zona proximal al vaso deferente y en éste, se encontraron los espermatozoides desarrollados dentro del espermatóforo, el cual es una pared acelular secretada por el epitelio interno del vaso deferente.

Existen dos clasificaciones en las estructuras de los espermatozoides de los crustáceos, i) un espermatozoide que muestra varios apéndices o brazos de origen nuclear o citoplasmático, y el acrosoma carece de cualquier prolongación o extensión, común de los Pleocyemata no carídeos, y ii) un espermatozoide que exhibe un apéndice en forma de espícula que es una extensión de la estructura acrosomal, típico de Dendrobranchiata y Caridea (Pleocyemata) (Medina, 1994). Los espermatozoides de *A. brevicarinata* no poseen flagelos, son inmóviles y tienen forma de tachuela como en algunas especies de Dendrobranchiata (e.g., *Penaeus setiferus*, *Parapenaeus longirostris*) y de Caridea (e.g., *Macrobrachium rosenbergii*, *Hippolyte niezabitoskii*) (King, 1948; Medina, 1994; Poljaroen *et al.*, 2010; Manjón-Cabeza *et al.*, 2011).

Existe la teoría de que en ambientes extremos como el mar profundo, la reproducción es continua a lo largo del año (Orton, 1920). Rokop (1974, 1977) realizó muestreos a lo largo de un año y observó aspectos relacionados con la reproducción de especies de distintos grupos como *Ophiophthalmus normani* (Echinodermata), *Cadulus californicus* (Scaphopoda) y *Eurycope californiensis*

(Mysida), comprobando que la reproducción es continua a lo largo del año en los animales bentónicos del mar profundo (Rokop, 1974, 1977; Company *et al.*, 2003). Los estudios de la biología de las poblaciones de mar profundo presentan grandes dificultades debido a la complejidad de los muestreos a grandes profundidades y, aun más, las dificultades para poder realizar muestreos en series de tiempo anuales (Hossain y Ohtomi, 2008). Estas dificultades fueron inherentes al proyecto TALUD, de donde provienen las muestras de *A. brevicarinata*. Bajo estas circunstancias, el tipo de reproducción se define con observaciones histológicas de las gónadas (Ohtomi *et al.*, 1998; Hossain y Ohtomi, 2008). En *A. brevicarinata* no se observaron gónadas completamente desarrolladas, donde todos los ovocitos estén maduros, o gónadas vacías con ovocitos rezagados. En este estudio las gónadas presentaban ovocitos de los distintos estados de desarrollo, el cual parece ser un patrón común en distintos grupos taxonómicos del mar profundo (Gage y Tyler, 1991; Witte, 1996; Ramírez-Llodra, 2007). Además, el desarrollo de los embriones observado en el género *Acanthephyra* es sincrónico en toda la masa de huevos (Herring, 1974), lo que indica que la hembra expulsa en una sola ocasión óvulos completamente maduros que se encuentran en el mismo estadio de desarrollo, tal como se observó en este estudio con *A. brevicarinata*. Con estos datos se considera a *A. brevicarinata* como un desovador continuo, como ocurre con *Solenocera melantho*, *Trachysalambria curvirostris* y *Acanthephyra eximia* (Ohtomi *et al.*, 1998; Hossain y Ohtomi, 2008; Follesa *et al.*, 2013), aunque no se puede aclarar la frecuencia ni definir de manera detallada el mecanismo del desove. En el caso de *Philocheras trispinosus*, especie de la cual se realizaron muestreos mensuales, se le considera un "desovador continuo" y los autores sugieren que probablemente las hembras ya no presenten una etapa de "no ovadas", ya que podrían presentar un desarrollo ovárico simultáneo con el desarrollo embrionario y la eclosión de las larvas, de paso a una nueva expulsión de huevecillos (Oh y Hartnoll, 1999).

Análisis de similitud genética

Generalmente se utilizan rasgos comunes en los cuerpos de los organismos para identificarlos a especie. En algunas especies de Caridea se utilizan como complemento el número de espinas en el rostro del cefalotórax. En algunas familias como Thoridae, Palaemonidae y en los mismos Oplophoridae (*s.l.*) (Bruce, 1991; González-Ortegón y Cuesta, 2006; Chace, 1985; Holthuis, 1993), para su identificación se utilizan algunos aspectos como el tercer maxilípodo, compuesto por siete segmentos distintos, los pereiópodos, que no están quelados o subquelados, como aspecto distintivo el tamaño y el número de espinas en el rostro. Estas características se usan comúnmente para la diferenciación de géneros y especies. En el caso de Acanthephyridae también se registran estas variaciones entre las partes dorsal y ventral del rostro, y generalmente estos datos sirven para diferenciar las distintas especies: *A. curtirostris* posee de 6 a 10 dientes dorsales y más de dos ventrales; *A. media*, de 11 a 13 dientes dorsales y más de dos ventrales; *A. chacei*, sólo un diente ventral, raramente dos; *A. faxoni*, de 4 a 7 dientes ventrales (Chace, 1985). Para *A. brevicarinata*, Chace (1985) comenta que uno de los caracteres diagnósticos es la presencia de una a dos espinas ventrales en el rostro. En la descripción de la especie, Hanamura (1984) señala que las espinas ventrales son comúnmente dos, y usualmente son de 7 a 9 espinas dorsalmente. En el presente trabajo, se encontraron variantes a lo reportado por Hanamura (1984): por la parte dorsal se registraron de 6 a 10 espinas y en la parte ventral 1 o 2 espinas. Se registró un ejemplar sin espina ventral y otro más con tres espinas, con lo que se podría comentar, tal como lo indica Hanamura (1984), que las variaciones en los números de espinas en el rostro son muy altas. Las claves de identificación, como la presentada por Chace (1985), no registra estas variaciones en la especie, lo que podría conducir a una mala identificación de los especímenes. De Grave (1999) consideró que, al momento de establecer éste carácter para la identificación de una especie, los valores que se indican suelen estar restringidos sólo a unos pocos ejemplares sobre los que se hizo la descripción taxonómica.

Anteriormente a la descripción de *A. brevicarinata*, existían algunas identificaciones erróneas y confusiones con las demás especies del género. Un ejemplo claro es de *A. curtirostris*, registrado en el Pacífico este tropical por Faxon (1895). Este autor reconoció variaciones morfológicas en los especímenes que observó; una de ellas fue la forma del rostro, y estas variaciones fueron registradas con los términos α , β y γ , ya que no pudo hacer una buena descripción de los especímenes con estas variaciones. Hanamura (1984) comentó que los especímenes registrados por Faxon (1895) con estas variaciones eran muy similares, o idénticas, a la especie ahora descrita como *A. brevicarinata*. Hanamura (1984) documentó que la confusión de *A. brevicarinata* con *A. curtirostris*, además de encontrarse en el estudio de Faxon (1895), se presentó en los trabajos de Chace (1937) y Krygier y Percy (1981) (tomado de Hanamura, 1984). La identificación taxonómica convencional, basada en caracteres morfológicos macroscópicos, algunas veces es complicada, como fue el caso de la identificación del espécimen *A. cf. brevicarinata*, en la cual se necesitaron revisiones minuciosas para poder reconocerla como *A. curtirostris*.

Existen razones para identificar o clasificar con métodos moleculares a especímenes de crustáceos decápodos que se encuentran en grandes colecciones y han sido conservados por largas temporadas en formol y/o etanol. Una de ellas es tener oportunidades únicas de utilizar herramientas moleculares para inferir en patrones de filogenia de especies raras probablemente importantes o, en el caso de los ecólogos, podrían utilizar colecciones antiguas para estudiar los cambios en las poblaciones (Zuccon *et al.*, 2012). También, el hecho de que algunos especímenes son únicos o existe alguna dificultad de recolectarlos de nuevo, hace que el material almacenado en museos o colecciones sea irremplazable (Skage y Schander, 2007; Zuccon *et al.*, 2012). Pero la identificación molecular de este tipo de muestras es complicada. En algunos casos el proceso de fijación disminuye la calidad y cantidad de ADN en los tejidos. En el caso particular del formaldehído, este fijador introduce muchos errores específicos al alterar los ácidos nucleicos, con lo que se pueden obtener extracciones de un porcentaje muy pequeño de las muestras analizadas (Skage y Schalnder, 2007).

Esta situación sucedió en éste trabajo con las extracciones y las PCR de *A. brevicarinata*, de la cual no se pudo obtener alguna extracción con suficiente ADN para obtener una amplificación.

A pesar de no haber obtenido alguna secuencia de la especie objetivo, en los análisis de similitud genética realizados con otra especie recolectada durante el estudio y con secuencias disponibles en las bases de datos en línea, se encontraron irregularidades que se tenían que tomar en cuenta, como la confusión que se presenta al utilizar secuencias de especies cuya identificación resultó dudosa. Esto se observó cuando se realizaron los dendogramas y se registró que en un clado se ubicaron distintas especies con muy poca divergencia, como es el caso de *A. purpurea*, *A. quadrispinosa* y *A. pelagica*, las cuales se encontraron en un mismo clado y la divergencia entre ellas fue sólo de 3%. Especies supuestamente similares o secuencias supuestamente de la misma especie se encontraron muy distantes, como fue el caso de *A. purpurea*, donde las secuencias del material proveniente del noreste y noreste del Atlántico se registraron muy distintas y presentaron 18% de divergencia genética. Un caso particular fue el de *A. curtirostris*, con secuencias obtenidas del Pacífico de Canadá, Mozambique y en el Pacífico de México, las cuales presentaron divergencias muy altas. En primer lugar, las secuencias de Canadá son similares, con sólo 1% de divergencia entre ellas y, además, se encuentran más cercanamente relacionadas al clado de *A. eximia* y *A. purpurea* del Atlántico noreste que con aquellas registradas como *A. curtirostris* en México y Mozambique, las cuales se encuentran en otra rama. Las secuencias procedentes de México y Mozambique, a pesar de haberse recolectado en lugares distantes, son divergentes sólo en un 4 y 11%. Cabe resaltar que en este clado se encontró también a *A. stylostratis*, por lo que se podría tratar de la misma especie. Por la distancia entre las secuencias de México y Mozambique, y el poco porcentaje de divergencia, se puede decir que estas muestras ciertamente pertenecen a la misma especie, mientras que las muestras de Canadá probablemente pertenezcan a otra. Esto resulta contrario a lo que se esperaría por la proximidad geográfica entre México y Canadá en el Pacífico este.

En el caso de este trabajo, se compararon secuencias que originalmente pertenecían a siete especies. Sobre los resultados de los dendogramas, finalmente se considera que solamente son cuatro especies (clado 1 [*A. curtirostris* y *A. stylostratis*], clado 2 [*A. curtirostris*], clado 3 [*A. pelagica*, *A. quadrispinosa* y *A. purpurea*] y clado 4 [*A. eximia*, *A. sp.* y *A. purpurea*]), esto soportado por los porcentajes de similitud entre ellas, de 99% en el dendograma parsimonioso y hasta 100% de las repeticiones de bootstrap, y los porcentajes de divergencia, donde el mínimo fue de 3%. La unión de las secuencias de distintas especies a una misma se justifica de acuerdo a los porcentajes de divergencia mínimos (2%) que existen entre estas, ya que se conoce que los porcentajes de divergencia a partir de 14-17% del gen COI presentan una fuerte probabilidad de pertenecer a especies distintas (Mathews *et al.*, 2002; Hebert *et al.* 2003; Lefébure *et al.* 2006).

Se tiene que tomar en cuenta que las secuencias disponibles en grandes bases de datos, como el NCBI, pueden corresponder a casos de errores de identificación, ya que estos son muy comunes en algunos grupos mal conocidos. Además, en los crustáceos que se encuentran en hábitats extremos, las condiciones ambientales pueden ser responsables de convergencias morfológicas, que conllevan a una mala interpretación de ciertos rasgos morfológicos en los procesos de identificación (Proudlove y Wood, 2003). Las razones más comunes que conllevan a malas identificaciones se presentan por: i) la presencia de especies crípticas, ii) trabajar con taxones con múltiples denominaciones y iii) enfrentarse a taxa parafiléticos o polifiléticos (Lefébure *et al.*, 2006).

VII. Conclusiones

- *Acanthephyra brevicarinata* es una especie de distribución tropical y endémica de México.
- *A. brevicarinata* es una especie euritópica, con preferencia a estratos de profundidad medios, tolerante a concentraciones de oxígeno muy bajas y grandes variaciones de temperatura.
- La proporción sexual y la distribución de tallas de *A. brevicarinata*, no presentan estratificación de acuerdo a la profundidad y son heterogéneas dentro de los distintos intervalos batimétricos.
- La variación de las espinas del rostro de *A. brevicarinata* es superior a la registrada en la literatura y no se presenta algún patrón en el número de espinas rostrales, por lo que se encuentran variaciones entre las distintas tallas y sexos.
- La especie presenta un crecimiento de tipo potencial, con diferencias entre hembras y machos, los cuales registraron las tallas más grandes.
- La distribución de tallas de la especie fue más amplia para los machos y se obtuvieron dos grupos de tallas. Las hembras fueron más pequeñas con tres grupos modales, siendo más amplio el de las hembras ovadas.
- La proporción sexual total de la especie fue de 1.28H:1M sin diferencia significativa, mientras que la proporción sexual mensual presentó diferencias significativas por falta de muestreos representativos mensuales.

- La talla media de madurez fue a los 21 mm Lc. La fecundidad de la especie fue muy variable y no aumentó con la talla de las hembras.
- Las hembras de talla inferior a la mínima de primera madurez (19.35 mm Lc) presentaron gónadas pequeñas e inmaduras.
- La razón del crecimiento largo-ancho de los huevos fue lineal y alométrica. Estas mediciones no presentaron variaciones de acuerdo a las tallas de las hembras que los cargaban.
- Se establecieron cinco etapas de desarrollo embrionario de acuerdo al porcentaje del contenido vitelogénico y al aumento de longitudes de los huevos.
- La especie se reproduce de manera asincrónica y continua. Se lograron diferenciar seis etapas del desarrollo de los gametos masculinos y femeninos. Las gónadas en *A. brevicarinata* son similares a las descritas para la mayoría de las especies de Caridea gonocoristas.
- Las secuencias genéticas encontradas en el NCBI de especies congéneres a *A. brevicarinata* están mal identificadas y causan confusiones a quienes las trabajan. No se obtuvieron secuencias del gen COI de la especie objetivo en este trabajo.

VIII. Referencias bibliográficas

- Ahamed, F. & J. Ohtomi. 2011. Reproductive biology of the pandalid shrimp *Plesionika izumiae* (Decapoda: Caridea). *Journal of Crustacean Biology*, 31(3): 441-449.
- Alfaro-Montoya J. 2010. The reproductive conditions of male shrimps, genus *Penaeus*, sub-genus *Litopenaeus* (open thelyca penaeoid shrimps). A review. *Aquaculture*, 300(1): 1-9.
- Alfaro-Montoya, J. 2013. Descripción histológica de la oogénesis y espermatogénesis del camarón de cultivo, *Litopenaeus vannamei*. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 48(2): 335-344.
- Allen, C.E., P.A. Tyler & M.S. Varney. 2000. Lipid profiles of *Nematocarcinus gracilis* a deep-sea shrimp from below the Arabian Sea oxygen minimum zone. *Hydrobiologia*, 440(1-3): 273-279.
- Álvarez-Borrego, S. 2010. Physical, chemical, and biological oceanography of the Gulf of California. In: Richard C. Brusca (ed.), "*The Gulf of California: biodiversity and conservation*". *University of Arizona Press*. 24-48.
- Anker, A., P.P.G. Pachelle & M. Tavares. Two new species and two new records of deep-water caridean shrimps from Brazil (Decapoda: Pandalidae, Palaemonidae, Crangonidae). *Zootaxa*, 3815(2): 263-278.
- Arkhipkin, A.I., V.V. Laptikhovsky, C.M Nigmatullin, A.V. Bespyatykh & S.A. Murzov. 1998. Growth, reproduction and feeding of the tropical squid *Ornithoteuthis antillarum* (Cephalopoda, Ommastrephidae) from the central-east Atlantic. *Scientia Marina*, 62(3): 273-288.
- Arntz, W.E., T. Brey, D. Gerdes, M. Gorny, J. Gutt, S. Hain & M. Klages. 1992. Patterns of life history and population dynamics of benthic invertebrates under the high Antarctic conditions of the Weddell Sea. In: Colombo G., I. Ferrari, V.U. Ceccherelli & R. Ross (eds). *Marine eutrophication and population dynamics: Proceedings of the 25th European Marine Biology Symposium*, 221-230.

- Baeza, J.A. & Fernández. 2002. Active brood care in *Cancer setosus* (Crustacea: Decapoda): the relationship between female behaviour, embryo oxygen consumption and the cost of brooding. *Functional Ecology*, 16(2): 241-251.
- Bailey, D. M., P. M. Bagley, A. J. Jamieson, A. Cromarty, M. A. Collins, B. Genard, J. F. Rees, A. Tselepidis, and I. G. Priede. 2003. Active deep sea fauna of the basins of the eastern Mediterranean Sea. *10th Deep-Sea Biology Symposium, Coos Bay Oregon, August 25-29. University of Oregon.*
- Balasundaram, C. & T.J. Pandian. 1982. Egg loss during incubation in *Macrobrachium nabilii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 59: 289-299.
- Bauer R. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. *University of Oklahoma Press, Oklahoma*, 282 pp.
- Beaulieu, S.E. 2002. Accumulation and fate of phytodetritus on the sea floor. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 40: 171–232.
- Bell, T.A. & D.V. Lightner. 1988. A handbook of normal penaeid shrimp histology. *World Aquaculture Society, Baton Rouge, Louisiana*. 114 pp.
- Bergstad, O.A., G. Gjelsvik, C. Schander & A.S. Høines. 2010. Feeding ecology of *Coryphaenoides rupestris* from the Mid-Atlantic Ridge. *PloS ONE*, 5(5): 10453-10453.
- Berry, P.F. 1971. The biology of the spiny lobster *Panulirus homarus* (Lieueus) off the East coast of southern Africa. Investigational Report. *Oceanographic Research Institute, Durban*, 28: 1-75.
- Bickford, D., D.J. Lohman, N.S. Sodhi, P.K. Ng, R. Meier, K. Winker, K.K. Ingram & Das, I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(3): 148-155.
- Bilgin, S. & O. Samsun. 2006. Fecundity and egg size of three shrimp species, *Crangon crangon*, *Palaemon adspersus*, and *P. elegans* (Crustacea: Decapoda: Caridea), off Sinop Peninsula (Turkey) in the Black Sea. *Turkish Journal of Zoology*, 30(4): 413-421.
- Balasundaram, C., & Pandian, T. J. (1982). Egg loss during incubation in *Macrobrachium nabilii* (Henderson & Mathai). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 59(2), 289-299.

- Boddeke, R., J.R. Bosschier & P.C. Goudswaard. 1991. Sex change, mating, and sperm transfer in *Crangon crangon* (L.). In: R.T. Bauer & J.W. Martin (eds.). *Crustacean Sexual Biology*. Columbia University Press, New York, 164-182.
- Bracken, H.D., S. De Grave & D.L. Felder. 2009. Phylogeny of the infraorder Caridea based on mitochondrial and nuclear genes (Crustacea:Decapoda). *Decapod Crustacean Phylogenetics*, 281-305.
- Brillon, S., Y. Lambert & J. Dodson. 2005. Egg survival, embryonic development, and larval characteristics of northern shrimp (*Pandalus borealis*) females subjected to different temperature and feeding conditions. *Marine Biology*, 147: 895-911.
- Brown, H., S.M. Bollens & G.S. Brown. 2014. Vertical distribution and diel migration of *Crangon septemspinosa* Say, 1818 (Decapoda, Caridea) on Georges Bank, Northwest Atlantic. *Crustaceana*, 87(13): 1486-1499.
- Brusca, R.C. & G.J. Brusca. 2003. Invertebrates (second edition), Sinauer, Sunderland, Massachusetts, 936 pp.
- Bucklin, A., B.D. Ortman, R.M. Jennings, L.M. Nigro, C.J. Sweetman, N.J. Copley, T. Sutton & P.H. Wiebe. 2010. A “Rosetta Stone” for metazoan zooplankton: DNA barcode analysis of species diversity of the Sargasso Sea (Northwest Atlantic Ocean). *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 57(24), 2234-2247.
- Butler, T.H. 1980. Shrimps of the Pacific Coast of Canada. *Bulletin of the Department of Fisheries and Oceans*, 202: 280 pp.
- Cardoso, I. 2013. Sobre algunos Oplophoridae (Caridea, Decapoda) raros de la Cordillera Meso-Atlántica Sur. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(2), 209-216.
- Cartes, J.E. & F. Maynou. 1998. Food consumption by bathyal decapod crustacean assemblages in the western Mediterranean: predatory impact of megafauna and the food consumption-food supply balance in a deep-water food web. *Marine Ecology Progress Series*, 171: 233-246.
- Cartes, J.E. & F. Sardà. 1992. Abundance and diversity of decapod crustaceans in the deep-Catalan Sea (Western Mediterranean). *Journal of Natural History*, 26(6): 1305-1323.

- Cartes, J.E. 1993. Deep-sea decapod fauna of the western Mediterranean: Bathymetric distribution and biogeographic aspects. *Crustaceana*, 65(1): 29-40.
- Cartes, J.E., & F. Sardà. 1993. Zonation of deep-sea decapod fauna in the Catalan Sea (Western Mediterranean). *Marine Ecology-Progress Series*, 94: 27-34.
- Cartes, J.E., F. Maynou, E. Fanelli, C. Romano, V. Mamouridis, y V. Papiol. 2009. The distribution of megabenthic invertebrate epifauna in the Balearic Basin (western Mediterranean) between 400 and 2300 m: Environmental gradients influencing assemblages composition and biomass trends. *Journal of Sea Research*, 61: 244-257.
- Cartes, J.E., J.B. Company, & F. Maynou. 1994. Deep water decapod crustacean communities in the Northwestern Mediterranean: influence of submarine canyons and season. *Marine Biology*, 120: 221-229.
- Chace Jr., F.A. 1986. The caridean shrimps (Crustacea Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition, 1907-1910. Part 4: families Oplophoridae and Nematocarcinidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 432: 1-82.
- Chace, F.A.Jr., 1937. The Templeton Crocker Expedition. VII. Caridean decapod Crustacea from the Gulf of California and the west coast of Lower California. *Zoologica*, 22: 109-138.
- Chan, T.-Y., H.C. Lei, C.P. Li, K.H. Chu. 2010. Phylogenetic analysis using rDNA reveals polyphyly of Oplophoridae (Decapoda: Caridea). *Invertebrate Systematics*, 24: 172–181.
- Chilari, A., M. Thessalou-Legaki & G. Petrakis. 2005. Population structure and reproduction of the deep-water shrimp *Plesionika martia* (Decapoda: Pandalidae) from the eastern Ionian Sea. *Journal of Crustacean Biology*, 25(2): 233-241.
- Childress, J.J. & B.A. Seibel. 1998. Life at stable low oxygen levels: adaptations of animals to oceanic oxygen minimum layers. *Journal of Experimental Biology*, 201(8): 1223-1232.
- Childress, J.J. & M.H. Nygaard. 1973. The chemical composition of midwater fishes as a function of depth of occurrence off southern California. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 20(12): 1093-1109.
- Clarke, A. 1993. Reproductive trade-offs in caridean shrimps. *Functional Ecology*, 7: 411-419.

- Colloca, F. 2002. Life cycle of the deep-water pandalid shrimp *Plesionika edwardsii* (Decapoda, Caridea) in the Central Mediterranean Sea. *Journal of Crustacean Biology*, 22(4): 775-783.
- Colloca, F., M. Cardinale, A. Belluscio & G.D. Ardizzone. 2003. Pattern of distribution and diversity of demersal assemblages in the central Mediterranean sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 469-480.
- Company, J.B. & F. Sardà. 1997. Reproductive patterns and population characteristics in five deep-water pandalid shrimps in the western Mediterranean along a deep gradient (150-1100 m). *Marine Ecology Progress Series*, 148: 49-58.
- Company, J.B., F. Sardà, P. Puig, J.E. Cartes & A. Palanques. 2003. Duration and timing of reproduction in decapod crustaceans of the NW Mediterranean continental margin: is there a general pattern?. *Marine Ecology Progress Series*, 261: 201-216.
- Company, J.B., J.E. Cartes & F. Sardà. 2001. Biological patterns and near-bottom population characteristics of two pasiphaeid decapod crustacean species, *Pasiphea sivado* and *P. multidentata*, in the Northwestern Mediterranean Sea. *Marine Biology*, 139(1): 61-73.
- Company, J.B., P. Maiorano, A. Tselepides, C.-Y. Politou, W. Plaiti, M. Rotllant & F. Sardà. 2004. Deep-sea decapod crustaceans in the western and central Mediterranean Sea: preliminary aspects of species distribution, biomass and population structure. *Scientia Marina*, 68(3): 73-86.
- Company, J.B., P. Puig, F. Sarda, A. Palanques, M. Latasa & R. Scharek. 2008. Climate influence on deep sea populations. *PLoS ONE*, 3(1): 1431.
- Correa, C. & M. Thiel. 2003. Mating systems in caridean shrimp (Decapoda: Caridea) and their evolutionary consequences for sexual dimorphism and reproductive biology. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 187-203.
- Crosnier, A. and J. Forest. 1977. Les crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical. *ORSTOM, Faune Tropicale*, 19: 1-409.
- D'Onghia, G., P. Maiorano, F. Capezzuto, R. Carlucci, D. Battista, A. Giove, L. Sion & A. Tursi. 2009. Further evidences of deep-sea recruitment of *Aristeus antennatus* (Crustacea: Decapoda) and its role in the population renewal on the exploited bottoms of the Mediterranean. *Fisheries Research*, 95(2): 236-245.

- Davis, C.C. 1964. A study of the hatching process in aquatic invertebrates. XII. Events in the eclosion in the american lobster, *Homarus americanus* Milne-Edwards (Astacura, Homaridae). *American Midland Naturalist*, 72: 203-210.
- De Grave, S. & C.H.J.M. Fransen. 2011. Carideorum catalogus: The recent species of the dendrobranchiate, stenopodidean, procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zoologische Mededelingen*, 85(9): 195-589.
- De Grave, S. & M.K. Moosa. 2004. A new species of the enigmatic shrimp genus *Pseudosquilla* (Decapoda: Bresiliidae) from Sulawesi (Indonesia), with the designation of a new familia Pseudosquillidae. *Crustacean Research*, 33:1.9.
- De Grave, S. 1999. Variation in rostral dentition and telson setation in a saltmarsh population of *Palaemonetes varians* (Leach) (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Hydrobiologia*, 397: 101-108.
- Diaz, R.J. & R. Rosenberg. 1996. Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, 33: 245-303.
- Dornheim, H. 1969. On the biology of *Crangon crangon* in the Western Baltic. *Shellfish Benthos Committee*, 16 pp.
- Drazen, J.C., B.N. Popp, C.A. Choy, T. Clemente, L. De Forest & K.L.Jr. Smith. 2008. Bypassing the abyssal benthic food web: Macrourid diet in the eastern North Pacific inferred from stomach content and stable isotopes analyses. *Limnology and Oceanography*, 53(6): 2644-2654.
- Drazen, J.C., T.W. Buckley & G.R. Hoff. 2001. The feeding habits of slope dwelling macrourid fishes in the eastern North Pacific. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 48(3): 909-935.
- Efford, I.E. 1969. Eggs size in the sand crab *Emerita analoga* (Decapoda, Hippidae). *Crustaceana*, 16: 15-26.
- Ekau, W., H. Auel, H.O. Pörtner & D. Gilbert. 2010. Impacts of hypoxia on the structure and processes in pelagic communities (zooplankton, macro-invertebrates and fish). *Biogeosciences*, 7(5): 1669-1699.
- Emery, W.J., & J.S Dewar. 1982. Mean temperature-salinity, salinity-depth and temperature-depth curves for the North Atlantic and the North Pacific. *Progress in Oceanography*, 11(3): 219-305.

- Ennis, G.P. 1973. Endogenous rhythmicity associated with larval hatching in the lobster *Homarus gammarus*. *Journal of the Marine Biological Association of India*, 53: 531-538.
- Espinoza-Fuenzalida, N.L., M. Thiel, E. Dupre & J.A. Baeza. 2008. Is *Hippolyte williamsi* gonochoric or hermaphroditic? A multi-approach study and a review of sexual systems in *Hippolyte* shrimps. *Marine Biology*, 155(6): 623-635.
- Fanelli, E. & J.E. Cartes. 2008. Spatio-temporal changes in gut contents and stable isotopes in two deep Mediterranean pandalids: influence on the reproductive cycle. *Marine Ecology Progress Series*, 355: 219-233.
- Fanelli, E., V. Papiol, J.E. Cartes, P. Rumolo & C. López-Pérez. 2013. Trophic webs of deep-sea megafauna on mainland and insular slopes of the NW Mediterranean: a comparison by stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 490: 199-221.
- Fasham, M.J.R. & P. Foxtan. 1979. Zonal distribution of pelagic Decapoda (Crustacea) in the eastern North Atlantic and its relation to the physical oceanography. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 37(3): 225-253.
- Faxon, W. 1895. Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, central and South America, and off the Galápagos Islands, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross" during 1891, Lieut. Commander Z. L. Tanner, U.S.N., commanding. 15. The stalk-eyed Crustacea, *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, 18:1-292.
- Fiedler, P.C. & L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2): 143-180.
- Fock, H.O., C. Pusch, & S. Ehrich. 2004. Structure of deep-sea pelagic fish assemblages in relation to the Mid-Atlantic Ridge (45-50 N). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(7): 953-978.
- Follesa, M.C., A. Gastoni, S. Cabiddu, A. Mulas, C. Porcu, & A. Cau. 2013. Ovary development in the deep-sea shrimp *Acantheephyra eximia* Smith, 1884 in Sardinian waters. *Journal of Crustacean Biology*, 33(1): 42-47.
- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz & R. Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplifications of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse

metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3: 294-299.

Fransozo, V., R.C. Costa, G. Bertini & V.J. Cobo. Population biology of spine shrimp *Exhippolysmata oplophoroides* (Holyuis) (Caridea, Hippolytidae) in a subtropical region, Sao Paulo, Brazil, *Revista Brasileira de Zoología*, 22 (4): 1078-1084.

Gage, J. D. 1995. Benthic community and fluxes in relation to the oxygen minimum one in the Arabian Sea. Cruise Report: R.R.S. Discovery' 211/94 9 October–11 November 1994. Muscat to Owen Basin and adjacent continental slope off Masirah Island to Muscat. *Scottish Association for Marine Sciences, Oban, Scotland, UK*, 71 pp.

Gage, J. D., & P.A. Tyler. 1991. Deep-sea biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor. *Cambridge University Press*, 456 pp.

Garcia, T.M. & J.R.F. Silva. 2006. Testis and vas deferens morphology of the red-clawed mangrove tree crab (*Goniopsis cruentata*) (Latreille, 1803). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(2): 339-345.

García-Guerrero, M. & M.E. Hendrickx. 2004. Fecundity traits of seven species of brachyuran crabs (Decapoda: Brachyura) from the Pacific coast of Mexico. *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans*, 3: 79-87.

Gates, A.R., D.O.B. Jones & J.E. Cartes. 2012. In situ video observations of benthic megafauna and fishes from the deep eastern Mediterranean Sea off Egypt. *African Journal of Marine Science*, 34(2): 215-222.

Gates, D.M. 2012. Biophysical ecology. *Dover Publications Inc., N.Y.*, 614 pp.

Gillooly, J.F., J.H. Brown, G.B. West, V.M. Savage & E.L. Charnov. 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science*, 293(5538): 2248-2251.

González-Gordillo, J. I., & A. Rodríguez. 2003. Comparative seasonal and spatial distribution of decapod larvae assemblages in three coastal zones off the southwestern Iberian Peninsula. *Acta Oecologica*, 24: S219-S233.

González-Gurriarán, E. & I. Olaso, 1987. Cambios espaciales y temporales de los Crustáceos Decápodos de la plataforma continental de Galicia (NO de España). *Investigación Pesquera*, 51(1):323-341.

- González-Ortegón, E. & J.A. Cuesta. 2006. An illustrated key to species of *Palaemon* and *Palaemonetes* (Crustacea: Decapoda: Caridea) from European waters, including the alien species *Palaemon macrodactylus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86(01): 93-102.
- Gooday, A.J., L.A. Levin, A.A. da Silva, B.J. Bett, G.L. Cowie, D. Dissard, J.D. Gage, D.J. Hughes, R. Jeffreys, P.A. Lamont, K.E. Larkin, S.J. Murty, S. Schumacher, C. Whitcraft & C. Woulds. 2009. Faunal responses to oxygen gradients on the Pakistan margin: A comparison of foraminiferans, macrofauna and megafauna. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(6), 488-502.
- Gorny, M. & M.R. George. 1997. Oocyte development and gonad production of *Nematocarcinus lanceopes* (Decapoda: Caridea) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biology*, 17: 191-198.
- Gorny, M., W.E. Arntz, A. Clarke & D.J. Gore. 1992. Reproductive biology of caridean decapods from the Weddell Sea. *Polar Biology*, 12:111-120.
- Grantham, B.A., F. Chan, K.J. Nielsen, D.S. Fox, J.A. Barth, A. Huyer, J. Lubchenco & B.A. Menge. 2004. Upwelling-driven nearshore hypoxia signals ecosystem and oceanographic changes in the northeast Pacific. *Nature*, 429(6993): 749-754.
- Greco, L.S.L. 2013. Functional anatomy of the reproductive system. *Functional Morphology and Diversity*, 1: 413.
- Grubbs, R.D., Holland, K. & Itano, D. 2002. Comparative trophic ecology of yellowfin and bigeye tuna associated with natural and man-made aggregation sites in Hawaiian waters. In *15th Meeting of the Standing Committee on Tuna and Billfish Secretariat of the Pacific Community, Oceanic Fisheries Programme, Honolulu, Hawai'i*, 22: 27.
- Guerao, G. & C. Ribera. 1995. Growth and reproductive ecology of *Palaemon adspersus* (Decapoda, Palaemonidae) in the western Mediterranean. *Ophelia*, 43: 205-213.
- Guijarro, B., E. Fanelli, J. Moranta, J.E. Cartes & E. Massutí. 2012. Small-scale differences in the distribution and population dynamics of pandalid shrimps in the western Mediterranean in relation to environmental factors. *Fisheries Research*, 119: 33-47.

- Gurney, R. 1942. Larvae of Decapod Crustacea. Ray Society, London. 306 pp.
- Haddon M. 2001. Modelling and quantitative methods in fisheries. Chapman and Hall. Boca Raton. 406p.
- Hamon, B.V. 1967. Medium scale temperature and salinity structure in the upper 1500 m in the Indian Ocean. *Deep-Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 14(2): 169–181.
- Hanamura, Y. 1983. Pelagic shrimps (Penaeidea and Caridea) from Baja California and its adjacent region with description of a new species. *Bulletin Biogeographical Society Japan*, 38(8): 52-85.
- Hanamura, Y. 1984. Description of a new species *Acantheephyra brevicarinata* (Crustacea: Decapoda, Caridea) from the Eastern Tropical Pacific, with notes of biological characteristics. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, 31(1): 65-74.
- Hancock, M.A. 1998. The relationship between egg size and embryonic and larval development in the freshwater shrimp *Paratya australiensis* Kemp (Decapoda: Atyidae). *Freshwater Biology*, 39(4): 715-723.
- Harrison, K.E. 1990. The role of nutrition in maturation, reproduction and embryonic development of decapod crustaceans: a review. *Journal of Shellfish Research*, 9: 1-28.
- Haye, P.A., Y.K Tam & I. Kornfield. 2002. Molecular phylogenetics of mole crabs (Hippidae: *Emerita*). *Journal of Crustacean Biology*, 22(4): 903-915.
- Helly, J.J. & L.A. Levin. 2004. Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(9): 1159-1168.
- Hendrickx, M.E. & D. Serrano. 2010. Impacto de la zona de mínimo de oxígeno sobre los corredores pesqueros en el Pacífico mexicano. *Interciencia: Revista de Ciencia y Tecnología de América*, 35(1): 12-18.
- Hendrickx, M.E. & D. Serrano. 2014. Effects of the oxygen minimum zone on squat lobster distributions in the Gulf of California, Mexico. *Central European Journal of Biology*, 9(1): 92-103.
- Hendrickx, M.E. & D. Rios-Elosegui. 2014. Distribution of *Acantheephyra brevicarinata* Hanamura, 1984 and *A. brevirostris* Smith, 1885 (Crustacea:

- Decapoda: Caridea: AcanthePHYridae), in Pacific Mexico. *Zootaxa*, 3765(6): 593-599.
- Hendrickx, M.E. & F.D. Estrada-Navarrete. 1996. Los camarones pelágicos (Crustacea: Dendrobranchiata y Caridea) del Pacífico mexicano. *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México*, 157 pp.
- Hendrickx, M.E. & M.K. Wicksten. 2004. Additional records of benthic and pelagic shrimps from the eastern tropical Pacific. In M.E. Hendrickx (ed.) *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 3: 139-141.
- Hendrickx, M.E. 1996. Los camarones Penaeoidea bentónicos (Crustacea: Decapoda: Dendrobranchiata) del Pacífico mexicano. *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México*, 148 pp.
- Hendrickx, M.E. 2003. Size and abundance of deep water shrimps on the continental slope of the SE Gulf of California, Mexico. In M.E. Hendrickx (ed.) *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 227-234.
- Hendrickx, M.E. 2012. Operaciones oceanográficas en aguas profundas: los retos del pasado, del presente y del proyecto TALUD en el Pacífico mexicano (1989-2009). Biodiversidad y comunidades del talud continental del Pacífico mexicano. In P. Zamorano, M.E. Hendrickx & M. Caso (eds.). *Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Instituto Nacional de Ecología (INE)*, 23-104.
- Hendrickx, M.E. 2014. First record of the caridean shrimp genus *Bresilia* Calman, 1896 (Crustacea: Decapoda: Bresiliidae) from the East Pacific and description of a new species. *Zootaxa*, 3878(2): 185-195.
- Hernández L.A. y A.C. Ramboux. 1982. Catálogo de peces e invertebrados marinos de la costa del Pacífico de Guatemala. *Departamento de Pesca. Acuicultura Experimental. FAO*. [http:// www.fao.org/docrep/field/003/AC589S/AC589S00.htm](http://www.fao.org/docrep/field/003/AC589S/AC589S00.htm)
- Herring, P.J. 1974. Observations on the embryonic development of some deep-living decapods crustaceans, with particular reference to species of *AcanthePHYra*. *Marine Biology*, 25: 25-33.

- Hessler, R.R., & H.L. Sanders. 1967. Faunal diversity in the deep-sea. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 14(1): 65-78.
- Ho, P.H., P.K.L. Ng, T.Y. Chan & D.A. Lee. 2004. New records of 31 species of brachyuran crabs from the joint Taiwan-France Expeditions, "Taiwan 2000" and "Taiwan 2001", off deep waters in Taiwan. *Crustaceana*, 77(6): 641-668.
- Holthuis, L.B. 1980. FAO species catalogue. Vol. 1. Shrimps and prawns of the world. An annotated catalogue of species of interest to fisheries. *FAO Fisheries Synopsis*, 125(1): 1-271.
- Holthuis, L.B. 1991. FAO species catalogue. Vol. 13. Marine lobsters of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries known to date. *FAO Fisheries Synopsis*. 125(13): 292.
- Holthuis, L.B. 1993. The Recent genera of the caridean and stenopodidean shrimps (Crustacea, Decapoda), with an appendix on the order Amphionidacea. *National Natuurhistorisch Museum, Ixiden, Netherlands*, 328 pp.
- Hossain, M.Y. & J. Ohtomi. 2008. Reproductive biology of the southern rough shrimp *Trachysalambria curvirostris* (Penaeidae) in Kagoshima Bay, southern Japan. *Journal of Crustacean Biology*, 28(4): 607-612.
- Hunter, W.R., K. Oguri, H. Kitazato, Z.A. Ansari & U. Witte. 2011. Epi-benthic megafaunal zonation across an oxygen minimum zone at the Indian continental margin. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 58(6): 699-710.
- Imber, M.J., J.B. Cruz, J.S. Grove, R.J. Lavenberg, C.C. Swift, & F. Cruz. 1992. Feeding ecology of the Dark-Rumped Petrel in the Galápagos islands. *The Condor*, 94(2): 437-447.
- Imperio, S., M. Ferrante, A. Grignetti, G. Santini, & S. Focardi. 2010. Investigating population dynamics in ungulates: Do hunting statistics make up a good index of population abundance?. *Wildlife Biology*, 16(2): 205-214.
- Itaya, P.W. 1979. Electron microscopic investigation of the formation of spermatophores of *Armadillidium vulgare*. *Cell and Tissue Research*, 196(1): 95-102.
- Jaquemet, S., M. Potier, Y. Cherel, J. Kojadinovic, P. Bustamante, P. Richard, T. Catry, J.A. Ramos & M. Le Corre. 2008. Comparative foraging ecology and

- ecological niche of a superabundant tropical seabird: the sooty tern *Sterna fuscata* in the southwest Indian Ocean. *Marine Biology*, 155(5): 505-520.
- Jennings, S. & M.J. Kaiser. 1998. The effects of fishing on marine ecosystems. *Advances in Marine Biology*, 34: 201-352.
- Jewett, S.C., N.A. Sloan & D.A. Somerton. 1985. Size at sexual maturity and fecundity of the fjord-dwelling golden king crab *Lithodes aequispina* Benedict from northern British Columbia. *Journal of Crustacean Biology*, 5(3): 377-385.
- Jones, E.G., A. Tselepides, P.M. Bagley, M.A. Collins & I.G. Priede. 2003. Bathymetric distribution of some benthic and benthopelagic species attracted to baited cameras and traps in the deep eastern Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 251: 75-86.
- Kameya, A., R. Castillo, L. Escudero, E. Tello, V. Blaskovic, J. Córdova, Y. Hooker, M. Gutiérrez & S. Mayor. 1997. Localización, distribución y concentración de langostinos rojos de profundidad. *Publicación Especial, Instituto del Mar de Perú*, 1-47.
- Kapiris, K., T. Katağan, S. Ateş & A. Conides. 2012. Review of alien decapods (Crustacea) in the Aegean Sea. *Journal of the Black Sea/Mediterranean Environment*, 18(2): 177-187.
- Karuppasamy, P.K. & N.G. Menon. 2004. Food and feeding habits of the pelagic shrimp, *Oplophorus typus* from the deep scattering layer along the west coast of India. *Indian Journal of Fisheries*, 51(1): 17-20.
- Kilgour, M.J. & T.C. Shirley. 2014. Reproductive biology of galatheoid and chirostyloid (Crustacea: Decapoda) squat lobsters from the Gulf of Mexico. *Zootaxa*, 3754(4): 381-419.
- King, J.E. 1948. A study of the reproductive organs of the common marine shrimp, *Penaeus setiferus* (Linnaeus). *Biological Bulletin*, 244-262.
- King, M. 1987. Distribution and ecology of deep-water caridean shrimps (Crustacea; Natantia) near tropical Pacific Islands. *Bulletin of Marine Science*, 41(2): 192-203.
- King, M.G. & R.B. Moffitt. 1984. The sexuality of tropical deepwater shrimps (Decapoda: Pandalidae). *Journal of Crustacean Biology*, 4(4): 567-571.

- Komai, T., & P.C. Collins. 2009. Two species of caridean shrimps (Decapoda: Hippolytidae and Nematocarcinidae) newly recorded from hydrothermal vents on the Manus Basin, southwestern Pacific. *Crustacean Research*, (38): 28-41.
- Krol, R.M., W.E. Hawkins & R.M. Overstreet. 1992. Reproductive components, In *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, Harrison, F.W. & A.G. Humes (eds.), *Decapod Crustacea*, Wiley-Liss, New York, 10: 295-343.
- Kromkamp, J., J. Peene, P. van Rijswijk, A. Sandee & N. Goosen. 1995. Nutrients, light and primary production by phytoplankton and microphytobenthos in the eutrophic, turbid Westerschelde estuary (The Netherlands). *Hydrobiologia*, 311(1-3): 9-19.
- Krygier, E.E. & W.G. Percy. 1981. Vertical distribution and biology of pelagic decapod crustaceans off Oregon. *Journal of Crustacean Biology*, 1(1): 70-95.
- Lefébure, T., C.J. Douady, M. Gouy & J. Gibert. 2006. Relationship between morphological taxonomy and molecular divergence within Crustacea: proposal of a molecular threshold to help species delimitation. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 40(2): 435-447.
- Levin, L.A. 2003. Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 41, 1-45.
- Levin, L.A., C.L. Huggett & K.F. Wishner. 1991. Control of deep-sea benthic community structure by oxygen and organic-matter gradients in the eastern Pacific Ocean. *Journal of Marine Research*, 49(4): 763-800.
- Levin, L.A., C.R. Whitcraft, G.F. Mendoza, J.P. Gonzalez & G. Cowie. 2009. Oxygen and organic matter thresholds for benthic faunal activity on the Pakistan margin oxygen minimum zone (700–1100m). *Deep Sea Research Part II: Tropical Studies in Oceanography*, 56(6-7): 449-471.
- Li, C.P., De Grave, S., Chan, T.-Y., Lei, H.C. & Chu, K.H. 2011. Molecular systematics of caridean shrimps based on five nuclear genes: implications for superfamily classification. *Zoologischer Anzeiger, A Journal of Comparative Zoology*, 250(4): 270–279.
- Little, G. 1968. Induced winter breeding and larval development in the shrimp *Palaemonetes pugio* Holthuis (Caridea, Palaemonidae). *Crustaceana*, 2: 19-26.

- Llodra, E.R., P.A. Tyler, & J.T. Copley. 2000. Reproductive biology of three caridean shrimp, *Rimicaris exoculata*, *Chorocaris chacei* and *Mirocaris fortunata* (Caridea: Decapoda), from hydrothermal vents. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, 80(03): 473-484.
- Macpherson, E. & A. Robainas-Barcia. 2015. Species of the genus *Galathea* Fabricius, 1793 (Crustacea, Decapoda, Galatheidae) from the Indian and Pacific Oceans, with descriptions of 92 new species. *Zootaxa*, 3913(1): 1-335.
- Manjón-Cabeza, M.E., V. Cobos & J.E.G. Raso. 2011. The reproductive system of *Hippolyte niezabitowskii* (Decapoda, Caridea). *Zoology*, 114(3): 140-149.
- Martin, J.W. & G.E. Davis. 2001. An updated classification of the Recent Crustacea. *Science Series, Natural History Museum of Los Angeles County*, 39: 1-124.
- Mathews, L.M., C.D. Schubart, J.E. Neigel & D.L. Felder. 2002. Genetic, ecological, and behavioural divergence between two sibling snapping shrimp species (Crustacea: Decapoda: Alpheus). *Molecular Ecology*, 11(8): 1427-1437.
- Mauchline, J. 1972. The biology of bathypelagic organisms, especially Crustacea. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 19(11):753-780.
- Mauchline, J. 1988. Egg and brood sizes of oceanic pelagic crustaceans. *Marine Ecology Progress Series. Oldendorf*, 43(3): 251-258.
- Maynou, F. & J.E. Cartes. 1998. Daily ration estimates and comparative study of food consumption in nine species of deep-water decapod crustaceans of the NW Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 171: 221-231.
- McLaren, I.A., C.J. Corkett & E.J. Zillioux. 1969. Temperature adaptation of copepod eggs from the Arctic to the tropics. *The Biological Bulletin, Marine Biological Laboratory*, 137(3): 486-493.
- Medina, A. 1994. Spermiogenesis and sperm structure in the shrimp *Parapeneus longirostris* (Crustacea: Dendrobranchiata): comparative aspects among decapods. *Marine Biology*, 119: 449-460.
- Méndez, N. 2007. Relationships between deep-water polychaete fauna and environmental factors in the southeastern Gulf of California, Mexico. *Scientia Marina*, 71(3): 605-622.

- Menezes, G.M., M.F. Sigler, H.M. Silva & M.R. Pinho. 2006. Structure and zonation of demersal fish assemblages off the Azores Archipelago (mid-Atlantic). *Marine Ecology Progress Series*, 324: 241-260.
- Millero, F.J. 2006. Chemical Oceanography (Third edition) *CRC Taylor & Frances Group, Boca Raton, Florida*, 496.
- Moreno, J.E., C.A. Méndez, J.A. Meruane & M.C. Morales. 2012. Descripción histológica y caracterización de los estados de madurez gonadal de hembras de *Cryphiops caementarius* (Molina, 1782) (Decapoda: Palaemonidae). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40 (3): 668-678.
- Moscoso V. (2012) Catálogo de crustáceos decápodos y estomatópodos del Perú. *Boletín del Instituto del Mar del Perú*, 27(1-2): 1-208
- Müller, P.J. & E. Suess. 1979. Productivity, sedimentation rate, and sedimentary organic matter in the oceans - I. Organic carbon preservation. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 26(12): 1347-1362.
- Mullins, H.T., J.B. Thompson, K. McDougall & T.L. Vercoutere. 1985. Oxygen-minimum zone edge effects: evidence from the central California coastal upwelling system. *Geology*, 13(7): 491-494.
- Mura, M. & A. Cau. 1994. Community structure of the decapod crustaceans in the middle bathyal zone of the Sardinian Channel. *Crustaceana*, 67(3): 259-266.
- Murty, S.J., B.J. Bett & A.J. Gooday 2009. Megafaunal responses to strong oxygen gradients on the Pakistan Margin of the Arabian Sea. *Deep-Sea Research II*, (6)56: 472-487.
- Nowel, M.S., P.M.J. Shelton & P.J. Herring. 1998. Cuticular photophores of two decapod crustaceans, *Oplophorus spinosus* and *Systellaspis debilis*. *The Biological Bulletin*, 195(3): 290-307.
- Nye, V., J. Copley & S. Plouviez. 2012. A new species of *Rimicaris* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alvinocarididae) from hydrothermal vent fields on the Mid-Cayman Spreading Centre, Caribbean. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, 92(5): 1057-1072.
- Oh, C.W. & R.G. Hartnoll. 1999. Size at sexual maturity, reproductive output, and seasonal reproduction of *Philocheirus trispinosus* (Decapoda) in Port Erin Bay, Isle of Man. *Journal of Crustacean Biology*, 19: 252-259.

- Ohtomi, J., S. Yamamoto & S. Koshio. 1998. Ovarian maturation and spawning of the deep-water mud shrimp *Solenocera melantho* De Man, 1907 (Decapoda, Penaeoidea, Solenoceridae) in Kagoshima Bay, southern Japan. *Crustaceana*, 71(6): 672-685.
- Omori, M. 1974. The biology of pelagic shrimps in the ocean. *Advances in Marine Biology*, 12: 233-324.
- Orton, J.H. 1920. Sea-temperature, breeding and distribution in marine animals. *Journal of the Marine Biological Association of United Kingdom*, 12(02): 339-366.
- Oyarzún, S., R. León, J.C. Uribe & M.V. Escudero. 2010. Aspectos reproductivos de *Austropandalus grayi* (Cunningham, 1871) (Decapoda: Caridea) en los canales de la región de Aysén. *Ciencia y Tecnología del Mar*, 33(1): 77-91.
- Pamatmat, M.M. & K. Banse. 1969. Oxygen consumption by the seabed. II. *In situ* measurements to a depth of 180 m. *Limnology and Oceanography*, 14(2): 250-259.
- Pandian, T.J. 1994. Arthropoda-Crustacea. In *Adiyodi, K.G. & Adiyodi, R.G. (eds.). Reproductive biology of invertebrates*, 6: 39-166.
- Papiol, V., J.E Cartes, E. Fanelli & F. Maynou. 2012. Influence of environmental variables on the spatio-temporal dynamics of benthic-pelagic assemblages in the middle slope of the Balearic Basin (NW Mediterranean). *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 61: 84-99.
- Paulmier, A. & D. Ruiz-Pino. 2009. Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean. *Progress in Oceanography*, 80(3): 113-128.
- Pequegnat, L.H. & M.K. Wicksten. 2006. Oplophorid shrimps (Decapoda: Caridea: Oplophoridae) in the Gulf of Mexico and Caribbean Sea from the collections of the research vessels Alaminos, Oregon and Oregon II. *Crustacean Research*, 35: 92-107.
- Pequegnat, W.E., B.J. Gallaway & L.H. Pequegnat. 1990. Aspects of the ecology of the deep-water fauna of the Gulf of Mexico. *American Zoologist*, 30(1): 45-64.
- Perrin, W.F. 1998. *Stenella longirostris*. *Mammalian Species*, 599: 1-7.
- Piepenburg, D. & M.K. Schmid. 1997. A photographic survey of the epibenthic megafauna of the Arctic Laptev Sea shelf: distribution, abundance, and

- estimates of biomass and organic carbon demand. *Marine Ecology Progress Series*. Oldendorf, 147(1): 63-75.
- Pike, R.B. 1954. Notes on the growth and biology of the prawn *Spirontocaris lilljeborgii* (Danielssen). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 33: 739-747.
- Pohle, G.W. 1992. Northern range extension for the deep-sea shrimps *Acanthephyra eximia*, *A. acutifrons* and *Ephyrina figueirai* (Decapoda, Oplophoridae). *Crustaceana*, 62: 234-239.
- Poljaroen, J., R. Vanichviriyakit, Y. Tinikul, I. Phoungpetchara, V. Linthong, W. Weerachatanukul & P. Sobhon. 2010. Spermatogenesis and distinctive mature sperm in the giant freshwater prawn, *Macrobrachium rosenbergii* (De Man, 1879). *Zoologischer Anzeiger, A Journal of Comparative Zoology*, 249(2): 81-94.
- Possenti, E., P. Sartor & S. De Ranieri. 2007. Reproductive biology of females of *Plesionika edwardsii* (Brandt, 1851) (Crustacea: Decapoda: Pandalidae) in the northern Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). *Atti della Società Toscana de Scienze Naturali di Pisa, Memorie Serie B*, 114: 91-98.
- Potier, M., F. Marsac, V. Lucas, R. Sabatié, J.P. Hallier & F. Ménard. 2004. Feeding partitioning among tuna taken in surface and mid-water layers: The case of yellowfin (*Thunnus albacares*) and Bigeye (*T. obesus*) in the Western Tropical Indian Ocean. *Western Indian Ocean Journal of Marine Science*, 3(1): 51-62.
- Proudlove, G., & P.J. Wood. 2003. The blind leading the blind: cryptic subterranean species and DNA taxonomy. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(6): 272-273.
- Puig, P., J.B. Company, F. Sardà & A. Palanques. 2001. Responses of deep-water shrimp populations to intermediate nepheloid layer detachments on the Northwestern Mediterranean continental margin. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 48(10): 2195-2207.
- Pusineri, C., V. Magnin, L. Meynier, J. Spitz, S. Hassani & V. Ridoux. 2007. Food and feeding ecology of the common dolphin (*Delphinus delphis*) in the oceanic Northeast Atlantic and comparison with its diet in neritic areas. *Marine Mammal Science*, 23(1): 30-47.
- Quiroga, E., J. Sellanes, W.E. Arntz, D. Gerdes, V.A. Gallardo & D. Hebbeln. 2009. Benthic megafaunal and demersal fish assemblages on the Chilean continental

- margin: the influence of the oxygen minimum zone on bathymetric distribution. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(16): 1112-1123.
- Ramírez-Llodra, E.Z. 2000. Reproductive patterns of deep-sea invertebrates related to phylogeny and energy availability. University of Southampton, Faculty of Science, School of Ocean and Earth Science. Doctoral Thesis, 215 p.
- Ramírez-Llodra, E., J.B. Company, M. Camps & G. Rotllant. 2007. Spatio-temporal variations in reproductive patterns and population structure of *Pasiphaea multidentata* (Decapoda: Caridea) in the Blanes canyon and adjacent margin, North-western Mediterranean Sea. *Marine Ecology*, 28(4): 470-479.
- Reid, J.L. & A.W. Mantyla. 1978. Measurements of water characteristics at depths greater than 10 km in the Marianas Trench. *Deep Sea Research*, 25(2): 169-173.
- Relini, L.O. & G. Relini. 1998. Seventeen instars of adult life in females of *Aristeus antennatus* (Crustacea: Decapoda: Aristeidae). A new interpretation of life span and growth. *Journal of Natural History*, 32(10-11): 1719–1734.
- Reynolds, J. D. 2002. Growth and reproduction. In: Hildich D. M. (ed), *Biology of freshwater crayfish*, 152-191 pp. Oxford.
- Rex, M.A., R.J. Etter, J.S. Morris, J. Crouse, C.R. McClain, N.A. Johnson, C.T. Stuart, J.W. Deming, R. Thies & R. Avery. 2006. Global bathymetric patterns of standing stock and body size in the deep-sea benthos. *Marine Ecology Progress Series*, 317: 1-8.
- Richardson, A.J. & R.A. Cook. 2006. Habitat use by caridean shrimps in lowland rivers. *Marine & Freshwater Research*, 57: 695-701.
- Ríos-Elósegui, D. 2013. Abundancia, relaciones biométricas y fecundidad del cangrejo de arena *Emerita rathbunae* (Schmitt, 1935) (Decapoda: Anomura: Hippidae) en el área de Mazatlán, Sinaloa. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias del Mar. Universidad Autónoma de Sinaloa, 87 pp.
- Ríos-Elósegui, D., & M.E. Hendrickx. 2015. Abundance, relative growth and fecundity of *Emerita rathbunae* Schmitt, 1935 (Decapoda, Anomura, Hippidae) in the SE Gulf of California, Mexico. *Crustaceana*, 88(2), 127-143.

- Rodríguez-Marín Reimat, E. 2011. Los crustáceos decápodos como recurso alimenticio de los peces demersales del mar Cantábrico. Tesis Doctoral. Instituto Español de Oceanografía, No. 19, 186 pp.
- Rogers, A.D. 2000. The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 47(1): 119-148.
- Rokop, F. 1974. Reproductive patterns in the deep-sea benthos. *Science*, 186: 743-745.
- Rokop, F. 1977. Patterns in the deep-sea benthic crustaceans: a re-evaluation. *Deep Sea Research*, 24(7): 683-691.
- Rosecchi, E., D.M. Tracey & W.R. Webber. 1988. Diet of orange roughy, *Hoplostethus atlanticus* (Pisces: Trachichthyidae) on the Challenger Plateau, New Zealand. *Marine Biology*, 99(2): 293-306.
- Sanders, N.K. & J.J. Childress. 1990. Adaptations to the deep-sea oxygen minimum layer: oxygen binding by the hemocyanin of the bathypelagic mysid, *Gnathophausia ingens* Dohrn. *The Biological Bulletin*, 178(3): 286-294.
- Santana, J.I., J.A. González, I.J., Lozano & V.M. Tuset. 1997. Life history of *Plesionika edwardsii* (Crustacea, Decapoda, Pandalidae) around the Canary Islands, Eastern Central Atlantic. *South African Journal of Marine Science*, 18: 39-48.
- Sardà, F. 2000. Growth parameters of deep-water decapod crustaceans in the Northwestern Mediterranean Sea: a comparative approach. *Marine Biology*, 136(1): 79-90.
- Sardà, F., C. Bas & J. Lleonart. 1995. Functional morphometry of *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) (Decapoda, Aristeidae). *Crustaceana*, 68(8): 461-471.
- Sardà, F., G. D'Onghia, C.Y. Politou, P. Maiorano & K. Kaporis. 2004. Deep-sea distribution, biological and ecological aspects of *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) in the western and central Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 68(S3): 117-127.
- Sardou J., M. Etienne & V. Andersen. 1996. Seasonal abundance and vertical distributions of macroplankton and micronekton in the northwestern Mediterranean. *Oceanologica Acta*, 19(6): 645-656.

- Schiff, H. & M.E. Hendrickx. 1997. An introductory survey of ecology and sensory receptors of tropical eastern Pacific crustaceans. *Italian Journal of Zoology*, 64: 13-30.
- Schlieper, C. 1968. High pressure effects on marine invertebrates and fishes. *Marine Biology*, 2(1): 5-12.
- Seibel, B.A., & J.C. Drazen. 2007. The rate of metabolism in marine animals: environmental constraints, ecological demands and energetic opportunities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1487): 2061-2078.
- Serrano, D. 2012. La zona del mínimo de oxígeno en el Pacífico mexicano. In: Zamorano, P., M.E. Hendrickx & M. Caso (eds.), *Biodiversidad y comunidades del talud continental del Pacífico mexicano*, Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Instituto Nacional de Ecología (INE), México, 105-119.
- Siebel, B.A. 2011. Critical oxygen levels and metabolic suppression in oceanic oxygen minimum zones. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 214: 326-336.
- Skage, M. & C. Schander. 2007. DNA from formalin-fixed tissue: extraction or repair? That is the question. *Marine Biology Research*, 3(5): 289-295.
- Smetacek, V., R. Scharek & E.M. Nöthig. 1990. Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history of krill. In: Kerry, K.R., G. Hempel (eds). *Antarctic ecosystems – ecological change and conservation*. Springer, Berlin Heidelberg, New York, 103-114.
- Strickland, J.D.H. & T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis (2nd edition). *Fisheries Research Board of Canada, Bulletin 167*, 310 pp.
- Stowasser, G., R. McAllen, G.J. Pierce, M.A. Collins, C.F. Moffat, I.G. Priede & D.W. Pond. 2009. Trophic position of deep-sea fish—assessment through fatty acid and stable isotope analyses. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 56(5): 812-826.
- Stramma, L., G.C. Johnson, J. Sprintall & V. Mohrholz. 2008. Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans. *Science*, 320(5876): 655-658.
- Stramma, L., S. Schmidtko, L.A. Levin & G.C. Johnson. 2010. Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 57(4): 587-595.

- Sumich, J.L. 1999. An introduction to the biology of marine life, 7th edn. WCB McGraw-Hill, New York.
- Thompson, J.R. 1967. Comments on phylogeny of section Caridea (Decapoda: Natantia) and the phylogenetic importance of the Oplophoroidea. *Proceedings of Symposium on Crustacea*, (1): 314-326.
- Thorson, G. 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, 25: 1-45.
- Tuset, V.M., J. Pérez-Peñalvo, J. Delgado, M.R. Pinho, J. Santana, M. Biscoito, J.A. González & D. Carvalho. 2009. Biology of the deep-water shrimp *Heterocarpus ensifer* (Caridea: Pandalidae) off the Canary, Madeira and the Azores Islands (northeastern Atlantic). *Journal of Crustacean Biology*, 29(4): 507-515.
- Tyler, P.A. 1988. Seasonality in the deep sea. *Oceanography and Marine Biology, An Annual Review*, 26: 227-258.
- Villalobos-Rojas, F. & I.S. Wehrtmann. 2011. Gonad development in the commercially exploited deepwater shrimp *Solenocera agassizii* (Decapoda: Solenoceridae) from Pacific Costa Rica, Central America. *Fisheries Research*, 109(1): 150-156.
- Warrant E.J. & N.A. Locket. 2004. Vision in the deep sea. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society*, 79 (3): 671-712.
- Wasmer, R.A. 1986. Pelagic shrimps of the family Oplophoridae (Crustacea: Decapoda) from the Pacific sector of the southern ocean: USNS Eltanin Cruises 10, 11, 14-16, 19-21, and 25. *Antarctic Research Series*, 44: 29-68.
- Wehrtmann, I.S., P.M. Arana, E. Barriga, A. Gracia & P.R. Pezzuto. 2012. Deep water shrimp fisheries in Latin America: a review. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40(3): 497-535.
- Welsh, J.H. & F.A. Chace, 1937. Eyes of deep sea crustaceans. I. Acanthephyridae. *The Biological Bulletin*, 72(1): 57-74.
- Wenner, E.L. 1979. Distribution and reproduction of nematocrangonid shrimp (Decapoda:Caridea) from the northwestern North Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 29: 380-393.

- Wicksten, M.K. & M. Méndez. 1982. New records and new species of the genus *Lebbeus* (Caridea: Hippolytidae) in the eastern Pacific Ocean. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 81(3): 106-120.
- Wicksten, M.K. & M.E. Hendrickx. 2003. An updated checklist of benthic marine and brackish water shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Stenopodidea, Caridea) from the eastern tropical Pacific. In *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans 2*. M.E. Hendrickx (ed.). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, 49-76.
- Wicksten, M.K. 2010. Infraorder Caridea Dana, 1852. In *F.J. Schram & J.C. von Vaupel Klein (Eds.) Treatise on Zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea. Volume 9, part A. Eucarida: Euphausiacea, Amphionidacea, and Decapoda (partim)*. Leiden: Brill. 165–206.
- Williams, A. B., D. L. Felder, H. H. Hobbs Jr, R. B. Manning, P. A. McLaughlin, & I. P. Farfante (1989). Common and scientific names of aquatic invertebrates from the United States and Canada: decapod crustaceans. Maryland: American Fisheries Society, 1-77.
- Witte, U. 1996. Seasonal reproduction in deep-sea sponges-triggered by vertical particle flux?. *Marine Biology*, 124(4): 571-581.
- Wyrteki, K. 1962. The oxygen minima in relation to ocean circulation. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 9(1): 11-23.
- Yano, K., J.D. Stevens & L.J.V. Compagno. 2007. Distribution, reproduction and feeding of the Greenland shark *Somniosus (Somniosus) microcephalus*, with notes on two other sleeper sharks, *Somniosus (Somniosus) pacificus* and *Somniosus (Somniosus) antarcticus*. *Journal of Fish Biology*, 70(2): 374-390.
- Young, C.M., P.A. Tyler, J.L. Cameron & S.G. Rumrill. 1992. Seasonal breeding aggregations in low-density populations of the bathyal echinoid *Stylocidaris lineata*. *Marine Biology*, 113(4): 603-612.
- Zuccon, D., J. Brisset, L. Corbari, N. Puillandre, J. Utge & S. Samadi. 2012. An optimized protocol for barcoding museum collections of decapods crustaceans: a case-study for 10-40-years-old collection. *Invertebrate Systematic*, 26: 592-600.

A N E X O 1. Material examinado.

Se manejan las siguientes abreviaturas: St = Estación de muestreo; CL = Longitud cefalotorácica; M = Machos; F = Hembras; OF = Hembras ovadas; NS = No sexado; AD = Draga Agassiz; BS = Draga de arrastre bentónica.

Material examinado. CICIMAR 8405, St. 17 (24°25'0"N; 112°50'30"W), Jun 4, 1984, 1 F (CL 24.81 mm), red de media agua Isaacs-Kidd, 300 m (EMU 5559).

TALUD III, St. 10A (23°44'18"N; 107°38'36"W), Ago 18, 1991, 1 OF (CL 21.1 mm), AD, 968 m (EMU 5459A); St. 14B (24°39'12"N; 108°37'54"W), Ago 19, 1991, 1 M (CL 23.73 mm), AD, 1198 m (EMU 4429); St. 17 (24°32'54"N; 108°51'36"W), Ago 19, 1991, 1 F (CL 18.92 mm), AD, 770 m (EMU 4426); St. 20A (25°12'36"N; 109°6'3"W), Ago 24, 1991, 1 F (CL 19.9 mm), AD, 966 m (EMU 4428); St. 24A (25°45'12"N; 109°46'54"W), Ago 24, 1991, 2 F (CL 17.53–18.38 mm), AD, 1043 m (EMU 5459B).

TALUD IV, St. 19 (24°15'18"N; 108°24'6"W), Ago 25, 2000, 2 M (CL 20.59–28.35 mm), BS, 1245 m (EMU 5521A); St. 20 (24°27'24"N; 108°35'16"W), Ago 25, 2000, 1 M (CL 28.54 mm), BS, 1500–2000 m (EMU 5521B); St. 26 (24°56'24"N; 109°5'36"W), Ago 26, 2000, 2 OF (CL 22.25–22.72 mm), BS, 1200–1274 m (EMU 5546), misma estación 1 juvenil, BS, 1200–1274 m (EMU 5531); St. 27 (24°59'0"N; 109°12'6"W), Ago 26, 2000, NS (CL 11.7 mm), BS, 1605–1620 m (EMU 5521C); St. 33 (25°45'54"N; 109°48'6"W), Ago 27, 2000, 1 OF (CL 21.79 mm), BS, 1060–1090 m (EMU 5521D); St. 34 (25°40'41"N; 109°54'24"W), Ago 27, 2000, 1 F (CL 16.21 mm), BS, 1240 m (EMU 5521E); St. 35 (25°53'59"N; 110°11'17"W), Ago 27, 2000, 1 F (CL 16.53 mm), BS, 2000–2100 m (EMU 5521F).

TALUD V, St. 5 (22°0'57"N; 106°40'0"W), Dic 13, 2000, 2 M (CL 24.3–24.34 mm), BS, 1515–1620 m (EMU 5545A); St. 14 (23°16'20"N; 107°40'45"W), Dic 14, 2000, 1 OF (CL 22.22 mm), 2 M (CL 19.16–23.18 mm), BS, 2080–2140 m (EMU 5522A); St. 19 (24°16'24"N; 108°24'18"W), Dic 15, 2000, 1 M (CL 25.66 mm), BS, 1180–1200 m (EMU 5522B); St. 20 (24°14'45"N; 108°35'18"W), Dic 15, 2000, 2 M (CL 25.15–25.56 mm), BS, 1470–1525 m (EMU 5532).

TALUD VI, St. 4 (22°0'51"N; 106°34'42"W), Mar 13, 2001, 1 F (CL 24.78 mm), BS, 1190–1250 m (EMU 5545B); St. 15 (23°14'42"N; 107°30'0"W), Mar 15, 2001, 1 M (CL 27.8 mm), 1230 m, red de media agua (EMU–9620); St. 19 (24°16'23"N; 108°24'19"W), Mar 15, 2001, 1 F (CL 21.47 mm), 1 OF (CL 21.63

mm), BS, 1160–1200 m (EMU 5970A); St. 20 (24°14'48"N; 108°35'11"W), Mar 15, 2001, 1 F (CL 20.9 mm), BS, 1250–1440 m (EMU 5970B); St. 26 (24°56'17"N; 109°6'39"W), Mar 16, 2001, 1 M (CL 15.87 mm), BS, 1190–1270 m (EMU 5970C).

TALUD VII, St. 4 (22°3'18"N; 106°34'42"W), Jun 5, 2001, 1 M (CL 20.61 mm), 1 F (CL 15.78 mm), 1 OF (CL 22.02 mm), BS, 1190 m (EMU 5544A); St. 5 (22°0'24"N; 106°39'54"W), Jun 5, 2001, 1 M (CL 8.09 mm), 3 F (CL 10.36–19.72 mm), 1 OF (CL 22.34 mm), BS, 1490–1520 m (EMU 5969B); St. 13B (23°30'18"N; 107°44'0"W), Jun 6, 2001, 3 M (CL 12.51–23.95 mm), 1 F (CL 14.9 mm), BS, 1400–1450 m (EMU 5544B); St. 19 (24°16'12"N; 108°23'42"W), Jun 7, 2001, 1 F (CL 16.11 mm), 2 OF (CL 21.91–23.79 mm), BS, 1160–1180 m (EMU 5544C); St. 20 (24°14'48"N; 108°35'12"W), Jun 7, 2001, 1 M (CL 24.97 mm), BS, 1480–1520 m (EMU 5969A), misma estación 1 M (CL 9.07 mm), 2 F (CL 8.36–8.64 mm), BS, 1480–1520 m (EMU 6036); St. 27 (25°1'30"N; 109°12'0"W), Jun 8, 2001, 1 M (CL 14.87 mm), 1 F (CL 16.12 mm), BS, 1580–1600 m (EMU 5969C); St. 33B (26°6'30"N; 110°6'42"W), Jun 9, 2001, 1 F (CL 8.91 mm), BS, 1260–1300 m (EMU 5969D); St. 34B (26°5'30"N; 110°10'30"W), Jun 9, 2001, 2 M (CL 20.02–20.97 mm), 5 F (CL 8.17–19.87mm), BS, 1500–1520 m (EMU 5969E).

TALUD VIII, St. 9 (25°1'48"N; 110°6'54"W), Abr 17, 2005, 2 M (CL 16.81–19.53 mm), 1 F (CL 20.34 mm), BS, 1650 m (EMU 8193); St. 10 (24°58'12"N; 110°16'6"W), Abr 17, 2005, 1 OF (CL 20.28 mm), BS, 1500 m (EMU 7267); St. 15 (25°23'6"N; 110°18'24"W), Abr 18, 2005, 1 OF (CL 22.26 mm), BS, 2000 m (EMU 7286); St. 21 (26°2'18"N; 110°37'6"W), Abr 19, 2005, 1 M (CL 16.28 mm), 3 F (CL 9.8–19.49 mm), BS, 1380 m (EMU 8234); St. 22 (26°3'42"N; 110°21'18"W), Abr 19, 2005, 5 M (CL 15.36–22.1 mm), 2 F (CL 13.39–17.3 mm), BS, 2200 m (EMU 8159).

TALUD IX, St. 2 (24°38'42"N; 109°17'36"W), Nov 11, 2005, 1 F (CL 11.6 mm), 1 OF (CL 20.8 mm), BS, 2331–2394 m (EMU 8245); St. 3 (24°32'52"N; 109°29'4"W), Nov 11, 2005, 2 M (CL 16.63–23.96 mm), 1 F (CL 16.51 mm), BS, 1454–1620 m (EMU 8231); St. 14 (25°31'30"N; 110°7'24"W), Nov 15, 2005, 3 M (CL 13.97–22.58 mm), 3 F (CL 13.97–21.56 mm), BS, 2010–2244 m (EMU 8225); St. 20B (25°58'7"N; 110°40'4"W), Nov 14, 2005, 2 M (CL 21.14–26.56 mm), BS, 1229–1343 m (EMU 8221); St. 22 (26°3'42"N; 110°20'36"W), Nov 14, 2005, 2 F (CL 8.38–18.97 mm), 1 OF (CL 21.68 mm), BS, 2214–2309 m (EMU 8256).

TALUD X, St. 6 (28°1'34"N; 112°17'25"W), Feb 10, 2007, 1 F (CL 18.4 mm), BS, 1037–1043 m (EMU 8192); St. 9 (27°52'51"N; 112°15'53"W), Feb 10,

2007, 1 M (CL 17.0 mm), 1 F (CL 12.5 mm), 1 OF (CL 19.9 mm), BS, 1205–215 m (EMU 8189B); St. 15 (27°40'24"N; 111°39'54"W), Feb 15, 2007, 1 F (CL 18.2 mm), 3 OF (CL 19.33–22.46 mm), BS, 1528–1530 m (EMU 8189A); St. 17 (27°8'0"N; 111°44'10"W), Feb 12, 2007, 2 M (CL 17.1–17.9 mm), 1 F (CL 12.5 mm), BS, 1289–1326 m (EMU 8039A), misma estación 1 F (CL 8.5 mm) (EMU 8039B); St. 19 (27°13'30"N; 111°36'8"W), Feb 12, 2007, 1 M (CL 11.02 mm), 5 F (CL 9.38–18.89 mm), 2 OF (CL 21.35–22.06 mm), BS, 1786–1816 m (EMU 8040).

TALUD XII, St. 3 (16°54'35"N; 100°44'10"W), Mar 28, 2008, 4 M (CL 11.68–18.61 mm), 3 F (CL 7.06–17.88 mm), BS, 1380–1456 m (EMU 9931); St. 5 (16°58'17"N; 100°55'12"W), Mar 28, 2008, 2 M (CL 15.01–16.64 mm), BS, 1925–1977 m (EMU 8593); St. 8 (17°4'9"N; 101°39'16"W), Mar 29, 2008, 4 M (CL 21.36–24.44mm), BS, 1880–1940 m (EMU 8591); St. 9 (17°10'15"N; 101°37'23"W), Mar 28, 2008, 1 M (CL 15.23 mm), 3 F (CL 12.05–16.77 mm), 1 OF (CL 25.05 mm), BS, 1392–1420 m (EMU 8488); St. 10 (17°11'18"N; 101°28'30"W), Mar 29, 2008, 4 M (CL 11.5–16.62 mm), 1 OF (CL 21.08 mm), BS, 1180–1299 m (EMU 8490); St. 13 (17°45'16"N; 102°00'29"W), Mar 30, 2008, 3 M (CL 15.17–25.15 mm), 4 F (CL 10.89–23.99 mm), BS, 1199–1100 m (EMU 9932); St. 15 (17°25'33"N; 102°7'20"W), Mar 30, 2008, 6 M (CL 12.83–24.38 mm), 1 F (CL 14.02 mm), 2 OF (CL 24.27–24.67 mm), 2 NS (CL 11.8–14.38 mm), BS, 2080–2125 m (EMU 8487); St. 23 (18°33'43"N; 103°57'45"W), Abr 1, 2008, 2 OF (CL 22.11 mm), 2 NS (CL 10.85–13.75 mm), BS, 1058–1088 m (EMU 8592); St. 24 (18°28'00"N; 104°14'10"W), Abr 1, 2008, 7 M (CL 14.48–27.72 mm), 5 F (CL 10.15–18.4mm), 1 OF (CL 23.24 mm), 1 NS (11.04 mm), BS, 1535–1542 m (EMU 9933); St. 25 (18°26'45"N; 104°16'10"W), Abr 1, 2008, 2 M (CL 16.7–26.36 mm), 1 OF (CL 17.53 mm), 1 NS (CL 12.25 mm), BS, 1858–1879 m (EMU 8489); St. 26 (18°32'27"N; 104°28'21"W), Abr 1, 2008, 5 M (CL 10.44–21.22 mm), 3 F (CL 13.42–18.83mm), 2 OF (CL 19.74–21.99 mm), 2 NS (CL 6.78–10.06 mm), BS, 2121–2165 m (EMU 8486); St. 28 (18°50'19"N; 104°34'14"W), Abr 2, 2008, 1 M (CL 18.44 mm), 2 F (CL 10.82–15.33 mm), BS, 1101–1106 m (EMU 9934); St. 29 (19°19'37"N; 105°26'20"W), Abr 2, 2008, 1 M (CL 24.82 mm), BS, 1609–1643 m (EMU 9935); St. 30 (19°22'30"N; 105°16'18"W), Mar 26, 2008, 1 M (CL 28.25 mm), 1 F (CL 21.76 mm), 1 OF (CL 22.21 mm), 1 NS (CL 24.7 mm), BS, 1350–1380 m (EMU 8594).

TALUD XIII, St. 34 (26°3'54"N; 110°20'6"W), Ene 15, 2009, 1 F (CL 17.87 mm), BS, 2103 m (EMU 8896).

TALUD XV, St. 2 (23°12'02"N; 111°20'50"W), Ago 4, 2012, 1 F (CL 15.57 mm), BS, 1118–1150 m (EMU 9888A); St. 9 (24°25'12"N; 112°52'48"W), Jul 30, 2012, 1 OF (CL 25.23 mm), BS, 1425–1494 m (EMU 9892); St. 10 (24°20'42"N; 112°44'48"), Jul 29, 2012, 1 F (CL 15.5 mm), BS, 2088–2125 m (EMU 9888C); St. 13 (25°02'12"N; 112°54'06"W), Jul 30, 2012, 1 F (CL 21.14 mm), BS, 1210–1245 m (EMU 9888D).

A N E X O 2. Histología

Protocolo utilizado para realizar los cortes y la preparación para los tres métodos de tinción:

- Deshidratar las muestras, pasando 1 hora 30 minutos en concentraciones diferentes de alcohol (etanol 70°, etanol 83°, etanol 96°, etanol absoluto). Además las muestras fueron aclaradas con dos concentraciones de xilol (etanol y xilol 1:1, xilol absoluto).
- Embeber las muestras deshidratadas en paraplast con punto de fusión de 56-58°C, de 4 a 5 horas en la estufa de 58 a 62°C.

Montar las muestras en moldes y esperar a que tomen la temperatura ambiente para refrigerar.

- Extraer las muestras de los moldes y cortar con el micrótopo a 7 μ ; montar los cortes en los portaobjetos.
- Calentar los portaobjetos con los cortes en la estufa a 58-62°C aproximadamente 20 minutos.

Proceso de tinción de Lendrum:

- Bañar las muestras en distintas concentraciones de alcoholes por tres minutos (excepto el xilol) para hidratar la muestra.

Xilol absoluto (5 minutos), etanol absoluto, etanol 96°, etanol 83°, etanol 70°, etanol 50°.

- Hidratar con agua destilada por 3 minutos.
- Embeber las muestras en hematoxilina de Harris por 9 minutos.
- Lavar con agua de la llave.
- Bañar en solución de floxina por 30 minutos.
- Enjuagar en agua de la llave y secar.
- Embeber las muestras en la solución tartrazina por 15 horas.
- Lavar con agua de la llave.

Deshidratar los cortes teñidos en alcohol a distintas concentraciones (etanol 70°, etanol 96°) por 3 minutos excepto el etanol (6 minutos) absoluto y el xilol (entre 5-10 minutos).

- Montar en resina.

Proceso de tinción Hematoxilina-Eosina:

- Bañar las muestras en distintas concentraciones de alcoholes por tres minutos (excepto el xilol) para hidratar la muestra.

Xilol absoluto (5 minutos), etanol absoluto, etanol 96°, etanol 83°, etanol 70°, etanol 50°.

- Hidratar con agua destilada por 3 minutos.
- Embeber la muestra en hematoxilina de harris por 9 minutos.
- Lavar en agua destilada.
- Lavar en agua de la llave.
- Bañar en etanol 50° por 3 minutos.
- Teñir en eosina por 7 minutos.
- Deshidratar los cortes teñidos en alcohol a distintas concentraciones (etanol 70°, etanol 70°, etanol 70°, etanol 96°) por 3 minutos, excepto el etanol absoluto (6 minutos) y el xilol (5-10 minutos).
- Montar en resina.

Técnica tinción Tricrómica de Masson:

La tinción tricrómica de Masson wa una técnica de coloración especial que permite visualizar claramente las fibras de colágeno. Se emplean tres colorantes para diferenciar el núcleo celular, el citoplasma y las fibras de colágeno. Secuencia de proceso de tinción, soluciones y tiempo:

- Bañar las muestras en hilol absoluto por dos sesiones de 5 min.
- Sumergir 10 veces las muestras en distintas concentraciones de etanol para hidratar la muestra:
Etanol absoluto, etanol absoluto, etanol 95%, etanol 95%, etanol 80%, etanol 80%, etanol 50%.
- Hidratar en agua destilada por 1 min.
- Embeber las muestras en hematoxilina Weigert por 10 min.
- Lavar en agua corriente por 15 min.
- Lavar en agua destilada por 1 min.
- Teñir en escarlata fucsina 1 min.
- Lavar en agua destilada por 1 min.
- Fijar la tinción, sumergiendo las muestras en ácido fosfotúngstico 5% por 10 min.
- Teñir las muestras con verde luz por 1 min.

- Enjuagar las muestras con agua destilada por 1 min.
- Fijar la muestra con acido acético glacial 1% por 5 min.
- Deshidratas las muestras sumergiéndolas por 10 veces en distintas concentraciones de etanol y xilol.
Etanol 95%, etanol 95%, etanol 100%, etanol 100%, xilol absoluto, xilol absoluto, xilol absoluto, xilol absoluto.
- Montar en resina.

A N E X O 3. Similitud genética.

Valores de distancias genéticas bajo el modelo de Kimura 2 parámetros, entre secuencias del gen Citocromo oxidasa 1 de distintas especies del género *Acanthephyra* y la especie externa *Heterogenys microphthalma*.

| Secuencia | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 |
|----------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Heterogenys microphthalma</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. brevis</i> | 0.18 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.18 | 0.16 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.18 | 0.16 | 0.02 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.18 | 0.16 | 0.02 | 0.02 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.17 | 0.14 | 0.04 | 0.03 | 0.04 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.18 | 0.13 | 0.04 | 0.03 | 0.04 | 0.02 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.17 | 0.15 | 0.11 | 0.11 | 0.11 | 0.08 | 0.08 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. stylonotatis</i> | 0.19 | 0.14 | 0.12 | 0.11 | 0.11 | 0.10 | 0.10 | 0.11 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.22 | 0.20 | 0.20 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.21 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.22 | 0.21 | 0.20 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.01 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.22 | 0.21 | 0.20 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.01 | 0.01 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.22 | 0.21 | 0.20 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. curtirostris</i> | 0.22 | 0.20 | 0.19 | 0.20 | 0.19 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.01 | 0.01 | 0.00 | 0.00 | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. pelagica</i> | 0.18 | 0.16 | 0.19 | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.16 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. pelagica</i> | 0.18 | 0.16 | 0.19 | 0.18 | 0.19 | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.17 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | 0.00 | | | | | | | | | | | | |
| <i>A. pelagica</i> | 0.18 | 0.16 | 0.19 | 0.18 | 0.19 | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.17 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | 0.00 | 0.00 | | | | | | | | | | | |
| <i>A. pelagica</i> | 0.18 | 0.16 | 0.19 | 0.18 | 0.19 | 0.18 | 0.18 | 0.18 | 0.17 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | | | | | | | | | | |
| <i>A. quadrispinosa</i> | 0.19 | 0.16 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.16 | 0.17 | 0.16 | 0.18 | 0.19 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.19 | 0.09 | 0.09 | 0.09 | 0.09 | | | | | | | | | |
| <i>A. quadrispinosa</i> | 0.19 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.16 | 0.17 | 0.17 | 0.18 | 0.19 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.19 | 0.09 | 0.09 | 0.09 | 0.09 | 0.00 | | | | | | | | |
| <i>A. purpurea</i> | 0.19 | 0.15 | 0.18 | 0.16 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.10 | 0.10 | 0.10 | 0.10 | 0.03 | 0.03 | | | | | | | |
| <i>A. purpurea</i> | 0.19 | 0.16 | 0.18 | 0.16 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.20 | 0.20 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | 0.10 | 0.10 | 0.10 | 0.10 | 0.03 | 0.04 | 0.00 | | | | | | |
| <i>A. purpurea</i> | 0.19 | 0.16 | 0.18 | 0.16 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.17 | 0.20 | 0.20 | 0.21 | 0.20 | 0.20 | 0.10 | 0.10 | 0.10 | 0.10 | 0.03 | 0.04 | 0.00 | 0.00 | | | | | |
| <i>A. purpurea</i> | 0.18 | 0.17 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.19 | 0.20 | 0.22 | 0.19 | 0.19 | 0.19 | 0.19 | 0.19 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.20 | 0.21 | 0.21 | | | |
| <i>A. eximia</i> | 0.19 | 0.18 | 0.20 | 0.21 | 0.21 | 0.20 | 0.19 | 0.20 | 0.22 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.20 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.21 | 0.22 | 0.22 | 0.01 | | |
| <i>A. sp</i> | 0.18 | 0.17 | 0.17 | 0.16 | 0.16 | 0.17 | 0.16 | 0.18 | 0.21 | 0.19 | 0.19 | 0.20 | 0.19 | 0.19 | 0.23 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.08 | 0.09 | |
| <i>A. purpurea</i> | 0.18 | 0.17 | 0.16 | 0.16 | 0.16 | 0.17 | 0.16 | 0.18 | 0.21 | 0.19 | 0.19 | 0.20 | 0.19 | 0.19 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.07 | 0.09 | 0.00 |
| <i>A. purpurea</i> | 0.18 | 0.17 | 0.16 | 0.16 | 0.16 | 0.17 | 0.16 | 0.18 | 0.21 | 0.19 | 0.19 | 0.20 | 0.19 | 0.19 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.22 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.21 | 0.07 | 0.09 | 0.00 |

A N E X O 4. Información de las secuencias del NCBI

Información de las secuencias del gen COI de especies del género *Acanthephyra* disponibles en el NCBI. ID, número de identificación. ANO, Atlántico noroeste. IE, Índico este. PET, Pacífico este tropical. PNE, Pacífico noreste. ANE, Atlántico noreste. N/P, no publicado. N/D, no disponible.

| ID | Especie | Localidad | Autor o responsable | Base de Datos | No. Acceso |
|----|-----------------------------------|---------------------|--------------------------------------|---------------|------------|
| 1 | <i>Heterogenys microphthalma</i> | ANO, mar de Sargaso | | | GU183786 |
| 2 | <i>Acanthephyra brevirostris</i> | ANO, mar de Sargaso | Bucklin <i>et al.</i> , 2010 | NCBI | GU183784 |
| 3 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | ANO, mar de Sargaso | | | GU183785 |
| 4 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | IE, Mozambique | Anzar-Cormano <i>et al.</i> , 2015 | NCBI | KP759355 |
| 5 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | IE, Mozambique | | | KP759354 |
| 6 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | PET, México | | | N/D |
| 7 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | PET, México | Este trabajo | NCBI | N/D |
| 8 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | PET, México | | | N/D |
| 9 | <i>Acanthephyra stylostratis</i> | ANO, mar de Sargaso | Bucklin <i>et al.</i> , 2010 | NCBI | GU183790 |
| 10 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | PNE, Canadá | | | DSCRA051 |
| 11 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | PNE, Canadá | | | DSCRA047 |
| 12 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | PNE, Canadá | Jim Boutiller N/P | BOLD | DSCRA052 |
| 13 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | PNE, Canadá | | | DSCRA046 |
| 14 | <i>Acanthephyra curtirostris</i> | PNE, Canadá | | | DSCRA045 |
| 15 | <i>Acanthephyra pelagica</i> | ANE, Escocia | Matzen da Silva <i>et al.</i> , 2011 | NCBI | JQ305963 |
| 16 | <i>Acanthephyra pelagica</i> | ANE, Francia | Leignel <i>et al.</i> , 2005 N/P | NCBI | AM087915 |
| 17 | <i>Acanthephyra pelagica</i> | ANE, Escocia | Matzen da Silva <i>et al.</i> , 2011 | NCBI | JQ305961 |
| 18 | <i>Acanthephyra pelagica</i> | ANE, Escocia | | | JQ305962 |
| 19 | <i>Acanthephyra quadrispinosa</i> | IE, Mozambique | Anzar-Cormano <i>et al.</i> , 2015 | NCBI | KP759396 |
| 20 | <i>Acanthephyra quadrispinosa</i> | IE, Mozambique | | | KP759362 |
| 21 | <i>Acanthephyra purpurea</i> | ANO, mar de Sargaso | | | GU183789 |
| 22 | <i>Acanthephyra purpurea</i> | ANO, mar de Sargaso | Bucklin <i>et al.</i> , 2010 | NCBI | GU183788 |
| 23 | <i>Acanthephyra purpurea</i> | ANO, mar de Sargaso | | | GU183787 |
| 24 | <i>Acanthephyra eximia</i> | IE, Mozambique | Anzar-Cormano <i>et al.</i> , 2015 | NCBI | KP759357 |
| 25 | <i>Acanthephyra</i> sp | IE, Mozambique | | | KP759364 |
| 26 | <i>Acanthephyra purpurea</i> | ANE, Portugal | Matzen da Silva <i>et al.</i> , 2011 | NCBI | JQ306128 |
| 27 | <i>Acanthephyra purpurea</i> | ANE, Portugal | | | JQ306127 |

