

00385



**UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**



**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y  
LIMNOLOGÍA**

**ESTUDIO MONOGRÁFICO DE LOS ANFÍPODOS BENTÓNICOS DE LA  
PLATAFORMA CONTINENTAL Y EL MAR PROFUNDO DEL SECTOR  
SUROCCIDENTAL DEL GOLFO DE MÉXICO Y DEL CANAL DE COZUMEL**

**T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS  
(BIOLOGÍA MARINA)**

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

**M. en C. IGNACIO CARLOS WINFIELD AGUILAR**

**DIRECTOR DE TESIS  
Dra. Elva G. Escobar Briones**

**JURADO DE EXAMEN  
Dr. Michel Hendrickx Reners  
Dr. Fernando Álvarez Noguera  
Dr. Samuel Gómez Noguera  
Dr. Juan José Morrone Lupi  
Dra. Patricia Briones Fourzán  
Dr. Eduardo Suárez Morales**

**MÉXICO, D. F., OCTUBRE 2005**

m. 352200



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**

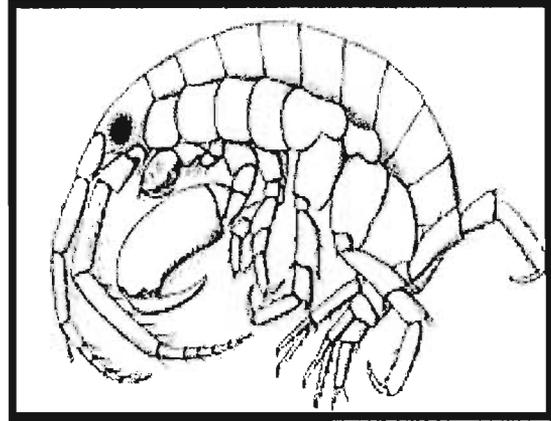
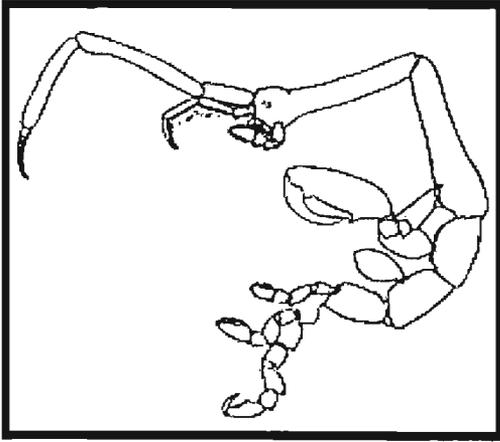


**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

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

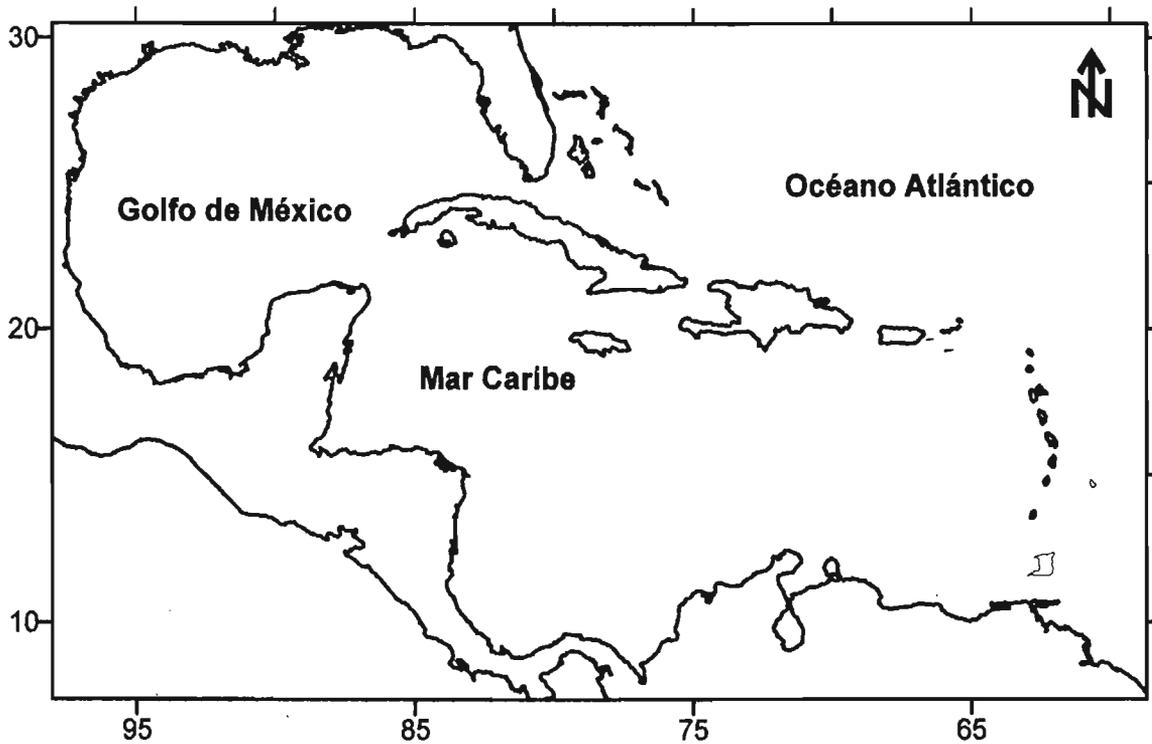
Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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



**ESTUDIO MONOGRÁFICO DE LOS ANFÍPODOS BENTÓNICOS DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL Y EL MAR PROFUNDO DEL SECTOR SUROCCIDENTAL DEL GOLFO DE MÉXICO Y DEL CANAL DE COZUMEL**

---



**Ignacio Winfield Agullar**

**Tú y yo somos como un espejo,  
mírame y encontrarás en mí  
una parte de ti.**

**Tú y yo somos como un espejo,  
te miro y veo en ti  
una parte de mí.**

**Para ELVIA,  
con todo mi AMOR**

## RESUMEN

Los anfípodos bentónicos fueron seleccionados de muestras macrobentónicas colectadas de fondos suaves en la plataforma continental, el talud continental y la planicie abisal del suroeste del Golfo de México y el Mar Caribe norte, en profundidades de 25 a 3 700 m durante seis campañas oceanográficas realizadas de 1990 a 1999. Fueron identificadas 72 especies agrupadas en 23 familias y 14 superfamilias. Once especies pertenecieron al suborden Caprellidea y 61 al Gammaridea. Las familias Ampeliscidae, Caprellidae, Corophiidae y Phoxocephalidae fueron dominantes en el Golfo de México con base en el número de especies y abundancias; 13 especies tuvieron una ampliación geográfica y cuatro fueron registros nuevos. Las familias con el número de especies mayor en el Caribe mexicano fueron Ampeliscidae, Aoridae, Melitidae y Leucothoidae. La distribución de los anfípodos bentónicos en el Golfo de México responde a la profundidad en diferentes áreas geográficas. El grupo Natantia fue un componente de especies dominante en profundidades someras: Ampeliscidae y Oedicerotidae fueron las más frecuentes y abundantes. Interpretamos su dominancia al tipo de sedimento como resultado de la influencia continental. En comparación, el grupo reptantia fue dominante por debajo de la isóbata de los 200 m, con Caprellidae y Corophiidae como las familias dominantes. La distribución de estos anfípodos en hábitats profundos sugiere una incursión posterior por deslizamientos y hundimientos sedimentarios durante el terciario o por eventos de transporte continuo de aguas someras. Al mismo tiempo, la familia Phoxocephalidae fue frecuentemente y abundante en el talud continental de la bahía de Campeche, junto con otras especies de anfípodos características de mar profundo. La incursión de estos anfípodos es explicada por el modelo general "post-Pangea", con base en una especiación alopátrida (vicarianza) con un centro de diversidad en profundidades batiales del Pacífico noreste. El análisis de la distribución de anfípodos en el Caribe mexicano mostró una zonación con la profundidad como un resultado del número de especies, abundancias y la complejidad estructural del sistema arrecifal. La zona centro-norte fue caracterizada por un número menor de especies y abundancia, fundamentado en la cantidad mayor de fragmentos de coral y arena calcárea, resultado de eventos catastróficos, como tormentas. En comparación, la zona sur exhibió una riqueza de especies y abundancia mayores de anfípodos con base en el incremento de la complejidad estructural, que reduce el impacto de tormentas. Un análisis de parsimonia de endemismo con base en las especies compartidas identificó tres áreas de endemismo en el suroeste del Golfo de México: un área pequeña sobre la plataforma continental de la bahía de Campeche, un área localizada sobre el talud continental de la bahía de Campeche y un área sobre el talud continental inferior de la Cordillera Mexicana extendiéndose hasta el oeste de la planicie abisal de Sigsbee. Estas tres áreas fueron definidas en términos de su topografía compleja y la estabilidad ambiental que aíslan hábitats y promueven el endemismo. Los anfípodos bentónicos han radiado exitosamente el mar profundo del Golfo de México en dos formas: colonización desde hábitats someros y vicarianza al Atlántico oeste, con un centro de diversidad en profundidades batiales del Pacífico noreste.

## ABSTRACT

Benthic amphipods were sorted from macrobenthic samples collected from soft bottoms in the continental shelf, the continental slope and the abyssal plain of the southwestern Gulf of Mexico and the northern Caribbean Sea, at depths from 25 to 3 700 m during six oceanographic cruises were carried out from 1990 to 1999. A total of 72 species grouped into 23 families and 14 superfamilies were identified. Eleven species belonged to the suborder Caprellidea and 61 to the Gammaridea. The families Ampeliscidae, Caprellidae, Corophiidae and Phoxocephalidae were dominant in the Gulf of Mexico based on the number of species and abundances, with a total of 13 species with a wide geographic distribution and four species were new records. The families with the greatest number of species in the Mexican Caribbean were Ampeliscidae, Aoridae, Melitidae and Leucothoidae. The distribution of the benthic amphipods in the Gulf of Mexico responds to depth in different geographic areas. The natantia group was a dominant species component in shallow depths with the families Ampeliscidae and Oedicerotidae being abundant and frequent. We interpreted their dominance to the type of sediments as a result of the continental influence. In contrast, the reptantia group was a dominant component below the 200 m isobath, with the families Caprellidae and Corophiidae being the dominant taxa. The distribution of these amphipods in deeper habitats suggests a later incursion by sediment dumping during the Tertiary or by continuous transport events from shallower waters. At the same time, the family Phoxocephalidae occurred frequently in high abundance in the continental slope of the Bay of Campeche where deep-sea species were distributed. The incursion of these amphipods is explained by the "post-Pangea" general model based on allopatrid speciation (vicariance) with a center of diversity in bathyal depths of the northeastern Pacific. The analysis of the amphipod distribution in the Mexican Caribbean showed a zonation with depth as a result of the number of species, the abundances and the structural complexity of the reef system. The middle – north zone was characterized by a minor number of species and abundance, found on higher amount coral fragments and calcareous sand result of catastrophic events as storms. In contrast, the southern zone exhibited a larger species richness and abundance of amphipods based on the increase of structural complexity that decrease the impact of storms. An analysis of parsimony of endemism based on the shared species identified three endemism areas in the southwestern Gulf of Mexico: a small area on the continental shelf of the Bay of Campeche, an area located on the continental slope of the Bay of Campeche and an area on the lower continental slope of the Mexican ridges extending into the western Sigsbee abyssal plain. These three areas were defined in terms of their complex topography and the environmental stability that isolate habitats and promote endemism. Benthic amphipods have successfully radiated the deep-sea Gulf of Mexico in two ways: colonization from shallower habitats, and vicariance to the western Atlantic, the center of diversity in bathyal depths of the northeastern Pacific.

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Dra. Elva Escobar Briones por su ayuda y apoyo en la dirección de esta tesis.

A los investigadores e integrantes de mi Comité Tutoral y Jurado de examen por su ayuda en todo momento: Dra. Elva Escobar Briones, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, CU, UNAM; Dr. Michel Hendrickx Reners, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, U. A. Mazatlán, UNAM; Dr. Fernando Álvarez Noguera, Instituto de Biología, CU, UNAM; Dr. Eduardo Suárez Morales, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Chetumal; Dra. Patricia Briones Fourzán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, U. A. Puerto Morelos, UNAM; Dr. Juan José Morrone Lupi, Facultad de Ciencias, UNAM; Dr. Samuel Gómez Noguera, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, U. A. Mazatlán, UNAM.

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA-UNAM) por el financiamiento de la beca doctoral con base en el programa PASPA.

Al posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por el apoyo otorgado en los estudios de doctorado.

Al apoyo institucional del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (UNAM-CU) en las gestiones de los Drs. Arturo Carranza, Eduardo Aguayo, Antonio Peña y Adolfo Gracia, durante las cuales se realizaron las campañas oceanográficas de donde proviene el material de esta tesis.

Al apoyo de la Unidad Académica Sistemas Oceanográficos y Costeros del ICMyl, UNAM-CU.

A los proyectos de investigación a cargo de la Dra. E. Escobar:

Riqueza taxonómica de la fauna asociada al mar profundo del Golfo de México: El cañón de Campeche, PAPIIT IN224503.

Factores que definen la variabilidad de la composición taxonómica, la densidad y la biomasa de la infauna en el sur del Golfo de México; DGAPA-UNAM-PAPIIT IN211200.

Variación de la estructura comunitaria del bentos abisal en el Golfo de México, Convocatoria Ciencia Básica SEP-CONACYT 2002 Clave 40158.

Procesos oceánicos y mecanismos de producción biológica en el sur del Golfo de México CONACYT G-27777B, a cargo del Dr. David Salas (ICMyl-UNAM), en el cual participó la Dra. E. Escobar contribuyendo con algunos resultados de esta tesis, por el apoyo y financiamiento a las campañas oceanográficas, materiales y servicios.

A los Drs. Sergio Cházaro Olvera y Sergio Vaca Pacheco (Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM) por su apoyo en todo momento.

Al Dr. Manuel Ortiz (Universidad de la Habana) por su apoyo e invaluable ayuda en la realización de esta tesis y, sobre todo, por su amistad. Un recuerdo particular para la Dra. Norma Montes.

A la Dra. María Adela Monreal Gómez (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, CU, UNAM) por su apoyo y críticas siempre constructivas. Además, como un reconocimiento a su Excelencia Académica en Física Oceanográfica, al igual que al Dr. David Salas de León (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, CU, UNAM). Asimismo, agradezco al Dr. Javier Aldeco por su asesoría siempre grata.

Al Dr. Luis Soto González, jefe del Laboratorio de Ecología del Bentos (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, CU, UNAM) al proporcionar a la Dra. Escobar un espacio físico y facilidades de laboratorio para realizar una parte de este trabajo de tesis.

Al Biol. Carlos Illescas (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, CU, UNAM) por su apoyo logístico en la realización del trabajo de laboratorio.

Al Dr. José Luis Villalobos Hiriart (Instituto de Biología, UNAM) y al M. en C. José J. Oliva Rivera (El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal) por su apoyo y comentarios.

Al M. en C. Ángel Durán (Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM) por su ayuda en el marco estadístico.

A los Drs. Sara LeCroy, Ed Bousfield, Win Vader y José Manuel Guerra García, por la información documental proporcionada durante el desarrollo de la tesis.

A los revisores de los manuscritos generados y publicados de esta investigación.

Por el apoyo en el campo a la tripulación del B/O Justo Sierra.

## CONTENIDO

---

	Pág.
Introducción .....	1
Antecedentes .....	3
Planteamiento del problema.....	5
Objetivo general .....	5
Objetivos específicos .....	5
Hipótesis .....	6
Área de estudio .....	6
Golfo de México .....	6
Caribe mexicano .....	9
Sectores en el Golfo de México .....	11
Metodología .....	12
Trabajo de campo .....	12
Golfo de México .....	12
Caribe mexicano .....	14
Trabajo de laboratorio .....	14
Taxocenosis .....	14
Zonación – distribución .....	14
Biogeografía.....	16
Resultados .....	17
Taxocenosis .....	17
Clave dicotómica (GM y Cm) .....	22
Patrón corporal básico .....	22
Clave de identificación para los anfípodos bentónicos .....	23
Suborden Caprellidea Leach, 1814 .....	24
Familia Caprellidae White, 1847 .....	24
<i>Caprella penantis</i> Leach, 1814 .....	24
<i>Caprella danilevskii</i> Czerniavski, 1868 .....	25
<i>Caprella equilibra</i> Say, 1818 .....	25
Familia Pariambidae Laubitz, 1993 .....	25
<i>Deutella californica</i> Mayer, 1890 .....	25
<i>Deutella incerta</i> (Mayer, 1903) .....	25
<i>Hemiaegina minuta</i> Mayer, 1890 .....	25
<i>Paracaprella pusilla</i> Mayer, 1890 .....	25
Familia Phtisicidae Vassilenko, 1968 .....	25
<i>Hemiproto wigleyi</i> McCain, 1968 .....	26
<i>Phtisica marina</i> Slabber, 1769 .....	26
Suborden Gammaridea Latreille, 1803 .....	26
Familia Ampeliscidae Costa, 1857 .....	31
<i>Ampelisca</i> .....	31
<i>Byblis</i> sp. ....	31
<i>Haploops</i> sp. ....	31
<i>Ampelisca abdita</i> Mills, 1964 .....	31

<i>Ampelisca vadorum</i> Mills, 1963 .....	31
<i>Ampelisca agassizi</i> (Judd, 1896) .....	32
<i>Ampelisca brevisimulata</i> Barnard, 1954 .....	32
<i>Ampelisca lobata</i> Holmes, 1908 .....	32
<i>Ampelisca schellenbergi</i> Shoemaker, 1933 .....	32
<i>Ampelisca verrilli</i> Mills, 1967 .....	32
<i>Ampelisca bicarinata</i> Goeke y Heard, 1983 .....	33
<i>Ampelisca cristata microdentata</i> Barnard, 1954 .....	33
<i>Ampelisca holmesi</i> Pearse, 1908 .....	33
<i>Ampelisca parapacifica</i> Goeke y Heard, 1984 .....	33
Familia Amphilochidae Boeck, 1871 .....	33
<i>Gitana dominica</i> Thomas y Barnard, 1990 .....	33
<i>Hourstonius tortugae</i> (Shoemaker, 1933) .....	33
Familia Ampithoidae Stebbing, 1899 .....	33
<i>Ampithoe ramondi</i> Audoin, 1829 .....	33
Familia Anamixidae Stebbing, 1897 .....	34
<i>Anamixis cavatura</i> Thomas, 1997 .....	34
Familia Aoridae Stebbing, 1899 .....	34
<i>Grandidierella</i> sp. ....	34
<i>Unciola serrata</i> Shoemaker, 1945 .....	34
<i>Rudilemboides naglei</i> Bousfield, 1973 .....	34
<i>Bemlos</i> sp. ....	35
<i>Globosolembos smithi</i> (Holmes, 1905) .....	35
<i>Lembos unifasciatus reductus</i> Myers, 1979 .....	35
Familia Bateidae Stebbing, 1906 .....	35
<i>Carinobatea cuspidata</i> Shoemaker, 1926 .....	35
Familia Colomastigidae .....	35
<i>Colomastix bousfieldi</i> LeCroy, 1995 .....	35
<i>Colomastix heardi</i> LeCroy, 1995 .....	35
<i>Colomastix janiceae</i> Heard y Perlmutter, 1977 .....	36
<i>Colomastix tridentata</i> LeCroy, 1995 .....	36
Familia Corophiidae Dana, 1849 .....	36
<i>Corophium</i> sp. ....	36
<i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1851) .....	36
<i>Apocorophium acutum</i> (Chevreux, 1908) .....	36
<i>Apocorophium simile</i> (Shoemaker, 1934) .....	36
<i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937) .....	36
Familia Eusiridae Stebbing, 1888 .....	36
<i>Eusiroides</i> sp. ....	37
Complejo de familias Gammaridae, Melitidae LeCroy, 2000 .....	37
<i>Dulichella appendiculata</i> (Say, 1818) .....	37
<i>Netamelita barnardi</i> McKinney, Kalke y Holland, 1978 .....	37
<i>Ceradocus sheardi</i> Shoemaker, 1948 .....	37
<i>Elasmopus rapax</i> Costa, 1853 .....	37
<i>Gammarus mucronatus</i> Say, 1818 .....	38
<i>Gammarus palustris</i> Bousfield, 1969 .....	38
<i>Maera jerrica</i> Krapp-Schickel y Jarret, 2000 .....	38

Familia Haustoriidae Stebbing, 1906 .....	38
<i>Haustorius</i> sp. ....	38
<i>Pseudohaustorius caroliniensis</i> Bousfield, 1973 .....	38
<i>Protohaustorius</i> sp. ....	38
<i>Parahaustorius attenuatus</i> Bousfield, 1965 .....	39
<i>Parahaustorius holmesi</i> Bousfield, 1965 .....	39
Familia Isaedidae Dana, 1855 .....	39
<i>Chevalia aviculae</i> Walker, 1904 .....	39
<i>Gammaropsis atlantica</i> Stebbing, 1888 .....	39
<i>Photis longicaudata</i> (Bate y Westwood, 1863) .....	39
<i>Photis pugnator</i> Shoemaker, 1945 .....	39
Familia Ischyroceridae Stebbing, 1899 .....	39
<i>Erichthonius brasiliensis</i> (Dana, 1853) .....	39
<i>Cerapus</i> sp. ....	40
Familia Leucothoidae Dana, 1852 .....	40
<i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789) .....	40
Familia Liljeborgiidae Stebbing, 1899 .....	40
<i>Liljeborgia</i> sp. ....	40
<i>Listriella carinata</i> McKinney, 1979 .....	40
Familia Lysianassidae Dana, 1849 .....	40
<i>Concarnes concavus</i> (Shoemaker, 1933) .....	40
<i>Hippomedon</i> sp. ....	40
<i>Lysianopsis alba</i> Holmes, 1903 .....	40
<i>Shoemakerella cubensis</i> (Stebbing, 1897) .....	40
Familia Maxillipiidae Ledoyer, 1973 .....	41
<i>Maxillipius</i> sp. ....	41
Familia Oedicerotidae Lilljeborg, 1865 .....	41
<i>Hartmanodes</i> sp. ....	41
<i>Americhelidium americanum</i> (Bousfield, 1973) .....	41
<i>Periculodes</i> sp. ....	41
Familia Pardaliscidae Boeck, 1871 .....	41
<i>Halice</i> sp. ....	41
Familia Phoxocephalidae Sars, 1895 .....	41
<i>Eobrolgus spinosus</i> (Holmes, 1905) .....	42
<i>Harpinia</i> sp. ....	42
<i>Pseudharpinia</i> sp. ....	42
<i>Metharpinia floridana</i> (Shoemaker, 1933) .....	42
Familia Podoceridae Leach, 1814 .....	42
<i>Podocerus</i> sp. ....	42
Familia Stenothoidae Boeck, 1871.....	42
<i>Stenothoe gallensis</i> Walker, 1904 .....	42
Familia Synopiidae Dana, 1855 .....	42
<i>Synopia</i> sp. ....	42
<i>Garosyrhoe</i> sp. ....	43
<i>Syrhoe</i> sp. ....	43
Zonación – distribución .....	43
Familias y especies de anfipodos dominantes .....	43

Análisis exploratorio, agrupamientos y áreas relacionadas .....	49
Patrones de distribución .....	52
Indices ecológicos .....	57
Biogeografía .....	59
Discusión .....	63
Registros nuevos de anfípodos .....	63
Golfo de México .....	63
Mar Caribe .....	63
Composición y dominancia en la asociación de anfípodos.....	64
Golfo de México .....	64
Caribe mexicano .....	66
Patrones de distribución .....	67
Espacial .....	67
Golfo de México .....	67
Plataforma continental de Campeche .....	67
Bahía de Campeche .....	68
Plataforma continental, talud continental-Cordilleras Mexicanas y planicie abisal de Sigsbee .....	70
Caribe mexicano .....	71
Batimétrico .....	73
Golfo de México .....	73
Caribe mexicano .....	74
Diversidad .....	75
Apéndices .....	78
Literatura citada.....	81
Ensayo predoctoral (Examen de candidatura).....	93

## LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1	Rasgos geomorfológicos y toponimia del Golfo de México ..... 8
Figura 2	Rasgos geomorfológicos y toponimia del Caribe mexicano ..... 10
Figura 3	Sectores en el Golfo de México ..... 12
Figura 4	Ubicación de las localidades de muestreo en el GM y el NC..... 13
Figura 5	Patrón corporal básico de un anfípodo (Gammaridea) ..... 22
Figura 6	Esquema de un caprélido ..... 23
Figura 7	Esquema de un gammárido ..... 23
Figura 8	Distribución de las familias de anfípodos dominantes GM ..... 44
Figura 9	Dominancia acumulativa del número de especies GM ..... 46
Figura 10	Distribución de las familias de anfípodos dominantes Cm ..... 47
Figura 11	Dominancia acumulativa del número de especies Cm ..... 48
Figura 12	Distribución de la riqueza de especies y densidad GM ..... 49
Figura 13	Variación del número de especies y densidad en el GM ..... 50
Figura 14	Agrupamientos de las áreas en el GM ..... 51
Figura 15	Distribución de los datos de abundancia en el Cm ..... 52
Figura 16	Comparación de la densidad y el número de especies GM ..... 53
Figura 17	Valores de la abundancia y el número de especies Cm ..... 56
Figura 18	Relación entre la diversidad y la riqueza de especies GM ..... 58
Figura 19	Cladograma de consenso estricto en el GM ..... 61
Figura 20	Representación de las áreas de endemismo en el GM ..... 62

## LISTA DE TABLAS

		Pág.
Tabla 1	Campañas oceanográficas empleadas en el GM y NC .....	12
Tabla 2	Clasificación de los anfípodos bénticos .....	17
Tabla 3	Especies de anfípodos con ampliación geográfica GM .....	20
Tabla 4	Especies de anfípodos con ampliación geográfica Cm .....	21
Tabla 5	Especies de anfípodos y su valor de importancia GM .....	44
Tabla 6	Especies de anfípodos y su valor de importancia Cm .....	47
Tabla 7	Densidad y densidad relativa de los anfípodos GM .....	55
Tabla 8	Abundancia y abundancia relativa de los anfípodos Cm .....	57
Tabla 9	Diversidad, diversidad máxima y equitatividad en el GM .....	57
Tabla 10	Diversidad, diversidad máxima y equitatividad en el NC .....	58
Tabla 11	Lista de especies de anfípodos utilizada en el PAE .....	59
Tabla 12	Lista de localidades de muestreo utilizada en el PAE.....	60
Tabla 13	Áreas reconocidas en el árbol de consenso PAE .....	60
Tabla 14	Incremento en los registros de los anfípodos bentónicos GM...	66
Tabla 15	Número de especies de anfípodos registrados para México.....	67

## INTRODUCCIÓN

---

Los anfípodos se han adaptado a las condiciones ambientales de un número amplio de ecosistemas a través del tiempo. En el océano mundial, por ejemplo, han ocupado exitosamente ambientes sedimentarios del margen continental y la planicie abisal (Barnard & Karaman, 1991; Jarret & Bousfield, 1994b) como integrantes de las asociaciones bentónicas (Gage & Tyler, 1991; Guerra-García, 2003) y suprabentónicas (Mees & Jones, 1997). Dentro de estos ambientes destacan los sistemas deltaicos, las losas calcáreas, los fondos suaves de la plataforma y el talud continental, los cañones submarinos y las cuencas abisales (Bellan-Santini, 1999; Sorbe, 1999; Cartes *et al.*, 2001), donde los anfípodos constituyen uno de los grupos más diversos, numerosos y dominantes de la macrofauna (Cartes & Sorbe, 1999; Bachelet *et al.*, 2003).

Los anfípodos han sido reconocidos por su influencia en la estructura comunitaria (Myers, 1997), por su relación en la transferencia de materia y energía (Jarret & Bousfield, 1994a, Guerra-García & Takeuchi, 2002; Treude *et al.*, 2002) y por ser promotores de la bioturbación (Burton, 2002) y la estabilización sedimentaria en fondos suaves (Gage & Tyler, 1991). Asimismo, se han identificado como elementos potenciales en la regeneración de nitrógeno en sedimento (Gardner *et al.*, 1993) y como bioindicadores ambientales (Thomas, 1993a).

Hasta el momento el grupo contiene 158 familias (Martin & Davis, 2001; Vader, 2004) y alrededor de 8190 especies nominales a nivel mundial (Vader, 2003, 2004). Este orden incluye los subórdenes Caprellidea, Gammaridea, Hyperiidea e Ingolfiellidea, formas derivadas de un ancestro dulceacuícola (Barnard & Barnard, 1983). Su radiación adaptativa ha sido explicada sólidamente en términos de 26 centros tipológicos (Barnard & Karaman, 1991), originados de dos arquetipos hipotéticos: "morfo – corófidio" (Barnard & Barnard, 1983) y "morfo – gammárido" (Barnard & Karaman, 1991).

El conocimiento de la composición de anfípodos se encuentra en un cambio continuo por el desconocimiento de la riqueza de especies en más del 50 % del océano por debajo de la isóbata de los 200 m (Thurston, 2000). En América, las investigaciones para describir las familias, los géneros y las especies de los anfípodos se han intensificado con el propósito de documentar los patrones de distribución geográfica y batimétrica, la composición de especies o taxocenosis (Cartes & Sorbe, 1999) y la importancia de este orden en el ambiente marino (Bousfield & Shih, 1994; Bousfield & Hoover, 1997; Bousfield, 2000, 2001; Escobar-Briones *et al.*, 2002; Escobar-Briones & Winfield, 2003a, b).

El patrón de distribución batimétrica de los anfípodos bentónicos supone una disminución del número de especies y de su densidad con el aumento en la profundidad y la distancia de la costa (Bellan-Santini, 1990; Brandt, 1997; Cartes & Sorbe, 1999; Thurston, 2000). En el talud continental, no obstante, se ha

documentado un incremento en la sustitución, la riqueza y la abundancia de las especies (Bachelet *et al.*, 2003; Cartes *et al.*, 2003) como consecuencia de la variación e incremento de la materia orgánica exportada de la zona eufótica y de la plataforma continental adyacente (Sorbe, 1999).

Dicha distribución batimétrica puede diferir considerablemente entre áreas geográficas (Weisshappel & Svavarsson, 1998), lo que se ha atribuido a la textura sedimentaria, a la disponibilidad de complejos orgánicos particulados, al oxígeno intersticial y a la topografía e historia geológica, entre otras causas (Barnard, 1961a, b; Dickinson, 1978; Bellan-Santini, 1990, 1999; Márquez & Bellan-Santini, 1993).

Por otro lado, se ha reconocido un incremento en el número de especies endémicas batiales y abisales de anfípodos bentónicos (Bellan-Santini, 1999). Esto se atribuye a factores intrínsecos (desarrollo directo, dispersión mínima y cuidados parentales) (Bellan-Santini, 1990) y factores extrínsecos (historia geológica del área [Barnard, 1961a] y geomorfología regional [Cartes & Sorbe, 1999]), que en conjunto constituyen factores determinantes en el aislamiento de las nuevas especies. Adicionalmente, Barnard (1961a, b) y Barnard & Karaman (1991) reconocieron que por debajo de los 400 m de profundidad la mayoría de los anfípodos son estenobáticos, con una distribución geográfica restringida. De modo contrastante, Bellan-Santini (1990) registró especies euribáticas con una distribución amplia, tanto en la plataforma continental como en el talud superior.

De las 23 superfamilias de anfípodos (Bousfield & Shih, 1994; Bousfield, 2001), 19 han ocupado exitosamente el ambiente marino con una distribución batimétrica particular. El grupo "reptantia-lineata" (*sensu* Bousfield) domina en profundidades someras (<200 m), a diferencia del grupo "natantia-lanceolata" (*sensu* Bousfield), que predomina por debajo de los 200 m (Thurston, 2000).

Para el Golfo de México (GM), el análisis del orden Amphipoda se ha concentrado en ecosistemas litorales y en la plataforma continental de los sectores noreste (NE) y noroeste (NO) (Thomas, 1993b; Baldinger, 2000; LeCroy, 2000, 2001; Escobar-Briones & Winfield, 2003a). Los primeros resultados indican el predominio del grupo reptantia (atribuido al número elevado de especies de la superfamilia Corophioidea) en comparación con el natantia (Bousfield, 2000). Para el reborde continental y el talud superior del GM (201 – 500 m) existe solamente una compilación formal de especies (Escobar-Briones & Winfield, 2003a), con un desconocimiento de los anfípodos que viven por debajo de estas profundidades en todo el GM.

Como parte integral del proyecto de investigación "Bentos del mar profundo del Golfo de México", desarrollado por la Unidad Académica de Sistemas Oceanográficos y Costeros del ICMYL, el presente estudio aporta información nueva de los anfípodos bentónicos asociados a la plataforma y talud continentales y la planicie abisal de la región suroccidental del GM y el Caribe mexicano (Cm).

## ANTECEDENTES

---

Las expediciones oceanográficas para estudiar la fauna bentónica del GM datan de finales del siglo XIX y principios del XX (Shoemaker, 1933). Como resultado de estos muestreos a bordo de los buques "Albatros" (1885) y "Fish Hawk" (1901 – 1902) en el sector norte, Shoemaker describió los anfípodos *Ampelisca schellenbergi* Shoemaker, 1933, *Pontharpinia floridana* Shoemaker, 1933 y *Monoculodes nyei* Shoemaker, 1933 y amplió la distribución geográfica para *Leucothoe spinicarpa* (Abildgaard, 1789) (Shoemaker, 1933).

La campaña oceanográfica Johnson-Smithsonian Deep Sea (1933-1934) permitió ampliar la cobertura geográfica y batimétrica hacia el Mar Caribe (MC). De ésta se describieron a *Cyphocaris johnsoni* Shoemaker, 1934, *Westwoodilla longimana* Shoemaker, 1934 y *Rachotropis lobata* Shoemaker, 1934 (Shoemaker, 1934). En 1939, con la expedición Allan Hancock Atlantic a bordo del B/O "Velero III", se registraron nueve especies de la familia Ampeliscidae en la cuenca de Venezuela (Barnard, 1954) y en 1958, durante el 15<sup>vo</sup> crucero de la Universidad de Columbia a bordo del B/O "Vema", Barnard (1964) propuso cinco géneros y 20 especies nuevas de gammáridos para las cuencas de Colombia y Venezuela.

A mediados del siglo XX, el Departamento de Oceanografía de la Universidad de Texas A&M inició cruceros en el GM a bordo de los B/O "Alaminos" y "Orca", donde registró más de 200 especies de crustáceos bentónicos, entre los cuales se consideraron los anfípodos (Pequegnat & Chace, 1970).

El Laboratorio de Investigaciones Marinas de Recursos Naturales (actualmente Instituto de Investigaciones Marinas de la Florida) hizo una serie de cruceros en la plataforma oeste de Florida entre 1965 y 1967, conocidos como Hourglass Cruises, a bordo del B/O "Hernán Cortez". Los anfípodos recolectados en estos cruceros, con el apoyo de las colecciones científicas de los proyectos MAFLA 1977-1978, MARFIN-Geryon 1987-1988, Texas A&M MMS 1987-1988, Cayo Perdido 1989, GINS 1993 (Lowry & Stoddart, 1997), conformaron la base para la elaboración de las primeras claves de identificación para las familias Aoridae (Myers, 1981), Bateidae (Ortiz, 1991), Colomastigidae (LeCroy, 1995), Aristiidae, Cyphocarididae, Endeavouridae, Lysianassidae, Scopelocheiridae y Uristidae (Lowry & Stoddart, 1997).

McCain (1968) registró 28 especies de anfípodos caprélidos recolectados en el NE y NO del GM en profundidades menores a los 100 m. Entre 1965 y 1973 –1974 fueron desarrolladas tres campañas oceanográficas conjuntas entre la ex URSS y Cuba en la plataforma continental oeste de Florida, la sonda de Campeche y el sector noroccidental del Caribe. Como resultado fueron recolectadas 32 especies de anfípodos bentónicos agrupadas en 17 familias y 30 géneros (Ortiz, 1979a).

Con el auspicio de la Universidad de Texas durante 1976 (Proyecto Land Management), McKinney *et al.* (1978) describieron cuatro especies de anfípodos bentónicos recolectadas por el B/O "Longhorn" en la plataforma continental de Texas. Entre 1977 y 1993, el Laboratorio de Investigaciones Costeras del Golfo (University Southern Mississippi) formó una colección de anfípodos basada en una serie de estudios ecológicos de la familia Lysianassidae, principalmente de la plataforma continental del sector norte (N) del GM (Lowry & Stoddart, 1997).

Pequegnat *et al.* (1990) registraron 11 géneros del orden Amphipoda en los sectores NE y NO del GM. Los géneros *Pardisynopia*, *Byblis*, *Melita* y *Metaphoxus* fueron caracterizados como comunes. De acuerdo con estos autores, los anfípodos representaron el séptimo grupo más abundante de la macrofauna. Asimismo, notaron una disminución en el número de géneros desde los 118 m hasta los 975 m de profundidad.

En el Cm, Oliva-Rivera y Jiménez-Cueto (1992) elaboraron una guía para el reconocimiento de los anfípodos bentónicos en la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an. Thomas (1993b) propuso un manual de identificación para los anfípodos gammáridos de los arrecifes de coral del sur de Florida. Ortiz (1994) publicó la primera clave gráfica (no dicotómica) de identificación para los 137 géneros de anfípodos bentónicos en la zona costera de las Bermudas, los sectores NE, NO y parte del sureste (SE) del GM, así como la región noroccidental del MC.

Como resultado de los estudios OGMEX y COBEMEX en la parte mexicana del GM, Borja-Espejel (1998) registró 12 especies y ocho géneros de anfípodos (Caprellidea y Gammaridea) en la plataforma continental de Veracruz y Tamaulipas. Durante las campañas ABACO III y IV fueron identificadas 14 especies de anfípodos bentónicos (Gammaridea) asociadas a los abaricos costeros en la plataforma continental del suroeste (SO) del GM (Molina-Ruiz, 1998). Un año después, Rabalais *et al.* (1999) identificaron en las comunidades de la plataforma continental del GM a los anfípodos: *Ampelisca*, *Casco*, *Corophium*, *Erichthonius*, *Gammaropsis*, *Ischyrocerus*, *Phsica*, *Metopella*, *Photis*, *Stenopleutes*, *Stenothoe* y *Unciola*.

De las campañas OGMEX XVI y PROMEBIO I y III, Rodríguez-Pliego (1999, 2003) y Salas-Hernández (2001) documentaron al orden Amphipoda como un componente de la macro y meiofauna, desde la plataforma continental hasta la planicie abisal del SO del GM. LeCroy (2000, 2001) elaboró dos volúmenes, de una serie de cuatro, con la guía de identificación ilustrada para los anfípodos bentónicos de la costa oeste de Florida. En éstos se incluye a las familias Ampeliscidae, Amphilochidae, Amphitoidae, Aoridae, Argissidae, Gammaridae, Hadziidae, Haustoriidae, Isaedidae, Melitidae y Oedicerotidae. No obstante, en ninguna de las obras se considera a los anfípodos bentónicos que habitan debajo de los 100 m de profundidad.

Escobar-Briones y Winfield (2003a) compilaron 101 especies de anfípodos bentónicos para la plataforma continental (con el 95 % o 96 especies) y el talud

continental superior (con el 5 % o 6 especies) del GM (entre los 25 a 500 m de profundidad), agrupadas en 55 géneros y 26 familias en los subórdenes Caprellidea y Gammaridea. En el 2004, Ortiz *et al.* publicaron una clave gráfica (no dicotómica) para la identificación de ca. 300 especies de anfípodos bentónicos en ecosistemas someros (0 – 100 m de profundidad) del GM y el MC.

## **PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA**

---

El número de especies en un ecosistema se relaciona con la heterogeneidad y complejidad estructural del hábitat, las variaciones en el marco ambiental, el estado de perturbación (Escobar-Briones *et al.*, 2002), la historia natural de las especies, su biología y sus relaciones interespecíficas (Kikkawa, 1986).

En la plataforma continental exterior y el talud superior del GM se han registrado 101 especies de anfípodos bentónicos. Sin embargo, la hidrodinámica, los ambientes sedimentarios, la complejidad topográfica en el gradiente batimétrico, las estrategias del ciclo de vida de los anfípodos y sus mecanismos de colonización sugieren que esta cuenca oceánica es un espacio potencial para un número elevado de anfípodos bentónicos.

Así, el presente estudio pretende actualizar el estado del conocimiento de los anfípodos bentónicos en la plataforma continental, el talud continental y la planicie abisal del sector SO del GM y el Cm. Se enfatizan aspectos importantes como la composición de especies, los patrones de distribución espacial y batimétrico y el posible origen de este grupo de crustáceos en el GM.

## **OBJETIVO GENERAL**

---

Describir y analizar la taxocenosis de los anfípodos bentónicos, su distribución espacial y batimétrica en la plataforma continental, el talud continental y la planicie abisal del SO del GM y el Cm. Además de realizar un análisis biogeográfico de los taxones identificados en este estudio y que habitan el sector SO del GM.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

### **Taxocenosis:**

- Identificar las especies recolectadas en las campañas oceanográficas: EDWIN LINK (agosto, 1990), OGMEX XII (junio, 1994), OGMEX XVI (septiembre, 1997), SIGSBEE I (junio, 1997), SIGSBEE II (junio, 1999), ENOS I (marzo, 1998) y ENOS II (agosto, 1998) realizadas en el sector SO del GM y el Cm.
- Elaborar una clave ilustrada (dicotómica) para la identificación de los anfípodos bentónicos (Caprellidea y Gammaridea) asociados a la plataforma continental, el talud continental y la planicie abisal del SO del GM y el Cm.

- Determinar las especies que tienen una ampliación geográfica y registros nuevos para el GM y el Cm.

#### **Distribución – zonación:**

- Cuantificar las familias y las especies dominantes en la asociación de anfípodos bentónicos.
- Examinar la distribución geográfica con respecto a la profundidad/latitud de las especies de anfípodos bentónicos.
- Diferenciar los intervalos batimétricos donde ocurren las especies de anfípodos con base en un sistema de zonación.
- Explorar y definir las similitudes y los agrupamientos posibles entre las áreas geográficas estudiadas.
- Estimar la diversidad y la equitatividad de los anfípodos bentónicos.
- Sintetizar y comparar la información de este estudio con las publicaciones relacionadas con los anfípodos bentónicos en otros sectores del GM y el Cm.

#### **Biogeografía:**

- Realizar un análisis de parsimonia de endemismo en el sector SO del GM.
- Elaborar un cladograma de áreas con base en una matriz de especies y localidades de muestreo.
- Interpretar las relaciones entre las diferentes áreas de endemismo de acuerdo a los taxa compartidos.
- Reconocer las áreas de endemismo en el sector SO del GM y generar inferencias históricas de la posible incursión de los anfípodos bentónicos.

## **HIPÓTESIS**

---

Se espera que el número de especies de anfípodos bentónicos disminuya con el gradiente batimétrico y la distancia a la costa con un incremento en el número de especies endémicas. Estos anfípodos bentónicos incluirán especies con una distribución batimétrica y geográfica amplia y aquéllas con una distribución restringida. Asimismo, la incursión del grupo por debajo de los 200 m en el GM se podría atribuir a una invasión desde ambientes someros o a que las especies constituyen unidades endémicas.

## **ÁREA DE ESTUDIO**

---

#### **Golfo de México**

El GM es un cuenca oceánica semicerrada, con un área de  $1.51 \times 10^6$  km<sup>2</sup> (Wiseman & Sturges, 1999) y profundidades superiores a los 3700 m (Roberts *et al.*, 1999). Se conecta con el Océano Atlántico occidental por el estrecho de Florida y con el MC por el canal de Yucatán (Fig. 1). La plataforma continental ocupa el 30 % del área total (Rabalais *et al.*, 1999) y los demás ambientes de depósito el 70 %. Durante los meses de octubre a abril se presentan fuertes

“nortes”, derivados del intercambio entre las masas de aire frío y seco que provienen del continente y las masas de aire propias del golfo, de origen marítimo y tropical (Monreal-Gómez & Salas de León, 1997).

La plataforma y el talud continental superior están divididos en dos provincias, una terrígena y otra carbonatada (Uchupi, 1975), separadas por el cañón de De Soto y el de Campeche. La zona terrígena, localizada en el NO y SO, es el resultado de la actividad tectónica de la cuenca, relacionada con intrusiones salinas, la corriente costera y el acarreo masivo de sedimentos de los ríos Mississippi, Bravo, Pánuco y Soto la Marina (Bryant *et al.*, 1991). Entre los sectores NO y SO existe un margen continental estrecho de talud abrupto, con plegamientos paralelos a la línea de costa denominados Cordilleras Mexicanas (Antoine *et al.*, 1974).

Hacia el este (E) y sur (S) del talud se extiende una planicie abisal amplia, que separa las Cordilleras Mexicanas de los nodos de Sigsbee al SE y de los de Campeche al S (Uchupi, 1975). En esta zona abisal se encuentran diápiros salinos que continúan en dirección S y SO hacia el banco de Campeche. Esta área presenta lodos de origen terrígeno depositados por los ríos Bravo y Mississippi, con una influencia de la hidrodinámica superficial y el efecto de los anillos liberados de la Corriente de Lazo (CL) que se trasladan en dirección O (Escobar-Briones *et al.*, 1999).

La zona carbonatada se ubica en la plataforma O de Florida y al norte (N) de la península de Yucatán (PY) sobre el escarpe de Campeche, con una influencia menor de aportes continentales sobre la plataforma y el talud continental (Escobar-Briones *et al.*, 1997). El tipo de sedimento es de origen biogénico (Lecuanda & Ramos, 1985) y en regiones someras hay sedimentos lodosos y carbonatados, resultado de la influencia de comunidades arrecifales (Pica-Granados *et al.*, 1991).

En la columna de agua del GM se ha reconocido una capa de mezcla que se extiende entre los 100 y los 175 m de profundidad, por debajo de la cual se presenta una estratificación (Escobar-Briones *et al.*, 1999). El Agua Subtropical Subsuperficial y el Agua Común del GM existen entre los 0 y los 250 m (Monreal-Gómez & Salas de León, 1997). En el primer caso, se distinguen el Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe (22.5 °C y 36.60 ups, *unidades prácticas de salinidad*) y el Agua Subtropical Subsuperficial del GM (22 °C y 36.40 ups), cuya formación se atribuye a los procesos de mezcla convectiva, a los frentes fríos y a la corriente de deriva (Nowlin, 1972; Elliot, 1982).

La formación del Agua Común del GM (22.5 °C y 36.40 ups) se relaciona con el proceso de mezcla en la capa superior y a la colisión que sufre el giro anticiclónico con el talud y la plataforma continental en el O del golfo (Vidal *et al.*, 1992).

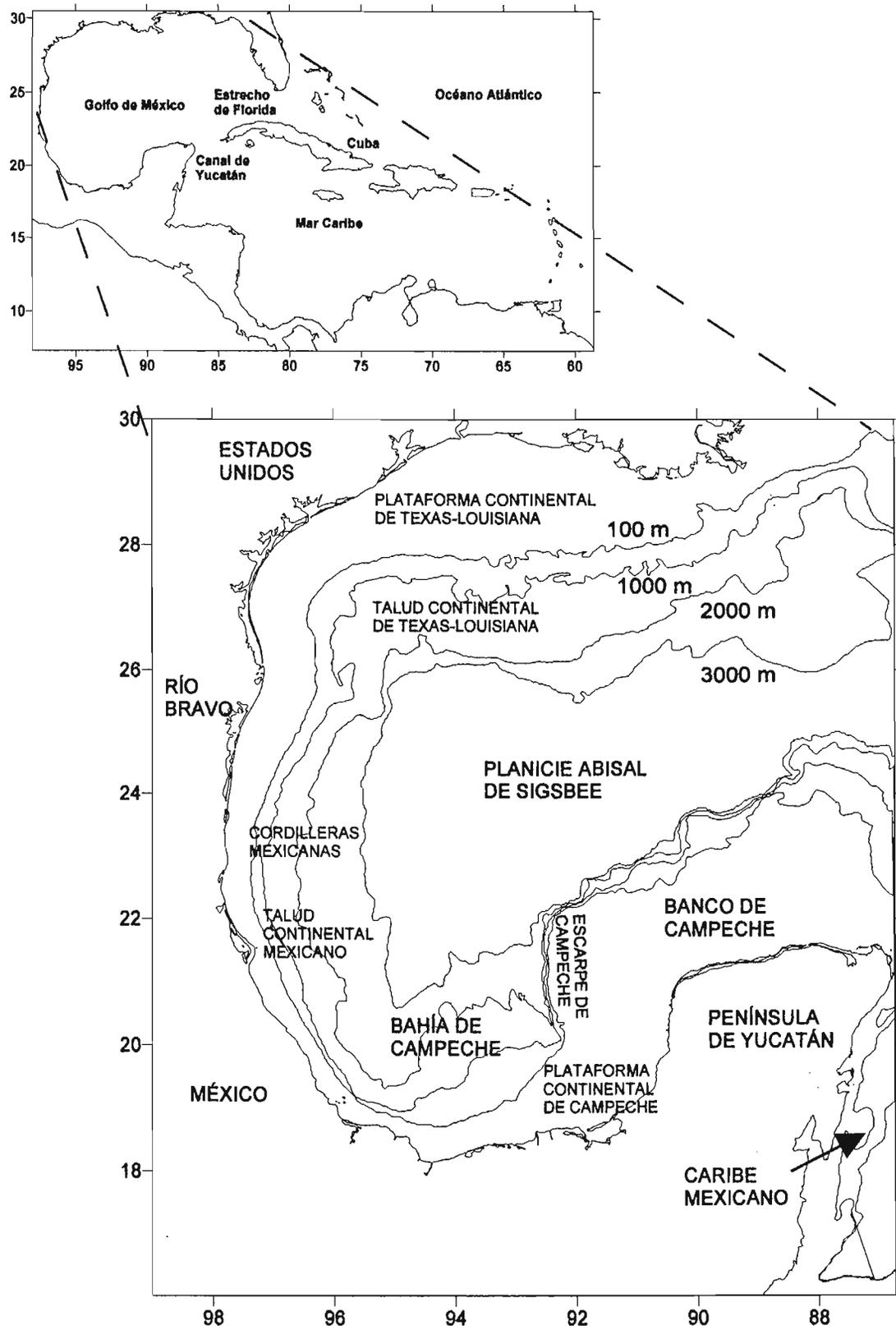


Figura 1. Principales rasgos geomorfológicos y toponimia del Golfo de México y del Caribe mexicano

La capa mínima de oxígeno se ubica entre los 250 y 900 m de profundidad, que corresponde al talud superior (19.0 – 6.3°C y 36.0 – 35.0 ups) (Pica-Granados *et al.*, 1991). Entre los 500 a 1500 m de profundidad se localiza un remanente del Agua Intermedia Antártica (6.2 °C y 34.88 ups) y a una profundidad mayor de los 1500 m el Agua Profunda NorAtlántica (4.4 °C y 34.97 ups) (Nowlin, 1971; Monreal-Gómez & Salas de León, 1997).

La dinámica del GM se relaciona con la acción del viento y el transporte de agua que entra por el canal de Yucatán y sale por el estrecho de Florida. La circulación superficial–subsupsuperficial se caracteriza por la CL, el giro anticiclónico, la circulación ciclónica en áreas particulares, una corriente intensa de frontera oeste y los frentes oceánicos y meandros asociados a la CL (Monreal-Gómez & Salas de León, 1997). En el SO del GM, Merrell & Morrison (1981) cuantificaron pares de giros ciclónicos – anticiclónicos y Vidal *et al.* (1994a) diferenciaron una triada ciclónico–anticiclónico–ciclónico, que generan por surgencia una producción primaria elevada a lo largo del reborde continental. En primavera e invierno se presenta una surgencia en la plataforma oriental de la PY (Monreal-Gómez *et al.*, 1999) atribuida, entre otras causas, a la fricción del fondo que sufre la Corriente de Yucatán al chocar con el talud continental (Merino-Ibarra, 1997).

El patrón de circulación profunda se caracteriza por una circulación inversa (giro ciclónico) (Hoffman & Worley, 1986) que se intensifica en el fondo. La morfometría por debajo de la isóbata de los 2000 m representa un factor importante en la circulación profunda e incide en el proceso de fricción, en la velocidad y en el cambio de dirección de los giros formados (Welsh & Inoue, 2000). Dicha circulación profunda ha sido asociada a factores diferentes: a las ondas topográficas de Rossby (Hamilton, 1990), a los giros que se desprenden de la CL y al cambio en la vorticidad (Sturges *et al.*, 1993; Welsh & Inoue, 1996).

### **Caribe mexicano**

El Caribe mexicano (Cm) o sector norte del Caribe (NC) se ubica en el NO del MC en la costa del estado de Quintana Roo e incluye desde la frontera con Belice hasta la isla Contoy, en el canal de Yucatán. La presencia de un sistema arrecifal mixto compuesto por arrecifes de barrera y bordeantes constituye la característica más sobresaliente de esta porción tropical (Jordán-Dahlgren, 1993). La plataforma, soporte para estas formaciones coralinas, es una losa calcárea de origen marino del Mioceno y Plioceno (López-Ramos, 1983) y donde el depósito, el relleno, la compactación y la litificación son por sedimentos biogénicos (Gutiérrez-Carbonell *et al.*, 1993).

La extensión de este sistema arrecifal varía en el gradiente latitudinal y su grado de desarrollo relativo está determinado por la morfología de la losa calcárea e insular (Jordán-Dahlgren, 1989a). Estos arrecifes pueden caracterizarse como formaciones alargadas y paralelas a la costa, con un crecimiento sobre la orilla o estar separadas por un canal incipiente (bordeantes) o por una laguna bien formada (barreras) con arrecifes internos (Jordán-Dahlgren, 1993). En el caso de las formaciones bordeantes, Guilcher (1988) propuso tres variantes en la región:

un canal bien definido y ubicado entre la línea de costa y la cresta arrecifal, con el canal incipiente o sin éste. En el territorio nacional existen elevaciones arrecifales alargadas (Fig. 2) que constituyen la isla Cozumel (IC), el banco Arrowsmith (BA) y el banco Chinchorro (BCH) (Secretaría de Marina, 1984).

Jordán-Dahlgren (1993) dividió al sistema arrecifal en tres zonas, de acuerdo a su grado de desarrollo relativo: Caribe sur (ZS), Caribe centro – norte (ZC – N) y Cozumel (Fig. 2). La primera, caracterizada por su desarrollo amplio desde la cresta hasta el arrecife frontal, con una extensión desde la frontera con Belice hasta los 19° 05' N. La ZC – N ocupa desde la latitud anterior hasta la isla Contoy, inclusive el arrecife de sotavento de la IC, caracterizada por un desarrollo reducido del arrecife frontal en comparación con el arrecife posterior y, finalmente, los arrecifes profundos del SO de Cozumel con un grado de desarrollo amplio entre los 10 y 50 m de profundidad.

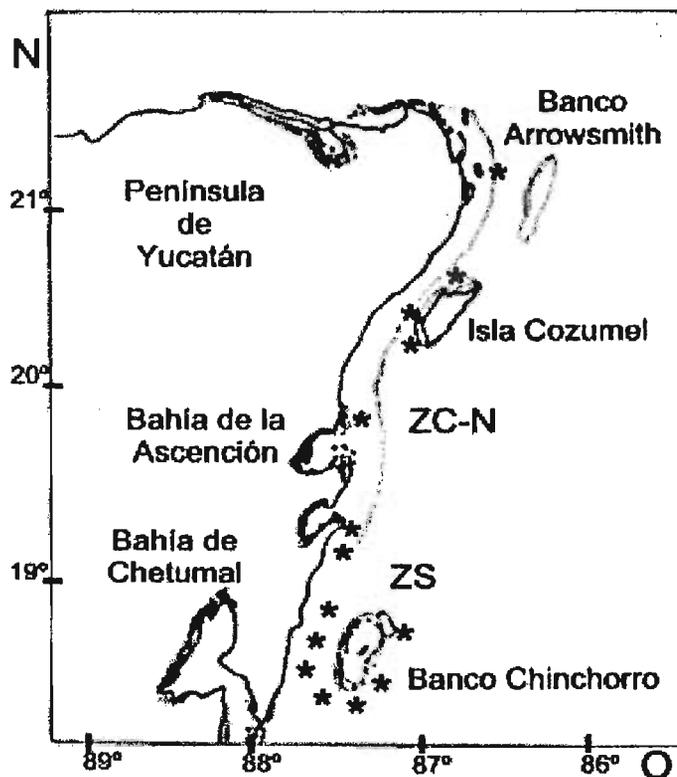


Figura 2. Principales rasgos geomorfológicos y toponimia del Caribe mexicano; se muestra la ubicación de las zonas del sistema arrecifal y los sitios de muestreo. ZC-N, zona centro-norte; ZS, zona sur. (tomado y modificado de Jordán-Dahlgren, 1989a).

Para las zonas centro y sur, Gutiérrez-Carbonell *et al.* (1993) definieron estructuralmente estas formaciones en el gradiente batimétrico de acuerdo a la presencia de una laguna arrecifal, una cresta arrecifal, un arrecife frontal con una pendiente pronunciada y, finalmente, un cantil por debajo de los 60 m en promedio, donde ocurre una “caída” de la horizontal con la formación de una pared

casi vertical o cantil (Carranza-Edwards com. pers.) hasta profundidades de 1500 – 2000 m (Secretaría de Marina, 1984; J. Sheinbaum, com. pers.). En cambio, para la ZC – N, Jordán-Dahlgren (1989a, b) diferenció cinco subzonas en un perfil perpendicular a la costa (0 – 4000 m de distancia y los 0 – 40 m de profundidad): lagunar, arrecife posterior, rompiente, arrecife frontal y plataforma arenosa.

Por otro lado, en el MC se han reconocido cuatro masas de agua por debajo de la capa de mezcla, ubicada de 0 a 50 m de profundidad (Gallegos & Czitrom, 1997): el Agua Subsuperficial Subtropical del Atlántico del Norte, entre los 50 a 250 m de profundidad (21 – 23 °C y 36.6 – 37 ups); el Agua Central del Atlántico Noroccidental, entre los 250 a 750 m (7 – 20 °C y 35 – 36.7 ups); el Agua Intermedia del Antártico, entre los 750 a 950 m de profundidad (2 – 6 °C, 33.8 – 34.8 ups) y el Agua Profunda del Atlántico Norte, ubicada de los 950 m hasta el fondo marino (1.5 – 4 °C, 34.8 – 35 ups), cuyo volumen representa el 73 % del MC (Gallegos & Czitrom, 1997). Particularmente en el Cm, además de la capa de mezcla, existen las masas de agua Subsuperficial Subtropical del Atlántico del Norte y el Agua Central del Atlántico Noroccidental, como una consecuencia de las variaciones en la profundidad a lo largo de la losa carbonatada y las características geomorfológicas (Gallegos & Czitrom, 1997).

El patrón de circulación superficial – subsuperficial en el Cm se encuentra determinado por la influencia de la Corriente de Yucatán y la geomorfología litoral. Con respecto al balance general del flujo neto se diferencia una trayectoria de la corriente hacia el norte – noreste, paralela a la costa y una contracorriente en dirección sur, pegada a la línea de costa (Merino-Ibarra, 1986). Asimismo, se genera una interacción entre la corriente cercana a la costa y los bordes o puntas sobresalientes, que ocasionan giros ciclónicos pequeños en áreas o sectores muy localizados, p.e. Tulum, boca de Paila, bahía de la Ascensión, punta Herrero, Majahual y Xcalak (Merino-Ibarra, 1986).

### **Sectores en el Golfo de México**

Con el propósito de tener un marco de referencia operativo en la discusión de la distribución geográfica de los organismos, y en particular las especies bentónicas, el GM se ha subdividido en cuadrantes a lo largo del meridiano 90 y paralelo 25 (Antoine, 1972; Pequegnat & Pequegnat, 1970), esquema utilizado en este trabajo (Fig. 3).

La elección de los límites referidos fue con base en la CL, la influencia del río Mississippi y los ríos ubicados a lo largo de la costa, desde Tamaulipas hasta Tabasco, las provincias carbonatadas y terrígenas y la complejidad estructural en la plataforma – talud frente a Texas y en la bahía de Campeche (BC) (Pequegnat & Pequegnat, 1970).

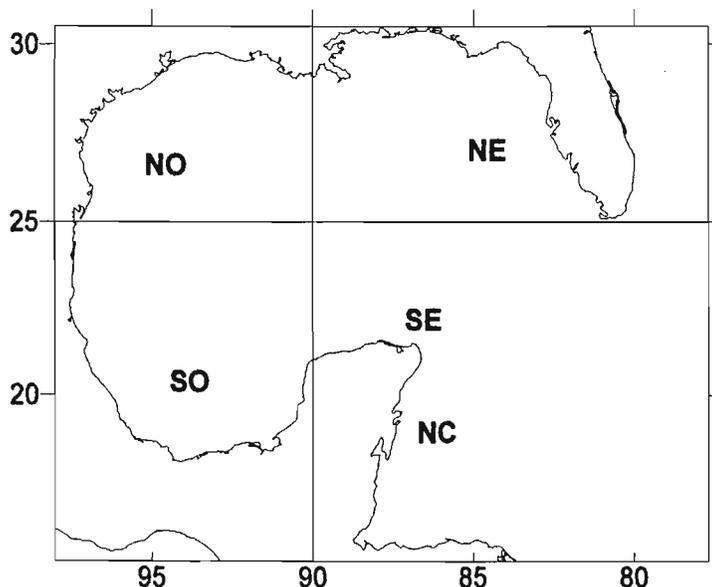


Figura 3. Ubicación de los sectores en el Golfo de México, se muestra el sector norte del Caribe. NE, noreste; NO, noroeste; SO, suroeste; SE, sureste; NC, sector norte del Caribe (tomado y modificado de Pequegnat y Pequegnat, 1970).

## METODOLOGÍA

### TRABAJO DE CAMPO

#### Golfo de México

Los muestreos fueron realizados entre 1994 y 1999 en el sector SO del GM (entre 18° 38' y 25° 27' N – 92° 19' y 97° 12' O) en seis campañas oceanográficas a bordo del B/O Justo Sierra – UNAM. El intervalo de profundidad en este estudio fue de los 21 a los 3700 m (Tabla 1), considerando la plataforma continental, el reborde y el talud continental, la elevación continental y la planicie abisal de Sigsbee.

Tabla 1. Campañas oceanográficas realizadas en el Golfo de México y en el Caribe mexicano para recolectar los anfipodos bentónicos (1990 – 1999). ENOS 1, ENOS 2 y OGMEX 16 incluyen la Bahía de Campeche. PC, plataforma continental; PA, planicie abisal

Campaña Oceanográfica	Fecha	Intervalo de profundidad	Ubicación geográfica
SIGSBEE I	Jun - 1997	200 - 3700 m	Tamaulipas PC - PA
SIGSBEE II	Jun - 1999	76 - 3360 m	Veracruz PC - PA
ENOS 1*	Mar - 1998	142 - 2300 m	Bahía de Campeche
ENOS 2*	Jun - 1998	174 - 3560 m	
OGMEX 16*	Sep - 1997	21 - 2230 m	PC de Campeche
OGMEX 12	Jun - 1994	21 - 226 m	
EDWIN LINK	Ago - 1990	25 - 419 m	Canal de Cozumel a Banco Chinchorro

De los 112 sitios de muestreo utilizados en los seis cruceros (*SIGSBEE I*, SBI; *SIGSBEE II*, SBII; *ENOS 1*, EN1; *ENOS 2*, EN2; *OGMEX 12*, OG12 y *OGMEX 16*, OG16) en sólo 54 (48%) se encontraron anfípodos bentónicos (Apéndice 1). El posicionamiento gráfico (Fig. 4) de los sitios de muestreo (Apéndice 1) fue realizado con el apoyo del software SURFER V.5.

Se utilizó un nucleador de caja tipo GOMEX (0.06 m<sup>2</sup>) (Boland & Rowe, 1991) y un USNEL (0.25 m<sup>2</sup>) (Holme & McIntyre, 1987) en fondos suaves, considerando de tres a cinco subáreas o submuestras (0.030 y 0.063 m<sup>2</sup> respectivamente) en el interior del nucleador cuya superficie no haya sido perturbada. La macrofauna endobéntica se obtuvo de los 10 cm superficiales del sedimento, para ser tamizadas a bordo con mallas de 500, 250 y 125 µm (Escobar-Briones *et al.*, 1997, 1999). El sedimento acumulado en los tamices y la macrofauna separada durante el proceso de tamizado se fijó en cubierta con etanol al 96 %, con el fin de que a futuro se puedan desarrollar estudios moleculares.

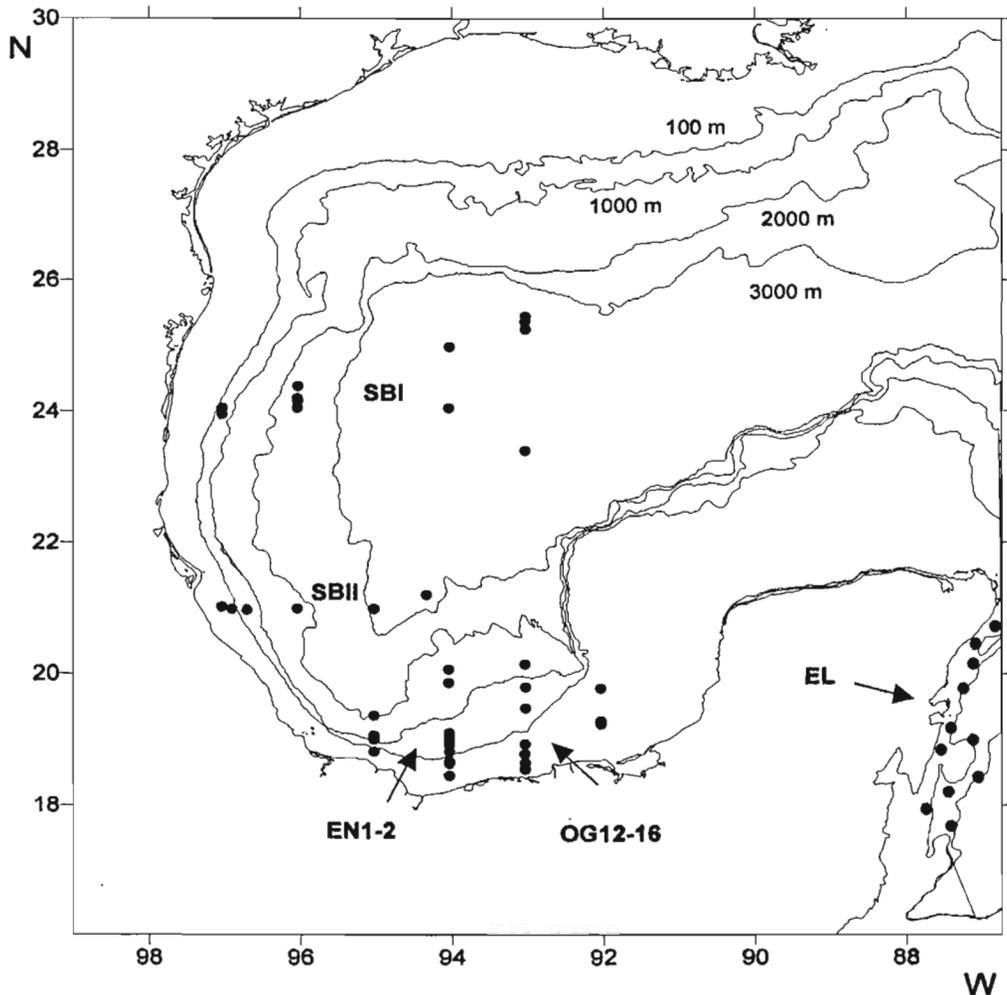


Figura 4. Ubicación de los sitios de muestreo en el Golfo de México y en el Caribe mexicano. Se muestran las campañas oceanográficas SBI, Sigsbee I; SBII, Sigsbee II; EN1 – 2, ENOS 1 y 2; OG 12 – 16, OGMEX 12 y 16; EL, Edwin Link.

## Caribe mexicano

Los muestreos en el Cm se realizaron desde la IC hasta BCH durante la campaña oceanográfica EDWIN LINK (Fig. 2, 4) a bordo del B/O Seward Johnson (agosto de 1990), entre los 25 y 419 m de profundidad (Tabla 1). Los organismos se recolectaron con el brazo mecánico del sumergible Johnson Sea-Link. El material fue separado a bordo e incluyó solamente la fauna críptica y la asociada a restos de coral y algas depositadas en el fondo. De los 33 sitios de muestreo incluidos en esta campaña, en sólo 14 (42 %) se recolectaron anfípodos (Apéndice 1).

## TRABAJO DE LABORATORIO

### Taxocenosis

Los anfípodos fueron identificados a nivel específico de acuerdo con las claves, ilustraciones y descripciones de McCain (1968), Bousfield (1973), McKinney *et al.* (1978), Myers (1981), Lowry (1984), Barnard & Karaman (1991), LeCroy (1995, 2000, 2001), Ortiz (1991, 1994), Bousfield & Hoover (1997), Lowry & Stoddart (1997) y Ortiz *et al.* (2002). En el caso de organismos incompletos y maltratados se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible. Se empleó el esquema de jerarquía taxonómica de Martin & Davis (2001) desde filo a suborden y el de Bousfield (2001) para superfamilia a subfamilia.

La clave dicotómica para la identificación de los subórdenes Caprellidea y Gammaridea reconocidos en este estudio, consideró las especies recolectadas en los siete cruceros oceanográficos, además de las especies compiladas por Escobar-Briones & Winfield (2003a) para la plataforma y el talud continental. Asimismo, diferentes publicaciones fueron utilizadas como material de apoyo: Shoemaker (1933, 1934), Barnard (1954, 1964, 1969, 1971), McCain (1968), Bousfield (1973), McKinney *et al.* (1978), Myers (1981), Lowry (1984), Laubitz (1993), Barnard & Karaman (1991), LeCroy (1995, 2000, 2001), Ortiz (1991, 1994), Bousfield & Hoover (1997), Lowry & Stoddart (1997), Thomas (1997), Ortiz & Jimeno (2001) y Ortiz *et al.* (2002).

Los resultados de la composición específica de este estudio fueron sintetizados y confrontados con la información publicada en otros sectores del GM y el Cm (Barnard, 1954, 1964, 1971; Ortiz, 1979a, b, 1991; Myers, 1981; Pequegnat *et al.*, 1990; Thomas & Barnard, 1991; Oliva-Rivera & Jiménez-Cueto, 1992, 1997; LeCroy, 1995, 2000, 2001; Carrera & Vargas, 1997; Lowry & Stoddart, 1997; Borja-Espejel, 1998; Molina-Ruiz, 1998; Oliva-Rivera, 1998, 2003; Bousfield, 2001 y Escobar-Briones & Winfield, 2003a) correspondientes a registros de profundidades similares, para lo cual se elaboraron cuadros comparativos que permitieron evaluar la riqueza del orden Amphipoda en estas regiones.

### Zonación – distribución

El sistema de zonación batimétrico empleado en este trabajo se fundamentó en los tres rasgos geomorfológicos principales e incluyó la plataforma continental ( $\leq$  200 m de profundidad), el talud continental (entre los 201 m hasta los 2000 m) y la

planicie abisal (>2001 m de profundidad). Por su parte, la distribución de los anfípodos bentónicos fue señalada en cartas con batimetría del GM y el Cm.

La abundancia (N) de cada especie fue estandarizada como densidad o individuos por metro cuadrado ( $n$ , ind·m<sup>-2</sup>) (Holme & McIntyre, 1987). Asimismo, en cada sitio de muestreo se indicó la riqueza específica como el número de especies (s). El índice del valor de importancia (IVI) fue estimado para cada especie. Este índice refleja el predominio de cada especie en la asociación de organismos al considerar la abundancia o densidad (100 %) y la frecuencia (100 %) relativas (Brower *et al.*, 1998). Con el porcentaje acumulado ( $\leq 200$  %) del IVI por especie, se elaboró la curva de dominancia acumulativa para el grupo de anfípodos (Cartes *et al.*, 2001).

El análisis exploratorio de los datos se diseñó conforme a Wheater & Cook (2000) y Hair *et al.*, (2000) empleando el software STATISTICA V.5.1 y el programa Biodiversity (McAleece *et al.*, 1997). En éste se incluyó: el examen gráfico de los datos (forma de distribución), la comprobación de los supuestos básicos del análisis de los datos (normalidad, homocedasticidad) y la elección entre la ruta paramétrica o la no-paramétrica.

La prueba no paramétrica Kruskal-Wallis ( $H$ ,  $gl = k-1$ ,  $p < 0.05$ ) fue utilizada para comprobar diferencias significativas entre los cruceros oceanográficos en el GM. Esta prueba, equivalente y con la misma potencia que el ANOVA, se aplica cuando hay violación al supuesto de la normalidad, existen más de dos tratamientos y cada uno tiene número diferente de réplicas o subáreas (Scheffler, 1981; Sokal & Rohlf, 1988). La matriz de datos incluyó los valores de abundancia, densidad y riqueza específica. Además, para evaluar la existencia de posibles agrupamientos entre las áreas se calculó el índice de similitud Bray-Curtis. Este índice ignora los casos de especies ausentes en algunas intersecciones de la matriz o una asociación dominada por pocas especies muy abundantes. Así, las especies raras adicionan muy poco al valor del coeficiente (Krebs, 1989).

Asimismo, se estimó la diversidad de especies, la diversidad máxima y la equitatividad de acuerdo al índice de Shannon-Wiener ( $H'$  log base 2) para cada agrupamiento (Bray-Curtis) y zona batimétrica. El uso de este índice se recomienda en los casos de igualdad del tamaño de los individuos, aleatoriedad de las muestras (Pielou, 1983), incidencia alta de especies raras y mayor peso a la riqueza de especies (Krebs, 1989; Gage *et al.*, 2002).

La prueba  $\chi^2$  ( $gl = n - 1$ ,  $p < 0.005$ ) fue utilizada para comprobar la continuidad o discontinuidad entre las ZS y ZC-N del Cm de acuerdo a su composición de especies. Esta técnica no-paramétrica se aplica cuando hay una distribución libre de los datos o para probar la independencia u homogeneidad entre dos o más poblaciones de datos para una característica (Scheffler, 1981; Sokal & Rohlf, 1988). La matriz de datos se generó con las especies y los valores de N para las ZS y ZN-C del Cm.

## Biogeografía

El análisis biogeográfico consideró una fase exploratoria preliminar de la matriz de datos (localidad de muestreo vs especies) con el propósito de identificar si algún género cumplía los criterios de distribución amplia y presencia recurrente en la plataforma continental, el talud continental y la planicie abisal del GM. Al concluir que ningún taxón cumplía con los dos supuestos obligatorios se optó paralelamente por la identificación de áreas de endemismo utilizando una metodología cladista.

Esta metodología puede deducir el origen o la incursión de las especies en un área particular, además de resolver relaciones entre áreas diferentes u obtener áreas de endemismo (Escalante-Espinosa & Morrone, 2003). Se asume, en primera instancia, la existencia de una historia común para explicar los agrupamientos de áreas con base en la comparación de especies y taxones supraespecíficos (Myers, 1991; Morrone, 1994).

Se utilizó el análisis de parsimonia de endemismo (PAE) para clasificar las áreas en el SO del GM con base en sus taxones compartidos, al considerarlos como caracteres mediante la solución más simple (Crisci *et al.*, 2000). Este análisis emplea un algoritmo de parsimonia (aquél que incluya el número menor de pasos donde se maximicen las relaciones genealógicas) para obtener el cladograma de áreas establecido por los taxones reconocidos (Rosen, 1988) y deducir posibles relaciones entre las áreas.

El PAE fundamentado en sitios o localidades permite obtener el cladograma de consenso estricto (contiene los componentes que se repiten en todos los cladogramas originales) en donde los sitios se encuentran agrupados por la presencia de sinapomorfias geográficas (caracteres derivados y compartidos por dos o más áreas; *especies compartidas*) directamente de las distribuciones de los organismos en el hábitat (Escalante-Espinosa & Morrone, 2003). Se utilizó el programa WINCLADA V 0.9.99 beta (Nixon, 1999) para realizar el PAE.

De acuerdo con el protocolo propuesto por Morrone (1994), en este estudio se utilizaron las localidades con el número mayor de especies y ubicados en todo el intervalo batimétrico de recolecta para construir la matriz de datos. En ésta, las columnas representaron los taxones y los renglones las localidades de recolecta. Si el taxón estaba presente en la localidad se anotaba el 1 y el 0 cuando estaba ausente. Para enraizar el árbol, se adicionó un área hipotética codificada con 0 en todas las columnas. Con el cladograma de consenso estricto se identificaron los grupos de áreas definidos por al menos dos taxones y, finalmente, se ubicaron los grupos formados en las cartas con batimetría del GM para reconocer las áreas de endemismo.

## RESULTADOS

### Taxocenosis

Se identificaron un total de 72 especies de anfípodos bentónicos (56 para el GM y 23 para el Cm, de las cuales siete habitaron ambos ecosistemas marinos) distribuidas en 14 superfamilias, 23 familias y siete subfamilias de los subórdenes Caprellidea y Gammaridea (Tabla 2).

### Tabla 2. Clasificación de los anfípodos bentónicos

Con base en Martin & Davis (2001) y Bousfield (2001)  
Golfo de México, GM; Caribe mexicano, Cm.

#### Filo Arthropoda

Subfilo Crustacea Brünnich, 1772

Clase Malacostraca Latreille, 1802

Subclase Eumalacostraca Grobben, 1892

Superorden Peracarida Calman, 1904

Orden Amphipoda Latreille, 1816

Suborden Caprellidea Leach 1814

Superfamilia Caprelloidea Laubitz, 1993

Familia Caprellidae White, 1847

1. *Caprella* sp.

GM

2. *Caprella danilevskii* Czerniavski, 1868

GM

3. *Caprella equilibra* Say, 1818

GM

4. *Caprella penantis* Leach, 1814

GM

Familia Pariambidae Laubitz, 1993

5. *Deutella* sp.

GM

6. *Deutella incerta* (Mayer, 1903)

GM

7. *Hemiaegina minuta* Mayer, 1890

GM

8. *Paracaprella pusilla* Mayer, 1890

GM

Familia Phtisicidae Vassilenko, 1968

9. *Hemiproto wigleyi* McCain, 1968

GM

10. *Phtisica* sp.

GM

11. *Phtisica marina* Slabber, 1769

GM

Suborden Gammaridea Latreille, 1803

Superfamilia Ampeliscoidea Bousfield, 1979

Familia Ampeliscidae Costa, 1857

12. *Ampelisca* sp.

GM-Cm

13. *Ampelisca agassizi* (Judd, 1896)

GM

14. *Ampelisca bicarinata* Goeke & Heard, 1983

GM-Cm

15. *Ampelisca holmesi* Pearse, 1908

NC

16. *Ampelisca lobata* Holmes, 1908

GM

17. *Ampelisca parapacifica* Goeke & Heard, 1984

GM

18. *Ampelisca vadorum* Mills, 1963

GM-Cm

19. *Ampelisca vernilli* Mills, 1967

GM-Cm

20. <i>Byblis</i> sp.	GM
21. <i>Haploops</i> sp.	Cm
Superfamilia Corophioidea Barnard & Barnard, 1983	
Familia Aoridae Stebbing, 1899	
22. <i>Bemlos</i> sp.	Cm
23. <i>Grandidierella</i> sp.	Cm
24. <i>Lembos</i> sp. s. s.	GM
25. <i>Rudilemboides naglei</i> Bousfield, 1973	Cm
Familia Corophiidae Dana, 1849	
Subfamilia Corophiinae Bousfield & Hoover, 1997	
26. <i>Apocorophium acutum</i> (Chevreux, 1908)	GM
27. <i>Apocorophium simile</i> (Shoemaker, 1934)	GM
28. <i>Corophium</i> sp.	GM
29. <i>Monocorophium acherusicum</i> (Costa, 1851)	GM
30. <i>Monocorophium insidiosum</i> (Crawford, 1937)	GM
Familia Isaedidae Dana, 1855	
31. <i>Chevalia</i> sp.	Cm
32. <i>Photis</i> sp.	GM
Familia Ischyroceridae Stebbing, 1899	
33. <i>Cerapus</i> sp.	GM-Cm
34. <i>Erichthonius</i> sp.	GM-Cm
35. <i>Erichthonius brasiliensis</i> (Dana, 1853)	GM
Familia Podoceridae Leach, 1814	
36. <i>Podocerus</i> sp.	GM
Superfamilia Eusiroidea Bousfield, 1979	
Familia Bateidae Stebbing, 1906	
37. <i>Carinobatea cuspidata</i> Shoemaker, 1926	GM
Familia Eusiridae Stebbing, 1888	
38. <i>Eusiroides</i> sp.	GM
Superfamilia Gammarioidea Bousfield, 1977	
Familia Melitidae <i>sensu</i> Jarret & Bousfield, 1996	
39. <i>Dulichella appendiculata</i> (Say, 1818)	Cm
40. <i>Elasmopus</i> sp.	Cm
41. <i>Elasmopus rapax</i> Costa, 1853	Cm
42. <i>cf Maera jerrica</i> Krapp-Schickel & Jarret, 2000	Cm
Superfamilia Leucothoidea Bousfield, 1979	
Familia Leucothoidae Dana, 1852	
43. <i>Leucothoe</i> sp.	Cm
44. <i>Leucothoe spinicarpa</i> (Abildgaard, 1789)	Cm
Familia Maxillipiidae Ledoyer, 1973	
45. <i>Maxillipius</i> sp.	GM
Superfamilia Liljeborgioidea Bousfield, 1979	
Familia Liljeborgiidae Stebbing, 1899	
46. <i>Liljeborgia</i> sp.	GM
Superfamilia Lysianassoidea Lowry & Stoddart, 1997	
Familia Lysianassidae Dana, 1849	

Subfamilia Lysianassinae Dana, 1849	
47. <i>Concarnes</i> sp.	GM-Cm
48. <i>Concarnes concavus</i> (Shoemaker, 1933)	GM
49. <i>Lysianopsis</i> sp.	Cm
50. <i>Lysianopsis alba</i> Holmes, 1903	Cm
Subfamilia Tryphosinae Lowry & Stoddart, 1997	
51. <i>Hippomedon</i> sp.	GM
Superfamilia Oedicerotoidea Bousfield, 1979	
Familia Oedicerotidae Lilljeborg, 1865	
52. <i>Americhelidium</i> sp.	GM
53. <i>Americhelidium americanum</i> (Bousfield, 1973)	GM
54. <i>Hartmanodes</i> sp.	GM
55. <i>Periocolodes</i> sp.	GM
Superfamilia Pardaliscoidea Bousfield, 1979	
Familia Pardaliscidae Boeck, 1871	
56. <i>Halice</i> sp.	GM
Superfamilia Phoxocephaloidea Bousfield, 1979	
Familia Phoxocephalidae Sars, 1895	
Subfamilia Broilginae Barnard & Drummond, 1978	
57. <i>Eobroigus</i> sp.	GM
58. <i>Eobroigus spinosus</i> (Holmes, 1905)	GM
Subfamilia Harpiniinae Barnard & Drummond, 1978	
59. <i>Harpinia</i> sp.	GM
60. <i>Pseudharpinia</i> sp.	GM
Subfamilia Metharpiniinae Jarret & Bousfield, 1994	
61. <i>Metharpinia</i> sp.	GM
62. <i>Metharpinia floridana</i> (Shoemaker, 1933)	GM
Superfamilia Pontoporeioidea Bousfield, 1979	
Familia Haustoriidae Stebbing, 1906	
63. <i>Haustorius</i> sp.	GM
64. <i>Parahaustorius holmesi</i> Bousfield, 1965	GM
65. <i>Protohaustorius</i> sp.	GM
Superfamilia Stenothoidea Bousfield, 2001	
Familia Amphilochidae Boeck, 1871	
Subfamilia Amphilochinae Barnard & Karaman, 1991	
66. <i>Gitana dominica</i> Thomas & Barnard, 1990	Cm
67. <i>Hourstonius tortugae</i> (Shoemaker, 1933)	GM
Familia Stenothoidae Boeck, 1871	
68. <i>Stenothoe</i> sp.	GM
69. <i>Stenothoe gallensis</i> Walker, 1904	GM
Superfamilia Synopioidea Bousfield, 1979	
Familia Synopiidae Dana, 1855	
70. <i>Garosyrrhoë</i> sp.	GM
71. <i>Synopia</i> sp.	Cm
72. <i>Syrrhoë</i> sp.	GM

Para el sector SO del GM, las 56 especies asociadas a la plataforma continental, talud continental y la planicie abisal de Sigsbee se agruparon en 21 familias y 13 superfamilias; ocho para el grupo natantia y cinco para el reptantia (*sensu* Bousfield, 2001). Las superfamilias (SF) Corophioidea y Caprelloidea se diferenciaron por su número mayor de familias y especies (Tabla 2).

*Ampelisca* sp., *Corophium* sp., *Cerapus* sp., *Concarnes* sp., *Harpinia* sp., *Maxillipius* sp. y *Stenothoe* sp. constituyeron unidades susceptibles de análisis taxonómico futuro; en algunos casos se recolectó un solo ejemplar. La presencia de dos gibas dorsales muy prominentes en el urosoma y dos espínulas terminales en la placa interna del maxilpedo (*Ampelisca* sp.), el primer artejo de la antena uno del macho con la mitad del margen interno fuertemente aserrado y setas homogéneas en ambos márgenes de la rama externa del urópodo uno (*Corophium* sp.), la longitud de la muesca ocupa más de la mitad del telson (*Concarnes* sp.) y el rostro muy alargado con forma de gancho (*Harpinia* sp.), entre otras características sugiere la presencia de especies aún no descritas.

En particular, de los 35 ejemplares de *Stenothoe* sp., ca. 90 % fueron individuos juveniles y muy pequeños y el resto estaba incompleto o dañado, limitando así su identificación específica. En el caso de *Maxillipius* sp., el deterioro morfológico, particularmente de las antenas 1 y 2 y el pereiópodo 6, así como el haber recolectado un solo ejemplar podría impedir su identificación al nivel de especie.

De las 56 especies registradas en el GM, se amplió la distribución conocida de 13 especies hasta la plataforma continental de Campeche (PCC) y en otras se amplió su ámbito batimétrico (>200 m) (Tabla 3). Estas especies han sido documentadas en aguas someras (<200 m) para el NE y NO (Escobar-Briones & Winfield, 2003a).

Tabla 3. Especies de anfípodos bentónicos con ampliación geográfica en el Golfo de México. Se incluye el sector y el intervalo de profundidad registrado, así como la referencia.

Especies	Sector del GM	Prof. (m)	Autores
1. <i>Caprella danilevskii</i>	NE	<200	McCain (1968)
2. <i>Caprella penantis</i>	NE, NW	<200	McCain (1968)
3. <i>Hemiproto wigleyi</i>	NE	<200	McCain (1968)
4. <i>Phtisica marina</i>	NE	<200	McCain (1968)
5. <i>Ampelisca lobata</i>	NE	<200	Bousfield (2001), LeCroy (2001)
6. <i>Hourstonius tortugae</i>	NE	<200	Bousfield (2001), LeCroy (2001)
7. <i>Carinobatea cuspidata</i>	NE	<200	Ortiz (1991), Bousfield (2001)
8. <i>Apocorophium acutum</i>	NE	<200	Bousfield (2001)
9. <i>Monocorophium insidiosum</i>	NE	<200	Bousfield (2001)
10. <i>Parahaustorius holmesi</i>	NE	<200	Bousfield (2001), LeCroy (2001)
11. <i>Concarnes concavus</i>	NE	<200	Thomas (1993b), Lowry & Stoddart (1997)
12. <i>Americhelidium americanum</i>	NE	<200	Bousfield (2001), LeCroy (2001)
13. <i>Stenothoe gallensis</i>	NE	<200	Thomas(1993b), Bousfield (2001)

Así, los resultados de este estudio muestran que *Caprella danilevskii* (1698 – 2620 m), *Caprella penantis* (2200 – 3700 m) y *Stenothoe gallensis* (3635 m) se distribuyeron en el talud continental y la planicie abisal de Sigsbee. Asimismo, se amplía la distribución geográfica de *Hemiproto wigleyi*, *Carinobatea cuspidata*, *Parahaustorius holmesi* y *Americhelidium americanum* hasta la plataforma continental frente a los estados de Veracruz, Tabasco y Campeche. De igual manera ocurrió con *Phtisica marina*, *Ampelisca lobata*, *Hourstonius tortugae* y *Concarnes concavus* que, además, ampliaron su ámbito batimétrico desde 76 hasta 1470 m para *P. marina*, desde 169 hasta 203 m para *A. lobata*, hasta los 879 m para *H. tortugae* y hasta los 256 m para *C. concavus*.

La familia Corophiidae, registrada previamente sólo para aguas marinas costeras (Barnard & Karaman, 1991; Bousfield & Hoover, 1997; Bousfield, 2001), extendió considerablemente su ámbito batimétrico desde el talud continental hasta profundidades abisales (*Apocorophium acutum* 3600 m, *A. simile* 1231 m, *Monocorophium insidiosum* 1231 m, *M. acherusicum* 2620 m y *Corophium* sp. 25 – 3700 m) (Tablas 3 y 5).

Por otro lado, las 23 especies del Cm se concentraron en nueve familias y siete superfamilias; tres para el grupo natantia y cuatro para el reptantia. Las SF Ampeliscoidea, Corophioidea y Gammaroidea se distinguieron por su número mayor de especies (Tabla 6). De éstas, cuatro ampliaron su distribución geográfica en el MC (Tabla 4). Estas especies han sido documentadas solamente en aguas someras (<200 m) en las costas de Dominica (Thomas & Barnard, 1990), Colombia (Ortiz & Lemaitre, 1994) y Venezuela (Díaz-Díaz, 2001).

Aunque en este estudio se consideró a *Ampelisca bicarinata* (53 m), *A. holmesi* (43 m) y *Gitana dominica* (122 m) como organismos costeros. su distribución geográfica se amplió hasta el Cm, frente a las costas del estado de Quintana Roo (Tabla 4).

Tabla 4. Especies de anfípodos bentónicos con ampliación geográfica en el Cm. Se incluye la región del MC, el intervalo de profundidad registrado y la referencia. V, Venezuela; C, Colombia; D, Dominica.

Especies	Región del MC	Profundidad m	Autores
1. <i>Ampelisca bicarinata</i>	V, C	<200	Barnard, 1954; Díaz-Díaz, 2001.
2. <i>Ampelisca holmesi</i>	C	<200	Ortiz & Lamaitre, 1994
4. <i>Rudilemboides naglei</i>	V	<200	Díaz-Díaz, 2001.
6. <i>Gitana dominica</i>	D	<200	Thomas & Barnard, 1990

## CLAVE DICOTÓMICA (GM y Cm)

### PATRÓN CORPORAL BÁSICO

Los anfípodos carecen de caparazón y su cuerpo, generalmente comprimido lateralmente, se divide principalmente en: la cabeza (cefalotórax), el pereión (tórax o mesosoma) y el pleón (abdomen o metasoma). La cabeza incluye cinco segmentos con la fusión del primer pereionito. Tiene seis pares de apéndices; las antenas 1 y 2, las mandíbulas, las maxilas 1 y 2 y los maxilípedos (Fig. 5).

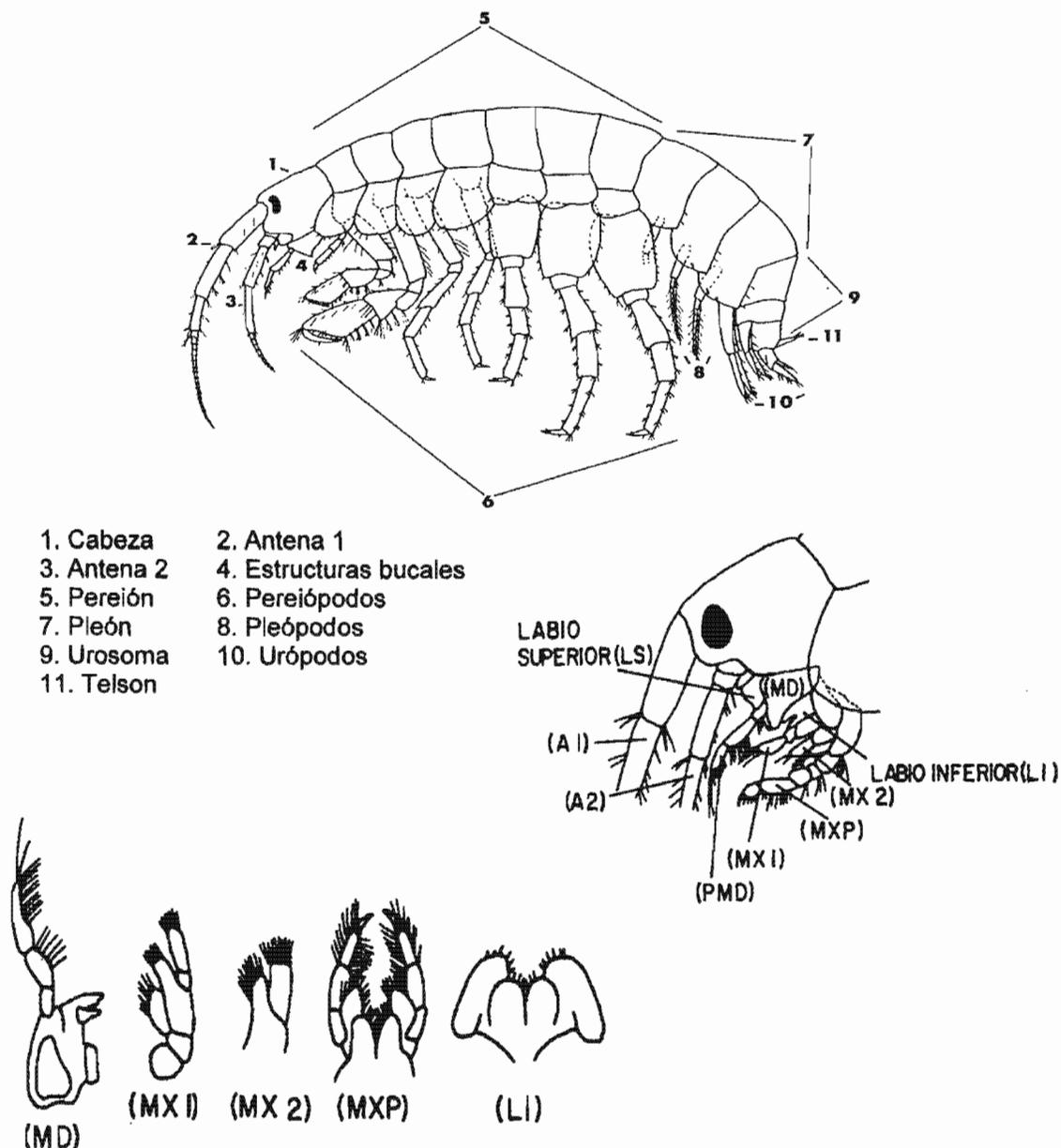
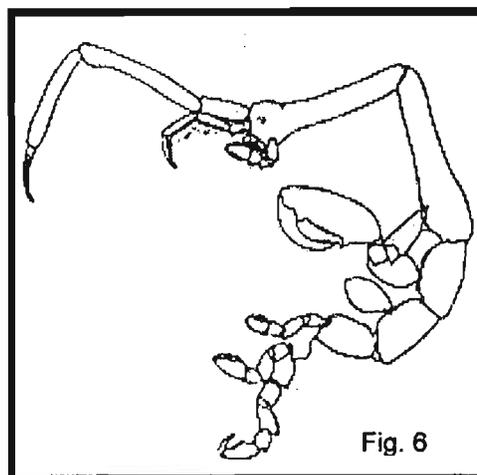


Figura 5. Plan corporal básico de un anfípodo (Gammaridea) señalando sus partes externas y la ubicación y morfología de las estructuras bucales (MD, mandíbula, MXI – II, maxilas 1 y 2; MXP, maxilípodo; LI, labio inferior; PMD, palpo mandibular; A1, antenas 1; A2, antenas 2) (tomada y modificada de Ortiz, 1991).

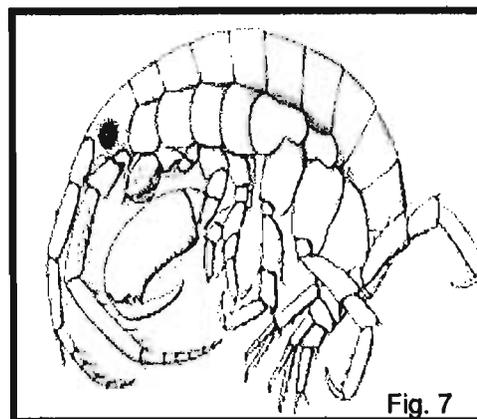
Los últimos cuatro apéndices, junto con el labio superior e inferior, constituyen las partes bucales. El pereión tiene siete segmentos (pereionitos) y el pleón seis (pleonitos). De los segmentos del pleón, los tres anteriores constituyen el pleosoma y los tres posteriores el urosoma. Cada segmento del pereión, del pleón y del urosoma posee un par de apéndices denominados pereiópodos, pleópodos y urópodos, respectivamente. Los dos pares de pereiópodos anteriores se denominan gnatópodos. El extremo posterior del cuerpo incluye una estructura pequeña en forma de aleta denominada telson, unida al margen posterodorsal del pleonito seis. El artejo coxal de cada pereiópodo está modificado para formar una placa ancha y aplanada denominada placa coxal o coxa, unida rígidamente a la parte lateral del cuerpo. Las expansiones similares que se encuentran en la parte lateral de los segmentos del pleosoma se denominan placas epimerales o epímeros y se derivan de los segmentos del cuerpo y no de segmentos proximales de los apéndices. Estructuras adicionales se desarrollan en la base interna de ciertos pereiópodos, p. e., las branquias y los oosteguitos. Estos últimos constituyen en las hembras el marsupio o bolsa incubadora.

### CLAVE DE IDENTIFICACIÓN PARA LOS ANFÍPODOS BENTÓNICOS

I. Cuerpo estrecho y alargado. Cefalotórax redondeada con la masa bucal ventral y reducida. Pereionito 1 fusionado al cefalotórax. Gnatópodos robustos y subquelados, placas coxales diminutas, sin pereiópodos 3 y 4 o reducidos, con dos o tres pares de branquias en pereionitos 3 – 5. Pereiópodos 5 – 7 fuertes. Metasoma vestigial y fusionado, sin pleópodos ni urópodos. Organismos exclusivamente marinos de vida libre y sedentarios. Habitan fondos suaves del margen continental y la planicie abisal del sector SO del GM ..... Suborden Caprellidea



II. Cuerpo comprimido lateralmente y, en ocasiones, dorsoventralmente. Pereionito 1 separado del cefalotórax. Gnatópodos de forma variable. Placas coxales no están reducidas y de formas variadas. Con más de tres pares de pereiópodos y branquias. Pereiópodos 3 – 7 generalmente similares. Pleón bien desarrollado, con pleópodos y urópodos. Organismos marinos y salobres. Habitan en fondos suaves y duros en el margen continental y la planicie abisal del sector SO del GM. Están asociados a praderas marinas, algas y pueden ser comensales en esponjas y organismos gelatinosos.



Ocasionalmente incursionan en la columna de agua. En el sector N del Caribe habitan como fauna críptica y asociados a restos de coral y algas depositadas en el fondo ..... Suborden Gammaridea

### SUBORDEN CAPRELLIDEA

1a. Cuerpo alargado y delgado. Flagelo de antena 2 con 2 – 14. artejos y setas en el ápice. Con tres pares de branquias. Pereiópodos 3 y 4 variables, generalmente bien desarrollados y segmentados, 5º reducido. Mandíbula sin proceso molar y con varias hileras de setas. Palpo mandibular con tres artejos, proceso incisivo con seis dientes. Macho con un par de apéndices y lóbulos en metasoma, papilas genitales poco desarrolladas ..Familia Phtisicidae ..8 (Pág. 26)

1b. Cuerpo robusto y corto. Flagelo de antena 2 con dos artejos y con espinas en el ápice. Dos pares de branquias. Pereiópodos 3 y 4 ausentes o reducidos, 5º variable. Mandíbula con proceso molar y con dos a tres hileras de setas, proceso incisivo con cinco dientes. Sin palpo mandibular, cuando está presente varía en número de artejos. Metasoma de ambos sexos con apéndices y papilas genitales variables en número y forma ..... 2

2a. Cefalotórax y rostro varían en forma y tamaño. Con o sin una sutura entre cefalotorax y pereionito 1. Pereiópodos 3 y 4 ausentes; 5º normal, reducido o ausente y 6º y 7º normales. Mandíbula sin palpo mandibular, *lacinia mobilis* dentada (variable en número) o aserrada. Metasoma con apéndices variables, papilas genitales y lóbulos bien desarrollados ....Familia Caprellidae .....3 (Pág. 24)

2b. Cefalotorax redondeado. Pereionito 1 con una proyección anteromedial. Cefalotorax y pereionito 1 con o sin espinas dorsales. Pereiópodos 3 y 4 muy reducidos; 5º pequeño, delgado o reducido y 6º y 7º usualmente con espinas sobre la palma. Con o sin palpo mandibular; cuando está presente, con una seta apical. *Lacinia mobilis* con tres dientes o aserrada. Metasoma con apéndices pequeños o ausentes, papilas genitales cortas y sin puntas .....Familia Pariambidae .....5 (Pág. 25)

### Familia Caprellidae

3a. Cefalotorax con una proyección triangular en región frontal. Con una sutura aparente o parcial entre cefalotorax y pereionito 1. Proceso incisivo con cinco dientes. *Lacinia mobilis* con dos o tres dientes. Gnatópodos 1 y 2 fuertemente subquelados y subiguales con setas continuas y grandes en la palma. Metasoma del macho con apéndices poco desarrollados, hembra sin apéndices. En ambos sexos, papilas genitales desarrolladas ..... *Caprella penantis*

3b. Cefalotorax sin proyección en región frontal. Con una sutura desarrollada entre cefalotorax y pereionito 1 ..... 4

4a. Mandíbula con *lacinia mobilis* provista de un diente y cinco en proceso incisivo. Gnatópodos 1 y 2 fuertemente subquelados; con setas discontinuas y

grandes en palma. Metasoma del macho con papilas en forma de gancho en apéndices, hembra con apéndices pequeños ..... *Caprella danilevskii*

4b. Mandíbula con *lacinia mobilis* provista de cinco dientes y tres o cuatro en proceso incisivo. Gnatópodos 1 y 2 fuertemente subquelados y subiguales. Gnatópodo 1 con setas continuas y grandes en palma y cara externa, con dos espinas proximales en propodio. Metasoma del macho con dos papilas genitales desarrolladas, hembra sin éstas ..... *Caprella equilibra*

### Familia Pariambidae

5a. Sin palpo mandibular. Mandíbula con proceso incisivo, *lacinia mobilis* con cinco dientes. Pereiópodos 3 y 4 con un artejo. Propodio del gnatópodo 1 con una espina sobre una protuberancia proximal. Propodio del gnatópodo 2 con dos dientes distales. Metasoma de ambos sexos con un par de apéndices biarticulados ..... *Hemiaegina minuta*

5b Con palpo mandibular ..... 6

6a. Palpo mandibular reducido en forma de seta. Margen proximal del gnatópodo 2 delgado en base. Pereionito 2 del macho con una proyección triangular larga sobre margen anteroventral. Gnatópodo 1 con propodio provisto de una espina proximal. Palma del gnatópodo 2 con una muesca en parte media. Metasoma del macho con un par de apéndices setosos en base y ápice y un par de lóbulos setosos; hembra con un metasoma bilobulado y dos setas en cada uno ..... *Paracaprella pusilla*

6b. Palpo mandibular con tres artejos ..... 7

7a. Cefalotorax con una espina dorsal. Pereionito 2 con dos espinas dorsales. Margen distal del segundo artejo de antena 1 en forma ovoidal. Ápice del artejo terminal del palpo mandibular con menos de cinco setas. Mandíbula con proceso incisivo provisto de cuatro dientes y *lacinia mobilis* con cinco. Metasoma del macho con un par de apéndices uniarticulados, una placa bien desarrollada y sin lóbulos distintivos ..... *Deutella californica*

7b. Cefalotorax y pereionito 2 con una o dos espinas dorsales y, en ocasiones, con un par de espinas en "mejilla". Primer artejo de antena 1 con pocas setas. Ápice del segmento terminal del palpo mandibular con más de cinco setas. Propodio del gnatópodo 1 triangular y fuertemente subquelado, con dos espinas en margen proximal, márgenes entre dactilo y propodio aserrados. Gnatópodo 2 con palma provista de dos hendiduras pronunciadas y setosas. Metasoma del macho con un par de apéndices uniarticulados y un par de lóbulos setosos, hembra sin lóbulos distintivos en metasoma ..... *Deutella incerta*

### Familia Phtisicidae

8a. Masa bucal plegada hacia delante en forma ovoidal. Palpo mandibular con dos setas en ápice del artejo terminal. Proceso incisivo con cinco dientes.

Propodio del gnatópodo 1 triangular con cuatro setas proximales y de seis a siete en margen mediodistal, dactilo liso. Gnatópodo 2 largo, bien desarrollado y con propodio no triangular, éste tiene una espina proximal y está aserrado en margen mediodistal. Metasoma del macho con dos pares de apéndices pequeños uniarticulados y un par de lóbulos sin setas, hembra con un par de apéndices uniarticulados y un par de lóbulos ..... *Hemiproto wigleyi*

8b. Masa bucal normal. Palpo mandibular con una seta en ápice y de tres a cuatro en parte media del artejo terminal. Propodio del gnatópodo 1 triangular con dos o tres espinas proximales y tres hileras de cuatro setas en margen superior. Gnatópodo 2 largo y bien desarrollado; propodio ligeramente triangular, con dos espinas proximales; dactilo no llega a la longitud media del propodio. Pereiópodos 3 y 4 bien desarrollados con seis artejos y tres espinas en propodio. Metasoma del macho con dos pares de apéndices bien desarrollados y biarticulados y un par de lóbulos sin setas, hembra con dos pares de apéndices biarticulados con setas y un par de lóbulos desarrollados ..... *Phtisica marina*

### SUBORDEN GAMMARIDEA

9a. Segmentos 1 – 3 del urosoma fusionados. Flagelo accesorio ausente. Coxas separadas no sobrepuestas. Palpo mandibular con dos artejos. Ramas del urópodo 2 subiguales. Urópodo 3 más corto que el 1 y 2 ..... Familia Corophiidae .....58 (Pág. 36)

9b. Segmentos 2 y 3 del urosoma fusionados ..... 10

9c. Segmentos 1 – 3 del urosoma separados ..... 12

10a. Con dos pares de ojos. Gnatópodo 2 simple. Flagelo accesorio ausente. Pereiópodos 3 y 4 con dactilo delgado y alargado. Segundo artejo del pereiópodo 7 subigual en longitud que artejos 3 – 7..... Familia Ampeliscidae .34 (Pág. 31)

10b. Con un par de ojos. Gnatópodo 2 subquelado. Pereiópodos 3 y 4 con dactilo robusto ligeramente y corto. Segundo artejo del pereiópodo 7 más corto en longitud que artejos 3 – 7 ..... 11

11. Cuerpo subcilíndrico. Artejos del pedúnculo de antenas 1 y 2 gruesos con flagelo reducido. Flagelo accesorio ausente. Gnatópodo 1 simple o vestigial, gnatópodo 2 más grande y subquelado. Coxas 1 – 4 más amplias que profundas. Telson entero, no dividido ..... Familia Colomastigidae ..55 (Pág. 35)

12a. Artejo 3 del gnatópodo 2 alargado, al menos dos veces más largo que ancho ..... 13

12b. Artejo 3 del gnatópodo 2 corto, cuanto más, tan largo como ancho ..... 14

13a. Antena 1 con pedúnculo corto y robusto. Flagelo accesorio bien desarrollado, reducido, vestigial o ausente. Ojos largos subrectangulares o verticalmente ovalados. Gnatópodo 2 diminuto, quelado o subquelado; carpo y propodio cubiertos por setas densas, finas y cortas. Coxa 1 no reducida, tan larga o más larga que coxa 2. Margen posterior de coxa 4 excavado. Pedúnculo del urópodo 3 corto, su longitud máxima no supera mitad del urópodo 2 ..... Familia Lysianassidae .....79 (Pág. 40)

13b. Pedúnculo de antena 1 alargado y delgado. Flagelo accesorio vestigial o ausente. Ojos pequeños o redondeados. Gnatópodo 1 carpoquelado con dactilo diminuto. Gnatópodo 2 carpoquelado, carpo y propodio sin setas. Coxa 1 reducida, pequeña y parcialmente cubierta por coxa 2. Pedúnculo del urópodo 3 alargado ..... Familia Anamixidae (parcialmente) .....48 (Pág.34)

14a. Gnatópodo 1 vestigial, pequeño o biarticulado, gnatópodo 2 subquelado .....Familia Bateidae .....54 (Pág. 35)

14b. Gnatópodo 1 desarrollado con seis a siete artejos ..... 15

15a. Coxa 1 o 1 y 2 reducidas, más cortas y ocultas por coxas siguientes.16

15b. Coxa 1 o 1 y 2 no reducidas (si están reducidas, entonces no están ocultas por coxas siguientes), ligeramente más cortas, subiguales o más largas que coxas siguientes ..... 18

16a. Coxa 4 parecida a un escudo, no excavada posterodorsalmente. Base del pereiópodo 5 lineal, no expandida. Urópodo 2 subigual o más largo que urópodo 3. Urópodo 3 unirrámeo, rama con dos artejos ..... Familia Stenothoidae .....92 (Pág. 42)

16b. Coxa 4 no se parece a un escudo, excavada posterodorsalmente. Base del pereiópodo 5 expandida. Urópodo 2 más corto que urópodo 3. Urópodo 3 birrámeo, ambas ramas con un artejo ..... 17

17a. Palpo mandibular con un artejo. Sin proceso molar. Maxilípodo con placas interna y externa reducidas o ausentes. Coxa 1 subtriangular o subrectangular. Coxa 4 ligeramente excavada posterodorsalmente ..... Familia Anamixidae (parcialmente) .....48 (Pág. 34)

17b. Palpo mandibular con tres artejos. Con proceso molar. Maxilípodo con placas interna y externa. Coxa 1 subovalada. Coxa 4 fuertemente excavada posterodorsalmente. Gnatópodo 1 y 2 subquelados, 2º con una proyección del carpo ..... Familia Amphilochidae .....46 (Pág. 33)

18a. Gnatópodo 1 filiforme, simple - subquelado - quelado débilmente o pseudoquelado ..... 19

18b. Gnatópodo 1 simple - subquelado - quelado fuertemente o paraquelado ..... 22

19a. Ojos pequeños y ubicados en posición anterior. Flagelo accesorio ausente. Pereiópodos 5 y 6 geniculados (en forma de L) en artejo 5. Rama interna del urópodo 1 alcanza una tercera parte o menos de longitud de externa. Urópodo 2 ausente y 3º vestigial. Telson parcialmente fusionado al urosomito 3 ..... Familia Ischyroceridae (parcialmente) .....76 (Pág. 39)

19b. Con o sin ojos, cuando están presentes son extensos y usualmente en posición posterior. Con flagelo accesorio. Pereiópodos 5 y 6 no geniculados en artejo 5. Rama interna del urópodo 1 alcanza al menos mitad de longitud de rama externa. Urópodo 2 presente, 3º unirrámeo o birrámeo. Telson no fusionado parcialmente al urosomito 3 ..... 20

20a. Ojos grandes y ojos accesorios con dos o tres omatidias. Apéndices escasamente setosos. Dactilo de pereiópodos 3 – 7 presente (ocasionalmente corto). Palma de gnatópodos 1 y 2 transversal o subtransversal con una espina alargada, dando la apariencia quelada al propodio. Artejo distal de pereiópodos 5 – 7 lineal. Telson dividido en 2 lóbulos lanceolados, sus márgenes laterales sin espinas o setas, puntas subagudas ..... Familia Synopiidae .....93 (Pág. 42)

20b. Ojos pequeños o ausentes, sin ojos accesorios ..... 21

21a. Apéndices fuertemente setosos y robustos. Pereiópodos 3 – 7 sin dactilo. Pereiópodos 5 – 7 con artejo distal amplio y aplanado. Telson dividido, cóncavo (con depresión marginal) o entero, sus márgenes laterales con espinas o setas, puntas aplanadas o redondeadas ..... Familia Haustoriidae .....69 (Pág. 38)

21b. Apéndices moderadamente setosos y delgados. Pereiópodos 3 – 7 con dactilo delgado y largo. Telson dividido, su hendidura ocupa más de la mitad de su longitud, en márgenes laterales cuando más una seta y puntas agudas ..... Familia Pardaliscidae .....85 (Pág. 41)

22a. Urosomito 1 alargado, al menos dos veces urosomito 2 ..... 23

22b. Urosomito 1 no alargado ..... 24

23a. Flagelo accesorio corto y multisetoso en ápice. Artejos del pedúnculo de antena 1 largos y desiguales en tamaño. Antenas 1 y 2 con flagelo más corto que pedúnculo. Gnatópodo 2 subquelado. Pereiópodo 6 no flagelar y subigual al 7º. Urópodo 2 normal o ausente, 3º reducido, vestigial o ausente. Telson ocasionalmente fusionado con urosoma ..... Familia Podoceridae .....91 (Pág. 42)

23b. Flagelo accesorio ausente. Artejos del pedúnculo de antena 1 cortos y subiguales. Antenas 1 y 2 con flagelo más largo que pedúnculo. Gnatópodo 2

simple. Pereiópodo 6 muy largo, en forma flagelar con una dirección caudal y más grande que pereiópodo 7. Urópodos 2 y 3 birrámeos. Telson no fusionado al urosoma ..... Familia Maxillipiidae .....82 (Pág. 41)

24a. Telson dividido ..... 25

24b. Telson entero o con una depresión marginal ..... 29

25a. Rostro alargado, semejante a capucha o lámina. Con o sin ojos. Flagelo accesorio multiarticulado. Pereiópodo 7 más corto que pereiópodo 6, menos de tres cuartas partes de longitud; segundo artejo muy extendido ..... Familia Phoxocephalidae .....86 (Pág. 41)

25b. Rostro pequeño, diferente a capucha o lámina. Pereiópodo 7 subigual o más largo que pereiópodo 6 ..... 26

26a. Flagelo accesorio reducido o ausente. Antena 2 con calceoli. Gnatópodos iguales, carpo con una proyección larga. Coxa 4 con margen ventral convexo y margen posterior ligeramente excavado. En general, segundo artejo de pereiópodos 5 – 7 expandido. Epímero 3 con ángulo posteroventral sin ganchos largos y con margen medialposterior aserrado. Rama externa del urópodo 1 ligeramente más corta que interna. Telson con puntas subagudas ..... Familia Eusiridae .....62 (Pág. 36)

26b. Gnatópodo 2 denota dimorfismo sexual, en machos mucho más alargado en comparación con gnatópodo 1. Rama externa del urópodo 1 subigual o más larga que rama interna ..... 27

27a. Flagelo accesorio ausente. Antenas 1 y 2 con margen posterior de artejos fuertemente setoso. Artejo 1 del pedúnculo de antena 1 alargado y robusto. Coxas 1 – 4 pequeñas, angostas y no sobrepuestas. Coxa 5 mucho más larga que coxa 4. Urópodo 2 unirrámeo y corto, apenas se extiende atrás del pedúnculo del urópodo 1. Telson grueso y carnoso ..... Familia Ischyroceridae (parcialmente) .. 76 (Pág. 39)

27b. Flagelo accesorio presente o reducido. Telson sobresaliente con lóbulos aplanados o laminares ..... 28

28a. Antena 1 alargada, equivalente al menos a una tercera parte de su longitud corporal. Proceso molar de mandíbula fuerte y triturador. Pereiópodos 6 y 7 subiguales en longitud. Pedúnculo del urópodo 1 con espina basofacial. Complejo de las Familias Gammaridae, Melitidae .....63 (Pág. 37)

28b. Antena 1 corta, menos de una cuarta parte de longitud del cuerpo, flagelo accesorio largo, multiarticulado. Mandíbula con proceso molar débil y no triturador. Gnatópodos 1 y 2 débilmente carpoquelados. Pereiópodo 7 mucho más

largo que pereiópodo 6. Pedúnculo del urópodo 1 sin espina basofacial ..... Familia Liljeborgiidae .....78 (Pág. 40)

29a. Rostro robusto, curvado hacia abajo. Ojos dorsolaterales, muy próximos o fusionados dorsalmente. Flagelo accesorio ausente. Gnatópodos 1 y 2 carpoquelados. Pereiópodo 7 mucho más largo y delgado que pereiópodo 6 ..... Familia Oedicerotidae .....83 (Pág. 41)

29b. Rostro corto, delgado o ausente. Ojos laterales, bien separados dorsalmente. Pereiópodo 7 usualmente más corto, subigual o ligeramente más largo que pereiópodo 6 ..... 30

30a. Gnatópodo 1 carpoquelado, más pequeño que gnatópodo 2. El lóbulo que forma el carpo del gnatópodo 2 alargado, pronunciado y alcanza ángulo palmar y punta del dactilo cerrado. Propodio subovalado, robusto y más largo que carpo. Flagelo accesorio ausente. Telson entero y de forma lanceolada ..... Familia Leucothoidae .....77 (Pág. 40)

30b. Gnatópodo 1 no carpoquelado ..... 31

31a. Placas coxales 1 – 4 profundas, se extienden por debajo del margen proximal del segundo artejo de pereiópodos ..... 32

31b. Placas coxales 1 – 4 (ocasionalmente sólo 1 y 2) no profundas, se extienden antes del margen proximal del segundo artejo de pereiópodos .....33

32a. Flagelo de antena 1 mucho más largo que pedúnculo. Ojos redondeados o subcuadrados en parte anterior. Sitio de inserción de antena 2 convexo alcanzando ligeramente sitio de inserción de antena 1. Urópodo 3 birrámeo, ramas gruesas, subiguales o rama exterior ligeramente más corta. Rama exterior con dos espinas distales o procesos cortos semejantes a ganchos ..... Familia Ampithoidae .....47 (Pág. 33)

32b. Flagelo de antena 1 subigual o más corto que pedúnculo. Ojos ligeramente redondeados. Sitio de inserción de antena 2 no alcanza sitio de inserción de antena 1. Urópodo 3 usualmente unirrámeo, si es birrámeo, su rama interna semejante a una escama; en ocasiones, su rama exterior sin espinas distales o procesos cortos semejantes a ganchos ..Familia Isaedidae .73 (Pág. 39)

33. Gnatópodo 1 usualmente más largo que gnatópodo 2, ocasionalmente subigual o similar (especialmente en hembras). Sitio de inserción de antena 2 no produce un hueco profundo hacia margen posterior de cabeza. Ojos redondeados o subcuadrados. Artejo 3 del palpo mandibular sin forma de bastón, distalmente delgado ..... Familia Aoridae .....49 (Pág. 34)

### Familia Ampeliscidae

34a. Cefalotórax con región anterior semicircular y con una separación evidente entre coxa 1 y cefalotórax. Base del pereiópodo 7 con margen anterior del lóbulo posterodistal sin setas, dactilo expandido proximalmente. Carpo de pereiópodos 3 y 4 subigual a la mitad de longitud del propodio. Urópodo 3 largo y extendido más allá de urópodos 1 y 2. Telson bifurcado y más largo que ancho ..... *Ampelisca* .....36

34b. Base del pereiópodo 7 con margen anterior del lóbulo posterodistal con setas, dactilo delgado en forma de espina ..... 35

35a. Cefalotórax en forma tubular con una ligera separación con coxa 1. Lóbulo posteroventral del artejo 2 del pereiópodo 7 expandido ventralmente, margen posterior oblicuo. Carpo de pereiópodos 3 y 4 más grande de la mitad de la longitud del propodio. Urópodo 3 corto, subigual o ligeramente extendido de urópodos 1 y 2. Telson ligeramente bifurcado, corto y achatado apicalmente ..... *Byblis* sp.

35b. Cefalotórax sin ojos y transversalmente amplio. Lóbulo posteroventral del artejo 2 del pereiópodo 7 ni rectangular ni expandido ventralmente, márgenes anterior y posterior casi paralelos. Dactilo reducido con setas terminales. Telson ancho con márgenes posteriores semicirculares ..... *Haploops* sp.

36a. Cefalotórax ancho y semicircular en la región anterior. Dactilo del pereiópodo 7 termina en punta atenuada. Rama externa del urópodo 2 sin espina subapical. Rama externa del urópodo 3 sin setas largas plumosas ..... 37

36b. Cefalotórax estrecho en la región anterior. Dactilo del pereiópodo 7 termina en punta filamentosas. Rama externa del urópodo 2 con espina subapical. Rama externa del urópodo 3 con setas largas plumosas..... 41

37a. Palpo mandibular curvado con artejo 2 ancho. Placa externa del maxilípodo con espinas largas y mediales. Rama interna del urópodo 3 del macho con margen medio sin setas ..... 38

37b. Palpo mandibular recto con artejo 2 delgado. Placa externa del maxilípodo con espinas cortas, semicirculares y mediales. Rama interna del urópodo 3 del macho con margen medio con setas ..... 39

38a. Placa interna del maxilípodo con espínula diminuta terminal. Segmentos del urosoma 2 + 3 con margen posterodorsal ligeramente cóncavo y levantado distalmente ..... *Ampelisca vaduorum*

38b. Placa interna del maxilípodo con espina grande terminal. Segmentos del urosoma 2 + 3 con margen posterodorsal recto y no levantado distalmente ..... *Ampelisca abdita*

39a. Propodio del pereiópodo 4 delgado, dactilo más largo que carpo y propodio juntos. Base del pereiópodo 7 con lóbulo posterodistal muy extendido y con setas largas y continuas. Propodio con dos a tres espinas, dactilo delgado, más largo que ancho. Rama interna del urópodo 2 con seta subapical, urópodo 3 lisa ..... *Ampelisca agassizi*

39b. Propodio del pereiópodo 4 grueso, dactilo subigual al carpo y propodio juntos. Base del pereiópodo 7 con lóbulo posterodistal estrecho y margen oblicuo con setas cortas. Propodio sin espinas y dactilo grueso, más ancho que largo. Rama interna del urópodo 2 sin seta subapical, urópodo 3 aserrada o con espinas ..... 40

40a. Pereiópodo 7 con setas largas en curvatura posterodistal de base, margen posterior del artejo 4 con lóbulo aparente con setas largas. Hembra con rama interna del urópodo 3 con espinas cortas y robustas, macho con setas cortas ..... *Ampelisca lobata*

40b. Pereiópodo 7 con setas cortas en curvatura posterodistal de base, margen posterior del artejo 4 con lóbulo con setas muy cortas. Hembra con rama interna del urópodo 3 sin espinas en margen aserrado, macho con setas plumosas ..... *Ampelisca schellenbergi*

41a. Coxa 1 con muesca pequeña en margen posteroventral. Base del pereiópodo 7 sin espinas pequeñas en margen posterior. Margen posterior del epímero 3 cóncavo o ligeramente sinuoso con denticiones moderadas ..... 42

41b. Coxa 1 con muesca grande en margen posteroventral. Base del pereiópodo 7 con espinas pequeñas en margen posterior. Margen posterior del epímero 3 fuertemente sinuoso con denticiones pronunciadas ..... *Ampelisca brevisimulata*

42a. Margen posteroventral de coxa 7 con al menos una espina robusta. Pleonito 3 sin carinas dorsolaterales. Cada lóbulo del telson con dos a cinco espinas dorsales, puntas con espina apical ..... 43

42b. Margen posteroventral de coxa 7 sin espinas robustas. Pleonito 3 con carinas dorsolaterales. Cada lóbulo del telson con no más de dos espinas dorsales, puntas con dos a cuatro espinas apicales ..... 45

43a. Margen posteroventral de coxa 7 con espina robusta y de tres a cuatro espinas delgadas o setas plumosas. Ángulo posteroventral del epímero 3 con diente moderado. Urosomito 1 con carina dorsal elevada, posteriormente ..... *Ampelisca verrilli*

43b. Margen posteroventral de coxa 7 sin espina robusta ..... 44

44a. Margen posteroventral de coxa 7 con cuatro a cinco espinas moderadamente robustas. Ángulo posteroventral del epímero 3 con diente pequeño. Urosomito 1 con carina dorsal pequeña, no elevada posteriormente ..... *Ampelisca holmesi*

44b. Margen posteroventral de coxa 7 con tres a cuatro espinas muy delgadas o setas. Ángulo posteroventral del epímero 3 con diente moderado. Urosomito 1 con carina dorsal fuertemente elevada posteriormente ..... *Ampelisca parapacifica*

45a. Propodio del pereiópodo 5 con cinco a ocho espinas alargadas. Margen posterodistal de base del pereiópodo 7 con setas amontonadas. Pleonito 3 con un par de carinas fuertes dorsolaterales. Pedúnculo del urópodo 1 con proceso elevado ..... *Ampelisca bicarinata*

45b. Propodio del pereiópodo 5 con una a tres espinas robustas. Margen posterodistal de base del pereiópodo 7 con setas separadas. Pleonito 3 con un par de carinas débiles dorsolaterales. Pedúnculo del urópodo 1 con proceso débil ..... *Ampelisca cristata* forma *microdentata*

#### Familia Amphilochidae

46a. Antena 1 corta, ligeramente más larga que pedúnculo de antena 2. Proceso molar de mandíbula largo, triturador y su margen con pocas espinas delgadas. Maxila 1 con palpo uniarticulado. Gnatópodos delgados y débilmente subquelados. Coxas 2 y 3 ligeramente dentadas, ventral o posteroventralmente. Rama del urópodo 3 sin espinas marginales. Telson triangular con punta aguda ..... *Gitana dominica*

46b. Antena 1 y 2 subiguales. Maxila 1 con palpo biarticulado. Mandíbula con proceso molar grueso y triturador, pocas espinas largas. Gnatópodos gruesos y fuertemente subquelados. Carpo del gnatópodo 2 con lóbulo largo, propodio con espina pequeña submarginal. Coxas 2 y 3 lisas ventral o posteroventralmente. Ramas del urópodo 3 con espinas marginales. Telson subtriangular con punta redonda ..... *Hourstonius tortugae*

#### Familia Ampithoidae

47. Flagelo accesorio vestigial o ausente. Palpo de la maxila 1 con artejo 2 delgado, tres veces más largo que ancho. Coxas 1 – 4 sin setas en margen ventral. Gnatópodos muy setosos, artejo 2 con lóbulo anterodistal grande en margen interno. Propodio del gnatópodo 2 del macho con palma ligeramente excavada o con hendidura, presenta un proceso en forma de pulgar. Pedúnculo del urópodo 1 en su margen medial tiene espinas pequeñas homogéneas. Pedúnculo del urópodo 3 con una a dos setas cortas en margen dorsolateral ..... *Ampithoe ramondi*

### Familia Anamixidae

48. Ojos compuestos por numerosas omatidias. Placas internas del maxilípodo fusionadas, proceso proyectado en parte apical. Carpo del gnatópodo 1 hacia arriba en parte distal, margen interno liso y ápice con setas largas; ápice del propodio alcanza ápice del carpo, margen interno y ápice igual que carpo. Base del gnatópodo 2 con proceso triangular en parte distal, carpo curvado, propodio con tres dientes, dactilo débilmente curvado con dos tubérculos en margen interno. Coxas 5 y 6 bilobuladas. Base de pereiópodos 5 – 7 espinosa en margen anterodistal. Urópodos 1 y 2 con rama externa reducida. Telson entero

..... *Anamixis cavatura*

### Familia Aoridae

49a. Coxas 1 – 4 separadas. urópodo 3 unirrámeo (rama interna puede estar reducida) .....

50

49b. Coxas 1 – 4 contiguas. Urópodo 3 birrámeo .....

51

50a. Antena 2 con artejos 3 y 4 delgados y similares en ancho. Ángulo anteroventral de coxa 1 subcuadrado. Gnatópodo 1 del macho fuertemente subquelado y complejo. Epímeros 2 y 3 sin ganchos posteroventrales. Rama externa de urópodos 1 y 2 delgada .....

*Grandidierella* sp.

50b. Antena 2 con artejos 3 y 4 robustos, artejo 3 con margen ventral fuertemente aserrado. En macho, artejo 2 de antena 1 subigual en longitud al 1. Ángulo anteroventral de coxa 1 agudo o subagudo. Gnatópodo 1 del macho subquelado. Epímeros 2 y 3 con gancho posteroventral. Rama externa de urópodos 1 y 2 robusta, rama interna ligeramente más corta que externa. Rama externa del urópodo 1 con dos a cuatro espinas en margen exterior. Urópodo 3 ligeramente setoso .....

*Unciola serrata*

51a. Ojos agudos anteriormente, omatidias moderadamente cercanas. Macho presenta espina marginal medioventral sobre primer artejo peduncular de antena 1. Antena 2 con artejos pedunculares muy delgados y poco desarrollados. Pereionitos del macho con proceso esternal bien desarrollado y espina terminal. Coxa 1 del macho con extensión moderada en margen anteroventral. Gnatópodo 1 con margen posterior del carpo débilmente aserrado. Pereiópodos moderadamente robustos. Rama externa del urópodo 3 ligeramente más corta

..... *Rudilemboides naglei*

51b. Ojos subcuadrados o redondeados anteriormente. Antena 2 con artejos pedunculares moderadamente robustos. Pereionitos del macho sin proceso esternal y sin espina .....

52

52a. Coxa 1 extendida anteroventralmente de moderada a fuerte. Gnatópodo 1 del macho subquelado, dactilo se extiende más allá del ángulo palmar del propodio, margen posterior del propodio ligeramente aserrado, con muesca palmar estrecha. Maxilípodo con margen lateral del artejo proximal con

proceso semejante a un ala. Pedúnculo de urópodos 1 y 2 con proceso distoventral corto. Ramas del urópodo 3 sin setas marginales ni espinas, cada una con cuatro a seis setas apicales ..... *Lembos unifasciatus reductus*

52b. Coxa 1 no extendida anteroventralmente. Al menos una rama del urópodo 3 con setas marginales o espinas ..... 53

53a. Antena 2 del macho robusta y ligeramente más corta que antena 1, flagelo con artejos proximales fusionados en forma de artejo simple y robusto. Ángulo anteroventral de cabeza fuertemente extendido, en forma de diente. Propodio del gnatópodo 1 del macho sin muesca palmar, con margen anterior, superficie anteromedial con setas cortas a moderadamente largas y relativamente esparcidas, palma bien definida, sinuosa y con diente en ángulo palmar. Urópodo 3 con espinas y setas marginales en sus ramas ..... *Globosolembos smithi*

53b. Flagelo de antena 2 del macho sin artejos proximales fusionados. Ángulo anteroventral de cabeza poco extendido. Propodio del gnatópodo 1 con muesca palmar en macho. Urópodo 3 con espinas marginales en una rama ..... *Bemlos* sp.

#### Familia Bateidae

54. Superficie dorsal del cuerpo con 3 carinas ubicadas en pereionito 7 y pleonitos 1 y 2. Lóbulo posterior de coxa 4 extendido y recto. Labio inferior con lóbulo redondeado y amplio. Artejo 2 del pereiópodo 5 con lóbulo posterior redondeado. Telson bifurcado hasta menos de la mitad en su longitud ..... *Carinobatea cuspidata*

#### Familia Colomastigidae

55a. Rama interna del urópodo 3 más corta que rama externa, en forma de cuña; margen ventral densamente setoso ..... 56

55b. Rama interna del urópodo 3 subigual o más larga que rama externa, lanceolada o expandida de región media a base; margen ventral sin setas ..... 57

56a. Rostro puntiagudo. Artejo 1 peduncular en antena 1 con espinas subiguales ventromediales. Artejo 3 del pedúnculo de antena 2 sin procesos distomediales y con espina ..... *Colomastix heardi*

56b. Rostro subpuntiagudo. Artejo 1 peduncular en antena 1 con espinas desiguales ventromediales. Artejo 3 del pedúnculo de antena 2 con proceso distomedial más corto que espina adyacente. margen flexor del propodio en pereiópodos 3 – 7 con tres a cuatro espinas pequeñas ..... *Colomastix bousfieldi*

57a. Artejo 3 peduncular de antena 2 con espina distomedial, no más de cuatro espinas delgadas y largas sobre margen medial y sin proceso distomedial. Propodio del gnatópodo 1 con setas pectinadas terminales. Margen flexor del

propodio de pereiópodos 3 – 7 con tres a cinco espinas en región anterior. Telson subtriangular y con dos espinas pequeñas apicales ..... *Colomastix janiceae*

57b. Artejo 3 peduncular de antena 2 con dos espinas distomediales adyacentes a proceso pequeño, sin espinas sobre margen medial. Propodio del gnatópodo 1 con setas terminales no pectinadas. Margen flexor del propodio de pereiópodos 3 – 7 con tres a cuatro espinas a lo largo de su margen. Telson ligeramente subtriangular y con tres dientes en ápice del macho ..... *Colomastix tridentata*

### Familia Corophiidae

58a. Urosomitos separados, Urópodo 1 inserto lateralmente de forma variable. Palpo del maxilipedo con artejo 2 alargado. Pereiópodos 3 y 4 con artejo 5 más corto que artejo 4. Urópodo 3 con ramas cortas, amplias y un poco más largas que pedúnculo ..... *Corophium* sp.

58b. Urosomitos fusionados; urópodo 1 inserto ventralmente de forma total o parcial ..... 59

59a. Urosomitos con muescas fuertes laterales donde se insertan urópodos. Urópodo 1 inserto de manera lateral parcialmente ..... *Monocorophium* ..... 60

59b. Urosomitos con muescas débiles laterales o sin éstas, urópodo 1 inserto de manera ventral totalmente ..... *Apocorophium* ..... 61

60a. Rostro del macho débil, no proyectado más allá de lóbulos laterales de cabeza. Margen posterior de artejos de antena 2 ligeramente setosos. Dactilo del gnatópodo 1 alargado y delgado. Dactilo del gnatópodo 2 con dos dientes en margen posterior. Ramas del urópodo 1 con cuatro espinas en margen exterior. Rama interna del urópodo 2 con espinas en margen externo ..... *Monocorophium acherusicum*

60b. Rostro del macho fuerte y largo, proyectado más allá de lóbulos laterales de cefalotórax. Dactilo del gnatópodo 1 corto y su ápice y palma subiguales Dactilo del gnatópodo 2 con tres a cuatro dientes en margen posterior. Rama externa del urópodo 2 con dos o tres espinas en margen externo ..... *Monocorophium insidiosum*

61a. Antena 2 similar en machos y hembras ..... *Apocorophium simile*

61b. Artejo 5 de antena 2 en machos con diente fuerte medial ..... *Apocorophium acutum*

### Familia Eusiridae

62. Flagelo accesorio reducido y con un artejo. Coxa 1 proyectada y expandida ventralmente, 4ª con lóbulo posterior excavado. Gnatópodos subquelados con carpo lobulado, margen palmar con espinas fuertes. Epímero 3

liso o ligeramente aserrado. Telson alargado y hendido más allá de la mitad de su longitud, sin armaduras apicales ..... *Eusiroides* sp.

### Complejo de Familias Gammaridea, Melitidae

63a. Ojos bien desarrollados en forma semicircular. Branquia coxal presente en pereiópodo 7. Urosomitos 1 – 3 con grupos de espinas dorsales. Urópodo 3 con márgenes de ramas densamente setosos ..... *Gammarus* .....68

63b. Ojos ligeramente o bien desarrollados en forma circular, alargada y ovalada. Sin branquia coxal en pereiópodo 7. Una reducción en el número y grupos de espinas dorsales en urosomitos. Urópodo 3 con márgenes de ramas espinosos o escasamente setosos ..... 64

64a. Ramas del urópodo 3 desiguales en longitud; rama externa alargada, interna muy corta en forma de escama .....65

64b. Ramas del urópodo 3 subiguales, ya sean cortas o largas ..... 66

65a. Pleonitos y urosomitos con aserraciones y espinas. Placa interna de maxila 1 curvada y larga. Gnatópodo 2 presenta dimorfismo sexual, el del macho grande y fuertemente subquelado. Rama externa del urópodo 3 larga, delgada y con márgenes espinosos y setas largas, rama interna corta, casi vestigial ..... *Dulichella appendiculata*

65b. Pleonitos y urosomitos sin aserraciones y espinas. Placa interna de maxila 1 simétrica, recta y corta. Gnatópodos no presentan dimorfismo sexual, similares en forma y tamaño en macho. Rama externa del urópodo 3 larga, robusta y con márgenes espinosos y sin setas, rama interna corta, casi vestigial ..... *Netamelita barnardi*

66a. Flagelo accesorio con dos o tres artejos. Placa interna de maxila 1 con dos setas apicales y largas. Base del pereiópodo 7 expandida. Margen ventral de coxas 1 – 3 con setas largas alineadas. Propodio del gnatópodo 1 subovalado con depresión medial, palma oblicua con uno a dos dientes ..... *Elasmopus rapax*

66b. Flagelo accesorio de antena 1 con más de tres artejos. Placa interna de maxila 1 con una o más de tres setas apicales largas. Base del pereiópodo 7 no expandida ampliamente ..... 67

67a. Artejo 1 del palpo mandibular con diente pequeño y distal, artejo 3 corto, cuanto más un tercio de la longitud del artejo dos. Placa interna de maxila 1 subcuadrada, punta y línea del margen medio con setas largas. Ramas del urópodo 3 amplias, foliáceas y puntas subagudas. Pleonito 3 y urosomitos 1 y 2 con aserraciones en margen posterior. Telson corto, dividido y con dos espinas terminales y un proceso agudo ..... *Ceradocus sheardi*

67b. Artejo 1 del palpo mandibular sin diente pequeño y distal, artejo 3 lanceolado. Placa interna de maxila 1 subtriangular y con una a tres setas apicales largas, margen medio sin setas largas. Ramas del urópodo 3 alargadas, no foliáceas y puntas subtruncadas. Pleonito 3 y urosomitos 1 y 2 lisos. Telson largo con tres o cuatro espinas fuertes y terminales ..... *Maera jerrica*

68a. Antena 2 del macho con setas cortas. Urosomitos 1 – 3 con espinas dorsolateral. Lóbulos del telson del macho con una espina y dos o tres setas marginales y laterales ..... *Gammarus palustris*

68b. Antena 2 del macho con setas largas. Pleonitos 1 – 3 con procesos pequeños posterodorsales. Lóbulos del telson del macho con dos a tres grupos de espinas marginales laterales y espinas dorsales ..... *Gammarus mucronatus*

### Familia Haustoriidae

69a. Pleonito 3 con margen posterodistal fuertemente curvado y formando un proceso; margen dorsal se interrumpe con margen dorsal del urosomito 1 ..... 70

69b. Pleonito 3 con margen posterodistal poco curvado, no formando un proceso; margen dorsal es continuo con margen dorsal del urosomito 1 ..... 71

70a. Flagelo accesorio con tres a cinco artejos. Placa externa de maxila 2 curvada y lanceolada. Epímero 3 redondeado posteroventralmente y sin diente ..... *Haustorius* sp.

70b. Flagelo accesorio con dos artejos. Placa externa de maxila 2 ligeramente curvada, extensa y subrectangular, subigual o ligeramente más larga que placa interna. Artejo 5 del pereiópodo 6 con margen distal sin punta y ligeramente aplanado anteriormente. Epímero 3 con diente posteroventral. Telson con hendidura extensa en forma de V. Urópodo 3 con artejo corto en rama externa ..... *Pseudohaustorius caroliniensis*

71a. Antena 1 geniculada entre artejo 1 y 2. Artejo 3 del palpo mandibular con línea proximal de setas. Placa externa de maxila 2 subigual que placa interna. Artejo 6 del pereiópodo 6 con o sin espina distal sobre margen posterior. Urópodo 2 reducido y birrámeo ..... *Protohaustorius* sp.

71b. Antena 1 no geniculada entre artejo 1 y 2. Artejo 3 del palpo mandibular con línea distal de setas. Placa externa de maxila 2 mucho más larga que placa interna. Artejo 6 del pereiópodo 6 con tres a cuatro espinas distales sobre margen posterior. Urópodo 2 bien desarrollado y birrámeo ..... *Parahaustorius* ..... 72

72a. Artejo 4 del pereiópodo 6 ligeramente más largo que artejo 5, con cuatro hileras de setas longitudinales; artejo 6 sin setas en cara exterior. Artejo 4

del pereiópodo 7 con margen posterior mucho más corto que margen anterior y con espina robusta y setas largas; artejo 6 con setas largas en ápice  
 ..... *Parahaustorius holmesi*

72b. Artejo 4 del pereiópodo 6 subigual en longitud que artejo 5, con cinco hileras de setas longitudinales; artejo 6 con setas en cara exterior. Artejo 4 del pereiópodo 7 con margen posterior mucho más corto que margen anterior y con espina robusta y setas cortas; artejo 6 con setas cortas en ápice  
 ..... *Parahaustorius attenuatus*

### Familia Isaedidae

73a. Ojos subcuadrados anteriormente. Coxas 3 y 4 reducidas, más cortas que coxas 1 y 2, la 5ª casi vestigial. Palpo mandibular alargado con setas largas en artejos 2 y 3. Artejo 2 del pereiópodo 7 expandido distalmente con lóbulo posterior. Dactilo de pereiópodos 5 – 7 bifurcado distalmente. Urosomitos 1 y 2 fusionados. Rama interna de urópodos 1 y 2 estiliforme y sin espina terminal  
 ..... *Chevalia aviculae*

73b. Ojos agudos o redondeados anteriormente. Coxas 3, 4 y 5 no reducidas. Dactilo de pereiópodos 5 – 7 simple. Urosomitos 1 y 2 separados. Rama interna de urópodos 1 y 2 lanceolada y con espina terminal ..... 74

74a. Artejo 3 del palpo mandibular con margen distal semicircular. Coxa 1 más corta que coxa 2. Pedúnculo del urópodo 1 con proceso distoventral. Urópodo 3 birrámeo con setas largas terminales. Gnatópodo 2 del macho con carpo más corto que propodio, margen posterior de ambos sin setas densas; margen palmar sinuoso y ángulo palmar con espinas robustas ..... *Gammaropsis atlantica*

74b. Artejo 3 del palpo mandibular con margen distal no semicircular. Coxa 1 más larga que ancha. Pedúnculo del urópodo 1 sin proceso distoventral. Urópodo 3 birrámeo con rama interna en forma de escama, pedúnculo más largo que telson. Telson redondeado ligeramente en ápice ..... *Photis* .....75

75a. Margen anteroventral de coxas 3 – 5 del macho biseladas o ligeramente excavadas. Rama interna del urópodo 3 con márgenes curvados. Rama externa subigual o más larga que pedúnculo ..... *Photis pugnator*

75b. Coxa 4 del macho sin excavaciones sobre margen ventral. Gnatópodo 2 del macho con palma excavada y con dos procesos. Rama externa de urópodos 1 y 2 mucho más corta que rama interna, rama interna del urópodo 2 sin espinas marginales ..... *Photis longicaudata*

### Familia Ischyroceridae

76a. Urópodos 1 y 2 birrámeos, urópodo 3 unirrámeo. Gnatópodo 2 del macho carpoquelado, artejo 5 alargado, lóbulo carpal extendido con proceso carpal medio en margen interno. Telson entero, corto y ancho  
 ..... *Erichthonius brasiliensis*

76b. Urópodo 1 birrámeo, urópodos 2 y 3 unirrámeos con lóbulo terminal como gancho. Gnatópodo 2 del macho carpoquelado sin proceso carpal en margen posterior, con lóbulo carpal anterior prominente y propodio curvado. Telson hendido y corto ..... *Cerapus* sp.

### Familia Leucothoidae

77. Ojos ovalados y cuerpo robusto. Artejos 1 – 2 de antena 1 subiguales. Artejo 3 del palpo mandibular igual a la mitad de longitud del artejo 2. Coxas 1 – 3 subrectangulares. Gnatópodo 2 con propodio provisto de setas largas distalmente, palma con incisiones profundas en parte distal, carpo excavado distalmente en forma de pala. Base de pereiópodos sucesivamente expandida, dactilo corto y robusto. Telson al menos dos veces más largo que ancho ..... *Leucothoe spinicarpa*

### Familia Liljeborgiidae

78a. Artejos del palpo mandibular alargados y rectos. Carpo de gnatópodos fuertemente extendido y delgado, dactilos aserrados o dentados. Coxa 1 ordinaria, no lobulada. Telson bilobulado y con espina terminal en cada lóbulo ..... *Liljeborgia* sp.

78b. Artejos 1 y 2 del palpo mandibular alargados y en forma de L. Carpo de gnatópodos corto, dactilo liso. Pleonito 3 y urosomito 1 con carina simple; pleonitos 2 y 3 con carina trífida diminuta. Telson bilobulado con dos espinas terminales y setas en margen exterior ..... *Listriella carinata*

### Familia Lysianassidae

79a. Gnatópodo 1 subquelado. Telson hendido más de la mitad. Urosomito 1 sin carina dorsodistal. Maxila 2 con placas interna y externa subiguales. Epímero 3 con margen posteroventral liso; esquina posteroventral presenta diente bien definido ..... *Hippomedon* sp.

79b. Gnatópodo 1 simple ..... 80

80a. Telson entero ..... 81

80b. Telson con muesca. Base de pereiópodos 5 – 7 débilmente aserrada en su margen anterodistal y expandidos posteriormente ..... *Concarnes concavus*

81a. Rama externa del urópodo 3 uniarticulada. Placa interna de maxila 2 más ancha que placa externa ..... *Shoemakerella cubensis*

81b. Rama externa del urópodo 3 biarticulada (artejo 2 puede estar definido ligeramente). Placas de maxila 2 subiguales en amplitud ..... *Lysianopsis alba*

### Familia Maxillipiidae

82. Mandíbula sin palpo, proceso incisivo bien desarrollado y dentado, *Iacinia mobilis* asimétrica. Proceso molar desarrollado y triturador. Maxila 1 con palpo uniarticulado, bien desarrollado y con dientes terminales. Maxila 2 con placas subiguales y espinas terminales. Urópodos birrámeos con pedúnculo largo y ramas lanceoladas. Telson corto y entero ..... *Maxillipius* sp.

### Familia Oedicerotidae

83a. Hembra con antenas 1 y 2 subiguales en longitud. Proceso molar de mandíbula reducido con una o dos espinas apicales. Lóbulo carpal del gnatópodo 1 delgado y extendido más allá del ángulo palmar del propodio. Dactilo del pereiópodo 7 con margen posterior sin setas largas ..... 84

83b. Hembra con antena 1 más corta que antena 2. Ángulo anterior de cefalotórax subcuadrado. Proceso molar de mandíbula desarrollado. Lóbulo carpal del gnatópodo 1 extendido ligeramente más allá del ángulo palmar del propodio, mero extendido como lóbulo. Dactilo de pereiópodos 3 y 4 más corto que setas sobre ángulo anterodistal del propodio. Dactilo del pereiópodo 7 con margen posterior con setas largas ..... *Hartmanodes* sp.

84a. Antena 2 del macho mucho más larga que en hembra, longitud del flagelo igual al cuerpo. Gnatópodo 2 quelado y muy delgado. Propodio de pereiópodos 3 y 4 subovalado, dactilo corto y ancho. Base del pereiópodo 7 con línea de setas cortas en margen posterior. Telson subtruncado. Ángulo posteroventral de coxa 4 moderadamente extendido . *Americhelidium americanum*

84b. Antena 2 del macho similar en longitud a hembra, flagelo no alargado. Gnatópodo 2 subquelado y largo. Propodio de pereiópodos 3 y 4 subrectangular; dactilo alargado, al menos la mitad de la longitud del propodio. Base del pereiópodo 7 con pocas setas largas en margen posterior. Telson subovalado ..... *Periocolodes* sp.

### Familia Pardaliscidae

85. Cefalotórax sin ojos. Artejo 1 de antena 1 largo y robusto. Flagelo accesorio con tres artejos. Partes bucales forman conglomerado debajo de cefalotórax. Coxas 1 – 4 subcuadradas. Gnatópodos simples y delgados, artejos 5 y 6 subiguales en longitud, carpo no lobulado. Dactilo normalmente en forma de uña sin dientes internos. Pereiópodos 5 – 7 simples y largos. Urópodo 3 multisetoso. Telson alargado y hendido ..... *Halice* sp.

### Familia Phoxocephalidae

86a. Artejo 2 del pereiópodo 5 delgado, tres veces más largo que ancho ..... Harpiniinae ..... 88

86b. Artejo 2 del pereiópodo 5 tan ancho como largo ..... 87

87a. Artejo 2 de antena 1 más corto que artejo 1 ..... Broiginae ..... 89

87b. Artejo 2 de antena 1 más largo o subigual que artejo 1 y con setas ventromediales ..... *Metharpiniinae* .....90

88a. Artejo 1 de antena 1 en macho con setas largas en margen distoventral y pequeñas en artejo 3, flagelo setoso. Antena 2 en ambos sexos con flagelo corto. Base del flagelo y artejo 3 de antena 2 con setas en forma de cepillo ..... *Harpinia* sp.

88b. Artejo 1 de antena 1 en macho con setas cortas en margen distoventral; artejo 3 y flagelo sin setas. Antena 2 en ambos sexos con flagelo largo y con setas pequeñas ..... *Pseudharpinia* sp.

89. Rostro extendido. Proceso molar reducido con dos o tres espinas. Ramas del urópodo 1 sin espinas. Ápice de rama externa del urópodo 3 con dos o tres setas apicales y tres o cuatro subapicales. Telson hendido hasta base con lóbulos redondeados y armados con espina y seta pequeña ... *Eobrolgus spinosus*

90. Rostro ligeramente espatulado. Pedúnculo del urópodo 1 con espina ápicomedial. Urópodo 3 con ramas multisetosas y con dos espinas en margen peduncular. Telson hendido hasta base, borde interno de ápices redondeados ..... *Metharpinia floridana*

#### Familia Podoceridae

91. Palpo mandibular fuerte, artejo 3 tiene la mitad del tamaño del artejo 2, proceso molar bien desarrollado. Placa interna de maxila 1 corta o vestigial, con o sin seta; placa externa con nueve a once espinas y una más grande, palpo con dos artejos. Placa interna del maxilípodo con espinas distales; palpo con artejo 2 largo, 4º corto con uña larga y setas. Urópodos 1 y 2 birrámeos y sus pedúnculos con proceso ventrodistal, rama interna más larga. Urópodo 3 con rama en forma de hoja, corta y obtusa distalmente. Telson entero, corto y ovalado ..... *Podocerus* sp.

#### Familia Stenothoidae

92. Mandíbula con seta en lugar del palpo. Gnatópodo 2 con propodio largo, al menos la mitad de la longitud del gnatópodo; palma setosa y espinosa, con dos dientes en articulación con dactilo, éste casi tan largo como propodio y con setas cortas en margen interno. Pedúnculo del urópodo 3 subigual o igual en longitud a su rama; artejo distal de rama hendido. Telson entero y más largo que ancho, con tres o cuatro espinas robustas en ambos márgenes ..... *Stenothoe gallensis*

#### Familia Synopiidae

93a. Con ojos accesorios. Rostro protuberante. Coxas 1 y 2 pequeñas y similares, 3ª muy grande envolviendo a coxa 4. Palpo mandibular robusto, proceso molar triturador o con vellosidades. Gnatópodos simples, 2º muy delgado con dactilo desnudo y reducido. Telson y pedúnculo del urópodo 3 muy cortos y subiguales en longitud. Urópodo 3 excede en longitud a urópodos 1 y 2. Telson corto ..... *Synopia* sp.

93b. Sin ojos accesorios. Palpo mandibular delgado. Telson alargado, más de dos veces el largo del pedúnculo del urópodo 3 ..... 94

94a. Rostro no protuberante. Mandíbula con palpo corto y delgado, molar mediano y triturador. Gnatópodos subquelados, palmas casi transversas y definidas por espina aserrada que aparenta al propodio estar quelado. Urópodo 3 no excede a urópodos 1 y 2, subigual en longitud al telson. Telson largo y hendido ..... *Garosyrhoe* sp.

94b. Rostro muy poco protuberante, sin ojos. Mandíbula con palpo largo, molar pequeño y ligeramente triturador. Gnatópodos subquelados, palmas casi transversas y definidas por una gran espina aserrada que aparenta al propodio estar quelado. Gnatópodo 2 con dactilo normal. Urópodo 3 no excede ápice de urópodos 1 y 2, subigual o ligeramente más largo que telson. Telson alargado, hendido y robusto ..... *Syrhoe* sp.

## Distribución – Zonación

### Familias y especies de anfípodos dominantes

En el sector SO del GM, las familias Ampeliscidae (8 spp, N = 95, fi = 14.3), Phoxocephalidae (6 spp, N = 69, fi = 10.7), Corophiidae (5 spp, N = 46, fi = 8.93) y Caprellidae (4 spp, N = 250, fi = 7.1) dominaron la riqueza específica, la abundancia total y la frecuencia relativa (Tabla 5). Su distribución geográfica fue principalmente en la PCC (Ampeliscidae) y la BC (Phoxocephalidae) y del talud continental mexicano (Cordilleras Mexicanas) hasta la planicie abisal de Sigsbee (Corophiidae y Caprellidae) (Fig. 8).

Las familias Phtisicidae (3 spp, N = 5), Ischyroceridae (3 spp, N = 5) y Lysianassidae (3 spp, N = 4) (Tabla 5) tuvieron una distribución amplia en el SO del GM. Las familias restantes, con un número de especies y valores de abundancia menores, presentaron patrones de distribución heterogéneos y puntuales: Podoceridae y Stenothoidae se ubicaron en el talud continental y la planicie abisal de Sigsbee, a diferencia de Pariambidae, Amphilochoidae, Aoridae, Bateidae, Eusiridae, Haustoriidae, Isaedidae, Liljeborgiidae, Maxillipiidae, Oedicerotidae, Pardaliscidae y Synopiidae, que presentaron una distribución restringida a la PCC o a la BC.

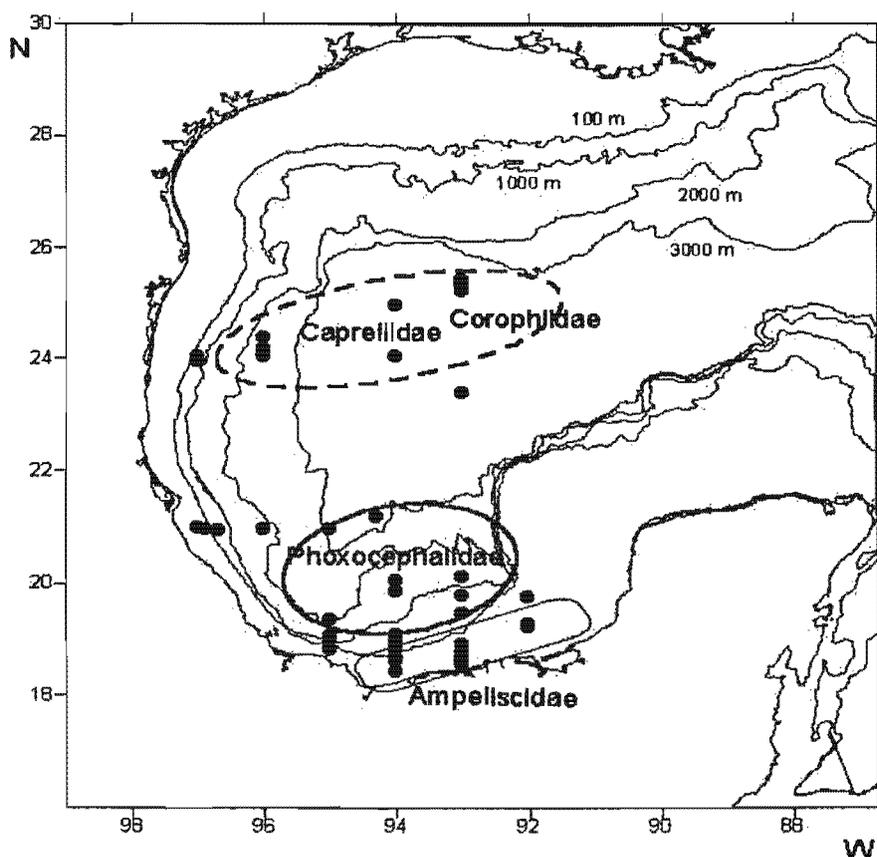


Figura 8. Distribución geográfica de las familias dominantes de anfipodos bentónicos en el suroeste del Golfo de México, se indican las localidades de muestreo implicadas.

Tabla 5. Especies de anfipodos bentónicos recolectadas en el SO del GM con el intervalo de profundidad (m), la frecuencia relativa de cada familia (fi), el número total de individuos (N), la frecuencia (Fi) y el índice del valor de importancia (IVI).

Especies	Intervalo de profundidad	fi	N	Fi	IVI
Caprellidae		7.14			
1. <i>Caprella</i> sp.	550-2120		10	5	5.1
2. <i>Caprella danilevskii</i>	1698-2620		48	3	10.8
3. <i>Caprella equilibra</i>	1231-3700		137	9	31.2
4. <i>Caprella penantis</i>	2200-3700		55	2	10.2
Pariambidae		7.14			
5. <i>Deutella</i> sp.	897		1	2	2.6
6. <i>Deutella incerta</i>	116-1470		2	2	1.7
7. <i>Hemiaegina minuta</i>	354		1	1	0.8
8. <i>Paracaprella pusilla</i>	498		1	1	0.8
Phtisicidae		5.35			
9. <i>Hemiproto wigleyi</i>	25-76		2	1	0.8
10. <i>Phtisica</i> sp.	76		1	1	0.8
11. <i>Phtisica marina</i>	76-1470		2	2	2.5
Ampeliscidae		14.28			
12. <i>Ampelisca</i> sp.	25-203		58	11	17.7
13. <i>Ampelisca agassizi</i>	25		9	2	3.2
14. <i>Ampelisca bicarinata</i>	47-203		7	4	3.9

15. <i>Ampelisca lobata</i>	169-203	3	2	1.9
16. <i>Ampelisca parapacifica</i>	26-169	8	3	3.4
17. <i>Ampelisca vadorum</i>	21-26	3	2	1.9
18. <i>Ampelisca verrilli</i>	25-200	6	2	1.2
19. <i>Byblis</i> sp.	1611	1	1	0.8
Aoridae		1.78		
20. <i>Lembos</i> sp. s. s.	76-304	3	2	1.9
Corophiidae		8.93		
21. <i>Apocorophium acutum</i>	3600	10	1	2.5
22. <i>Apocorophium simile</i>	1231	1	1	0.8
23. <i>Corophium</i> sp. s. s.	25-3700	31	12	13.6
24. <i>Monocorophium acherusicum</i>	2620	3	1	1.2
25. <i>Monocorophium insidiosum</i>	1231	1	1	0.8
Isaedidae		1.78		
26. <i>Photis</i> sp.	25	4	1	1.4
Ischyroceridae		5.35		
27. <i>Cerapus</i> sp.	25	1	1	0.8
28. <i>Erichthonius</i> sp.	498-1698	3	2	1.9
29. <i>Erichthonius brasiliensis</i>	3690	1	1	0.8
Podoceridae		1.78		
30. <i>Podocerus</i> sp.	1231-3700	12	7	6.8
Bateidae		1.78		
31. <i>Carinobatea cuspidata</i>	52	1	1	0.8
Eusiridae		1.78		
32. <i>Eusiroides</i> sp.	203	1	2	1.7
Liljeborgiidae		1.78		
33. <i>Liljeborgia</i> sp.	57-65	3	2	1.9
Lysianassidae		5.35		
34. <i>Concarnes</i> sp.	498	1	1	0.8
35. <i>Concarnes concavus</i>	256	1	1	0.8
36. <i>Hippomedon</i> sp.	26-203	2	3	2.5
Maxillipiidae		1.78		
37. <i>Maxillipius</i> sp.	76	1	1	0.8
Oedicerotidae		7.14		
38. <i>Americhelidium</i> sp.	25	7	1	1.8
39. <i>Americhelidium americanum</i>	76	1	1	0.8
40. <i>Hartmanodes</i> sp.	25	1	1	0.8
41. <i>Perioculodes</i> sp.	61	1	1	0.8
Pardaliscidae		1.78		
42. <i>Halice</i> sp.	878	1	1	0.8
Phoxocephalidae		10.71		
43. <i>Eobrolgus</i> sp.	25-1800	5	5	4.2
44. <i>Eobrolgus spinosus</i>	200-1290	6	3	2.7
45. <i>Harpinia</i> sp.	25-3360	46	18	18.2
46. <i>Pseudharpinia</i> sp.	600-3360	2	2	0.9
47. <i>Metharpinia</i> sp.	200-1140	2	2	1.7
48. <i>Metharpinia floridana</i>	47-3360	8	4	2.9
Haustoriidae		5.35		
49. <i>Haustorius</i> sp.	25	1	1	0.8
50. <i>Parahaustorius holmesi</i>	21-25	2	2	1.7
51. <i>Protohaustorius</i> sp.	1140	1	1	0.8
Amphiloichidae		1.78		
52. <i>Hourstonius tortugae</i>	879	1	1	0.8
Stenothoidae		3.57		
53. <i>Stenothoe</i> sp.	498-3700	35	11	13.7
54. <i>Stenothoe gallensis</i>	3635	4	1	1.4

Synopiidae		3.57			
55. <i>Garosyrhoe</i> sp.	76		1	1	0.8
56. <i>Syrhoe</i> sp.	1800		1	1	0.8

La curva de dominancia acumulativa (Fig. 9) mostró una dominancia alta (diversidad baja) con base en el IVI de cada especie en el grupo de anfípodos endobentónicos del GM. Esto fue consistente con las familias y superfamilias. Dicho grupo estuvo dominado por siete especies: *Caprella equilibra* (31.2 IVI), *Harpinia* sp. (18.2 IVI), *Ampelisca* sp. (17.7 IVI), *Stenothoe* sp. (13.7 IVI), *Corophium* sp. (13.6 IVI), *Caprella danilevskii* (10.8 IVI) y *C. penantis* (10.2 IVI), que en conjunto constituyeron ca. 100 % acumulado (Tabla 5 y Fig. 8) o ca. 50 % de la dominancia total. Las otras 49 especies contribuyeron con el restante porcentaje acumulado (ca. 90 % del IVI).

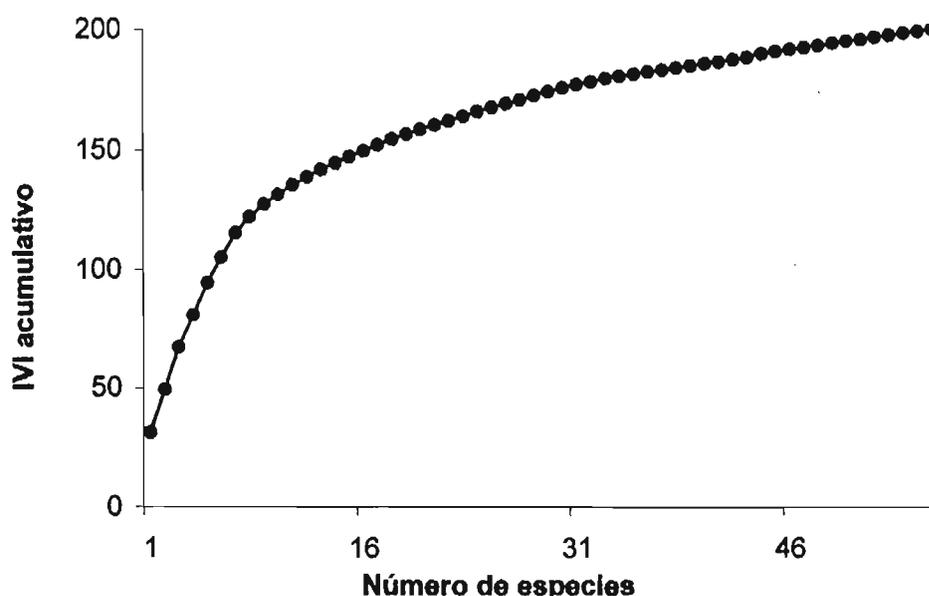


Figura 9. Dominancia acumulativa de los anfípodos bentónicos del SO del GM en relación con el número de especies (s) y el índice del valor de importancia (IVI).

En el Cm, las familias Ampeliscidae (6 spp, N = 10, fi = 16.7), Melitidae (4 spp, N = 7, fi = 16.7), Aoridae (3 spp, N = 8, fi = 16.7) y Leucothoidae (2 spp, N = 13, fi = 16.7) dominaron el grupo de los anfípodos bentónicos con base en su riqueza específica y su abundancia total (Tabla 6). En la ZC – N del Cm se distribuyó la familia Ampeliscidae, particularmente en el NE y sotavento de la IC; a diferencia de la ZS, donde la familia Aoridae se distribuyó ampliamente y las familias Melitidae y Leucothoidae se ubicaron en el sotavento y SO de BCH y el SE del mismo, respectivamente (Fig. 10). Las familias Ischyroceridae (2 spp, N = 9), Lysianassidae (3 spp, N = 4), Isaedidae (1 sp, N = 8), Amphilochidae (1 sp, N = 1) y Synopidae (1 sp, N = 1) tuvieron una distribución circunscrita al SO – SE de BCH.

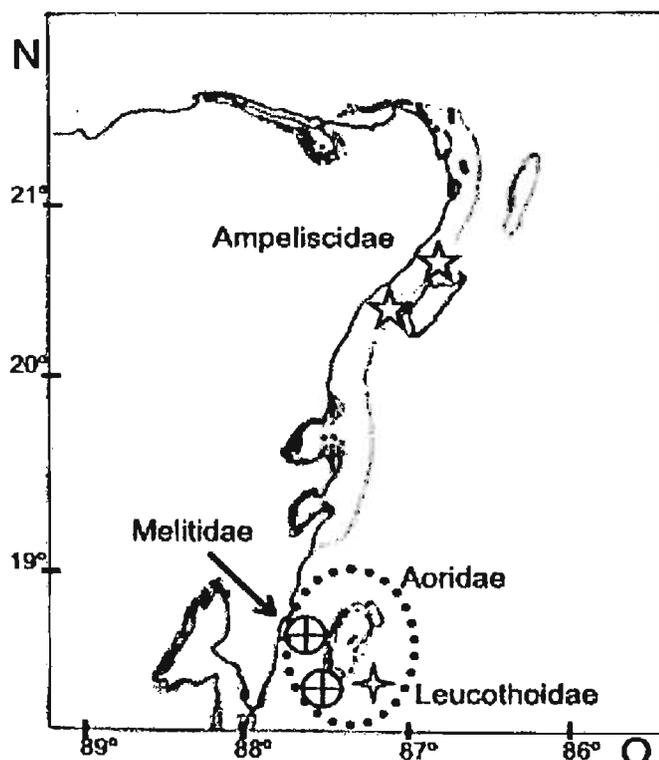


Figura 10. Distribución geográfica de las familias dominantes de los anfípodos bentónicos en el Caribe mexicano. Aoridae, círculo punteado; Leucothoidae, estrella de cuatro puntas; Melitidae, círculo con cruz; Ampeliscidae, estrella con cinco puntas. (Tomado y modificado de Jordán-Dahlgren 1989a).

Tabla 6. Especies de anfípodos bentónicos en el Cm incluyendo el intervalo de profundidad (m), la frecuencia relativa de cada familia (fi), el número total de individuos (N), la frecuencia (Fi) y el Índice del Valor de Importancia (IVI).

Especies	Intervalo de profundidad	fi	N	Fi	IVI
Ampeliscidae		16.7			
1. <i>Ampelisca</i> sp.	80		1	1	4.4
2. <i>Ampelisca bicarinata</i>	53		2	1	6.1
3. <i>Ampelisca holmesi</i>	43		4	1	9.3
4. <i>Ampelisca vadorum</i>	112		1	1	4.4
5. <i>Ampelisca verrilli</i>	120		1	1	4.4
6. <i>Haploops</i> sp.	58		1	1	4.4
Aoridae		16.7			
7. <i>Bemlos</i> sp.	42		1	1	4.4
8. <i>Grandidierella</i> sp.	20 – 185		6	4	20.9
9. <i>Rudilemboides naglei</i>	45		1	1	4.4
Isaedidae		2.8			
10. <i>Chevalia</i> sp.	25 – 162		8	1	15.9
Ischyroceridae		13.9			
11. <i>Cerapus</i> sp.	89 – 110		2	2	8.8
12. <i>Erichthonius</i> sp.	25 – 162		7	3	19.8

Melitidae		16.7			
13. <i>Dulichella appendiculata</i>	110		1	1	4.4
14. <i>Elasmopus</i> sp.	53 – 60		2	2	8.8
15. <i>Elasmopus rapax</i>	32 – 403		3	2	10.5
16. cf <i>Maera jerrica</i>	25		1	1	4.4
Leucothoidae		16.7			
17. <i>Leucothoe</i> sp.	53 – 110		9	3	23.1
18. <i>Leucothoe spinicarpa</i>	53 – 80		4	3	14.9
Lysianassidae		11.1			
19. <i>Concarnes</i> sp.	162		1	1	4.4
20. <i>Lysianopsis</i> sp.	85		1	1	4.4
21. <i>Lysianopsis alba</i>	25 – 45		2	2	8.8
Amphilochidae		2.8			
22. <i>Gitana dominica</i>	112		1	1	4.4
Synopiidae		2.8			
23. <i>Synopia</i> sp.	183		1	1	4.4

La curva de dominancia acumulativa en el Cm evidenció una dominancia alta (diversidad baja) con base en el IVI de cada especie en el grupo de anfipodos. Dicho grupo estuvo dominado por seis especies: *Leucothoe* sp. (23.1 IVI), *Grandidierella* sp. (20.9 IVI), *Erichthonius* sp. (19.8 IVI), *Chevalia* sp. (15.9 IVI), *Leucothoe spinicarpa* (14.9 IVI) y *Elasmopus rapax* (10.5 IVI) que, en conjunto, constituyen ca. 100 % acumulado (Tabla 6 y Fig. 11) o ca. 50 % de la dominancia total. Las otras 17 especies contribuyeron con el porcentaje acumulado restante (ca. 95 % del IVI).

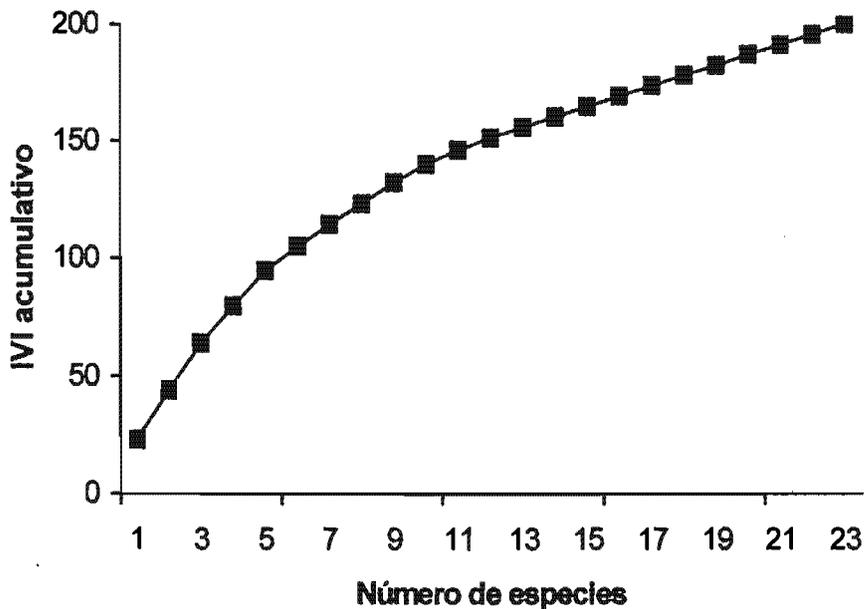


Figura 11. Dominancia acumulativa de los anfipodos bentónicos del Caribe mexicano en relación con el número de especies (s) y el Índice del valor de importancia (IVI).

## Análisis exploratorio, agrupamientos y áreas relacionadas

El análisis exploratorio de los datos de la abundancia, la densidad y la riqueza de especies de los anfípodos asociados a la plataforma continental, el talud continental y la planicie abisal del SO del GM mostró un patrón de distribución unimodal con asimetría positiva (Fig. 12).

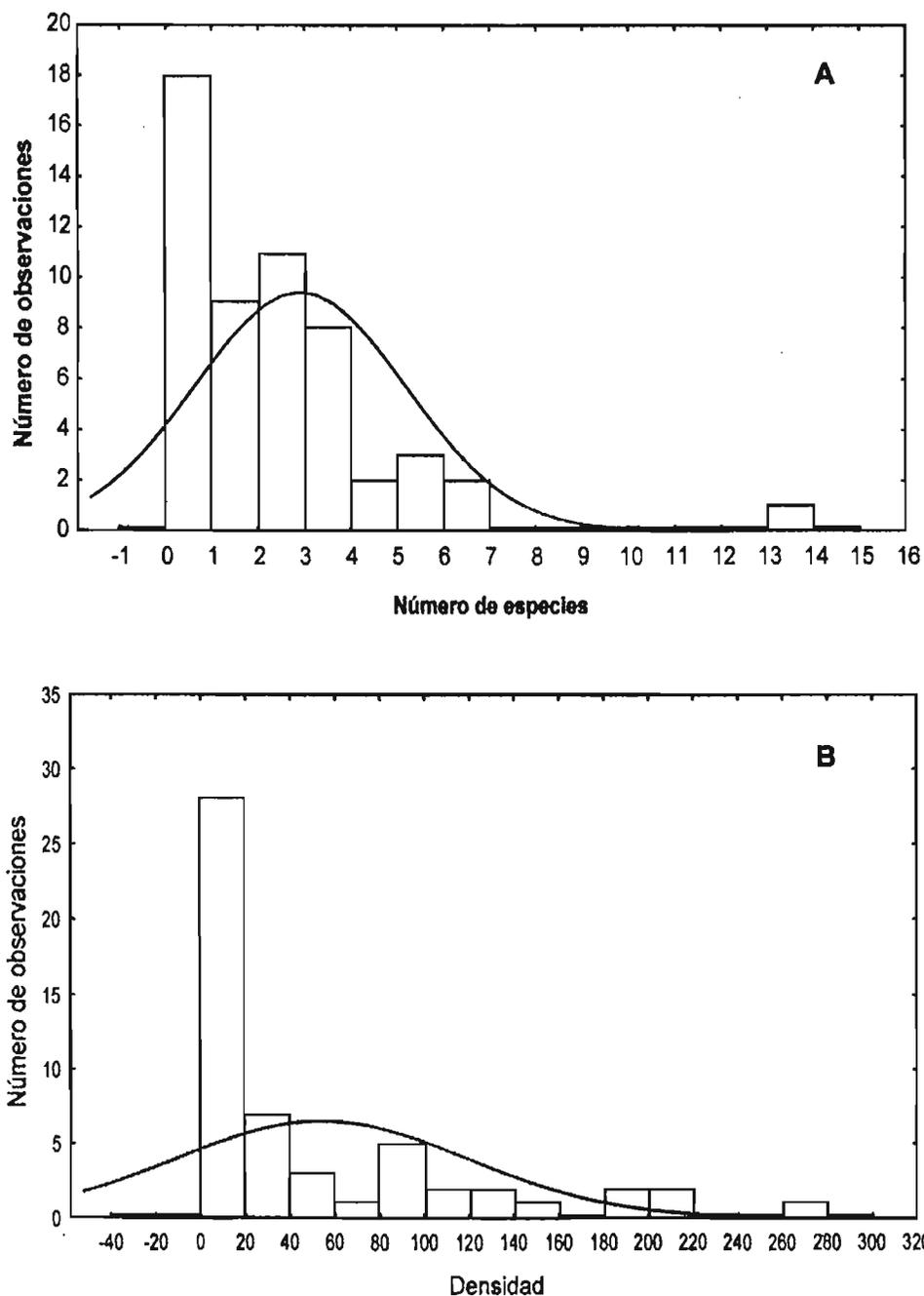


Figura 12. Distribución de los valores de la riqueza de especies (s) (A) y de la densidad (n, ind.m<sup>-2</sup>) (B) de los anfípodos bentónicos en la plataforma continental y el mar profundo del SO del GM.

Debido a que la frecuencia alta de ceros en la matriz original (localidad, subáreas, C/O, profundidad, número de especies y densidad) impidió una transformación (log) de los datos para conseguir la *normalidad*, y a la desigualdad en el número de subáreas en cada localidad de muestreo, la diferencia en el número de sitios por C/O y la variabilidad entre las seis campañas desarrolladas (Fig. 13) se optó por analizar los datos mediante técnicas no – paramétricas.

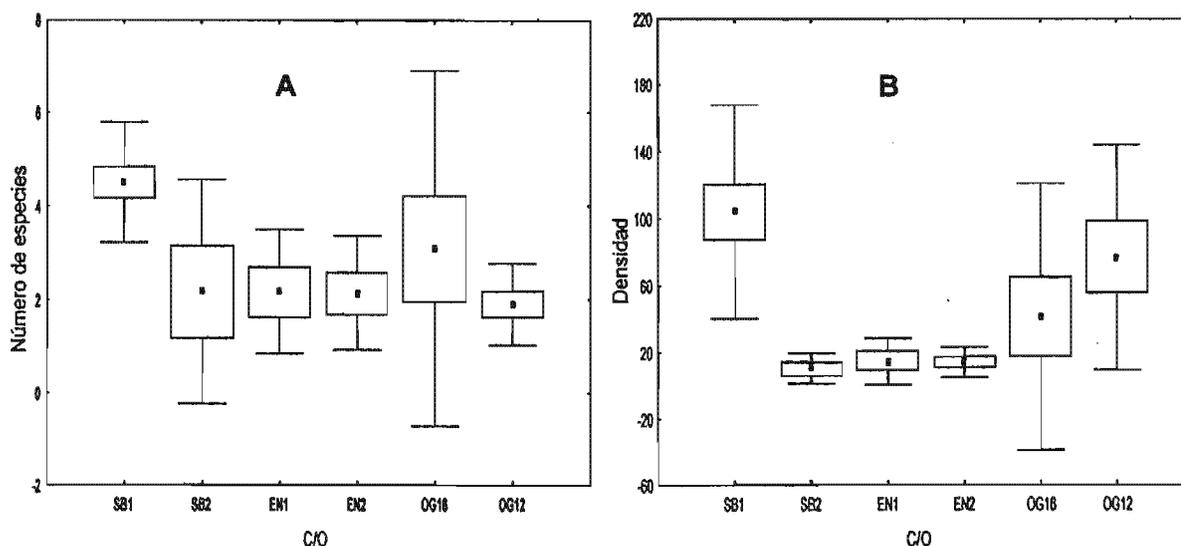


Figura 13. Variación del número de especies (s) (A) y densidad (n, ind.m<sup>-2</sup>) (B) en cada campaña oceanográfica (C/O) realizada en el SO del GM. (SIGSBEE I, SB1; SIGSBEE II, SB2; ENOS 1, EN1; ENOS 2, EN2; OGMEX 12, OG12 y OGMEX 16, OG16).

La prueba no-paramétrica Kruskal-Wallis reveló la existencia de diferencias significativas en la riqueza de especies ( $H = 18.19$ ,  $p = 0.0027$ ) y la densidad ( $H = 30.26$ ,  $p = 0.0001$ ) entre las seis campañas oceanográficas.

El análisis de clasificación evidenció tres agrupamientos entre las campañas oceanográficas en el SO del GM de acuerdo a la composición de especies y densidad (Fig. 14a). El primer grupo (SBI), incluyó la plataforma continental tamaulipeca, el talud continental mexicano-Cordilleras Mexicanas y la planicie abisal de Sigsbee (Fig. 14b), con una cobertura batimétrica de los 200 m hasta los 3700 m. El segundo grupo (SBII – EN 1 – EN 2) incluyó la plataforma continental veracruzana y la BC, con una cobertura batimétrica de los 76 m hasta los 3560 m (Fig. 14c). El tercer grupo (OG12 – OG16) se localizó en la PCC, con una cobertura batimétrica de los 21 hasta los 226. (Fig. 14d).

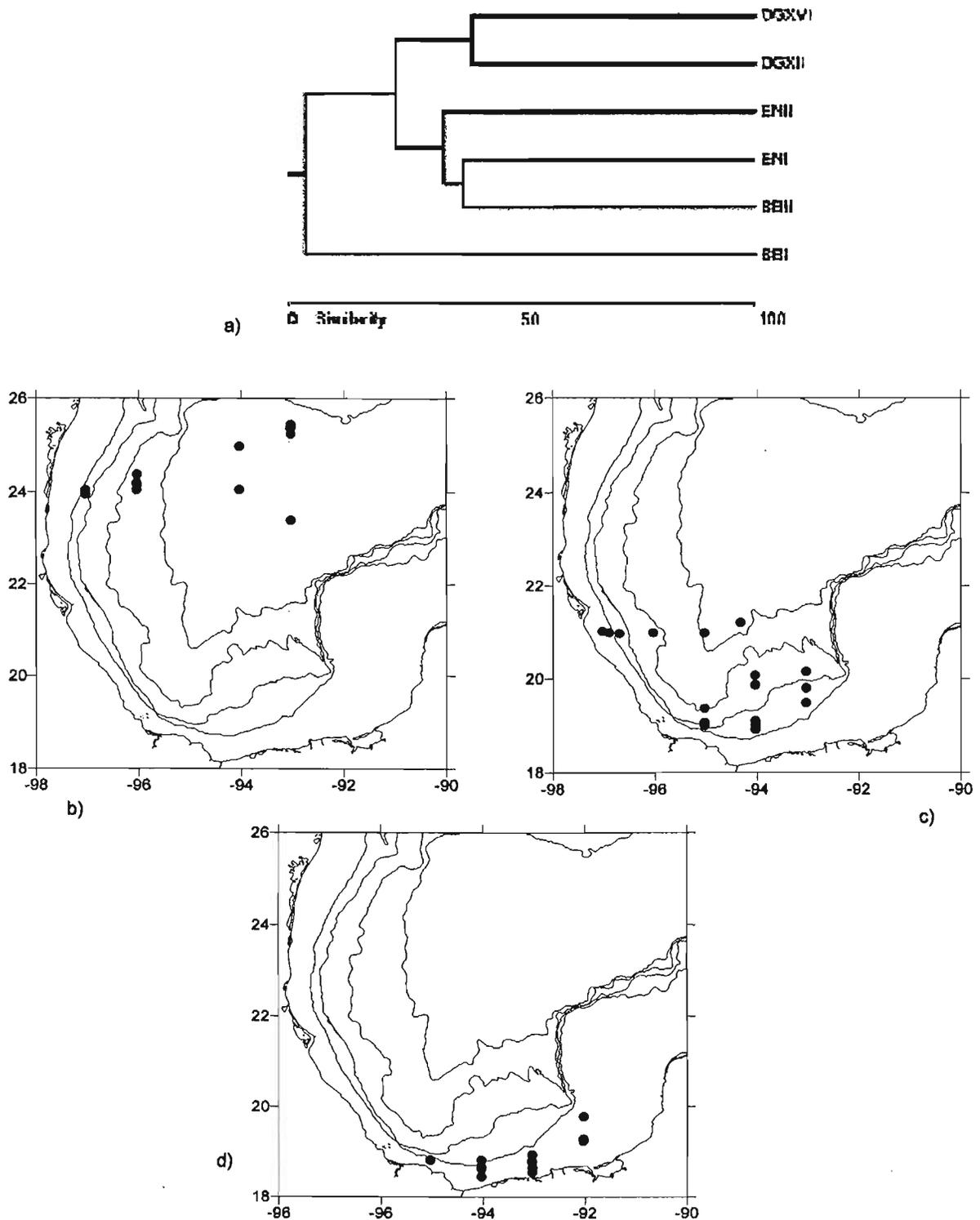


Figura 14. Agrupamientos entre las campañas oceanográficas realizadas en la plataforma continental y el mar profundo del SO del GM de acuerdo con la riqueza de especies ( $s$ ) y su densidad ( $n$ , ind. $m^{-2}$ ). a) Dendrograma (similitud de Bray-Curtis), b) SIGSBEE I, c) SIGSBEE II-ENOS 1-ENOS 2, d) OGMEX 12- OGMEX 16.

El análisis exploratorio de los datos de la abundancia total por especie de los anfípodos en el Cm mostró un patrón de distribución unimodal con una asimetría positiva (Fig. 15).

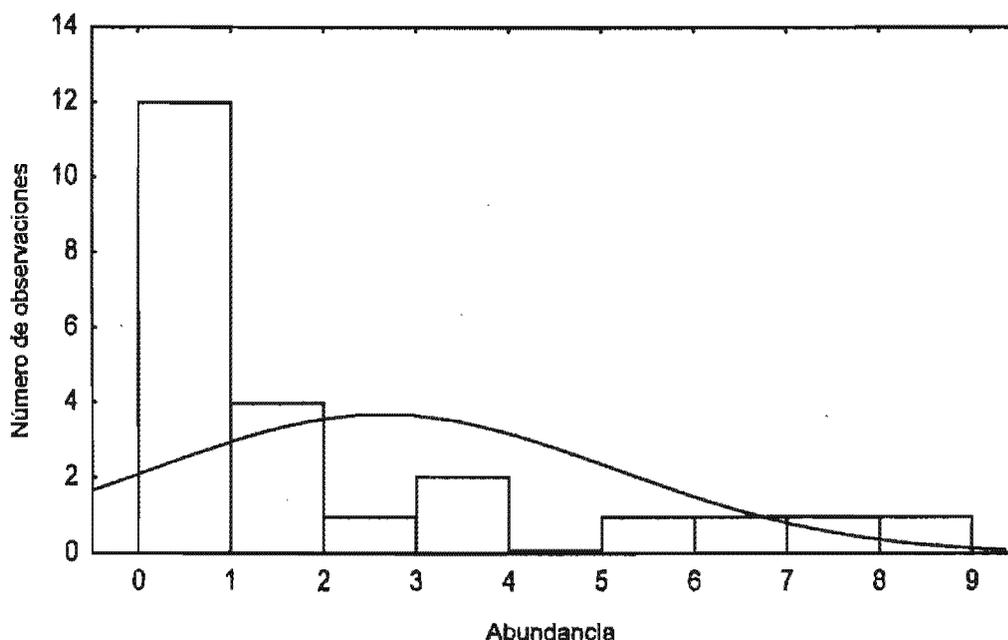


Figura 15. Distribución de los valores de la abundancia (N) de los anfípodos bentónicos en el Caribe mexicano.

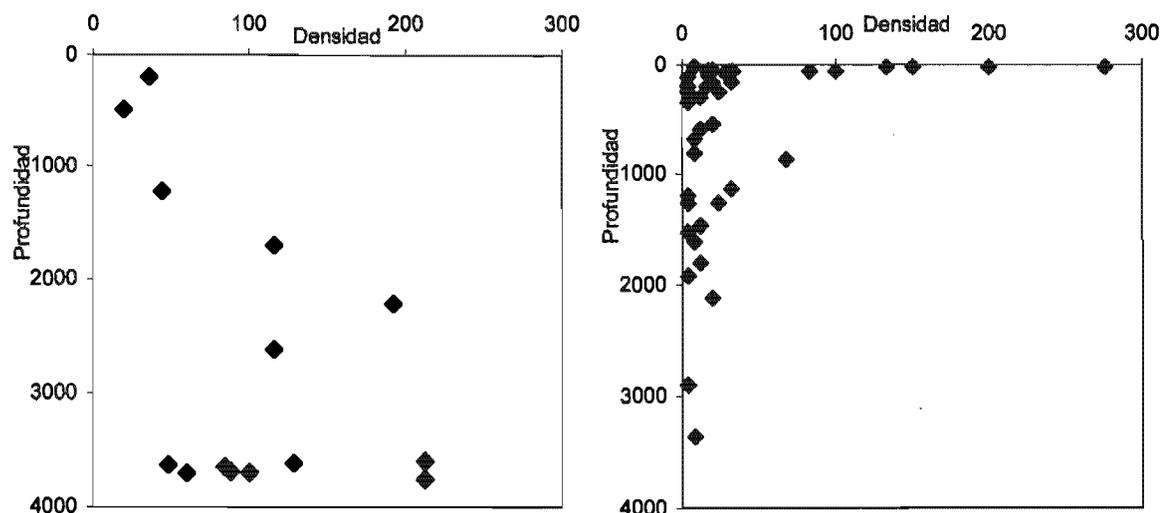
De acuerdo a la prueba  $\chi^2$  ( $\chi^2_c = 45.167$ ,  $gl = 22$ ,  $p < 0.005$ ) se rechazó la hipótesis nula ( $\chi^2_c = 45.167 \geq \chi^2_t = 42.976$ ), lo que sugiere un discontinuo o independencia entre la ZC – N y la ZS de acuerdo con la riqueza de especies y su abundancia total.

### Patrones de distribución

El patrón general de la variación de la densidad ( $n$ , ind.m<sup>-2</sup>) y la riqueza de especies ( $s$ ) en el gradiente batimétrico difiere entre los grupos formados (Kruskal–Wallis) en el GM (Fig. 16). En el primero ( desde la plataforma continental tamaulipeca, el talud continental mexicano–Cordilleras Mexicanas hasta la planicie abisal de Sigsbee), se apreció un incremento en el número de individuos desde la plataforma continental hasta el talud inferior (ca. 2200 m) (Fig. 16a1 y a2), con una disminución hacia la elevación continental (ca. 2600 m). Un intervalo amplio (48 – 212) de individuos se presentó en profundidades mayores a la isóbata de los 3000 m. En comparación, la distribución batimétrica del número de especies en este grupo no permitió detectar ninguna tendencia.

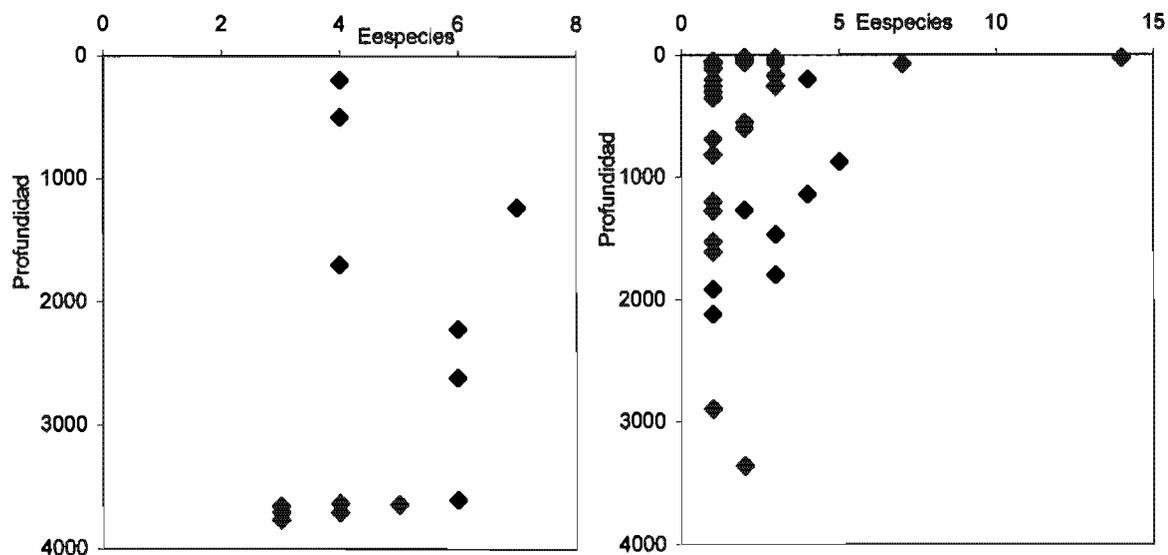
Por otra parte, en el otro grupo, donde se incluyen la PCC y la BC, se observó una tendencia general en la reducción del número de especies e

individuos a lo largo del gradiente batimétrico (Fig. 16 b1 y b2). En el talud continental, sin embargo, se apreció un incremento en el número de especies entre 900 y 1800 m de profundidad (Fig. 16 b2) y un aumento en la densidad cerca de los 1000 m de profundidad (Fig. 16, b1).



a1

b1



a2

b2

Figura 16. Densidad (n, ind.m<sup>-2</sup>) y número de especies (s) en el gradiente batimétrico desde la plataforma continental tamaulipeca hasta la planicie abisal de Sigsbee (a1 y a2) y en la plataforma continental de Campeche y la Bahía de Campeche (b1 y b2).

Los anfípodos bentónicos (Caprellidea y Gammaridea) de la plataforma continental, talud continental y la planicie abisal de Sigsbee se caracterizaron por presentar un porcentaje menor (28 %) de especies euribáticas y un porcentaje mayor (72 %) de especies estenobáticas. De las 53 especies determinadas, *Harpinia* sp., *Corophium* sp. y *Metharpinia floridana* fueron euribáticas con una distribución batimétrica amplia (25–3700 m). En la plataforma y el talud continental (25–2000 m) se diferenciaron *Deutella incerta*, *Phtisica marina*, *Lembos* sp., *Eobrolgus* sp., *Eobrolgus spinosus* y *Metharpinia* sp. La familia Caprellidae (*Caprella* sp., *C. danilevskii* y *C. equilibra*) y los gammáridos *Pseudharpinia* sp., *Podocerus* sp. y *Stenothoe* sp., se distribuyeron en el talud continental y la planicie abisal (201–3700 m) (Tablas 5 y 7).

A diferencia de las 15 especies de anfípodos mencionadas, 41 especies limitaron su presencia en cada una de las zonas batimétricas: 23 para la plataforma continental (PC), 13 para el talud continental (TC) y 5 para la planicie abisal (PA). En la primera se presentaron *Hemiproto wigleyi*, *Phtisica* sp., *Ampelisca* sp., *Ampelisca agassizi*, *A. bicarinata*, *A. lobata*, *A. parapacifica*, *A. vadorum*, *A. verilli*, *Carinobatea cuspidata*, *Eusiroides* sp., *Haustorius* sp., *Parahaustorius holmesi*, *Photis* sp., *Cerapus* sp., *Liljeborgia* sp., *Hippomedon* sp., *Maxillipius* sp., *Americhelidium* sp., *A. americanum*, *Hartmanodes* sp., *Perioculodes* sp. y *Garosyrrhoë* sp. (Tablas 5 y 7).

En el TC se reconocieron *Deutella* sp., *Hemiaegina minuta*, *Paracaprella pusilla*, *Byblis* sp., *Hourstonius tortugae*, *Apocorophium simile*, *Monocorophium insidiosum*, *Erichthonius* sp., *Concarnes* sp., *C. concavus*, *Halice* sp., *Syrrhoë* sp. y *Protohaustorius* sp. y, finalmente, *Caprella penantis*, *Apocorophium acutum*, *Erichthonius brasiliensis*, *Stenothoe gallensis* y *Monocorophium acherusicum* para la PA (Tablas 5 y 7).

La densidad y densidad relativa de los anfípodos presentaron cambios en las zonas batimétricas en cada uno de los grupos formados (Tabla 7). En la PCC, dominaron un número mayor de especies que representaron ca. 60 % de la densidad relativa, en comparación con las aguas someras ( $\leq 200$  m) de la PC tamaulipeca donde no existe una dominancia aparente. Estas especies, principalmente de la familia Ampeliscidae, fueron *Ampelisca* sp., *A. agassizi*, *A. verilli*, *A. parapacifica* y *A. bicarinata*, además de *Americhelidium* sp. (Oedicerotidae), *Photis* sp. (Isaedidae) y *Liljeborgia* sp. (Liljeborgiidae) (Tabla 7). Para el TC de la BC (Tabla 7), la familia dominante fue Phoxocephalidae con *Harpinia* sp. y *Metharpinia floridana* (24 % de la densidad relativa), en comparación con la planicie abisal donde *Caprella* sp. (Caprellidae) representó la especie dominante (62.5 % de la densidad relativa) (Tabla 7).

Para el TC mexicano–Cordilleras Mexicanas, la familia Caprellidae fue la dominante con *Caprella* sp., *C. danilevskii* y *C. equilibra* (ca. 60 % de la densidad relativa), y para la PA las especies *C. equilibra*, *C. penantis*, *C. danilevskii*, además de *Apocorophium acutum* (Corophiidae) y *Stenothoe gallensis* (Stenothoidae) dominaron con ca. 70 % de la densidad relativa (Tabla 7).

Tabla 7. Densidad (n, ind.m<sup>-2</sup>) y densidad relativa (ni) de los anfípodos bentónicos en cada zona batimétrica de los tres grupos formados de acuerdo al análisis Bray-Curtis, SO - GM.

Plataforma continental (≤ 200m)		Talud continental (201 – 2000 m)		Planicie abisal (≥ 2001 m)	
Especie	n (ni)	Especie	n (ni)	Especie	n (ni)
Plataforma continental	tamaulipeca	Talud continental mexicano - Cordilleras	Mexicanas	Planicie abisal de Sigsbee	
1. <i>Ampelisca verrilli</i>	8 (28.6)	1. <i>Caprella danilevskii</i>	36 (45)	1. <i>Caprella equilibra</i>	68 (24.3)
2. <i>Eobrolgus spinosus</i>	8 (28.6)	2. <i>Caprella equilibra</i>	8 (10)	2. <i>Caprella penantis</i>	56 (20)
3. <i>Harpinia</i> sp.	8 (28.6)	3. <i>Caprella</i> sp.	4 (5.0)	3. <i>Caprella danilevskii</i>	44 (15.7)
4. <i>Ampelisca bicarinata</i>	4 (14.3)	4. <i>Paracaprella pusilla</i>	4 (5.0)	4. <i>Apocorophium acutum</i>	40 (14.3)
		5. <i>Concameres</i> sp.	4 (5.0)	5. <i>Stenothoe gallensis</i>	16 (5.7)
		6. <i>Apocorophium simile</i>	4 (5.0)	6. <i>Stenothoe</i> sp.	16 (5.7)
		7. <i>Monocorophium insidiosum</i>	4 (5.0)	7. <i>Monocorophium acherusicum</i>	12 (4.3)
		8. <i>Erichthonius</i> sp.	4 (5.0)	8. <i>Corophium</i> sp.	12 (4.3)
		9. <i>Corophium</i> sp.	4 (5.0)	9. <i>Podocerus</i> sp.	8 (2.8)
		10. <i>Podocerus</i> sp.	4 (5.0)	10. <i>Harpinia</i> sp.	4 (1.4)
		11. <i>Stenothoe</i> sp.	4 (5.0)	11. <i>Erichthonius brasiliensis</i>	4 (1.4)
<b>Bahía de Campeche</b>					
1. <i>Americhelidium americanum</i>	4 (14.3)	1. <i>Harpinia</i> sp.	12 (14.3)	1. <i>Caprella</i> sp.	20 (62.5)
2. <i>Ampelisca</i> sp.	4 (14.3)	2. <i>Metharpinia floridana</i>	8 (9.5)	2. <i>Pseudharpinia</i> sp.	4 (12.5)
3. <i>Garosyrthoe</i> sp.	4 (14.3)	3. <i>Lembos</i> sp.	4 (4.8)	3. <i>Harpinia</i> sp.	4 (12.5)
4. <i>Hemiproto wigleyi</i>	4 (14.3)	4. <i>Caprella</i> sp.	4 (4.8)	4. <i>Metharpinia floridana</i>	4 (12.5)
5. <i>Lembos</i> sp.	4 (14.3)	5. <i>Byblis</i> sp.	4 (4.8)		
6. <i>Maxillipius</i> sp.	4 (14.3)	6. <i>Halice</i> sp.	4 (4.8)		
7. <i>Phtisica</i> sp.	4 (14.3)	7. <i>Deutella incerta</i>	4 (4.8)		
		8. <i>Deutella</i> sp.	4 (4.8)		
		9. <i>Eobrolgus</i> sp.	4 (4.8)		
		10. <i>Eobrolgus spinosus</i>	4 (4.8)		
		11. <i>Hemiaegina minuta</i>	4 (4.8)		
		12. <i>Hourstonius tortugae</i>	4 (4.8)		
		13. <i>Metharpinia</i> sp.	4 (4.8)		
		14. <i>Phtisica marina</i>	4 (4.8)		
		15. <i>Protohaustorius</i> sp.	4 (4.8)		
		16. <i>Pseudharpinia</i> sp.	4 (4.8)		
		17. <i>Syrthoe</i> sp.	4 (4.8)		
		18. <i>Concameres concavus</i>	4 (4.8)		
<b>Plataforma continental de Campeche</b>					
1. <i>Ampelisca agassizi</i>	36 (15.7)				
2. <i>Ampelisca</i> sp.	24 (10.4)				
3. <i>Americhelidium</i> sp.	24 (10.4)				
4. <i>Photis</i> sp.	16 (6.9)				
5. <i>Ampelisca verrilli</i>	12 (5.2)				
6. <i>Ampelisca parapacifica</i>	12 (5.2)				
7. <i>Ampelisca bicarinata</i>	11 (4.8)				
8. <i>Liljeborgia</i> sp.	11 (4.8)				
9. <i>Ampelisca lobata</i>	8 (3.5)				

10. <i>Ampelisca vadorum</i>	8 (3.5)
11. <i>Metharpinia floridana</i>	6 (2.6)
12. <i>Harpinia</i> sp.	6 (2.6)
13. <i>Carinobatea cuspidata</i>	4 (1.7)
14. <i>Cerapus</i> sp.	4 (1.7)
15. <i>Corophium</i> sp.	4 (1.7)
16. <i>Deutella incerta</i>	4 (1.7)
17. <i>Eobrolgus</i> sp.	4 (1.7)
18. <i>Eusiroides</i> sp.	4 (1.7)
19. <i>Hartmanodes</i> sp.	4 (1.7)
20. <i>Haustorius</i> sp.	4 (1.7)
21. <i>Hemiproto wigleyi</i>	4 (1.7)
22. <i>Hippomedon</i> sp.	4 (1.7)
23. <i>Metharpinia</i> sp.	4 (1.7)
24. <i>Parahaustorius holmesi</i>	4 (1.7)
25. <i>Perioculodes</i> sp.	4 (1.7)
26. <i>Phtisica marina</i>	4 (1.7)

En el Cm el patrón general de la abundancia y la riqueza de especies de los anfípodos bentónicos varió en el gradiente batimétrico (Fig. 17), mostrando una reducción en el número de especies e individuos con la profundidad (25 – 400 m).

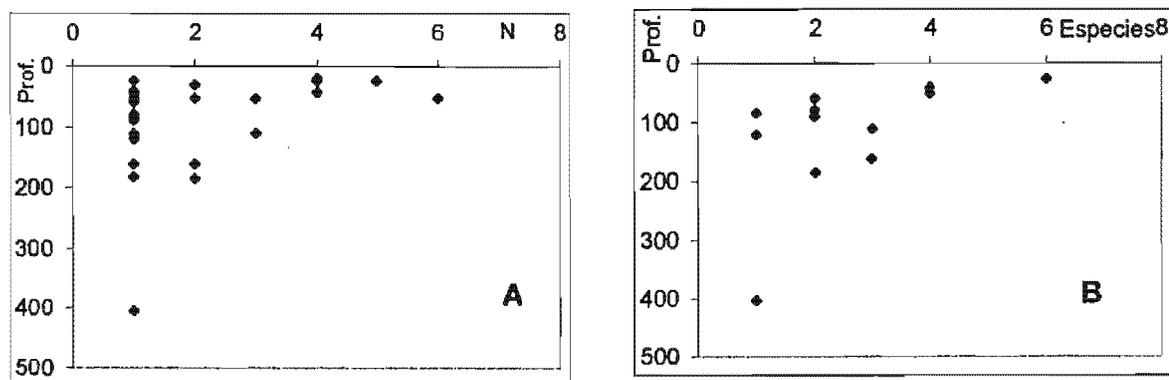


Figura 17. Valores de la abundancia (N) (A) y el número de especies (B) de los anfípodos bentónicos en relación con el gradiente batimétrico en el Caribe mexicano.

Los anfípodos bentónicos asociados a la losa calcárea del Cm mostraron una regionalización en las dos zonas (ZC – N y ZS) de acuerdo a la riqueza de especies, abundancia total y relativa y patrón de distribución (Tabla 8). La ZC – N se caracterizó por el número de especies (seis) y abundancia total (17 ind) menores y dominada (ca. 70 % de la abundancia relativa) por *Chevalia* sp. (Isaedidae) y *Erichthonius* sp. (Ischyroceridae). En cambio, la ZS mostró la mayor

riqueza de especies (19) y abundancia total (42 ind.), con la dominancia (ca. 63 % de la abundancia relativa) de *Leucothoe* sp. (Leucothoidae), *Grandidierella* sp. (Aoridae), *Ampelisca holmesi* (Ampeliscidae), *Leucothoe spinicarpa* (Leucothoidae) y *Elasmopus rapax* (Melitidae) (Tabla 8).

Tabla 8. Abundancia (N, número de individuos totales) y abundancia reativa (Ni) de los anfipodos bentónicos en el Caribe mexicano.

Zona centro - norte		Zona sur	
Especie	N (Ni)	Especie	N (Ni)
1. <i>Chevalia</i> sp.	8 (47.1)	1. <i>Leucothoe</i> sp.	9 (21.4)
2. <i>Erichthonius</i> sp.	5 (29.4)	2. <i>Grandidierella</i> sp.	6 (14.3)
3. <i>Ampelisca</i> sp.	1 (5.9)	3. <i>Ampelisca holmesi</i>	4 (9.5)
4. <i>Ampelisca verrilli</i>	1 (5.9)	4. <i>Leucothoe spinicarpa</i>	4 (9.5)
5. <i>Cerapus</i> sp.	1 (5.9)	5. <i>Elasmopus rapax</i>	3 (7.1)
6. <i>Concarnes</i> sp.	1 (5.9)	6. <i>Elasmopus</i> sp.	2 (4.8)
		7. <i>Ampelisca bicarinata</i>	2 (4.8)
		8. <i>Erichthonius</i> sp.	2 (4.8)
		9. <i>Lysianopsis alba</i>	2 (4.8)
		10. <i>Ampelisca vaduorum</i>	1 (2.4)
		11. <i>Bembos</i> sp.	1 (2.4)
		12. <i>Haploops</i> sp.	1 (2.4)
		13. <i>Maera jerrica</i>	1 (2.4)
		14. <i>Gitana dominica</i>	1 (2.4)
		15. <i>Rudilemboides naglei</i>	1 (2.4)
		16. <i>Cerapus</i> sp.	1 (2.4)
		17. <i>Dulichieilla apendiculata</i>	1 (2.4)
		18. <i>Lysianopsis</i> sp.	1 (2.4)
		19. <i>Synopia</i> sp.	1 (2.4)

## Índices ecológicos

Los valores estimados de los índices de diversidad y equitatividad para los anfipodos bentónicos en el GM cambiaron con una disminución general en el gradiente batimétrico (Tabla 9). En la PC fluctuó de 1.95 a 4.27 *bits/ind*, encontrándose los valores más bajos frente a Tamaulipas y los valores más altos frente a Campeche. Por su parte los valores de equitatividad variaron de 0.91 (Campeche) a 1.0 (Veracruz).

Tabla 9. Diversidad ecológica ( $H'$ ), diversidad máxima ( $H'$  máx), equitatividad ( $J'$ ) y número de especies ( $s$ ) de los anfipodos en cada zona batimétrica y agrupamiento (GM).

Plataforma continental ( $\leq 200\text{m}$ )	Número de especies ( $s$ )	Diversidad $H'$	$H'$ máx	Equitatividad $J'$
Tamaulipeca	4	1.95	2.0	0.98
Veracruzana	7	2.81	2.81	1.0
De Campeche	26	4.27	4.7	0.91
Talud continental (201 – 2000m)				
Mexicano-Cordilleras Mexicanas	11	2.80	3.46	0.81
Bahía de Campeche	18	4.07	4.17	0.98
Zona abisal ( $\geq 2001\text{m}$ )				
Planicie abisal de Sigsbee	11	2.96	3.46	0.86
Bahía de Campeche	4	1.55	2	0.77

Los valores de diversidad y equitatividad, a profundidades mayores de los 200 m, disminuyeron en comparación con la PC, con 2.8 *bits/lind* y 0.81 *J'* TC-Cordilleras Mexicanas y 4.07 *bits/lind* y 0.98 *J'* para la BC, en lo que se refiere al TC. En la PA se diferenció un aumento ligero de los valores estimados en la Planicie abisal de Sigsbee (2.96 *bits/lind*, 0.86 *J'*) y la cifra menor para la BC (1.55 *bits/lind* y 0.77 *J'*) (Tabla 9).

Como resultado de las relaciones diversidad ( $H'$ ) con la riqueza de especies ( $\log s$ ) y diversidad ( $H'$ ) con la equitatividad ( $J'$ ) para los anfípodos bentónicos del GM se comprobó que la diversidad ecológica está directamente relacionada con la riqueza de especies (Fig. 18).

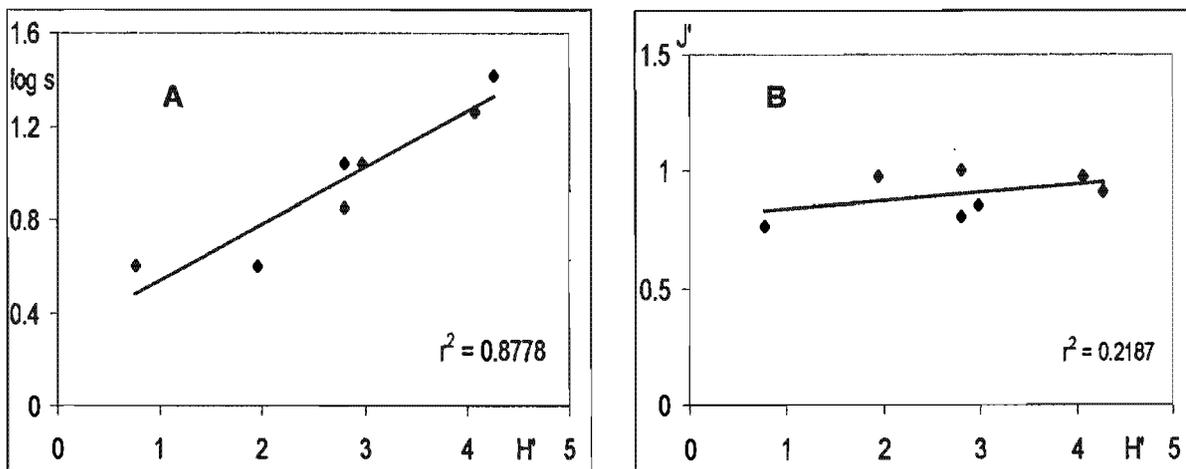


Figura 18. Relación entre la diversidad ecológica ( $H'$ ) y la riqueza de especies ( $\log s$ ) (A) y la diversidad ecológica ( $H'$ ) y la equitatividad ( $J'$ ) (B) en los anfípodos del GM.

En el caso de los anfípodos del Cm, las estimaciones de diversidad y equitatividad (Shannon – Wiener) variaron entre las zonas sur y norte del Caribe mexicano (Tabla 10). En la primera, los datos de  $H'$  (3.805 *bits/lind*),  $H'$  máx. (4.248 *bits/lind*) y  $J'$  (0.896) fueron los más altos en comparación con la segunda, donde los valores fueron los menores ( $H' = 1.993$ ;  $H'$  máx. = 2.585;  $J' = 0.771$ ) (Tabla 10).

Tabla 10. Diversidad ecológica ( $H'$ ), diversidad máxima ( $H'$  máx), equitatividad ( $J'$ ) y número de especies ( $s$ ) de los anfípodos bentónicos en el Caribe mexicano.

Índice ecológico	Zona sur (ZS)	Zona centro – norte (ZC – N)
$s$	19	6
$H' \log 2$	3.805	1.993
$H'$ máx.	4.248	2.585
$J'$	0.896	0.771

## Biogeografía

La matriz de datos utilizada en el análisis incluyó 40 especies de anfípodos bentónicos (numeradas del 0 al 39) por 15 localidades (numeradas como S1 al S15) para el GM (apéndice 2). La lista de especies incluyó seis caprélidos y 34 gammáridos, en su mayoría con una distribución amplia en el SO y un intervalo batimétrico grande (Tabla 11).

Tabla 11. Especies de anfípodos utilizadas en el análisis de parsimonia de endemismo (PAE). Se incluye el número de especie de acuerdo a la matriz de datos empleada.

Especies	Intervalo de profundidad (m)
0. <i>Caprella</i> sp.	550-2120
1. <i>Caprella danilevskii</i>	1698-2620
2. <i>Caprella equilibra</i>	1231-3700
3. <i>Caprella penantis</i>	2200-3700
4. <i>Hemiproto wigleyi</i>	25-76
5. <i>Phtisica</i> sp.	76
6. <i>Ampelisca</i> sp.	25-203
7. <i>Ampelisca agassizi</i>	25
8. <i>Ampelisca bicarinata</i>	47-203
9. <i>Ampelisca parapacifica</i>	26-169
10. <i>Ampelisca vadorum</i>	21-26
11. <i>Ampelisca verrilli</i>	25-200
12. <i>Lembos</i> sp. s. s.	76-304
13. <i>Apocorophium acutum</i>	3600
14. <i>Apocorophium simile</i>	1231
15. <i>Corophium</i> sp. s. s.	25-3700
16. <i>Monocorophium acherusicum</i>	2620
17. <i>Monocorophium insidiosum</i>	1231
18. <i>Photis</i> sp.	25
19. <i>Cerapus</i> sp.	25
20. <i>Podocerus</i> sp.	1231-3700
21. <i>Liljeborgia</i> sp.	57-65
22. <i>Hippomedon</i> sp.	26-203
23. <i>Maxillipius</i> sp.	76
24. <i>Americhelidium</i> sp.	25
25. <i>Americhelidium americanum</i>	76
26. <i>Hartmanodes</i> sp.	25
27. <i>Periocolodes</i> sp.	61
28. <i>Halice</i> sp.	878
29. <i>Eobroigus</i> sp.	25-1800
30. <i>Eobroigus spinosus</i>	200-1290
31. <i>Harpinia</i> sp.	25-3360
32. <i>Metharpinia</i> sp.	200-1140
33. <i>Metharpinia floridana</i>	47-3360
34. <i>Haustorius</i> sp.	25
35. <i>Parahaustorius holmesi</i>	21-25
36. <i>Stenothoe</i> sp.	498-3700
37. <i>Stenothoe gallensis</i>	3635
38. <i>Garosyrhoe</i> sp.	76
39. <i>Syrhoe</i> sp.	1800

Por otra parte, las 15 localidades de muestreo seleccionadas en el PAE implicaron las seis campañas oceanográficas y la cobertura del intervalo de profundidad (26 a 3635 m): 5 para PC, 5 para TC y 5 para PA (Tabla 12).

Tabla 12. Localidades de muestreo (S1-S15) utilizados en el análisis de parsimonia de endemismo. Se incluye la campaña oceanográfica a la que corresponde y la profundidad medida en cada localidad de colecta.

Localidad	Campaña oceanográfica	Profundidad m
S1	SIGSBEE I	200
S2	SIGSBEE I	1231
S3	SIGSBEE I	2620
S4	SIGSBEE I	3600
S5	SIGSBEE I	3635
S6	SIGSBEE II	76
S7	SIGSBEE II	1920
S8	SIGSBEE II	2900
S9	SIGSBEE II	3360
S10	OGMEX XII	26
S11	OGMEX XII	65
S12	OGMEX XVI	116
S13	ENOS II	878
S14	ENOS II	1270
S15	ENOS I	1140

Como resultado del PAE se obtuvieron 20 cladogramas y un árbol de consenso estricto (Fig. 19) con 51 pasos, 33 sinapomorfias, 16 paralelismos y dos reversiones (Fig. 19). En el árbol de consenso estricto se diferenciaron tres áreas de endemismo, con nueve localidades en total: el área A con S10 y S11; la B con S13, S14 y S15, y la C con S2, S3, S4 y S5 (Fig. 19, Tabla 13). Particularmente, la rama interna del área A presentó un paralelismo con el taxón 29 (*Eobrolgus* sp.) del S12.

Tabla 13. Áreas de endemismo reconocidas en el árbol de consenso estricto del GM. Se menciona la ubicación geográfica, los sitios de muestreo y las especies.

Área y ubicación geográfica	A – Plataforma continental de Campeche	B – Bahía de Campeche (talud continental)	C – Frente a Tamaulipas (talud continental y planicie abisal de Sigsbee)
Localidades	S10, S11	S13, S14, S15	S2, S3, S4, S5
Especies	9 <i>Ampelisca parapacifica</i> 22 <i>Hippomedon</i> sp. 21 <i>Liljeborgia</i> sp. 27 <i>Perioculodes</i> sp.	33 <i>Metharpinia floridana</i> 39 <i>Syrrhoe</i> sp. 28 <i>Halice</i> sp.	36 <i>Stenothoe</i> sp. 1 <i>Caprella danilevskii</i> 16 <i>Monocorophium acherusichum</i> 2 <i>C. equilibra</i> 20 <i>Podocerus</i> sp. 3 <i>C. penantis</i> 13 <i>Apocorophium acutum</i> 0 <i>Caprella</i> sp. 14 <i>A. simile</i> 17 <i>M insidiosum</i> 37 <i>Stenothoe gallensis</i>

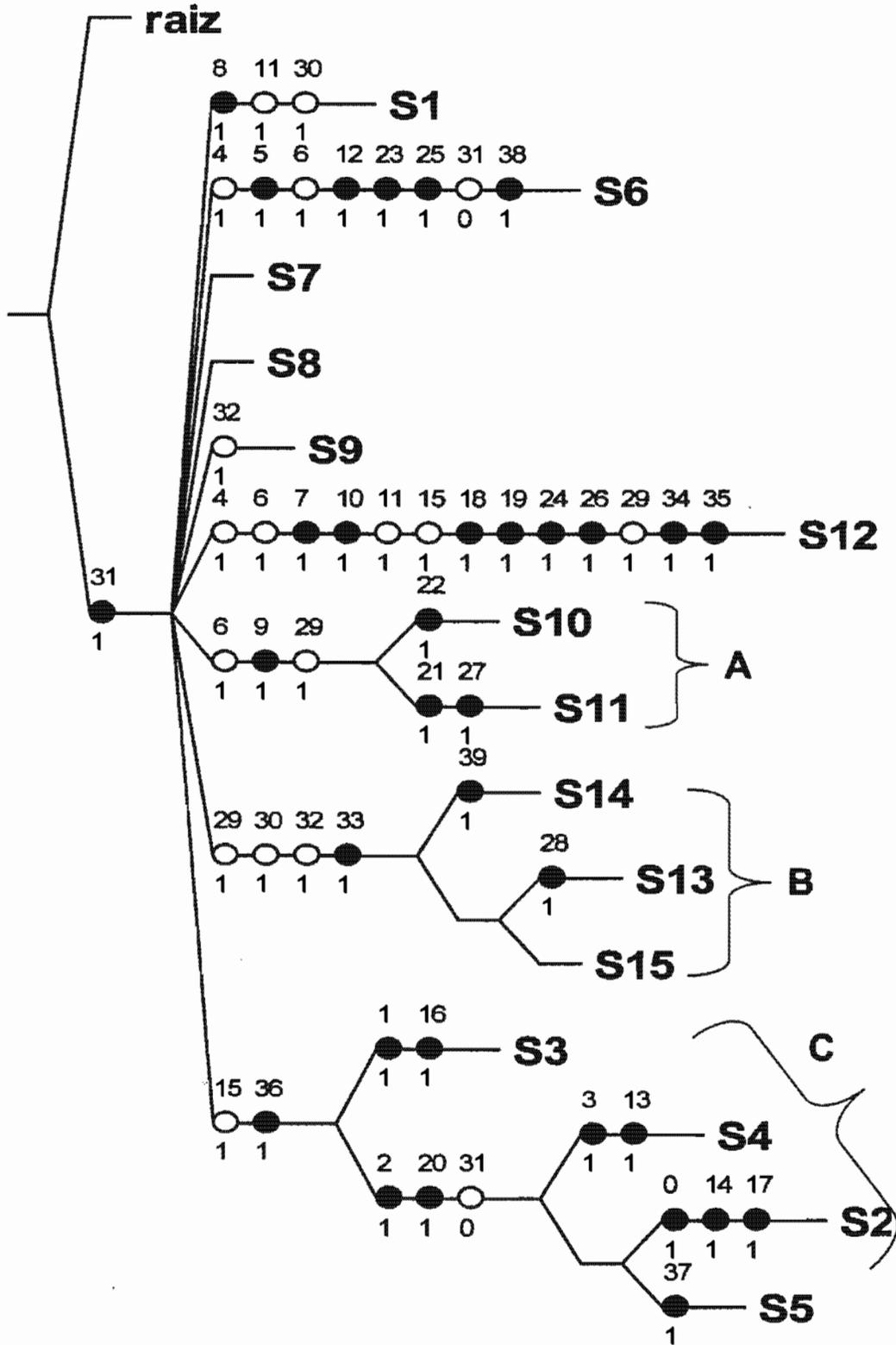


Figura 19. Cladograma de consenso estricto obtenido del PAE. Se muestran las tres áreas de endemismo en el GM. Los números arriba de los círculos se refieren a cada especie (tabla 11), la S a las localidades (tabla 12), A, B, C, a las tres áreas de endemismo. Los códigos ●1 equivale a sinapomorfía; el ○1 a paralelismo y el ○0, reversión).

La ubicación geográfica de las tres áreas de endemismo en el GM incluyeron: área A, una porción restringida de la PCC entre los 26 a 65 m de profundidad (sinapomorfias: *Ampelisca parapacifica*, *Hippomedon* sp., *Liljeborgia* sp. y *Perioculodes* sp.); área B, el talud continental de la BC entre los 878 a 1270 m de profundidad (sinapomorfias: *Metharpinia floridana*, *Syrrhoë* sp. y *Halice* sp.) y área C, del talud continental inferior de las Cordilleras Mexicanas hasta el oeste de la planicie abisal de Sigsbee, entre los 1231 a 3635 m de profundidad (sinapomorfias: *Stenothoe* sp., *S. gallensis*, *Caprella* sp., *C. danilevskii*, *C. equilibra*, *C. penantis*, *Monocorophium acherusichum*, *M. insidiosum*, *Apocorophium acutum*, *A. simile* y *Podocerus* sp.) (Fig. 20).

De acuerdo al PAE, cerca del 55 % de las diferencias entre los grupos fue explicada porque la mayoría de las especies ocurrieron en sólo dos localidades (S6 y S12). La mayoría de las especies de anfípodos fueron endémicas al TC y PA (25 % o 14 especies), y todo el GM representó el 32 % de endemismo (o 18 especies) de los 56 anfípodos reportados en este estudio y 6.5 % de especies endémicas sobre todo el Océano Atlántico (279 especies) (Thurston, 2000).

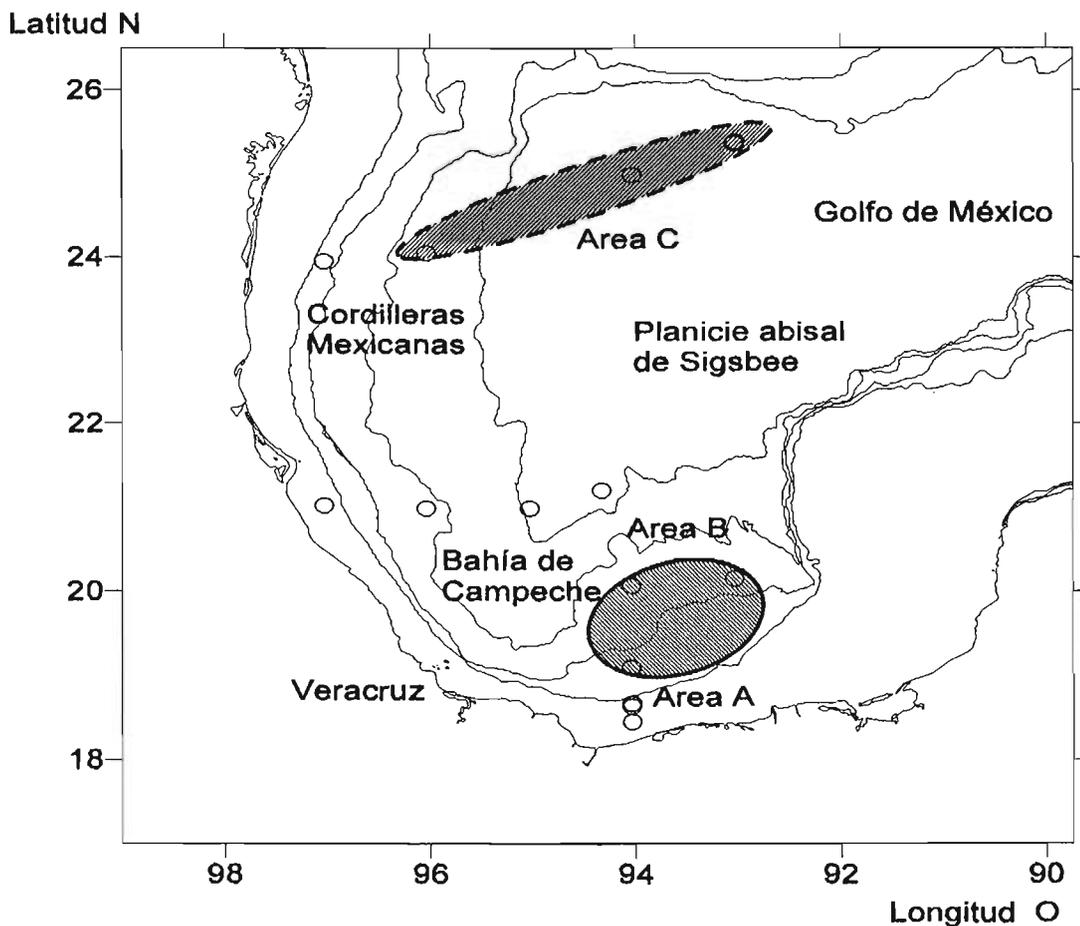


Figura 20. Esquema que representa la ubicación geográfica de las tres áreas de endemismo en el GM de acuerdo al análisis de parsimonia de endemismo.

## DISCUSIÓN

### I. Registros nuevos de anfípodos

#### a. Golfo de México

Barnard y Karaman (1991) hallaron, por debajo de la isóbata de los 200 metros, cerca de 200 especies de anfípodos bentónicos agrupadas en las familias Ampeliscidae, Haustoriidae, Phoxocephalidae, Oedicerotidae, Liljeborgiidae, Aoridae, Lysianassidae, Corophiidae, Eusiridae, Stegocephalidae, Pandaliscidae y Amphilochidae. Exploraciones regionales posteriores (Márquez & Bellan-Santini, 1993; Brandt, 1997; Cartes & Sorbe, 1999; Bachelet *et al.*, 2003; Guerra-García, 2003, entre otras) han incorporado, en cada caso, de 2 a 15 registros o especies nuevas de anfípodos en profundidades batiales y abisales.

En este estudio se establecieron cuatro registros nuevos de anfípodos bentónicos para el GM. El reconocimiento de *Maxillipius* sp. (76 m de profundidad, frente al río Tuxpan) y *Halice* sp. (878 m de profundidad, frente al río Papaloapan) representaron los primeros registros de las familias Maxillipidae y Pandaliscidae para el área. La primera incluye sólo dos especies a nivel mundial, ambas para profundidades menores a 200 m: la especie *Maxillipius rectitelson* Ledoyer, 1973 para Madagascar y *M. commensalis* Lowry, 1984 en Papúa-Nueva Guinea (Lowry, 1984). Por su parte, el género *Halice* incluye 15 especies con distribución cosmopolita en profundidades batiales y abisales (Barnard & Karaman, 1991; Thurston, 2000), sin registro previo para el área.

El género *Syrrhoë* (Synopiidae) incluye 13 especies distribuidas ampliamente en el sistema marino entre los 40 – 3200 m de profundidad. Estas especies son componentes bentónicos y ocasionalmente demersales (Barnard & Karaman, 1991). En el MC se ha documentado la especie *Syrrhoë papyracea* Stebbing, 1888 (Ortiz, 1979b; Barnard & Karaman, 1991). La presencia de *Syrrhoë* sp. en el TC (1800 m) de la BC representó el primer registro para el GM. Finalmente, *Pseudharpinia* sp. (Phoxocephalidae), recolectada en profundidades batiales (600 m, frente al río Papaloapan), fue también un hallazgo nuevo para el área.

#### b. Caribe mexicano

En el Cm se reconocieron tres registros nuevos de anfípodos bentónicos, pertenecientes a la familia Ampeliscidae. La especie *Ampelisca vaduorum* tiene una distribución a lo largo de la costa este de América del norte, desde el SO del golfo de Saint Lawrence hasta Florida (LeCroy, 2001) e inclusive en el GM (Escobar-Briones & Winfield, 2003a). Su reconocimiento en la ZS (112 m de profundidad, al NE de BCH) constituyó el primer registro de este estudio para el MC y el Cm. La especie *Ampelisca verrilli* (120 m de profundidad, sotavento de IC), recolectada en ZC–N, correspondió a un segundo registro en el MC. La distribución de esta especie ha sido documentada para la costa este de los

Estados Unidos de Norteamérica y en el GM (LeCroy, 2001; Escobar – Briones & Winfield, 2003a).

El género *Haploops* incluye 15 especies cosmopolitas, con una incidencia mayor en aguas templadas y frías, entre los 6 a 3570 m de profundidad (Barnard & Karaman, 1991). Mills (1971) reconoció la especie *Haploops setosa* Boeck, 1871 en el TC, frente a la costa este de Florida. La presencia de *Haploops* sp. (58 m de profundidad, en el SE de BCH) en la ZS del Cm representó un tercer registro nuevo para el MC.

## II. Composición y dominancia en la asociación de anfípodos

Dos grupos de anfípodos han sido establecidos de acuerdo con el comportamiento reproductivo, morfología y estilo de vida (Bousfield & Shih, 1994; Bousfield, 2001). El primero (natantia – lanceolata) incluye organismos fundamentalmente pelágicos y suprabentónicos, sin cuidados parentales, con los órganos antenales desarrollados, un dimorfismo sexual no diferencial y sin acoplamiento pre – copulatorio (Conlan, 1991); el segundo (reptantia – lineata) agrupa a los anfípodos bentónicos con un periodo de pre – acoplamiento (Schram, 1986), un dimorfismo sexual marcado en los gnatópodos, una reducción de los órganos de los sentidos antenales – antenulares y con cuidados parentales dentro de las madrigueras o tubos construidos.

La distribución de estos dos grupos principales en el océano mundial presupone al reptantia (derivado) como dominante en las asociaciones de anfípodos sobre la PC, con ca. 60 – 65 %; a diferencia del natantia (primitivo), con ca. 60 – 74 % de la diversidad por debajo de la isóbata de los 200 m (Thurston, 2000).

### a. Golfo de México

De las 19 superfamilias (SF) documentadas para el ambiente marino e incluidas en la clasificación de Bousfield, 13 fueron reconocidas en este estudio para el GM, representando el 68.4 % a nivel mundial; hecho que indica una biodiversidad alta por arriba del nivel de familia. De éstas, 8 SF (62 %) pertenecieron al grupo natantia (Ampeliscoidea, Eusiroidea, Lysianassoidea, Oedicerotoidea, Pardaliscoidea, Phoxocephaloidea, Pontoporeioidea y Synopioidea) y 5 (38 %) al grupo reptantia (Caprelloidea, Corophioidea, Liljeborgioidea, Leucothoidea y Stenothoidea) (Tabla 5), revelando una proporcionalidad mayor (8 : 5) de formas primitivas (grupo natantia) *versus* formas avanzadas (grupo reptantia), en la plataforma continental y el mar profundo del SO del GM.

Bousfield (2000) documentó para el GM el predominio del grupo reptantia (80 %) en comparación con el natantia (20 %) en profundidades someras (< 200 m), justificado en el régimen de temperatura anual (tropical – semitropical), en el número elevado de especies de la SF Corophioidea y, en proporción menor, las SF Liljeborgioidea, Leucothoidea, Hadzioidea y Gammaroidea, así como en la

reducción de calinóforos – calceoli (caracteres plesiomórficos) y la prevalencia de cuidados parentales y dimorfismo sexual (caracteres apomórficos) (Bousfield, 2001).

Este autor postuló también que en profundidades batiales y abisales de esta cuenca con temperaturas frías se esperaría, al menos teóricamente, un porcentaje mayor del grupo natantia por la preponderancia de los caracteres primitivos (p.e. órganos sensoriales antenales – antenulares) y una tasa evolutiva menor de caracteres apomórficos (p.e. gnatópodos en dimorfismo sexual).

Sin embargo, los resultados del presente estudio difieren de la propuesta de Bousfield. En profundidades someras prevaleció el grupo natantia (75 %) en comparación con el reptantia (25 %), atribuido a la dominancia de las SF Ampeliscoidea (14.3 fi) y Oedicerotoidea (7.14 fi) (Tabla 5 y Fig. 8) (SF con predominio de caracteres primitivos) y a la influencia de los aportes continentales y el tipo de sedimento que incidieron en la distribución, el incremento de la composición específica y la abundancia de estos anfípodos (cf patrones de distribución).

En cambio, por debajo de los 200 m imperó el grupo reptantia (70%) por la preponderancia de las SF Caprelloidea (20 fi) y Corophioidea (20 fi) (Tabla 5 y Fig. 8) (SF con predominio de caracteres apomórficos, p.e. cuidados parentales, glándulas domitubícolas, reducción de órganos sensoriales), además del efecto del río Mississippi y los hundimientos y deslizamientos sedimentarios del talud continental adyacente a la planicie abisal de Sigsbee, que favorecieron la distribución de estas formas reptantias en el mar profundo del GM (cf patrones de distribución).

Escobar-Briones y Winfield (2003a) estimaron 101 especies de anfípodos bentónicos para el GM (Caprellidea y Gammaridea), agrupadas en 26 familias, entre los 25 a 500 m de profundidad, diferenciando a los sectores N y E por la riqueza mayor de especies (ca. 70 %). Con el aumento en los muestreos, la cobertura de muestreo y el incremento en el gradiente batimétrico en este estudio, se amplió el número de especies a 142 y de familias a 32, entre los 21 y 3700 m de profundidad.

Asimismo, se determinaron los sectores S (32.3 %) y N (31.3 %) como aquellos con el número mayor de especies de anfípodos bentónicos (Caprellidea y Gammaridea), particularmente el SO con 23.7 % (Tabla 14). Este cambio en la proporción relativa de los sectores es el resultado del incremento de 33 registros nuevos de anfípodos bentónicos para el sector SO y 14 para el O del GM (Tabla 14).

Tabla 14. Incremento en el número de registros y porcentaje de anfípodos bentónicos (Caprellidea y Gammaridea) en cada sector del GM. Tomado y modificado de Escobar-Briones & Winfield (2003a).

Sector	Escobar – Briones & Winfield, 2003a	Este estudio	Registros totales
Norte	15 (11.9%)	0	15 (8.7 %)
Noreste	28 (22.2%)	0	28 (16.2 %)
Noroeste	11 (8.7%)	0	11 (6.4 %)
Sur	12 (9.5%)	0	12 (6.9 %)
Sureste	3 (2.4%)	0	3 (1.7 %)
Suroeste	8 (6.4%)	33	41 (23.7 %)
Oeste	16 (12.7%)	14	30 (17.3 %)
Este	33 (26.2%)	0	33 (19.1 %)

### b. Caribe mexicano

El análisis para el Caribe mexicano, en comparación con el GM, se dificulta por la escasez de publicaciones sobre los anfípodos bentónicos (Caprellidea y Gammaridea) a nivel específico y supraespecífico, las cuales además están restringidas solamente a pocas bahías, lagunas y bancos (McKinney, 1977, 1979; Oliva-Rivera, 1998, 2003; Oliva-Rivera & Jiménez-Cueto, 1992, 1997).

Las siete SF reconocidas para el Cm en este trabajo representaron el 36.8% a nivel mundial. Dentro de éstas, el grupo reptantia se diferenció por tener el número mayor de SF (Corophioidea, Gammaroidea, Leucothoidea y Stenothoidea), equivalente al 57 % en el área, y el grupo natantia (Ampeliscoidea, Lysianassoidea y Synopioidea) el 43 % (Tabla 6). Esta biodiversidad baja (siete SF) por arriba del nivel de familia a nivel mundial y la proporcionalidad similar (4 : 3) entre ambas formas (derivadas vs primitivas) puede ser explicada por los pocos muestreos sistematizados y selectivos para recolectar los anfípodos en el sistema arrecifal del Cm.

Thomas (1993b, 1997) atribuyó la alta biodiversidad de anfípodos en los sistemas arrecifales a la complejidad y heterogeneidad del hábitat, al número elevado de microhábitats y a las adaptaciones biológicas de los anfípodos. Además argumentó que el uso de muestreos selectivos en el reconocimiento de esta fauna en sistemas arrecifales es importante e intuyó una proporcionalidad mayor de formas avanzadas con estrategias de vida complejas (Thomas, 1993b, 1997) (p. e. Anamixidae [*sensu* Barnard & Karaman, 1991], Colomastigidae, Leucothoidae [*sensu* Barnard & Karaman, 1991], Oedicerotidae, Corophiidae, Gammaridae), hecho que a la fecha no se ha reportado en el Cm.

De las 925 especies de anfípodos registradas para México hasta el año 2003 (11.5 % de la cifra mundial estimada), el Cm representaba el 19% con 179 especies (Tabla 15). Los caprélidos y gammáridos constituían el 13.3 % a nivel nacional, con 123 especies reconocidas (McKinney, 1977, 1979; Oliva-Rivera, 1998, 2003; Escobar-Briones *et al.*, 2002). Sin embargo, con las aportaciones de

este estudio (Tablas 4 y nuevos registros) se apreció un incremento en el número de especies (123 a 130) y en 14 % para el área de estudio.

Tabla 15. Actualización del número de especies de anfípodos registrados y porcentaje para México: Océano Pacífico (OP), Golfo de México (GM), Caribe mexicano (Cm) y terrestres-semiterrestres (T). Tomado y modificado de Escobar-Briones *et al.*, (2002) y de Escobar-Briones & Winfield (2003b).

Suborden	OP	GM	Cm	T	Total
Gammaridea	280	200	110	39	629
Caprellidea	9	15	13	0	37
Ingolfiellidea	0	1	0	0	1
Hyperidea	143	59	56	0	258
Total	432	275	179	39	925
Porcentaje	46 %	30 %	19 %	4 %	100 %

### III. Patrones de distribución

#### 1. Espacial

La interpretación correcta de los patrones de distribución de la fauna bentónica debe hacerse en cada región biogeográfica (Pérès, 1982) con una reciprocidad entre el tipo de margen continental (Seibold & Berger, 1996), el ambiente sedimentario, el régimen hidrodinámico (Snelgrove & Butman, 1994) y las características bioecológicas del grupo a estudiar (Pianka, 1994), particularizando en aquellas especies claves o dominantes (Parsons *et al.*, 1995).

#### a. Golfo de México

##### a1. Plataforma continental de Campeche

En el GM, la PCC fue el área con la mayor riqueza específica de anfípodos bentónicos (26 spp) en este estudio (Figs. 8 y 14, Tabla 7). Tal característica se atribuyó al tipo de sedimentos, los aportes terrígenos y la disponibilidad de material orgánico. El ambiente sedimentario de la PCC es una costa primaria de depositación, con formación de abanicos costeros y gran influencia de los ríos Grijalva-Usumacinta, San Pedro, San Pablo, Coatzacoalcos y Papaloapan y de la laguna de Términos (Shepard, 1973) y, como consecuencia, existe una variación sedimentaria desde la costa hacia la PC externa (Bouma, 1972), con predominio de arenas gruesas y limosas y lodos terrígenos. Además, los afloramientos (Escobar-Briones & Soto, 1997), la influencia de las interacciones eddies – topografía (Vidal *et al.*, 1994a, b; Schmitz, 2003) y los aportes alóctonos a estas aguas costeras (McKee & Baskaran, 1999) constituyen eventos significativos para la cantidad y calidad de material orgánico utilizado por la fauna bentónica.

Por otra parte, la dominancia en los anfípodos bentónicos de la PCC se concentró en 10 especies (Tabla 7), siete de las cuales pertenecieron al género *Ampelisca* (Ampeliscidae) y tres a *Americhelidium* sp. (Oedicerotidae), *Photis* sp.

(Isaedidae) y *Liljeborgia* sp. (Liljeborgidae). La especialización morfológica y la capacidad para construir tubos han permitido a la familia Ampeliscidae tener una diversificación exitosa en hábitats marinos someros (Bousfield & Shih, 1994). La distribución amplia, la frecuencia y la alta densidad (Tablas 5 y 7) de *Ampelisca* spp., *Photis* sp., *Americhelidium americanum*, *Americhelidium* sp. y *Hartmanodes* sp. en la mayoría de las plataformas continentales están determinadas por sedimentos terrígenos de tipo arenoso y limo – arenoso cercanos a la costa (Bousfield, 1973; Barnard & Karaman, 1991; Márquez & Bellan-Santini, 1993; Thomas, 1993b; LeCroy, 2000), hecho consistente con las características sedimentarias de la PCC.

Asimismo, la relación con algas flotantes (*Photis* spp., *Liljeborgia* spp.), las migraciones en la columna de agua en periodos reproductivos y alimenticios (*Americhelidium* spp., *Hartmanodes* spp.) y la capacidad para flotar en las capas superficiales (*Americhelidium* spp. *Hartmanodes* spp.) constituyen mecanismos que inciden en la distribución amplia y en la dominancia de estos anfípodos en la zona costera (LeCroy, 2000; Cházaro-Olvera *et al.*, 2002).

Por otro lado, el área A de endemismo localizada en la PCC fue considerada controversial en este estudio, propio de su tamaño pequeño y la exclusión de otras localidades de muestreo ubicadas sobre la PCC. La marcada influencia estacional de ríos y el aporte de sedimentos fluviales sugiere que la distribución de los anfípodos bentónicos puede fluctuar de forma amplia a local en una escala de tiempo. La predictibilidad de los ambientes permite la interacción biológica extensiva en la reducción de estrés biológico, resultando en asociaciones complejas muy adaptadas y compuestas de un número grande de especies estenotópicas, p.e. anfípodos y otros peracáridos en profundidades someras y distribución horizontal, alto endemismo y estenotopía (Sanders, 1979).

## a2. Bahía de Campeche

La BC constituye un espacio de importancia económica por las actividades pesqueras y de extracción de hidrocarburos (Velasco-Mendoza, 1994). La circulación es predominantemente ciclónica, con velocidades superficiales cercanas a los  $50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  (Rosales-Navarro, 2003) y una influencia hasta los 1200 – 1250 m de profundidad (Monreal, com. pers.). Su origen ha sido explicado por el esfuerzo del viento (Merrell & Morrison, 1981; Vázquez de la Cerda, 1993), las variaciones del transporte de agua a través del canal de Yucatán y la geometría de la bahía (Monreal-Gómez & Salas de León, 1990). El giro ciclónico, los frentes geostróficos (Salas de León *et al.*, 1998) y el frente halino del sistema Grijalva – Usumacinta (Monreal-Gómez *et al.*, 1992) hacen de esta bahía una región con una productividad biológica alta.

En este estudio, la BC representó el área con predominio de la familia Phoxocephalidae (mayor número de especies y mayor densidad relativa) (Fig. 7, Tabla 7) y el área B de endemismo (Figs. 19 y 20), con la presencia de especies características de profundidades batiales y abisales (*Halice* sp., *Syrrhoe* sp., *Pseudharpinia* sp., *Harpinia* sp.) (Tabla 13). Estas evidencias se pueden atribuir, al

menos provisionalmente en este estudio, al origen geológico del GM, a la complejidad estructural de la propia BC y a la colonización de la familia Phoxocephalidae en profundidades mayores a los 200 m y a su incursión en el GM. Varios autores han demostrado la relevancia de la complejidad – heterogeneidad espacial en el endemismo regional de los anfípodos bentónicos (Barnard, 1961a, b; Bellan-Santini, 1990; Brandt, 1997; Myers, 1997; Thurston, 1990).

La base del GM se formó por la expansión del piso oceánico desde comienzos del Mesozoico, hace 240 – 170 millones de años (ma.) (Darnell & Defenbaugh, 1990). Posterior a su apertura completa, hace 170 – 165 ma. (Smith & Noltimier, 1979), ocurrió una acumulación masiva de sedimentos clásticos, depósitos salinos, penetración de aguas del proto-Atlántico y del Océano Pacífico con la incorporación de organismos (Salvador & Green, 1980; Bryant *et al.*, 1991; Jarret & Bousfield, 1994b). Particularmente, la formación de la BC se remonta al Cretácico Superior–Paleoceno (70–58 ma.) por eventos distensionales y movimientos de bloques (Aguayo & Trapaga, 2002). Actualmente la BC constituye una de las provincias del GM estructuralmente más complejas por la presencia de plegamientos, fallas, sedimentos recientes y, principalmente, domos salinos que alcanzan inclusive el reborde continental y la PC exterior (Bryant *et al.*, 1991).

La familia Phoxocephalidae, grupo primitivo entre los anfípodos (calceoli plesiomórfico, cabeza rostrada fuertemente, pereiópodo 5 dactilado, pérdida o reducción del flagelo de la antena 2, setocinesis sobre pereiópodos, coxas extendidas), tuvo una radiación exitosa en aguas someras y colonizó profundidades batiales y abisales, previamente a la deriva continental (Bousfield, 1982; Barnard & Karaman, 1991; Thurston, 2000). Los modelos de dispersión y especiación son controversiales y debatidos ampliamente (Barnard & Drummond, 1978; Barnard & Karaman, 1991; Jarret & Bousfield, 1994a, b). Sin embargo, existe una coincidencia en la especiación alopátrida (vicarianza) y en la dispersión de este grupo hacia el Atlántico oeste. Así, la incursión de *Harpinia* y *Metharpinia* en el MC y el GM ha sido explicada por el modelo "general post – Pangea", con un centro de dispersión en el Pacífico noreste en profundidades batiales (Barnard & Drummond, 1978; Barnard & Karaman, 1991; Jarret & Bousfield, 1994a, b). En el sur de Gascogne los anfípodos dominaron el TC superior, tanto en riqueza de especies como en abundancia; al parecer, estas especies de gammarídeos siguen las masas de agua para ampliar el intervalo de profundidad ocasionando que el 62 % de las especies encontradas fueran de origen Atlántico (Cartes & Sorbe, 1993).

El endemismo documentado de *Metharpinia* en el Pacífico norteamericano, la tendencia a la reversión de ojos en la subfamilia Harpiniinae (*Harpinia*) y el predominio en sedimentos hemipelágicos en el reborde y en el talud continental (Barnard & Drummond, 1978; Jarret & Bousfield, 1994a; Thurston, 2000), constituyen algunas evidencias de la colonización de esta familia en diferentes cuencas oceánicas y refuerzan la penetración al GM desde latitudes altas del Pacífico este. Además, la presencia de *Halice* sp., *Byblis* sp., *Syrrhoë* sp.,

*Pseudharpinia* sp. (formas natantia – primitiva) y *Lembos* sp. s.s. (forma reptantia –aórido primitivo), característicos de profundidades batiales y abisales (Myers, 1981; Barnard & Karaman, 1991; Thurston, 2000), constituyen supuestos biogeográficos a demostrar en estudios futuros y refuerzan la hipótesis que la BC es una región con un alto grado de endemismo y con una biodiversidad mayor de formas natantia en anfípodos bentónicos.

### **a3. Plataforma continental, talud continental–Cordilleras Mexicanas y planicie abisal de Sigsbee**

La plataforma continental tamaulipeca, el talud continental–Cordilleras Mexicanas y el oeste de la planicie abisal de Sigsbee, representaron la tercera área reconocida en este estudio (Figs. 8 y 14) y donde se incluyó el área C de endemismo. Existen sedimentos arenosos en la PC y una diferenciación de limos y arcillas hacia la planicie abisal (Escobar-Briones *et al.*, 1999). Estos autores registraron, además, sedimentos superficiales lodosos con oozes de diatomeas en la franja superior del TC y oozes de foraminíferos en los sedimentos de la PA. Cambios similares a través del reborde continental han sido relacionados a factores fisico-químicos en el sedimento y el agua circundante que afecta la transición del tamaño de grano y la línea de lodo, así como el contenido de materia orgánica–mineral con una influencia en la tasa de alimentación en especies filtradoras y aquéllas que se alimentan de material en depósito (Blake & Doyle, 1983).

Las características sedimentarias mencionadas favorecen el predominio de especies adaptadas a los sedimentos finos (detritívoras – filtradoras) y capaces de construir tubos con partículas muy pequeñas o formar madrigueras (Barnard & Karaman, 1991). En nuestro estudio, esta consideración fue consistente con la frecuencia y dominancia de *Caprella danilevskii*, *C. equilibra*, *C. penantis*, *Apocorophium acutum*, *A. simile*, *Corophium* sp., *Monocorophium acherusicum*, *M. insidiosum* y *Stenothoe gallensis* (Tabla 7). La variabilidad en más del 90 % de la riqueza de anfípodos es explicada por la heterogeneidad del hábitat. Interacciones bióticas han mostrado algunos patrones espaciales de abundancia de ampeliscidos y corófidos en la plataforma continental exterior. Los anfípodos ampeliscidos responden más a la disponibilidad de los recursos en comparación con los corófidos, que responden a la estructuración de los microhábitat, facilitando la coexistencia de especies dentro y entre familias, siendo ligeramente controladas por depredadores bentónicos y perturbaciones físicas (Shaffner & Boesch, 1982).

La productividad primaria neta exportada como carbono biogénico al piso marino en el área contribuye de manera importante, así como en el gradiente zona costera–mar profundo. La contribución del carbono biogénico exportado representa un recurso y puede ser importante para la abundancia de las especies, donde su principal papel es el de influenciar las características del hábitat, p. e., zona de oxígeno mínimo sobre el talud, tasas altas de exportación sobre el margen continental (Escobar-Briones *et al.*, 1999).

Además, la ocurrencia de *C. danilevskii*, *C. equilibra*, *C. penantis* y *Stenothoe gallensis* puede ser explicada, en parte, por la presencia de briozoarios y corales de mar profundo en el piso marino. Los caprelidos han sido registrados a profundidades de 4790 m, unidos a hydrozoarios, esponjas, briozoarios y otros organismos y, al parecer, se alimentan preferentemente de detritus (*Caprella* y *Paracaprella*) (Caine, 1974).

La familia Corophiidae ha sido documentada en aguas someras en el océano mundial (Barnard & Karaman, 1991; Bousfield & Hoover, 1997), a diferencia de la familia Caprellidae con especies distribuidas en el margen continental (Guerra-García, 2003). En el GM se ha documentado la dominancia y la distribución amplia de los corófidos y caprelidos en la zona costera de los sectores N y NE (McCain, 1968; Myers, 1981; Bousfield, 2000; LeCroy, 2000). La distribución de estos anfípodos en el TC y la PA de Sigsbee, de acuerdo a este trabajo, plantea dos hipótesis: la incursión de estos grupos reptantia fue posterior a la acumulación masiva de sedimentos por el río Mississippi durante el Terciario (Bouma & Roberts, 1990), o se atribuye a las corrientes de turbidez asociadas a los cañones submarinos colindantes y a los hundimientos y deslizamientos sedimentarios en el TC adyacente durante épocas recientes (Roberts *et al.*, 1999). Transporte de sedimentos similares puede ocurrir en las Cordilleras Mexicanas promoviendo transporte continuo de especies someras a las aguas profundas.

Por otro lado, la caracterización del TC inferior hasta el NE de la PA de Sigsbee como área de endemismo (Figs. 19 y 20) adiciona un supuesto nuevo a demostrar en investigaciones venideras: ¿se podría inferir, de acuerdo a la geomorfometría de esta área, que las inestabilidades sedimentarias mencionadas, la presencia de la Cordillera Mexicana y la influencia de los campos energéticos eddies, constituyen eventos que inducen a una complejidad – heterogeneidad importantes en el endemismo de los anfípodos bentónicos?

#### **b. Caribe mexicano**

Los arrecifes de coral representan uno de los ecosistemas de mayor diversidad taxonómica (Reaka-Kudla, 2000) y heterogeneidad espacial (Jordán-Dahlgren, 1993), con un arreglo complejo de macro y microhábitat (p.e. corales, restos de coral, algas, praderas marinas, invertebrados sésiles, etc) (Thomas, 1993b). La variación de las condiciones de energía en estos ambientes sedimentarios se relaciona con el oleaje, la circulación superficial, las perturbaciones atmosféricas y la geomorfología local (Gutiérrez-Carbonell *et al.*, 1993), ocasionando una redistribución de los sedimentos (Nolasco-Montero & Carranza-Edwards, 1988).

Al sistema arrecifal se le atribuyen funciones de moderador – amortiguador de las condiciones ambientales extremas y, al mismo tiempo, es generador del crecimiento de las especies que lo constituyen. Como resultado, el número de especies que coexisten en este ambiente sedimentario depende de las condiciones del hábitat y de la intensidad de los factores ambientales locales (Jordán-Dahlgren, 1993).

Los anfípodos asociados a este ambiente de depósito incluyen, tal vez, los organismos más exóticos y llamativos entre los peracáridos por sus formas y colores variados. Se han documentado interacciones diferentes en estos sistemas entre los anfípodos, vegetales y otros invertebrados: protección, alimentación y transporte, entre otras (LeCroy, 1995; Thomas 1993a, b, 1997; Oliva-Rivera, 2003). Además, los anfípodos gammáridos han diseñado estrategias en su ciclo de vida para garantizar su descendencia en un marco ambiental y biológico versátil, adaptándose a las condiciones físicas de estrés y teniendo una distribución óptima de acuerdo a la complejidad – heterogeneidad ambiental (LeCroy, 1995; Thomas, 1993a, b, 1997; Ortiz & Lalana, 1996; Lowry *et al.*, 2000).

La distribución amplia de *Ampelisca* spp. (Ampeliscidae), *Cerapus* sp. y *Erichthonius* sp. (Ischyroceridae) en las dos zonas (ZC – N y ZS) del Cm se puede atribuir, en este estudio, a sus adaptaciones bioecológicas y al patrón de circulación. Varias especies de *Ampelisca*, entre ellas *A. verrilli*, *A. holmesi* y *A. bicarinata*, incursionan en la columna de agua periódicamente para alimentarse o reproducirse en sistemas arrecifales (Thomas, 1993b; LeCroy, 2001), generando una distribución amplia de acuerdo al patrón de circulación.

En el Cm, el género *Ampelisca* tuvo una distribución amplia en las dos zonas (Tabla 8), distribución que concuerda con el patrón de circulación superficial – subsuperficial (Merino-Ibarra, 1986); al mismo tiempo, su asociación con algas flotantes ha favorecido su dispersión y una extensión geográfica mayor en el Caribe mexicano. Las especies tubícolas *Erichthonius* sp. y *Cerapus* sp. se han adaptado a vivir entre organismos gelatinosos (Bousfield, 1973) y macroalgas flotantes (Bellan-Santini, 1982) como mecanismos para optimizar su distribución. De hecho se ha comprobado su flotabilidad, aún con su tubo adherido, en la columna de agua por el movimiento de sus antenas y su incorporación a la corriente superficial (Thomas, 1993b).

La composición de especies y su variación espacial en un arrecife determinado es una función de la magnitud y de la relación de los parámetros físico – químicos y biológicos a lo largo del perfil arrecifal y del gradiente latitudinal (Jordán-Dahlgren, 1993). Como resultado de esta dinámica, se generan patrones de zonación y distribuciones en parches de los grupos de organismos que, inclusive, pueden modificarse por la frecuencia y la intensidad de las perturbaciones atmosféricas y de la sucesión arrecifal (Graus & Macintyre, 1989; Jordán- Dahlgren, 1993; Reaka-Kudla, 2000).

De acuerdo a la composición de la fauna de anfípodos (Tabla 6) en el Cm, existe una zonación latitudinal (Figura 10, Tabla 8) y un gradiente en el número de especies de norte a sur, atribuidos al desarrollo del sistema arrecifal en su parte frontal y al efecto de las perturbaciones atmosféricas. Jordán-Dahlgren (1979, 1989b, 1993) caracterizó a la ZC – N por un desarrollo bajo de la parte frontal del arrecife, relacionado a la gran acumulación de sedimentos libres sobre el sustrato arrecifal y al efecto destructivo de los ciclones y tormentas de intensidad alta.

Asimismo, documentó el desarrollo coralino elevado de la parte posterior de este arrecife, particularmente el sotavento y la región NE de la IC, por su ubicación ante el embate de estas perturbaciones. Este hecho fue consistente en este estudio por la reducción en el número de especies de anfípodos (6 spp, Tabla 8) en esta zona y su distribución solamente en el sotavento y en el NE de la IC.

Por su parte, la mayor riqueza de especies (19 spp) registrada en la ZS (Tabla 8) se relaciona, tentativamente, con el incremento en la complejidad – heterogeneidad estructural del arrecife, particularmente en el SE y SO. Jordán-Dahlgren (1989a; 1993) define a esta zona arrecifal por su desarrollo amplio e incremento en la heterogeneidad estructural desde la cresta hasta la parte frontal, con la formación de macizos y canales en proceso intenso de acreción y una reducción en la frecuencia e intensidad histórica de perturbaciones atmosféricas. Además, se han registrado praderas marinas y camas de algas en el SE – E de BCH, que funcionan como sustratos para albergar anfípodos bentónicos (Jordán-Dahlgren & Martín, 1988; Oliva-Rivera, 2003) e inducen a un incremento en los microhábitat potenciales.

## 2. Batimétrico

La diversidad biológica de la macrofauna bentónica manifiesta un patrón parabólico en el gradiente batimétrico, con un máximo en el TC y una reducción hacia la PA, al menos en el Atlántico norte (Rex, 1981; Rogers, 2000). Algunas excepciones han sido documentadas con base en el grupo seleccionado, la geomorfología y la hidrodinámica del área y el programa de muestreo (Hessler & Jumars, 1974; Jumars & Hessler, 1976; Carey, 1981; Gray, 1994; Brandt, 1997). Por otra parte, la densidad numérica en el margen continental disminuye con el incremento en la profundidad y la distancia de la costa (Rex, 1981, 1983).

Se ha documentado, sin embargo, una distribución estratificada entre los órdenes de peracáridos en el gradiente batimétrico de acuerdo al muestreo diferencial y a la textura del sustrato (Sorbe, 1999). En los tanaidáceos e isópodos, a diferencia de los anfípodos, existe un incremento en el número de especies con la profundidad como respuesta al tipo de sedimento y a la historia evolutiva de los grupos (Schram, 1981; Sieg, 1983; Brandt, 1997).

### a. Golfo de México

La composición específica y densidad de los anfípodos bentónicos asociados a la plataforma continental, talud continental y la planicie abisal del GM, cambian con el incremento en la profundidad, fenómeno previamente registrado en otras cuencas oceánicas para estos peracáridos (Bellan-Santini, 1990; Dauvin & Sorbe, 1995; Brandt, 1997; Cartes & Sorbe, 1999; Thurston, 2000). Existen diferencias entre el área comprendida de la plataforma continental tamaulipeca – oeste de la planicie abisal de Sigsbee y la Bahía de Campeche en los patrones de distribución de la densidad y en la riqueza de especies en el gradiente batimétrico (Fig. 16) atribuido en parte, en este estudio, al número de muestras obtenidas en cada zona batimétrica, sin descartar la influencia de la geomorfología, las

condiciones hidrodinámicas y el tipo de sedimento. Por ejemplo, en la PC tamaulipeca, se implementó un solo sitio de muestreo, a diferencia de los 15 en la PCC.

En la BC se observó una reducción del número de especies y de la densidad numérica con el incremento en la profundidad y la distancia de la costa (Fig. 16, b1 y b2), con una disminución en el reborde – talud continental superior y un incremento en la diversidad biológica en la franja del talud continental medio – inferior. La riqueza de especies más baja en el talud superior ha sido explicada de acuerdo a la hipótesis de la perturbación intermedia (Cartes *et al.*, 2001) y a la acción que ejerce el reborde continental como una barrera biogeográfica (Myers, 1997). En el caso del reborde continental – talud superior de la BC, se han definido claramente eddies ciclónicos y su influencia como mecanismos perturbadores (Vázquez de la Cerda, 1993; Vidal *et al.*, 1994a, b; Schmitz, 2003). Por otro lado, el incremento en el número de especies en el talud medio se atribuye al reemplazo de especies (Tabla 7), al aumento en la complejidad estructural y a la incidencia de sedimentos hemipelágicos.

En el área comprendida de la plataforma continental tamaulipeca, el talud continental mexicano – Cordilleras Mexicanas y el oeste de la planicie abisal de Sigsbee, se presentó el máximo en la densidad numérica en la franja del talud inferior – elevación continental (Fig. 16, a1), explicada tentativamente por la hidrodinámica, el efecto del giro anticiclónico sobre el talud continental y a la presencia de las Cordilleras Mexicanas. El hundimiento y el ascenso de la masa de agua como resultado de los campos energéticos eddies (Merrell & Morrison, 1981; Vidal *et al.*, 1994a, b) constituyen mecanismos importantes en la productividad primaria y secundaria, afectando profundidades > 2000 m (Vidal *et al.*, 1990). Asimismo, el gran giro anticiclónico, al colisionar con el TC, genera corrientes de chorro intensas produciendo un desplazamiento de volúmenes grandes de agua desde la PC hacia el mar profundo (Vidal *et al.*, 1994a, b). Además, la Cordillera Mexicana, al funcionar como una excelente trampa de sedimentos (Bryant *et al.*, 1991), proporciona un espacio adecuado para albergar especies bentónicas.

#### **b. Caribe mexicano**

Los anfípodos bentónicos en el Caribe mexicano mostraron una reducción del número de especies y de su abundancia en el gradiente batimétrico (Fig. 17), fenómeno previamente reportado en el ambiente marino. Las mayores riqueza de especies y abundancia registradas en los primeros 40 m de profundidad se atribuyen inicialmente a un desarrollo mayor del complejo arrecifal en estas profundidades y, como consecuencia, un incremento en los microhábitat. Jordán-Dahlgren (1979, 1989a, b, 1993) y Gutiérrez-Carbonell *et al.* (1993) han documentado una amplia variedad de fauna y flora sobre la losa calcárea en estas profundidades y el desarrollo de las regiones arrecifales. Sin embargo, con el propósito de comprobar el supuesto mencionado, se debería generar un muestreo sistematizado con una cobertura más amplia en las dos zonas (ZC – N y ZS) y en el perfil perpendicular del arrecife.

#### IV. Diversidad

La densidad específica y la importancia relativa de las especies en cada grupo, asociación o comunidad constituyen parámetros para estimar la diversidad ecológica. Así, se ha demostrado que el aumento en la riqueza de especies, la densidad o la igualdad de importancia entre los miembros de la comunidad ocasionan un incremento en ésta (Pianka, 1994; Begon *et al.*, 1988; Krebs, 1989). Kikkawa (1986) argumentó que la estructura de un grupo o asociación es multifactorial en tiempo y espacio, generalmente con una sustitución de especies y donde puede ocurrir una ocupación diferencial de los microhábitat o una coexistencia en los mismos. Además, es posible concebir un gradiente de diversidad entre las diferentes áreas de una región (Krebs, 1989; Brandt, 1997), argumento consistente con este estudio.

Además, la dominancia local de unas u otras especies actúa como un parámetro que incide en la diversidad. Así, este parámetro comunitario debe considerarse como una magnitud escalar expresada en forma de espectro y proporciona información sobre la distribución e importancia de las formas de interacción entre las especies y su medio (Margalef, 1980; Parsons *et al.*, 1995).

El grupo de anfípodos bentónicos en el área comprendida de la plataforma continental tamaulipeca, el talud continental mexicano – Cordilleras Mexicanas y el oeste de la planicie abisal de Sigsbee, registró valores de diversidad relativamente bajos (Tabla 9), atribuidos principalmente a las variaciones en el número de especies (Fig. 18) y a la dominancia de *Caprella equilibra*, *Harpinia* sp., *Ampelisca* sp., *Stenothoe* sp., *Corophium* sp., *Caprella danilevskii* y *C. penantis* en toda la composición faunística (Fig. 9, Tabla 5). Además, las diferencias en los valores de la diversidad ecológica entre las áreas y las zonas batimétricas (Tabla 9) pueden atribuirse al número de muestras obtenidas, a la dominancia – importancia relativa de las especies y a la geomorfología y las perturbaciones.

Así, la diferencia entre la diversidad estimada (Tabla 9) en la plataforma continental tamaulipeca (una localidad), PC veracruzana (una localidad) y PCC (17 localidades) (apéndice 1) se atribuyó al número de muestras obtenidas en cada caso y, como consecuencia, una influencia en el número de especies recolectadas y en su densidad estimada. Varios autores han documentado que el tamaño del área muestreada, el número de localidades utilizadas y la cantidad de réplicas y subáreas empleadas pueden tener una influencia significativa en la estimación de la diversidad (Valiela, 1995; Gage & Tyler, 1991; Cartes & Sorbe, 1999; Cartes *et al.*, 2003).

La composición y la estructura comunitarias bentónicas en la PC en ambientes tropicales con fondos suaves han sido relacionados con la distancia de la costa, la profundidad, el régimen sedimentario, el recurso alimenticio, los patrones hidrodinámicos, el aporte de los ríos, las perturbaciones ambientales o eventos extremos, las surgencias y las adaptaciones bioecológicas de los

organismos, entre otras causas (Alongi, 1989; Phillips *et al.*, 1990; Navarrete, 1993; Rabalais *et al.*, 1999).

En el caso particular de la PCC, los valores de diversidad (4.27) fueron los más altos (Tabla 9) en este estudio, atribuido a la riqueza de especies (26) y a la dominancia – importancia relativa distribuida en cerca de 10 especies (Tabla 7). Aparentemente, los aportes de materia orgánica y de sedimentos por los afluentes, la interacción del giro ciclónico y la mezcla convectiva adicionan eventos a esta plataforma para que un número amplio de especies utilicen y coexistan en este espacio multidimensional.

Por otro lado, se ha sugerido que la estabilidad aparente a través del tiempo en profundidades batiales y abisales influyó en la diversificación de especies (Grassle & Sanders, 1973) debido a la uniformidad de los parámetros ambientales y la especialización de los recursos disponibles por parte de las comunidades bentónicas (Rex, 1983). Sin embargo, este supuesto ha sido debatido en diferentes áreas geográficas (Tyler, 1988; Brandt, 1997) por la influencia de perturbaciones diferentes, p. e. el suministro de alimento (Snelgrove & Butman, 1994), los deslizamientos y hundimientos sedimentarios en el talud continental (Seibold & Berger, 1996), las corrientes de turbidez, las corrientes geostróficas de fondo (Kennett, 1982), la circulación termohalina profunda, los efectos de la vorticidad de los giros y las tormentas bentónicas (Gage & Tyler, 1991).

Además, en una escala espacial se considera que la diversidad debe estar correlacionada con la variabilidad ambiental de cada ecosistema. En ambientes estables con una larga historia y una estructura compleja, las comunidades deben ser más diversas, a diferencia de las establecidas en ambientes con grandes fluctuaciones en los parámetros ambientales y una estructura espacial menos compleja (Sanders, 1969; Grassle, 1977; Parsons *et al.*, 1995). Margalef (1980) mencionó que los ecosistemas sometidos a un estrés continuo y con un flujo de energía cinética intensa presentan valores bajos de diversidad.

En el TC de la BC se registró el valor mayor (4.07) de diversidad (Tabla 9), por debajo de la isóbata de los 200 m y segundo valor después del estimado para la PCC. Esto puede estar relacionado a los supuestos de heterogeneidad espacial (entre más complejo y heterogéneo sea un ambiente, mayor será la diversidad) y de productividad (en los hábitat o ecosistemas más productivos o con mayor disponibilidad de recursos alimenticios, se ofrecerá mayor posibilidad de elección y especialización de los tipos de recursos) (citados en Rex, 1983; Tyler, 1995), así como a una reducción en la dominancia – importancia relativa de pocas especies y, por consiguiente, una equitatividad elevada (0.98) (Tabla 9).

En comparación, la PA de Sigsbee se caracterizó por tener el valor más bajo de diversidad (1.55) en la parte suroeste (BC) y un incremento ligero para la parte oeste (2.8) (Tabla 9). El primer caso se definió por la reducción en el número de especies (4) y por la dominancia relativa de *Caprella* sp. Un hecho adicional puede derivarse de la escasa disponibilidad del recurso alimenticio en esta parte

de la planicie. Se ha comprobado la relación entre la disponibilidad de materia orgánica y la distribución en parches y la reducción de la diversidad, con incrementos en la dominancia de especies en profundidades batiales y abisales (Valentine, 1971; Parsons *et al.*, 1995).

La equitatividad es un parámetro importante reconocido como indicador de perturbación (cualquier efecto que puede reducir a una población) en las comunidades bentónicas por debajo de la isóbata de los 200 m (Gage & Tyler, 1991). En este estudio, los valores más bajos de equitatividad fueron registrados en la PA de Sigsbee (0.77 y 0.81) (Tabla 9), hecho relacionado con las inestabilidades e hidrodinámica referidas anteriormente para esta área. Además, Gage *et al.* (2002) mencionan el predominio de especies de tamaño muy pequeño con una proporción elevada de juveniles como una característica de algún tipo de perturbación en comunidades bentónicas como una respuesta a la disponibilidad del recurso alimenticio (Pearson & Rosenberg, 1978). Esta característica fue comprobada en la especie *Stenothoe gallensis*, recolectada en la PA de Sigsbee.

Finalmente, con base en los valores de diversidad estimados para el Cm, las diferencias entre la ZC – N (1.99) y la ZS (3.81) podrían atribuirse al mayor número de especies y a la heterogeneidad elevada en la segunda zona. Sin embargo, los valores deberán servir como pauta para futuros estudios de anfípodos bentónicos en esta parte del Caribe.

## Apéndice 1.

Ubicación y profundidad de los sitios de muestreo con presencia de anfípodos bentónicos en cada una de las campañas oceanográficas (Golfo de México y sector norte del Caribe, 1994 – 1999).

Sitio	Subarea	Latitud N	Longitud O	Profundidad (m)
<b>SIGBSBEE I</b>				
1	5	23° 57.17'	97° 12.15'	200
2	5	24° 03.34'	97° 01.12'	498
3	5	24° 03.15'	96° 44.67'	1231
4	3	24° 09.34'	96° 34.12'	1698
5	3	24° 12.15'	96° 09.84'	2220
6	3	24° 23.14'	96° 00.12'	2620
7	3	24° 03.14'	94° 43.00'	3700
8	4	23° 24.10'	93° 07.15'	3760
9.1	3	25° 15.50'	93° 25.12'	3620
9.2	3	25° 15.14'	93° 26.15'	3650
9.3	3	25° 22.34'	93° 33.84'	3600
9.4	3	25° 23.17'	93° 37.12'	3635
9.5	3	25° 27.50'	93° 45.15'	3690
10	3	24° 59.84'	94° 46.15'	3700
<b>SIGSBEE II</b>				
1	3	21° 01.00'	96° 59.10'	76
2	3	20° 59.90'	96° 50.30'	304
3	3	20° 58.62'	96° 41.00'	690
6	3	20° 59.22'	96° 10.67'	1920
9	3	20° 00.25'	95° 16.27'	2900
10	3	20° 59.87'	95° 01.01'	3360
<b>ENOS 1</b>				
2	5	19° 06.43'	94° 31.43'	1140
3	5	18° 39.91'	94° 20.12'	165
4	5	18° 56.45'	93° 13.40'	203
6	5	19° 52.86'	94° 32.93'	1800
8	5	19° 48.01'	93° 23.20'	1276
9	5	19° 16.99'	92° 54.56'	254
<b>ENOS 2</b>				
2	3	19° 06.92'	94° 32.67'	1200
3	3	18° 40.17'	94° 20.13'	169
4	3	18° 56.55'	93° 23.34'	203
5	3	19° 29.63'	93° 45.41'	1270
6	3	20° 04.81'	94° 03.91'	1611
7	3	20° 09.29'	93° 37.40'	1530
9	3	19° 17.26'	92° 54.22'	256
<b>OGMEX 12</b>				
10-B	1	19° 14.48'	92° 24.07'	52
12A	1	18° 33.23'	93° 14.28'	26
12B	1	18° 33.16'	93° 14.26'	26
12C	1	18° 33.09'	93° 14.24'	26
13A	1	18° 47.43'	93° 13.79'	61
13B	1	18° 47.13'	93° 13.99'	61

13C	1	19° 47.88'	92° 19.38'	65
18B	1	18° 39.21'	93° 57.17'	103
21A	1	18° 38.30'	94° 24.05'	57
21B	1	18° 38.65'	94° 24.40'	71
<hr/> <b>OGMEX 16</b> <hr/>				
7	3	18° 57.6'	94° 16.2'	550
13	3	19° 22.8'	95° 00.0'	2120
15	3	19° 02.4'	94° 46.2'	1470
17	3	18° 55.2'	94° 42.0'	818
22	3	18° 39.6'	94° 03.6'	116
23	3	18° 27.0'	94° 43.2'	25
24	3	18° 49.8'	94° 52.2'	21
27	3	19° 03.6'	95° 28.8'	352
28	3	18° 49.8'	95° 28.2'	47
29	3	19° 00.0'	95° 27.0'	600
30	3	19° 03.0'	95° 22.8'	878
<hr/> <b>EDWIN LINK</b> <hr/>				
2770	1	20° 22.31'	87° 02.08'	25-242
2771	1	20° 25.97'	87° 00.97'	96-209
2772	1	20° 39.59'	86° 49.64'	60-216
2774	1	18° 45.63'	87° 15.84'	25-225
2777	1	18° 45.58'	87° 15.80'	32-248
2778	1	18° 45.27'	87° 15.87'	160-203
2780	1	18° 30.94'	87° 26.61'	30-262
2782	1	18° 34.41'	87° 26.80'	45-419
2784	1	18° 42.06'	87° 41.97'	25-115
2785	1	18° 41.31'	87° 47.01'	40-243
2786	1	18° 20.73'	87° 46.50'	65-300
2787	1	18° 53.79'	87° 36.32'	25-333
2789	1	18° 53.95'	87° 36.68'	37-306
2790	1	19° 13.12'	87° 30.31'	159-324

**ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA**



## LITERATURA CITADA

- Aguayo, J.E. & R. Trápaga, 2002. *Tectónica Actual de México*. México: Fondo de Cultura Económica. [http://lectura.ilce.edu.mx:3000/sites/ciencia/volumen3/ciencia3/141/htm/sec\\_6.htm](http://lectura.ilce.edu.mx:3000/sites/ciencia/volumen3/ciencia3/141/htm/sec_6.htm)
- Alongi, D.M. 1989. Ecology of tropical soft-bottom benthos: a review with emphasis on emerging concepts. *Revista de Biología Tropical* 37(1): 85-100.
- Antoine, J.W. 1972. Structure of the Gulf of Mexico. Pp. 1-34. In: R. Rezak & V.I. Henry, eds., *Contributions on the geological and geophysical oceanography of the Gulf of Mexico*. Gulf Publishing Co. Houston, USA.
- Antoine, J.W., R.G. Martin, T.G. Pyle & W.R. Bryant. 1974. Continental margins of the Gulf of Mexico. Pp. 683-693. In: C.A. Burk & C.L. Drake, eds., *The Geology of continental margins*. Springer-Verlag, New York.
- Bachelet, G., J.C. Dauvin & J.C. Sorbe. 2003. An updated checklist of marine and brackish water Amphipoda (Crustacea: Peracarida) of the southern Bay of Biscay. *Cahiers de Biologie Marine*, 44: 121-151.
- Baldinger, A.J. 2000. Amphipoda of the Caribbean region and the Gulf of Mexico. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 47(3-4): 697-699.
- Barnard, J.L. 1954. Amphipoda of the family Ampeliscidae collected by the Velero III in the Caribbean sea. *Allan Hancock Atlantic Expedition*, 7: 1-12.
- Barnard, J.L. 1961a. *Gammaridean Amphipoda from depths of 400 to 6000 meters*. *Galathea Reports*, Vol. 5 (pp. 23-128). Copenhagen: Danish Science Press, LTD.
- Barnard, J.L. 1961b. Relationship of California amphipod faunas in Newport Bay and in the open sea. *Pacific Naturalist*, 2: 166-186.
- Barnard, J.L. 1964. Deep-Sea Amphipoda (Crustacea) collected by the R/V "Vema" in the eastern Pacific Ocean and the Caribbean and Mediterranean seas. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 127 (1): 1-46.
- Barnard, J.L. 1969. The families and genera of marine gammaridean amphipods. *Bulletin of the United State National Museum*, 271: 1-535.
- Barnard, J.L. 1971. Gammaridean Amphipoda from a deep-sea transect off Oregon. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 61: 1-86.
- Barnard, J.L. & C.M. Barnard. 1983. *Freshwater Amphipoda of the World. I Evolutionary Patterns*. Hayfield Associates, Va. 325 p.
- Barnard, J.L. & M.M. Drummond. 1978. Gammaridean Amphipoda of Australia, Part III: The Phoxocephalidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 245: 1-551.
- Barnard, J.L. & G.S. Karaman. 1991. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda (except marine Gammaroids). *Records of the Australian Museum*, Supplement 13, Parts I and II, 866 p.
- Begon, G., Harper L., & H. Thousand. 1988. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 255 p.
- Bellan-Santini, D. 1982. The Amphipoda of the Mediterranean. Parts 1 and 2. *Mémoires de l'Institut Océanographique*, Mónaco, 13: 1-360.
- Bellan-Santini, D. 1990. Mediterranean deep-sea Amphipoda: composition, structure and affinities of the fauna. *Progress in Oceanography*, 24: 275-387.

- Bellan-Santini, D. 1999. Ordre des Amphipodes (Amphipoda Latreille, 1816). In: Grassé, ed., *Traite de Zoologie. Anatomie, Systématique, Biologie. Tome VII. Fascicule, IIIA. Crustacés Péracarides*, 95-168 p.
- Blake, N.J. & L.J. Doyle. 1983. Infaunal sediment relationships at the shelf-slope break. *SEMD special Publication*, 33: 381-389.
- Boland, G.S. & G.T. Rowe. 1991. Deep-sea benthic sampling with the Gomex box corer. *Limnology and Oceanography*, 36: 1015-1020.
- Borja-Espejel, M. 1998. *Anfipodos de la Plataforma Continental del Golfo de México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 67 p.
- Bouma, H.A. 1972. Distribution of sediments and sedimentary structures in the Gulf of Mexico. Vol. 3, Pp 35-65 In: Resak, R. & V. Henry, eds., *Contribution on the Geological and Geophysical Oceanography of the Gulf of Mexico*. Houston, USA.
- Bouma, H.A. & H.H. Roberts. 1990. Northern Gulf of Mexico slope. *Geological Marine Letter*, 10: 177-181.
- Bousfield, E.L. 1973. *Shallow-water gammaridean Amphipoda of New England*. Cornell University Press, Ithaca, New York, 312 p.
- Bousfield, E.L. 1982. Amphipoda. Gammaridea Vol. 2, Pp. 254-285. In *Synopsis and Classification of Living Organisms*. New York: McGraw-Hill.
- Bousfield, E.L. 2000. Biogeographical analysis of gammaridean amphipod faunas based on their phyletic classification. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 47(3-4): 335-351.
- Bousfield, E.L. 2001. An updated commentary on phyletic classification of the amphipod Crustacea and its applicability to the North American fauna. *Amphipacifica*, 3 (1): 49-119.
- Bousfield, E.L. & P.M. Hoover. 1997. The amphipod family Corophiidae on the Pacific coast of North America. Part V. Corophiinae, new subfamily. Systematics and distributional ecology. *Amphipacifica*, 2 (3): 67-139.
- Bousfield, E.L. & C.T. Shih. 1994. The phyletic classification of amphipod crustaceans: problems in resolution. *Amphipacifica*, 1(3): 76-134.
- Brandt, A. 1997. Biodiversity of peracarid crustaceans (Malacostraca) from the shelf down to the deep Arctic Ocean. *Biodiversity and Conservation*, 6: 1533-1556.
- Brower, J., J. Zar & C. Ende. 1998. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. USA: McGraw-Hill, 122 pp.
- Bryant, W.R., J. Lugo, C. Córdoba & A. Salvador. 1991. Physiography and bathymetry. Vol. J, Pp. 13-30 In: Salvador, A., ed., *The Gulf of Mexico Basin: Boulder, Colorado, Geological Society of America, The Geology of North America*. USA.
- Burton, G.A. Jr. 2002. Sediment quality criteria in use around the world. *Limnology*, 3: 65-75.
- Caine, E.A. 1974. Comparative functional morphology of feeding in three species of caprellids (Crustacea:Amphipoda) from the northwestern Florida Gulf Coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 15(1): 81-96
- Carey, A.G. Jr. 1981. A comparison of benthic infaunal abundance on two abyssal plains in the northeast Pacific Ocean. *Deep Sea Research*, 28A: 467-479.

- Carrera, P.L. & H.J. Vargas 1997. Comunidad críptica de esponjas del arrecife de Isla de Enmedio, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*, 45 (1): 311-321.
- Cartes, J.E. & J.C. Sorbe. 1993. Les communautés suprabenthiques bathyales de la Mer Catalane (Méditerranée occidentale) : données préliminaires sur la répartition bathymétrique et l'abondance de crustacés péricarides. *Crustaceana*, 64(2): 155-171
- Cartes, J.E. & J.C. Sorbe. 1999. Deep-water amphipods from the Catalan Sea slope (western Mediterranean): Bathymetric distribution, assemblage composition and biological characteristics. *Journal of Natural History*, 33(8): 1133-1158.
- Cartes, J.E., M. Elizalde & J.C. Sorbe. 2001. Contrasting life-histories, secondary production, and trophic structure of Peracarid assemblages of the bathyal suprabenthos from the Bay of Biscay (NE Atlantic) and the Catalan Sea (NW Mediterranean). *Deep-Sea Research I*, 48: 2209-2232.
- Cartes, J.E., D. Jaume & T. Madurell. 2003. Local changes in the composition and community structure of suprabenthic peracarid crustaceans on the bathyal Mediterranean: influence of environmental factors. *Marine Biology*, DOI 10.007/s00227-003-1090-z.
- Conlan, K.E. 1991. Precopulatory mating behavior and sexual dimorphism in the amphipod Crustacea. *Hydrobiologia*, 223: 255-282.
- Cházaro-Olvera, S., I. Winfield, M. Ortiz & F. Álvarez. 2002. Peracarid crustaceans from three inlets in the southwestern Gulf of Mexico: new records and range extensions. *Zootaxa*, 123: 1-16.
- Crisci, J.V., L. Katinas & P. Posadas. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires, 125 p.
- Darnell, R.M. & R.E. Defenbaugh. 1990. Gulf of Mexico: Environmental Overview and History of Environmental Research. *American Zoology*, 30: 3-6.
- Dauvin, J.C. & J.C. Sorbe. 1995. Suprabenthic amphipods from the southern margin of the Cap-Ferret canyon (Bay of Biscay, northeastern Atlantic Ocean): abundance and bathymetric distribution. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 42: 441-460.
- Díaz-Díaz, Y.J. 2001. *Contribución al conocimiento del orden Amphipoda de la costa centro-occidental de Venezuela*. Tesis de Maestría, Universidad Simón Bolívar, Venezuela, 543 p.
- Dickinson, J.J. 1978. Faunal comparison of the Gammarid Amphipoda (Crustacea) in two bathyal basins of the California continental borderland. *Marine Biology*, 48: 367-372.
- Elliot, B.A. 1982. Anticyclonic rings in the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography* 12: 1292-1309.
- Escalante-Espinosa, T. & J.J. Morrone. 2003. ¿Para qué sirve el Análisis de Parsimonia de Endemismo? Pp. 167-172 In: Morrone, J.J. & J. Llorente, eds., *Una perspectiva latinoamericana de la Biogeografía*. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Escobar-Briones, E. & I. Winfield. 2003a. Checklist of the benthic Gammaridea and Caprellidea (Crustacea: Peracarida: Amphipoda) from the Gulf of Mexico continental shelf and slope. *Belgian Journal to Zoology*, 133 (1): 37-44.

- Escobar-Briones, E. & I. Winfield. 2003b. Patrones de la riqueza de especies y evolución del registro taxonómico de anfípodos del Pacífico en el territorio mexicano. Vol. 2 Pp. 1-19 In: M.E. Hendrickx, ed., *Contribuciones al estudio de los crustáceos del Pacífico este*. ICMYL-UNAM.
- Escobar-Briones, E. & L.A. Soto. 1997. Continental shelf benthic biomass in the western Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research*, 17: 585-604.
- Escobar-Briones, E., M. López, L. Soto & M. Signoret. 1997. Density and biomass of the meiofauna of the upper continental slope in two regions of the Gulf of Mexico. *Ciencias Marinas*, 23(4): 463-489.
- Escobar-Briones, E., M. Signoret & D. Hernández. 1999. Variación de la densidad de la infauna macrobéntica en un gradiente batimétrico: oeste del Golfo de México. *Ciencias Marinas*, 25(2): 193-212.
- Escobar-Briones, E., I. Winfield, M. Ortiz, R. Gasca & E. Suárez. 2002. Amphipoda. Vol. III. Pp. 342-371 In: Llorente, J. & J.J. Morrone, eds., *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. UNAM.
- Gage, J.D. & P.A. Tyler. 1991. *Deep-Sea Biology: A natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge University Press, 504 p.
- Gage, J.D., D.J. Hughes & J.L. González-Vecino. 2002. Sieve size influence in estimating biomass, abundance and diversity in samples of deep-sea macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 225: 97-107.
- Gallegos, A. & S. Czistrom. 1997. *Aspectos de la Oceanografía Física regional del Mar Caribe*. Pp. 225-242 In: M.F. Lavin, ed., *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*, Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana.
- Gardner, W.S., E. Escobar-Briones, E.K. Cruz & G.T. Rowe 1993. Ammonium excretion by benthic invertebrates and sediment-water nitrogen flux in the Gulf of Mexico near the Mississippi River outflow. *Estuaries*, 16 (4): 799-808.
- Grassle, J.F. 1977. Slow recolonization of deep-sea sediment. *Nature (London)*, 265: 618-619.
- Grassle, J.F. & H.L. Sanders. 1973. Life histories and the role of disturbance. *Deep-Sea Research*, 20: 643-659.
- Graus, R.R. & I.G. Macintyre. 1989. The zonation patterns of Caribbean coral reefs as controlled by wave and energy input, bathymetric setting and reef morphology: computer simulation experiments. *Coral Reefs*, 8(1): 9-18.
- Gray, J.S. 1994. Is deep-sea species diversity really so high? Species diversity of Norwegian continental shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 112: 205-209.
- Guerra-García, J.M. 2003. Two new species of deep-water caprellids (Crustacea: Amphipoda) from northeastern Brazil. *Cahiers de Biologie Marine*, 44: 171-184.
- Guerra-García, J.M. & I. Takeuchi. 2002. The Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) from Ceuta, North Africa, with the description of three species of *Caprella*, a key to the species of *Caprella*, and biogeographical discussion. *Journal of Natural History*, 36: 675-713.
- Guilcher, A. 1988. *Coral reef geomorphology*. Wiley & Sons, New York, 228 p.

- Gutiérrez-Carbonell, D., C. García-Sáenz, M. Lara-Pérez, C. Padilla-Souza, J. Pizaña-Alonso & R. Macías-Ordóñez. 1993. *Caracterización de los arrecifes coralinos de la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an, Q. Roo*. Serie Documentos Sian Ka'an, Quintana, Roo, 47 p.
- Hair, J.F. Jr., R.E. Anderson, R.L. Tatham & W.C. Black. 2000. *Análisis multivariante*. Madrid: Prentice Hall, 678 p.
- Hamilton, P. 1990. Deep currents in the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography* 20: 1087-1104.
- Hessler, R.R. & P.A. Jumars. 1974. Abyssal community analysis from replicate box cores in the central North Pacific. *Deep-Sea Research*, 21: 185-209.
- Hoffman, E. & S. Worley. 1986. Circulation of the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research* 91: 14221-14236.
- Holme, N.A. & A.D. McIntyre. 1987. *Methods for the Study of Marine Benthos*. Great Britain: Burgess and Son, 230 p.
- Jarrett, N.E. & E.L. Bousfield. 1994a. The Amphipod Superfamily Phoxocephaloidea on the Pacific Coast of North America. Family Phoxocephalidae. Part 1. Metharpiniinae, New Subfamily. *Amphipacifica*, 1(1): 58-140.
- Jarrett, N.E. & E.L. Bousfield. 1994b. The Amphipod Superfamily Phoxocephaloidea on the Pacific Coast of North America. Family Phoxocephalidae. Part II. Subfamilies Pontharpiniinae, Parharpiniinae, Broginiinae, Phoxocephalinae, and Haspiniinae. Systematics and Distributional Ecology. *Amphipacifica*, 1(2): 71-149.
- Jordán-Dahlgren, E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 6(1): 69-86.
- Jordán-Dahlgren, E. 1988. Arrecifes profundos en la Isla de Cozumel, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 15(2): 195-208.
- Jordán-Dahlgren, E. 1989a. Efecto de la morfología del sustrato en el desarrollo de la comunidad coralina. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 16(1): 105-118.
- Jordán-Dahlgren, E. 1989b. Gorgonian community structure and reef zonation patterns on Yucatán coral reefs. *Bulletin of Marine Science*, 45(3): 678-696.
- Jordán-Dahlgren, E. 1993. El ecosistema arrecifal coralino del Atlántico Mexicano. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, Vol. Esp. (XLIV): 157-175.
- Jordán-Dahlgren, E. & M. Martin. 1988. Chinchorro: Morphology and composition of a Caribbean Atoll. *Atoll Research Bulletin*, 310: 1-20.
- Jumars, P.A. & R.R. Hessler. 1976. Hadal community structure: implications from the Aleutian Trench. *Journal of Marine Research*, 34: 547-560.
- Kennett, J.P. 1982. *Marine Geology*. Prentice Hall, U.S.A., 813 p.
- Kikkawa, J. 1986. Complexity, Diversity and Stability. Pp. 41-62 In: Kikkawa, J. & D. J. Anderson, eds., *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, Australia.
- Krebs, C. 1989. *Ecological Methodology*. New York HarperCollins Pub, 455 p.
- Laubitz, D.R. 1993. Caprellidea (Crustacea: Amphipoda): towards a new sintesis. *Journal of Natural History*, 27: 965-976.

- LeCroy, S. 1995. Amphipod Crustacea III. Family Colomastigidae. *Memoirs Hourglass Cruises*, 9: 1-139.
- LeCroy, S. 2000. *An illustrated identification guide to the nearshore marine and estuarine gammaridean Amphipoda of Florida. Families Gammaridae, Hadziidae, Isaeidae, Melitidae and Oedicerotidae*. Vol. 1. U.S. Environmental Protection Agency. WM724, 195 p.
- LeCroy, S. 2001. *An illustrated identification guide to the nearshore marine and estuarine gammaridean Amphipoda of Florida. Families Ampeliscidae, Amphilocheidae, Ampithoidae, Aoridae, Argissidae and Haustoriidae*. Vol. 2. U.S. Environmental Protection Agency. WM724, 197-410 p.
- Lecuanda, C.R. & L.F. Ramos 1985. *Distribución de sedimentos en la parte sur del Golfo de México*. Informe Técnico No. 2. Laboratorio de Sedimentología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, 23 p.
- López-Ramos, E. 1983. *Geología de México*. Tomo III. 3ª Edición, México, 150 p.
- Lowry, J.K. 1984. *Maxillipius commensalis*, a second species in the family Maxillipidae from Papua New Guinea (Amphipoda, Gammaridea). *Crustaceana*, 46 (2): 195-201.
- Lowry, J.K. & H.E. Stoddart. 1997. Amphipoda Crustacea IV. Families Aristiidae, Cyphocarididae, Endeavouridae, Lysianassidae, Scopelocheiridae, Uristidae. *Memoirs of the Hourglass Cruises*, 10 (1): 1-148.
- Lowry, J.K., P.B. Berents & R.T. Springthorpe. 2000. Australian Amphipoda: Leucothoidae. Version 1:2 October 2000. <http://www.crustacea.net/>.
- Margalef, R. 1980. *La Biosfera, entre la termodinámica y el juego*. Omega, Barcelona, 238 p.
- Márquez, J.C. & D. Bellan-Santini. 1993. Biodiversity in the ecosystem of the Portuguese continental shelf: distributional ecology and the role of benthic amphipods. *Marine Biology*, 115: 555-564.
- Martin, J.W. & G.E. Davis. 2001. *An updated classification of the recent Crustacea*. Science Series 39, Natural History Museum of Los Angeles, Cal, 124 p.
- McAleece, N., P.J.D. Lamshead, G.I.J. Paterson & J.D. Gage. 1997. BioDiversity Professional, beta version 2. Software package produced by Natural History Museum, London and the Scottish Association for Marine Science, Oban, United Kingdom.
- McCain, J.C. 1968. The Caprellidae (Crustacea: Amphipoda) of the Western North Atlantic. *Bulletin of Smithsonian Institution Press*, 278: 1-147.
- McKee, B.A., & M. Baskaran. 1999. Sedimentary Processes of Gulf of Mexico Estuaries. Pp. 63-85 In: T.S. Bianchi, J.R. Pennock, & R.R. Twilley, eds., *Biogeochemistry of Gulf of Mexico Estuaries*. USA: John Willey & Sons, Inc.
- McKinney, L.D. 1977. *The origin and distribution of shallow water gammaridean Amphipoda in the Gulf of Mexico and Caribbean Sea with notes on their ecology*. Ph. D. Thesis, Texas A&M University, 400 p.
- McKinney, L.D. 1979. Liljeborgiid amphipods from the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Bulletin of Marine Science*, 29: 140-154.
- McKinney, L.D., R.D. Kalke & J.S. Holland. 1978. New species of amphipods from the western Gulf of Mexico. *Contribution in Marine Science*, 21: 134-159.

- Mees, J. & M. Jones. 1997. The Hyperbenthos. Vol. 35, Pp. 221-255 In: Ansell, A.D., R.N. Gibson & M. Barnes, eds., *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. UCL Press.
- Merino-Ibarra, M. 1986. Aspectos de la circulación costera superficial del Caribe mexicano con base en observaciones utilizando tarjetas de deriva. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, 13(2): 31-46.
- Merino-Ibarra, M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *Journal of Marine Systems*, 13: 101-121.
- Merrell, W. Jr. & J. Morrison. 1981. On the circulation of the Gulf of Mexico with observations from April 1978. *Journal of Geophysical Research*, 86(5): 4181-4185.
- Mills, E.L. 1971. Deep-sea Amphipoda from the western North Atlantic Ocean. The family Ampeliscidae. *Limnology and Oceanography*, 16: 357-355.
- Molina-Ruiz, M. 1998. *Riqueza de especies, abundancia y distribución de crustáceos peracáridos asociados a los principales abanicos costeros del suroeste del Golfo de México*. Tesis de Licenciatura. UNAM-FES Iztacala, México, 136 p.
- Monreal-Gómez, M. & D. Salas de León. 1990. Simulación de la circulación en la Bahía de Campeche. *Geofísica Internacional*, 29(2): 101-111.
- Monreal-Gómez, M. & D. Salas de León. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. Pp. 183-199 In: M.F. Lavin, ed., *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*, Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana.
- Monreal-Gómez, M., D. Salas de León & J. Aldeco. (1999). *Las surgencias costeras de América*. Revista Geofísica 51, 43 p.
- Monreal-Gómez, M., D. Salas de León, A. Padilla-Pilotze & M. Alatorre-Mendieta. 1992. Hydrography and estimation of density currents in the Southern part of the Bay of Campeche, Mexico. *Ciencias Marinas*, 18(4): 115-133.
- Morrone, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43(3): 438-441.
- Myers, A. 1981. Amphipod Crustacea I. Family Aoridae. *Memoirs of the Hourglass Cruises*, 5 (5): 1-75.
- Myers, A. 1991. How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. *Global Ecological Biogeography Letters*, 1: 24-29.
- Myers, A. 1997. Biogeographic barriers and development of Marine Biodiversity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44: 241-248.
- Navarrete, A.J. 1993. Distribución, abundancia y diversidad de los nemátodos (Phylum Nematoda) bénticos de la Sonda de Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*, 41: 57-63.
- Nixon, K.C. 1999. *Winclada v.0.9.99 v. Beta*. University of Cornell, Ithaca, New York.
- Nolasco-Montero, E. & A. Carranza-Edwards. 1988. Estudio sedimentológico regional de playas de Yucatán y Quintana Roo, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 15(2): 49-66.
- Nowlin, W. 1971. Water masses and general circulation of the Gulf of Mexico. *Oceanology*, Contribution No. 452: 173:178.

- Nowlin, W. Jr. 1972. Winter circulation patterns and property distributions. Pp. 119-138 In: L. Capurro & J. Reid, eds., *Contributions on the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico*. Gulf Publishing Compagny., Houston. USA.
- Oliva-Rivera, J.J. 1998. Anfípodos. Pp. 148-169, In: Xacur Maiza, ed., *Enciclopedia de Quintana Roo*. Gobierno del Estado de Quintana Roo. Tomo I A-B.
- Oliva-Rivera, J.J. 2003. The Amphipod fauna of Banco Chinchorro, Quintana Roo, Mexico with ecological notes. *Bulletin of Marine Science*, 73(1): 77-89.
- Oliva-Rivera, J.J. & M.S. Jiménez-Cueto. 1992. Anfípodos bentónicos (Crustacea: Peracarida) de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. Vol, II, Pp. 170-195 In: Navarro, D. & E. Suárez-Morales, eds., *Diversidad biológica de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo*, México.
- Oliva-Rivera, J.J. & M.S. Jiménez-Cueto. 1997. Composición, distribución y abundancia de los crustáceos peracáridos de la Laguna de Yalahau, Quintana Roo. *Avacient*, 23: 26-31.
- Ortiz, M. 1979a. Contribución al estudio de los anfípodos (Gammaridea) del Mediterráneo Americano. *Revista de Investigaciones Marinas, Serie 8* (45): 1-16.
- Ortiz, M. 1979b. Lista de especies y bibliografía de los anfípodos (Crustacea: Amphipoda) del Mediterráneo Americano. *Investigaciones Marinas Ciencias*, 8(43): 1-40.
- Ortiz, M. 1991. Amphipoda Crustacea II. Family Bateidae. *Memoirs of the Hourglass Cruises*, 8 (1): 1-31.
- Ortiz, M. 1994. Clave gráfica para la identificación de familias y géneros de anfípodos del suborden Gammaridea del Atlántico Occidental tropical. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas Punta Betón*, 23: 59-101.
- Ortiz, M. & A. Jimeno. 2001. Guía ilustrada para la identificación de las familias y los géneros de los anfípodos del suborden Gammaridea de la Península Ibérica. *Graellsia*, 57(2): 3-93.
- Ortiz, M. & R. Lalana. 1996. Los anfípodos de la primera expedición conjunta Cuba-USA, a bordo del B/I "Ulises" a las aguas del archipiélago Sabana-Camagüey, Cuba, en 1994. *Anales del Instituto de Biología, Serie de Zoología*, UNAM, 67: 89-101.
- Ortiz, M. & R. Lamaitre. 1994. Crustáceos anfípodos (Gammaridea) colectados en las costas del Caribe colombiano, al sur de Cartagena. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas Punta Betón*, 23: 119-127.
- Ortiz, M., F. Álvarez & I. Winfield. 2002. *Caprellid Amphipods: Illustrated key for the genera and species from the Gulf of Mexico and The Caribbean sea*. UNAM-FESI. México, 89 p.
- Ortiz, M., A. Martín, I. Winfield, Y. Díaz & D. Atienza. 2004. *Anfípodos (Crustacea: Gammaridea). Clave gráfica para la identificación de las familias, géneros y especies marinas y estuarinas del Atlántico occidental tropical*. UNAM-FESI. México, 165 p.
- Parsons, T.R., M. Takahashi & B. Hargrave. 1995. *Biological Oceanographic Processes Great Britain*, Butterworth Heinemann, 169-256 p.

- Pearson, T.H. & R. Rosenberg. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanographic Marine Biology Annual Review*, 16: 229-311
- Pequegnat, W.E. & F.A. Chace Jr. 1970. *Contribution of the biology of the Gulf of Mexico*. Texas A&M University, Oceanographic Studies, 270 p.
- Pequegnat, W.E. & L.H. Pequegnat. 1970. Station list of benthic and midwater samples taken by R/V Alaminos 1964 to 1969. Vol. I, Pp. 1-15 In: Pequegnat, E.W. & F.A. Chace Jr., eds. *Contribution of the biology of the Gulf of Mexico*, Texas A&M University Oceanographic Studies.
- 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: 45-64.
- Pérès, J.M. 1982. Zonations. Vol. V Part I Pp. 7-45 In: O. Kine, ed., *Marine Ecology. A comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters*. New York: John Wiley & Sons.
- Phillips, N.W., D.A. Gettleson & K.D. Spring. 1990. Benthic biological studies of the southwest Florida shelf. *American Zoologist*, 30(1): 65-76.
- Pianka, E.R. 1994. *Evolutionary Ecology*. (5<sup>a</sup> Ed.). Harper Collins College Publishers, 455 p.
- Pica-Granados, Y., M.G. Ponce-Vélez & M.A. Barrón-Echaury. 1991. Oceanografía geológica. Pp. 3-29 In: De la Lanza-Espino, ed., *Oceanografía de mares mexicanos*. A. G. T. Editor, México.
- Pielou, E.C. 1983. *Population and community ecology. Principles and methods*. New York: Gordon and Breach, Science Publishers.
- Rabalais, N.N., R.S. Carney, & E. Escobar-Briones. 1999. Overview of Continental Shelf Benthic Communities of the Gulf of Mexico. Pp. 171-195 In: H. Kumpf, K. Steidinger & K. Sherman, eds., *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem: Assessment, Sustainability, and Management*. USA: Blackwell Science.
- Reaka-Kudla, M.L. 2000. Arrecifes de coral: Biodiversidad y conservación. Pp. 221-243 In: H.M. Hernández, A.N. García-Aldrete, F. Álvarez & M. Ulloa, eds., *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología, UNAM.
- Rex, M.A. 1981. Community structure in the deep-sea benthos. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 12: 331-353.
- Rex, M.A. 1983. Geographical patterns of species diversity in the deep-sea benthos. Vol. 8, Pp. 453-472 In: G.T. Rowe, ed., *The Sea*. New York: Wiley Interscience Publish.
- Roberts, H.H., R.A. McBride & J.M. Coleman. 1999. Outer Shelf and Slope Geology of the Gulf of Mexico: an Overview. Pp. 93-112 In: Kumpf, H., K. Steidinger & K. Sherman, eds., *The Gulf of Mexico. Large Marine Ecosystem: Assessment, Sustainability, and Management*. U.S.A. Blackwell Science.
- Rodríguez-Pliego, P. 1999. *Variación de la densidad y la biomasa de la infauna macrobentónica a lo largo del gradiente batimétrico en el SW del Golfo de México*. Tesis de Licenciatura. UNAM-FES Iztacala, 50 p.
- Rodríguez-Pliego, P. 2003. *Efecto de los factores ambientales en la variación espacial y temporal de la densidad y la biomasa de la infauna macrobentónica en el sur del Golfo de México*. Tesis de Maestría, ICMYL-UNAM, 81 p.

- Rogers, A.D. 2000. The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea. *Deep-Sea Research II*, 47: 119-148.
- Rosales-Navarro, I.S. 2003. *Circulación geostrófica en el sur del Golfo de México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ingeniería, UNAM, 89 p.
- Rosen, B.R. 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography Pp. 437-481 In: Myers, A.A. & P. Giller, eds., *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman & Hall, London.
- Salas de León, D., M. Monreal-Gómez, L. Sanvicente-Añorve & C. Flores-Coto. 1998. Influence de la Circulation á long tome sur la répartition des organismes zooplanctoniques dards la Baie de Campeche, Mexique. *Oceanologica acta*, 21(1): 87-93.
- Salas-Hernández, J. 2001. *Variación espacial y batimétrica de la biomasa de meiofauna del suroeste del Golfo de México*. Tesis de Licenciatura, FES-Iztacala, UNAM, 50 p.
- Salvador, A. & A.R. Green. 1980. Opening of the Caribbean tethys geology of the Alpine Chain Born of the Tethys. *Memoirs of the International Geological Conc., 26<sup>th</sup> Colloquium C5 Bur. De Rech., Geol. Min*, 115: 224-229.
- Sanders, H.L. 1969. Benthic marine diversity and the stability-time hypothesis. *Brookhaven Symposium Biology*, 22: 71-81.
- Sanders, H.L. 1979. Evolutionary ecology and life history patterns in the deep sea. *Sarsia*, 64: 1-7.
- Schaffner, L.C. & D.F. Boesch. 1988. Spatial and temporal resources use by dominant benthic Amphipoda (Ampeliscidae y Corophiidae) on the Middle Atlantic Bight outer continental shelf. *Marine Ecology Progress Series*, 9:231-343.
- Schmitz, W.J. Jr. 2003. Notes on the Circulation In and Around the Gulf of Mexico. Vol. I. A Review of the Deep Water Circulation. *Research Scientist*, Conrad Blucher Institute, Texas A & M University at Corpus Christy.
- Schram, F.R. 1981. On the classification of the Eumalacostraca. *Journal of Crustacean Biology*, 1: 1-10.
- Schram, F.R. 1986. Amphipoda. Pp. 158-184 In: F.R. Schram, ed., *Crustacea*. New York: Oxford University Press.
- Secretaria de Marina. 1984. *Carta batimétrica del Canal de Yucatán y proximidades*. S.M. 900. Escala 1: 906, 530.
- Seibold, E. & W.H. Berger. 1996. *The Sea Floor: an introduction to Marine Geology*. Berlín, Alemania. Springer-Verlag, 356 p.
- Shefler, W.C. 1981. *Bioestadística*. Fondo Educativo Interamericano, Méx., 267 p.
- Shepard, F. 1973. *Submarine Geology*. U.S.A. Harper & Row Publishers, 517 p.
- Shoemaker, C. 1933. Amphipoda from Florida and the West Indies. *American Museum Novitates*, 598: 1-24.
- Shoemaker, C. 1934. Reports on the collections obtained by the first Johnson-Smithsonian deep-sea expedition to the Puerto Rican deep. Three new amphipods. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 91(12): 1-6.
- Sieg, J. 1983. Evolution of Tanaidacea. Pp. 229-254 In: F. Schram, ed., *Crustacean Issues I. Crustacean Phylogeny*. Rotterdam: A.A. Balkema Press.

- Smith, T.E. & H.C. Noltimier. 1979. Paleomagnetism of the Newark trend igneous rocks of the north central Appalachians and the opening of the central Atlantic Ocean. *American Journal of Science*, 279: 778-807.
- Snelgrove, P.V.R. & C.A. Butman. 1994. Animal-sediment relationships revisited: Cause versus Effect. *Oceanographic and Marine Biology*, 32: 111-177.
- Sokal, R. & F.J. Rohlf. 1988. *Biometria*. Interamericana, México, 587 p.
- Sorbe, J.C. 1999. Deep-Sea macrofaunal assemblages within the Benthic Boundary Layer of the Cap-Ferret Canyon (Bay of Biscay, NE Atlantic). *Deep-Sea Research II*, 46: 2309-2329.
- Sturges, W., J. Evans, S. Welsh & W. Holland. 1993. Separation of warm-core rings in the Gulf of Mexico. *Journal of Physical Oceanography*, 23: 250-268.
- Thomas, J.D. 1993a. Biological monitoring and tropical biodiversity in marine environments: a critique with recommendations, and comments on the use of amphipods as bioindicators. *Journal of Natural History*, 27(4): 795-806.
- Thomas, J.D. 1993b. *Identification Manual for marine Amphipoda (Gammaridea): 1 common coral reef and rocks, bottom amphipods of South Florida*. Final Report DEP contract number SP290. Smithsonian Institution Washington.
- Thomas, J.D. 1997. Systematic, ecology and phylogeny of the Anamixidae (Crustacea: Amphipoda). *Records of the Australian Museum*, 49(1): 35-98.
- Thomas, J.D. & J.L. Barnard. 1990. *Gitana dominica*, a new species from the Caribbean Sea (Amphipoda: Amphilochidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 103(3): 617-623.
- Thomas, J.D. & J.L. Barnard. 1991. Two new species of *Netamelita* from the Caribbean Sea (Crustacea: Amphipoda: Gammaridea). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 104(3): 583-592.
- Thurston, M. 1990. Abyssal necrophagous amphipods (Crustacea: Amphipoda) in the northeast and tropical Atlantic Ocean. *Progress in Oceanography*, 24: 257-274.
- Thurston, M. 2000. Benthic Gammaridea (Crustacea: Amphipoda) in the deep sea. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 47(3-4): 353-377.
- Treude, T., F. Janßen, W. Queisser & U. Witte. 2002. Metabolism and decompression tolerance of scavenging lysianassoid deep-sea amphipods. *Deep-Sea Research I*, 49: 1281-1289.
- Tyler, P.A. 1988. Seasonality in the deep-sea. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*, 26: 227-258
- Tyler, P.A. 1995. Conditions for the existence of life at the deep-sea floor: an update. Pp. 221-244 In: Ansell, A.F., R.N. Gibson & M. Barnes, eds., *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*.
- Uchupi, E. 1975. Physiography of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. Vol. 3, 760 pp. In: A.E.M. Nairn & F.G., eds., *The oceans basins and margins*. Plenum Press, London.
- Vader, W. 2003. *Amphipod Newsletter* Number, 25. The Amphipod Homepage.
- Vader, W. 2004. *Amphipod Newsletter* Number, 26. The Amphipod Homepage.
- Valentine, J.W. 1971. Resource supply and species diversity patterns. *Lethaia*, Oslo, 4: 51-61.
- Valiela, I. 1995. *Marine Ecological Processes*. 2<sup>a</sup>. Ed. Springer-Verlag, New York, 686 p.

- Vázquez de la Cerda, A.M. 1993. *Bay of Campeche Cyclone*. Ph. D. Thesis. Texas A & M Univ., College Station. Texas, USA, 91 p.
- Velasco-Mendoza, H. 1994. *Modelo numérico de circulación para la Bahía de Campeche*. Tesis de Maestría, ICMYL-UNAM, 154 p.
- Vidal, M., F. Vidal & J. Pérez-Molero. 1992. Collision of a loop current anticyclonic ring against the continental shelf slope of the western Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research*, 97(2): 2155-2172.
- Vidal, M., F. Vidal & A. Hernández. 1990. *Atlas oceanográfico del Golfo de México*, Vol. 2.. Cuernavaca: Instituto de Investigaciones Eléctricas, 707 p
- Vidal, M., F.V. Vidal, A.F. Hernández, E. Meza & L. Zambrano. 1994a. Winter water mass distributions in the western Gulf of Mexico affected by a colliding anticyclonic ring. *Journal of Oceanography*, 50: 559-588.
- Vidal, M., F.V. Vidal, A.F. Hernández, E. Meza & J. Pérez-Molero. 1994b. Baroclinic flows, transports, and kinematic properties in a cyclonic-anticyclonic-cyclonic ring triad in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research*, 99: 7571-7597.
- Weisshappel, J.B.F. & J. Svavarsson. 1998. Benthic amphipods (Crustacea: Malacostraca) in Iceland waters: diversity in relation to faunal patterns from shallow to intermediate deep Arctic and North Atlantic Oceans. *Marine Biology*, 131: 133-143.
- Welsh, S. & M. Inoue. 1996. *A numerical model of the deep circulation in the Gulf of Mexico*. EOS, Transactions, AGU, Ocean Sciences Meeting 3.
- Welsh, S. & M. Inoue. 2000. Loop Current rings and the deep circulation in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical Research*, 105(7): 16951-16959.
- Wheater, C. & P. Cook. 2000. *Using statistics to understand the environmental*. Routledge Introductions to Environmental Series. London: Routledge, 236 p.
- Wiseman, W.J. Jr. & W. Sturges. 1999. Physical Oceanography of the Gulf of Mexico: Processes that Regulate its Biology. Pp. 77-92 In: H. Kumpf, K. Steidinger & K. Sherman, eds., *The Gulf of Mexico. Large marine ecosystem. Assessment, Sustainability, and Management*. USA, Blackwell Science.

**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**



**ESTUDIOS DE DOCTORADO EN CIENCIAS**

**ENSAYO**  
***ANFÍPODOS EN EL MARCO OCEANOGRÁFICO GLOBAL***  
**PARA PRESENTAR EL**  
**EXAMEN DE CANDIDATURA AL GRADO DE DOCTOR**

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

**M. en C. Ignacio C. Winfield Aguilar.**

Desde una perspectiva biológica, el análisis de la naturaleza puede especificarse en niveles operativos diferentes, entre los cuales ocurren relaciones jerárquicas (Margalef, 1980). El entendimiento de las propiedades emergentes (Begon et al., 1988), la matriz ambiental (Krebs 1989), la historia natural (Morrone, 2001) y los patrones de cambio y estabilidad (Kikkawa, 1986), representan aspectos importantes en el estudio de la biosfera. El conocimiento jerarquizado puede explicar, predecir y, hasta cierto punto, controlar los ecosistemas (Pianka, 1994). En Oceanografía Biológica, el examen del marco ambiental y sus variaciones espacio-temporales se justifica *per se* en los efectos que tienen en los organismos (Worthmuth et al., 2000). La presencia de los anfípodos en el océano mundial obedece a una multiplicidad de parámetros. Como resultado de su historia natural, estos organismos se han adaptado a las condiciones ambientales en cada ecosistema marino.

El orden Amphipoda incluye los subórdenes Caprellidea, Gammaridea, Hyperiidea e Ingolfiellidea (Barnard & Karaman, 1991) con más de 7,000 especies (Bellan-Santini, 1999). Sus innovaciones morfológicas les han facilitado colonizar hábitat diferentes. Han incursionado en los ecosistemas salobres, el ambiente terrestre, las aguas subterráneas y epicontinentales y, prioritariamente, en el ambiente marino (Escobar et al., 2002). En este último, ocurren desde los polos hasta los trópicos como integrantes pelágicos y bénticos; desde la capa superficial hasta la abisopolélica y desde la zona supralitoral hasta la abisal (LeCroy, 2000). Como consecuencia, el patrón de circulación oceánica, la historia geológica, los procesos geoquímicos y las propiedades bio-ecológicas constituyen factores significativos en la diversificación de los anfípodos marinos.

### **Circulación oceánica**

Con el propósito de explicar los procesos que ocurren en el océano mundial se han implementado divisiones operativas con base en criterios topográficos e hidrográficos. En el primero se incluye la plataforma continental hasta los 200 m de profundidad, donde inicia el mar profundo (Gage & Tyler, 1991) y en el segundo, una zona mezclada superficial, la termoclina permanente y una capa profunda por debajo de los 1,000 m (Libes, 1992). El movimiento de agua a gran escala se asocia, directa o indirectamente, a la radiación solar e incluye la circulación superficial (CS) y la circulación termohalina (CT) (Bearman, 1989). La redistribución de calor en el sistema terrestre y de los elementos no-conservativos representan algunas funciones importantes de la circulación (Weihs, 1984). Las corrientes en la CS y la CT son modificadas por la profundidad, la geomorfología de las cuencas y los continentes, la latitud y la rotación de la tierra (Knauss, 1997).

La CS puede ser caracterizada previamente como una circulación horizontal (Bearman, 1989) en el estrato superficial (< 400 m) equivalente al ~ 10% del agua en los océanos (Garrison, 1995). Su mecanismo fundamental inicia cuando el viento sopla sobre la superficie del mar causando el movimiento de ésta (Pickard & Emery, 1996). La insolación genera diferencias en temperatura en la superficie de la tierra originando las celdas atmosféricas. Por gradientes de presión y temperatura se producen los sistemas de vientos de acuerdo a los procesos advectivos y convectivos (Martínez & García, 2000). El forzamiento constante del viento sobre la superficie del mar genera dos componentes: un movimiento

horizontal en la capa superficial del agua y un movimiento vertical de la parcela afectada (Knauss, 1997). En el primer componente ocurre una desviación hacia la derecha (ca.  $45^\circ$  en el hemisferio norte) por la Fuerza de Coriolis y un gradiente de presión como resultado del apilamiento de agua. Debido a la viscosidad baja del agua (Bearman, 1989) el forzamiento del viento no se refleja directamente en el interior del océano, sino que es balanceado por la Fuerza de Coriolis dentro de una capa superficial de entre 10 a 300 m y un retraso en el esfuerzo friccional y en la velocidad con el incremento en la profundidad (Pickard & Emery, 1996). Esta capa se denomina Capa de Ekman y el movimiento (convergencia y divergencia) de la misma, Transporte de Ekman. Como resultado de la desviación por la Fuerza de Coriolis, el Transporte de Ekman no ocurre en la misma dirección del viento, sino a  $90^\circ$  a la derecha en el hemisferio norte y  $90^\circ$  hacia la izquierda en el sur (Knauss, 1997). La resultante se denomina Corriente Geostrofica e incluye el balance entre el gradiente horizontal de presión y el efecto de Coriolis (Amador-Buenrostro & Figueroa-Rodríguez, 1997).

De esta forma se explica el acoplamiento entre el esfuerzo del viento y la circulación superficial. Así los vientos Alisios y los del Oeste determinan en cada hemisferio la circulación oceánica con base en los campos energéticos *eddies*. Cada uno de los circuitos tiene una rama ecuatorial en dirección E-W y una subpolar de W-E. Las dos celdas se unen por circulaciones con un componente latitudinal donde ocurren convergencias y divergencias. Entre las dos corrientes ecuatoriales se forma una contracorriente de dirección opuesta, que regresa una parte de las aguas acumuladas en el lado oeste por los alisios. Debido al rotacional de la tierra y al incremento del efecto de Coriolis con la latitud, el centro de los giros se desplaza hacia el lado W con la presencia de una corriente fuerte y persistente y una corriente de compensación en el sector central y este (Weihaupt, 1984).

Por otra parte, la CT involucra el 90 % del agua en el océano mundial e incide en la ventilación del mar profundo (Pickard & Emery, 1996). El mecanismo principal incluye la formación de masas de agua con características bien definidas de temperatura y salinidad. Su origen se ubica en zonas geográficas específicas bajo condiciones particulares en la frontera océano-atmósfera. Estas masas adquieren valores propios de temperatura, salinidad y densidad. Durante este proceso se hunden hasta alcanzar su flotabilidad neutra integrándose a la circulación termohalina del océano mundial (Gallegos & Czitrom, 1997). Los dos principales procesos que inducen la formación de estas masas y su integración a la circulación termohalina son la convección (vertical) y la advección (horizontal) (Weihaupt, 1984). Pickard & Emery (1996) reconocen dos mecanismos causales del hundimiento de las masas de agua en la circulación termohalina: hundimiento de frontera y hundimiento de mar abierto.

La formación de masa de agua por convección profunda ocurre en regiones con poca estratificación de la densidad (regiones polares y subpolares). Cuando el agua en el estrato mezclado superior se hace más densa que el agua inmediatamente inferior, ésta se hunde a una mayor profundidad. El incremento de la densidad puede ser alcanzado por el enfriamiento (pérdida de calor neta) o por el incremento de la salinidad (incremento en evaporación e incremento en la salmuera de parcelas circundantes durante el proceso de congelamiento) (Pickard

& Emery, 1996). La formación de masa de agua por subducción ocurre principalmente en las regiones subtropicales. El agua desde el fondo del estrato mezclado se bombea hacia profundidades mayores por medio de una convergencia en el Transporte de Ekman y un lento hundimiento a lo largo de superficies de densidad.

El Agua de Fondo Antártica se forma principalmente en la plataforma-talud continental de los mares de Weddell y de Ross, mediante el mecanismo de convección profunda (hundimiento de frontera) y ocupa todas las cuencas oceánicas del planeta por debajo de los 4,000 m de profundidad. En los océanos Pacífico e Índico esta agua se mezcla con la masa de agua profunda del Atlántico del Norte, formando una mezcla a la cual se conoce como agua circumpolar. El Agua Profunda del Atlántico del Norte (hundimiento de mar-abierto) es el producto de un proceso que incluye convección profunda en el Océano Ártico, el Mar de Groenlandia y el Mar de Labrador. La mayor parte del Agua Antártica Intermedia se forma por convección profunda al este del sur de Chile y al oeste del sur de Argentina, con una advección en todos los océanos junto a la corriente circumpolar.

La circulación y las masas de agua en el Mar Caribe (MC) y el Golfo de México (GM) representan la secuencia de las circulaciones superficial y termohalina en el Océano Atlántico. El MC es un sistema estratificado en los 1,200 m superiores, débilmente estratificado entre los 1,200 y 2,000 m y homogéneo debajo de los 2,000 m (Andrade & Barton, 2000). Esta distribución se relaciona con la profundidad umbral (máx. 1,800 m) del arco de islas antillanas, ya que impide el flujo del agua profunda (Gordon, 1967). El agua superficial es una mezcla del Agua Superficial Atlántico Norte y agua de los ríos Amazonas y Orinoco (Hernández-Guerra & Joyce, 2000).

Cuatro masas de agua por debajo de la capa mezclada (0-50 m) se han reconocido (Gallegos & Czitrom, 1997): el Agua Subsuperficial Subtropical del Atlántico Norte (ASSAN; 21-23 °C y 36.6-37.0 ups) entre los 50 a 250 m de profundidad, el Agua Central del Atlántico Noroccidental (ACAN; 7-20 °C y 35.0-36.7 ups) entre los 250 a 750 m, el Agua Intermedia del Antártico (AIA; 2-6 °C y 33.8-34.8 ups) entre los 750 a 950 m y el Agua Profunda del Atlántico Norte (APNA; 1.5-3 °C y 34.8-35.0 ups) de los 950 m hacia el fondo. El ASSAN se origina en el CAPIA (Centro de alta presión de la Islas Azores), donde la evaporación excede a la precipitación. Esta masa de agua se integra a la Corriente Norecuatorial y, conforme su hunde, fluye hacia el oeste y penetra al MC. La ACAN separa el estrato subyacente de mínima salinidad (AIA) del estrato suprayacente de máxima salinidad (ASSAN). La formación de la AIA se genera en la Convergencia Antártica, a diferencia de la APNA con un origen en el talud continental al sur de Groenlandia. Estas masas de agua, al desplazarse en el Atlántico hasta la zona de convergencia intertropical, forman corrientes de frontera en dirección oeste hasta la costa de Centroamérica (Vidal et al., 1994).

Previo a la entrada del flujo en el MC, ocurre una convergencia de la Corriente de Guyana y la Corriente Norecuatorial (Weihsaupt, 1984). De este flujo se origina la Corriente de las Antillas y la Corriente del Caribe (CC). Esta última se dirige hacia el oeste por los pasajes Granada, San Vicente y Santa Lucía (Johns et al., 2002) para constituir la circulación principal (Hernández-Guerra & Joyce,

2000). La circulación en el Caribe experimenta variación y se explica por los campos energéticos *eddies* y los meandros. Los procesos dominantes dependen de la topografía del fondo, el esfuerzo del viento, la amplitud y trayectoria de la corriente y la colisión del anillo de la corriente del Brasil norte con las Antillas. Johns et al. (1990) relacionaron la variabilidad de los *eddies* cuando el giro anticiclónico de la corriente de Brasil colisiona con los pasajes de las Antillas.

Frantatoni (2001) cuantificó para la CC velocidades superficiales de hasta  $70 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  en la costa de Venezuela y las Antillas Holandesas y de  $60 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  en Colombia y Panamá. El flujo se dirige hacia el noroeste atravesando la Cuenca de Caimán y entra al GM como una corriente de frontera que colinda la Península de Yucatán (Frantatoni, 2001). Esta Corriente de Yucatán (CY) fluye dentro del GM a través del Canal de Yucatán y se convierte en la Corriente de Lazo (CL). Ésta última, al salir del golfo a través del Estrecho de Florida, se convierte en la Corriente de Florida. La velocidad de traslación de la parcela de agua desde la Falla de Aves hasta el Estrecho de Florida ha sido estimada en  $30\text{-}40 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  y un tiempo de 90-100 días (Molinari & Morrison, 1988). Johns et al. (2002) determinaron que 28 Sv de agua fluyen dentro del MC. Particularmente la Corriente Guyana está influenciada por los ríos Amazonas y Orinoco (Morrison & Smith, 1990), añadiendo de 0.12 a 0.25 Sv de agua en la pluma (Limeburner et al., 1995).

En la costa noroccidental del MC, desde Cabo Catoche hasta el límite con Belice, se ubica el Caribe mexicano (CM). Los arrecifes en el estado de Quintana Roo pueden ser caracterizados como formaciones bordeantes (Guilcher, 1988). Gutiérrez-Carbonell et al. (1993) definen a estas formaciones por la presencia de una laguna arrecifal, una cresta arrecifal, un arrecife frontal con una pendiente pronunciada y un cantil por debajo de los 60 m, donde ocurre una *caída* de la horizontal hasta los 1,500 – 2,000 m (Pica-Granados et al., 1991; J. Sheinbaum, com. pers.). La literatura de la circulación del CM es escasa. Merino (1986) atribuyó el patrón de circulación superficial - subsuperficial a la influencia permanente de la CY y la geomorfología litoral. Del balance general del flujo neto se diferencia una trayectoria de la corriente hacia el norte-noreste paralela a la costa y una contracorriente en dirección sur pegada a la línea de costa. Asimismo, se genera una interacción entre la corriente cercana a la costa y los bordes o puntas sobresalientes, que ocasionan giros ciclónicos pequeños en áreas muy localizadas (Tulum, Boca de Paila, Bahía de la Ascensión, Punta Herrero, Majahual y Xcalak) como resultado de la acumulación de agua y el gradiente de presión. Cercano a la Isla de Cozumel, se han cuantificado velocidades entre  $150 - 200 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  (Jordán, 1988). En el CM, aparte de la capa de mezcla, ocurren el ASSAN y el ACAN como consecuencia de las variaciones en la profundidad y las características geomorfológicas. Sin embargo, en el cantil pueden ocurrir el AIA y el APNA de acuerdo al diagrama T-S (J. Sheinbaum y A. Monreal, com. pers.).

En el Canal de Yucatán, Ochoa et al. (2001) reconocieron, además del flujo hacia el norte que origina la CY ( $170 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ), un flujo hacia el sur sobre el lado este denominado Contracorriente Cubana, entre los 500 a 1500 m. Sheinbaum et al. (2002) cuantificaron  $23.8\pm 1$  Sv en el Canal de Yucatán. La CY en el sector sur es variable en su intensidad y posición geográfica. En primavera y verano es relativamente rápida ( $3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) y fluye próxima a la costa sobre el talud de la

plataforma yucateca, mientras que en las otras épocas fluye más alejada del talud continental con cambios en su longitud, ancho, grosor y patrón de trayectoria (Escobar et al., 1997). Como resultado del transporte de esta masa se crea una surgencia en primavera en la plataforma oriental de la Península de Yucatán (Ruiz, 1979). Factores diferentes se atribuyen a su formación: fricción del fondo entre la CY y el talud continental (Cochrane, 1968), la acción conjunta de la CY y la contracorriente subsuperficial (García, 1990) y a la fricción del fondo y mecanismos topográficos diferentes del rotacional del viento (Merino, 1997).

En el GM se ha comprobado una capa mezclada, la termoclina y una capa profunda. Su variación se atribuye a la estacionalidad climática, los afluentes epicontinentales y el giro anticiclónico (Escobar & Soto, 1997). Los procesos de mezcla convectiva, los frentes fríos y la corriente de deriva constituyen los eventos más importantes en la formación de las masas de agua en el estrato de los 250 m (Elliot, 1982). El Agua Subtropical Subsoperficial del Caribe (AstSsC; 36.60 ups; 22.5 °C) entra al golfo por el Canal de Yucatán para formar la CL, de la cual se desprende un giro anticiclónico (Monreal-Gómez & Salas de León, 1997). En la periferia del giro existe una salinidad de 36.40 y temperatura de 22 °C, valores característicos del Agua Subtropical Subsoperficial del Golfo de México (ASTSsGM). La formación del Agua Común del Golfo de México (ACGM; 36.00-36.40 ups y 22.5 °C) se atribuye al proceso de mezcla y dilución y a la colisión que sufre el giro anticiclónico con el talud y la plataforma continental en el oeste (Vidal et al., 1992). Entre los 500 m y 1,500 m de profundidad se localiza en la capa intermedia un remanente del Agua Intermedia Antártica (AIA) con salinidad ~ 34.88 (Monreal-Gómez & Salas de León, 1997) y temperatura de 6.2 °C (Nowlin, 1971) y a profundidad mayor ocurre el Agua Profunda del Atlántico Norte (APNA), con salinidad ~34.97 (Vidal et al., 1994) y ~4.4 °C (Monreal-Gómez & Salas de León, 1997).

La circulación superficial se caracteriza por la CL, el giro anticiclónico, la circulación ciclónica, una corriente intensa de frontera oeste ( $\sim 28 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) paralela a la costa oeste; los frentes oceánicos ubicados en las vecindades de la CL y los meandros de la CL (Monreal-Gómez & Salas de León, 1997). En el oeste del GM, Merrell & Morrison (1981) cuantificaron pares de giros ciclón-anticiclón y Vidal et al (1994) una triada ciclón- anticiclón- ciclón. La intrusión de la CL ocurre en cualquier estación con períodos de 6 hasta 17 meses (Molinari, 1980). Su flujo varía de 30 Sv (Morrison & Nowlin, 1977) hasta 24 Sv (Sheinbaum et al. 2002), sus velocidades superficiales son de  $80 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  (Coats, 1992) hasta  $177 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  (Darnell & Defenbaugh, 1990). El giro anticiclónico se propaga hacia el oeste con velocidades de  $2\text{-}5 \text{ km}\cdot\text{d}^{-1}$  (Coats, 1992) y 9-12 meses de residencia (Monreal-Gómez & Salas de León, 1997). El hundimiento y ascenso de la masa de agua como resultado de los *eddies*, constituyen un mecanismo importante en la productividad primaria y secundaria afectando profundidades  $>3,000 \text{ m}$  (Vidal et al., 1990). Asimismo, los giros anticiclónicos, al colisionar con el talud continental, generan corrientes de chorro intensas ( $32 \text{ a } 85 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) hacia el norte. En la unión anticiclón-ciclónicos se forman corrientes de chorro con dirección sur, produciendo un desplazamiento de volúmenes grandes de agua desde la plataforma continental hacia el mar profundo (Vidal et al., 1994). En invierno, Kirwan et al. (1996) diferenciaron una corriente costera en la plataforma continental de Texas-

Louisiana hacia el estado de Tamaulipas asociada a los vientos imperantes. En el talud continental del noroeste del golfo se han observado corrientes en dirección hacia el este (Monreal-Gómez & Salas de León, 1997).

La hidrodinámica del estrato profundo ha sido analizada durante las últimas décadas: Pequegnat (1972) cuantificó velocidades entre  $6\text{-}19\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , Hoffman y Worley (1986) propusieron una circulación profunda inversa con velocidades  $>10\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , Hamilton (1990) asoció los giros ciclónicos profundos con ondas topográficas de Rossby y Sturges et al. (1993) a los giros que se desprenden de la CL. Con base en un análisis numérico, Welsh e Inoue (2000) simularon la relación entre el giro anticiclónico superficial-subsuperficial con la formación del par anticiclón-ciclón en el fondo. El eje del par profundo migra hacia el oeste y cambia la circulación de anticiclónica a ciclónica. Este par, formado debajo del anillo anticiclónico, refleja la batimetría del fondo. Así, cuando el anillo anticiclónico migra arriba del pasaje en la isobata de 3,000 m, el par ciclónico-anticiclónico profundo se constriñe en la dirección norte-sur como si fuera empujado a través de dicho pasaje. Una vez dentro de la cuenca central, el giro ciclónico-anticiclónico profundo se reforma con el fortalecimiento del ciclónico con respecto al anticiclónico, dominando el primero la circulación profunda en la cuenca oeste (Welsh & Inoue, 2000). El giro ciclónico profundo comienza a ser atrapado por la batimetría de fondo debajo de los 3,300 m, formando una corriente de chorro hacia el sur a lo largo del talud sur de Texas-México y se disipa (Welsh & Inoue, 2000). Los giros ciclónicos en la isobata de los 2,550 m incluyen: un tamaño promedio de 270 km, una velocidad de migración promedio de  $3.69\text{ km}\cdot\text{d}^{-1}$  y  $4.28\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , 225 días en promedio para alcanzar el talud superior del oeste del GM y 307 días de duración. Entre los 1,650 y 2,250 m de profundidad las velocidades de estos giros profundos pueden variar entre los 10 a  $21\text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , con los máximos en los Escarpes de Campeche y Sigsbee derivado de la fricción de fondo (Welsh & Inoue, 2000).

### **Ambientes extremos**

En el Océano mundial existen fronteras diferentes con un intercambio de materia y energía. Un caso particular sucede entre la capa de agua suprayacente al piso marino y la corteza oceánica en donde por procesos convectivos, ocurre un transporte de calor en zonas particulares. A través de estas zonas asciende el fluido caliente con elementos químicos previamente disueltos (Prol-Ledesma, 1999). El agua de estos fluidos generalmente se origina en la superficie de la tierra, con una intrusión a profundidades donde se calienta por contacto magmático (Leet & Judson, 1982). Con base en las condiciones térmicas y químicas excesivas en estos ecosistemas se les atribuye el término de ambientes extremos (Van Dover, 2000). Las ventilas hidrotermales (VHT) y los manantiales fríos (MF) constituyen algunos ejemplos. El intervalo de profundidad donde se han detectado estos ambientes varía de  $\sim 10\text{ m}$  cerca de la costa (Núñez-Cornú et al., 2000) hasta las zonas abisales con profundidades mayores de los 2,000 m (Aguayo & Trápaga, 1999).

Geoquímicamente existen diferencias entre estos ecosistemas (p.e. las ventilas se asocian con sustratos basálticos vs los manantiales en ambientes sedimentarios con mayor acumulación detrítica) (Van Dover, 2000); sin embargo,

ecológica y evolutivamente resultaría inadecuado separarlas por las similitudes y el origen de algunos invertebrados (Van Dover et al., 2002). Se han postulado, con base en análisis moleculares, biogeográficos y filogenéticos, posibles convergencias y divergencias evolutivas, así como eventos de especiación alopátrida y simpátrida. La colonización de las especies en este ecosistema se atribuye a mecanismos diferentes: circulación oceánica profunda, inmigración de organismos del mar profundo contiguo, una diversificación de especies de aguas someras y a la tectónica de placas (Hessler & Kaharl, 1995; Tunnicliffe & Fowler, 1996; McArthur & Tunnicliffe, 1998; Van Dover et al., 2002). La distribución de las VHT incluye los Océanos Atlántico, Pacífico e Índico, ubicadas en los centros de dispersión, las zonas de subducción y fracturas y los centros de dispersión asociados con procesos de subducción en trincheras profundas (*back-arc basins*) (Gage & Tyler, 1991). La complejidad y heterogeneidad de las VHT ha sido documentada en varias partes del piso oceánico. En el Océano Índico manifiestan de 5 a 20 m de alto y 2 m de diámetro en promedio, sus emanaciones son intensas en múltiples orificios. El diámetro de estos orificios varía de 2 a 20 cm (Van Dover et al., 2001). El área donde se acumulan las VHT puede variar desde 4 hasta 770 m<sup>2</sup> (Hessler & Kaharl, 1995).

La Geoquímica y Ecología en las ventilas se relaciona con aspectos diversos: la circulación hidrotermal, la profundidad de intrusión del flujo, la temperatura, la alteración química, las comunidades que habitan, la relación entre sus integrantes y la transferencia energética, entre otros. La circulación hidrotermal puede sintetizarse en tres aspectos: una recarga, una reacción de alta temperatura y una salida del flujo (Alt, 1995). Inicialmente en la zona de dispersión de la corteza oceánica ocurre actividad magmática en forma de extrusiones e intrusiones de material ígneo que calientan el fondo marino (Prol-Ledesma, 1999). El agua de mar que penetra por la corteza oceánica joven se calienta e interacciona con magma (Hessler & Kaharl, 1995) y basalto (Libes, 1991). Una vez alterada la composición química del agua, asciende a través de los sedimentos no-consolidados en forma de manantiales termales con temperaturas de más de 300 °C (Haymon et al., 1993). Al enfriarse el agua termal con el agua de fondo oceánico ocurre una precipitación de las sales minerales disueltas con la formación de las chimeneas (Prol-Ledesma, 1999). Se han postulado estadios secuenciales en la formación de los montículos y sus minerales en las VHT, caracterizadas en las fases tempranas como depósitos de carbonatos, sulfuros y fosfatos (Núñez-Cornú et al., 2000).

Fundamentado en la profundidad de intrusión del flujo de agua superficial, la temperatura en la que ocurre la alteración química y los compuestos que emanan y precipitan del flujo hidrotermal, las VHT se pueden agrupar en fumarolas negras y fumarolas difusas o blancas (Libes, 1991). Las fumarolas negras son el resultado de reacciones en temperaturas altas (> 400 °C) y profundidades entre 1 a 3 km; en comparación con las reacciones en temperaturas menores (20 a 100 °C) y profundidades someras (10 a 200 m) y un déficit de Mn<sup>+</sup> y S<sup>-</sup>, características de las fumarolas blancas. La geoquímica hidrotermal es compleja y conlleva múltiples reacciones (Libes, 1991; Alt, 1995; Hannington et al., 1995). El agua de mar al percolar por el piso marino lleva consigo elementos disueltos (p.e. Mg<sup>2+</sup>, K<sup>+</sup>, SO<sup>2-</sup><sub>4</sub>, HCO<sup>-</sup><sub>3</sub>, Fe<sup>2+</sup>, Cl<sup>-</sup>, Mn<sup>2+</sup>) e inicia precipitaciones de

$\text{CaSO}_4$ . Al descender a profundidades mayores el agua marina reacciona con roca basáltica caliente para producir precipitados minerales, p.e. cuarzo ( $\text{SiO}_2$ ), pirita ( $\text{FeS}_2$ ), magnetita ( $\text{Fe}_3\text{O}_4$ ) y serpentinites ( $\text{Mg}(\text{OH})\text{SiO}_3$ ). Posterior a múltiples reacciones con el magma y el basalto, el agua marina químicamente alterada, asciende hacia el piso oceánico como un flujo caliente, ácido y rico en metales. Este fluido lleva en solución  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}^+$ ,  $\text{SiO}_2$ ,  $\text{Fe}^+$ ,  $\text{Mn}^+$ ,  $\text{Cu}^{2+}$ ,  $\text{Zn}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Ba}^{2+}$ . Al encontrarse este fluido con el agua fría suprayacente al piso marino, ocurre una precipitación de sulfuros metálicos. Algunos precipitan en las chimeneas, p.e.  $\text{FeS}_2$ ,  $\text{CuS}$ ,  $\text{ZnS}$ ,  $\text{CuFeS}_2$ ; otros escapan hacia el mar profundo como humo negro, p.e.  $\text{FeS}$  (pirrotita) y  $\text{Mn}^{2+}$  los cuales son eventualmente depositados en los sedimentos con óxidos metálicos (metalíferos), p.e.  $\text{FeO}(\text{OH})\text{MnO}_2$ . Finalmente la formación de anhidrita ( $\text{CaSO}_4$ ) y barita ( $\text{BaSO}_4$ ), que forman las paredes de la chimeneas, obedece al  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{Ba}^{2+}$  del flujo hidrotermal que reaccionan con el  $\text{SO}_4^{2-}$  del agua suprayacente.

Alteraciones químicas diversas se han documentado en los ambientes extremos de México. En chimeneas hidrotermales en la Cuenca de Guaymas hay expulsión de sulfuros polimetálicos con temperaturas mayores de 350 °C. Los metales en las chimeneas y sedimentos asociados son: hierro (4.76%), aluminio (4.03%), manganeso (0.08%), cobre (86 ppm), níquel (92 ppm) y cobalto (12 ppm), además de los elementos zinc, plata, plomo, bario y sílice con concentraciones traza (Aguayo & Trápaga, 1999). La materia orgánica en estos sedimentos varía de 1.29% a 3.53%. Al estar en contacto con soluciones de temperatura alta se transforma en hidrocarburos gaseosos y líquidos del tipo del petróleo: etano, propano, isobutano y butano (Aguayo & Trápaga, 1999). En el sistema hidrotermal de Punta Mita, México, Prol-Ledesma et al. (2002) cuantificaron descargas de líquido y gas en temperatura de 85 °C. Reconocieron depósitos de carbonatos (calcita y aragonita), sulfuros (pirita, cinabrio), sulfatos (barita) y fosfatos (apatita), así como nitrógeno, metano y cantidades traza de helio, argón, hidrógeno, bióxido de carbono, ácido sulfhídrico y oxígeno.

Los atributos ecológicos principales de las VHT consideran una densidad y biodiversidad altas (Libes, 1992). La Taxocenosis incluye más de 400 especies (Van Dover et al., 2002) con adaptaciones morfo-fisiológicas y bioquímicas, p.e. ausencia de tracto digestivo en vestimentíferos (Meglisch & Schram, 1991) o la simbiosis obligada entre bacterias autotróficas y fauna. Los poganóforos, los poliquetos, los aplacóforos, los gasterópodos, los bivalvos, los copépodos, los decápodos y los peces constituyen los grupos dominantes en las VHT (Hessler & Kaharl, 1995). Las familias Pardaliscidae (Sheader et al., 2000), Lysianassidae (Barnard & Ingram, 1990), Amphilochidae, Eusiridae y Stegochepalidae (Bellan-Santini & Thurston, 1996) constituyen los anfípodos pelágicos asociados a las VHT. Las comunidades que co-ocurren exhiben un endemismo alto, una distribución agregada y una simbiosis obligada entre bacterias e invertebrados. Son efímeras y están adaptadas a las condiciones reductoras con cantidades de sulfuros altas (Van Dover et al., 2001).

Con base en la morfometría, la influencia de los compuestos químicos y la composición comunitaria, Hessler & Kaharl (1995) diferenciaron tres zonas en el área de VHT: a) la abertura de las ventilas, b) el sector cerca de las aberturas y c) la periferia. La mayoría de los organismos que dependen estrictamente de la

quimiosíntesis ocurren en las aberturas, p.e. pogonóforos, mejillones, gastrópodos. En la segunda dominan los filtradores – sésiles que se alimentan de materia orgánica particulada en suspensión, p.e. poliquetos serpúlidos, anémonas, bivalvos; y en la tercera zona, organismos periféricos y ocasionales, p.e. enteropneustos, peces y cangrejo araña, que esporádicamente incursionan en las ventilas. En la VHT de Edmond (Océano Índico) Van Dover et al. (2001) examinaron la zonación y el reemplazo de especies de invertebrados, con una dominancia de camarones en la cercanía a las bocas de las ventilas y un incremento en la densidad de anémonas en el área periférica.

La transferencia de energía en la cadena alimenticia se sustenta en productores primarios no-fotosintéticos (bacterias autotróficas) (Libes, 1992), por lo que la quimiosíntesis constituye el soporte (Sheader et al. 2000). La cadena alimenticia es corta y eficiente (Tunncliffe, 1991). Las bacterias sulfatoreductoras ocurren como endosimbióticas (tracto digestivo) o ectosimbióticas (filamentos branquiales) de los consumidores primarios (Weber & Jorgensen, 2002), p.e. pogonóforos y bivalvos. Los mejillones y lapas representan los consumidores de primer orden con hábitos filtradores de material en suspensión y ramoneadores. Los consumidores de segundo orden incluyen los carnívoros y carroñeros (Hessler & Kaharl, 1995), p.e. cangrejos, peces, camarones y anfípodos. El parasitismo en los consumidores de primer orden ha sido documentado en estos ecosistemas extremos. Powell et al. (1999) determinaron la presencia de rickettsias, clamidias y trematodos en los filamentos branquiales de mejillones. La obtención energética por parte de las bacterias simbióticas se fundamenta en la fijación de carbono a partir de la oxidación de  $H_2S$  derivado de la alteración química hidrotermal. El agente oxidante ( $O_2$ ) es transportado por la circulación tomohalina. Su ecuación se sintetiza como:



Los MF se ubican a lo largo de la plataforma continental, el talud continental y en las trincheras con sedimentos acumulados (Van Dover et al., 2002). Estos manantiales se caracterizan por un flujo de fluidos a través de los sedimentos, una filtración de hidrocarburos alta, temperaturas bajas (Roberts & Aarón, 1994), formas diferentes de hidrocarburos sobre el piso marino, p.e. petróleo crudo, gas metano, hidratos de gas y una biota quimiosintética abundante y diversa (Aharon, 1994). Ocurren en profundidades batiales con temperaturas entre 6 a 9 °C (Aharon & Fu, 2000) y abisales (Nelson & Fisher, 2000).

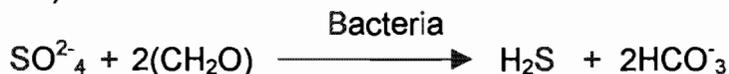
La Taxocenosis en las MF incluye más de 200 especies (Van Dover et al., 2002) entre metazoarios y organismos unicelulares. La biota se encuentra dominada por mejillones, almejas vesicomides y gusanos vestimentilíferos (Gage & Tyler, 1991). Otros grupos con densidad menor son las esponjas, los briozoarios, los gorgonáceos, los cangrejos, las anémonas, los holoturoideos, los asteroideos, los ofiuroideos, los peces y los anfípodos de las familias Eusiridae, Leucothoidae, Lysianassidae y Phoxocephalidae (Bellan-Santini, 1997). En la estructura comunitaria se distinguen las bacterias que explotan una variedad amplia de recursos de carbono y utilizan un espectro diverso de compuestos donadores – aceptores de electrones. Éstas se han adaptado a condiciones

extremas, como simbioses en invertebrados, asociadas a los espacios intersticiales y en la superficie de rocas. De las bacterias sulfato-reductoras se distingue el género *Beggiatoa* (Weber & Jorgensen, 2002). Estudios recientes han documentado que *Thioploca*, *Thiomargarita* y la propia *Beggiatoa* pueden almacenar concentraciones altas de nitratos y destinarlas como aceptores de electrones y reducirlas a  $\text{NH}_4^+$  (Schulz et al., 1999; Boetius et al., 2000). *Desulfovibrio*, *Clostridium*, *Thiobacillus*, *Thiomicrospira*, *Ferrobacillus*, constituyen algunos géneros de bacterias intermedias en el ciclo del azufre en estos sistemas extremos (Jannasch, 1995).

Relaciones diferentes ocurren entre la biota y los fluidos descargados de los manantiales. Olu et al. (1996) diferenciaron una distribución espacial en las comunidades asociadas a los MF en el sur de Barbados entre los 1,000 a 2,000 m de profundidad. Las características sedimentarias, los compuestos químicos y la variación en las expulsiones de los fluidos representaron los parámetros determinantes en la distribución de los gasterópodos, camarones, poliquetos serpúlidos y las esponjas. Los gusanos celomados *Escarpia* sp. y *Lamellibranchia* sp. no presentan boca y tracto digestivo en estado adulto (Brusca & Brusca, 1990). La simbiosis con bacterias quimiosintéticas ocurre en el troposoma (órgano lobulado). Las bacterias quimiosintéticas adquieren carbono inorgánico, oxígeno y compuestos sulfurosos de la sangre del hospedero (Fisher, 1990). A su vez, las bacterias proveen de nutrimentos al hospedero con base en el aporte de bioproductos metabólicos y su transferencia por el troposoma (Meglisch & Schram, 1991). En el caso del mejillón *Bathymodiolus*, las bacterias metanotróficas se implantan en el tejido branquial y los aportes de metano y oxígeno se atribuyen al agua circundante vía el sifón del molusco. Éstos a su vez, adquieren el material orgánico por los metabolitos bacterianos y por materia orgánica particulada en suspensión (Page et al., 1990). Otra relación entre la biota y los fluidos emanados de los MF incluye la presencia de hongos comensales (Ascomycetes) en las branquias de *Bathynnerita naticoidea* (Gastropoda). La presencia de este hongo filamentoso se postula como un mecanismo para desintoxicar de hidrocarburos y compuestos sulfurosos los tejidos del molusco (Zande, 1999).

Existe un acoplamiento entre el agua de mar suprayacente al fondo marino, los sedimentos y las bacterias quimiosintéticas. Los sedimentos en los MF son ricos en hidrocarburos y proporcionan los compuestos para las bacterias quimiosintéticas (MacAvoy et al., 2002). En estos sedimentos, existen tres recursos principales de carbono orgánico: la circulación hidrotermal (petróleo, metano), la biomasa de organismos libres y simbioses (Weber & Jorgensen, 2002) y el fitoplancton exportado de la zona eufótica (de la Lanza-Espino & Soto, 1999). Simultáneamente, los sedimentos liberan metano ( $\text{CH}_4$ ), ácido sulfhídrico ( $\text{H}_2\text{S}$ ), tiosulfatos ( $\text{S}_2\text{O}_3$ ) y amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) a la columna de agua (Julian et al., 1999). El aporte de  $\text{CH}_4$  se asocia con la filtración de petróleo (Zengler et al., 1999) y biogénicamente (MacDonald et al., 1990). El  $\text{H}_2\text{S}$  se produce biológicamente en sedimentos bajo condiciones anaeróbicas (Aharon & Fu, 2002) y de reservas de petróleo (MacDonald et al., 1989). El recurso de carbono para las bacterias simbióticas tiotróficas es el carbono inorgánico disuelto intersticialmente (MacAvoy et al., 2002) y para las metanotróficas es el  $\text{CH}_4$  (Conway et al., 1994).

El sulfato disuelto en agua profunda es abundante ( $\sim 28 \mu\text{ML}^{-1}$ ) (Aharon & Fu, 2000) y representa el recurso básico para la reducción microbiana de sulfatos en la diagénesis temprana (Goldhaber & Kaplan, 1974). Esta reducción se ha documentado en ambientes sedimentarios marinos, p.e. la plataforma continental (Jorgensen, 1982), deltas (Lin & Morse, 1991) y sedimentos hidrotermales (Jorgensen et al., 1992).



El carbón orgánico (de origen terrestre o marino) sirve como el donador de electrones y el sustrato metabólico para la respiración anaeróbica de sulfatos (Aharon & Fu, 2000). El sulfuro de hidrógeno ( $\text{H}_2\text{S}$ ) derivado de la reducción de sulfato microbiano ocurre en manantiales fríos en márgenes continentales activos (Masuzawa et al., 1992) y pasivos (Dando et al., 1991), donde el aporte del carbono reducido incluye el metano e hidrocarburos alifáticos (Aharon, 2000).



El  $\text{H}_2\text{S}$  producido por las comunidades bacterianas no-simbióticas en los sedimentos, funciona como nutrimento para la bacterias quimiosintéticas simbióticas al proporcionarles energía de la oxidación del sulfuro de hidrógeno (Cavanaugh et al., 1981). Esta última asociación béntica ocurre en la interfase entre los sedimentos anóxicos subyacentes y el agua de fondo suprayacente rica en oxígeno (Aharon & Fu, 2000).

### Comunidades bentónicas

La comunidad biológica puede definirse como las asociaciones de especies que interactúan entre sí en el tiempo y en el espacio, susceptibles a las variaciones de los parámetros ambientales en cada hábitat. Este sistema puede analizarse en su forma y su función (Brower et al., 1998). Algunas comunidades marinas pueden estar bien definidas; sin embargo, en otras resulta imperceptible. Así, el concepto y la delimitación de una comunidad *sensu stricto* resulta inadecuado en ocasiones, por la continuidad de especies (Pianka, 1994). Como alternativa se ha propuesto que el análisis comunitario se realice por hábitat, grupos taxonómicos o por gremios (Begon et al., 1988). La distribución de los grupos comunitarios bénticos ocurre generalmente en parches, atribuida al tipo y la tasa de sedimentación, la productividad primaria, el aporte y la disponibilidad de alimento, la distancia de la costa, los patrones hidrodinámicos, las perturbaciones y estabilidad ambiental, la geomorfología, la complejidad-heterogeneidad ambiental y los atributos bioecológicos (Lalli & Parsons, 1997; Gage et al., 2002).

El ambiente béntico se ubica en el fondo marino desde la zona supralitoral hasta la hadal. Éste incluye, con base en el criterio geomorfológico y batimétrico: la playa (Carranza-Edwards & Caso-Chávez, 1998), la plataforma continental, el reborde continental (Lecuanda & Ramos-López, 1998), el talud continental, la elevación continental, la planicie abisal y las trincheras (Shepard, 1973). La zona somera incluye el litoral y la plataforma continental (Kennet, 1982) y la zona

profunda (> 200 m) los caracteres geomorfológicos restantes (Escobar-Briones & Soto, 1993). Las comunidades en aguas someras pueden estar asociadas a un sustrato biótico o estructuradas biogénicamente, p.e. los arrecifes de coral, las praderas marinas o los fondos "vivos" (áreas pobladas densamente con epifauna sésil) (Phillips et al., 1990) y aquellas comunidades asociadas con un sustrato abiótico (fondos suaves o sustratos consolidados) (Lalli & Parsons, 1997).

La comunidad béntica en el sistema lagunar-estuarino está influenciada por la salinidad, el tipo de sedimento (Flint & Kalke, 1985), la concentración de oxígeno disuelto (Dauer et al., 1992), la contaminación en los sedimentos (Gaston & Young, 1992) y la disponibilidad del alimento. Gastón et al. (1995) diferenciaron en estuarios del norte del GM la dominancia del grupo detritívoro sobre los carnívoros y omnívoros. La relación entre la estructura comunitaria béntica y la heterogeneidad-complejidad en ecosistemas costeros es multifactorial. La depredación constituye un regulador de la estructura en la epifauna en praderas marinas (Corona et al., 2000); la selección activa de microhábitat por parte de la epifauna móvil, representa un factor en la dominancia de las especies (Edgar & Robertson, 1992); la arquitectura de las macrofitas proporciona una cantidad mayor de espacios disponibles (Knowles & Bell, 1998).

Mecanismos diferentes intervienen en el establecimiento, el mantenimiento y la estructura de las comunidades asociadas a las costas (Petersen, 1991). La diversidad en las comunidades en acantilados están relacionadas a las perturbaciones mecánicas que inciden en la competencia por el espacio, los refugios contra el estrés ambiental y el reclutamiento (Parsons et al., 1995). En estas regiones ocurren comunidades con adaptaciones de fijación, una proporción alta de epiflora y epifauna sésil y una eficiencia de forrajeo alta (Lali & Parson, 1997). En costas con sustratos no consolidados, la estructura comunitaria béntica presenta una variación estacional diferencial (Posey et al., 1998). La habilidad de la organismos para desplazarse y refugiarse (McLachlan & Jaramillo, 1995), la depredación y la competencia por alimento (Ambrose, 1991) constituyen algunos mecanismos que regulan dicha comunidad. Shelton y Robertson (1981) diferenciaron un gradiente en la composición, la dominancia y el reemplazo entre crustáceos en nueve playas del GM atribuido a la marea, la granulometría, la disponibilidad de alimento y a las adaptaciones de los organismos.

En la plataforma continental con predominio de fondos suaves, la composición y la estructura comunitaria varía con base en factores diferentes. Generalmente se presenta una dominancia de crustáceos, anélidos poliquetos, moluscos y nemátodos en la macrofauna endobéntica (Lali & Parson, 1997). Hyland et al. (1991) diferenciaron un decremento en la abundancia y diversidad con el incremento en la profundidad hacia la plataforma externa. En la Sonda de Campeche, Navarrete (1993) asumió que el tipo de sedimento y el recurso alimenticio son los factores determinantes en la distribución y la diversidad de nemátodos. En el suroeste de la Florida, la estructura comunitaria estuvo determinada por la profundidad, la temperatura y la concentración de nutrientes (Phillips et al., 1990). La disminución del oxígeno disuelto en los sedimentos del norte del Golfo de México ocasiona una diversidad menor, y una dominancia de pocas especies (Rabalais, 2001). La depredación (nemátodos y poliquetos) en

fondos suaves de la plataforma continental constituye un factor regulador de la densidad, distribución y diversidad de la endofauna (Ambrose, 1991).

El mar profundo constituye un espacio amplio con alrededor del 75 % del océano mundial (Escobar-Briones & Soto, 1993), donde ocurren un número extenso de vida. La distribución en el gradiente batimétrico manifiesta cambios en la abundancia relativa, la composición, la dominancia y la diversidad específica del zoobentos. Entre la fauna béntica más frecuente podemos citar a los peracáridos, nemátodos, poliquetos, moluscos y equinodermos, así como aquéllos de menor frecuencia como las esponjas, cnidarios, pogoñóforos, equiridos y sipuncúlidos (Lalli & Parsons, 1997). Algunos integrantes de la fauna béntica profunda son cosmopolitas, otros restringen su distribución latitudinal o batimétrica. Ocurre un endemismo alto, así como especies esteno o euribáticas (McConnaughey, 1978).

El recurso alimenticio representa uno de los factores más importantes en la estructura comunitaria béntica del mar profundo. Se ha documentado la relación entre el alimento en la zona fótica y las comunidades bénticas del mar profundo (Parsons et al., 1995). El origen de este recurso se atribuye al fito y zooplancton en las capas superficiales, los cadáveres de vertebrados, los peletes fecales, las mudas de crustáceos, el detrito de macrofitas y las migración de la fauna (Lalli & Parsons, 1997). Entre el 1-3 % de la producción orgánica primaria en las capas superficiales alcanza el piso abisal por una variedad amplia de rutas (Gage & Tyler, 1991). Para el GM, Escobar-Briones, (2001) considera tres fuentes principales: los organismos superficiales, la materia orgánica originada en la columna de agua y los aportes de los ríos. La depositación estacional y la resuspensión del material orgánico particulado en el fondo marino es un factor que controla la distribución en parches de las comunidades bénticas (Lampitt, 1985). En el talud continental frente a Louisiana, Rosman et al. (1987) atribuyeron la distribución en parches de los bivalvos epibénticos a la disponibilidad espacio-temporal de los nutrientes y a los hábitos alimenticios de las especies.

A pesar del número elevado de especies en el mar profundo, los parámetros comunitarios de la biomasa y la densidad por unidad de área disminuyen exponencialmente con el incremento en la profundidad y la distancia a la costa (Rex, 1983). Ocurre una relación inversa entre la biomasa y la abundancia con respecto a la profundidad, a diferencia de la relación directa entre la diversidad y la profundidad. Por otro lado, la densidad depende de la amplitud de la plataforma continental y la cantidad de la productividad superficial (Rowe, 1971). Pequegnat et al. (1990), en el NE y NW del GM, reconocieron que la densidad de la macrofauna y de la meiofauna decrece con el incremento en la profundidad y por efectos de hidrocarburos. De la plataforma continental hasta la planicie abisal de Sigsbee, Escobar-Briones y Hernández (1999) diferenciaron a los anélidos, nemátodos y artrópodos como grupos dominantes en la macrofauna béntica. Reconocieron una disminución de la densidad y la biomasa con el incremento en la profundidad.

### **Ambientes sedimentarios**

Los ambientes sedimentarios son porciones de la superficie terrestre con una dinámica física, química y biológica. Estos procesos controlan el transporte y el depósito de los sedimentos, las modificaciones químicas que ocurren en el lugar,

así como la biota. Los depósitos sedimentarios son típicos en cada ambiente por lo que pueden ser reconocidos. La morfología, el clima, la biota, la fisiografía y la energía constituyen características de cada ambiente. La clasificación de los ambientes incluye: terrestres (río, lago) de transición (deltas, playas, estuarios, lagunas) marinos (plataforma continental, cañones submarinos, cuenca abisal) y carbonatados (plataforma arrecifal).

El ambiente de depósito lagunar-estuarino es un ecotono costero conectado con el mar de manera permanente o efímera. Estos ambientes constituyen cuerpos de agua someros, semicerrados, de volúmenes variables con base en las condiciones locales climáticas e hidrológicas (Yáñez-Arancibia, 1986). Tienen temperaturas y salinidades variables, fondos predominante lodosos, alta turbidez y características topográficas y de superficie irregulares. La biota de estos ecosistemas costeros es muy diversa con adaptaciones al estrés ambiental y su origen puede ser terrestre, dulceacuícola y marino. En el sistema lagunar de Alvarado, Veracruz, ocurre un aporte considerable de sedimentos terrígenos y materia orgánica vía los ríos Papaloapan, Blanco, Limón y Acula, arroyos, escurrimientos, mangle y praderas marinas. Este aporte es relativamente constante con un incremento en la temporada de lluvias (Winfield, 1999). En términos generales, existen dos características sedimentarias: limo-arcillosos, con un contenido alto de materia orgánica en la mayor parte del sistema y, sedimentos arenosos pobres en materia orgánica en las cercanías a las bocas de comunicación (Raz-Guzmán et al., 1992). Este patrón sedimentario favorece una distribución de los anfípodos bénticos capaces de vivir cercanos a las bocas con sustratos arenosos y limo-arenosos, una alimentación filtradora y hábitos excavadores (*Haustorius*). En los sedimentos limo-arcillosos se asocian anfípodos tubícolas, domiciliarios de troncos y raíces, con alimentación omnívora, detritívora y filtradora, asociados a vegetación sumergida, euri y estenohalinos (*Grandiderella bonnieroides*, *Apocorophium simile*, *A. louisianum*, *Leptocheirus rhizophorae*, *Gammarus mucronatus*) (García-Montes, 1989; Winfield et al., 2001). Como respuesta a la variación fisicoquímica en estos ambientes de depósito, los anfípodos han generado adaptaciones importantes en su historia de vida. Los anfípodos bénticos presentan un ciclo reproductivo bivoltino (Dauvin, 1988), no obstante que el univoltino y multivoltino han sido documentados (Wildish & Peer, 1981). La actividad sexual y el reclutamiento de *Echinogammarus marinus* ocurre de manera continua durante todo el año (Maranhao et al., 2001). Pardal et al. (2000) corroboraron para *Amphitoe valida* un incremento en la maduración de las hembras y un menor tamaño, una mayor longevidad de los machos y una estrategia iterópura.

Las bocas de comunicación constituyen ambientes sedimentarios de transición entre el ecosistema lagunar-estuarino y el marino (Yáñez-Arancibia, 1986), en donde la importación y exportación de material no-consolidado se establece como una función de la variación espacio-temporal ambiental. Su importancia biológica se fundamenta en la migración y distribución de los organismos entre ambos ecosistemas. En tres bocas de comunicación del sureste del Golfo de México, Cházaro et al. (2002) reportaron anfípodos bénticos en sedimentos arenosos y areno-limosos (*Acanthohaustorius* sp.). Algunas especies de esta carcinofauna realizan migraciones verticales en la columna de agua con

base en alimentación y reproducción en la noche (*Hartmanodes nyei*, *Metharpinia floridana*, *Ampelisca schellebergi*).

La playa arenosa representa un ambiente de depósito sedimentario con una energía alta derivada de la radiación solar, la temperatura, la marea, el oleaje, el tipo de sedimento y los patrones de circulación (Carranza-Edwards & Caso-Chávez, 1994). La geomorfología, la disponibilidad de alimento y las perturbaciones atmosféricas representan características importantes en estos ambientes (McLachlan & Jaramillo, 1995). Existen sustratos no consolidados constituidos por arenas finas y gruesas de origen biótico y terrígeno, fundamentalmente (Posey et al., 1998). La superfamilia Talitroidea ha incursionado y dominado el ambiente de playa con una distribución amplia (Lindeman, 1991). En hábitat con dunas consolidadas y vegetación terrestre circundante ocurren anfípodos capaces de saltar y desplazarse sobre el sustrato (Bousfield, 1984). Se desarrolla el intercambio gaseoso tegumentario en las intersecciones de los somitas (Lindeman, 1991), la cutícula se robustece para impedir la pérdida de agua (Bellan-Santini, 1999) y se establece el ramoneo como modo de alimentación imperante (Bousfield, 1982), p.e. *Platorchestia* y *Megalorchestia*. En *Orchestia* sp. ocurre una disminución en el número de crías y el número de eventos reproductivos, como un mecanismo contra la desecación estacional (Wildish, 1979). *Arcitalitrus dorrieni* exhibe un ciclo reproductivo univoltino anual (O'Hanlon & Bolger, 1997).

Dexter (1976) diferenció un gradiente en la composición, la dominancia y el reemplazo de crustáceos en nueve playas del Golfo de México. En la marca de marea alta dominó el anfípodo *Orchestoidea* sp., con base en el sedimento y el recurso alimenticio. Shelton & Robertson (1981) diferenciaron en dos playas de Texas a *Talorchestia barbarae* y *Lepidactylus* sp., como dominantes en el nivel de marea alta y a *Haustorius* sp. en el nivel de marea intermedia. Así, existe una dominancia de anfípodos en los niveles superior y medio de la playa con el reemplazo de isópodos cirrolánidos hacia zona infralitoral, atribuido al sedimento, al alimento y a las adaptaciones bioecológicas. Las migraciones constituyen eventos importantes en los anfípodos que ocurren en las playas. Su dinámica se encuentra sujeta a mecanismos internos (órganos de los sentidos) y externos (parámetros ambientales). Estos eventos se han asociado a factores alimenticios y búsqueda de condiciones ambientales óptimas (Bousfield, 2001). Las migraciones horizontales son una función de las corrientes, el sedimento, la salinidad y la temperatura (Lindstrom & Fortelius, 1992). Se asocian además, con las fases lunares, la presión barométrica, los vientos y la humedad (Jones et al., 1998).

La plataforma continental es un ambiente de depósito con características sedimentarias particulares. Incluye principalmente sustratos no consolidados (limo-arcillosos, arena-limosos) y fondos duros (sustratos carbonatados) con variaciones en su extensión. Se delimita por el reborde continental y la línea de costa (Shepard, 1973). Sus sedimentos son terrígenos fundamentalmente, con un gradiente de tamaños hacia la plataforma exterior. La grava y la arena, se ubican en ambientes de alta energía mecánica, donde por la influencia del viento, la gravedad y la acción de las corrientes y olas puedan ser depositadas formando dunas, bancos, barras, plumas y playas (Weihaupt, 1984); los limos, por su parte, son característicos del talud y la elevación continental, con una incidencia en

cualquier lugar sobre la plataforma donde las condiciones sean de calma relativa, tal que no sean lavados por la acción de las olas y las corrientes. Las arcillas se ubican en la plataforma y el talud continental así como en la planicie abisal. Al igual que los limos, estos sedimentos indican ambientes de baja energía, donde son abundantes y con mayor probabilidad de sedimentarse (Seibold & Berger, 1996).

Los deltas o abanicos costeros son ambientes de depósito efímeros o permanentes ubicados en la plataforma continental. La amplitud y sus características sedimentarias dependen del afluente o sistema lagunar-estuarino, la hidrodinámica y de las variaciones climatológicas. En los abanicos costeros del sector suroccidental del Golfo de México, la familia Ampeliscidae constituyó el grupo dominante en su riqueza de especies con una distribución amplia, una disminución en Corophiidae-Ischyroceridae, Phoxocephalidae y Melitidae (Molina, 1998). La persistencia de fondos lodosos en estos ambientes facilita que las especies con setocinesis desarrollada, hábitos tubícolas y excavadoras, detritófagas, filtradoras y facultativas dominen. En ambientes someros con perturbaciones frecuentes ubicados en latitudes bajas y en aguas cálidas, los anfípodos bénticos presentan historias de vida iteróparas semianuales (Cunha et al., 2000). Sus atributos incluyen un ciclo reproductivo multivoltino, una maduración acelerada, un ciclo de vida corto, un incremento en el ritmo reproductivo y un tipo de selección *r* (Sainte-Marie, 1991).

La variación de las condiciones de energía en los ambientes sedimentarios carbonatados se relaciona con el oleaje, la circulación superficial, las perturbaciones atmosféricas y la geomorfología en cada arrecife coralino. Esta dinámica actúa sobre los sedimentos de origen biogénico, su distribución y su tamaño (Nolasco-Montero & Carranza-Edwards, 1988). Los sedimentos incluyen arenas carbonatadas, constituidas por sedimentos intraclásticos, biogénicos y oolitos. Los anfípodos asociados a este ambiente de depósito incluyen, tal vez, los organismos más exóticos y llamativos. Interacciones amplias ocurren entre los anfípodos, vegetales y otros animales: protección (praderas marinas, macroalgas, esponjas, anémonas, restos de corales y tubos de poliquetos), alimentación (briozoarios, macro y microalgas, tejidos de organismos gelatinosos), transporte (organismos gelatinosos, peces) y comensalismo (esponjas marinas). De las familias que ocurren en estas asociaciones se distinguen: Colomastigidae, Leucothoidae, Corophiidae-Ischyroceridae, Lysianassidae, Stenothoidae, Amphilochidae, Stegocephalidae (LeCroy, 2000). Un caso particular lo constituye la familia Anamixidae al ser comensal en esponjas y ascideas en regiones tropicales y subtropicales. Esta familia requiere la presencia de las esponjas para realizar su ciclo biológico, caracterizado por la presencia de dos estadios de desarrollo disímiles (Thomas, 1997). Los cuidados parentales en los anfípodos representan una estrategia importante en la historia de vida de ciertas especies. Estas conductas han sido documentadas en especies asociadas en ascideas y esponjas (Thomas, 1997). La disponibilidad de espacio y alimento, el tipo de sedimento, la competencia intraespecífica y la depredación, constituyen parámetros que inciden en la duración y el tipo de cuidados parentales (Thiel, 1998, 2000).

En fondos suaves de la plataforma continental pueden presentarse sedimentos terrígenos de tipo arenoso y limo-arenoso cercanos a la costa y una diferenciación de limos y arcillas hacia el reborde-talud continental. Los anfípodos asociados pertenecen fundamentalmente a los órdenes Caprellidea, Ingolfiellidea y Gammaridea. La distribución de éstos se atribuye a la textura de sedimentos, profundidad y temperatura (Valerio-Berardo et al., 2000) y distancia de la costa e hidrocarburos (Pequegnat et al., 1990). La familia Phoxocephalidae se distribuye en la plataforma continental con base en la textura de los sedimentos y los recursos alimenticios: la subfamilia Brolginae ocurre en aguas cercanas a la costa, la s.f. Phoxocephalinae en la plataforma exterior y la s.f. Harpiniinae domina en sedimentos finos en el reborde-talud continental (Jarret & Bousfield, 1994). La disposición de la setocinesis y las modificaciones en las mandíbulas favorecen la distribución de los foxocefálicos. La frecuencia, abundancia y distribución de los anfípodos bénticos en la plataforma continental del Mar Mediterráneo se fundamenta en la granulométrica, el oxígeno intersticial y el alimento. Márquez y Bellan-Santini (1993) diferenciaron al género *Ampelisca* como dominante y asociado a fondos limo-arenosos, el género *Bathyporeia* y *Urothoe* con arena fina-media y a *Westwoodilla* con arena gruesa.

Los anfípodos bénticos en plataforma continental presentan una generación por año generalmente (Sorbe, 1984; San Vicente & Sorbe, 1993). Algunas especies bénticas del ambiente de plataforma manifiestan dos categorías principales con base en los cuidados parentales: cuando los juveniles se refugian en un tubo, excavación o cueva construida por los progenitores y cuando las crías viven expuestas sobre el cuerpo de la hembra o unidos a una estructura epibéntica construida por la hembra. En el primer caso se incluyen las especies *Peramphithoe stypotupetes*, *Corophium volutator*, *Lembos websteri*, *Leptocheiurus pilosus*, *L. pinguis* y *Casco bigelowi*; en el segundo ocurren *Pseudoprotella phasma*, *Caprella scaura typica*, *Caprella monoceros*, *C. decipiens*, *Aeginina longicornis*, *Dulichia rhabdoplastis*, *D. falcata*, *Dyopedos monacanthus* y *Dyopedos porrectus* (Thiel et al., 1997).

El talud continental constituye una superficie de acumulación gruesa de sedimentos, producto del material terrígeno de los continentes y de origen biológico (Kennett, 1982). La tasa de acumulación alta sobre el talud puede ocasionar deslizamientos y hundimientos sedimentarios hacia la elevación continental y la planicie abisal por el efecto de perturbaciones, p.e. gravedad y temblores. Estos deslizamientos superficiales ocurren en las capas arcillosas con un contenido alto de agua, donde posteriormente a sus deformaciones, se puede preservar la estratigrafía o destruirse (Seibold & Berger, 1996). En este proceso de redepositación, los sedimentos pueden estar sujetos a cambios en su estructura, química y proporción de las fracciones sedimentarias. Una cantidad considerable de sedimentos sobre la elevación continental es arrastrada por las corrientes de turbidez ( $\sim 3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ ) para ser redistribuidas posteriormente por efecto de las corrientes de contorno o geostroficadas. Los depósitos de sedimentos producto de las corrientes de turbidez pueden producir abanicos de mar profundo (Shepard, 1973). La mayoría de los sedimentos que ocurren en estos abanicos consisten de turbiditas (Kennett, 1982). La presencia de *tormentas bentónicas* en el talud inferior, la elevación continental y la planicie abisal cercana se atribuye a las

corrientes de contorno y a la vorticidad de los giros en la capas superficial-subsuperficial (Gage & Tyler, 1991). Cuando las corrientes son paralelas al contorno del fondo, los geólogos las asocian como corrientes de contorno, en similitud a las corrientes geostróficas profundas referidas por los oceanógrafos físicos (Shepard, 1973). Durante estos eventos ocurre una redistribución sedimentaria de  $\sim 12 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ , su periodicidad es entre dos y 20 días y, en ocasiones, varias veces al año. Dichas tormentas inician con velocidades promedio  $> 15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  (Gross *et al.*, 1988). Su importancia se atribuye a la distribución de organismos bénticos (Gage & Tyler, 1991).

En el talud continental del Mar Catalán, Cartes & Sorbe (1999) relacionaron la composición y la distribución de los anfípodos bénticos al régimen de flujo y al depósito de materia orgánica entre el cañón submarino y las áreas adyacentes. Las adaptaciones en las estructuras alimenticias (mandíbulas), la setocinesis y los gnatópodos favorecieron los hábitos alimenticios de partículas de materia orgánica depositadas. Así, los cambios en el flujo del cañón actúan en la redistribución de las partículas y la materia orgánica, e incide en las familias Phoxocephalidae, Aoridae, Eusiridae y Lysianassidae. En el mar profundo ocurre un reclutamiento discontinuo en un ciclo anual y la mayor parte de las especies exhiben más de una generación por año (Cartes & Sorbe, 1996). Estas consideraciones predisponen la hipótesis de que el bivoltino, en gran medida, es la estrategia adoptada principalmente en el mar profundo, sin descartar el multivoltino en un número menor de especies. Esta tendencia no solamente se asocia al incremento en la profundidad, sino también a la disponibilidad de alimento, espacio, intensidad de competencia y depredación (Cartes *et al.* 2001).

### **Anfípodos Toxicidad**

En el ambiente marino se han utilizado ampliamente los bioindicadores en estudios de contaminación ambiental (McGeoch, 1998). La bioindicación es una disciplina de la biología conservacionista para optimizar el manejo de las relaciones ecológicas (Caughley & Gunn, 1996). Hellawell (1986) precisa a un bioindicador como una especie que define la concentración y los límites de tolerancia de un parámetro ambiental; Boudreau (2000) lo refiere como una muestra representativa que provee información rápida, pero confiable, de un ecosistema; EPA (2002) lo establece como cualquier grupo o tipo de recurso biológico utilizado para evaluar las condiciones ambientales. La bioindicación y la variedad de términos empleados se sintetizan en tres categorías (McGeoch, 1998): indicadores ambientales (IA), ecológicos (IE) y de biodiversidad (IB).

Un IA es una especie o grupo de especies que responden previsiblemente, son observables y cuantificables a perturbaciones ambientales (Paoletti & Bressan, 1996).

- *Centinelas*; son organismos sensitivos e introducidos al ambiente, p.e. como mecanismo de prevención temprana o para delimitar el efecto de un agente.
- *Detectores*; especies que ocurren naturalmente en el área, muestran una respuesta cuantificable a cambios ambientales, p.e. conducta, mortalidad y clases de edad.

- *Explotadores*; su presencia indica la probabilidad de contaminación-perturbación.
- *Acumuladores*; organismos que acumulan químicos en cantidades cuantificables.
- *Organismo bioensayo*; organismos seleccionados y usados en laboratorio para detectar la presencia, concentración e intervalo de toxicidad del contaminante.

Los IE son taxones usados para demostrar los efectos de cambios ambientales (p.e. alteración y fragmentación del hábitat) sobre ecosistemas e identifican los factores de estrés que actúan, al menos, en una muestra (McGeoch, 1998). Los IB son un grupo de organismos dentro de una categoría taxonómica o un gremio cuyas propiedades comunitarias sean comparadas con otros grupos equivalentes en hábitat semejantes no perturbados (Gaston, 1996). Con base en las tres categorías, un bioindicador se define como una especie, una asociación o gremio que refleje el estado biótico y abiótico de un ambiente, representando el impacto de los cambios sobre el hábitat, comunidad o ecosistema y que indique los factores que inciden en la diversidad de al menos una muestra (McGeoch, 1998). Operativamente, se puede aplicar cuando las especies sobreviven en un ambiente contaminado pero presentan una alteración fisiológica que modifica su crecimiento, reproducción o comportamiento (Mason, 1991). Las especies que acumulan contaminantes en sus músculos y que pueden ser analizadas para monitorear la biodisponibilidad del contaminante se reconocen con biomonitores (Hellawell, 1986).

La bioconcentración incluye la acumulación de un químico directamente del agua a una concentración mayor en un organismo acuático. Ésta resulta de procesos simultáneos de captación y depuración con el establecimiento de un equilibrio dinámico (Ramamoorthy & Baddaloo, 1995). Hoffman et al. (1995) la definen como la acumulación de químicos transportados en agua por animales acuáticos a través de rutas no dietéticas. Así, la bioconcentración puede ser considerada como el resultado de la tasa competitiva entre la captación química y su eliminación. Los organismos tienden a concentrar contaminantes en sus tejidos en proporciones mayores que las detectadas en el ambiente por un proceso denominado bioacumulación. Este enriquecimiento, no necesariamente perjudicial (Ramamoorthy & Baddaloo, 1995), puede ser causado por una absorción pasiva (respiración) o una captación activa (alimento) como resultado de la no-excreción (Libes, 1991). El incremento es variable y depende de: la naturaleza química del contaminante, el tipo de organismo, su estado fisiológico, la temperatura y salinidad del agua (Mason, 1991). Aunque algunos contaminantes son eventualmente excretados o degradados, la tasa de esos procesos tiende a permanecer baja. Por tanto, el consumo de tejidos contaminados causa una contaminación que ingresa en la cadena trófica. Si la bioacumulación ocurre durante cada transferencia a un nivel trófico mayor, la concentración de contaminantes se incrementa. Este proceso se denomina biomagnificación. El efecto de los químicos puede ser evaluada con base en la naturaleza del químico, el período de exposición del receptor y la dosis del químico. La exposición a una concentración alta de un contaminante por un período de tiempo relativamente

corto resultará en efectos notables y experimentados rápidamente. Este tipo de exposición se denomina aguda. Por otro lado, una exposición crónica incluye concentración baja sobre un periodo considerablemente mayor, con la manifestación de los efectos después de un periodo latente largo (Ramamoorthy & Baddaloo, 1995).

Hellawell (1991) diferenció: *reconocimiento*, como observaciones cualitativas o cuantitativas por métodos estandarizados en un periodo de tiempo fijo; *vigilancia*, como un programa extensivo de reconocimientos en series de tiempo para comprobar la variabilidad y el intervalo de estados o valores y, finalmente, el *monitoreo* que incluye una vigilancia intermitente (regular o irregular) realizada para comprobar los límites en conformidad con estándares predeterminados o el grado de desviación de una norma expedida. Los programas de monitoreo se fundamentan en la protección del ambiente y sus recursos. En el ambiente marino son usualmente intensivos en tiempos largos, con el establecimiento de puntos de referencia ambientales a fin de documentar e identificar los cambios espacio-temporales. En estos programas los organismos deben seleccionarse con base en: importancia ecológica y trófica, dominancia numérica, especificidad en su nicho, sensibilidad documentada para contaminantes y tóxicos y capacidad de dispersión y movilidad relativamente baja (Rainbow & Phillips, 1993).

Con base en su importancia ecológica, abundancia numérica y sensibilidad a una variedad de tóxicos y contaminantes, los anfípodos han sido reconocidos ampliamente como bioindicadores (Hart & Fuller, 1979) y como organismos idóneos en pruebas de toxicidad en laboratorio (Hoffman et al., 1995). Los anfípodos presentan desarrollo directo y están asociados fundamentalmente al ámbito béntico, por lo que los efectos de dispersión son mínimos. Exhiben una tasa reproductiva alta, una especificidad de hábitat y requerimientos muy particulares en su nicho, constituyen uno de los componentes bénticos principales en el océano mundial en términos de biomasa y biodiversidad (Thomas, 1993). El uso de los anfípodos como biomonitores es extensa. En el Golfo Pérsico, Alaska y Panamá los anfípodos han sido incorporados a los programas de monitoreo para comprobar el efecto del derrame de petróleo (Thomas, 1993). Bellan-Santini (1999) recomendó al *Orchestia gammarellus* como biomonitor de la biodisponibilidad de zinc y cobre de las aguas británicas. *Rhepoxynius abronius* es usado en California para determinar niveles de toxicidad en sedimentos (Swartz et al., 1985). Las pruebas de toxicidad en sedimentos propuestas por la EPA a lo largo de la costa este de los Estados Unidos usan a *Ampelisca abdita* (EPA, 1990). Esta especie es sensitiva crónica y aguda a los contaminantes en sedimentos (Scott & Redmond, 1989). En California se han diseñado programas con el uso de anfípodos en bioensayos de toxicidad en fondos suaves (O'Day et al. 2000). En aguas antárticas se han empleado como bioindicadores en niveles de toxicidad y bioacumulación de cadmio y cobre (Duquesne et al., 2000). En ríos de Alemania la acidificación ha sido relacionada con *Gammarus* (Meijering, 1991).

Lotufo et al. (2001) evaluaron los efectos en la sobrevivencia, crecimiento, reproducción y muerte celular en *Leptocheirus plumulosus* por la toxicidad de nitroaromáticos. Modificaciones en la vitelogénesis, tamaño corporal, papilas genitales y tamaño y forma de los gnatópodos se producen en *Gammarus pulex*

por la influencia de aguas residuales (Gross et al., 2001). Los tóxicos acuáticos derivados del fenol, inciden en la actividad de las glándulas androgénicas, en el desarrollo de las características sexuales secundarias ocasionando una vulnerabilidad a la depredación (Brown et al., 1999).

Los sedimentos constituyen un componente importante, ecológicamente hablando, de los hábitat acuáticos por sus interconexiones entre la fase acuática y la fase sólida. Asimismo, facilitan alimento, espacio y gases disueltos para innumerables grupos de animales y plantas. Estos sedimentos han sido utilizados durante mucho tiempo para bioensayos con animales estuarinos y marinos (Luoma & Ho, 1993). Los sedimentos acuáticos están formados de coloides y partículas depositadas, por lo que pueden actuar como un sistema de almacenamiento de sustancias desde la columna de agua y de las producidas en ellos. Los contaminantes pueden permanecer durante mucho tiempo, llegando a almacenar concentraciones que exceden las del agua en diferentes órdenes de magnitud (Hoffman et al., 1995). Los sedimentos, al acumular contaminantes, funcionan como fuentes de toxicidad para los sistemas adyacentes. Si las cargas de los contaminantes son lo suficientemente grandes, los sedimentos pueden acumular cantidades excesivas que influyen en el propio ecosistema e inciden en la disminución o extinción de especies (Burton, 2002).

Asimismo, las tramas tróficas se ven alteradas en los diferentes niveles tróficos. La reacción entre las cargas químicas del sedimento y las de los contaminantes generan diferentes reacciones que disminuyen la concentración de oxígeno disuelto, la porosidad del sedimento, la formación de acúmulos particulados y la concentración de materia orgánica, entre otros (Wu & Shin, 1997). Una vez que los contaminantes se adhieren a la superficie de una partícula o se absorben en la matriz interior de un conglomerado, se vuelven menos apropiados para ser biotransformados y su descomposición es, por lo general, muy lenta, por lo tanto los contaminantes retenidos estarán por periodos más largos en el sedimento. Los contaminantes asociados en el sedimento tienden a acumularse en pequeñas partículas de grano fino y a ubicarse en áreas de depositación. Esto se incrementa por la gran área de superficie de estas partículas y la tendencia para concentraciones altas de materia orgánica en partículas finas que absorben contaminantes orgánicos (Burton, 2002). En consecuencia, los sedimentos son extremadamente importantes para la bioacumulación, bioconcentración y biomagnificación. La biodisponibilidad de los contaminantes ha sido documentada ampliamente con el uso de anfípodos en sedimentos contaminados. Estos anfípodos (*Ampelisca abdita*) pueden disminuir de una manera significativa las concentraciones de sustancias tóxicas (Ho et al., 2000). *Rhepoxinius abronius*, anfípodo endobéntico, puede bioacumular contaminantes en sedimentos suaves e incidir en la resuspensión y transformación química de los mismos como procesos derivados de la bioturbación y excreción de amonio (Boese et al., 1999).

Se han documentado los efectos de anfípodos endobénticos sobre los sedimentos y reacciones químicas entre éstos y algunos contaminantes, p.e. durante la alimentación, el proceso de excavación, la construcción de tubos y la actividad de ventilación, los anfípodos pueden transportar partículas, resuspenderlas e incrementar las reacciones entre compuestos químicos. Estas

actividades evidentemente afectan tanto los procesos físicos como químicos en los sedimentos. *Corophium volutator* estimula la mineralización de carbono y nitrógeno en sedimentos bioturbados, así como la producción de complejos químicos entre las partículas del sedimento y los contaminantes depositados (Pelegrí & Blackburn, 1994).

### Historia geológica y anfípodos

El origen, la composición y la distribución de la fauna en el mar profundo es tema de polémica desde mediados del siglo XIV. Varios taxa han sido analizados desde perspectivas diferentes para explicar la relación entre la Taxocenosis y la historia geológica del ambiente profundo (p.e. equinodermos, moluscos, crustáceos, etc). En el caso de la fauna béntica, su origen se atribuye a una diversificación en el propio ambiente o a la incursión de grupos ancestrales en aguas someras hacia el mar profundo (Gage & Tyler, 1991).

La corteza terrestre, constituida por placas, manifiesta movimientos a megaescala con la creación y destrucción del piso marino. Como consecuencia, las masas de agua, el patrón de circulación, el origen de las cuencas oceánicas y los ambientes sedimentarios cambian con el tiempo geológico con una alteración en la distribución y composición de la biota marina (Pielou, 1979). El análisis entre la historia geológica y la biota asociada constituye un proceso multifactorial que debería hacerse, en primera instancia, en cada región, provincia o ambiente (Pérès, 1982) con una reciprocidad, para el caso de las asociaciones bénticas, entre los sedimentos, el tipo de margen continental y la planicie abisal (Seibold & Berger, 1996). Los márgenes pasivos presentan generalmente un acumulamiento secuencial de sedimentos en forma de capas, con la formación de algunos diápiros salinos, estructuras arrecifales, un aporte grande de sedimentos de los ríos y sistemas lagunar-estuarinos y una plataforma continental amplia. En los márgenes activos las rocas cercanas a la zona de subducción se derivan del manto con un sustento basáltico, en donde ocurren además varias clases de sedimentos pelágicos, arcillas de mar profundo, carbonatos y sílices biogénicos. Estos márgenes con plataformas continentales rocosas y estrechas constituyen trampas de sedimentos al igual que los pasivos, con la diferencia de que el cúmulo de material es de manera caótica y existe una destrucción del material hacia el interior del manto (Shepard, 1973).

Los anfípodos, al ser un grupo fundamentalmente béntico con desarrollo directo, cuidados parentales y dispersión mínima, reflejan los eventos que acontecen en la historia geológica del piso marino. La geomorfología, la influencia de los aportes continentales, el tipo y depósito de los sedimentos y el origen y la dinámica de la cuenca constituyen algunos factores en la historia geológica que influyen en la asociación de anfípodos. Sin embargo, la composición y distribución de estos peracáridos se encuentra en un estatus exploratorio de información por el desconocimiento de la riqueza de especies en más del 50 % en profundidades mayores a 200 m. Hasta 1991, Barnard y Karaman sintetizan alrededor de 50 géneros de anfípodos bénticos presentes en el mar profundo (>200 m) con aproximadamente 150 especies. Las familias Ampeliscidae, Haustoriidae, Phoxocephalidea, Oedicerotidae, Liljeborgiidae, Aoridae, Lysianassidae,

Corophiidae, Eusiridae, Stegocephalidae, Pardaliscidae y Amphilochidae tienen especies en el mar profundo.

Dos vertientes sustentan los estudios de los anfípodos bénticos por debajo de los 200 m; origen y endemismo (Bellan-Santini, 1999). El endemismo en la fauna batial-abisal ha sido explicado con base en dos hipótesis: las especies son cosmopolitas con una distribución amplia, debido a la uniformidad ambiental en profundidades abisales o que el endemismo regional ocurre y debe ser explicado por las barreras topográficas continentales y marinas y por la extensión tan amplia en las distancias abisales. El origen incluye dos suposiciones, las especies abisales se originaron en los mares polares e irrumpieron en el piso marino hacia latitudes bajas o si la fauna de cada planicie abisal se relaciona cercanamente a las zonas batial y sublitoral próximas. Una hipótesis alternativa incluye una radiación adaptativa de un ancestro en una planicie abisal distante (Barnard, 1961; Barnard & Ingram, 1990; Barnard & Karaman, 1991; Bellan-Santini, 1999). Este acumulo de suposiciones serán respaldadas en el futuro con investigaciones biogeográficas, la historia geológica y el análisis filogenético de los anfípodos en cada una de las cuencas marinas.

Sin embargo, los estudios en el Golfo de México relacionados con los anfípodos bénticos del mar profundo se han incrementado durante los últimos años. Su propósito incluye aportar datos de la composición y distribución de las especies para que en un futuro inmediato, puedan ser correlacionados con la historia geológica y entender el origen de esta carcinofauna. No obstante, algunas aseveraciones pueden generarse a la fecha. La base del Golfo de México se formó por la expansión del piso oceánico desde comienzos del Mesozoico (Pérmico–Triásico) entre 240 y 170 millones de años atrás, hasta alcanzar en la actualidad la configuración de una base sedimentaria compleja caracterizada por: una acumulación gruesa de sedimentos sílice clásticos, una formación de escarpes y fallas someras, deformaciones salinas complejas del Jurásico y carbonatos masivos (Darnell & Defenbaugh, 1990; Salvador, 1991). Desde comienzos del Terciario se hizo extensiva la acumulación, que inicialmente fue sobre la plataforma y el talud por la descarga del río Mississippi (Bouma & Roberts, 1990) e incrementándose por los deshielos en el Pleistoceno (Roberts et al., 1999).

La plataforma y el talud continental superior están divididos en dos provincias, una terrígena y otra carbonatada (Uchupi, 1975), separadas físicamente por el Cañón de De Soto al noroeste y el Cañón de Campeche en el suroeste (Pica-Granados et al., 1991). La distribución y composición de los anfípodos en la plataforma continental exterior y el mar profundo refleja la historia geológica del Golfo de México. La provincia terrígena incluye familias con hábitos filtradores, detritívoros, tubícolas y excavadores, p.e. Corophiidae, Ischyroceridae, Aoridae, Bateidae, Stenothoidae, Phoxocephalidae, Ampeliscidae, Haustoriidae, Isaedidae, Melitidae, Oedicerotidae y Caprellidae. Por su parte, en la provincia carbonatada ubicada en el sector noreste y sureste ocurren familias con hábitos omnívoros, filtradores de partículas en suspensión, comensales, tubícolas, y capaces de realizar migraciones nocturnas, p.e. Colomastigidae, Leucothoidae, Corophiidae, Ischyroceridae, Lysianassidae *sensu lato*, Stenothoidae, Amphilochidae, Stegocephalidae, Ampeliscidae y Anamixidae.

## Evolución morfológica

Las principales tendencias en la evolución morfológica del orden Amphipoda han sido explicadas por métodos fenéticos (Margolis et al., 2000), gradistas (Barnard & Barnard, 1983), semi-filéticos (Bousfield & Shih, 1994) y cladistas (Kim & Kim, 1993). Las hipótesis derivadas pretenden explicar los cambios y relaciones con base en esquemas genealógicos (Morrone, 2001). Watling (1983) y Bousfield (2001) consideran a los anfípodos un superorden independiente, Schram (1986) los ubica junto con los isópodos en el orden Edriophtalma y Bowman y Abele (1982) en el superorden Peracarida. A la fecha, esta última propuesta es la más robusta y con mayor uso (Martín & Davis, 2001).

Tres eventos divergentes se proponen en el origen de los anfípodos; incluido el concepto *caridoid facies* en la filogenia de eumalacostracos (Hessler, 1983). (1) Wills (1998) documentó el clado Peracarida por los caracteres derivados: mandíbula con hilera de espinas y *lacinia mobilis*, un par de maxilípedos, osteguitos, antena tri-segmentada y unión de la rama uropodal externa; así como las reversiones del ojo nauplio, epipodito en apéndices posteriores y escama atenular. (2) Meglisch & Schram (1991) asumen que las sinapomorfías en isópodos y anfípodos incluyen: toracópodos unirramios, ojos compuestos sésiles y placas coxales, así como la reversión del caparazón. (3) Asimismo, estos autores definen los caracteres: cuerpo comprimido lateral vs dorsoventral, branquias torácicas vs abdominales, antena 1 birramia vs unirramia, pleonites separados vs fusión con pleotelson y presencia de estadios *manca*, como los estados de carácter morfo-derivados que separaron a los clados anfípodos e isópodos.

El arquetipo hipotético del anfípodo ha sido reconstruido por la combinación de los caracteres plesiomórficos de los grupos extintos cercanos (Bousfield, 1983), análisis biogeográfico (Bowman & Abele, 1982) y fósiles del Eoceno-Oligoceno (Schram, 1986). Precisar dicho organismo y su nicho multidimensional es materia en discusión. Dos modelos básico-ancestral teóricos se han propuesto: el "*corófid*" (Barnard & Barnard, 1983) y el "*gamárido*" (Barnard & Karaman, 1991). Se caracterizan por la ausencia de caparazón, una tagmosis con cabeza, tórax (pereiópodos) y abdomen (pleiópodos). Los somitas articulados y libres; con antenas 1 (con flagelo accesorio largo) y 2, mandíbulas, maxilas 1 y 2 y maxilípedos (palpo 4-articulado para masticar o cortar). En la parte basal de los pereiópodos había coxas. Ambos gnatópodos prensiles y urópodo 3 con rama externa biarticulada. Sin embargo, la diferencia fundamental radica en la presencia de glándulas domitubícolas y el telson carnoso e inmóvil, hecho que le confirió al "*corófid*" ser domiciliario.

Como resultado de su historia natural, los anfípodos se han adaptado a las condiciones ambientales en cada uno de los ecosistemas donde habitan. Dichas innovaciones implican la integración de un ajuste funcional entre el organismo y su medio e incluye un origen, una diversificación y un mantenimiento de los caracteres que poseen una utilidad y ventaja actual como producto de la selección natural (Morrone, 2001). En la genealogía de los anfípodos se han documentado convergencia, paralelismo y reversiones de estructuras morfológicas; p.e. cilindrización corporal y cefálica, depresión dorsoventral, glándulas domitubícolas,

pérdida de palpo maxilipedal, patrón de setocinesis, ornamentaciones corporales, variación urosomal, gnatópodos y fusión de toracómeros, entre otras.

La diversificación del grupo hasta el momento incluye 155 familias (Martín & Davis, 2001) y más de 7,000 especies (Bellan-Santini, 1999). Este orden incluye los subórdenes Caprellidea, Gammaridea, Hyperiidea e Ingolfiellidea, formas derivadas del ancestro plesiomórfico. La radiación adaptativa se explica en términos de 26 centros tipológicos (Barnard & Karaman, 1991): *ingolfiélidos*, *caprélidos*, *cyámidos*, *archeoscinoideos*, *lanceoloides*, *scinoideos*, *vibillioideos*, *phronimoides*, *lycaeopsoides*, *platysceloides*, *gamáridos*, *hautóridos*, *euslridos*, *liljebórgidos*, *lysianásidos*, *colomastígidos*, *eopliántidos*, *phliántidos*, *talitroideos*, *stenothoideos*, *amphilóchidos-leucothoideos*, *ampeliscidos-dexamínidos*, *iphimédidos*, *stegocephálidos*, *synópodos* y *pardalíscidos*.

Las adaptaciones morfológicas les han permitido colonizar hábitat diferentes. Los ingolfiélidos, con 39 especies (Schram & Vonk, 2002), han incursionado en los espacios intersticiales y como biota en aguas subterráneas (Escobar-Briones et al., 2002). Ocurren desde la costa hasta la zona abisal (McLaughlin, 1980) en cavernas, fondos arenosos y lodosos, y entre restos de conchas y coral (Schram & Vonk, 2002). Sus innovaciones son: pérdida o reducción de los ojos y el pigmento corporal (Escobar et al., 2002), cuerpo cilíndrico, piezas bucales modificadas (procesos molares vestigiales, sin palpo mandibular, maxilípedos sin láminas externas), gnatópodos grandes y subquelados (Bellan-Santini, 1999), pleópodos vestigiales, urópodos birrámeos y telson reducido o ausente (McLaughlin, 1980).

Los caprélidos constituyen un grupo exclusivamente marino con alrededor de 300 especies (Bellan-Santini, 1999). Su patrón corporal incluye dos formas características: aquellos con un patrón estrecho – elongado, hábitos de vida libre y sedentarios y aquellos aplanados dorso-ventralmente y parásitos de cetáceos (Ortiz et al., 2002). En el primer grupo se distinguen las modificaciones relacionadas a los somitas torácicos, reducción de la masa bucal, gnatópodos robustos y subquelados, placas coxales reducidas, sin pereiópodos 3 y 4 o reducidos, dos o tres pares de branquias en los pereionites 3 -5, pereiópodos 5 - 7 fuertes, abdomen pequeño y fusionado, sin pleópodos ni urópodos (Laubitz, 1993). Habitan sedimentos, algas, praderas marinas, son comensales en esponjas y equinodermos, y habitan el zooplancton (Takeuchi & Sawamoto, 1998). El segundo patrón ocurre sólo en la familia Cyamidae e incluye ectoparásitos de cetáceos con 34 especies (Margolis et al., 2000). Su patrón corporal, el desarrollo y la forma prensil de los apéndices torácicos le ha permitido sujetarse a la superficie o a los orificios externos del hospedero (Meglitsch & Schram, 1991). Su distribución es amplia como producto de las migraciones de sus hospederos. Evidencias morfológicas sugieren una coevolución entre los cyamidos y las ballenas: el género más primitivo, *Cyamus*, ocurre fundamentalmente en los misticetos (primitivo) en comparación con los odontocetos (Margolis et al., 2000).

Los hipéridos son un suborden exclusivamente marino y planctónico con alrededor de 250 especies, agrupadas en dos infraórdenes e incluye 7 centros tipológicos (Vinogradov et al., 1996). Ocurren en el océano mundial desde la superficie hasta la zona abisopelágica (Bellan-Santini, 1999). Algunos se han adaptado como parásitos o comensales de cnidarios pelágicos y tunicados

(Bousfield & Kabata, 1987). Sus adaptaciones morfológicas incluyen: una cabeza y ojos generalmente grandes, sésiles y compuestos; las anténulas unirramias y vestigiales en hembras; sin palpo mandibular o reducido en maxilulas y maxilípedos; somitas abdominales distintivos con apéndices bien desarrollados, región torácica con miembros articulados y segmentos coxales pequeños, pleópodos y urópodos bien desarrollados (Meglitsch & Schram, 1991).

Los gammarideos con 16 centros tipológicos, se han adaptado exitosamente al sistema marino (Escobar-Briones & Spears, 2000), al dulceacuícola (Holsinger, 1982) al terrestre (Álvarez-Noguera et al., 2000) y como fauna acuática subterránea (Holsinger, 1991). Son principalmente bénticos con representantes pelágicos. Ocurren en el océano mundial en los planos horizontal y vertical (LeCroy, 2000). Algunas especies de las familias Lysianassidae, Pardaliscidae y Lafystiidae han evolucionado como ectoparásitas de peces (Bousfield, 1987) y de tortugas marinas (Margolis et al., 2000). Ocurren en las playas (Cary et al., 1996), los sistemas lagunar – estuarinos (Winfield et al., 2001), la plataforma y el talud continental (Cunha et al., 1997), los cañones submarinos (Vetter, 1998), las ventilas hidrotermales (Barnard & Ingram, 1990), los arrecifes de coral (Carrera & Vargas, 1997), los fondos lodosos (Bousfield & Hoover, 1997) y rocosos (Chavanich & Wilson, 2000).

Sus innovaciones morfológicas son numerosas y extensas de enumerar; p.e. las estructuras bucales y los gnatópodos les han permitido explotar recursos alimenticios diversos; la variación en los pereiópodos incide en el caminar, nadar, excavar, ramonear y sujetarse a los hospederos; los pleópodos facilitan la ventilación, constituyen un mecanismo dispersor de partículas alimenticias e intervienen en la natación; los urópodos funcionan para la locomoción, la estabilización y, en ocasiones, en la reproducción (Bellan-Santini, 1999). Resultado de la diversificación amplia de las formas características, las familias Corophiidae e Ischyroceridae tienen hábitos tubícolas (Barnard & Karaman, 1991); Colomastigidae y Leucothoidae son comensales en esponjas (LeCroy, 1995); Haustoriidae y Platyischnopidae son excavadoras y formadoras de madrigueras (Ortiz & Jimeno, 2001); Anamixidae es criptofauna en coral muerto (LeCroy, 2000) y Stenothoidae se asocia con hidroides (Carrera & Vargas, 1997).

En el ambiente marino ocurren apomorfías particulares en el suborden Gammaridea: el órgano frontal u órgano de Bellonci (Bellan-Santini, 1999) se relaciona al equilibrio y a la secreción hormonal (Elofsson et al., 1980); los microtúbulos sensoriales asociados a la sensibilidad mecánica (Oshel et al., 1988); los calinóforos-estetes (Lowry, 1986) son receptores hormonales (Bellan-Santini, 1999) e identifican alimento y cadáveres (Klages et al., 2002); los calcéolos (Lincon & Hurley, 1981) con función quimiorreceptora de feromonas (Dahl et al., 1970) y mecanorreceptor de vibraciones acústicas y de presión (Bousfield, 2001) y, finalmente, los órganos de la línea lateral (Platvoet, 1985).

Un caso particular lo representa la superfamilia Talitroidea, que incluye a los anfípodos terrestres y semiterrestres (Álvarez-Noguera et al., 2000) e intertropicales (Lindeman, 1990). Se consideran muy especializados morfológicamente (Escobar-Briones et al., 2002). El clado ancestral (plesiomórfico-palustre-nocuspidadilado) se originó en Gondwana (Friend & Richardson, 1986), a diferencia del grupo derivado cuspidactilado de regiones costeras tropicales-

templadas (Bousfield, 1984). La tendencia general de apomorfias incluye: ojos contiguos dorsalmente y pequeños, dimorfismo sexual, *lacinia mobilis* 6-dentada (Bousfield, 1982), alargamiento de los pleópodos y pereiópodos (5-7), elongación branquial, robustez corporal (Friend & Richardson, 1986), reducción de setas y antena 1, alisamiento del cuerpo y reducción de microestructuras cuticulares (Halcrow & Bousfield, 1987). Filogenéticamente, los talítridos se agrupan en: semiacuáticos (plesiomórficos), playeros, semiterrestres y terrestres (apomórficos) (Bousfield, 1982).

### Anfípodos limnéticos

La interpretación correcta de los patrones de distribución debe sustentarse en el marco geológico, morfo-fisiológico y ecológico del grupo a estudiar, asociándola con aquellos eventos únicos y repetitivos que incidan en el ajuste de los caracteres adaptativos (Barbour, 1973). En México, el origen y la distribución de las cuencas lacustres se relaciona con los eventos tectónicos y volcánicos en la corteza terrestre (Arredondo-Figueroa & Aguilar-Díaz, 1987). Climatológicamente, el territorio nacional puede regionalizarse en tres áreas: el norte, caracterizado como árido con lagos tecto-volcánicos en una base endorreica; el área central de la Placa Mexicana se define como semi-árida detallada por una actividad volcánico-tectónica amplia; y el área sur-sureste con clima lluvioso tropical-subtropical y donde los lagos se asocian tanto con la actividad de los ríos como con la solución de rocas calcáreas y domos salinos (Alcocer et al., 2000). Estos mismos autores atribuyen la disminución en el número y amplitud de cuerpos epicontinentales a los cambios climáticos, geológicos y a la actividad humana.

La posición geográfica de nuestro territorio y la complejidad-heterogeneidad ambiental han facilitado el establecimiento de una biodiversidad alta (Toledo, 1988). La carcinofauna en el territorio mexicano se considera como una de las más ricas de América con base en su biodiversidad y abundancia (Villalobos-Hiriart et al., 1993). Los crustáceos dulceacuícolas se caracterizan como un grupo heterogéneo con clados derivados de las regiones Neártica (p.e. Cambaridae) y Neotropical (p.e. Palaemonidae, Alpheidae). Su dispersión y especiación se atribuyen a la historia geológica y al clima desde el Mesozoico tardío, donde ocurrieron configuraciones complejas del relieve, p.e. Sierra Madre Oriental y Occidental y el eje Neovolcánico (Villalobos-Hiriart et al., 1993). La zona central mexicana constituye un área de transición entre los componentes Neárticos y Neotropicales (Villalobos-Figueroa, 1982).

El estudio de los anfípodos continentales en México se encuentra en una fase descriptiva y exploratoria. Con base en su hábitat, distribución y filogenia, el análisis de éstos puede examinarse en: fauna de cuerpos de agua epicontinentales (dulceacuícola y salada) (Holsinger, 1992); stigofauna (aguas subterráneas) con fauna troglobia (asociada a cuevas) (Holsinger, 2000) y fauna estrictamente terrestre (Lindeman, 1991). En América ocurren más de 200 especies de agua dulce agrupadas en seis superfamilias y nueve familias: Crangonyctidae, Hyalellidae, Pontoporeiidae, Gammaridae, Anisogammaridae, Allocrangoncytidae, Hadziidae, Atessidae y Bogidiellidae (Bousfield, 2001). Escobar-Briones et al. (2002) registran cuatro especies limnéticas, 19 troglobias y 16 terrestres agrupadas en ocho familias para el territorio nacional.

A diferencia de la fauna troglobia y terrestre que durante las últimas décadas ha sido objeto de estudios en el norte y sur del país (Escobar-Briones et al., 2002), el origen y biogeografía de los anfípodos limnéticos en México se distingue por su atraso como resultado del poco interés y la falta de una base de datos confiable de la Taxocenosis y su distribución geográfica. Sin embargo, dos hipótesis se han planteado con base en el posible origen y distribución de los anfípodos epicontinentales en el Continente Americano. Ambas predisponen a la forma *gamaroidea* como los miembros más primitivos de los anfípodos vivientes. Sin embargo, la diferencia fundamental radica en el hábitat del anfípodo primitivo. La más contradictoria y menos aceptada fue propuesta por Bousfield en 1983 y ubica al organismo en un ambiente costero y marino con alta energía y con hábitos detritívoros. En contraparte, la hipótesis más aceptada incluye un origen en latitudes altas en Asia, con una distribución previa al rompimiento de la Pangea y una radiación doble: hacia la provincia Neártica y otra hacia la Neotropical (Barnard & Barnard, 1983). Producto de esta radiación colateral a la deriva de los continentes, los anfípodos preadaptados a las condiciones dulceacuícolas (Zhang, 1998) incursionaron en el territorio americano tanto por América del Sur como por Norteamérica.

La relevancia de los ambientes limnéticos en el desarrollo y evolución de los anfípodos en América se observa en la diversificación de los hyalélidos del Lago Titicaca a través de la base amazónica. La dispersión de Hyalellidae de América del Sur a América del Norte aún se encuentra poco documentada y se ha explicado con gran incertidumbre, con base en la dispersión por un corredor temporal aunado a la competencia entre gamáridos y hyalélidos. Esta hipótesis se basa en la radiación extensiva de los gamáridos en el triásico, poco después del ingreso de los anfípodos a las aguas epicontinentales (Escobar-Briones et al., 2002). Los integrantes de Gammaridae predominan en las aguas epicontinentales a nivel global, a excepción del Neotrópico, donde Hyalellidae reemplaza a Gammaridae. Por otra parte, en la región biogeográfica Neártica, los Grandes Lagos constituyeron el medio fundamental en la distribución y dispersión de los anfípodos limnéticos (Zhang, 1998). La presencia de barreras físicas y la competencia favorecieron un reemplazo de especies del norte hacia el sur de Estados Unidos y parte del norte de México: *Gammarus*, *Crangonyx* y *Stygobromus*. El complejo faunístico hádzidos-weckélidos-bogidielidos llegó a través de México hasta los complejos kársticos de Yucatán, donde dominaron *Mayaweckelia*, *Mexiweckelia* y *Paramexiweckelia* (Barnard & Barnard, 1983). Sus orígenes han sido debatidos ampliamente (Holsinger, 1992).

La colonización y evolución de los anfípodos limnéticos en México se puede suponer con base en los escasos registros en los cuerpos de agua y los modelos de dispersión de otros organismos que co-ocurren (aterínidos, poecílicos y cambáridos). *Hyalella azteca* Saussure, 1858 se presume en casi todos los cuerpos de agua epicontinentales en el territorio nacional; Yucatán (Schmitter-Soto, 2002), Puebla-Tlaxcala-Veracruz (Alcocer et al., 1998), Tabasco (Barba-Macías, com. pers.), Aguascalientes (Dodson & Silva-Briano, 1996) y Veracruz (obs. pers.); por lo que representa un clado propicio para ejemplificar la colonización de los anfípodos limnéticos. Posterior a su incursión de América del Sur, *H. azteca* se distribuyó en la provincia Usumacinta (del Río Polochic en

Guatemala al Río Papaloapan) (Huidobro-Campos, 2000) a través de todos los humedales que incluyen las cuencas Grijalva-Usumacinta, y Papaloapan-Coatzacoalcos (Miller, 1966). La presencia de *H. azteca* (obs. pers.) en la laguna de Catemaco obedece posiblemente a un evento geológico vicariante, ya que se formó este sistema acuático por procesos volcánicos durante el Terciario superior y aparentemente quedó aislada de los cuerpos de agua originales, durante emisiones volcánicas en el Pleistoceno (Torres-Orozco et al., 1997).

Existe la hipótesis que el gran lago en la mesa central se extendía hasta los estados de Puebla y Veracruz (López, com. pers) ocasionando que algunos clados limnéticos pudiesen tener una dispersión amplia entre la región central y la oriental. Esto favorecería la hipótesis del arribo de *H. azteca* hacia la meseta central caracterizada por inestabilidades geológicas. Movimientos tectónicos, vulcanismo en el Terciario y Plio-Pleistoceno y levantamientos en el Pleistoceno medio ocasionaron cambios importantes en los patrones de drenaje (Barbour, 1973). Durante el Terciario y el Pleistoceno temprano, el Río Lerma ancestral fluyó probablemente hacia el Oeste, quizá a través de una serie de lagos y afluentes hacia el Océano Pacífico. En el Pleistoceno medio ocurrieron eventos geológicos vicariantes de cuerpos de agua epicontinentales. Asimismo se presume la interconexión entre la base de la Laguna de Chapala y los ríos Lerma y Santiago (Barbour, 1973), favoreciendo la dispersión y distribución de organismos limnéticos.

Las especies de anfípodos en cuerpos de agua epicontinentales diseñaron tácticas reproductivas y fisiológicas con el propósito de garantizar la permanencia de sus descendientes bajo un marco ambiental y biológico versátil. Así, cada población fue capaz de adaptarse al estrés de las variaciones fisicoquímicas e intensidad de competencia y depredación, con estrategias reproductivas en su ciclo de vida. Entre los atributos principales se diferencian: la longitud del ciclo de vida, la edad de la primera reproducción, el tamaño y el número de descendientes por evento reproductivo, la duración y el tipo del desarrollo embrionario, la edad de maduración de los adultos, los cuidados parentales y el número de sucesos reproductivos (Thiel, 2000; Cardoso & Veloso, 2001). *Hyaella azteca* se caracteriza por ser una especie epibéntica, detritívora y herbívora y excavadora en fondos suaves (Hoffman et al., 1994). Tolerancia intervalos de salinidad amplios. Ocurre en ambientes lénticos y lóuticos. Su ciclo de vida es corto con estrategia bi o multivoltina, entre 15 a 17 embriones por evento reproductivo, 18 meses como promedio de vida y entre 5 y 11 días de edad para su primera reproducción (Dehdashti & Lightner, 1991).

Un mecanismo fundamental en la colonización y evolución de estos anfípodos se refiere al sistema de osmoregulación. Este sistema se relaciona con la salinidad, las células en la hemolinfa, y procesos osmóticos (Lockwood, 1970). Además de las glándulas y branquias, se asocian otros mecanismos que intervienen en la excreción de productos metabólicos tóxicos y en el intercambio iónico. La cutícula actúa como barrera al reducir la permeabilidad celular e impedir la pérdida de agua. Asimismo puede generarse la producción de orina hipotónica para bombear cloruro de sodio a través de las partes del cuerpo (Bellan-Santini, 1999).

Uno de los mecanismos que sirven para minimizar los movimientos difusos de iones y agua es reducir la concentración y gradientes osmóticos entre la sangre y el medio externo; esto se denomina osmoconformidad. Los osmoconformadores reducen el gradiente osmótico por disminución en la osmolaridad de la hemolinfa cuando se encuentran en un medio diluido (Schoffeniels y Gilles, 1970). Para mantener la concentración interna hiperosmótica cuando el medio está diluido, los osmoreguladores reducen su carga sobre los tejidos internos. Sin embargo, el problema de entrada de agua por ósmosis puede reducirse con la disminución en la permeabilidad, al incrementar la salida de agua vía la orina e incrementar la toma de sales del medio diluido (Audersik & Audersik, 2000). La ganancia de agua puede ser disminuida por la producción hipoosmótica a la hemolinfa, lo cual disminuye la pérdida de sales, los dos mecanismos son usados pero el primero es más común (Schoffeniels y Gilles, 1970). En ambas situaciones de regulación, hiper o hipoosmótica, intervienen órganos especiales como son: el epitelio, las branquias, el intestino y los órganos excretores, quienes son responsables del transporte activo de las sales (Bellan-Santini, 1999). Si la hemolinfa está más concentrada que el medio los organismos tienden a ganar agua y a perder iones. Estos movimientos pueden ser minimizados por la reducción en la permeabilidad al agua, a los iones o a ambos, pero una absorción compensatoria a sodio y cloro del medio externo es necesaria para mantener el balance.

Otros mecanismos implican el incremento en el volumen del embrión conforme avanza el desarrollo embrionario. Este incremento se atribuye a la absorción de agua diluida, la conversión del vitelo de reserva dentro de las estructuras del cuerpo (Sheader & Chia, 1970; Sheader, 1983), la competencia fisiológica osmoreguladora entre las crías del marsupio (Morrit & Spicer, 1999) y a la reducción de salinidad (Vlasblom & Boiler, 1972). Este último punto sugiere que en ambientes más salinos, el volumen del embrión puede ser menor en comparación con los menos salinos. Sin embargo, Koch (1990) determina que el incremento en volumen de las crías en las etapas finales del desarrollo embrionario ocasiona pérdida prematura del número de embriones por el decremento del espacio disponible.

## BIBLIOGRAFÍA CITADA

Aarset, A.V. & T. Aunaas. 1990. Effects of osmotic stress on oxygen consumption and ammonia excretion of the Arctic sympagic amphipod *Gammarus wilkitzkii*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 58(3): 217-224.

Agnew, D.J. & A.C. Taylor. 1985. The effect of oxygen tension on the physiology and distribution of *Echinogammarus pirloti* (Sexton et Spooner) and *E. obtusatus* (Dahl) (Crustacea: Amphipoda). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 87: 169-190.

Aguayo, J.E. & R. Trápaga. 1999. Geodinámica de México y minerales del mar. F.C.E.. México. Núm.3. 105 pp.

Aharon, P. 1994. Geology and biology of modern and ancient submarine hydrocarbon seeps and vents: An introduction. Geo-Marine Lett., 14: 69-73.

Aharon, P. 2000. Microbial processes and products fueled by hydrocarbons at submarine seeps. En: Riding, R. & S.M. Awramik (Eds.): Microbial Sediments. Springer-Verlag, 270-281 pp.

Aharon, P. & B. Fu. 2000. Microbial sulfate reduction rates and sulfur and oxygen isotope fractionations at oil and gas seeps in deepwater Gulf of Mexico. *Geo. Cosmo. Acta*, 64(2): 233-246.

Alcocer, J., E. Escobar & L.E. Marín. 2000. Epicontinental aquatic systems of México in the context of hydrology, climate, geography and geology. En: Munawar, M., S.G. Lawrence, I.F. Munawar & D.F. Malley (eds.): *Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope*. *Ecovision World Monograph Series*, Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 1-13 pp.

Alcocer, J., Escobar, E., A. Lugo & L. Peralta. 1998. Litoral benthos of the saline crater lakes of the basin of Oriental México. *Int. J. Salt Lake Res.*, 7(2): 87-108.

Alt, J.C. 1995. Subseafloor processes in mid-ocean ridge hydrothermal systems. En: Humphris, S.E., R.A. Zierenberg, L.S. Mullineaux & R.E. Thomson (eds.): *Seafloor Hydrothermal Systems. Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions*. *Geophysical Monograph 91*, American Geophysical Union, 85-114 pp.

Alvarez-Noguera, F., I. Winfield & S. Cházaro. 2000. Population study of the landhopper *Talitroides topitotum* (Crustacea: Amphipoda: Talitridae) in Central Mexico. *J. Nat. Hist.*, 34: 1619-1624.

Amador-Buenrostro, A. & M. Figueroa. 1997. Glosario de términos oceanográficos. En: Lavín, M.F. (Ed.): *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*. *Monografía No. 3*. Unión Geofísica Mexicana, 265-272 pp.

Ambrose, Jr., W. G. 1991. Are infaunal predators important in structuring marine soft-bottom communities? *Amer. Zool.*, 31: 849-860.

Andrade, C.A. & E.D. Barton. 2000. Eddy development and motion in the Caribbean Sea. *J. Geo. Res.* 105: 26191-26201.

Arredondo-Figueroa, J.L. & C. Aguilar Díaz. 1987. Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas, realizadas en lagos mexicanos, con especial énfasis en ictiofauna. En: Gómez-Aguirre, S. & V. Arenas Fuentes (Eds.): *Contribuciones en Hidrobiología*. UNAM, 91-133 pp.

Audersik, T. & G. Audersik. 1996. *Biología. La vida en la Tierra*. Prentice Hall Hispanoamericana, México, 970 pp.

Austreg, J. 1952. Contribution à l'étude morphologique et histochimique du sang de *Gammarus pulex* L. en fonction du sexe et de la mue. *Bull. Soc. Zool. Fran.*, 77: 221-231.

Barbour, C.D. 1973. A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces : Atherinidae) : a species flock from the Mexican plateau. *Copeia*, 3: 533-556.

Barnard, J.L. 1961. Gammaridean Amphipoda from depths of 400 to 6000 meters. *Galathea Rep.*, Vol. 5. Danish Science Press, LTD, Copenhagen, 23-128 pp.

Barnard, J.L. 1961. Relationship of California amphipod faunas in Newport Bay and in the open sea. *Pacific Naturalist*, 2: 166-186

Barnard, J.L. & C.M. Barnard. 1983. *Freshwater Amphipoda of the World. I Evolutionary Patterns*. Hayfield Associates, Va. 325 pp.

Barnard, J.L. & C. Ingram. 1990. Lysianassoid Amphipoda (Crustacea) from deep-sea thermal vents. *Smith. Cont. Zool.*, 499: 1-80.

Barnard, J.L. & G.S. Karaman. 1991. The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda (except marine Gammaroids). *Rec. Aust. Mus. Suppl.* 13, Parts I and II, 866 pp.

Barnes, R.D. 1977. *Zoología de los Invertebrados*. Interamericana. México, 826 pp.

Barron, M.G. 1995. Bioaccumulation and bioconcentration in aquatic organisms. En: Hoffman, D.J., B.A. Rattner, G.A. Burton, Jr. & J. Cairns, Jr. (eds.): *Handbook of Ecotoxicology*. Lewis Publishers, USA, 652-666 pp.

Bauer, A., S. Trouvé, A. Grégoire, L. Bollache & F. Cézilly. 2000. Differential influence of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) on the behavior of native and invader gammarid species. *Int. J. Parasit.*, 30: 1453-1457.

Bearman, G. 1989. *Ocean Circulation*. The Open University. Pergamon Press. USA. 238 pp.

Begon, Harper & Thousand. 1988. *Ecology: individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Bellan-Santini, D. 1990. Mediterranean deep-sea Amphipoda: composition, structure and affinities of the fauna. *Prog. Oceanog.*, 24: 275-387.

Bellan-Santini, D. 1997. Amphipods of the cold seep community on the south Barbados accretionary prism. *Crustaceana* 70(1): 1-30.

Bellan-Santini, D. 1999. Ordre des Amphipodes (Amphipoda Latreille, 1816) In : Pierre, P. Grassé (ed.). *Trait de Zoologie. Anatomie Systematique and Biologie*. Tome VII. Fascicule, IIIA. Crustaces Peracarides, 95-168.

Bellan-Santini, D. & M.H. Thurston. 1996. Amphipoda of the hydrothermal vents along the mid-Atlantic Ridge. *J. Nat. Hist.*, 30: 685-702.

Bentley, C.R. & H. Hurd. 1993. *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala): elevation of haemolymph protein concentrations in the intermediate host *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda). *Parasitology*, 107: 193-198.

Bethel, W.M. & J.C. Holmes. 1973. Altered evasive behavior and responses to light in amphipods harboring acanthocephalan cystacanths. *J. Parasitol.*, 59: 945-956.

Boese, B.L., R.J. Ozretich, J.O. Lamberson, R.C. Swartz, F.A. Cole et al. 1999. Toxicity and phototoxicity of mixtures of highly lipophilic PAH compounds in marine sediment: can the PAH model be extrapolated? *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 36: 270-280.

Boetius, A., K. Ravensschlag, C.J. Schubert, D. Rickert, F. Widdel, A. Gieseke, R. Amann, B.B. Jorgensen, U. Witte & O. Pfannkuche. 2000. A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane. *Nature*, 407: 623- 626.

Borowsky, B. & R. Borowsky. 1987. The reproductive behaviors of the amphipod crustacean *Gammarus palustris* (Bousfield) and some insights into the nature of their stimuli. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 107: 131-144.

Boudreau, D. 2000. *Build a better bioindicator*. <http://researchmg.asu.edu/stories/bioindicator.html>

Bouma, A. H. & H. H. Roberts. 1990. Northern Gulf of Mexico slope. *Geo. Mar. Letter* 10: 177-181.

Bousfield, E.L. 1973. *Shallow-water gammaridean Amphipoda of New England*. Cornell University Press, Ithaca, N. Y. 312 pp.

Bousfield, E. L. 1982. The amphipod superfamily Talitroidea in the Northeastern Pacific region. I. Family Talitridae: systematics and distributional ecology. *Publ. Biol. Oceanog. Nat. Mus. Can.* 11: 1-73.

Bousfield, E. L. 1984. Recent advances in the systematics and biogeography of landhoppers (Amphipoda: Talitridae) of the Indo-Pacific region. In *Biogeography of the Tropical Pacific*. Ed. F. J. Radovsky. P. H. Raven, and S. H. Sohmer. Bishop Mus. Spec. Publ. 72: 171-210.

Bousfield, E.L. 1987. Amphipods parasites of fishes of Canada. *Can. Bull. Fish. Aqua. Sci.*, 217: 1-37.

Bousfield, E.L. 2001. Biogeographical analysis of gammaridean amphipod faunas based on their phyletic classification. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 47(3-4): 335-351.

Bousfield, E.L. & C.T. Shin. 1994. The phyletic classification of amphipod crustaceans: problems in resolution. *Amphipacifica*. 1(3): 76-134.

Bousfield, E.L. & P.M. Hoover. 1997. The amphipod Superfamily Corophioidea on the Pacific Coast of North America. Part V. Family Coriopiidae, Coropiinae, NE. subfamily. Systematic and distributional ecology. *Amphipacifica*, 2(3): 67-139.

Bousfield, E.L. & Z. Kabata. 1987. Amphipoda. Pp 149-163. En: L. Margolis & Z. Kabata (eds.). Guide to the parasites of fishes of Canada. Part II. Crustacea. *Can. Spec. Pub. Fish. Aq. Sci.*, 101: 1-184 pp.

Bowman, T.E. & L.G. Abele. 1982. Classification of the Recent Crustacea. En: Abele, L.G. (ed.): Systematics, the fossil record, and biogeography. Vol. I of the Biology of Crustacea, ed. D.E. Bliss. New York; Academic Press, 1-27 pp.

Brower, J., J. Zar & C. Ende. 1998. Field and Laboratory Methods for General Ecology. McGraw-Hill, USA, 274 pp.

Brown, R.J., M. Conradi & M.H. Depledge. 1999. Long-term exposure to 4-nonylphenol affects sexual differentiation and growth of the amphipod *Corophium volutator* (Pallas, 1766). *Sci Total Environm.*, 233(1-3): 77-88.

Brusca, R.C. & G.J. Brusca. 1990. Invertebrates. Sinauer Associates, Inc., Publishers, Sunderland, Mass., 922 pp.

Burton, G.A. Jr. 2002. Sediment quality criteria in use around the world. *Limnology*, 3: 65-75.

Burton, G.A. Jr. & C. MacPherson. 1995. Sediment toxicity testing issues and methods. En: Hoffman, D.J., B.A. Rattner, G.A. Burton, Jr. & J. Cairns, Jr. (eds.): Handbook of Ecotoxicology. Lewis Publishers, USA, 70-103 pp.

Cardoso, R.S. & V.G. Veloso. 2001. Embryonic development and reproductive strategy of *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda: Talitridae) at Prainha Beach, Brazil. *J. Nat. Hist.*, 35: 201-211.

Carranza-Edwards, A. & M. Caso-Chávez. 1994. Zonificación del perfil de playa. *GEOUNAM*, 2(2): 26-32.

Carrera P.L. & H.J. Vargas. 1997. Comunidad crítica de esponjas del arrecife de Isla de en Medio, Veracruz, México. *Rev. Biol.Trop.*, 45 (1): 311-321.

Cartes, J.E. & J.C. Sorbe. 1996. Temporal population structure in deep-water cumaceans along the western Mediterranean slope (between 400 to 1300 m). *Deep-Sea Res. I*, 43: 1423-1438.

Cartes, J.E. & J.C. Sorbe, 1999. Estimating secondary production in bathyal suprabenthic peracarid crustaceans from the Catalan Sea slope (western Mediterranean; 391-1255 m). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 239: 195-210.

Cartes, J.E., M. Elizalde & J.C. Sorbe. 2001. Contrasting life-histories, secondary production, and trophic structure of Peracarid assemblages of the bathyal suprabenthos from the Bay of Biscay (NE Atlantic) and the Catalan Sea (NW Mediterranean). *Deep-Sea Res. I*, 48: 2209-2232.

Cary, L.A., W.G. Nelson & J.D. Thomas. 1996. The natural history of a sand dwelling amphipod, *Eudevenopus hondurans*, along the high energy beaches of the east coast of Florida. 93-94 Pp. Twenty fourth annual benthic ecology meeting. Columbia-South Carolina, March 7-10.

Caughley, G. & A. Gunn. 1996. Conservation Biology in Theory and Practice. Blackwell Science, Cambridge.

Cavanaugh, C.M., S.L. Gardiner, M.L. Jones, H.W. Hannasch & J.B. Waterbury. 1981. Prokaryotic cells in the hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: possible chemoautotrophic symbionts. *Science*, 213: 340-342.

Cházaro-Olvera, S., I. Winfield, M. Ortiz & F. Álvarez. 2002. Peracarid crustaceans from three inlets in the southwestern Gulf of Mexico: new records and range extensions. *Zootaxa*, 123: 1-16.

Coats, D.A. 1992. The Loop Current. En: Milliman, J.D. & E. Imamura (eds.) The Physical oceanography of the U.S. Atlantic and Eastern Gulf of México, U.S. dept of the Interior Mineral Management Service, Atlantic OCS Region, Herndon, Va., Chapter 6.

Cochrane, J.D. 1968. Currents and waters of the eastern Gulf of Mexico and western Caribbean, of the western tropical Atlantic Ocean, and of the eastern tropical Pacific Ocean. Dep. Oceanogr. Meteorol., Texas A&M Univ., Ref. 68-8T, 19-28 pp.

Cochrane, J. D. 1972. Separation of an anticyclone and subsequent developments in the Loop Current (1969). En: Contributions on the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico. L.R.A. Capurro & J.L. Reid, (eds.), Gulf Publishing. Co. Houston 91-106.

Conway, N.M., M.C. Kennicutt II & C.L. Van Dover. 1994. Stable isotopes in the study of marine chemosynthetic-based ecosystems. En: Lajtha, K. & R.H. Michener (eds.): Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. Blackwell, Oxford, 158-186 pp.

Corona, A., L. A. Soto & A. J. Sánchez. 2000. Epibenthic amphipod abundance and predation efficiency of the pink shrimp *Farfantepenaeus duorarum* (Burkenroad, 1939) in habitats with different physical complexity in a tropical estuarine system. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 253: 33-48.

Cunha, M.R., J.C. Sorbe & C. Bernardes. 1997. On the structure of the neritic suprabenthic communities from the Portuguese continental margin. Mar. Ecol. Prog. Ser., 157: 119-137.

Cunha, M.R., J.C. Sorbe & M.H. Moreira. 2000. The amphipod *Corophium multisetosum* (Corophiidae) in Ria de Aveiro (NW Portugal). 1. Life history and aspects of reproductive biology. Mar. Biol., 137(4): 637-650.

Cushman-Roisin, B., E. Chassignet & B. Tang. 1990. Westward motion of mesoscale eddies. J. Phy. Ocean., 20: 758-768.

Chavanich, S. & K.A. Wilson. 2000. Rocky intertidal zonation of gammaridean amphipods in Long Island Sound, Connecticut. Crustaceana, 73(7): 835-846.

Dahl, E., H. Emanuelsson & C. von Mickelburg. 1970. Pheromone reception in the males of the amphipod *Gammarus duebeni* Lilljeborg. Oikos, 37: 164-170.

Dando, P.R., M.C. Austen, R.A. Burke Jr., M.A. Kendall, M.C. Kennicutt II, A.G. Judd, D.C. Moore, S.C.M. O'Hara, R. Schmaljohann & A.J. Southward. 1991. Ecology of a North Sea pockmark with an active methane seep. Mar. Ecol. Prog. Ser., 70: 49-63.

Darnell, R. M. & R. E. Defenbaugh. 1990. Gulf of Mexico: Environmental Overview and History of Environmental Research. Amer. Zool., 30: 3-6.

Dauer, D. M., A. J. Rodi, Jr. & J. A. Ranasinghe. 1992. Effects of low dissolved oxygen events on the macrobenthos of the lower Chesapeake Bay. Estuaries, 15(3): 384-391.

Dauvin, J.C. 1988. Biologie, dynamique et production de populations de crustacés amphipodes de la Manche occidentale. 1. *Ampelisca tenuicornis* (Lilljeborg). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 118: 55-84.

De la Lanza-Espino, G. & L.A. Soto. 1999. Sedimentary geochemistry of hidrothermal vents in Guaymas Basin, Gulf of California, Mexico. App. Geo., 14: 499-510.

Dehdashti, B. & D.V. Lightner. 1991. Observations on the biology of *Hyalella azteca* (Amphipoda) in a closed system. A study of a model ecosystem in microgravity. Crustaceana, 61(3): 233-240.

Dexter, D.M. 1976. The sandy beach fauna of México. South. Nat., 20: 479-485.

Dodson, S.I. & Silva-Briano, M. 1996. Crustacean zooplankton species richness and associations in reservoirs and ponds of Aguascalientes State, México. Hydrobiologia, 325(2): 163-172.

Duquesne, S., M. Riddle, R. Schulz & M. Liess. 2000. Effectos of contaminants in the Antarctic environment – potential of the gammarid amphipod crustacean *Paramorea walkeri* as a biological indicator for Antarctic ecosystems based on toxicity and bioaccumulation of copper and cadmium. Aqua. Tox., 49(1-2): 131-143.

Edgar, G. J. & A. I. Robertson. 1992. The influence of seagrass structure on the distribution and abundance of mobile epifauna: pattern and process in a Western Australian *Amphibolis* bed. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 160: 13-31.

Elofsson, R., E. Hallberg & H. Nilsson. 1980. The juxtaposed compound eye and organ of Bellonci in *Haploops tubicola* (Crustacea – Amphipoda). The fine structure of the organ of Bellonci. *Zoomorphology*, 96: 255-262.

Elliot, B.A. 1982. Anticyclonic rings in the Gulf of Mexico. *J. Phys. Oceanog.*, 12: 1292-1309.

Environmental Protection Agency (EPA). 1990. Biological criteria: National program guidance for surface waters. EPA-440/5-90-004, Washington D.C., 57 pp.

Environmental Protection Agency (EPA). 2001. <http://epa.gov/msbasin/ia/chap2.html>

Environmental Protection Agency (EPA). 2002. <http://epa.gov/bioindicators/html/indicator.html>.

Escobar-Briones, E. G. 2001. <http://www.conabio.gob.mx/biodiversitas/mar.html>

Escobar-Briones, E. G. & L. A. Soto. 1993. Bentos del Mar Profundo de México. 106-116 En: Salazar-Vallejo S. I. & González, N. E. (Eds.), *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO-CIQROO, 865 pp.

Escobar-Briones, E. & L.A. Soto. 1997. Continental shelf benthic biomass in the western Gulf of Mexico. *Cont. Shelf Res.*, 17(6): 585-604.

Escobar-Briones, E. G. & D. Hernández. 1999. Environmental factors controlling the density and biomass of the benthic macrofauna of the western Gulf of Mexico. *Gulf Res. Rep.*, 11:72.

Escobar-Briones, E. & T. Spears. 2000. Peracarida. En: Llorente, J., E. González & N. Papavero (eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. II. 1a. Ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. UNAM.

Escobar-Briones, E., M. López, L. Soto & M. Signoret. 1997. Density and biomass of the meiofauna of the upper continental slope in two regions of the Gulf of Mexico. *Cien. Mar.*, 23(4): 463-489.

Escobar-Briones, E., I. Winfield, M. Ortiz, R. Gasca & E. Suárez. 2002. Amphipoda. En: Llorente, J. & J.J. Morrone (eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*. Vol. III. 1a. Ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. UNAM Cap. 17: 342-371.

Ewing, M. & J. Antoine. 1966. New seismic data concerning sediments and diapiric structures in Sigsbee Deep and continental slope, Gulf of Mexico. *Bull. Amer. Ass. Petrol. Geol.*, 50(3): 479-504.

Fisher, C.R. 1990. Chemoautotrophic symbioses in marine invertebrates. *Rev. Aquat. Sci.*, 2(3-4): 399-436.

Flint, R. W. & R. D. Kalke. 1985. Benthos structure and function south Texas estuary. *Contrib. Mar. Sci.* 28: 33-53.

Flores-Coto, C., Rivas-Vega, R., Zavala-García, F. & J. Sánchez-Robles. 2001. Vertical distribution of larval carangids in the Southern Gulf of Mexico. *Gulf Caribb. Res.* 13: 1-8.

Fratantoni, D.M. 2001. North Atlantic surface circulation during the 1990's observed with satellite-tracked drifters. *J. Geoph. Res.*, 106: 22067-22093.

Friend, J. A. 1987. The terrestrial amphipods (Amphipoda, Talitridae) of Tasmania: systematics. *Rec. Aust. Mus. Supp.* 7: 1-85.

Friend, J. A. & A. M. M. Richardson. 1986. Biology of terrestrial amphipods. *Ann. Rev. Entomol.* 31: 25-48.

Gage, J. D. & P. A. Tyler. 1991. *Deep-Sea Biology: A natural history of organisms at the deep-sea floor*. Gran Bretaña. Cambridge University Press, 504 pp.

Gage, J. D., D. J. Hughes & J. L. Gonzalez-Vecino. 2002. Sieve size influence in estimating biomass, abundance and diversity in samples of deep-sea macrobenthos. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 225: 97-107

Gallegos, A. & S. Czistrom. 1997. Aspectos de la Oceanografía Física regional del Mar Caribe. In: M.F. Lavin (ed), *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*, Monografía No. 3, Unión Geofísica Mexicana, 225-242 p.

García, C. 1990. Influencia del campo de presiones en la circulación del Estrecho de Yucatán. *Chapman Conference Physics of the Gulf of Mexico*, St. Petersburg, FL, USA.

García-Montes, J. 1989. Composición, distribución y estructura de las comunidades de macroinvertebrados epibentónicos del Sistema Lagunar de Alvarado, Ver. Tesis Maestría, CCH, UACP y Posg. ICMYL. UNAM, 124 pp.

Garrison, T. 1995. *Essentials of oceanography*. Wadsworth Publishing Compagny, USA. 353 p.

Gaston, K.J. 1996. Spatial covariance in the species richness of higher taxa. En: Hochberg, M.E., J. Clobert & R. Barbault (Eds.): *Aspects of the Genesis and Maintenance of Biological Diversity*. Oxford University Press, Oxford, 221-242 pp.

Gaston, G. R. & J. C. Young. 1992. Effects of contaminants on macrobenthic communities in the Upper Calcasieu Estuary, Louisiana. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 49: 922-928.

Gaston, G. R., S. S. Brown, C. F. Rakocinski, R. W. Heard & J. K. Summers. 1995. Trophic Structure of macrobenthic communities in northern Gulf of Mexico estuaries. *Gulf Res. Rep.*, 9(2): 111-116.

Gordon, A.L. 1967. Circulation of the Caribbean Sea. *J. Geo. Res.*, 72: 6207-6223.

Grapentine, L.C. & D.M. Rosenberg. 1992. Responses of the freshwater amphipod *Hyalella azteca* to environmental acidification. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49(1): 52-64.

Gross, M.Y., D.S. Maycock, M.C. Thorndyke, D. Morrit & M. Crane. 2001. Abnormalities in sexual development of the amphipod *Gammarus pulex* (L.) found below sewage treatment works. *Environm. Tox. Chem.*, 20(8): 1792-1797.

Gross, T. F., A. J. Williams & A. R. M. Nowell. 1988. A deep-sea sediment transport storm. *Nature* 331: 518-521.

Guilcher, A. 1988. *Coral reef geomorphology*. Wiley & Sons, N.Y., 228 pp.

Gutiérrez-Carbonel, D., C. García, M. Lara, C. Padilla, J. Pizaña & R. Macías. 1993. Caracterización de los arrecifes coralinos de la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an, Q. Roo. Serie Documentos Sian Ka'an, Quintana Roo, 47 pp.

Halcrow, K. & E.L. Bousfield. 1987. Scanning electron microscopy of surface microstructures of some gammaridean amphipod crustaceans. *J. Crust. Biol.*, 7: 274-287.

Hamilton, P. 1990. Deep currents in the Gulf of Mexico. *J. Phy. Oceanogr.*, 20: 1087-1104.

Hannington, M.D., I.R. Jonasson, P.M. Herzig & S. Petersen. 1995. Physical and chemical processes of seafloor mineralization at mid-ocean ridges. En: Humphris, S.E., R.A. Zierenberg, L.S. Mullineaux & R.E. Thomson (Eds.): *Seafloor Hydrothermal Systems. Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions*. Geophysical Monograph 91, American Geophysical Union, 115-157 pp.

Hart, B.H. & S.L.H. Fuller. 1979. *Pollution Ecology of Estuarine Invertebrates*. Academic Press, New York, 406 pp.

Hassler & Kaharl. 1995. The deep-sea hydrothermal vent communities: an overview, En: Humphris, S.E., R.A. Zierenberg, L.S. Mullineaux & R.E. Thomson (Eds.): *Seafloor Hydrothermal Systems. Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions*. Geophysical Monograph 91, American Geophysical Union, 115-157 pp.

Haymon, R.M., D.J. Fornari, K.L. Von Damm, M.D. Lilley, M.R. Perfit, et al. 1993. Volcanic eruption of the mid-ocean ridge along the East Pacific Rise crust al 9°45'-52'N:

Direct submersible observations of seafloor phenomena associated with an eruption event in April, 1991. *Earth and Planetary Science Letters*, 119: 85:101.

Hellawell, J.M. 1986. Biological indicators of freshwater pollution and environmental management. Elsevier, London.

Hellawell, J.M. 1991. Development of a rationale for monitoring. En: Goldsmith, F.B. (ed.): *Monitoring for Conservation and Ecology*. Chapman & Hall, London, 1-14 pp.

Hernández-Guerra, A. & T.M. Joyce. 2000. Water masses and circulation in the surface layers of the Caribbean at 66° W. *Geo. Res. Letters*, 27: 3497-3500.

Hessler, R.R. 1983. A defense of the caridoid facies, wherein the early evolution of the Malacostraca is discussed. En: Schram, F.R. (ed.): *Crustacean Issues*, Vol. I, Crustacean Phylogeny. Balkema, Rotterdam 145-164 pp.

Hessler, R. R. & H. L. Sanders. 1967. Faunal diversity in the deep-sea. *Deep-sea Res.* I, 14: 65-78

Hessler, R.R. & V.A. Kaharl. 1995. The deep-sea hydrothermal vent community: an overview. En: Humphris, S.E., R.A. Zierenberg, L.S. Mullineaux & R.E. Thomson (eds.): *Seafloor Hydrothermal Systems. Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions*. Geophysical Monograph 91, American Geophysical Union, 72-84 pp.

Ho, K.T., A. Kuhn, M. Pelletier, F. McGee, R.M. Burgell & J. Serbst. 2000. Sediment toxicity assessment: comparison of standar and new testing designs. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 39: 462-468.

Hoffman, E. & S. Worley. 1986. Circulation of the Gulf of Mexico. *J. Geo. Res.*, 91:14221-14236.

Hoffman, D.J., B.A. Rattner, G.A. Burton Jr. & J. Cairns Jr. 1995. *Handbook of Ecotoxicology*. Lewis Publishers, USA, 755 pp.

Holsinger, J.R. 1982. Amphipoda. En: Hurlbert S.H. & A. Villalobos-Figueroa. (eds.). *Aquatic Biota of Mexico, Central America and the West Indies*. SDSU, 209-214 pp.

Holsinger, J.R. 1991. What can vicariance biogeographic models tell us about the distributional history of subterranean amphipods? *Hydrobiologia*, 223: 43-46.

Holsinger, J.R. 1992. Two new species of the subterranean Amphipod genus *Bahadzia* (Hadziidae) from the Yucatan Peninsula region of southern Mexico, with an analysis of phylogeny and biogeography. *Stygologia*, 7(2): 85-105.

Huidobro-Campos, L. 2000. Filogenia del complejo *Poeciliopsis gracilis* Regan (Pises: Poeciliidae) y su biogeografía. Tesis de Maestría, 93 pp.

Hurlburt, H.E. & J. D. Thompson. 1980. A numerical study of loop current intrusions and eddy shedding. *J. Phy. Oceanog.*, 10: 1611-1651.

Hurley, D.E. 1968. Transition from water to land in amphipod crustaceans. *Am. Zool.* 8: 327-353.

Hyland, J., E. Baptiste, J. Campbell, J. Kennedy, R. Kropp & S. Williams. 1991. Macroinfaunal communities of the Santa Maria Basin on the California outer continental shelf and slope. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78: 147-161.

Jannasch, H.W. Microbial interactions with hydrothermal fluids. En: Humphris, S.E., R.A. Zierenberg, L.S. Mullineaux & R.E. Thomson (eds.): *Seafloor Hydrothermal Systems. Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions*. Geophysical Monograph 91, American Geophysical Union, 273-296 pp.

Jarret, N.E. & E.L. Bousfield. 1994. The amphipod superfamily Phoxocephaloidea on the Pacific coast of North America. Family Phoxocephalidae. Part 2. Subfamilies Pontharpiiniinae, Parharpiiniinae, Brologinae, Phoxocephalinae and Harpiiniinae. Systematics and distributional ecology. *Amphipacifica*, 1(2): 71-150.

Johns, W.E., T.M. Lee, F.A. Scott, R.J. Zantopp & R.H. Evans. 1990. The North Brazil Current retroflection: Seasonal structure and eddy variability. *J. Geo. Res.*, 95: 22103-22119.

- Johns, W.E., T.L. Townsend, D.M. Fratantoni & W.D. Wilson. 2002. On the Atlantic inflow to the Caribbean Sea. *Deep-Sea Res. I*, 49: 211-243.
- Jones, A.R., A. Murray & R.E. Marsh. 1998. A method for sampling sandy beach amphipods that tidally migrate. *Mar. Fresh. Res.*, 49(8): 863-865.
- Jordán, E. 1988. Arrecifes profundos en la isla de Cozumel, México. *An. Cie. Mar y Limnol.*, 15(2): 195-208.
- Jorgensen, B. 1982. Mineralization of organic matter in the sea bed - role of sulfate reduction. *Nature*, 296: 643-645.
- Jorgensen, B.B., M.F. Isaksen & H.W. Jannasch. 1992. Bacterial sulfate reduction above 100 degrees C in deep-sea hydrothermal vent sediments. *Science*, 258: 1756-1757.
- Julian, D., F. Gaill, E. Wood, A.J. Arp & C.R. Fisher. 1999. Roots as a site of hydrogen sulfide uptake in the hydrocarbon seep Vestimentiferan *Lamellitubrichia* sp. *J. Exp. Biol.*, 202(17): 2245-2257.
- Kennett, James P. 1982. *Marine Geology*. U.S.A. Ed. Prentice Hall, 813 pp.
- Kikkawa, J. 1986. Complexity, Diversity and Stability. En: Kikkawa, J. & D. J. Anderson (Eds.), *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications, Australia, 41-62.
- Kim, C.B. & W. Kim. 1993. Phylogenetic relationships among gammaridean families and amphipod suborders. *J. Nat. Hist.*, 27: 933-946.
- Kirwan, A.D., B.L. Lpphardt Jr., P.P. Niiler & W.R. Johnson. 1996. Circulation on the Louisiana-Texas Shelf Inferred from SCULP Drifter data. *Eos, Transactions, AGU, Ocean Sciences Meeting* 3.
- Klages, M., S. Muyakshin, T. Soitwedel & W.E. Armtz. 2002. Mechanoreception, a possible mechanism for food fall detection in deep-sea scavengers. *Deep-Sea Res. I*, 49: 143-155.
- Knauss, J.A. 1997. *Introduction to Physical Oceanography*. Prentice Hall. N.J. 309 p.
- Knowles, L. L. & S. S. Bell. 1998. The influence of habitat structure in faunal-habitat associations in a Tampa Bay seagrass system, Florida. *Bull. Mar. Sci.*, 34: 125-133
- Knox, G. A. 1986. *Estuarine ecosystems: A systems approach*. Vol. I. CRC Press, USA, 289 pp.
- Koch, H. 1990. Aspects of the population biology of *Traskorchestia traskiana* (Stimpson, 1857) (Amphipoda: Talitridae) in the Pacific Northwest, U.S.A. *Crustaceana*, 59: 35-52.
- Koenemann, S. & J.R. Holsinger. 2000. Phylogenetic analysis of the subterranean amphipod genus *Bactrurus* (Crangonyctidae), using molecular and morphological data. 10<sup>th</sup> Colloquium on Amphipoda, Grecia, *Memorias*, 22-24 pp.
- Krebs, C. 1989. *Ecological Methodology*. Harper Collins Publishers, N.Y., 654 pp.
- Lalli, C. M. & T. R. Parsons. 1997. *Biological Oceanography: an introduction*. Butterworth Heinemann, Great Britain, 177-245 pp.
- Lampit, R. S. 1985. Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Res. I*, 32A: 885-897.
- Laubitz, D.R. 1993. Caprellidea (Crustacea: Amphipoda): towards a new sintesis. *J. Nat. Hist.*, 27, 965-976.
- LeCroy, S. 1995. Amphipod Crustacea III. Family Colomastigidae. *Mem. Hourglass Cruises*, 9: 1-139.
- LeCroy, S. 2000. An illustrated identification guide to the nearshore marine and estuarine gammaridean Amphipoda of Florida. Vol. 1. U.S. Enviromental Protection Agency. WM724. 195 p.
- Lecuanda, C. & L. Ramos. 1985. Distribución de sedimentos en la parte sur del Golfo de México. Informe Técnico No. 2. Laboratorio de Sedimentología, ICMYL, UNAM, 1-23 pp.

- Lecuanda, R. & F.L. Ramos-López. 1998. Delimitación de la plataforma continental mediante un criterio geomórfico. *Rev. Inv. Mar.*, 19(2-3): 75-81.
- Lee, W.Y., M.F. Welch & J.A.C. Nicol. 1977. Survival of two species of amphipods in aqueous extracts of petroleum oils. *Mar. Poll. Bull.*, 8: 92-94.
- Leet, L.D. & S. Judson. 1982. *Fundamentos de Geología Física*. Limusa, México. 452 pp.
- Libes, S.M. 1992. *An introduction to marine biogeochemistry*. John Wiley & Sons, Inc. 733 pp.
- Limeburner, R. R.C. Beardsley, I.D. Soares, S.J. Lentz & J. Candela. 1995. Lagrangian flow observations of the Amazon River discharge into the North Atlantic. *J. Geo. Res.*, 100: 2401-2415.
- Lin, S. & J.W. Morse. 1991. Sulfate reduction and iron sulfide mineral formation in Gulf of Mexico anoxic sediments. *Am. J. Sci.*, 291: 55-89.
- Lincoln, R.J. & D.E. Hurley. 1981. The calceolus, a sensory structure of gammaridean amphipods (Amphipoda Gammaridea). *Bull. Brit. Mus. Misc. Zool.*, 40(4): 103-116.
- Lindeman, D. 1990. New terrestrial amphipods (Crustacea: Amphipoda; Talitridae) from Mexico and Central America. *Can. J. Zool.* 68: 2323-2337.
- Lindeman, D. 1991. Phylogeny and zoogeography of the New World terrestrial amphipods (landhoppers) (Crustacea: Amphipoda; Talitridae). *Can. J. Zool.* 69: 1104-1116.
- Lindström, M. & W. Fortelius. 1992. Factors affecting the horizontal migration of the amphipod *Pontoporeia affinis* Lindström. II. Effects of temperature, salinity and substratum. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 150: 149-162.
- Lockwood, P.M. 1970. The involvement of sodium transport in the volume regulation of the amphipod crustacean *Gammarus duebeni*. *J. Exp. Biol.*, 53: 737-751.
- Lotufo, G.R., J.D. Farrar, L.S. Inouye, T.S. Bridges & D.B. Ringelberg. 2001. Toxicity of sediment-associated nitroaromatic and cyclonitramine compounds to benthic invertebrates. *Env. Tox. Chem.*, 20(8): 1762-1771.
- Lowry, J.K. 1986. The callynophore, a eucaridan peracaridan sensory organ prevalent among the Amphipoda (Crustacea). *Zool. Scripta*, 15(4): 333-349.
- Luoma, S.N. & K.T. Ho. 1993. Appropriate uses of marine and estuarine sediment bioassays. En: Calow, P. (ed.): *Handbook of Ecotoxicology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 193-226.
- MacAvoy, S.E., S.A. Macko & S.B. Joye. 2002. Fatty acid carbon isotope signatures in chemosynthetic mussels and tube worms from gulf of Mexico hydrocarbon seep communities. *Chem. Geol.*, 185: 1-8.
- MacDonald, J.R., G.S. Boland, J.S. Baker, J.M. Brooks, M.C. Kennicutt II & R.R. Bidigare. 1989. Gulf of Mexico hydrocarbon seep communities. *Mar. Biol.*, 101: 235-247.
- MacDonald, J.R., J.F. Reilly, M.L. Gulnasso, J.M. Brooks, R.S. Carney et al. 1990. Chemosynthetic mussels at a brine-filled pockmark in the northern Gulf of Mexico. *Science*, 248: 1096-1099.
- Makhanikova, I. V., G. Chapelle & C. De Broyer. 2001. *Echiuropsus bekmanae* (Amphipoda, Carinogammaridae) from Lake Baikal, retrieved by a new deep-water sampling device. *Hydrobiologia*, 462(1-3): 241-251.
- Maranhao, P., N. Bengala, M. Pardal & J.C. Marques. 2001. The influence of environmental factors on the population dynamics, reproductive biology and productivity of *Echinogammarus marinus* Leach (Amphipoda, Gammaridae) in the Mondego Estuary (Portugal). *Acta Oecol.*, 22(3): 139-152.
- Margalef, R. 1980. *La Biosfera, entre la termodinámica y el juego*. Omega, Barcelona, 238 pp.
- Margolis, L., T.E. McDonald & E.L. Bousfield. 2000. *The Wale Lice* (Amphipoda:

Cyamide) of the Northeastern Pacific region. *Amphipacifica* 2(4): 63-117.

Marques, J.C. & D. Bellan-Santini. 1993. Biodiversity in the ecosystem of the Portuguese continental shelf: distributional ecology and the role of benthic amphipods. *Mar. Biol.*, 115: 555-564.

Martin, J.W. & G.E. Davis. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. Science Series 39, Natural History Museum of Los Angeles, California, 124 pp.

Martínez M.P. & R. García. 2000. *Geografía, aquí y ahora*. Edere, S.A. México. 304 pp.

Mason, C.F. 1991. *Biology of freshwater pollution*. Longman Scientific & Technical, Longman Group, UK, 351 pp.

Masuzawa, T., N. Handa, H. Kitagawa & M. Kusakabe. 1992. Sulfate reduction using methane in sediments beneath a bathyal "cold seep" giant clam community off Hatsushima Island, Sagami Bay, Japan. *Sci. Lett.*, 110: 39-50.

McArthur, A.G. & V. Tunnicliffe. 1998. Modern Ocean floor processes and the Geological record. En: R.A. Mills & K. Harrison (Eds.). *Geological Society Special Publication*. No. 148. Geological Society, London. 271-291.

McConnaughey, B. H. 1978. *Introduction to Marine Biology*. The C. V. Mosby Company. U.S.A.

McGeoch, M.A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biol. Rev.*, 73: 181-201.

McLachlan, A. & E. Jaramillo. 1995. Zonation on sandy beaches. En: Ansell, A. D., R. N. Gibson & M. Barnes (Eds.), *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review*. UCL Press. 305-335.

McLaughlin, P.A. 1980. *Comparative morphology of Recent Crustacea*. Freeman Co., 177 p.

Meglitsch, P.A. & F.R. Schram. 1991. *Invertebrate Zoology*. Oxford University Press, N. Y. 623 p.

Meijering, M.P.D. 1991. Lack of oxygen and low pH as limiting factors for *Gammarus* in Hessian brooks and rivers. *Hydrobiologia* 223: 159-161.

Merino, M. 1986. Aspectos de la circulación costera superficial del Caribe mexicano con base en observaciones utilizando tarjetas de deriva. *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol.*, 13(2): 31-46.

Merino, M. 1997. Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *J. Mar. Syst.* 13: 101-121.

Merrell, W. Jr. & J. Morrison. 1981. On the circulation of the Gulf of Mexico with observations from April 1978. *J. Geo. Res.*, 86(5): 4181-4185.

Miller, R.R. 1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*, 4: 773-802.

Molina, M.A. 1998. Riqueza de especies, abundancia y distribución de crustáceos peracáridos asociados a los principales abanicos costeros del suroeste del Golfo de México. Tesis de Licenciatura, FES Iztacala, UNAM, 125 pp.

Molinari, R.L. 1980. Current variability and its relation to sea-surface topography in the Caribbean Sea and the Gulf of México. *Mar. Geodesy*, 3: 409-436.

Molinari, R.L. & J. Morrison. 1988. The separation of the Yucatan Current from the Campeche Bank and the intrusion of the Loop Current into the Gulf of Mexico. *J. Geo. Res.*, 93: 10645-10654.

Monreal-Gómez, M. & D. Salas de León. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. En: M.F. Lavin (Ed.), *Contribuciones a la Oceanografía Física en México*, Monografía 3, Unión Geofísica Mexicana, 183-199 p.

Morrison, J.M. & W.D. Nowlin. 1977. Repeated nutrient, oxygen, and density sections through the Loop Current. *J. Mar. Res.*, 35(1): 105-128.

Morrison, J.M. & O.P. Smith. 1990. Geostrophic transport variability along the Aves Ridge in the eastern Caribbean Sea during 1985-1986. *J. Geo. Res.*, 95: 699-710.

Morrit, D. & J.I. Spicer. 1999. Developmental ecophysiology of the beachflea *Orchestia gammarellus* (Pallas) (Crustacea: Amphipoda: Talitridae) III. Physiological competency as a possible explanation for timing of hatchling release. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 232(2): 275-283.

Morrone, J.J. 2001. El lenguaje de la Cladística. Dirección General de Publicaciones y Fomento UNAM, 109 pp.

Navarrete, A.J. 1993. Distribución, abundancia y diversidad de los nematodos (Phylum Nematoda) bénticos de la Sonda de Campeche, México. *Rev. Biol. Trop.*, 41: 57-63.

Nelson, K. & C.R. Fisher. 2000. Absence of Cospeciation in Deep-Sea Vestimentiferan Tube Worms and their Bacterial Endosymbionts. *Symbiosis*, 28(1): 1-15.

Nolasco-Montero, E. & A. Carranza-Edwards. 1988. Estudio sedimentológico regional de playas de Yucatán y Quintana Roo, México. *An. Inst. Cien. Mar y Limnol.* 15(2): 49-66.

Nowlin, W. 1971. Water masses and general circulation of the Gulf of Mexico. *Oceanology, Contrib.* 452, 173:178.

Nowlin, W. Jr. 1972. Winter circulation patterns and property distributions. In: *Contributions on the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico* 119-138. L. Capurro & J. Reid (Eds.), Gulf Pub. Co., Houston. USA.

Núñez-Cornú, F.J., R.M. Prol-Ledesma, A. Cupul-Magaña & C. Suárez-Plascencia. 2000. Near shore submarine hidrotermal activity in Bahía Banderas, western Mexico. *Geofísica Int.*, 39(2): 171-178.

O'Day, P.A., S.A. Carroll, S. Randall, R.E. Martinelli, S.L. Anderson, J. Jelinski & J.P. Knezovich. 2000. Metal speciation and bioavailability in contaminated estuary sediments, Alameda Naval Air Station, California. *Environm. Sci. Technol.*, 34(17): 3665-3673.

O'Hanlon, R.P. & T. Bolger. 1997. Aspects of the life history and reproductive biology of the introduced terrestrial amphipod *Arcitalitrus dorrieni* (Hunt) at two sites in Co. Galway, Ireland. *J. Nat. Hist.*, 31: 1175-1202.

Ochoa, J., H. Sheinbaum, A. Badan, J. Candela & D. Wilson. 2001. Geostrophy via potential vorticity inversión in the Yucatán Channel. *J. Mar. Res.*, 59: 725-747.

Olu, K., M. Sibuet, F. Harmegnies, J.P. Foucher & A. Fiala-Médioni. 1996. Spatial distribution of diverse cold seep communities lining on various diapiric structures of the southern Barbados prism. *Progr. Oceanogr.*, 38(4): 347-376.

Ortiz, M. & A. Jimeno. 2001. Guía ilustrada para la identificación de las familias y los géneros de los anfípodos del suborden Gammaridea de la Península Ibérica. *Graellsia*, 57(2): 3-93.

Ortiz, M., Álvarez, F. & I. Winfield. 2002. Caprellid Amphipods: Illustrated key for the genera and species from the Gulf of Mexico and The Caribbean sea. UNAM-FESI. México. 89 pp.

Oshel, P.E., V.J. Steele & D.H. Steele. 1988. Comparative SEM morphology of Amphipod microtrich sensilla. *Crustaceana suppl.*, 13: 100-106.

Page, H.M., C.R. Fisher & J.J. Childress. 1990. the role of suspension-feeding in the nutritional biology of deep-sea mussel with methanotrophic symbiots. *Mar. Biol.*, 104: 251-257.

Pardal, M.A., J.C. Marques, I. Metelo, A.I. Lilleboe & M.R. Flindt. 2000. Impact of eutrophication on the life cycle, population dynamics and production of *Ampithoe valida* (Amphipoda) along an estuarine spatial gradient (Mondego Estuary, Portugal). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 196: 207-219.

Parsons, T. R., M. Takahashi & B. Hargrave. 1995. *Biological Oceanographic Processes*. Butterworth Heinemann, Great Britain, 169-256 pp.

Pelegri, S.P. & T.H. Blackburn. 1994. Bioturbation effects of the amphipod *Corophium volutator* on microbial nitrogen transformations in marine sediments. *Mar. Biol.*, 121: 253-258.

Pequegnat, W. 1972. A deep bottom current on the Mississippi Cone. En: *Contributions on the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico*. Capurro, L. & J. Reid (Eds.), Texas A&M University Oceanographic Studies vol. 2, USA, 65-87 pp.

Pequegnat, W. E., B. J. Gallaway & L. H. Pequegnat. 1990. Aspects of the Ecology of the deepwater fauna of the Gulf of Mexico. *Amer. Zool.*, 30(1): 45-64.

Pérès, J.M. 1982. Zonations. 7-45 Pp. En: Otto Kine. (Ed.). *Marine Ecology. A comprehensive, integrated treatise on life in oceans and coastal waters*. John Wiley & Sons, New York, Vol. V Part I, 642 pp.

Peterson, C. H. 1991. Intertidal zonation of marine invertebrates in sand and mud. *Amer. Sci.*, 79: 236-249.

Phillips, N. W., D. A. Gettleson & K. D. Spring. 1990. Benthic biological studies of the southwest Florida shelf. *Amer. Zool.*, 30(1): 65-76.

Pianka, E.R. 1994. *Evolutionary Ecology*. Harper Collins College Publishers, 5ª Edición, 486 p.

Pica-Granados, Y. & R. Pineda-López. 1991. Oceanografía Física del Golfo de México y Mar Caribe Mexicano 31-78. In: *Oceanografía de mares mexicanos*. De la Lanza-Espino, G. (Ed.), A.G.T., México.

Pica-Granados, Y., M. Ponce-Vélez & M. Barrón-Echaury. 1991. Oceanografía geológica del Golfo de México y Mar Caribe Mexicano 3-29. In: *Oceanografía de mares mexicanos*. De la Lanza-Espino, G. (Ed.), A.G.T., México.

Pickard, G.L. & W.J. Emery. 1996. *Descriptive physical oceanography, an introduction*. Butterworth Heinemann, Great Britain. 320 pp.

Pielou, E.C. 1979. *Biogeography*. John Wiley & Sons, New York, 351 pp.

Pielou, E.C. 1984. *The interpretation of Ecological Data. A primer on Classification and Ordination*. John Wiley & Sons, New York, 263 pp.

Platvoet, D. 1985. Side line organ in Gammarids (Crustacea – Amphipoda). *Beaufortia*, 35(7): 129-133.

Posey, M. H., T. D. Alphin, S. Banner, F. Vose & W. Lindberg. 1998. Temporal variability, diversity and guild structure of a benthic community in the northeastern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.*, 63(1): 143-155.

Powell, E.N., R.D. Barber, M.C. Kennicutt II & S.E. Ford. 1999. Influence of parasitism in controlling the health, reproduction and PAH body burden of petroleum seep mussels. *Deep-Sea Res. I*, 46: 2053-2078.

Prol-Ledesma, R.M. 1999. *El calor de la Tierra*. Fondo de Cultura Económica. México. Núm. 58., 101 p.

Prol-Ledesma, R.M., C. Canet, J.C. Melgarejo, G. Tolson, M.A. Rubio-Ramos, J.C. Cruz-Ocampo, A. Ortega-Osorio, M.A. Torres-Vera & A. Reyes. 2002. Cinnabar deposition in submarine coastal hydrothermal vents, Pacific margin of central Mexico. *Scientific Communications, Economic Geology*, 97: 1-10.

Rabalais, N. N. 2001. Ecosystem Description: <http://www.csc.noaa.gov/products/gulfmex/htmlrabalais.htm>

Rabalais, N., R. Carney & E. Escobar-Briones. 1999. Overview of Continental Shelf Benthic Communities of the Gulf of Mexico, 171-195. In: *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem. Assessment, Sustainability, and Management*. Kumpf, H., K. Steidinger & K. Sherman (Eds.), Blackwell Science, USA.

Rainbow, P. & D.H. Phillips. 1993. *Cosmopolitan Biomonitors of Trace Metals*. *Mar. Poll. Bull.* 26 (11): 593-601.

Ramamoorthy, S. & E.G. Baddaloo. 1995. Handbook of chemical toxicity. Profiles of biological species. Vol. I Aquatic species. Lewis Publishers, 386 pp.

Raz-Guzmán, A., G. De la Lanza & L.A. Soto. 1992. Caracterización ambiental y 13 C del sedimento, detrito, vegetación y carcinofauna del sistema lagunar de Alvarado, Ver., México. *Rev. Biol. Trop.*, 40(2): 215-225.

Reish, D.F. & J.L. Barnard. 1979. Amphipods (Arthropoda: Crustacea: Amphipoda). En: *Pollution ecology of estuarine invertebrates*, C.W. Hart and S.L.H. Fuller, eds. Academic Press, New York. 1-406 pp.

Rex, M. A. 1983. Geographical patterns of species diversity in the deep-sea benthos. En: G.T. Rowe (Ed.), *The Sea*. Vol. 8: 453-472, New York, Wiley Interscience Publish.

Riley, J.P. & R. Chester. 1989. *Introducción a la Química Marina*. AGT Editor, S.A. México, 459 pp.

Roberts, H.H. & P. Aharon. 1994. Hydrocarbon-derived carbonate buildups of the northern Gulf of Mexico continental slope: A review of submersible investigations. *Geo-Marine Lett.*, 14: 135-148.

Roberts, H. H., R. A. McBride & J. M. Coleman. 1999. Outer Shelf and Slope Geology of the Gulf of Mexico : An Overview. In: Kumpf, H., K. Steidinger & K. Sherman (Eds.), *The Gulf of Mexico. Large Marine Ecosystem: Assessment, Sustainability, and Management*. U.S.A. Ed. Blackwell Science, 93-112.

Rosenberg, D.M. & V. Resh. 1993. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman & Hall, New York.

Rowe, G. T. 1971. Observations on bottom currents and epibenthic populations in Hatteras Submarine Canyon. *Deep-sea Res.* 1, 18: 569-581.

Ruiz, R. 1979. *Upwelling North of the Yucatan Peninsula*. Master Thesis of Sciences, Texas A & M University. 86 pp.

Sainte-Marie, B. 1991. A review of the reproductive bionomics of aquatic gammaridean amphipods: variation of life history traits with latitude, depth, salinity and superfamily. *Hydrobiologia*, 223: 189-227.

Salvador, A. 1991. *The Gulf of Mexico Basin*. Vol. J. Boulder, Colorado: Geological Society of America- The Geology of North America (DNAG): 389-444.

San Vicente, C. & J.C. Sorbe. 1993. Biology of the suprabenthic mysid *Schistomysis parkeri* Norman 1892 in the southern part of the Bay of Biscay (Plage d'Hendaye). *Crustaceana*, 65(2): 222-252.

Scott, K.J. & M.S. Redmond. 1989. The effects of a contaminated dredged on laboratory populations of the tubificious amphipod *Ampelisca abdita*. En: Cougill & L.R. Williams (eds.): *Aquatic Toxicology and Hazard Assessment*, Volume 12: 289-303.

Schmitter-Soto, J.J., F.A. Comín, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer et al. 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia*, 467: 215-228.

Schoffeniels, E. & R. Gilles. 1970. Osmoregulation in aquatic arthropods. En: Florin, M. & B. Scheer (eds.), *Chemical Zoology*. Vol. V, Academic Press, New York, 255-286.

Schram, F.R. 1986. Amphipoda. En: Schram, F.R. (ed.) *Crustacea*. Oxford University Press, N.Y., 158-184 pp.

Schram, F.R. & R. Vonk. 2002. *Ingolfiellideorum Catalogus*. World catalogue and bibliography of the Ingolfiellidea. University of Amsterdam, Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics, 33 pp.

Schulz, H.N., T. Brinkhoff, T.G. Ferdelman, M. Hernandez-Marine, A. Teske & B.B. Jorgensen. 1999. Dense populations of a giant sulfur bacterium in Namibian shelf sediments. *Science*, 284: 493-495.

Seibold, E. & W. H. Berger. 1996. *The Sea Floor: an introduction to Marine Geology*. Berlín, Alemania. Ed. Springer-Verlag, 356 pp.

- Sheader, M. 1983. The reproductive biology and ecology of *Gammarus duebeni* (Crustacea: Amphipoda) in Southern England. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 63: 517-540.
- Sheader, M. & F.S. Chia. 1970. Development, fecundity and brooding behavior of the amphipod *Marinogammarus obtusatus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 50: 1079-1099.
- Sheader, M., C.L. Van Dover & T.M. Shank. 2000. Structure and function of *Halice hesmonectes* (Amphipoda: Pardaliscidae) swarms from hydrothermal vents in the eastern Pacific. *Mar. Biol.*, 136: 901-911.
- Sheinbaum, J., J. Candela, A. Badan & J. Ochoa. 2002. Flow structure and transport in the Yucatan Channel. *Geo. Res. Letters*, 29: 101-104.
- Shelton, C.R. & P.B. Robertson. 1981. Community structure of intertidal macrofauna on two exposed Texas sandy beaches. *Bull. Mar. Sci.*, 31: 833-842.
- Shepard, F.P. 1973. *Submarine Geology*. U.S.A. Harper & Row Publishers, 517 pp.
- Sorbe, J.C. 1984. Contribution à la connaissance des peuplements suprabenthiques nèritique sud-Gascogne. Thèse d'Etat, Univ. Bordeaux I, 265 pp.
- Sturges, W., J. Evans, S. Welsh & W. Holland. 1993. Separation of warm-core rings in the Gulf of Mexico. *J. Phys. Oceanogr.*, 23: 250-268.
- Swartz, R.C. 1987. Toxicological methods for determining the effects of contaminated sediment on marine organisms. En: K.L. Dickson, A.W. Maki, and W.A. Brungs (eds.): *Fate and Effects of Sediment Bound Chemicals in Aquatic Systems*. New York, Pergamon Press, 183-198 pp.
- Swartz, R.C., W.A. DeBen, J.K. Jones, J.O. Lamberson & F.A. Cole. 1985. Phoxocephalid amphipod bioassay for marine sediment toxicity. En: R.D. Cardwell, R. Purdy, & R.C. Bahner (eds.): *Aquatic Toxicology and Hazard Assessment: Seventh Symposium*, Philidelphia, PA: American Society for Testing and Materials, 284-307 pp.
- Takeuchi, I. & S. Sawamoto. 1998. Distribution of caprellid amphipods (Crustacea) in the western North Pacific based on the CSK International Zooplankton Collection. *Plank. Biol. Ecol.*, 45(2): 225-230.
- Thiel, M. 1998. Extended Parental Care in Estuarine Amphipods. *Dissertation Abstracts International Part B: Sci. Eng.*, 58(8): 4022.
- Thiel, M. 2000. Population and reproductive biology of two sibling amphipod species from ascidians and sponges. *Mar. Biol.*, 137(4): 661-674.
- Thiel, M., S. Sampson & L. Watling. 1997. Extended parental care in two endobenthic amphipods. *J. Nat. Hist.*, 31: 713-725.
- Thomas, J. 1993. Biological monitoring and tropical biodiversity in marine environments: A critique with recommendations, and comments on the use of amphipods as bioindicators. *J. Nat. Hist.*, 27: 795-806.
- Thomas, J. 1997. Systematics, Ecology and Phylogeny of the Anamixidae (Crustacea: Amphipoda). *Rec. Aus. Mus.*, 49(1): 35-39.
- Torres-Orozco, R.E., C. Jiménez-Sierra, J.L. Buen & A. Pérez-Rojas. 1997. Limnología. En: González, S.E., R. Dirzo & R.C. Vogt (eds.): *Historia natural de Los Tuxtlas*. Inst. Biol., Inst. Ecol., CONABIO, México, 33-41 pp.
- Tunncliffe, V. 1991. The biology of hydrothermal vents: ecology and evolution. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 29: 319-407.
- Tunncliffe, V. & C.M.R. Fowler. 1996. Influence of sea-floor spreading on the global hydrothermal vent fauna. *Nature*, 379(6565): 531-533.
- Uchupi, E. 1975. Physiography of the Gulf of México and Caribbean Sea, 1-64. In: *The Ocean Basins and Margins*. Vol. 3. A. Nairn (ed.), Plenum Press.
- Valerio-Berardo, M.T., M.N. Flynn & Y. Wakabara. 2000. Structure and dynamics of a shelf amphipod taxocenosis in southeastern Brazil. *Bull. Mar. Sci.*, 66(1): 59-72.

Van Dover, C.L. 2000. The Ecology of Deep-Sea Hydrothermal Vents. Princeton University Press, NJ.

Van Dover, C.L., C.R. German, K.G. Speer, L.M. Parson & R.C. Vrijenhoek. 2002. Evolution and Biogeography of Deep-Sea Vent and Seep Invertebrates. *Science*, 294(5558): 1253-1257.

Van Dover, C.L., S.R. Humphris, D. Fornari, C.M. Cavanaugh, R. Collier, et al. 2001. Biogeography and Ecological Setting of Indian Ocean Hydrothermal Vents. *Science*, 294(5543): 818-823.

Vetter, E.W. 1998. Population dynamics of a dense assemblage of marine detritivores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 226(1): 131-161.

Vidal, M., F. Vidal & A. Hernández. 1990. Atlas oceanográfico del Golfo de México, Vol. 2. Instituto de Investigaciones Eléctricas. Cuernavaca, Morelos, 707 pp.

Vidal, M., F. Vidal & J. Pérez-Molero. 1992. Collision of a loop current anticyclonic ring against the continental shelf slope of the western Gulf of Mexico. *J. Geo. Res.*, 97(2): 2155-2172.

Vidal, M., F. Vidal, A. Hernández, E. Meza & J. Pérez-Molero. 1994. Baroclinic flows, transports, and kinematic properties in a cyclonic-anticyclonic-cyclonic ring triad in the Gulf of Mexico. *J. Geo. Res.*, 99(4): 7571-7597.

Villalobos-Figueroa, A. 1982. Decapoda. En: Hulbert, S.H. & A. Villalobos-Figueroa: Aquatic Biota of Mexico, Central America and the West Indies. San Diego State University, San Diego, California, 215-239 pp.

Villalobos-Hiniart, J.L., A. Cantú Díaz-Barriga & E. Lira-Fernández. 1993. Los crustáceos de agua dulce de México. Vol. Esp. XLIV *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 267-290.

Vinogradov, M.E., A.F. Volkov & T.N. Semenova. 1996. Hyperiid Amphipods of the World. Science Publishers, 632 pp.

Vlasblom, A.G. & G. Boiler. 1972. Tolerance of embryos of *Marinogammarus marinus* and *Orchestia gammarellus* to lowered salinities. *Neth. J. Sea Res.*, 5: 334-341.

Vobis, H. 1973. Rheotaktisches Verhalten einiger Gammarus-Arten bei verschiedenen Sauerstoffgehalten des Wassers. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 25: 495-508.

Watling, L. 1983. Peracaridan Disjunct and its bearing on Eumalacostracan Phylogeny with a redefinition of Eumalacostracan Superorders. In: Schram, F. (ed.). *Crustacean Issues I: Crustacean Phylogeny*. A.A. Balkema Publishers, Rotterdam, 213-228 pp.

Weber, A. & B.B. Jorgensen. 2002. Bacterial sulfate reduction in hydrothermal sediments of the Guaymas Basin, Gulf of California, Mexico. *Deep-Sea Res.*, 49: 827-841.

Weihaupt, J.G. 1984. Exploración de los océanos. Introducción a la Oceanografía. Compañía Editorial Continental, S.A. de C.V., México, 640 pp.

Welsh, S. & M. Inoue. 1996. A numerical model of the deep circulation in the Gulf of Mexico. EOS, Transactions, AGU, Ocean Sciences Meeting 3.

Welsh, S. & M. Inoue. 2000. Loop Current rings and the deep circulation in the Gulf of Mexico. *J. Geo. Res.*, 105(7): 16951-16959.

Widdowson, T.B. 1971. Changes in the intertidal algal flora of the Los Angeles area since the survey by E. Yale Dawson in 1956-1959. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 70: 2-16.

Wildish, D.J. 1979. Reproductive consequences of the terrestrial habit in *Orchestia* (Crustacea: Amphipoda). *Int. J. Invert. Rep.*, 1, 9-20.

Wildish, D.J. & D. Peer. 1981. Methods for estimating secondary production in marine Amphipoda. *Canadian J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1019-1026.

Wills, M.A. 1998. A phylogeny of recent and fossil Crustacea derived from morphological characters. En: Fortey, R.A. & R.H. Thomas (ed.): *Arthropod Relationships*. Chapman & Hall, New York, 189-209 pp.

Winfield, I. 1999. Crustáceos peracáridos asociados a praderas de *Ruppia maritima*

(Ruppiaceae) en el sistema lagunar de Alvarado, México. Tesis de Maestría, 157 pp.

Winfield, I., E. Escobar-Briones & F. Álvarez. 2001. Crustáceos peracáridos asociados a praderas de *Ruppia maritima* (Ruppiaceae) en el sistema lagunar de Alvarado, México. An. Inst. Biol. Ser. Zool., 72(1): 29-41.

Worthmuth, J.H., Ressler, P.H., Cady, R.B. & E.J. Harris. 2000. Zooplankton and micronekton in cyclones and anticyclones in the Northeast Gulf of Mexico. Gulf Mex. Sci., 18(1): 23-34.

Wu, R.S.S. & P.K.S. Shin. 1997. Sediment characteristics and colonization of soft-bottom benthos: a field manipulation experiment. Mar. Biol., 128: 475-487.

Yañez-Arancibia, A. 1986. Ecología de la zona costera. AGT. Editores. México, 189 pp.

Zande, J.M. 1999. An ascomycete comensal on the gills of *Bathynnerita naticoidea*, the dominant gastropod at Gulf of Mexico hydrocarbon seeps. Invert. Biol., 118(1): 57-62.

Zengler, K., H.H. Richnow, R. Rosello-Mora, W. Michaelis & F. Widdel. 1999. Methane formation from long-chain alkanes by anaerobic microorganisms. Nature, 401: 266-269.

Zhang, J. 1998. Systematics of the Freshwater Amphipod Genus *Crangonyx* (Crangonyctidae) in North America. Diss. Abst. Int. Pt. B-Sci. & Eng, 58(10): 4662.