



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DISTRIBUCIÓN DE LA ABUNDANCIA DEL
ISÓPODO *Creaseriella anops*
(Creaser, 1936) EN SISTEMAS
ANQUIHALINOS DE QUINTANA ROO,
MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

GUILLERMO SÁNCHEZ RODRÍGUEZ

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ELVA GUADALUPE ESCOBAR
BRIONES



2008



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.

AGRADECIMIENTOS

Por el apoyo institucional del ICMyL UNAM-CU durante las gestiones de los Drs. Antonio Peña Díaz y Adolfo Gracia Gasca y Leticia Rosales para la realización de este proyecto.

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

Por el financiamiento de investigación que cubrió el trabajo de campo DGAPA UNAM: Ecología y biodiversidad de un sistema anquihalino basado en producción quimioautotrófica.

El proyecto Nohoch Nah Chich financiado por el Underwater Survey and Speleological Society non Profit Corporation y en el laboratorio apoyado por el proyecto PAPIIT IN204307-3.

Por el apoyo en el campo y con datos y mapas a Michael Madden director de Underwater Survey and Speleological Society non Profit Corporation, el grupo de exploradores; a Virginia Urbietta, (Facultad de Medicina, UNAM); a Patricia Beddows, (Universidad de McMaster en Canada).

Al Dr. G.T. Rowe, (Texas A & M University en Galveston) por el desarrollo conjunto del modelo conceptual de esta tesis.

A la Dra. Elva Escobar-Briones por su valioso apoyo y dedicación brindados para la realización de este proyecto.

Al Dr. Fernando Álvarez (Instituto de Biología, UNAM) por facilitar artículos y descripciones que fueron de utilidad en la realización de este proyecto.

Al Hidrobiólogo Sergio Castillo (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM) por su ayuda con la metodología empleada en el análisis de nutrientes en la columna de agua.

Al Dr. Javier Alcocer Durand (FES Iztacala, UNAM) por su colaboración en el trabajo de campo, proporcionando datos de mediciones en columna de agua y por sus valiosos comentarios sobre este trabajo.

Al Dr. David Salas de León (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM) por sus valiosos comentarios sobre este trabajo.

Al Dr. José Luis Villalobos Hiriart (Instituto de Biología, UNAM) por sus valiosos comentarios sobre este trabajo.

Al Dr. Francisco Xavier Chiappa Carrara (Facultad de Ciencias, Unidad Sisal, UNAM) por sus valiosos comentarios sobre este trabajo.

DEDICATORIA

*Es la tarde gris y triste.
Viste el mar de terciopelo
y el cielo profundo viste
de duelo.*

*Del abismo se levanta
la queja amarga y sonora.
La onda, cuando el viento canta,
llora.*

*Los violines de la bruma
saludan al sol que muere.
Salmodia la blanca espuma:
miserere.*

*La armonía del cielo inunda
y la brisa va a llevar
la canción triste y profunda
del mar.*

Rubén Darío

*Con afecto a mi familia y amigos que me
acompañaron en esta aventura*

iii Gracias!!!

Guillermo



“Pronto las paredes se apartaron y llegué a un gran espacio abierto; encendiendo otra cerilla, vi que me hallaba en una caverna de enormes arcos, que se extendía en las profundas tinieblas más allá de mi claridad. Vi tanto como se puede ver mientras arde una cerilla”.

*H. G. Wells,
“La Máquina del Tiempo”*

HOJA DE DATOS DEL JURADO

1. Datos del alumno

Sánchez
Rodríguez
Guillermo
55 40 09 67
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
300011188

2. Datos del tutor

Dra
Elva Guadalupe
Escobar
Briones

3. Datos del sinodal 1

Dr
Francisco Xavier
Chiappa
Carrara

4. Datos del sinodal 2

Dr
Javier
Alcocer
Durand

5. Datos del sinodal 3

Dr.
David Arturo
Salas
de León

6. Datos del sinodal 4

Dr
José Luis
Villalobos
Hirirart

7. Datos del trabajo escrito

Distribución de la abundancia del isópodo *Creaseriella anops* en sistemas anquihalinos de Quintana Roo, México
56 p
2008



CONTENIDO



| | Páginas |
|---|---------|
| Índice de Tablas | I |
| Índice de Figuras | II |
| Resumen | III |
| Abstract | IV |
| Introducción | 1 |
| Antecedentes | 5 |
| Ubicación taxonómica de la especie | 6 |
| Diagnóstico de la especie | 7 |
| Área de estudio | 8 |
| Objetivos | 12 |
| Hipótesis | 12 |
| Fundamento | 12 |
| Relevancia de este estudio | 13 |
| Metodología | 14 |
| Clasificación de los sistemas anquihalinos por su abertura y conexión | 14 |
| Trabajo de campo | 15 |
| Caracterización del hábitat | 15 |
| Colecta de isópodos | 16 |
| Trabajo de laboratorio | 16 |
| Cálculo de la distancia de la costa de los sistemas anquihalinos | 16 |
| Factores que describen el hábitat | 16 |
| Características de los isópodos capturados | 17 |
| Análisis de datos | 18 |
| Resultados | 19 |
| Clasificación de los subsistemas anquihalinos por su abertura y conexión | 19 |
| Clasificación de los subsistemas anquihalinos por distancia a la costa | 19 |
| Descripción del hábitat del isópodo <i>Creaseriella anops</i> | 20 |
| Subsistemas con acceso estrecho (Crack House y Dinner Hole) | 20 |
| Subsistemas con acceso Intermedio (Lunas y Sombras, Balam Can Chee y Far Point Station) | 21 |
| Subsistemas con acceso grande (Main Entrance, Maya Azul y Cristal) | 21 |
| Composición elemental C y N orgánicos del sedimento superficial | 24 |
| Subsistemas con acceso estrecho (Crack House y Dinner Hole) | 24 |
| Subsistemas con acceso intermedio (Lunas y Sombras, Balam Can Chee y Far Point Station) | 24 |
| Subsistemas con acceso grande (Main Entrance, Maya Azul y Cristal) | 24 |
| Abundancia del isópodo <i>Creaseriella anops</i> para los diferentes subsistemas anquihalinos | 26 |
| Subsistemas con acceso estrecho (Crack House y Dinner Hole) | 26 |
| Subsistemas con acceso intermedio (Lunas y Sombras, Balam Can Chee y Far Point Station) | 26 |
| Subsistemas con acceso grande (Main Entrance, Maya Azul y Cristal) | 26 |
| Análisis de las tallas de los organismos capturados en cada subsistema anquihalino | 28 |



CONTENIDO



| | Páginas |
|--|----------------|
| Proporción de sexos y estadios de la especie <i>Creaseriella anops</i> en los subsistemas anquihalinos | 30 |
| Subsistemas con acceso estrecho (Crack House y Dinner Hole) | 30 |
| Subsistemas con acceso intermedio (Lunas y Sombras, Balam Can Chee y Far Point Station) | 30 |
| Subsistemas con acceso grande (Main Entrance, Maya Azul y Cristal) | 30 |
| Relación de la talla de los organismos y proporción sexual en <i>Creaseriella anops</i> | 32 |
| Modelo conceptual para las abundancias del isópodo <i>Creaseriella anops</i> en los subsistemas anquihalinos de Quintana Roo | 33 |
| Discusión | 35 |
| Conclusiones | 38 |
| Propuestas para estudios futuros | 39 |
| Literatura citada | 40 |
| APÉNDICE I: Relación entre la cantidad de carbono y nitrógeno presente en los sistemas y el número de organismos capturados | 48 |
| APÉNDICE II: Perfiles de parámetros ambientales medidos con Hydrolab en los subsistemas del presente estudio | 49 |
| APÉNDICE III: Clasificación de subsistemas por el tamaño de acceso | 54 |



ÍNDICE DE TABLAS

| | Paginas |
|--|----------------|
| Tabla 1. Posición geográfica de los sistemas anquihalinos muestreados en el presente estudio | 14 |
| Tabla 2. Clasificación de los subsistemas anquihalinos estudiados por tamaños de la entrada | 19 |
| Tabla 3. Características del hábitat en los subsistemas anquihalinos | 20 |
| Tabla 4. Composición iónica para los subsistemas anquihalinos de Quintana Roo | 21 |
| Tabla 5. Concentración de nutrientes en el agua de fondo de los subsistemas anquihalinos de Quintana Roo | 22 |
| Tabla 6. Tabla de ANOVA comparando las variables ambientales de los subsistemas anquihalinos según el tipo de acceso | 24 |
| Tabla 7. Valores de la composición elemental de carbono y nitrógeno orgánicos en el sedimento superficial ordenados por el tipo de acceso a la cueva, la exposición al exterior y la estructura de la cueva | 25 |
| Tabla 8. Valores de abundancia de isópodos de la especie <i>Creaseriella anops</i> por subsistema y ubicación de la trampa de colecta | 27 |
| Tabla 9. Variación de la tallas de <i>Creaseriella anops</i> para las cuevas de Quintana Roo | 29 |



ÍNDICE DE FIGURAS

| | Páginas |
|---|---------|
| Fig. 1. Clasificación morfológica de los cenotes según Hall | 3 |
| Fig. 2. Diagrama de las partes que componen a un cenote y un sistema anquihalino típicos | 3 |
| Fig. 3. Aumento en la profundidad en los cenotes conforme se alejan de la costa | 4 |
| Fig. 4. Sistemas Nohoch Nah Chich y Dos Ojos, en Quintana Roo mostrando la conectividad de los pasajes subterráneos | 5 |
| Fig. 5. Esquema de <i>Creaseriella anops</i> | 9 |
| Fig. 6. Península de Yucatán | 9 |
| Fig. 7. Mapa de la Península de Yucatán donde se presenta la ubicación geográfica de las sistemas anquihalinos muestreados para el presente estudio | 9 |
| Fig. 8. Mapa del Sistema Nohoch Nah Chich donde se resaltan los sistemas anquihalinos muestreadas para el presente estudio | 10 |
| Fig. 9. Mapa del cenote Maya Azul perteneciente al sistema Naranjal | 10 |
| Fig. 10. Profundidad del la zona de mezcla (haloclina) según la distancia a la costa | 12 |
| Fig. 11. Profundidad del la zona de mezcla (haloclina) y porcentaje de agua marina en los sistemas anquihalinos | 12 |
| Fig. 12. Zonación de las partes de las cuevas para el muestreo de nutrientes en agua | 17 |
| Fig. 13. Abundancia relativa según el tipo de acceso al sistema. | 29 |
| Fig. 14. Medias de las tallas de los organismos según el tamaño de la entrada de la cueva y la porción de la cueva donde se recolectaron | 31 |
| Fig. 15. Proporción de sexos en los sistemas anquihalinos bajo estudio. | 32 |
| Fig. 16. Fig. 16. Proporciones de sexos (incluidos indeterminados, juveniles y hembras ovígeras) según el tamaño de acceso de la cueva donde fueron capturados. | 32 |
| Fig. 17. Diferencias en la talla de los sexos de <i>Creaseriella anops</i> para los subsistemas anquihalinos de Quintana Roo | 33 |
| Fig. 18. Histograma representando intervalos de tamaños y el porcentaje de organismos representado | 34 |
| Fig. 19. Modelo conceptual que describe los factores que afectan los patrones de captura dentro de sistemas anquihalinos | 35 |
| IA. Relación entre la cantidad de carbono presente en los sistemas y el número de organismos capturados. | 49 |
| Fig. IB. Relación entre la cantidad de nitrógeno presente en los sistemas y el número de organismos capturados. | 49 |
| Fig. IIA. Perfiles de parámetros ambientales medidos con Hydrolab en Crack House | 50 |
| Fig. IIB. Perfiles de parámetros ambientales medidos con Hydrolab en Balam Can Chee. | 50 |
| Fig. IIC. Perfiles de parámetros ambientales medidos con Hydrolab en Lunas y Sombras | 51 |
| Fig. IID. Perfiles de parámetros ambientales medidos con Hydrolab en Far Point Station | 51 |
| Fig. IIE. Perfiles de parámetros ambientales medidos con Hydrolab en Main Entrance | 52 |
| Fig. IIF. Perfiles de parámetros ambientales medidos con Hydrolab en Cristal. | 52 |
| Fig. IIG. Perfiles de parámetros ambientales medidos con Hydrolab en Maya Azul | 53 |
| Sistemas con acceso estrecho | 54 |
| Sistemas con acceso intermedio | 55 |
| Sistemas con acceso grande | 56 |



RESÚMEN

El objetivo de este trabajo fue describir la distribución y la abundancia, talla y proporción sexual de *Creaseriella. anops*, un isópodo de la familia Cirolanidae (Dana, 1852) característico de las cuevas de los estados de Yucatán, Quintana Roo y Campeche que habita en la lente de agua dulce y se encuentra adaptado a condiciones de oscuridad total y escaso suministro de alimento. Los isópodos se capturaron por medio de espeleobuceo en ambientes anquihalinos de los sistemas Nohoch Nah Chich, Aktun Ha y Naranjal, ubicados en el estado de Quintana Roo, usando trampas cebadas, se preservaron en etanol al 70% y fueron estudiados en el Laboratorio de Biodiversidad y Macroecología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Para el estudio, los sistemas se clasificaron según el tamaño del acceso a la cueva (estrecha, intermedia y grande), la exposición al exterior (expuesto y cerrado) y estructura (inundados o con anillo de agua). El hábitat del isópodo se caracterizó con mediciones de materia orgánica (carbono y nitrógeno) presente en sedimentos -realizando un análisis elemental-, asimismo con mediciones de nutrientes y iones disueltos en la columna de agua -utilizando curvas de calibración modificadas con matriz de agua dulce-. Se propone un modelo conceptual representando las condiciones que influyen en los números de captura dentro de sistemas de aguas subterráneas como son los sistemas anquihalinos. Se reconoció que el hábitat del *C. anops* está caracterizado por la heterogeneidad en las factores ambientales, y las concentraciones de materia orgánica en sedimentos son similares tanto en los diferentes tipos de cuevas como hacia el interior de las mismas. Las capturas del isópodo *C. anops* fueron más abundante en las cuevas con un tipo de acceso grande, las capturas disminuyeron en las cuevas con acceso intermedios y fueron menos abundantes en las cuevas con acceso estrecho. De la misma manera se observó una alta heterogeneidad en la distribución poblacional de este isópodo hacia el interior y en relación a distancia de la zona de penumbra. Los organismos más pequeños *C. anops* se agrupan en la zona de la entrada de las cuevas, donde las capturas fueron mayores. Se registró la existencia de dimorfismo sexual en *C. anops*, el cual está basado en el tamaño de los organismos, siendo las hembras de esta especie más grandes que los machos. El modelo conceptual propuesto describe la variedad de factores que afectan la captura en las trampas, como es el número de organismos dentro de las cuevas y la dispersión de la pluma de olor del cebo por las corrientes de agua dentro de los sistemas anquihalinos. Los resultados concluyen que la estructura poblacional de *C. anops* presenta variabilidad espacial para los diferentes sistemas anquihalinos y en la ubicación dentro de la cueva. De la misma forma se comprueba que la distribución de los isópodos troglobios de la especie *C. anops* en los sistemas anquihalinos varía con base en la disponibilidad de materia orgánica y varía con cada tipo de cueva (más expuesta o menos expuesta). La variación hacia el interior depende de otros factores tanto biológicos (competencia por alimento, presencia de biofilms) como abióticos.



ABSTRACT

The objective of this work is to describe the distribution and abundances, size and sex ratio of *Creaseriella. anops*, Cirolanidae (Dana, 1852) isopod very common in groundwater systems in Yucatan, Campeche and Quintana Roo states, in the southeast of Mexico. This isopod lives in the freshwater lens and is adapted to darkness and scarce food supply. The isopods were collected by SCUBA diving in anchialine caves of the Nohoch Nah Chich, Aktun Ha y Naranjal systems in Quintana Roo using baited traps; the isopods were conserved in 70% ethanol and studied in the Biodiversity and Macroecology Laboratory of the Marine Sciences and Limnology Institute (ICMyL) of the National University of Mexico (UNAM). For this study, the anchialine systems were classified by the size of the cave entrance (strait size, medium size and large size), exposure to the exterior (exposed and closed) and structure (flooded or with a water-ring). The isopod habitat was characterized with organic matter (organic carbon and nitrogen) contents on sediments -using elemental analysis- as well as nutriments and ionic concentrations dissolved in the water column -using calibration curves modified with a freshwater matrix-. This work is proposing a conceptual model representing the factors that have influence in the capture numbers in the groundwater systems and also in the anchialine systems. The results indicate a heterogenic environment and the organic matter concentrations are quite similar in the three types of caves and also inside the caves. The captures of *C. anops* were highest in the large size entrance caves, the captures decrease in the medium size entrance caves and was smallest in the strait size entrance caves. In the same way there is high heterogeneity of the population distribution of this isopod inside the caves and in relationship to the twilight zone. The smallest isopods were captured in the entrance of the caves where the captures of isopods were the highest. Additionally the existence of sexual dimorphism is reported based in the size of the organisms; the females were larger than the males. The proposed conceptual model describes the factors that affect the trap captures, these factors are the number of isopods inside the caves and the dispersion of the odor plume of the bait due to the groundwater flows that exist in the anchialine systems. The results confirm that the distribution of the troglobitic isopods *C. anops* in anchialine systems varies due to organic matter availability and this distribution differs in every kind of cave (exposed to close). The variation inside to the interior of the cave depends of biologic (food competence, biofilms presence) and abiotic factors.

INTRODUCCIÓN

La fauna que habita los sistemas de cuevas sumergidas (cenotes, sistemas anquihalinos y cuevas marinas) está adaptada a la oscuridad total y al suministro escaso de alimento (Sket, 1996; Oseguera, 1999 Bishop *et al.* 2004). Los crustáceos junto con los peces son los componentes faunísticos conspicuos (Yager, 1981 y 1987; Holsinger, 1988; Iliffe, 1992b; Escobar *et al.* 2002; Iliffe, 2002). Los isópodos (Creaser, 1936; Notenboom, 1981; Iliffe, 1993; Iliffe & Botosaneanu, 2006, Botosaneanu & Iliffe, 1997 y 2000), anfípodos (Iliffe, 1993), y decápodos (Hobbs & Hobbs, 1976; Escobar-Briones, 1997; Calado *et al.* 2004) son entre otros los más diversos. En los sistemas compuestos por cenote-caverna-cueva se ha observado el desarrollo de una biota particular, en especial en los pasajes sumergidos de las cuevas (Sánchez, 1998).

Iliffe (1986) y Holsinger (1988) mencionan la posibilidad de que los organismos troglobios acuáticos hayan evolucionado de especies marinas y se considera que el género *Cirolana* se encuentra en hábitats marinos (Creaser, 1936; Johnson, 1976; Notenboom, 1981; Bruce 1991; Wong & Moore, 1996, Bruce, 2004; Bruce & Brandt, 2006). La transición del hábitat marino al dulceacuícola se repite de manera independiente en todos los grupos de isópodos, y las adaptaciones al medio dulceacuícola aparecen en diferentes niveles filogenéticos (Wilson, 2008). Margalef (1983) menciona las características que comparten los organismos de aguas subterráneas con los de mar profundo, entre otras, indica que son organismos con tasa de renovación lenta y de metabolismo bajo. Es por esto que la presencia del género *Creaseriella* en sistemas anquihalinos se vincula a una migración proveniente del mar (Creaser, 1936).

Los trabajos de Edler & Dodds (1996) han reconocido que los isópodos troglobios pueden excretar nitrógeno que estimula el número de bacterias, logran alterar los sedimentos e incrementar el transporte de nutrientes, pueden consumir bacterias directamente, manteniendo las poblaciones bacterianas en crecimiento exponencial y logran alterar el detritus de manera que incrementan la acción de bacterias asociadas en los ambientes subterráneos. Además, los isópodos pueden ser utilizados como indicadores de la calidad del agua de los ecosistemas que habitan (Dodds, 2002). El papel de carroñero (Creaser, 1936 y Oseguera, 1999), similar al de los isópodos de mar profundo como *Bathynomus giganteus* y *B. doederleini* (Barradas-Ortiz *et al.* 2003) e isópodos troglobios, como *Bahalana geracei* (Carpenter, 1981) permite un flujo de energía rápido de la materia importada de los sistemas con luz hacia los descomponedores en el sedimento, en un ecosistema donde las tramas alimenticias son generalmente simples, presentan pocos niveles tróficos y en ellas se evita la pérdida de energía de un nivel a otro, asegurando una alta eficiencia de transferencia (Álvarez *et al.* 2000).

Los cenotes son los ecosistemas acuáticos distintivos de la Península de Yucatán y son la principal fuente de abastecimiento de agua dulce para las poblaciones humanas y la vida salvaje en la península de Yucatán (Alcocer *et al.* 1998; Suárez-Morales & Rivera-Arriaga, 1998 Schmitter-Soto *et al.* 2002 a,b; MacSwiney *et al.* 2007).

Estos cuerpos de agua se vincularon a centros ceremoniales y urbanos de la cultura Maya antigua dada la falta de ríos superficiales en la Península de Yucatán (Hall, 1936; Pohlman *et al.* 1999; Schmitter-Soto *et al.* 2002b). El término "cenote" proviene del maya *tzonot* (Hall, 1936), que se refiere a cuerpos acuáticos epigeos (Cervantes Martínez *et al.* 2002) generados de la disolución y colapso de las rocas calizas (Gaona-Viscayno *et al.* 1980; Alcocer *et al.* 1998, Suárez-Morales & Rivera-Arriaga, 1998, Cervantes Martínez *et al.* 2002; Schmitter-Soto *et al.* 2002a).

Los tres factores que se asocian a la formación de los cenotes son (Schmitter-Soto *et al.* 2002a):

- 1) una cobertura significativa del suelo que incrementa la concentración de CO₂, y que se relaciona a la capacidad para disolver las rocas.

- 2) la mezcla de agua dulce y salada que incrementa la reactividad de la aragonita y la calcita.
- 3) una concentración elevada de H₂S consecuencia de la reducción de la materia orgánica acumulada, la cual provoca la disolución de la roca caliza.

Así mismo el impacto del meteorito en la región de Chicxulub hace 65 Ma se relaciona con la formación de un patrón espacial de cenotes, una banda semicircular de 180 km, en la región noreste de la Península de Yucatán (Perry *et al.* 1995; Sharpton *et al.* 1992).

Saltsman (1995) menciona que uno de los mecanismo de formación de los cenotes es la fluctuación que presenta el nivel del mar durante los periodos glacial-interglacial, (particularmente durante el Pleistoceno), lo cual generó regresiones marinas que provocaron el colapso de los techos de las galerías de las cuevas. Cuando descendió el nivel del mar, también lo hizo el acuífero, aumentando de esta manera la profundidad de la disección kárstica, dejando cuevas donde los techos pueden derrumbarse, formando cenotes. Cuando terminó el periodo glacial, el nivel del mar aumentó nuevamente e inundó las cavidades ya formadas.

Los cenotes se clasifican según Hall (1936) en cuatro tipos (Fig. 1):

- 1) abiertos con paredes verticales
- 2) tipo aguadas,
- 3) con forma de cántaro y
- 4) cuevas (que en ocasiones forman sistemas anquihalinos)

Alcocer *et al.* (1998) consideran que para una clasificación de cenotes deben considerar las características del agua y reconocen que los más comunes son los que presentan aguas cristalinas, arenas limpias y/o fondos rocosos y masas de aguas homogéneas y bien oxigenadas, que contrastan con los que presentan aguas estancadas, turbias y presentan una estratificación térmica. Entonces, basándose en las características hidrogeoquímicas, Schmitter-Soto *et al.* (2002a) menciona que los cenotes jóvenes son lóticos y presentan una buena conexión con el acuífero a través de fracturas, provocando que el agua fluya de manera horizontal y que su tiempo de residencia sea corto. Los cenotes más viejos son lénticos, y el flujo y recambio de agua es lento por el bloqueo de la conexión con el acuífero, restringiendo el intercambio de agua subterránea, el cual solo se da a través de los poros de las rocas.

La zonación que se observa en los cenotes incluye tres zonas, una expuesta, que es la entrada del cenote, una zona de penumbra y una zona de oscuridad total que pertenece a la cueva. (Fig. 2). Un fenómeno que se observa en los cenotes es que tienden a ser más profundos conforme aumenta la distancia a la costa (Beddows, 2004) (Fig. 3) reportándose profundidades de hasta 125 m en cenotes alejados a la costa (Socki *et al.*, 2002).

La materia orgánica que se encuentra en los cenotes tiene origen tanto autóctono como alóctono (Schmitter-Soto *et al.* 2002a). La primera se genera por fotosíntesis en el cenote y se ejemplifica por el microfitobentos y la vegetación vascular marginal, también es producida por bacterias quimioatrotóricas que viven en el interior de las cuevas (Pohlman *et al.* 1997). La segunda ingresa a los cenotes acarreada durante la época de lluvias por lixiviación de los suelos, la caída de materia vegetal y residuos antropogénicos (Schmitter-Soto *et al.* 2002a).

La exportación de materia orgánica de origen fotosintético (terrestre y acuático) se efectúa desde el cenote, en la zona de penumbra la materia orgánica que ingresa se distribuye desde las zonas bien iluminadas hacia el interior de las cuevas en oscuridad total (Sánchez, 1998). Esta materia orgánica entra a los sistemas anquihalinos en forma disuelta y/o particulada y es procesada por bacterias nitrificadoras y metanotróficas (Pohlman *et al.* 1997; Eichel *et al.* 1993)

De acuerdo a Sánchez (1998), en estos ecosistemas el aporte de nutrimentos por parte de ecosistemas adyacentes llega a ser importante, y en general, el flujo llega a ser mayor o más concentrado en las cuevas. Los cenotes, al estar en contacto con el aire pueden presentar mejores

condiciones de oxigenación que las cuevas; además, las plantas terrestres que circundan los cenotes aportan nutrientes. Sin embargo, la productividad se mantiene baja a causa de la naturaleza caliza del terreno que provoca una rápida precipitación del fosfato (Sánchez, 1998).

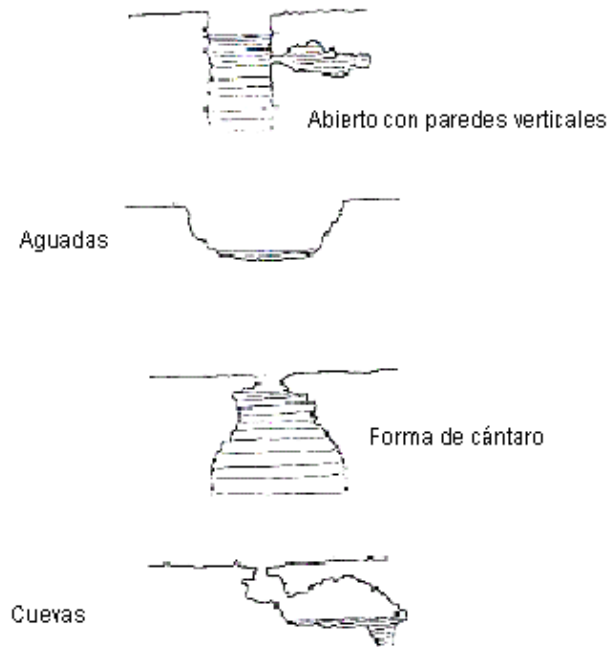


Fig. 1. Clasificación morfológica de los cenotes según Hall (Tomado y modificado de Suárez-Morales & Rivera Arriaga, 1998)

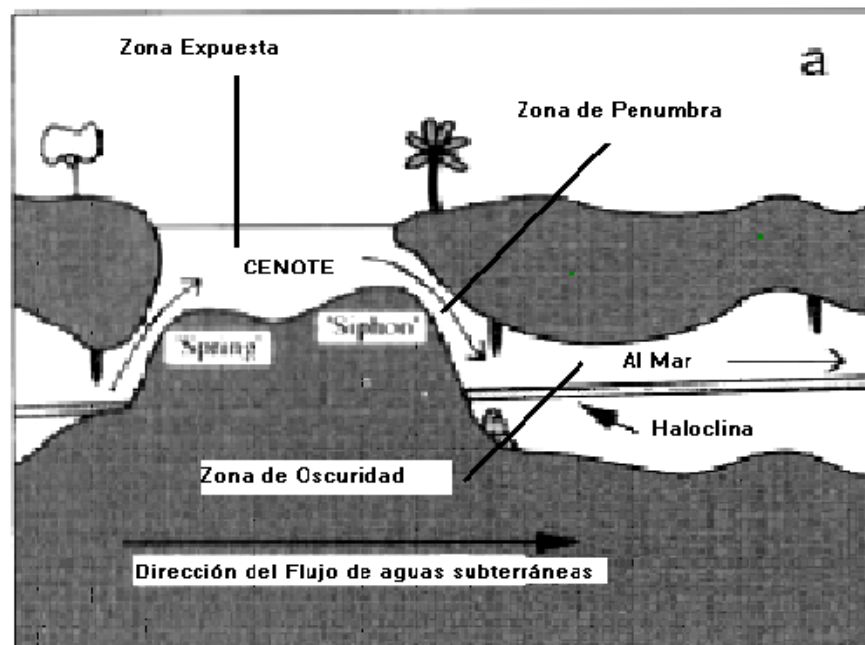


Fig. 2. Diagrama de las partes que componen a un cenote y un sistema anquihalino típicos (Tomado y modificado de Pohlman *et al.* 1997)

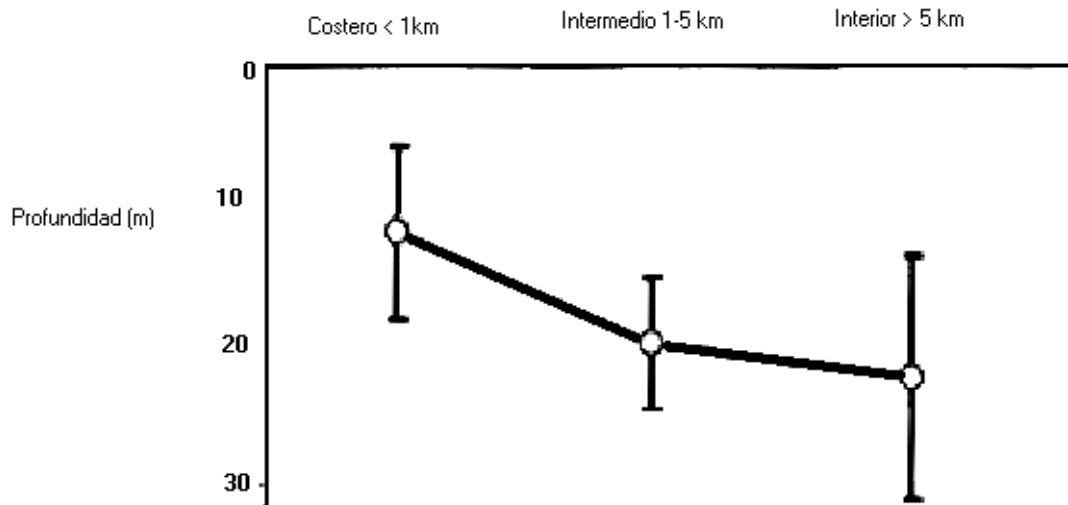


Fig. 3. Aumento en la profundidad promedio de los sistemas de cuevas sumergidas conforme se alejan de la costa (Tomado y modificado de Beddows, 2004)

Las cuevas inundadas en Yucatán se caracterizan por constituir extensos sistemas de galerías laberínticas (Beddows, 2004) interconectadas por pasajes paralelos y perpendiculares a la línea de costa (Gerrard, 2002; Sánchez *et al.* 2002) (Fig. 4). Los cenotes costeros tienen influencia del mar, al igual que un estuario y se les denomina sistemas anquihalinos (Iliffe, 1992a); la característica principal de los sistemas anquihalinos es la presencia de aguas salinas con una exposición restringida al exterior, mostrando influencia tanto marina como dulceacuícola y terrestre (Stock *et al.* 1986). Estos sistemas presentan una lente de agua dulce cerca de la superficie y una haloclina bajo la cual la salinidad se incrementa a niveles salobres o completamente marinos (14 a 35 ppt) (Iliffe, 1993) radicando la importancia de la haloclina en el hecho de que aísla las capas de agua e impide o dificulta el flujo de materia orgánica, gases y sustancias disueltas, así como también separa comunidades de organismos dulceacuícolas de los marinos (Torres Talamante, 2006).

Por su extensión destacan en el estado de Quintana Roo los sistemas Naranjal (15,480 m), Nohoch Nah Chich (13,380 m), el Sac Actun (con valores citados por Iliffe (1992a; 1992b) para los cenotes Sac Actuc 4,500 m y Carwash 2,590 m).

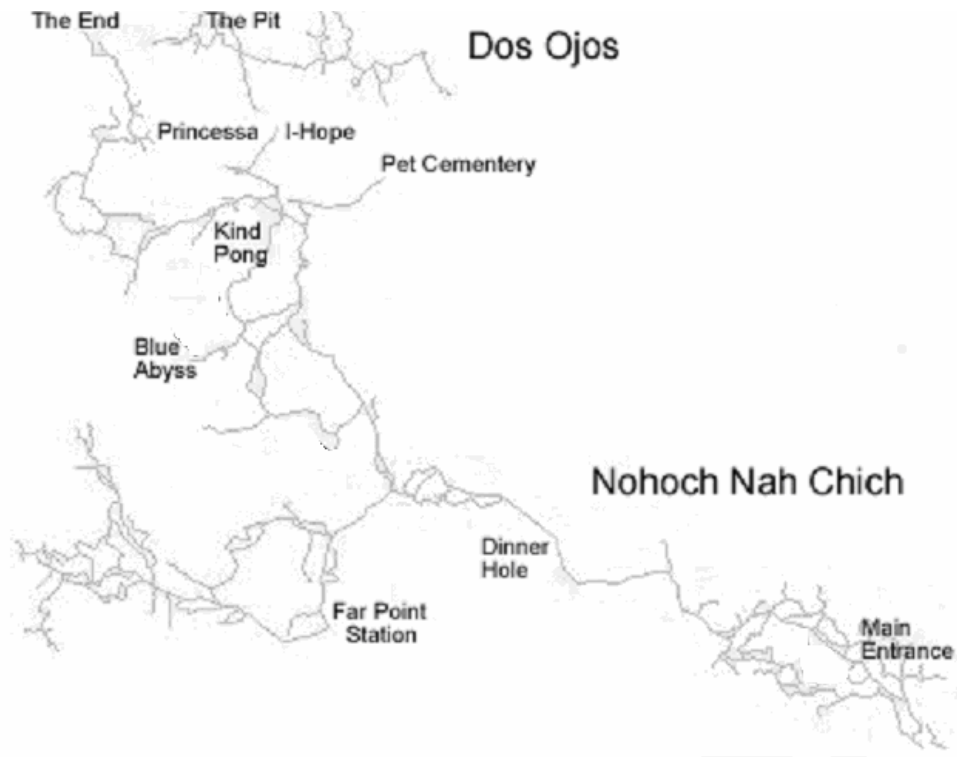


Fig. 4. Sistemas Nohoch Nah Chich y Dos Ojos mostrando la conectividad de los pasajes subterráneos (Tomado y modificado de Dive Site Videos, 2005)

ANTECEDENTES

La fauna troglobia de la región se cita en los listados de Iliffe (1992a, 1993) y Schmitter-Soto *et al.* (2002a y 2002b). La riqueza de especies endémicas es elevada y se ha descrito por Creaser (1936), Furtos (1936), Hubbs (1938), Hobbs (1979), Yager (1981), Kensley (1988), Kornicker & Iliffe (1989), Bowman & Iliffe (1988), Fiers *et al.* (1996) Escobar-Briones *et al.* (1997), Rocha *et al.* (1998; 2000), Pesce & Iliffe (2002), Álvarez *et al.* (2005), Suárez-Morales *et al.* (2006) y Mejía Ortiz *et al.* (2007a) entre otros.

Los estudios sobre isópodos troglobios en México son numerosos, Kensley *et al.* (2005) mencionan la existencia de 15 especies de isópodos que habitan en cuevas de México; Bowman (1975a) resalta el hecho de que en este país es donde más especies de isópodos de aguas subterráneas de la familia *Cirolanidae* se conocen con 8 especies endémicas en México. Rioja (1953) realizó una revisión sobre las especies de la familia *Cirolanidae* que se encuentran en México. También se han descrito especies de cirolánidos y otras familias de isópodos troglobios que se han encontrado en el país, principalmente en la parte norte y los estados de Veracruz y Chiapas en los trabajos de Bolivar y Pieltain (1950); Cole & Minckley (1966 y 1970); Argano (1972, 1973 y 1977); Magniez (1972 y 1973); Bowman (1975a, b y c); Contreras-Balderas & Purata-Velarde (1982); Schultz (1994) y Botosaneanu *et al.* (1999).

Los estudios sobre isópodos troglobios en la península de Yucatán son diversos, comenzando con los trabajos de Creaser (1936) y siguiendo con los de Bowman (1987), Botosaneanu & Iliffe (1997; 1999; 2000 y 2002) e Iliffe & Botosaneanu (2006). Iliffe (2007) mencionan la existencia de 7 especies de isópodos troglobios (*Metacirolana mayana* (Bowman, 1987), *Anopsilana yucatanana* (Botosaneanu & Iliffe, 2000), *Creaseriella anops* (Creaser, 1936), *Haptolana bowmani* (Botosaneanu & Iliffe, 1997), *Haptolana yunca* (Botosaneanu & Iliffe, 2000) y *Yucatalana robustispina* (Botosaneanu & Iliffe, 1999)) que habitan en cuevas anquihalinas y cenotes de la península de Yucatán.

En el caso particular del isópodo *Creaseriella anops* los trabajos se reducen a la descripción de la especie (Creaser, 1936), una revisión y adición de datos descriptivos por Rioja (1953) y Pérez-Aranda (1984) y a la descripción de las estructuras sensoriales del cefalón utilizando microscopía electrónica de barrido (MEB) realizadas por Oseguera (1999) y Escobar *et al.* (2002).

C. anops se ha recolectado en agua dulce (Creaser, 1936; Iliffe, 1993) salobre y marina (Oseguera, 1999; Escobar *et al.* 2002) de sistemas anquihalinos de los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo (Reddell, 1981) conectados con cenotes (Creaser, 1936), siendo una especie dominante dentro de estos ambientes (Oseguera, 1999).

Rioja (1953) menciona que el género *Creaseriella* presenta afinidades con el género *Faucheria*, el cual se encuentra en sistemas kársticos de Europa debido a que ambos géneros pueden enrollar su cuerpo, presentan la lámina frontal en forma de raqueta, carecen de ojos, presentan tres apéndices ciliados en la lámina interna de las maxilas del primer par; poseen un órgano dactilopódico, la lacinia mobilis es redondeada con espinas en el borde, el maxilípodo carece de epipodito y el lóbulo masticador de este apéndice presenta ganchos. Asimismo, Cole & Minckley (1970) mencionan que la capacidad de enrollarse la comparte con el género *Sphaerolana* que se encuentra en la región de Cuatro Ciénegas, Coahuila (México), pero estos autores indican que no existe una relación cercana entre estos dos géneros y que la mayoría de las semejanzas son superficiales, como resultados de una evolución paralela (convergencia al medio troglobio).

Las características físico-químicas de los cenotes y la fauna de estos ecosistemas en la Península de Yucatán los llevaron a cabo Pearse, (1936 y 1938) Pearse *et al.* (1936), Hall, (1936) Creaser (1936 y 1938) y Furtos (1936) en exploraciones financiadas por el Carnegie Institution of Washington. La hidrodinámica y algunos de los procesos hidroquímicos de sistemas anquihalinos de

la península de Yucatán los realizaron Alcocer *et al.* (1998); Schmitter-Soto *et al.* (2002a) y Beddows (2004); las características limnológicas de los cenotes fueron descritas por Cervantes-Martínez *et al.* (2002), Torres-Talamante (2006) y Mejía Ortiz *et al.* (2007b) el fitoplancton por Sánchez *et al.* (2002). La vegetación adyacente y la flora fitoplanctónica de los cenotes son listados por Schmitter-Soto *et al.* (2002a, b).

UBICACIÓN TAXONÓMICA DE LA ESPECIE.

Creaseriella anops (denominado así en los trabajos de Schultz, 1969; Kensley & Schotte, 1989; Iliffe, 1993; Botosaneanu & Iliffe, 2000) es el nombre con el que se conoce a esta especie actualmente y que cae en sinonimia con *Cirolana anops* (Creaser, 1936; Iliffe, 1993).

Creaseriella anops (Creaser, 1936) pertenece al subphylum Crustacea, orden Isopoda y a la familia Cirolanidae (Martin & Davis, 2001). Su ubicación taxonómica es la siguiente:

Phylum **Arthropoda** von Siebold, 1845.

Subphylum **Crustacea** Brünnich, 1772.

Clase **Malacostraca** Latreille, 1802.

Subclase **Eumalacostraca** Grobben, 1892.

Superorden **Peracarida** Calman, 1904.

Orden **Isopoda** Latreille, 1817.

Suborden **Flabellifera** Sars, 1882.

Familia **Cirolanidae** Dana, 1852.

Género ***Creaseriella*** Rioja, 1953.

Especie ***Creaseriella anops*** Creaser, 1936

Diagnosís de la especie.

Creaseriella anops es un isópodo pequeño con longitud total (LT) de 15 a 18 mm, algunos adultos alcanzan los 23 mm; las hembras son generalmente más grandes que los machos; en el estado juvenil se encuentran organismos entre 7 a 9 mm de LT. La especie es troglobia y carece de pigmentación en todo el cuerpo, su color es blanco-beige. *C. anops* carece de ojos y es capaz de enrollar su cuerpo, el cual se divide en tres secciones: cefalón, pereión y pleotelson (Fig. 5). El cefalón, de forma oblonga, posee un par de antenas -cuyo flagelo se divide en cuarenta segmentos y el pedúnculo presenta cinco artejos- y un par de anténulas las cuales presentan dos artejos en el pedúnculo y un flagelo dividido en veintiséis segmentos.

El pereión está dividido en seis somitas torácicas. El pleotelson presenta cinco somitas que se fusionan al telson, el cual presenta una forma redondeada y con crenulaciones. Los urópodos son redondeados terminados en espinas y setas distales y se localizan en posición lateral al telson. Este isópodo presenta siete pares de pleópodos redondeados, que en el caso de los machos presentan dos estiletes copulatorios en el segundo par. Las hembras, similares a los machos, presentan oostegitos (Creaser, 1936) en posición ventral del pleotelson.

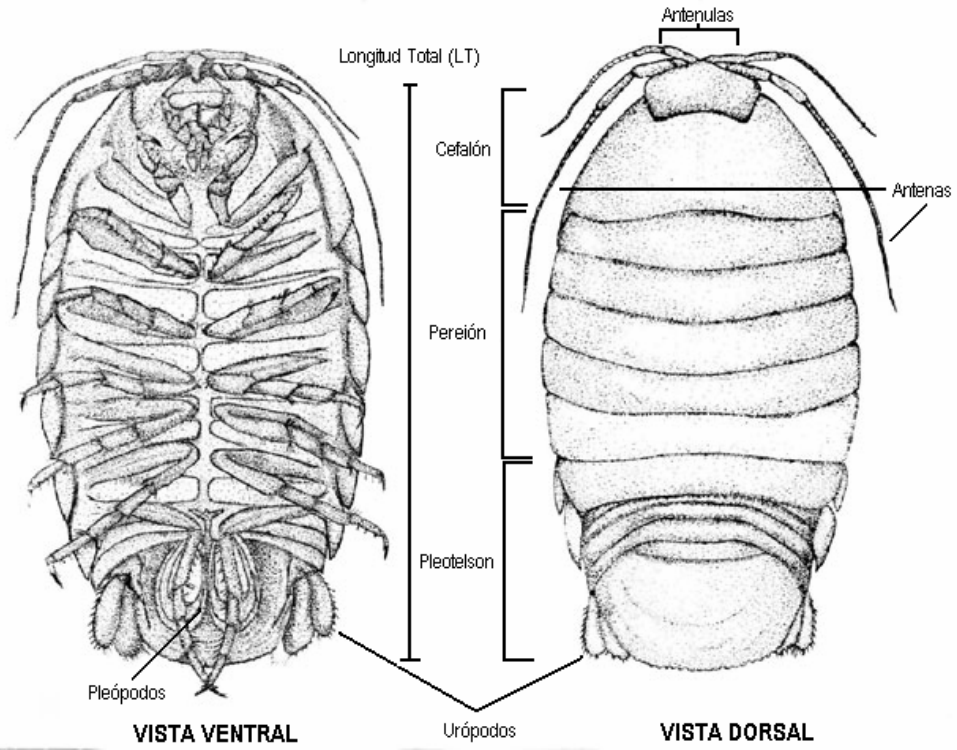


Fig. 5. Esquema de *Creaseriella anops* (Tomado y modificado de Pérez-Aranda, 1984)

ÁREA DE ESTUDIO

La región de estudio comprende la parte noreste del estado de Quintana Roo, cercana a la zona turística de Tulum. Esta región es una plataforma kárstica sin ríos superficiales (Tulaczyk *et al.* 1993; Iliffe, 1992a; 1993), donde el mineral más común es el carbonato de calcio (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga, 1998). La elevación promedio actual de la plataforma de la península de Yucatán es de 10 m sobre el nivel del mar (Schmitter-Soto *et al.* 2002 a, b), el relieve de la región no sobrepasa los 200 m sobre el nivel del mar (Maderey, 1967), alcanzándose la mayor elevación en la sierra de Tikul, estructura prominente en el centro de la península (Escobar Nava, 1986; Schmitter-Soto *et al.* 2002 a, b) que alcanza los 150 m (Escobar Nava, 1986).

El desarrollo paleogeográfico de la península se caracteriza porque durante el Plioceno la parte central de la península se encontraba por encima del nivel del mar (Suárez-Morales & Rivera Arriaga 1998). En el Pleistoceno emergió alrededor de esta porción un margen costero que abarca la parte norte de los estados de Yucatán y Quintana Roo. La última invasión del mar del Pleistoceno que cubrió el norte de la península se dio durante el periodo glacial conocido como Yarmouth, cuando el nivel del mar se encontraba 30 m por encima del actual; en esa época la línea costera estaba en la base de la Sierra de Tikul (Suárez-Morales & Rivera Arriaga 1998).

Los sistemas anquihalinos de esta región resultaron de la disolución de la rocas calizas del Pleistoceno (Stoessell, 1989). Los sedimentos de la península de Yucatán son calcáreos de origen marino originados durante el Cenozoico (Schmitter-Soto *et al.* 2002; Pacheco-Martínez & Alonzo-Salomón, 2003) de arrecifes coralinos del Mioceno y del Plioceno (Oseguera, 1999) y del Pleistoceno (Back *et al.* 1986).

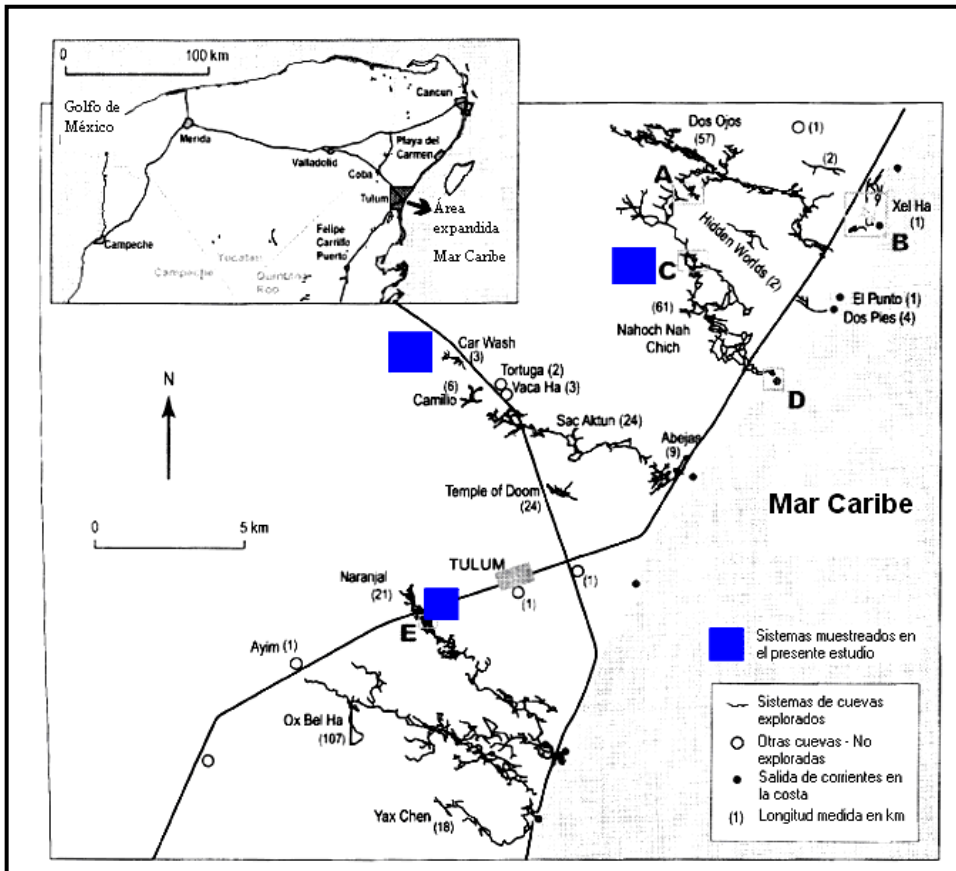


Fig. 7. Mapa de la Península de Yucatán donde se muestra la ubicación geográfica de las sistemas anquihalinos muestreados para el presente estudio (Tomado y modificado de Beddows, 2004)



Fig. 6. Península de Yucatán (Tomado de Iliffe, 2005)

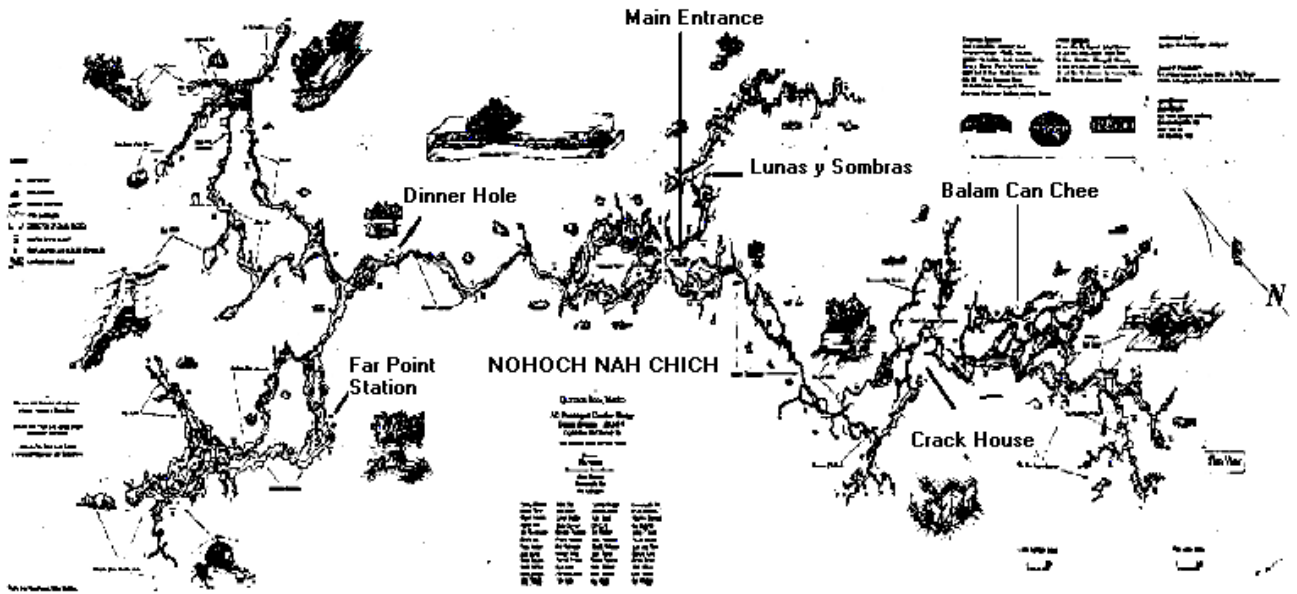


Fig. 8. Mapa del Sistema Nohoch Nah Chich donde se resaltan las subsistemas anquihalinos muestradas para el presente estudio (Tomado y modificado de Hutchenson, 1994.)

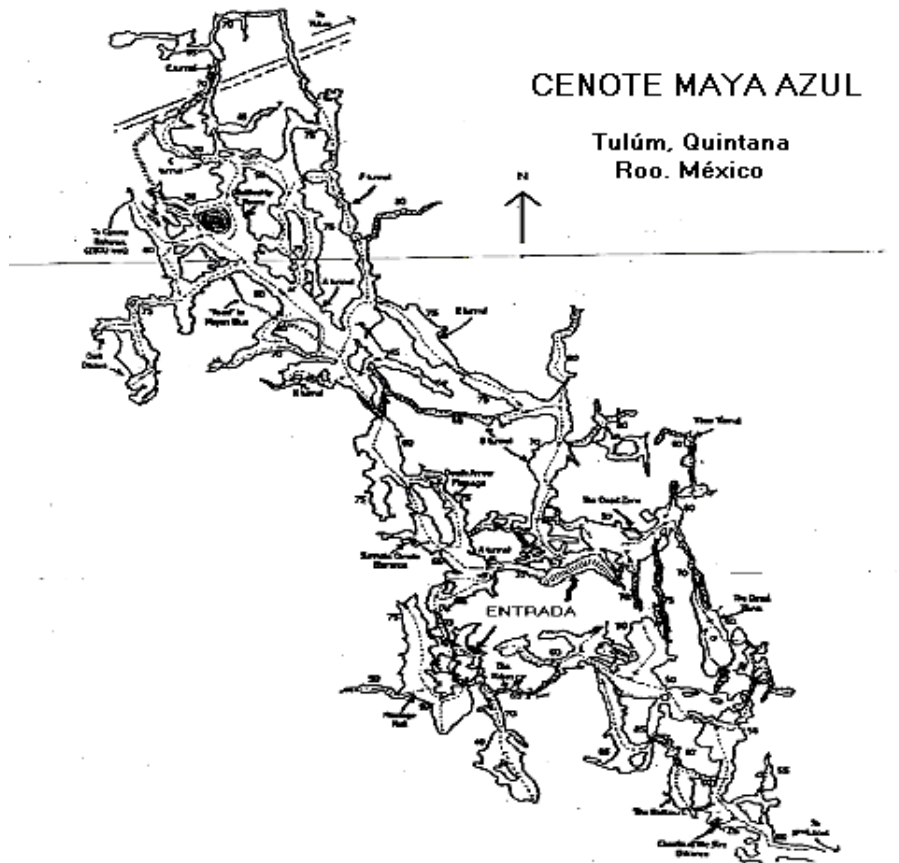


Fig. 9. Mapa del cenote Maya Azul perteneciente al sistema Naranjal (Tomado y modificado de Coke *et al.* 1993).

El clima de la península de Yucatán es cálido subhúmedo con lluvias en verano (García, 1988). En la parte noreste de Quintana Roo, el clima corresponde a Aw_2 , el más húmedo dentro del tipo de clima Aw (García, 1988) donde se han reconocido tres temporadas: la temporada cálida y seca (Marzo-Mayo), la temporada de tormentas de invierno (Noviembre-Febrero), y la temporada de lluvias (Junio-October) (Schmitter-Soto *et al.* 2002 a, b). La media anual de la temperatura del aire es de 26.1°C con un mínimo de 5°C y un máximo de 42.5°C (Schmitter-Soto *et al.* 2002a). La precipitación media anual es de $1,000\text{ mm año}^{-1}$ (Back & Hanshaw, 1970), la máxima ocurre en Septiembre con valores medios de 232 mm^{-1} (Schmitter-Soto *et al.* 2002).

La península de Yucatán presenta tres cuencas hidrológicas principales: la cuenca criptorréica –cuenca con un drenaje oculto que presenta corrientes subterráneas y que es común en áreas kársticas (Wilson & Moore, 1998; Doods, 2002),- sobre el estado de Yucatán y norte de Quintana Roo; la del río Hondo, en el sur de Quintana Roo; y la de Champoton, en Campeche. Es en la cuenca criptorréica donde se encuentra la mayor parte de los cenotes de la península (Schmitter-Soto *et al.* 2002b). El acuífero de la península de Yucatán es de tipo kárstico con alta permeabilidad y bajo gradiente hidráulico (Back, *et al.* 1986; Tulaczyk *et al.* 1993; Marín *et al.* 2001), sin escurrimiento superficial (Maderey, 1967). El agua dulce es subterránea, una lente que flota sobre la marina (Tulaczyk *et al.* 1993; Steinich *et al.* 1996), se mueve constantemente en dirección al mar (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga, 1998) descansando sobre la intrusión de agua salada (Tulaczyk *et al.* 1993) la cual se ha encontrado hasta los 110 km tierra adentro (Steinich & Marín, 1996; Perry *et al.* 1995).

El efecto de las mareas influye la dinámica costera (Stoessell *et al.* 2002) pero es insignificante a pocos kilómetros tierra adentro (Moore *et al.* 1993), las fluctuaciones de mareas diarias a lo largo del mar Caribe es de 0.3 m a distancias de 2 km de la costa, (Stoessell, 1995). Las capas dulce y marina se encuentran separadas por una haloclina cuya profundidad es variable (Stock *et al.* 1986) encontrándose a menos de 5 m cerca de la costa y por abajo de 20 m lejos de la costa (Beddows, 2004) (Fig. 10). La profundidad de la haloclina y con ella el espesor de la lente de agua dulce se incrementa con la distancia tierra adentro (Iliffe, 1992a). El ancho de la lente de agua dulce es menor a 70 m en la región continental del noreste de la Península de Yucatán (Stoessell *et al.* 2002) (Fig. 11). La profundidad a la que yace el agua marina en los acuíferos costeros depende de la altura del nivel del agua dulce, de la densidad del agua marina y de la distancia a la costa (Suárez-Morales & Rivera-Arriaga, 1998). La distancia de la costa a la que se encuentran las galerías del sistema anquihalino es importante debido a que a una misma profundidad con respecto a la superficie la salinidad disminuye conforme se aleja de la costa (Sánchez *et al.* 2002).

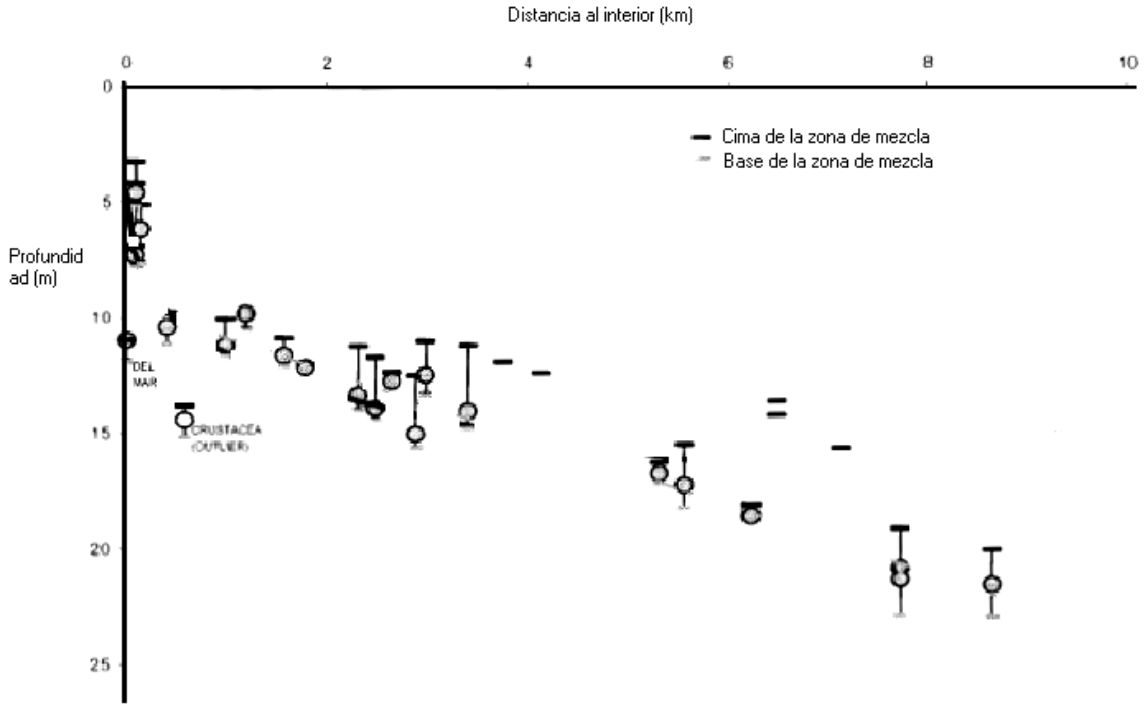


Fig. 10. Profundidad de la zona de mezcla (haloclina) según la distancia a la costa (Tomado y modificado de Beddows, 2004)

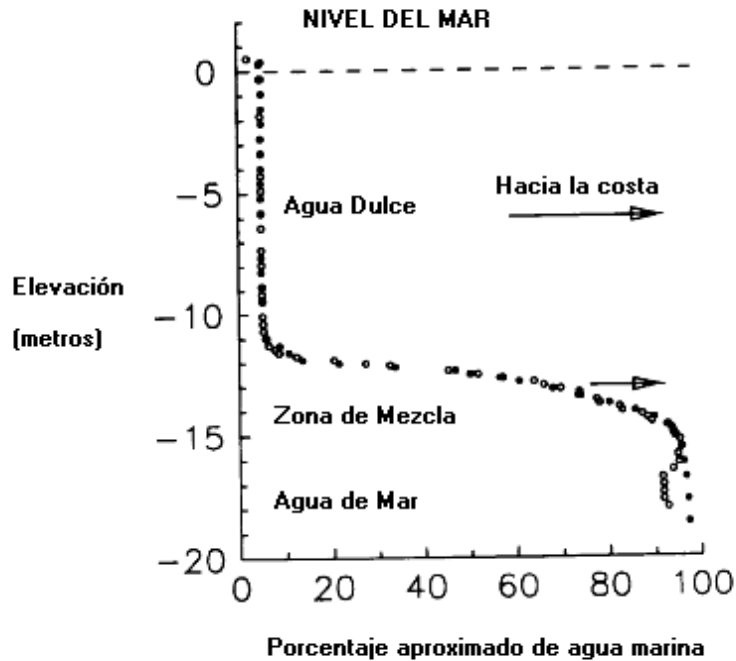


Fig. 11. Profundidad de la zona de mezcla (haloclina) y porcentaje de agua marina en los sistemas anquihalinos. Mientras más alejado se encuentra un sistema anquihalino de la costa, la zona de mezcla se encuentra a una mayor profundidad y el agua dulce se encuentra en mayor porcentaje (Tomado y modificado de Moore *et al*, 1992).

OBJETIVOS

Objetivo General:

Describir la variabilidad de la abundancia del isópodo troglobio *Creaseriella anops* en diferentes sistemas anquihalinos de Quintana Roo.

Objetivos Particulares:

- 1) Caracterizar el hábitat del isópodo troglobio *C. anops* a partir del contenido de carbono orgánico y nitrógeno en el sedimento superficial y las características del agua de fondo de los subsistemas anquihalinos donde ocurra la especie.
- 2) Describir la abundancia, composición de tallas y proporción sexual de *C. anops* dentro de los subsistemas anquihalinos.
- 3) Relacionar las variables que describen el hábitat y patrones observables de la abundancia y proporción sexual del isópodo.
- 4) Proponer un modelo conceptual de la distribución de *C. anops* dentro de los subsistemas anquihalinos representando los factores que afectan las capturas de este isópodo dentro de este tipo de ambientes.

HIPÓTESIS

H1

La distribución de los isópodos troglobios *C. anops* en los subsistemas anquihalinos varía con base en la disponibilidad de materia orgánica particulada contenida en el sedimento como un proxy de productividad en hábitats con ausencia de luz.

H0

La distribución de los isópodos es homogénea dadas las condiciones de estabilidad ambiental que caracterizan a los sistemas anquihalinos (Hervant *et al.* 1998; Álvarez *et al.* 2000) y limitada disponibilidad de alimento generalizada en los sistemas anquihalinos (Álvarez *et al.* 2000).

Fundamento

La fuente básica de alimento en los ecosistemas anquihalinos es la materia orgánica de origen alóctono (Holsinger, 1988; Álvarez *et al.* 2000). De acuerdo con Álvarez *et al.* (2000) la tasa de renovación de este alimento resulta alta y la llevan a cabo los niveles tróficos primarios. La producción es elevada como respuesta a los pulsos de alimento, pero posteriormente decrece. Aquí los productores fotoautotróficos son reemplazados por hongos y bacterias que crecen sobre la haloclina o sobre las paredes y el piso de las cuevas y se conocen biofilms (Álvarez *et al.* 2002; Simon *et al.* 2003) los cuales son de gran importancia ya que al incorporar materia orgánica disuelta se emplea como fuente de alimento para niveles tróficos superiores por conducto de un circuito microbiano (Álvarez *et al.* 2000).

El alimento que proviene de los cenotes, el mar y la percolación, se considera un recurso limitado (Fichez 1990a; Álvarez *et al.* 2000; Bishop *et al.* 2004). La cantidad y calidad de la materia orgánica que ingresa a la cueva depende de factores como la productividad primaria en el cenote, la

estructura geomorfológica de la entrada de cueva y distancia con respecto a la zona de penumbra (Airoldi & Cinelli, 1997). Estudios realizados en cuevas submarinas (Gili *et al.* 1986, Fichez, 1990b, 1991a y b) demuestran que la densidad de organismos y biomasa decrece de la entrada de las cuevas hacia el interior de estas. Así mismo, la concentración de materia orgánica en los sistemas anquihalinos está determinada por la conectividad entre el cenote al sistema anquihhalino por carácter lótico ó léntico de éste (Schmitter-Soto *et al.* 2002). Por lo anterior, la forma y vínculo de y con la cueva influirá sobre la abundancia de organismos y el patrón de distribución de éstos provocando que las galerías de las cuevas anquihalinas con mayor vínculo puedan importar mayor materia orgánica y sostener una abundancia mayor de organismos.

Relevancia de este estudio

Los estudios en los sistemas anquihalinos alrededor del mundo se han centrado en la descripción de especies nuevas (Carpenter, 1981 y 1994; Notenboom, 1981; Bowman & Iliffe, 1991; Taiti *et al.* 1995; *ver antecedentes*), las características físicas y biológicas de estos ecosistemas (Hart *et al.* 1985; Iliffe & Sarbu, 1990; Sket, 1996; Alcocer *et al.* 1998; Sánchez *et al.* 2002; Beddows, 2004; Bishop *et al.* 2004; Moscatello & Belmonte, 2007) y en menor proporción a comprender la ecología de los organismos en estos ecosistemas (Abele & Felgenhauer, 1985; Carey *et al.* 2001; Bishop *et al.* 2004; Gottstein *et al.* 2007; Novosel *et al.* 2007; Oertel & Patzner, 2007). En el caso de este estudio, al ser *C. anops* un organismo muy abundante en estos ambientes, los resultados permitirán entender el funcionamiento de los ambientes anquihalinos y con ello el grado de vulnerabilidad de *C. anops*, pues actualmente la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) considera a este isópodo dentro de la NOM-059-ECOL-1994 como una especie amenazada, es decir, que podría encontrarse en peligro de extinción si siguen operando factores que ocasionen el deterioro o modificación del hábitat o disminuyan sus poblaciones. En el entendido de que especie amenazada es equivalente a especie vulnerable. (SEMARNAT, 1994).

METODOLOGÍA

Clasificación de los subsistemas anquihalinos por su abertura y conexión.

El estudio se realizó en tres sistemas anquihalinos:

- 1) Sistema *Nohoch Nah Chich*, en el cual se muestrearon los cenotes (subsistemas) Balam Can Chee, Crack House, Lunas y Sombras, Main Entrance, Dinner Hole y Far Point Station (Figs. 6, 7 y 8, Tabla 1).
- 2) Sistema *Naranjal* (Fig. 7, Tablas 1 y 2) en el cual se muestrearon el Cenote (subsistema) Maya Azul (Figs. 7 y 9, Tablas 1 y 2) y el Cenote Cristal (Fig. 7 y 9, Tabla 1).
- 3) Sistema *Aktun Ha* donde se muestreó el Cenote (subsistema) Carwash (Fig. 7, Tabla 1).

Los sistemas anquihalinos del presente estudio se localizan en la región noreste del estado de Quintana Roo, en la Península de Yucatán (Fig. 7), cercanos a la zona turística de Tulum.

- El sistema Nohoch Nah Chich se localiza a 20° 17. 93 de longitud Norte y 87° 24. 20 de latitud Oeste.
- El sistema Naranjal se localiza a 20° 11. 61 de longitud Norte y 87° 29. 74 de longitud Oeste.
- El sistema Aktun Ha se localiza a 20° 16. 48 de longitud Norte y 87° 29. 20 de longitud Oeste.

Tabla 1. Posición geográfica de los sistemas anquihalinos muestreados en el presente estudio

| POSICIÓN GEOGRÁFICA | | | |
|---------------------|---------------------------|---------------|---------------|
| SISTEMA | SUB-SISTEMAS ANQUIHALINOS | LONGITUD O | LATITUD N |
| Nohoch Nah Chich | Balam Can Chee | 20° 17. 09 | 87° 24. 76 |
| | Crack House | 20° 17. 26 | 87° 23. 99 |
| | Lunas y Sombras | 20° 18. 00 | 87° 24. 05 |
| | Main Entrance | 20° 17. 93 | 87° 24. 20 |
| | Dinner Hole | No disponible | No disponible |
| | Far Point Station | No disponible | No disponible |
| | Naranjal | Maya Azul | 20° 11. 61 |
| Cristal | | 20° 12. 50 | 87° 28. 98 |
| Aktun Ha | Carwash | 20° 16. 48 | 87° 29. 20 |

Los subsistemas anquihalinos se muestrearon en una ocasión, con excepción del sub-sistema Lunas y Sombras, el cual se muestreó dos veces y que en el presente estudio se menciona como Lunas y Sombras (I) y Lunas y Sombras (II) con objeto de reconocer la repetibilidad de los resultados a manera de una réplica.

Las entradas de los cenotes se denominaron arbitrariamente por su tamaño y con un criterio de conectividad y vínculo con el cenote siendo tres las categorías: estrechas, intermedias y grandes, y que reflejan de menos a más su conectividad y vínculo. Adicionalmente, los cenotes se clasificaron en un criterio de exposición al exterior (cerrado o expuesto) y los expuestos se sub-clasificaron con base en un criterio de permanencia de agua y su vínculo en cenotes completamente inundados que implican una permanencia y constante vínculo o si presentan un anillo de agua que implican un vínculo menor y variable por fluctuaciones en nivel del agua. La entrada refleja el vínculo entre la cueva y la zona de penumbra de los sistemas y la relación existente con el exterior como indicador de aporte de materia orgánica alóctona.

Trabajo de campo.

Caracterización del habitat. En el margen de acceso al sistema anquihalino se determinó la latitud y longitud en el cenote o en la abertura inmediata a la zona de penumbra utilizando para ello un GPS Magellan Field Pro V. Las trampas se colocaron en tres posiciones dentro de las cuevas siguiendo un gradiente de distancia y un criterio de disminución de materia orgánica hacia el interior de la cueva. Los registros de las capturas se anotaron en bitácoras bajo la siguiente denominación:

- Trampa de la entrada = Distancia de 10 a 30 m en la zona de penumbra,
- Trampa intermedia = Distancia de 60 a 100 m de la zona de penumbra hacia el interior
- Trampa del fondo = Distancia de 100 a 300 m de la zona de penumbra hacia el interior;

La profundidad de la posición de cada trampa se midió con un profundímetro en el punto de ubicación de cada trampa. En el punto de localización de cada trampa se determinaron variables que describen la masa de agua de fondo y el tipo de fondo del cual se recolectó con nucleadores de mano en el primer cm de sedimento superficial para su posterior análisis del contenido de materia orgánica. Las localidades y porciones de las cuevas con fondo rocoso no se muestrearon por la imposibilidad de recolectar sedimento. Por lo anterior solo se recolectaron muestras de sedimento en los subsistemas Balam Can Chee (entrada de la cueva, zona intermedia de la cueva y el fondo de la cueva), Crack House (entrada de la cueva, zona intermedia de la cueva y fondo de la cueva), Lunas y Sombras (95) (zona intermedia de la cueva y fondo de la cueva), Main Entrance (entrada de la cueva y zona intermedia de la cueva), Dinner Hole (entrada de la cueva, zona intermedia de la cueva y fondo de la cueva), Far Point Station (entrada de la cueva, zona intermedia de la cueva y fondo de la cueva), Maya Azul (entrada).

Las muestras de agua se colectaron en frascos Nalgene de 250mL para el posterior análisis de los iones y nutrientes. El muestreo en el gradiente horizontal (distancia del cenote a la cueva) se llevó por zonas en donde se ponían las trampas, siendo la primera (más cercana a la entrada de la cueva) la zona A (10-30 m dentro de la cueva), la siguiente (más adentro de la cueva) la zona B (60-100 m dentro de la cueva), y finalmente la última zona era la zona C (100-300 m dentro de la cueva). El muestreo también se llevo a cabo en el perfil vertical, la parte cercana al techo de la cueva se denominó 1, la zona intermedia se denominó 2, y la zona cercana al fondo de la cueva se denominó 3 y es la de importancia en este estudio ya que es la zona donde se colocaron las trampas para la captura de los organismos. Este muestreo se realizó de manera aleatoria dentro de los subsistemas anquihalinos y no se muestrearon todas las posiciones dentro de cada una de las cuevas.



Fig. 12. Zonación de la partes de la cueva para el muestreo de nutrientes en agua

Los registros de profundidad (m), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), pH (en unidades de pH), conductividad (mS/cm), oxígeno disuelto (% saturación y en mg/L), potencial REDOX (mV) y turbidez del agua (NTU) se obtuvieron con una sonda multiparamétrica marca Hydrolab, modelo DS3 acoplada a un sistema de almacenamiento marca Hydrolab modelo SVR3. Estas mediciones se llevaron a cabo en todas las cuevas del presente estudio con excepción de Dinner Hole y Carwash.

Colecta de isópodos. Para la colecta de isópodos las trampas fueron cebadas con restos de peces como carnada para carroñeros, permaneciendo periodos de 24 horas con dirección al flujo de la corriente.

Los isópodos capturados en las trampas se fijaron con etanol al 70% y en el laboratorio se determinó abundancia por trampa, la talla, la composición por sexos y la biomasa expresada en peso húmedo.

Trabajo de laboratorio.

Factores que describen el hábitat. El contenido de materia orgánica en sedimentos se evaluó a partir de la composición elemental de carbono orgánico y nitrógeno orgánico y se expresó como porcentaje del peso seco. Para llevar a cabo este análisis, las muestras se humectaron con agua destilada y se acidularon con ácido clorhídrico 0.2 N, esto con el fin de eliminar la fracción inorgánica. Posteriormente se eliminó el exceso de ácido enjuagando las muestras con agua destilada. Cada muestra se dejó evaporar en un horno a una temperatura de 60°C y finalmente se homogeneizaron en un mortero, esto con la finalidad de reducir el tamaño de las partículas de cada muestra. Una vez homogeneizado el sedimento, se colocó en viales para realizar el análisis elemental en un Analizador Elemental FISSONS modelo EA1108. Esta técnica determinó básicamente los porcentajes de carbono y nitrógeno orgánicos. El método analítico consiste en llevar a cabo una combustión instantánea y cuantitativa de la muestra, la cual convierte las sustancias orgánicas en productos de combustión. Los gases resultantes de esta combustión pasan por un horno de reducción y se arrastran a una columna cromatográfica por un gas acarreador (en

este caso es He). Dentro de esta columna, los gases se separan y se cuantifican por un detector de conductividad térmica (TCD) el cual da una señal proporcional de la concentración de los componentes individuales de la mezcla.

El análisis de nutrientes se realizó mediante el uso de técnicas estandarizadas, utilizando curvas de calibración modificadas con matriz de agua dulce y se realizaron diluciones en caso de ser necesarias. Para el análisis se utilizó un auto-analizador de flujo segmentado marca Skalar San Plus System, que cuenta con canales para la determinación simultánea de NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ y SiO_2 . La determinación de nitrógeno amoniacal se realizó con base en la técnica descrita por Solórzano (1969); los nitratos se determinaron mediante su reducción a nitritos, empleando el método modificado de Treguer y Le Corre (1975), usando como agente reductor una columna empacada de limaduras de cadmio recubiertas con cobre, acondicionada con cloruro de amonio. La determinación de fosfatos (PO_4^{3-}) se realizó como lo describen Strickland y Parsons (1972), fundamentado en la formación del ácido 12-molibdofosfórico y su posterior reducción a fosfomolibdeno azul con ácido ascórbico. La determinación de silicatos (SiO_2) se realizó mediante la metodología propuesta por Brewer y Riley (1966) y Koroleffs (1971) que se fundamenta en la conversión del ácido silico a ácido B-silicomolibdico y su reducción a molibdeno azul con un reductor como el ácido ascórbico.

Características de los isópodos capturados. En el laboratorio y con apoyo de un microscopio estereoscópico marca Zeiss con aumentos de 3.2x y 5x se midió cada uno de los ejemplares del extremo distal del cefalón al extremo distal del telson usando una reglilla calibrada y se reportó en mm como la longitud total (LT), también se hicieron disecciones de estructuras cefálicas, bucales y apéndices en algunos de los ejemplares cuyas estructuras montadas entre portaobjetos y cubreobjetos con glicerina y tinción Fast Green se observaron en un microscopio marca Olympus, con aumentos de 10x y 40x con la finalidad de llevar a cabo una identificación más precisa. Los organismos que se encontraban incompletos no se contabilizaron en el estudio. El sexo de cada uno de los organismos (Tabla 10) se determinó a partir de la presencia de estructuras copulatorias en el segundo par de pleópodos (machos), oosteguitos (hembras) o presencia de embriones (hembras ovígeras) o la ausencia de todos los anteriores (indeterminados/juveniles).

El número de ejemplares recolectados en cada trampa se expresó como abundancia. La biomasa total de la captura se evaluó con una balanza analítica y se reportó en unidades de miligramos de peso húmedo fijado (mg phf). Los ejemplares de cada localidad se colocaron en frascos de vidrio rotulados con los datos de la fecha y localidad preservados en etanol al 70%.

Análisis de datos.

Las pruebas estadísticas que permitieron establecer similitudes o diferencias entre los resultados de cada grupo de subsistemas se realizaron utilizando los programas EXCEL, SPSS 12.0 y STATISTICA 7.0

- ✚ Los datos de las variables ambientales se expresaron como valores promedio y se realizó un ANOVA de una vía para evaluar diferencias entre los diferentes tipos de subsistemas anquihalinos.
- ✚ Los valores del porcentaje de carbono orgánico y nitrógeno orgánico en el sedimento superficial por tipo de subsistema anquihalino y la ubicación en ésta se analizaron con un ANOVA de una vía que permitió evaluar las diferencias entre diferentes subsistemas.
- ✚ Las diferencias en la abundancia de los organismos por subsistemas anquihalino se analizaron con un ANOVA de una vía realizado en SPSS 12.0, las diferencias de capturas en las tres distintas posición para cada tipo de cueva se evaluaron con tres ANOVAS de una vía (uno para cada tipo de cueva) realizados en SPSS, las diferencias entre las capturas en las de las tres zonas relacionadas con el tamaño de acceso a la cueva se evaluaron con tres ANOVAS de una vía (uno para cada posición) realizados en SPSS. La abundancia relativa se estableció obteniendo el porcentaje que representó el número de organismos capturados en las distintas porciones de las cuevas, las diferencias se analizaron con un ANOVA de una vía y un gráfico que fueron realizados con el programa STATISTICA 7.0.
- ✚ Las diferencias en la composición de tallas se analizaron con dos ANOVAS de una vía y dos gráficos de barras de error utilizando SPSS 12.0.
- ✚ La proporción de sexos en los diferentes subsistemas anquihalinos se analizó con gráficos realizados en EXCEL.
- ✚ La relación tamaño/sexo de los organismos se evaluó con un ANOVA de una vía realizado, una gráfica de medias y dos histogramas realizados en SPSS 12.0
- ✚ **Modelo conceptual.** El modelo conceptual que se propone para explicar los patrones de distribución de la abundancia de *C. anops* en los subsistemas anquihalinos se realizó con el programa STELLA II 3.0.7. El número de isópodos troglobios que son atraídos a la trampa con la carnada se origina de un almacén de isópodos existentes para el subsistema anquihalino que se acerca a las trampas siguiendo la esencia desprendida de la carnada en un tiempo dado (12 horas consistentes en todos los subsistemas anquihalinos), considerando que el flujo del agua es unidireccional (siempre hacia el interior del sistema anquihalino) a una velocidad constante (2.27 +/- 1.50 cm/s en la parte central del Sistema Nohoch Nah Chich (Heavens Gate) reportado por Beddows (2004)).

RESULTADOS

Clasificación de los subsistemas anquihalinos por su abertura y conexión.

Los cenotes que permiten el acceso a las galerías de las cuevas se clasificaron en tres categorías, aquellos con acceso estrecho, los de acceso de tamaño intermedio y los de entrada de tamaño grande.

Los cenotes con entrada estrecha, se caracterizan por un acceso limitado a una persona a la vez, sin equipo, el cual debe ingresar y colocarse ya estando dentro de la zona de penumbra. A esta categoría pertenecen Crack House y Dinner Hole (Sistema Nohoch Nah Chich). Ambos cenotes se presentan cerrados al exterior (Tabla 2).

Los cenotes con acceso de tamaño intermedio incluyen a los subsistemas Lunas y Sombras, Balam Can Chee y Far Point Station (Sistema Nohoch Nah Chich), los tres se presentan como cenotes cerrados al exterior. (Tabla 2).

Los cenotes que presentan una entrada de tamaño grande se caracterizan por una estructura expuesta al exterior (Tabla 2). A esta categoría pertenecen los cenotes Main Entrance (Sistema Nohoch Nah Chich), Maya Azul, Cristal (Sistema Naranja) y Carwash (Sistema Aktun Ha) (Tabla 3). El cenote Main Entrance presenta un anillo amplio que alcanza la zona de penumbra.

Tabla 2. Clasificación de los subsistemas anquihalinos estudiados por tamaños de la entrada.

| SISTEMA | SUBSISTEMA | TAMAÑO | EXPOSICIÓN AL EXTERIOR | ESTRUCTURA |
|------------------|------------------------------|------------|------------------------|----------------|
| Nohoch Nah Chich | Balam Can Chee | Intermedia | Cerrado | Inundado |
| | Crack House | Estrecha | Cerrado | Inundado |
| | Lunas y Sombras (95, I y II) | Intermedia | Cerrado | Inundado |
| | Main Entrance | Grande | Expuesto | Anillo de Agua |
| | Dinner Hole | Estrecha | Cerrado | Inundado |
| | Far Point Station | Grande | Cerrado | Inundado |
| Naranja | Cristal | Grande | Expuesto | Inundado |
| | Maya Azul | Grande | Expuesto | Inundado |
| Aktun Ha | Carwash | Grande | Expuesto | Anillo de agua |

Descripción del hábitat del isópodo *Creaseriella anops*.

El hábitat del isópodo *Creaseriella anops* se describe a partir de la temperatura, la conductividad y salinidad, el oxígeno disuelto y la turbidez como una medida indirecta de la cantidad de partículas en suspensión. Todas las colectas se realizaron en un intervalo de 5.50 a 18.90 m de profundidad.

La salinidad varió en los puntos donde se recolectaron los isópodos de 1.9 a 35.3 g/L. Los registros más altos se reconocieron siempre hacia el interior y mayor distancia en las cuevas. Los valores más marinos se registraron en Crack House: 35.3 g/L y, Maya Azul: 33.7 g/L. Los otros cenotes presentaron valores menores a 10g/L. Balam Can Chee: 9.6 g/L, Lunas y Sombras: 4.1 g/L, Cristal: 4.3 g/L, Far Point Station: 2.1 g/L y Main Entrance: 1.9 g/L).

La concentración de oxígeno disuelto en las localidades donde se recolectaron los isópodos varió entre 0.8 y 3.77 mg/L. Los valores reconocidos fueron Crack House: 1.8 mg/L, Lunas y Sombras: 2 mg/L, Balam Can Chee: 2.05, Far Point Station: 3.77 mg/L, Main Entrance: 1.87 mg/L, Maya Azul: 1.76 mg/L y Cristal: 0.8 mg/L (Tabla 4).

Tabla 3. Características del hábitat en los subsistemas anquihalinos.

| Acceso | Sub-sistema | Profundidad Máxima (m) | Temperatura (°C) | Salinidad (g/L) | pH | Conductividad (Ms/cm) | DO (%Sat) | DO (mg/l) | Turbidez (NTU) |
|-------------------|-------------------|------------------------|------------------|-----------------|---------------|-----------------------|----------------|---------------|----------------|
| Estrecho | | | | | | | | | |
| | Crack House | 16.50 | 25.78* - 26.29+ | 20.3* - 35.3+ | 7.03* - 7.18+ | 31.2* - 53.3+ | 26.92* - 27.5+ | 1.94* - 1.8+ | 19.64* - 49.5+ |
| Intermedio | | | | | | | | | |
| | Lunas y Sombras | 13.10 | 25.12* - 25.01+ | 2.78* - 4.1+ | 6.82* - 6.71+ | 5.06* - 7.36+ | 25.36* - 24.9+ | 2.05* - 2+ | 10.82* - 9.6+ |
| | Balam Can Chee | 8.40 | 25.28* - 25.44+ | 4.75* - 9.6+ | 6.76* - 6.64+ | 8.38* - 16.4+ | 24.78* - 26.6+ | 1.98* - 2.05+ | 7.13* - 6.2+ |
| | Far Point Station | 5.50 | 24.93* - 24.93+ | 1.98* - 2.1+ | 6.89* - 6.9+ | 3.63* - 3.95+ | 30.98* - 46.2+ | 2.53* - 3.77+ | 11.71* - 4.9+ |
| Grande | | | | | | | | | |
| | Main Entrance | 7.20 | 24.95* - 24.94+ | 1.95* - 1.9+ | 6.88* - 6.89+ | 3.6* - 3.57+ | 26.81* - 22.9+ | 2.19* - 1.87+ | 10.71* - 6.3+ |
| | Maya Azul | 14.60 | 25.55* - 25.81+ | 14.7* - 33.7+ | 6.80* - 7.04+ | 23.51* - 51.2+ | 16.86* - 26.5+ | 1.23* - 1.76+ | 8.99* - 8.5+ |
| | Cristal | 18.90 | 25.39* - 25.36+ | 2.53* - 4.3+ | 6.83* - 6.74+ | 4.62* - 7.71+ | 13.10* - 10.1+ | 1.06* - 0.8+ | 3.25* - 0.2+ |

* valores promedio
+ valores en el fondo de la cueva (zona 3 en el gradiente vertical)

Subsistemas con acceso estrecho (Crack House y Dinner Hole)

La temperatura registrada en el fondo fue de 26.29°C. La salinidad de fondo alcanzó 35.3 g/L. La concentración de oxígeno disuelto (% Sat y mg/L) fue de 27.5% y 1.8 mg/L. El potencial redox (Eh) registrado fue de 375 Mv. El pH fue de 7.18. La turbidez fue de 49.5 NTU. Estos valores corresponden a Crack House ya que en Dinner Hole no se hicieron mediciones con Hydrolab (Tabla 3).

En ambos subsistemas la concentración de cloruros, sulfatos y magnesio fue de 596 a 21500, de 85 a 3150 y de 17 a 1194, respectivamente. Los valores disminuyeron hacia el interior de las cuevas (Tabla 4).

Los nutrientes disminuyeron hacia el interior de ambos subsistemas, con valores de 15.1 y 3.41 para nitrógeno total (mg/L de NO₃ y mg/L de N), de 4.28 para nitratos (mg/L de N-NO₃) y de 5.83 para los silicatos. El amonio (mg/L de N-NH₄) registró valores de 0.03, el fósforo total (mg/L de P y mg/L de PO₄) de 0.02 y 0.06, los fosfatos (mg/L de PO₄) registraron valores de 0.01. Los nitritos (mg/L de N-NO₂) registraron valores de 0 (Tabla 5).

Subsistemas con acceso Intermedio (Lunas y Sombras, Balam Can Chee y Far Point Station)

La temperatura varió de 24.93 a 25.44. La salinidad varió de 2.1 a 9.6. La concentración de oxígeno disuelto (% Sat y mg/L) varió de 26.6 a 49.2% y de 2 a 3.77 mg/L. El potencial redox (Eh) varió de 373 a 399 mV. El pH varió de 6.64 a 6.9 La turbidez varió de 4.9 a 9.6. Los valores mostraron ligeras diferencias entre los tres subsistemas (Tabla 3).

En estos subsistemas la concentración de cloruros, sulfatos y magnesio varió de 596 a 1120, de 70 a 725 y de 57 a 326, respectivamente. Los valores disminuyeron hacia el interior de las cuevas (Tabla 4).

Los nutrientes disminuyeron hacia el interior de ambos subsistemas, con valores de 10.98 a 14.92 y de 2.48 y 3.37 para nitrógeno total (mg/L de NO₃ y mg/L de N), de 4.36 a 4.46 para nitratos (mg/L de N-NO₃) y de 1.99 a 5.99 para los silicatos. El amonio (mg/L de N-NH₄) varió de 0.03 a 0.05, el fósforo total (mg/L de P y mg/L de PO₄) de 0.02 a 0.05 y de 0.01 a 0.15, los fosfatos (mg/L de PO₄) de 0 a 0.03. Los nitritos (mg/L de N-NO₂) variaron de 0.00 a 0.01 (Tabla 5). Los valores son similares en estos subsistemas

Subsistemas con acceso grande (Main Entrance, Maya Azul, Cristal y Carwash)

La temperatura varió de 24.94 a 25.81. La salinidad varió de 1.9 a 33.7. La concentración de oxígeno disuelto (% Sat y mg/L) varió de 10.1 a 26.5%. El potencial redox (Eh) varió de 354 a 382. La turbidez varió de 0.2 a 8.5. Los valores fueron heterogéneos para los tres subsistemas (Tabla 3).

En estos subsistemas la concentración de cloruros, sulfatos y magnesio varió de 207 a 4249, de 30 a 2850 y de 28 a 1238, respectivamente. Los valores disminuyeron hacia el interior de las cuevas (Tabla 4).

Los nutrientes disminuyeron hacia el interior de los tres subsistemas, con valores de 5.85 a 10.67 y de 1.32 a 2.98 para nitrógeno total (mg/L de NO_3 y mg/L de N), de 0.73 a 4.79 para nitratos (mg/L de N- NO_3) y de 0.49 a 4.21 para los silicatos. El amonio (mg/L de N- NH_4) varió de 0.03 a 0.06, el fósforo total (mg/L de P y mg/L de PO_4) de 0.01 a 0.04 y de 0 a 0.12, los fosfatos (mg/L de PO_4) de 0.00 a 0.03. Los nitritos (mg/L de N- NO_2) variaron de 0.00 a 0.01 (Tabla 5).

Tabla 4. Composición iónica para los subsistemas anquihalinos de Quintana Roo (Los números indican la posición vertical -en este caso siempre son 3 indicando propiedades de agua de fondo-, las letras indican posición de muestreo en el gradiente horizontal)

| | | | |
|--------------------------|-----------|-----------|-----------|
| CRACK HOUSE | 3A | 3B | |
| Cloruros mg/L | 6525 | 21500 | |
| Sulfatos mg/L | 950 | 3150 | |
| Magnesio mg/L | 421 | 1194 | |
| DINNER HOLE | 3A | | |
| Cloruros mg/L | 596 | | |
| Sulfatos mg/L | 85 | | |
| Magnesio mg/L | 16 | | |
| BALAM CAN CHE | 3A | 3B | 3C |
| Cloruros mg/L | 820 | 1060 | 1120 |
| Sulfatos mg/L | 600 | 625 | 725 |
| Magnesio mg/L | 279 | 298 | 326 |
| FAR POINT STATION | 1A | | |
| Cloruros mg/L | 596 | | |
| Sulfatos mg/L | 70 | | |
| Magnesio mg/L | 57 | | |
| MAIN ENTRANCE | 1A | | |
| Cloruros mg/L | 1050 | | |
| Sulfatos mg/L | 145 | | |
| Magnesio mg/L | 154 | | |
| MAYA AZUL | 3A | 3B | 3C |
| Cloruros mg/L | 700 | 1550 | 4249 |
| Sulfatos mg/L | 400 | 975 | 2850 |
| Magnesio mg/L | 190 | 431 | 1238 |
| CAR WASH | 1A | | |
| Cloruros mg/L | 207 | | |
| Sulfatos mg/L | 30 | | |
| Magnesio mg/L | 28 | | |

TABLA 5. Concentración de nutrientes en el agua de fondo de los subsistemas anquihalinos de Quintana Roo

| | | | | |
|---|--|-----------|-----------|-----------|
| DINNER HOLE | | 1A | | |
| Amonio mg/L de N-NH ₄ | | 0.03 | | |
| Nitritos mg/L de N-NO ₂ | | 0.00 | | |
| Nitratos mg/L de N-NO ₃ | | 4.28 | | |
| Fosfatos mg/L de PO ₄ | | 0.01 | | |
| Silicatos mg/L de Si | | 5.83 | | |
| Fósforo total mg/L de P | | 0.02 | | |
| Fósforo total mg/L de PO ₄ | | 0.06 | | |
| Nitrógeno total mg/L de NO ₃ | | 15.1 | | |
| Nitrógeno total mg/L de N | | 3.41 | | |
| BALAM CAN CHE | | 3A | 3B | 3C |
| Amonio mg/L de N-NH ₄ | | 0.05 | 0.05 | 0.05 |
| Nitritos mg/L de N-NO ₂ | | 0.00 | 0.00 | 0.01 |
| Nitratos mg/L de N-NO ₃ | | 4.37 | 4.58 | 4.36 |
| Fosfatos mg/L de PO ₄ | | 0.02 | 0.00 | 0.03 |
| Silicatos mg/L de Si | | 2.18 | 2.11 | 1.99 |
| Fósforo total mg/L de P | | 0.03 | 0.02 | 0.09 |
| Fósforo total mg/L de PO ₄ | | 0.01 | 0.01 | 0.03 |
| Nitrógeno total mg/L de NO ₃ | | 11.74 | 12.13 | 10.98 |
| Nitrógeno total mg/L de N | | 2.65 | 2.74 | 2.48 |
| FAR POINT STATION | | 1A | | |
| Amonio mg/L de N-NH ₄ | | 0.03 | | |
| Nitritos mg/L de N-NO ₂ | | 0.00 | | |
| Nitratos mg/L de N-NO ₃ | | 4.46 | | |
| Fosfatos mg/L de PO ₄ | | 0.01 | | |
| Silicatos mg/L de Si | | 5.99 | | |
| Fósforo total mg/L de P | | 0.05 | | |
| Fósforo total mg/L de PO ₄ | | 0.15 | | |
| Nitrógeno total mg/L de NO ₃ | | 14.92 | | |
| Nitrógeno total mg/L de N | | 3.37 | | |
| MAIN ENTRANCE | | 1A | | |
| Amonio mg/L de N-NH ₄ | | 0.06 | | |
| Nitritos mg/L de N-NO ₂ | | 0.01 | | |
| Nitratos mg/L de N-NO ₃ | | 2.76 | | |
| Fosfatos mg/L de PO ₄ | | 0.01 | | |
| Silicatos mg/L de Si | | 4.21 | | |
| Fósforo total mg/L de P | | 0.04 | | |
| Fósforo total mg/L de PO ₄ | | 0.12 | | |
| Nitrógeno total mg/L de NO ₃ | | 9.65 | | |
| Nitrógeno total mg/L de N | | 2.18 | | |

Tabla 5. Continuación

| MAYA AZUL | 3A | 3B | 3C |
|-----------------------------|-----------|-----------|-----------|
| Amonio mg/L de N-NH4 | 0.03 | 0.07 | 0.03 |
| Nitritos mg/L de N-NO2 | 0.00 | 0.00 | 0.00 |
| Nitratos mg/L de N-NO3 | 4.63 | 4.79 | 0.73 |
| Fosfatos mg/L de PO4 | 0.00 | 0.02 | 0.03 |
| Silicatos mg/L de Si | 2.68 | 1.81 | 0.49 |
| Fósforo total mg/L de P | 0.01 | 0.03 | 0.03 |
| Fósforo total mg/L de PO4 | 0.00 | 0.01 | 0.01 |
| Nitrógeno total mg/L de NO3 | 13.2 | 10.67 | 5.85 |
| Nitrógeno total mg/L de N | 2.98 | 2.41 | 1.32 |
| CAR WASH | 1A | | |
| Amonio mg/L de N-NH4 | 0.06 | | |
| Nitritos mg/L de N-NO2 | 0.01 | | |
| Nitratos mg/L de N-NO3 | 2.76 | | |
| Fosfatos mg/L de PO4 | 0.01 | | |
| Silicatos mg/L de Si | 4.21 | | |
| Fósforo total mg/L de P | 0.04 | | |
| Fósforo total mg/L de PO4 | 0.12 | | |
| Nitrógeno total mg/L de NO3 | 9.65 | | |
| Nitrógeno total mg/L de N | 2.18 | | |

Las variables ambientales medidas (temperatura, salinidad, pH, conductividad, oxígeno disuelto y turbidez) fueron variables en los sistemas y presentan diferencia estadística entre los diferentes tipos de sistemas (Tabla 6).

Tabla 6. Tabla de ANOVA comparando las variables ambientales de los sistemas anquihalinos según el tipo de acceso

| Factores Ambientales | | Suma de cuadrados | gl | Media cuadrática | F | Sig. |
|-----------------------|--------------|-------------------|----|------------------|-------|------|
| Temperatura (°C) | Inter-grupos | .339 | 2 | .169 | 2.667 | .184 |
| | Intra-grupos | .254 | 4 | .064 | | |
| | Total | .593 | 6 | | | |
| Salinidad (g/L) | Inter-grupos | .938 | 2 | .469 | .630 | .578 |
| | Intra-grupos | 2.978 | 4 | .745 | | |
| | Total | 3.916 | 6 | | | |
| pH (unidades) | Inter-grupos | 3.269 | 2 | 1.634 | .637 | .575 |
| | Intra-grupos | 10.257 | 4 | 2.564 | | |
| | Total | 13.526 | 6 | | | |
| Conductividad (mS/cm) | Inter-grupos | 196.697 | 2 | 98.349 | 3.054 | .157 |
| | Intra-grupos | 128.828 | 4 | 32.207 | | |
| | Total | 325.525 | 6 | | | |
| DO (%Sat) | Inter-grupos | 112.135 | 2 | 56.068 | 1.811 | .275 |
| | Intra-grupos | 123.857 | 4 | 30.964 | | |
| | Total | 235.992 | 6 | | | |
| DO (mg/L) | Inter-grupos | .726 | 2 | .363 | 1.578 | .312 |
| | Intra-grupos | .921 | 4 | .230 | | |
| | Total | 1.647 | 6 | | | |
| Turbidez (NTU) | Inter-grupos | 108.882 | 2 | 54.441 | 5.144 | .078 |
| | Intra-grupos | 42.330 | 4 | 10.582 | | |
| | Total | 151.211 | 6 | | | |

Composición elemental C y N orgánicos del sedimento superficial

Subsistemas con acceso estrecho (Crack House y Dinner Hole)

Los valores de la composición elemental de carbono y nitrógeno orgánicos en el sedimento superficial fueron similares en la entrada, como a distancia en ambos subsistemas. Los valores variaron en un intervalo de 10.12 a 11.14%C y 0.02 a 0.11%N en el caso de Crack House y de 11.07 a 11.62%C y 0.00 a 0.09%N en Dinner Hole (Tabla 7).

Subsistemas con acceso intermedio (Lunas y Sombras, Balam Can Chee y Far Point Station)

Los valores de la composición elemental de carbono y nitrógeno orgánicos en el sedimento superficial disminuyeron con distancia hacia el interior de los subsistemas. La concentración de nitrógeno aumentó con distancia hacia el interior de los subsistemas. Estos variaron en un intervalo de 11.35 a 0.35%C y 0.00 a 0.24%N en Balam Can Chee, de 33.91 a 11.62%C y 0.01 a 2.95%N en Far Point Station y de 1.29 a 0.00 %C y 0.05 a 0.15%N en Lunas y Sombras (Tabla 7).

Subsistemas con acceso grande (Main Entrance y Maya Azul)

Los valores de la composición elemental de carbono y nitrógeno orgánicos en el sedimento superficial disminuyeron con distancia hacia el interior de los subsistemas, la concentración de nitrógeno aumentó con distancia al interior de los subsistemas. Los valores variaron en un intervalo de 12.56 a 6.20%C y 0.03 a 0.17%N en Main Entrance, y de 10.68 a 4.85%C y 0.08%N a 0.03%N en Maya Azul. Los valores para Cristal y Carwash están ausentes (Tabla 7).

Tabla 7. Valores de la composición elemental de carbono y nitrógeno orgánicos en el sedimento superficial ordenados por el tipo de acceso a la cueva, la exposición al exterior y la estructura de la cueva.

| Acceso | Subsistema | Porción | Porcentaje de materia orgánica | | Exposición al exterior | Estructura |
|-------------------|-------------------|---------------|--------------------------------|------------|------------------------|----------------|
| Estrecho | Crack House | Entrada | %C 11.14 | %N 0.10 | Cerrado | Inundado |
| | | Intermedia | 10.11 | 0.02 | Cerrado | Inundado |
| | | Fondo | 11.14 | 0.10 | Cerrado | Inundado |
| | Dinner Hole | Entrada | 11.41 | 0.09 | Cerrado | Inundado |
| | | Intermedia | 11.07 | 0 | Cerrado | Inundado |
| | | Fondo | 11.62 | 0 | Cerrado | Inundado |
| Intermedio | Lunas y Sombras | Intermedia | 1.29 | 0.15 | Cerrado | Inundado |
| | | Fondo | 0 | 0.05 | Cerrado | Inundado |
| | Balam Can Chee | Entrada | 11.34 | 0.2 | Cerrado | Inundado |
| | | Intermedia | 10.61 | 0 | Cerrado | Inundado |
| | | Fondo | 0.35 | 0.07 | Cerrado | Inundado |
| | Far Point Station | Entrada | 33.9 | 2.95 | Cerrado | Inundado |
| | | Intermedia | 11.62 | 0.01 | Cerrado | Inundado |
| | | Fondo | 33.91 | 2.95 | Cerrado | Inundado |
| | Grande | Main Entrance | Entrada | 12.56 | 0.03 | Expuesto |
| Intermedia | | | 6.20 | 0.17 | Expuesto | Anillo de Agua |
| Maya Azul | | Entrada | 10.68 | 0.03 | Expuesto | Inundado |
| | | Fondo | 4.85 | 0.03 | Expuesto | Inundado |

La composición elemental de carbono orgánico en el sedimento superficial fue mayor en las cuevas con entrada de tamaño intermedio (12.87% C, +/- 13.88), seguidas por las cuevas con una entrada estrecha (11.08 %, +/- 0.51) y al final se localizan las cuevas con una entrada de tamaño grande (7.87% C, +/- 3.64) (Tabla 5). El análisis de varianzas indica que no existe diferencia estadística entre los valores de %C según el tamaño de acceso a los sub-sistemas anquihalinos del presente estudio (ANOVA F(2,14)=0.280, p>0.05).

La composición elemental de nitrógeno orgánico en el sedimento superficial fue mayor en las cuevas con entrada intermedia (0.80% N, +/- 1.32), seguidas por las cuevas con entrada grande (0.07% N, +/- 0.70) y al final las de entrada estrecha (0.054% N, +/- 0.51) (Tabla 5). El análisis de varianzas indica que no existe diferencia significativa entre estas cuevas (ANOVA F(2,14)= 0.280; p>0.05) para valores de %N.

Abundancia del isópodo *Creaseriella anops* para los diferentes subsistemas anquihalinos.

El total de isópodos de la especie *C. anops* recolectados en las trampas fue de 1547 individuos, De éstos, cinco organismos (2 en Balam Can Chee, 1 en Main Entrance y 2 en Carwash) se encontraron fragmentados y se excluyeron, por lo cual el número total de organismos analizados en el presente estudio fue 1542 (Tabla 8).

Subsistemas con acceso estrecho (Crack House y Dinner Hole)

En este tipo de subsistemas se capturó un total de 118 isópodos, obteniéndose la mayor captura en la porción del fondo de los subsistemas (110 isópodos), en la entrada y el fondo de las cuevas la captura fue escasa (5 y 3 isópodos respectivamente) (Tabla 8).

Subsistemas con acceso Intermedio (Lunas y Sombras, Balam Can Chee y Far Point Station)

En este tipo de subsistemas se capturó un total de 565 isópodos, obteniéndose la mayor captura en la zona intermedia (266 isópodos) y el fondo (216 isópodos) de las cuevas, mientras que en la entrada la captura fue escasa (80 isópodos) (Tabla 8).

Subsistemas con acceso grande (Main Entrance, Maya Azul y Cristal)

En este tipo de subsistemas se capturó un total 862 isópodos, obteniéndose la mayor captura en la entrada (739 isópodos), mientras que en la zona intermedia (101 isópodos) y el fondo (23 isópodos) de los subsistemas la captura fue escasa (Tabla 8).

En términos totales, la mayor captura se realizó en los subsistemas con acceso grande (860 isópodos), seguidos por los subsistemas con acceso intermedio (564 isópodos) y finalmente, la menor abundancia se registró en los subsistemas con un acceso estrecho (118 isópodos). Este estudio reconoció diferencias significativas entre las abundancias para los diferentes tipos de entrada [ANOVA $F(2,30)=1.002$, $p>0.05$].

En promedio, en los subsistemas con acceso grande se capturaron 215 isópodos (+/- 179.8), en los subsistemas con acceso estrecho se capturaron 112 isópodos (+/- 43.8) y en los subsistemas con acceso intermedio se capturaron 59 isópodos (+/- 1.41). Solamente en los subsistemas con acceso estrecho existe diferencia significativa entre los números de captura según la porción de la cueva donde se capturaron [ANOVA $F(2,3)=244.32$, $p<0.05$]. No existe diferencia estadística en las abundancias de capturas según la posición de las trampas relacionada con el tamaño de acceso a la cueva (entrada [ANOVA $F(2,8)=2.928$, $p>0.05$; intermedia [ANOVA $F(2,8)=2.505$, $p>0.05$ y fondo [ANOVA $F(2,8)=2.586$, $p>0.05$]). Entre los diferentes tipos de sistemas anquihalinos las diferencias fueron significativas para las abundancias expresadas como abundancia relativa de las trampas ubicadas en la entrada [ANOVA $F(2, 8)=8.2643$, $p<0.05$], en la zona intermedia [ANOVA $F(2, 8)=4.4839$, $p<0.05$] y en el fondo [ANOVA $F(2, 8)=15.898$, $p<0.05$]. (Fig. 13).

Tabla 8. Valores de abundancia de isópodos de la especie *Creaseriella anops* por subsistema y ubicación de la trampa de colecta.

| CUEVA | LOCALIZACION DE LA TRAMPA | ORGANISMOS POR TRAMPA | TOTAL DE ORGANISMOS EN EL SUBSISTEMA |
|--------------------------------|----------------------------------|------------------------------|---|
| Dinner Hole | Entrada | 3 | |
| | Intermedia | 3 | |
| | Fondo | 52 | 58 |
| Crack House | Entrada | 2 | |
| | Intermedia | 0 | |
| | Fondo | 58 | 60 |
| Lunas y Sombras (95) | Entrada | 0 | |
| | Intermedia | 86 | |
| | Fondo | 101 | 187 |
| Lunas y Sombras (96 I) | Entrada | 0 | |
| | Intermedia | 58 | |
| | Fondo | 54 | 112 |
| Lunas y Sombras (96 II) | Entrada | 15 | |
| | Intermedia | 67 | |
| | Fondo | 0 | 82 |
| Balam Can Chee | Entrada | 9 | |
| | Intermedia | 41 | |
| | Fondo | 54 | 104 |
| Far Point Station | Entrada | 56 | |
| | Intermedia | 14 | |
| | Fondo | 9 | 79 |
| Main Entrance | Entrada | 66 | |
| | Intermedia | 76 | |
| | Fondo | 21 | 163 |
| Cristal | Entrada | 52 | |
| | Intermedia | 0 | |
| | Fondo | 0 | 52 |
| Maya Azul | Entrada | 17 | |
| | Entrada | 154 | |
| | Fondo | 2 | 173 |
| Carwash | Entrada | 448 | |
| | Intermedia | 24 | |
| | Fondo | 0 | 472 |
| TOTAL | | | 1542 |

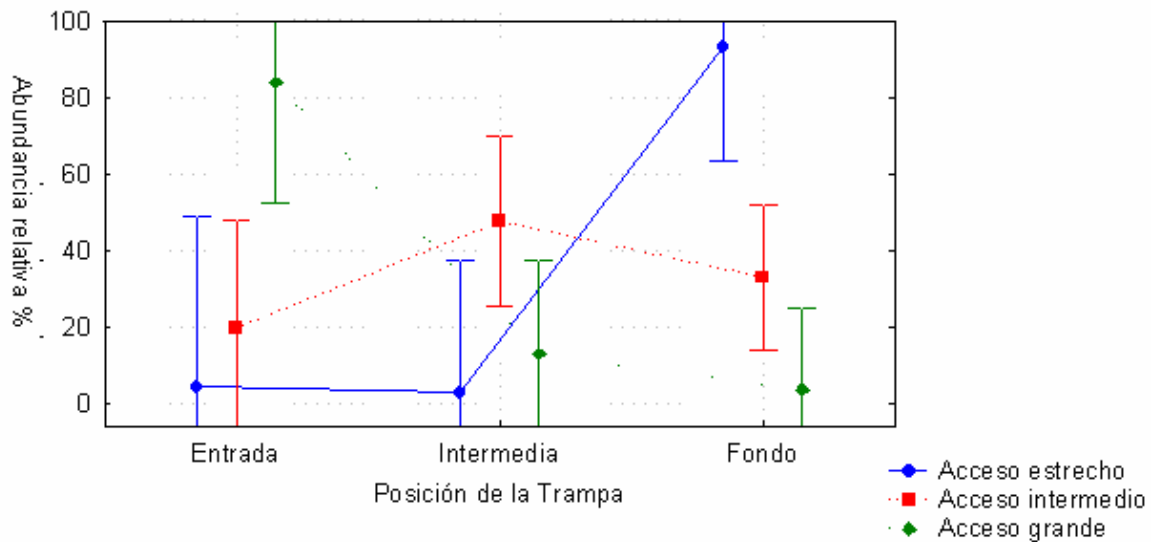


Fig. 13. Valores de abundancia relativa en cada posición de ubicación de las trampas por el tipo de acceso al subsistema

Análisis de las tallas de los organismos capturados en cada subsistema anquihalino

Los organismos más grandes se localizaron en los subsistemas que presentan una entrada estrecha con un promedio de 15.07 mm, \pm 2.89 (N = 118). Los subsistemas con entradas intermedias presentaron una talla promedio es de 14.98 mm, \pm 3.41 (N = 560). Los subsistemas con entradas grandes presentaron una talla promedio de 13.63 mm, \pm 3.63 mm (N = 865)(Fig. 14A) (Tabla 9). El análisis de varianzas reconoció diferencias significativas entre las tallas de los organismos con base en el tamaño de la entrada de la cueva (ANOVA [2, 1538] F= 76.88; $p < 0.05$).

El análisis de tallas de los organismos mostró tallas mayores en las zonas de fondo de las cuevas, siendo las tallas en la entrada de 12.3 mm, \pm 3.99 (N= 832), en la zona intermedia de 14.3 mm, \pm 3.80 (N= 364) y en la zona de fondo de 15.24, \pm 3.13 (N= 351) (Fig 14B). El análisis de varianzas reconoció diferencias significativas (ANOVA F (2, 1538) = 87.62; $p < 0.05$) para las tallas en diferentes posiciones de las cuevas.

Tabla 9. Variación de la tallas de *Creaseriella anops* para las cuevas de Quintana Roo

| Acceso | Sub-sistema | N | Media (mm) | Desviación típica | Error típico | Intervalo de confianza para la media al 95% | | Mínimo (mm) | Máximo (mm) |
|-------------------|-------------------------|-------------|---------------|-------------------|----------------|---|-----------------|-------------|-------------|
| | | | | | | Límite inferior | Límite superior | | |
| Estrecho | | | | | | | | | |
| | Crack House | 60 | 15.4417 | 3.01894 | 0.38974 | 14.6618 | 16.2215 | 7.5 | 23.4 |
| | Dinner Hole | 58 | 14.6983 | 2.72696 | 0.35807 | 13.9813 | 15.4153 | 7.4 | 19.6 |
| Intermedio | | | | | | | | | |
| | Lunas y Sombras (95) | 187 | 15.1578 | 3.07018 | 0.22451 | 14.7148 | 15.6007 | 6.2 | 21.9 |
| | Lunas y Sombras (96 I) | 112 | 13.6881 | 3.95216 | 0.37344 | 12.9481 | 14.4281 | 5 | 20.25 |
| | Lunas y Sombras (96 II) | 82 | 13.5877 | 3.40816 | 0.37868 | 12.834 | 14.3413 | 6.1 | 20.62 |
| | Balam Can Chee | 104 | 16.9798 | 2.66755 | 0.26157 | 16.461 | 17.4986 | 6.2 | 22.6 |
| | Far Point Station | 79 | 15.2228 | 2.86616 | 0.32247 | 14.5808 | 15.8648 | 7 | 19 |
| Grande | | | | | | | | | |
| | Main Entrance | 163 | 15.3387 | 3.59891 | 0.28189 | 14.782 | 15.8953 | 6.7 | 22.7 |
| | Maya Azul | 173 | 14.9283 | 3.05162 | 0.23201 | 14.4704 | 15.3863 | 6.2 | 22.4 |
| | Cristal | 52 | 16.9904 | 2.93787 | 0.40741 | 16.1725 | 17.8083 | 11.3 | 22.7 |
| | Carwash | 472 | 12.1943 | 3.14427 | 0.14473 | 11.9099 | 12.4787 | 6.25 | 23.1 |
| | Total | 1542 | 14.236 | 3.54722 | 0.09036 | 14.0588 | 14.4132 | 5 | 25.8 |

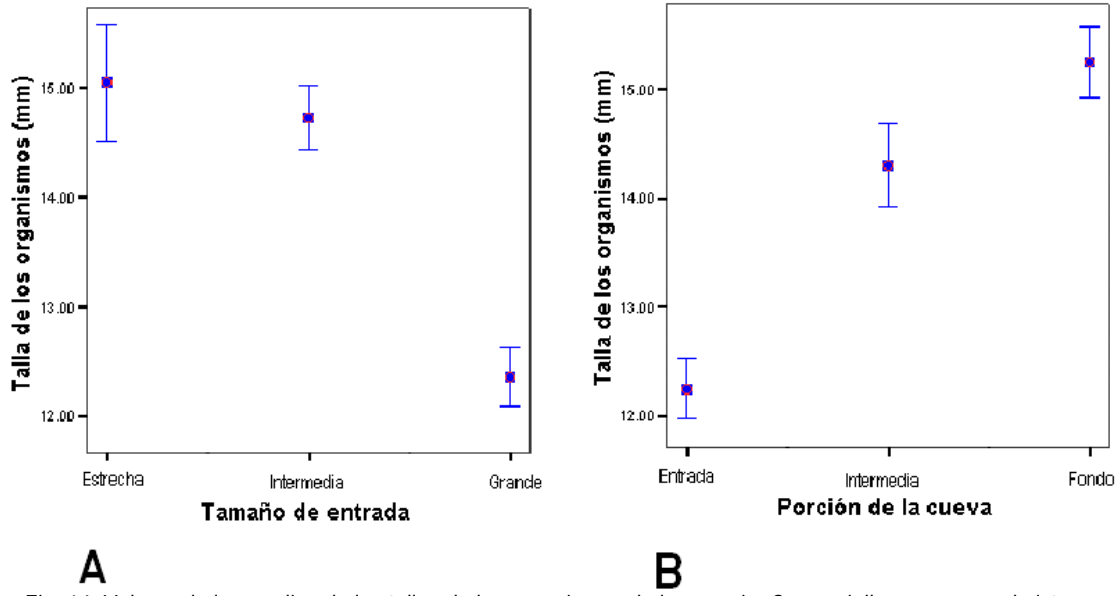


Fig. 14. Valores de las medias de las tallas de los organismos de la especie *Creaseriella anops* en subsistemas anquihalinos de Quintana Roo, ordenados por el tamaño de la entrada de la cueva (A) y la posición en la cual se colocaron las trampas en la cueva (B)

Proporción de sexos y estadios de la especie *Creaseriella anops* en los subsistemas anquihalinos:

En total, se capturaron 657 machos (43%), 497 hembras (32%), de las cuales 23 fueron ovígeras (1%), 16 juveniles (1%) y 349 no pudieron ser determinados (23%), (Fig. 15).

Subsistemas con acceso estrecho (Crack House y Dinner Hole)

Los machos representaron el 46%, las hembras 27%, los organismos indeterminados 27%, y no se capturaron juveniles ni hembras ovígeras (Fig. 16), el 4% de los machos se capturó en la entrada, 2% en la zona intermedia y el 94% en el fondo. No se capturaron hembras en la entrada, el 5% se capturó en la zona intermedia y en el fondo se capturó el 95% de las hembras.

Subsistemas con acceso intermedio (Lunas y Sombras, Balam Can Chee y Far Point Station)

Los machos representaron el 50%, las hembras 29%, los organismos indeterminados 20%, los juveniles 1% y no se capturaron hembras ovígeras (Fig. 16), el 13% de los machos se capturó en la entrada, 45% en la zona intermedia y el 42% en el fondo. El 12% de las hembras se capturó en la entrada, el 50% se capturó en la zona intermedia y en el fondo se capturó el 38% de las hembras.

Subsistemas con acceso grande (Main Entrance, Maya Azul y Cristal)

Los machos representaron el 36%, las hembras 35%, los organismos indeterminados 25%, las hembras ovígeras 1%, y no se capturaron juveniles (Fig. 16), el 99% de los machos se capturó en la entrada, 1% en la zona intermedia y no se capturaron machos en el fondo. El 97% de las hembras se capturó en la entrada, el 1% se capturó en la zona intermedia y en el fondo se capturó el 2% de las hembras.

Contando la totalidad de los subsistemas del presente estudio, el 53% de los machos se capturó en la porción de la entrada, el 20% en la porción intermedia y el 27% en el fondo de las cuevas, mientras que las hembras representaron el 61% en la entrada, 18% en la porción intermedia y 21% en el fondo de las cuevas dando una proporción de 1.38:1

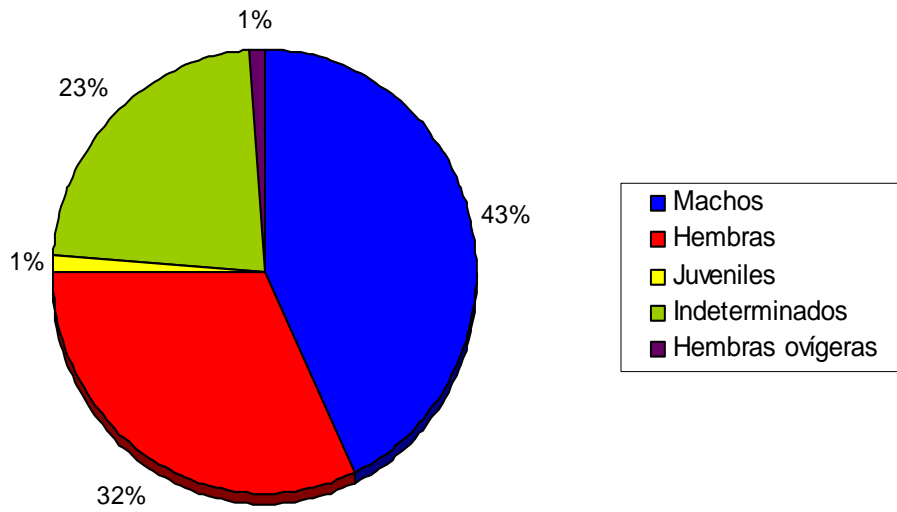


Fig. 15. Proporción de sexos (incluidos indeterminados, juveniles y hembras ovígeras) en los subsistemas anquihalinos bajo estudio

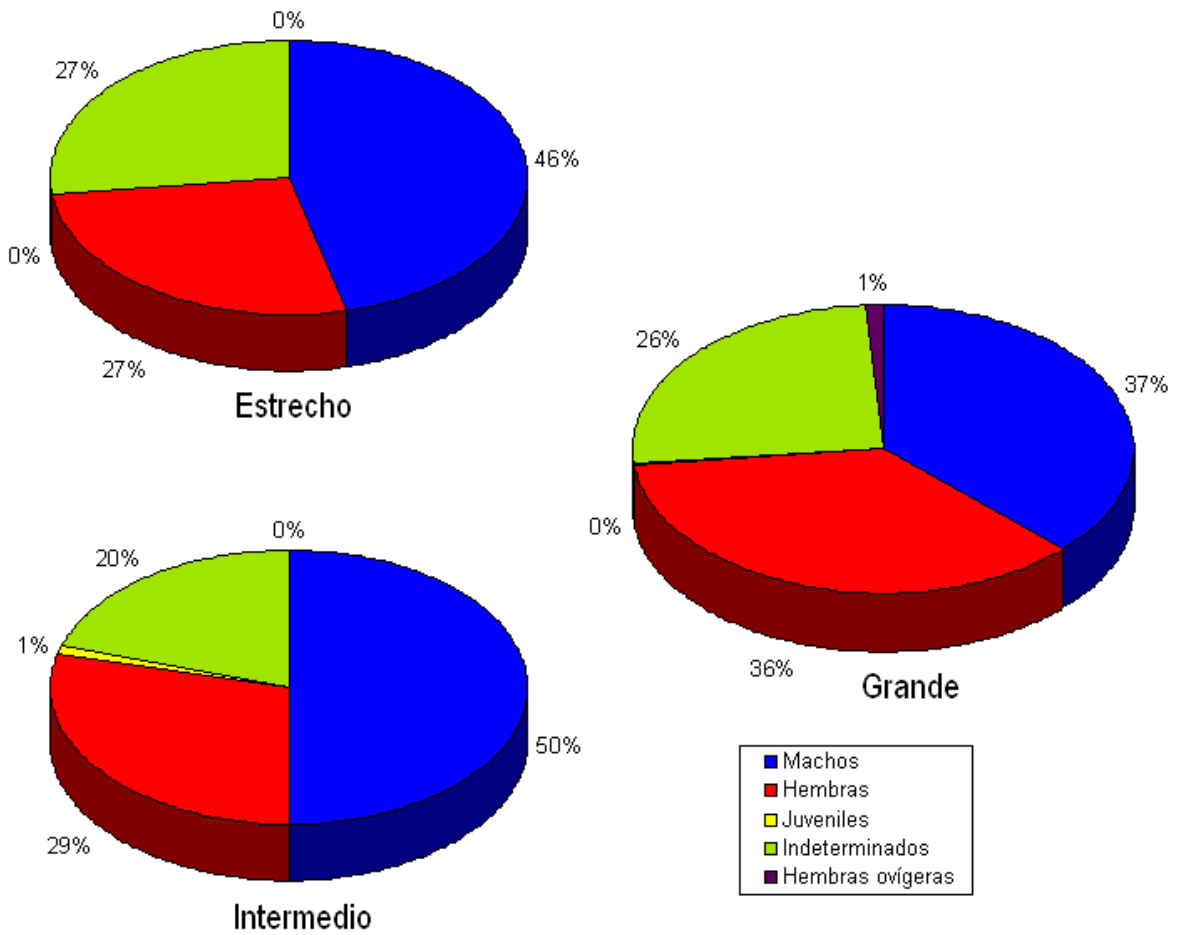


Fig. 16. Proporciones de sexos (incluidos indeterminados, juveniles y hembras ovígeras) según el tamaño de acceso de la cueva donde fueron capturados

Relación de la talla de los organismos y proporción sexual en *Creaseriella anops*

C. anops difiere en el tamaño para cada uno de los sexos. La talla promedio de las hembras fue de 15.43 mm, \pm 3.13 mm; (N = 497), mientras para los machos fue de 14.96 mm, \pm 2.35; (N = 657) (Fig. 17). El organismos más pequeño (7.10 mm) fue una hembra, mientras que el organismo más grande (23.40 mm) fue un macho. El Análisis de Varianzas no muestra diferencias estadísticas entre la talla de los organismos por su sexo (ANOVA F= 8.14; $p > 0.05$)

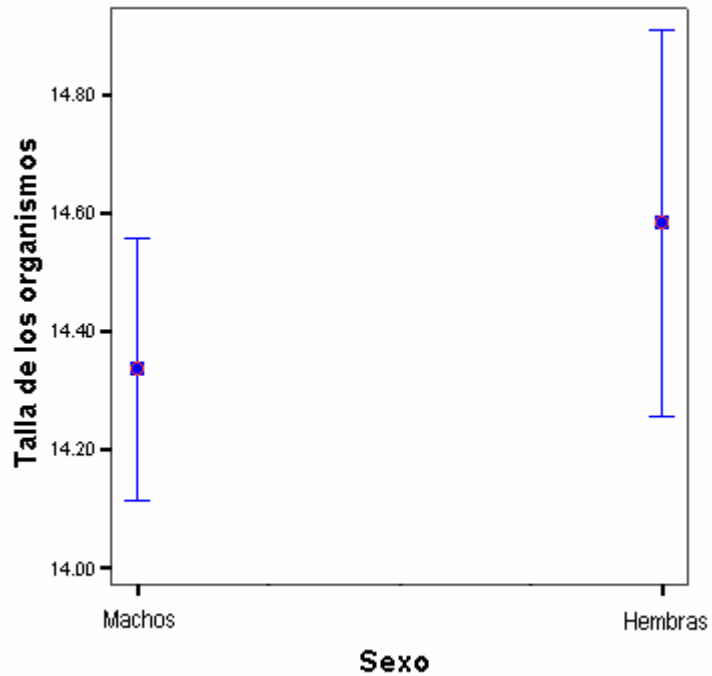


Fig. 17. Diferencias en la talla de los sexos de *Creaseriella anops* para los subsistemas anquihalinos de Quintana Roo

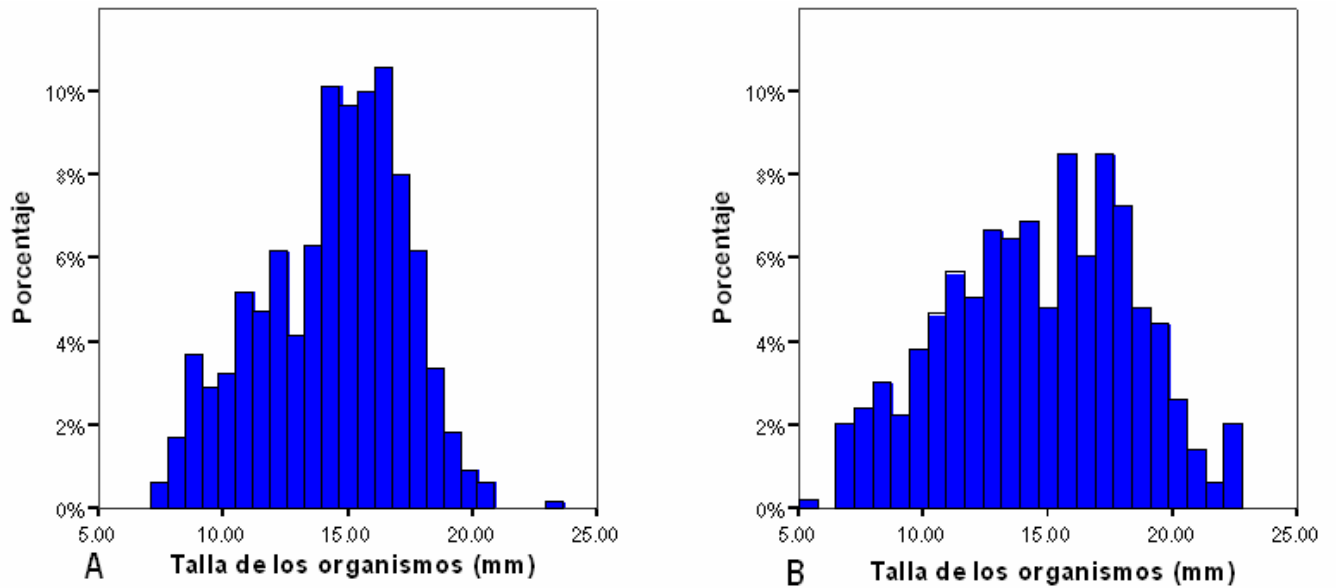


Fig. 18. Histograma representando intervalos de tamaños y el porcentaje de organismos (A=machos, B=hembras) representado

Modelo conceptual para las abundancias del isópodo *Creaseriella anops* es los subsistemas anquihalinos de Quintana Roo:

El modelo conceptual (Fig. 19) consta de cuatro cajas que describen las biomásas de las categorías comunes en todas las cuevas anquihalinas estudiadas. Estas son en orden de relación: la cantidad de cebo en la trampa, la pluma de olor dispersado, la abundancia de los isópodos capturados en la trampa y la abundancia preexistente de isópodos en el subsistema anquihalino. El valor de los isópodos preexistentes en el subsistema anquihalino debe ser mayor siempre al valor de la abundancia capturada en las trampas. El cebo en la trampa es un valor constante en todas las cuevas. Se espera que la pluma de dispersión del cebo sea constante al usar valores constantes de corrientes cerca del fondo en cuevas de la región.

Las cajas se encuentran relacionadas por el consumo del cebo, la liberación del olor de la pluma, la distribución de la pluma y la atracción de los isópodos hacia el cebo. Cada una de estas relaciones se encuentra regulada. Tres de las relaciones a la vez presentan condicionantes como es el hecho de que el consumo del cebo dependa de un coeficiente de consumo que es proporcional al número de organismos y de la talla, o de la saciedad. La distribución de la pluma por su parte, depende de la velocidad y dimensión espacial de los flujos de corrientes existentes dentro de las galerías. Finalmente la atracción al cebo va a depender de un coeficiente de atracción al cebo, el cual esta regulado por la capacidad quimiorreceptora de los organismos dentro de las galerías

La cantidad de cebo colocado en la trampa es constante en cada una de las trampas y no debe influir al número de individuos que son atraídos a las trampas. El número se debe solamente al número preexistente en cada cueva y que responde directamente con el tipo de acceso y cantidad de materia orgánica disponible. Para ello se presentó un coeficiente de consumo determinado que establece el tiempo que el cebo permanece en la trampa, y el tiempo determina la diseminación de la pluma de olor y el arribo en el número de isópodos capturados.

La pluma de distribución del cebo debe tener una dispersión constante al emplear los valores preexistentes para la región en este tipo de ecosistemas.

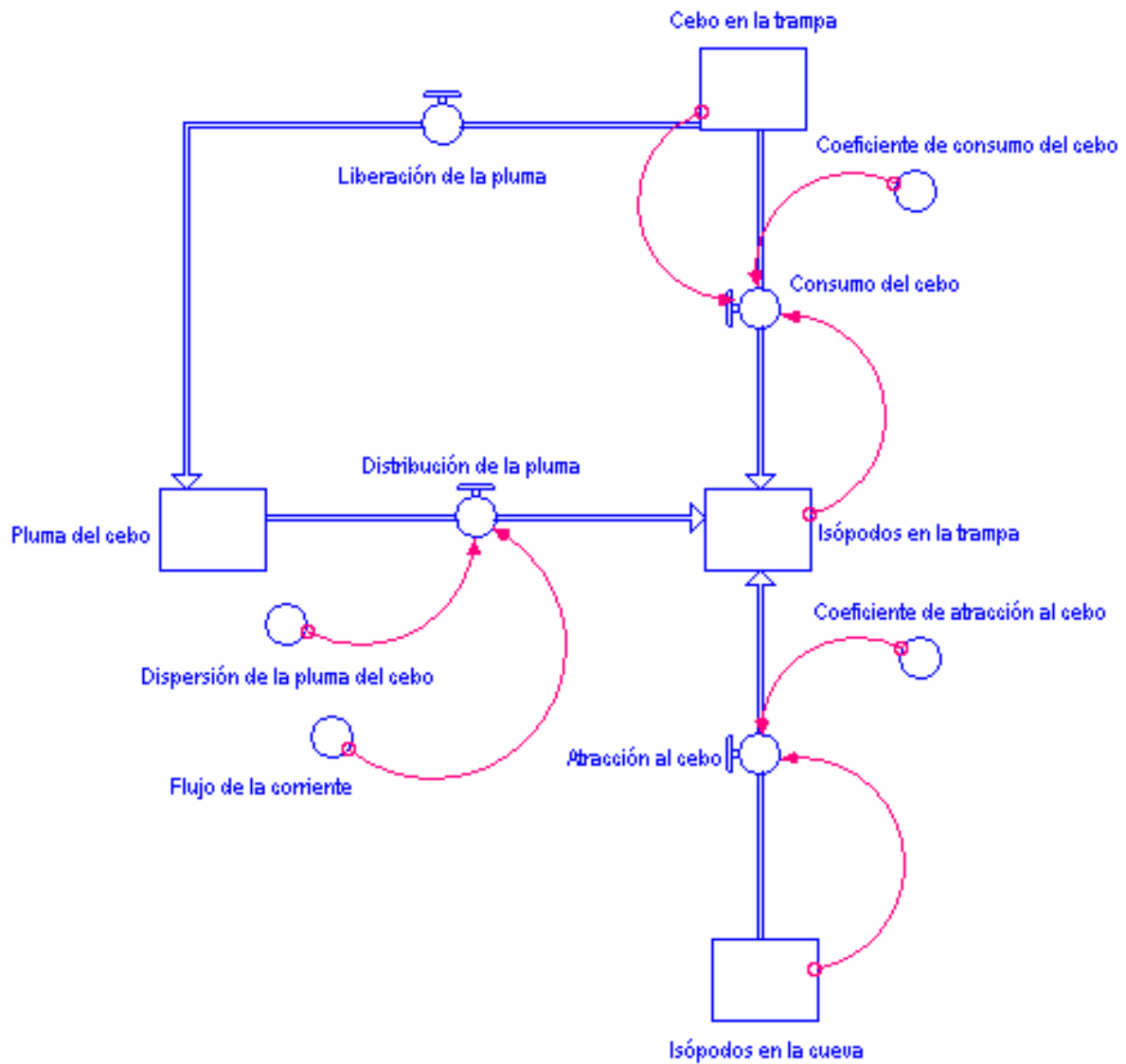


Fig. 19 Modelo conceptual que describe los factores que afectan los patrones de captura dentro de sistemas anquihalinos

DISCUSIÓN

Hábitat del isópodo *C. anops*.- La presencia de una haloclina en sistemas anquihalinos representa una barrera permanente que separa las comunidades de organismos dulceacuícolas de los marinos (Torres-Talamante, 2006). *C. anops* está catalogada como una especie dulceacuícola (Creaser, 1936; Illife, 1993) y se ha reportado su captura en masas de agua salobre y marina (Oseguera, 1999; Escobar *et al.* 2002). La descripción del hábitat de este isópodo en el presente estudio indica que este organismo habita en la lente de agua dulce o ligeramente salobre ya que fue capturado en salinidades que generalmente no sobrepasaron 10 g/L. Sin embargo las capturas en aguas marinas (35 g/L) muestran un grado de tolerancia de este isópodo a los cambios de salinidad en el agua.

La concentración de oxígeno en aguas subterráneas muestra una heterogeneidad espacial (Malard & Hervant, 1999), sin embargo no afecta la biomasa total en las diferentes zonas de las cuevas, ya que son ecosistemas muy estables (Gili *et al.* 1986). Las mediciones de saturación de oxígeno en el presente estudio muestran que *C. anops* se encuentra en zonas bien oxigenadas (46.2%, 3.77 mg/L), y en zonas de hipoxia (10%, 0.8 mg/L), es decir, con baja concentración de oxígeno.

Trabajos realizados en cuevas sumergidas muestran que en estos sistemas la importación de materia orgánica del exterior es clave para sostener a las comunidades de organismos que habitan el ecosistema (Balduzzi *et al.* 1986; Gili *et al.* 1986; Holsinger, 1988; Fichez, 1990b, 1991a y b), la producción quimioautotrófica llevada a cabo por bacterias dentro de las cuevas también es de gran importancia (Southward *et al.* 1996; Por, 2007) ya que la producción primaria *in situ* es escasa o nula (Baker *et al.* 2000). Sin embargo los resultados del presente estudio no indican que las cuevas con un acceso grande contengan mayores concentraciones de materia orgánica que las cuevas con un acceso intermedio y las que presentan un acceso estrecho. Sin embargo se debe mencionar que las concentraciones de carbono orgánico son altas comparadas con cuevas marinas donde se han reportado porcentajes de carbono que oscilan de 3.3 a 3.5% (Fichez, 1990b). Estudios de producción quimioautotrófica por bacterias en sistemas anquihalinos y su relación con la abundancia de organismos presentes son necesarios para observar el papel que juegan los biofilms en la presencia de organismos dentro de las galerías.

Relación de las variables que describen el hábitat con la abundancia del isópodo.- En estudios previos se ha demostrado que la cantidad de biomasa y número de especies disminuye hacia el interior de las cuevas (Gili *et al.* 1986; Balduzzi *et al.* 1989) así como la cantidad de materia orgánica en sedimentos (Pohlman *et al.* 1997). En el presente estudio no se encontró ese patrón descrito con anterioridad, los resultados indican heterogeneidad en la distribución de los organismos dentro de las galerías. La materia orgánica en sedimentos si presentó una ligera tendencia a disminuir hacia el interior de las cuevas, Airoidi & Cinelli (1996) mencionan que la circulación de las corrientes de agua son de gran importancia para distribuir materia orgánica hacia el interior de las galerías.

Las abundancias relativas indican la disminución de capturas hacia el interior solo en los subsistemas con acceso grande, en los subsistemas con acceso estrecho la distribución hacia el interior de las cuevas es uniforme, mientras que en los subsistemas con acceso estrecho las capturas aumentan hacia el interior. Sin embargo debe hacerse notar que estos estudios se realizaron principalmente observando la cobertura de organismos sésiles (Dennito *et al.* 2007) o de pocos movimientos sin tomar en cuenta organismos con gran movilidad tanto en la columna de agua como en los sedimentos como los isópodos. No obstante, en este tipo de estudios se debe hacer notar un problema que es abordado por Edler & Doods (1996), quienes indican que no es posible saber que porción de la comunidad es capturada en las trampas.

Descripción de la abundancia, composición de tallas y proporción sexual de *C. anops*.- Los organismos más pequeños se capturaron en las cuevas de tamaño grande y en la entrada de las cuevas, que es donde se realizaron las mayores capturas de organismos, lo cual concuerda con estudios previos (Defeo *et al.* 2001; Caetano *et al.* 2006) que proponen que el crecimiento de los individuos es dependiente de la densidad poblacional.

En ciertas especies de isópodos terrestres y troglobios se ha encontrado una proporción sexual de 1:1 (50% de ambos sexos) (Paris & Pitelka, 1962 y Edler y Dodds, 1996) o dominio por parte de las hembras (Jonson, 1977; Shafir & Field, 1980) que llegan a representar del 67% al 80% de la población adulta. También se han reportado ciclos estacionales, relacionados al dominio de alguno de los dos sexos (Arrontes, 1992). En el caso de *C. anops* de un total de 1154 organismos a los que se les logró determinar el sexo, el 56.9% fueron machos y 43.06% hembras, dando una proporción de 1.38:1, indicándonos que son los machos los que compiten por pareja dentro de las poblaciones de *C. anops* (Kvarnemo & Ahnesjö, 1996).

En el presente estudio la captura de juveniles y hembras ovígeras fue escasa (1% en ambos casos). En estudios previos la escasa captura de juveniles se ha relacionado a altas tasas de mortalidad (19-50%) (Schram, 1986; Shafir & Field, 1980), indicándonos la presencia de una estrategia k con altas tasas de reclutamiento debido a la alta mortalidad (Begon *et al.* 2006). Esta estrategia ha sido reportada para poblaciones de isópodos hipogeos (Turk-Prevosnic & Blejec, 1998). En el caso de las hembras ovígeras, en especies de isópodos que viven en la región intermareal se ha observado que el éxito reproductivo puede potenciarse con un mecanismo conductual en el cual las hembras preñadas tienden a permanecer bajo las rocas y esto evita que sean capturadas (Johnson, 1976).

En el presente estudio se puede observar una diferencia en el tamaño de los sexos de *C. anops*, las hembras son más grandes que los machos, lo cual es contrario a una especie troglobia de la región, *Bahalana mayana* (Iliffe, 1993), y difiere de otras especies de isópodos troglobios donde no existe dimorfismo sexual representado por el tamaño (Edler & Doods, 1996), este tipo de dimorfismo sexual ha sido reportado anteriormente para cirrolanidos troglobios por Carpenter (1981). Sin embargo la diferencia de tamaños dependiendo el sexo de *C. anops* en el presente estudio no es estadísticamente significativa. El mayor tamaño por parte de las hembras dentro de las poblaciones se ha explicado como un indicador de ventaja reproductiva o como el reflejo de diferencia en las tasas de supervivencia si el crecimiento continúa después de la madurez (Shine, 1988).

Modelo conceptual.- La elaboración de modelos conceptuales se ha convertido en una importante herramienta en el estudio de sistemas ecológicos (Jackson *et al.* 2000). El modelo conceptual realizado en el presente estudio identificó que la abundancia de isópodos por subsistema influye en la captura. La abundancia de isópodos por subsistema es complicada de determinarse. El modelo asume que el número de organismos atraídos a la trampa se relaciona a la pluma desprendida del cebo. Diversos estudios han reconocido que la pluma son filamentos con altas concentraciones de moléculas de olor (comúnmente aminoácidos) en el fluido que las rodea (Weissburg, 2000; Zimmer & Ann Butman, 2000; Mead, 2002). Se han descrito dos escalas para la pluma: la difusión molecular (pequeña escala) y la turbulencia (gran escala) (Zimmer & Ann Butman, 2000). Esta última es la que afecta la quimiorrecepción en organismos macroscópicos como *C. anops*. Este modelo ha considerado la segunda escala sugiriendo que las corrientes de agua permiten el flujo de agua y alcance (Atema, 1996) para reclutar los isópodos en la cueva. Esta escala permite reconocer lo que se ha denominado "paisaje de la pluma de olor", el cual consiste en crestas y valles cuya elevación representa la intensidad de la concentración de olor (Moore & Crimaldi, 2004). Los organismos

carroñeros como *C. anops* detectan moléculas liberadas por el cebo, y de este "paisaje" va a depender la cantidad de organismos que son atraídos a la trampa.

Las variables que afectan la captura sugieren que todos los organismos tienen la misma probabilidad de ser capturados, ésta abundancia está determinada por el número poblacional que habita la cueva. La fracción poblacional atraída depende del coeficiente de atracción, el alcance de la pluma y tiempo de exposición del cebo.

La captura exitosa de isópodos obtenida en el presente estudio mediante el uso de trampas cebadas se basa en la capacidad quimiorreceptiva que presenta *C. anops*. Esta estrategia también se ha empleado en la captura de carroñeros tanto en sistemas de aguas subterráneas como en mar profundo (Creaser, 1936; Sainte Marie, 1986; Sainte Marie & Hargrave, 1987 & Lapointe & Saint-Marie, 1992). De diversos invertebrados, los crustáceos carroñeros se orientan por medio de plumas químicas para localizar depredadores, presas, pareja o hábitat (Moore & Crimaldi, 2004 y Koehl, 2006). Esta capacidad se ha registrado por Oseguera (1999) y Escobar *et al.* (2002) quienes reconocieron la presencia de estetas en el flagelo de las anténulas con función quimiorreceptora. La misma capacidad ha sido reportada para otras especies de isópodos troglobios (Edler & Dodds, 1996; Rouch & Danielopol, 1999).

CONCLUSIONES

Las capturas mayores de organismos se registraron en las cuevas que presentan un acceso grande, las capturas disminuyeron en las cuevas con acceso intermedio y la menor captura se registró en las cuevas con acceso estrecho. La abundancia de capturas de *C. anops* varió con respecto a la distancia de la zona de penumbra sin un patrón definido. Las cuevas con acceso estrecho e intermedio obtuvieron las abundancias mayores hacia el interior de las cuevas (gradiente horizontal), mientras que en las cuevas de acceso grande las mayores capturas fueron en la entrada.

Los factores que describen el hábitat no mostraron una relación directa con la abundancia de *C. anops*. La abundancia respondió al tipo de abertura de cada subsistema, donde los subsistemas con acceso amplio presentaron la abundancia mayor de isópodos.

El hábitat de *C. anops* se caracteriza por ser ambientalmente heterogéneo con un intervalo de temperatura de 24.93° C a 26.29° C, una salinidad de 1.9 mg/L a 35.3 mg/L, el pH del agua varía de 6.64 a 7.18, un potencial redox que oscila de 354 mV a 399 mV y la concentración de oxígeno disuelto varía de 0.8 mg/L a 3.77 mg/L. La concentración de nutrientes varía de 5.85 a 15.1 mg/L para nitrógeno total en mg/L de NO₃, de 0.08 a 6.27 mg/L para silicatos, de 0.49 a 5.99 mg/L para nitratos, de 1.32 a 3.41 mg/L para nitrógeno total en mg/L de N, de 0 a 0.12 mg/L para fósforo total en mg/L de PO₄, de 0.03 a 0.06 mg/L para amonio, de 0.01 a 0.09 mg/L para fósforo total en mg/L de P, de 0 a 0.03 mg/L para fosfatos y de 0 a 0.01 mg/L para nitritos. La concentración de materia orgánica superficial en los sedimentos es de 0.007% a 33.91% para carbono y de 0% a 2.95% para nitrógeno.

La composición de tallas de *C. anops* mostró que los machos tienen tallas más reducidas (14.96 mm, +/- 2.35; (N = 657)) que las hembras (15.43 mm, +/- 3.13 mm; (N = 497)) sin mostrar una diferencia significativa. El cambio en la composición de tallas con distancia a la zona de penumbra mostró una zonación clara por tallas en la cual los organismos más pequeños se localizan en la entrada de las cuevas (donde se capturaron más organismos) mientras que en la parte interna y el fondo se encuentran los organismos más grandes. Los organismos más grandes se encuentran en los subsistemas estrechos y los más pequeños en los subsistemas con acceso grande (donde se capturaron más organismos). La proporción sexual de *C. anops* mostró que los machos (43%) predominaron sobre las hembras (32%) en todas las cuevas. Este predominio se reflejó para cada una de las localidades dentro de la cueva (con excepción en Cristal, subsistema en el cual la proporción sexual mostró un predominio por parte de las hembras).

El presente estudio comprueba la hipótesis H1 en la cual la distribución de los isópodos troglóbios *C. anops* en los subsistemas anquihalinos varía con base en la disponibilidad de materia orgánica en cada tipo de cueva. La variación hacia el interior dependió de factores diversos medidos y otros que se requerirá medir a futuro.

Propuestas para estudios futuros

- ✚ Evaluar en el largo plazo la dinámica poblacional de *C. anops* incluyendo los periodos reproductivos.
- ✚ Elaborar modelos sobre la atracción de plumas aplicados a poblaciones reconociendo los patrones de arribo a las trampas, tiempos de reclutamiento filmando el proceso con cámaras disparadas por el arribo a las trampas.
- ✚ Ampliar los estudios a otras especies que habitan en los sistemas anquihalinos.
- ✚ Evaluar el impacto del desarrollo humano en la región sobre las poblaciones de los sistemas anquihalinos.
- ✚ Establecer el vínculo cenote-sistema anquihalino y el riesgo de contaminación.
- ✚ Caracterizar los mecanismos de funcionamiento de las comunidades de este ecosistema.
- ✚ Caracterizar las opciones existentes y medidas de protección para la conservación de especies protegidas y/o en peligro de extinción.

LITERATURA CITADA (Formato: Hydrobiologia)

- Abele, L.G. & B.E Felgenhauer, 1985. Observations on the ecology and feeding behavior of the anchialine shrimp *Procaris ascensionis*. Journal of Crustacean Biology 5: 15-24.
- Alcocer, J., A. Lugo, L.E. Marin & E. Escobar, 1998. Hydrochemistry of waters from five cenotes and evaluation of their suitability for drinking-water supplies, northeastern Yucatan, Mexico. Hydrogeology Journal 6: 293-301.
- Álvarez, F., E. Escobar Briones & J. Alcocer. 2000. Sistemas anquihalinos en México. Ciencia y Desarrollo 26: 36-45.
- Álvarez, F., T.M. Iliffe & J.L. Villalobos, 2005. New species of the genus *Typhlatya* (Decapoda: Atyiidae) from anchialine caves in Mexico, the Bahamas and Honduras. Journal of Crustacean Biology 25: 81-94.
- Airoldi, L. & F. Cinelli. 1996. Variability of fluxes of particulate material in a submarine cave with chemolithoautotrophic inputs of organic carbon. Marine Ecology Progress Series 139: 205-217.
- Airoldi, L & F. Cinelli, 1997. Sources and biochemical composition of suspended particulate material in a submarine cave with sulphur water springs. Marine Biology 128: 537-545.
- Argano, R. 1972. An asellid of the subterranean waters of Veracruz, Mexico. Quaderni Accademia Nazionale dei Lincei 171: 34-42.
- Argano, R. 1973. *Mexistenasellus magniezi* n. sp., a blind aquatic isopod from Veracruz, Mexico (Crustacea). Quaderni Accademia Nazionale dei Lincei 171: 97-103.
- Argano, R. 1977. *Asellota* del Messico meridionale e Guatemala (Crustacea. Isopoda). Quaderni Accademia Nazionale dei Lincei 171 100-123.
- Arrontes, J. 1992. Sex-ratio variation in a intertidal isopod. Oikos 63: 131-138.
- Atema, J. 1996. Eddy chemotaxis and odor landscapes: Exploration of nature with animal sensors. The Biological Bulletin, 191: 129-138.
- Back, W. & B.B. Hanshaw, 1970. Comparison of chemical hydrogeology of the carbonate peninsulas of Florida and Yucatan. Journal of Hydrology 6: 293-301.
- Back, W., B.B. Hanshaw, J.S Herman & J.N. Van Driel, 1986. Differential dissolution of a Pleistocene reef in the ground-water mixing zone of coastal Yucatan, Mexico. Geology 14: 137-140.
- Baker, M.A., H. Maurice Valett & C.N. Dahm. 2000. Organic carbon supply and metabolism in a shallow groundwater ecosystem. Ecology 81: 3133-3148.
- Balduzzi, A., C.N. Bianchi, F. Boero, R. Cattaneo-Vietti, M. Pansisni & M. Sarà. 1989. The suspension-feeder community of a Mediterranean sea cave. Scientia Marina 53: 387-395.
- Barradas-Ortiz, C., P. Briones-Fourzán, E. Lozano-Álvarez. 2003. Seasonal reproduction and feeding ecology of giant isopods *Bathynomus giganteus* from the continental slope of the Yucatan Peninsula. Deep-Sea Research I 50: 495-513.
- Beddows, P, 2004. Groundwater hydrology of a coastal conduit carbonate aquifer: Caribbean coast of the Yucatan Peninsula, Mexico. Ph. D. Thesis. School of Geographical Sciences. University of Bristol.
- Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. Ecology from individuals to ecosystems. Blackwell Publishing.
- Bishop, R.E., B. Kakuk & J.J. Torres, 2004. Life in the hypoxic and anoxic zones: Metabolism and proximate composition of Caribbean troglobitic crustaceans with observations on the water chemistry of two anchialine caves. Journal of Crustacean Biology 24: 379-392.
- Bolívar y Peltain, C. 1950. Estudio de una nueva *Cirolana* cavernícola nueva de la región de Valles, San Luis Potosí, México. Ciencia 10: 211-218.
- Botosaneanu, L. & Th. M. Iliffe, 1997. Four new stygobitic cirolands (Crustacea: Isopoda) from the Caribbean – with remarks on intergeneric limits in some cirolanids. Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie 67: 77-94.

- Botosaneanu, L. & Th. M. Iliffe, 1999. On four new stygobitic cirolanids (Isopoda: Cirolanidae) and several already described species from Mexico and the Bahamas. *Bulletin de l'Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 69: 93-123.
- Botosaneanu, L., & Th. M. Iliffe & D.A. Hendrickson. 1999. On a collection of stygobitic cirolanids (Isopoda: Cirolanidae) from northern Mexico, with descriptions of a new species. *Bulletin de l'Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 68 : 123-134
- Botosaneanu, L. & Th. M. Iliffe, 2000. Two new stygobitic species of Cirolanidae (Isopoda) from deep cenotes in Yucatan. *Bulletin de l'Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 70: 149-161.
- Botosaneanu, L. & Th. M. Iliffe, 2002. Stygobitic isopod crustaceans, already described or new from Bermuda, the Bahamas and Mexico. *Bulletin de l'Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 72 : 101-112.
- Bowman, T.E. 1975a. A new genus and species of troglobitic cirolanid isopod from San Luis Potosí, Mexico. *Occasional Papers of the Museum Texas Tech University* 27: 1-7.
- Bowman, T.E. 1975b. *Speocirolana pubens* y *S. endeca*, new troglobitic isopod crustacean from Mexico (Flabellifera. Cirolanidae). *Association of Mexican Cave Studies Bulletin* 8: 13-23.
- Bowman, T.E. 1975c. Three new troglobitic asellids from western North America (Crustacea: Isopoda: Asellidae). *International Journal of Speleology* 7: 339-356.
- Bowman, T.E. 1987. *Bahalana mayana*, a new troglobitic cirolanid isopod from Cozumel Island and Yucatan Peninsula. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 100: 659-663.
- Bowman, T.E. & Th. M. Iliffe, 1988. *Tulumella undens*, a new genus and species of thermosbanacean crustacean from the Yucatan peninsula, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101: 221-226.
- Bowman, T.E. & Th. M. Iliffe, 1991. *Annina fustis*, a new isopod from Phang Nah, Thailand (Crustacea: Isopoda: Cirolanidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104: 247-252.
- Brewer, P.G. & Riley, J.P. 1966. The automatic determination of silicate-silicon in natural waters with special reference to sea water. *Analytical Chemical Acta* 35: 514-519.
- Bruce, N.L. 1991. New records of marine isopods crustaceans (*Sphaeromatidae*, *Cirolanidae*) from south-eastern Australia. *Memoirs of the Museum of Victoria* 52: 263-275.
- Bruce, N.L. 2004. *Cirolana mercuryi* sp. nov., a distinctive cirolanid isopod (Flabellifera) from the coral reefs of Zanzibar, East Africa. *Crustaceana* 76: 1071-1081.
- Bruce, N.L & A. Brandt. 2006. A new species of *Cirolana* Leach, 1818 (Crustacea: Isopoda: Cirolanidae) from the western Ross Sea, Antarctica, the first record of the genus from polar waters. *Zoosystema* 28: 315-324.
- Caetano, C.H.S., R.S. Cardoso, V.G. Veloso & E.S. Silva. 2006. Population biology and secondary production of *Exocirolana braziliensis* (Isopoda: Cirolanidae) in two sandy beaches of southeastern Brazil. *Journal of Coastal Research* 22: 825-835.
- Calado, R., P. Chevaldonné & A. dos Santos, 2004. A new species of the deep-sea genus *Bresilia* (Crustacea: Decapoda: Bresiliidae) discovered from a shallow-water cave in Madeira. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom* 84: 191-199.
- Carey, P.G., A.J. Sargent, A.M. Taberner, G. Ramón & G. Moya, 2001. Ecology of cavernicolous ciliates from the anchihaline lagoons of Mallorca. *Hydrobiologia* 448: 193-201.
- Carpenter, J.H. 1981. *Bahalana geracei* N. Gen. N. Sp., a troglobitic marine cirolanid isopod from Lighthouse Cave, San Salvador Island, Bahamas. *Bijdragen tot de Dierkunde* 51: 259-267.
- Carpenter, J.H, 1994. *Dodecalana yagerae*, a new genus, new species, a troglobitic marine cirolanid isopod from Gran Bahama Island, Bahamas. *Journal of Crustacean Biology* 14: 168-176.

- Cervantes-Martínez, A., M. Elías-Gutiérrez, & E. Suárez-Morales, 2002. Limnological and morphometrical data of eight karstic systems "cenotes" of the Yucatán Peninsula, during the dry season (February-May, 2001). *Hydrobiologia* 482: 167-177.
- Cole, G.A. & W.L. Minckley. 1966. *Speocirolana thermydronis*, a new species of cirrolanid isopod crustacean from central Coahuila, Mexico. *Tulane Studies in Zoology*, 13: 17.
- Cole, G.A. & W.L. Minckley. 1970. *Sphaerolana*, a new genus of cirrolanid isopod from northern Mexico, with description of two new species. *The Southwestern Naturalist* 15: 71-81.
- Creaser, E.P., 1936. Crustacean from Yucatán. *Carnegie Institution of Washington Publications* 457: 117-132.
- Creaser, E.P. 1938. Larger cave Crustacea of the Yucatan Peninsula. *Carnegie Institution of Washington Publications* 491: 159-164.
- Coke, J.G., Conlin, L & Young T.M. 1993. Cenote Mayan Blue, Tulum Quintana Roo, Mexico: An underwater cave plan of the Mayan Blue upstream and Xibalba sections of sistema Naranjal surveyed January 1999 to December 1992 by J.G. Coke, L. Conlin, T.M. Young, drafted by J.G. Coke. Underwater Cave Survey.
- Contreras-Balderas, S. & D.C. Purata-Velarde. 1982. *Speocirolana guerrai* sp. nv., cirrolánido troglobio anoptalmo de la cueva de la chorrera, Linares, Nuevo León, México (Crustacea: Isopoda). *Association of Mexican Cave Studies Bulletin* 8: 1-12.
- Defeo, O., Gómez, J & Lercari, D. 2001. Testing the swash exclusion hypothesis in sandy beach populations: the mole crab *Emerita brasiliensis* in Uruguay. *Marine Ecology Progress Series* 211: 159-170.
- Dennito, F., A. Terlizzi & G. Belmonte. 2007. Settlement and primary succession in a shallow submarine cave: spatial and temporal benthic assemblage distinctness. *Marine Ecology* 28: 35-46.
- Dive Site Videos, 2005. Ejido Jacinto Pat Documentation. May 2005 Report. En línea: <http://www.divesitevideos.com/EJPP/May%202005/index.htm>. Consulta: 09/05/07.
- Doods, W.K. 2002. *Freshwater Ecology*. Academic Press. USA. 569 pp.
- Edler, C. & K. Dodds. 1996. The ecology of a subterranean isopod, *Caecidotea tridentata*. *Freshwater Biology* 35: 249-259.
- Eichem, A.C., W.K. Doods, C.M. Tate & C. Edler. 1993. Microbial decomposition of elm and oak leaves in a karst aquifer. *Applied and Environmental Microbiology* 59: 3592-3596.
- Escobar-Briones, E., M.E. Camacho & J. Alcocer, 1997. *Calliasmata nohochi*, new species (Decapoda: Caridea: Hippolytidae), from anchialine cave systems in continental Quintana Roo, Mexico. *Journal of Crustacean Biology* 17: 733-744.
- Escobar-Briones, E., L. Oseguera, G.H. Vázquez-Nin & J. Alcocer. 2002. The external micro-anatomy of the cephalon of the asellotan isopod *Creaseriella anops*. *Hydrobiologia* 467: 57-62.
- Escobar Nava, A. 1986. *Geografía general del Estado de Quintana Roo*. 2ª ed. Gob. Edo. Q.R., Mérida. México.
- Fichez, R. 1990a. Absence of redox potential discontinuity in dark submarine cave sediments as evidence of oligotrophic conditions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 31: 875-881.
- Fichez, R. 1990b. Decrease in allochthonous organic inputs in dark submarine caves, connection with lowering in benthic community richness. *Hydrobiologia* 207: 61-69.
- Fichez, R. 1991a. Composition and fate of organic matter in submarine cave sediments: implications for the biogeochemical cycle of organic carbon. *Oceanologica Acta* 14: 369-377.
- Fichez, R. 1991b. Suspended particulate organic matter in a Mediterranean submarine cave. *Marine Biology* 108: 167-174.
- Fiers, F., J.W. Reid, Th.M. Iliffe & E. Suarez-Morales. 1996. New hypogean cyclopoid copepods (Crustacea) from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Contributions to Zoology* 66: 65-102.
- Furtos, N.C., 1936. On the Ostracoda from the cenotes of Yucatán and vicinity. *Carnegie Institution of Washington Publications* 457: 89-115.

- Gaona-Viscayno, S., T. Gordillo de Anda & M. Villasuso-Pino, 1980. Cenotes, karst característico: mecanismo de formación. *Revista del Instituto de Geología, UNAM* 4: 32-36.
- García, E. 1988. Modificación al sistema de clasificación climática de Köpen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). E. García (ed). México.
- Gerrard, S. 2002. The cenotes of the Riviera Maya: A complete guide for snorkeling, cavern and cave diving the cenotes of the Riviera Maya. Rose Printing Inc.
- Gili, J.M., T. Riera & M. Zabala. 1986. Physical and biological gradients in a submarine cave on the Western Mediterranean coast (North-East Spain). *Marine Biology* 90: 291-297.
- Gottstein, S., M. Ivkovic, I. Ternjej, B. Jalzic & M. Kerovec. 2007. Environmental features and crustacean community of anchialine hypogean waters of the Kornati islands, Croatia. *Marine Ecology* 28: 24-30.
- Hall, F.G, 1936. Physical and chemical survey of cenotes of Yucatán. Carnegie Institution of Washington Publications 457: 5-16.
- Hart, C.W., R.B. Manning & Th. M. Iliffe, 1985. The fauna of Atlantic marine caves: evidence of dispersal by sea floor spreading while maintaining ties to deep waters. *Proceeding of the Biological Society of Washington* 98: 288-292.
- Hervant, F., J. Mathieu & G. Messana. 1998. Oxygen consumption and ventilation in declining oxygen tension and posthypoxic recovery in epigean and hypogean crustaceans. *Journal of Crustacean Biology* 18: 717-727.
- Hobbs, H.H. III & H.H. Hobbs Jr, 1976. On the troglobitic shrimps of the Yucatan Peninsula, Mexico.(Decapoda: Atyidae and Palaemonidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 240: 1-23.
- Holsinger, J.R, 1988. Troglobites: the evolution of cave-dwelling organisms. *American Scientist* 76: 147-153.
- Hubbs, C.L. 1938. Fishes from the caves of Yucatan. Carnegie Institution of Washington Publications 491: 261-295.
- Hutchenson, E., 1994. Nohoch Nah Chich Cave System, Quintana Roo, Mexico (1":400 Plan View, 1":120 Cross Section) (Underwater Cave Survey).
- Iliffe, Th. M. 1986. The zonation model for the evolution of aquatic faunas in anchialine caves. *Stygologia* 2: 2-9.
- Iliffe, Th.M. 1992a. An annotated list of the troglobitic anchialine and freshwater fauna of Quintana Roo. In: Navarro, D. & E. Suarez- Morales (eds). *Diversidad biológica en la reserva de la biosfera de Sian Ka'an Quintana Roo, México*. Vol. II. CIQRO/SEDESOL. 197-215.
- Iliffe, Th.M. 1992b. Anchialine cave biology. In: Camacho, A.I. (ed). *The natural history of bioespeleology*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. 614-636.
- Iliffe, Th.M. 1993. Fauna troglobia acuática de la Península de Yucatán. In: *Biodiversidad marina y costera de México*. S.I. Salazar-Vallejo & N.E. González (eds). Com. Nat. Biodiversidad y CIQRO, 673-686.
- Iliffe, Th.M. 2002. Conservation of anchialine cave biodiversity. *Karst Frontiers*, 7: 99-102.
- Iliffe; Th.M. 2007. Anchialine caves and cave fauna of the world. High resolution photos of the Yucatan Peninsula from space. En línea: http://www.tamug.edu/cavebiology/Yucatan/images/HiResSat/Yucatan_A2001137_1645_250m-2b.jpg. Consulta: 09/05/07.
- Iliffe, Th. M. 2007. Anchialine fauna of the Yucatan Peninsula. En línea: <http://www.tamug.edu/cavebiology/fauna/Yucatanfaunalist.html>. Consulta: 22/02/08
- Iliffe, Th. M. & L. Botosaneanu. 2006. The remarkable diversity of subterranean Cirolanidae (Crustacea: Isopoda) in the peri-Caribbean and Mexican realm. *Bulletin de l'Institute Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie* 76: 5-26.
- Iliffe, Th.M. & S. Sarbu, 1990. Anchialine caves and cave fauna of the South Pacific. *NSS News* 88-96.
- Jackson, L.J., A.S. Trebitz & K.L. Cottingham. 2000. An introduction to the practice of ecological modeling. *BioScience* 50: 694-706.

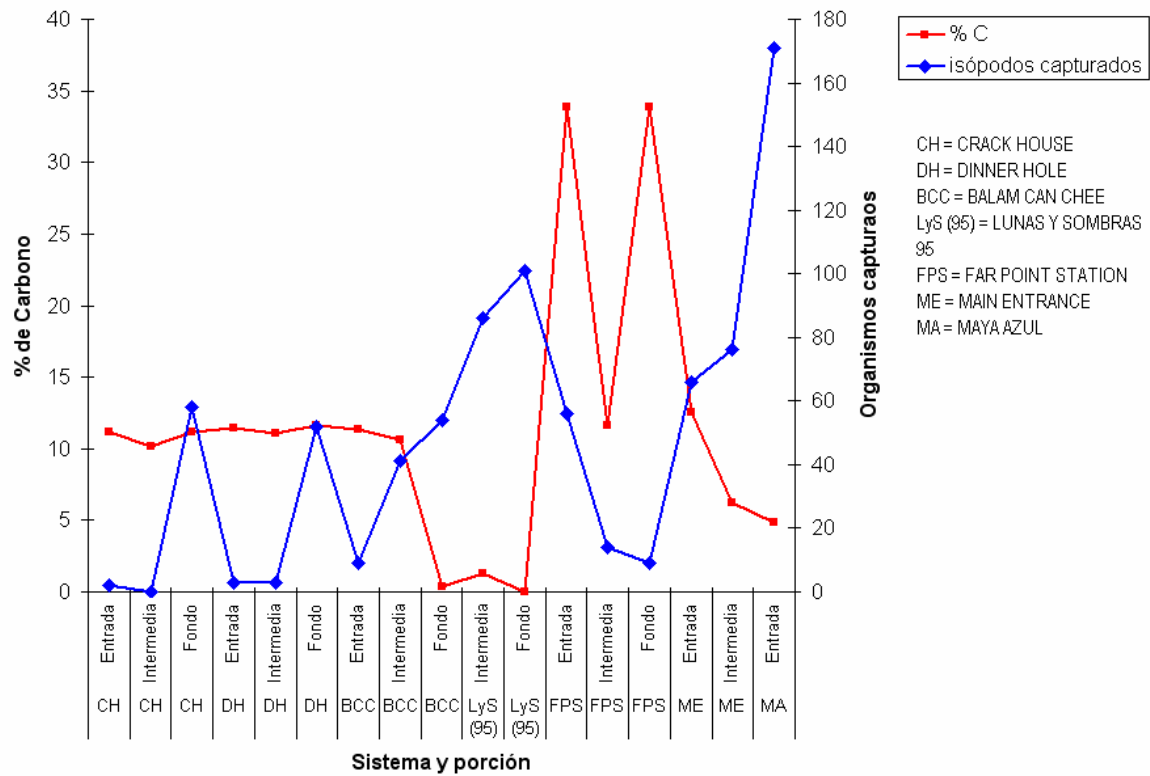
- Johnson, C 1976. Biology and population dynamics of the intertidal isopoda *Cirolana harfordi*. Marine Biology 36: 343-350.
- Kensley, B. 1988. New species and records of cave shrimps from the Yucatan Peninsula (Decapoda: Agostocarididae and Hyppolitidae). Journal of Crustacean Biology 8: 688-699.
- Kensley, B. & M. Schotte, 1989. Guide to the marine isopods crustaceans of the Caribbean. Smithsonian Institution.
- Kensley, B.F., M. Schotte & S. Shiling. 2005. World list of marine, freshwater and terrestrial Crustacea Isopoda. National Museum of Natural History Smithsonian Institution: Washington D.C., USA. En línea: <http://www.nmnh.si.edu/iz/isopod/index.html>. Consulta: 15/02/08.
- Koehl, M.A.R. 2006. The fluid mechanics of arthropod sniffing in turbulent odor plumes. Chemical Senses 31: 93-105.
- Kornicker, L.S. & Th. M. Iliffe, 1989. New Ostracoda (Halocyprida:Thaumatocypiridae and Halocyprididae) from anchialine caves in the Bahamas, Palau and Mexico. Smithsonian Contributions to Zoology 530: 1-22.
- Koroleff, F. 1971. On the determination of the reactive silicate in natural waters. ICES.CM. 1971/C43.
- Kvarnemo, C. & I. Ahnesjö. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. Trends in Ecology and Evolution 11: 404-408.
- Lapointe, V & B. Sainte-Marie. 1992. Currents, predators, and the aggregation of the gastropod *Buccinum undatum* around bait. Marine Ecology Progress Series 85: 245-257.
- MacSwiney, M.C., P. Vilchis, F.M. Clarke & P.A. Racey. 2007. The importance of cenotes in conserving bat assemblages in the Yucatan, Mexico. Biological Conservation 136: 499-509.
- Maderey, R.L. 1967. Estudio preliminar sobre las aguas subterráneas en México. Instituto de Geografía. UNAM.
- Magniez, G. 1972. Deux stenaseillidae cavernicoles nouveaux de l'Amérique centrale: *Mexistenasellus parzefalli* n.sp. et *Mexistenasellus wilkensi* n. sp. (Crustacea: Isopoda: Asellota). International Journal of Speleology 4 : 19-31.
- Magniez, G. 1973. Description du male de *Mexistenasellus parzefalli* (Crustacea: Isopoda: Asellota cavernicola du Mexique) et observations sur cette espece. International Journal of Speleology 5: 163-170.
- Malard, F. & F. Hervant. 1999. Oxygen supply and the adaptations of animals in groundwater. Freshwater Biology 41: 1-30.
- Margalef, R. 1983. Limnología. Omega.
- Marín, L.E., E.C. Perry., H.I. Essaid & B. Steinich. 2001. Hydrogeological investigations and numerical simulation of groundwater flow in the karstic aquifer of northwestern Yucatan, Mexico. First International Conference on Saltwater Intrusion and Coastal Aquifers- Monitoring, Modeling and Management. Essaouira, Morocco, April 23-25, 2001.
- Martin, J.W & G.E. Davis. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. Science Series 39.
- Mead, K.S. 2002. From odor molecules to plume tracking: An interdisciplinary, multilevel approach to olfaction in stomatopods. Integral and Complementary Biology 42: 258-264.
- Mejía Ortiz, L.M., G. Yáñez & M. López Mejía. 2007a. Echinoderms in an anchialine cave in Mexico. Marine Ecology 28: 31-34.
- Mejía Ortiz, L.M., G. Yáñez, M. López Mejía & E. Zarza González. 2007b. Cenotes (anchialine caves) on Cozumel island, Quintana Roo, México. Journal of Cave and Karst Studies 69: 250-255.
- Moore, P., & J. Crimaldi. 2004. Odor landscapes and animal behavior: tracking odor plumes in different physical worlds. Journal of Marine Systems 49: 55-64.
- Moore, Y.H., R.K. Stoessell & D.H. Easley, 1992. Fresh-Water/sea-water relationship within groundwater system, northeastern coast of the Yucatan Peninsula. Ground Water 30: 343-350.

- Moore, Y.H., R.K. Stoessell & D.H. Easley, 1993. Reply to discussion of "Groundwater flow along the northeastern coast of the Yucatan Peninsula". *Ground Water* 31: 321- 322.
- Moscatello, S. & G. Belmonte. 2007. The plankton of a shallow submarine cave ('Grotta dei Ciolo', Salento Peninsula, SE Italy). *Marine Ecology* 28: 47-59.
- Notenboom, J. 1981. Some new hypogean cirrolanid isopod crustaceans from Haiti and Mayaguana Bahamas). *Bijdragen tot de Dierkunde* 51: 313-331.
- Novosel, M., B. Jalzic, A. Novosel, M. Pasaric, A. Pozar-Domac & I. Radic. 2007. Ecology of an anchialine cave in the Adriatic Sea with special referente to its termal regime. *Marine Ecology* 28: 3-9.
- Oertel, A. & R.A. Patzner. 2007. The biology and ecology of a submarine cave: the Grotta del Bel Torrente (Centra-East Sardegna, Italy). *Marine Ecology* 28: 60-65.
- Oseguera, L.A. 1999. Descripción de las estructuras sensoriales del cefalón del isópodo *Creaseriella anops* Creaser 1936 (Isopoda: Cirolanidae) en sistemas anquihalinos de Quintana Roo, México. Tesis de especialidad (Microscopía electrónica aplicada a las Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Pacheco-Martínez J.I & L. A. Alonzo-Salomón, 2003. Caracterización del material calizo de la formación Carrillo Puerto en Yucatán. *Ingeniería. Revista Académica* 7:7-19.
- Paris, O.H., & F.A. Pitelka. 1962. Population characteristics of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California grassland. *Ecology* 43: 229-248.
- Pearse, A.S (ed). 1936. Fauna of the caves of Yucatán. Carnegie Institution of Washington Publications 457: 1-304.
- Pearse, A.S., Creaser, E.P. & Hall, F.G. 1936. The cenotes of Yucatan. A zoological and hydrographic survey. Carnegie. Institution of Washington Publications.
- Pearse, A.S. 1938. Fauna of the caves of Yucatan. Introducción. Carnegie Institution of Washington Publications 491. 1-17.
- Pérez-Aranda, L. 1984. Cirolanidae: *Cirolana anops*. Fauna Cenot. Yucatan. No. 7. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida.
- Perry, E., L. Marín, J. McClain & G. Velázquez, 1995. Ring of cenotes (sinkholes), northwest Yucatan, México: its hydrogeology characterisitcs and possible association with Chicxulub impact crater. *Geology* 23: 17-20.
- Pesce, G.L. & Th. M. Iliffe, 2002. New records of cave-dwelling mysids from the Bahamas and Mexico with description of *Palaumysis bahamensis* n. sp. (Crustacea: Mysidacea). *Journal of Natural History* 36: 265-278.
- Pohlman, J.W., Th. M. Iliffe & L.A Cifuentes, 1997. A stable isotope study of organic cycling and the ecology of an anchialine cave system. *Marine Ecology Progress Series* 155: 17-27.
- Por, D. F. 2007. Ophel: a groundwater biome based on chemoautotrophic resources. The global significance of the Ayyalon cave finds, Israel. *Hydrobiologia* 592: 1-10.
- Reddell, J.R. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala and Belize. University of Texas at Austin. Texas Memorial Museum.
- Rioja, E. 1953. Estudios carcinológicos. XXX. Observaciones sobre los cirolánidos cavernícolas de México. *Ciencia* 10: 211-218.
- Rocha, C.E.F., Th. M. Iliffe, J.W. Reid & E. Suárez-Morales, 1998. A new species of *Halicyclops* (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico, with an identification key for the species of the genus from the Caribbean region and adjacent areas. *Sarsia* 83: 387-399.
- Rocha, C.E.F., Th. M. Iliffe, J.W. Reid & E. Suárez-Morales, 2000. *Prehendocyclops*, a new genus of the subfamily Halicyclopiniae (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Sarsia* 85: 119-140.

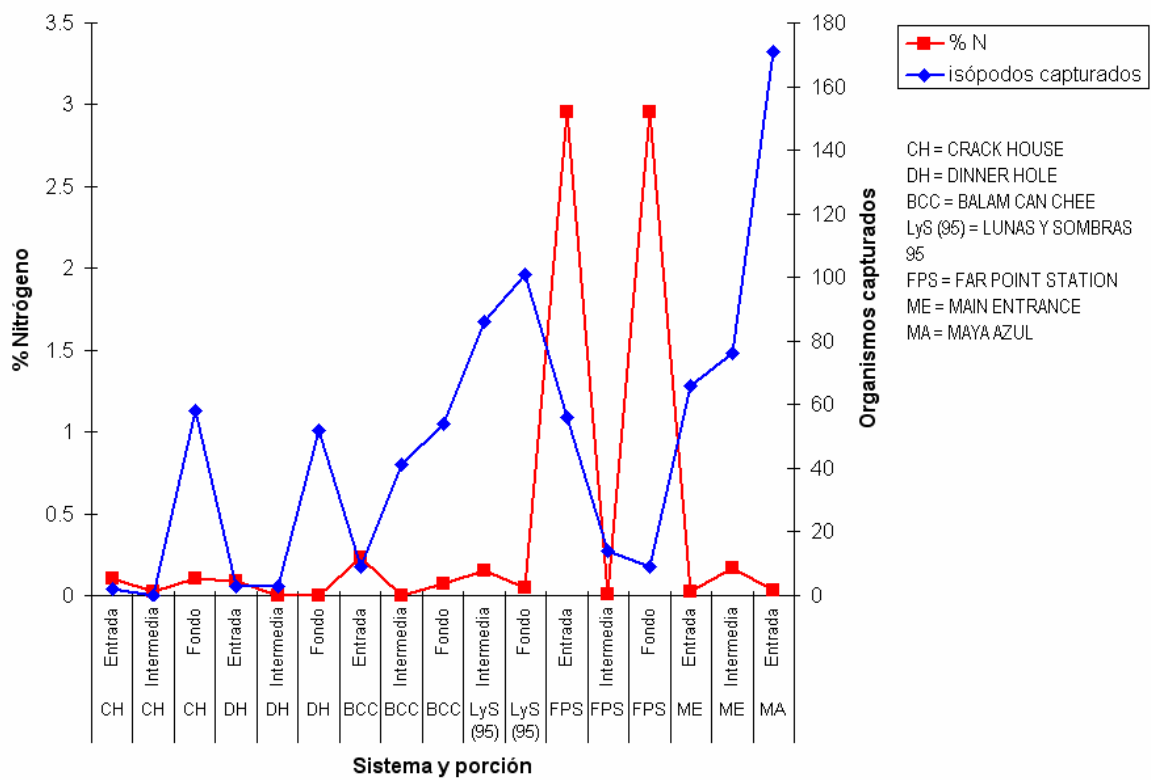
- Rouch, R. & D.L. Danielopol. 1999. Active dispersal of *Stenasellus virei boui* Magniez (Isopoda) through the alluvial sediments of a pyrenean stream (southern France). *Crustaceana* 72: 849-862.
- Sainte-Marie, B. 1986. Effect of bait size and sampling time of the attraction of the lysianassid amphipods *Anonyx sarsi* (Steele & Brunel) and *Orchomenella pinguis* (Boeck). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 99: 63-77.
- Sainte-Marie, B., & B.T. Hargrave. 1987. Estimation of scavenger abundance and distance of attraction to bait. *Marine Biology* 94: 431-443.
- Saltsman, D. 1995. The art of save cave diving. Nacional Asociation of Cave Diving.
- Sánchez, M., J. Alcocer, E. Escobar & A. Lugo, 2002. Phytoplankton of cenotes and anchialine caves along a distance gradient from the northeastern coast of Quintana Roo, Yucatan Peninsula. *Hydrobiologia* 467: 79-89.
- Sánchez Reyes, M. 1998. Variación temporal de las comunidades bacterianas y fitoplanctónicas en cinco sistemas cársticos del NE de Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Escuela Nacional de Estudios Superiores Iztacala. UNAM. México.
- Schmitter-Soto, J.J., F.A. Comín, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, M. Elías-Gutiérrez, V. Díaz-Arce, L.E. Marín & B.Steinich, 2002a Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE México). *Hidrobiología* 46: 215-228.
- Schmitter-Soto, J.J., E. Escobar-Briones, J. Alcocer, E. Suárez- Morales, M.Elías-Gutiérrez, L.E. Marín, 2002b. Los cenotes de la península de Yucatán. En: De la Lanza G. y J.L. García Calderón (comp). *Lagos y Presas de México*. AGT Editor.
- Schram, F. 1986. *Crustacea*. Oxford Univesrity Press.
- Schultz, G.A. 1969. How to know the marine isopod crustaceans. Brown.
- Schultz, G.A. 1994. *Typhlotricholigioides* and *Mexiconiscus* from Mexico and *Cylindroniscus* from North America (Isopoda: Oniscidea: Trichoniscidae). *Journal of Crustacean Biology* 14: 763-770.
- SEMARNAT, 1994. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994, que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial, y que establece especificaciones para su protección. En líneas: http://www.sma.df.gob.mx/sma/links/download/archivos/sedesol_nom_059_ecol_1994.pdf. Consulta: 07/11/2007.
- Shafir, A. & J.G. Field. 1980. Population dynamics of the isopod *Cirolana imposita* barnard in a kelp-bed. *Crustaceana* 39: 185-196.
- Sharpton, V.L., G.B. Dalrymple, L.E. Marín, G. Ryder, B.C. Schuraytz & J. Urrutia Fucugauchi 1992. New Links between the Chicxulub Impact Structure and the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Nature* 359: 819-821.
- Shine, R. 1988. The evolution of large body size in females: A critique of Darwin's "fecundity advantage" model. *The American Naturalist* 131: 124-131.
- Simon, K.S., E.F. Benfield & S.A. Macko. 2003. Food web structure and the role of epilithic biofilms in cave streams. *Ecology* 84: 2395-2406.
- Sket, B. 1996. The ecology of anchihaline caves. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 221-225.
- Socki, R.A., E.C. Perry Jr. & C.S. Romanek. 2002. Stable isotope systematics of two cenotes from the northern Yucatan Peninsula, Mexico. *Limnology and Oceanography* 47: 1808-1818.
- Solórzano, L. 1969. Determination of ammonia in natural waters by phenolhypochlorite medium. *Limnology and Oceanography* 14: 799-801.
- Southward, A.J., M.C. Kennicutt, J. Alcalá-Herrera, M. Abiatti, L. Aioldi, F. Cinelli, C.N. Bianchi, C. Morri & E.C. Southward. 1996. On the biology of submarine caves with sulphur springs appraisal of ¹³C/¹²C ratios as a guide to trophic relations. *Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom* 76: 265-285.

- Steinich, B., G. Velázquez, L.E. Marín & E. Perry, 1996. Determination of the groundwater divide in the karst aquifer of Yucatan, Mexico, combining geochemical and hydrogeological data. *Geofísica Internacional* 35: 153-159.
- Steinich, B & Marín, L.E. 1996. Determination of floor characteristics in the aquifer of the Northwestern Peninsula of Yucatan, México. *Journal of Hydrology* 191: 315-331.
- Stock, J.H., Th. M. Iliffe & D. Williams, 1986. The concept "anchialine" reconsidered. *Stygologia* 2: 90-92.
- Stoessell, R.K. 1995. Dampening on Transverse dispersion in the halocline in karst limestone in the Northeast Yucatan Peninsula. *Ground Water* 33: 366-371.
- Stoessell, R.K., W.C. Ward, B.H. Ford & J.D. Schuffert, 1989. Water chemistry and CaCO₃ dissolution in the saline portion of an open-flow mixing zone, coastal Yucatan Peninsula, Mexico. *Geological Society American Bulletin* 101: 159-169.
- Stoessell, R.K., J.G. Coke & D.H. Easley, 2002. Localized thermal anomalies in haloclines of coastal Yucatan sinkholes. *Ground Water* 40: 416- 424.
- Suárez-Morales, E & E. Rivera-Arriaga, 1998. Hidrología y fauna acuática de los cenotes de la Península de Yucatán. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 48: 37-47.
- Suárez-Morales, E., F.D. Ferrari & Th. M. Iliffe. 2006. A new epacteriscid copepod (Calanoida: Epacteriscidae) from the Yucatan Peninsula, Mexico, with comments on the biogeography of the family. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 119: 222-238.
- Strickland, J.D.H. & Parsons, T.R. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Fisheries Research Board of Canada.
- Taiti, S., F. Ferrara & Th. M. Iliffe, 1995. A new species of *Haloniscus* Chilton, 1920 from New Caledonia (Isopoda: Oniscidea). *Crustaceana* 68: 321-328.
- Torres-Talamante, O. 2006. Descripción limnológica de un cenote meromítico: Nohoch Hol, Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México.
- Treguer, P. & Le Corre, P. 1975. Manual d'analyses des sels nutritifs dans l'eau de mer. Utilization del' Auto-Analyzer II. Technicon. LOC-UBO.
- Tulaczyk, S.M., E.C. Perry, C.E. Duller & M. Villasuso, 1993. Influence of the Holbox fracture zone on the karst geomorphology and hydrogeology of northern Quintana Roo, Yucatan Peninsula, México. In: Beck, J. (ed). *Applied Karst Geology*. Balkema, Rotterdam. 181-188.
- Turk-Prevorcnik & A. Blejec. 1998. *Asellus aquaticus infernus*, New Subspecies (Isopoda: Asellota: Asellidae), from Romanian Hypogean Waters. *Journal of Crustacean Biology* 18: 763-773.
- Weissburg, M.J. 2000. The fluid dynamical context of chemosensoty behaviour. *The Biological Bulletin* 198: 188-202.
- Wilson, W.E & J.E. Moore. 1998. Glossary of hydrology. American Geological Institute.
- Wilson, G.D.F. 2008. Global diversity of Isopod crustaceans (Crustacea; Isopoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 231-240.
- Wong, Y.M. & P.G. Moore. 1996. Observations on the activity and life history of the scavenging isopod *Natatolana borealis* Lilljeborg (Isopoda: Cirolanidae) from Loch Fyne, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42: 247-262.
- Yager, J. 1981. Reimpedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology* 1: 328-333.
- Zimmer, R.K. & C. Ann Butman. 2000. Chemical signaling process in the marine environment. *The Biological Bulletin* 198: 168-187.

APÉNDICE I: Relación entre la cantidad de carbono y nitrógeno presente en los sistemas y el número de organismos capturados

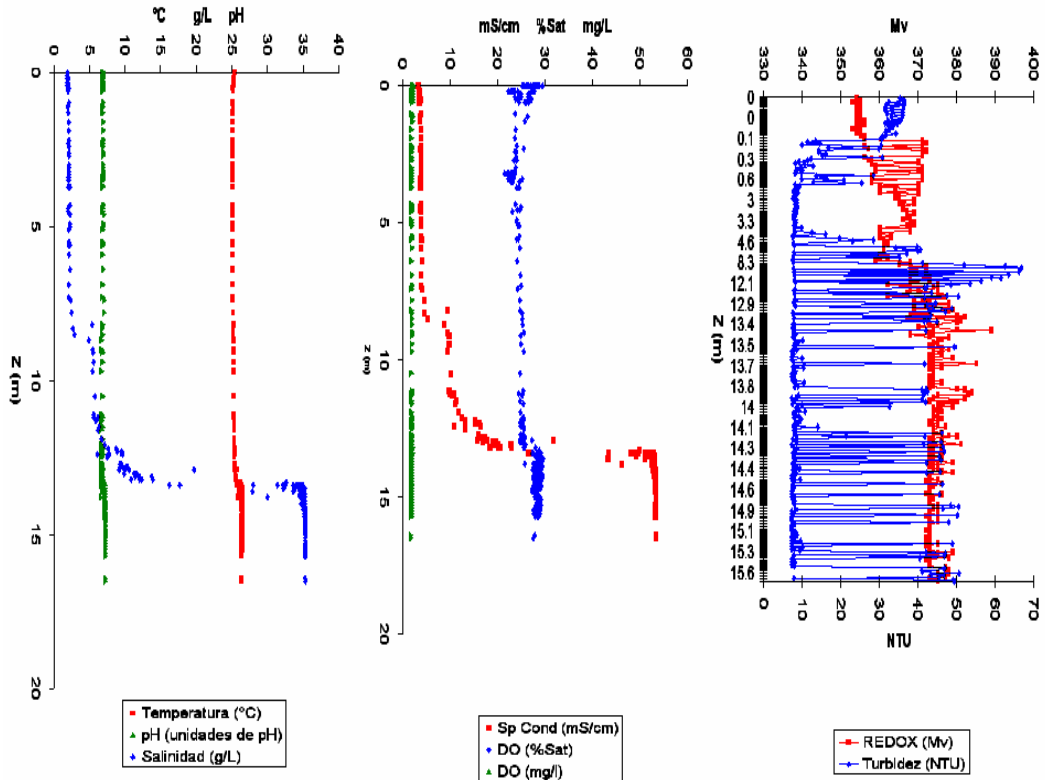


IA

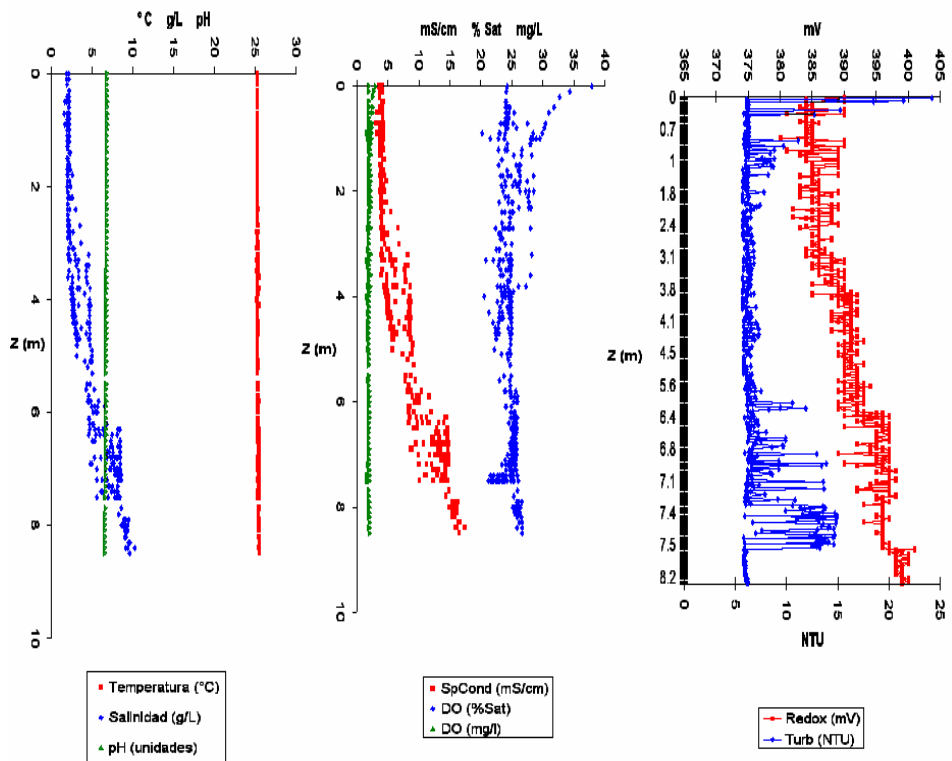


IB

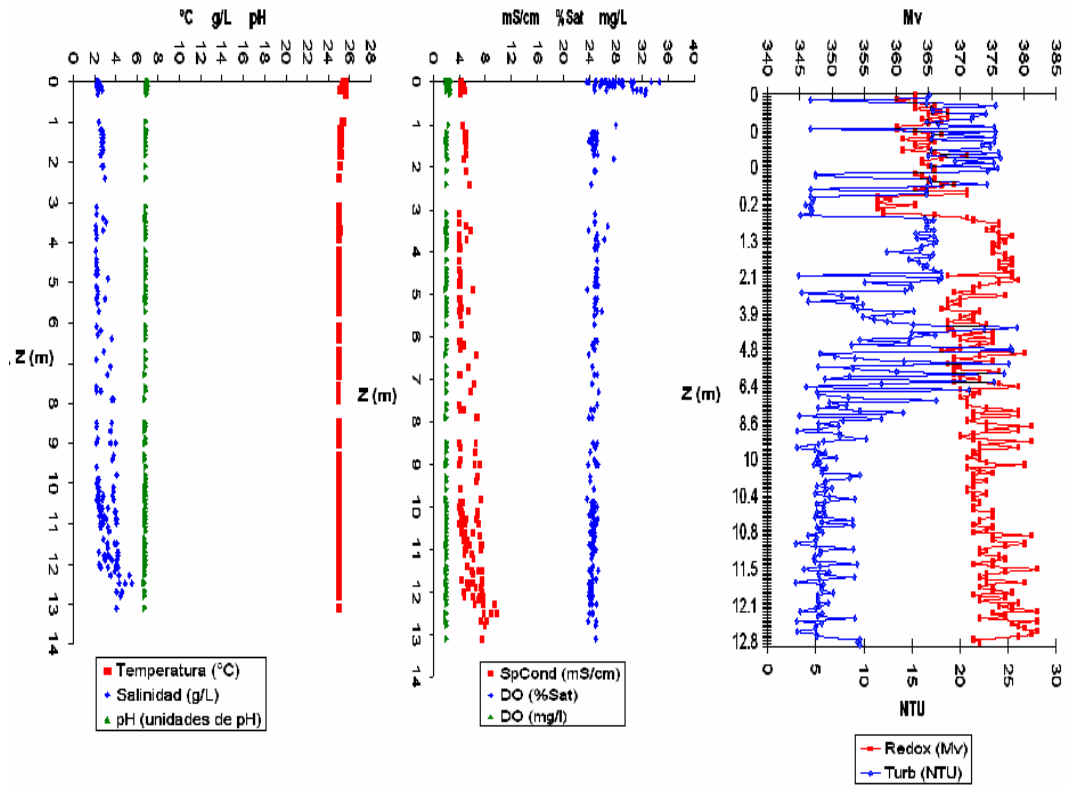
APÉNDICE II: Perfiles de parámetros ambientales medidos con Hydrolab en los subsistemas del presente estudio.



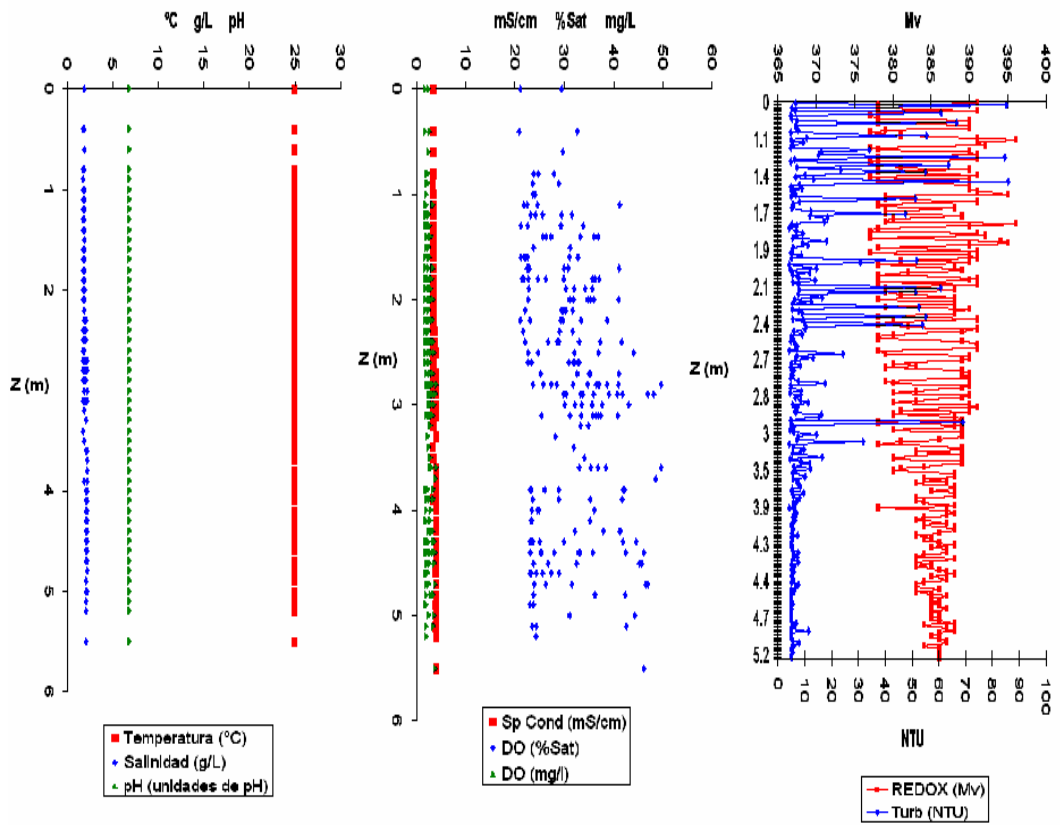
I.A. Crack House



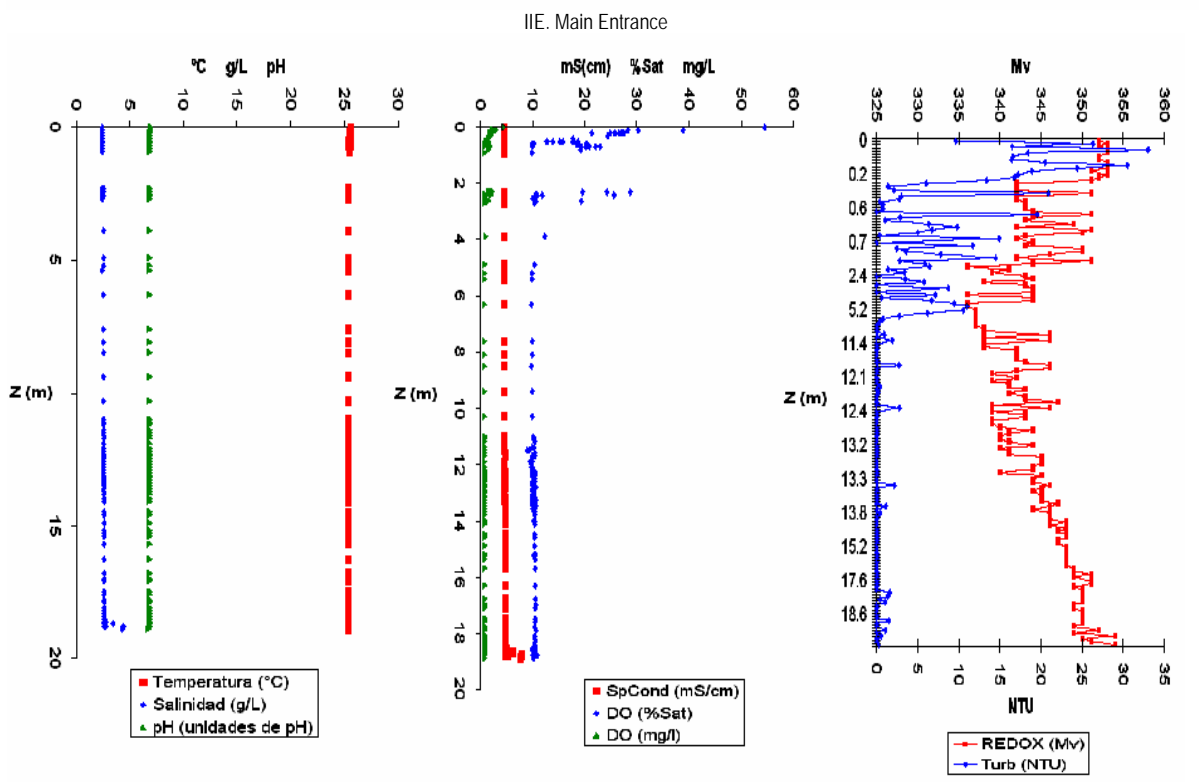
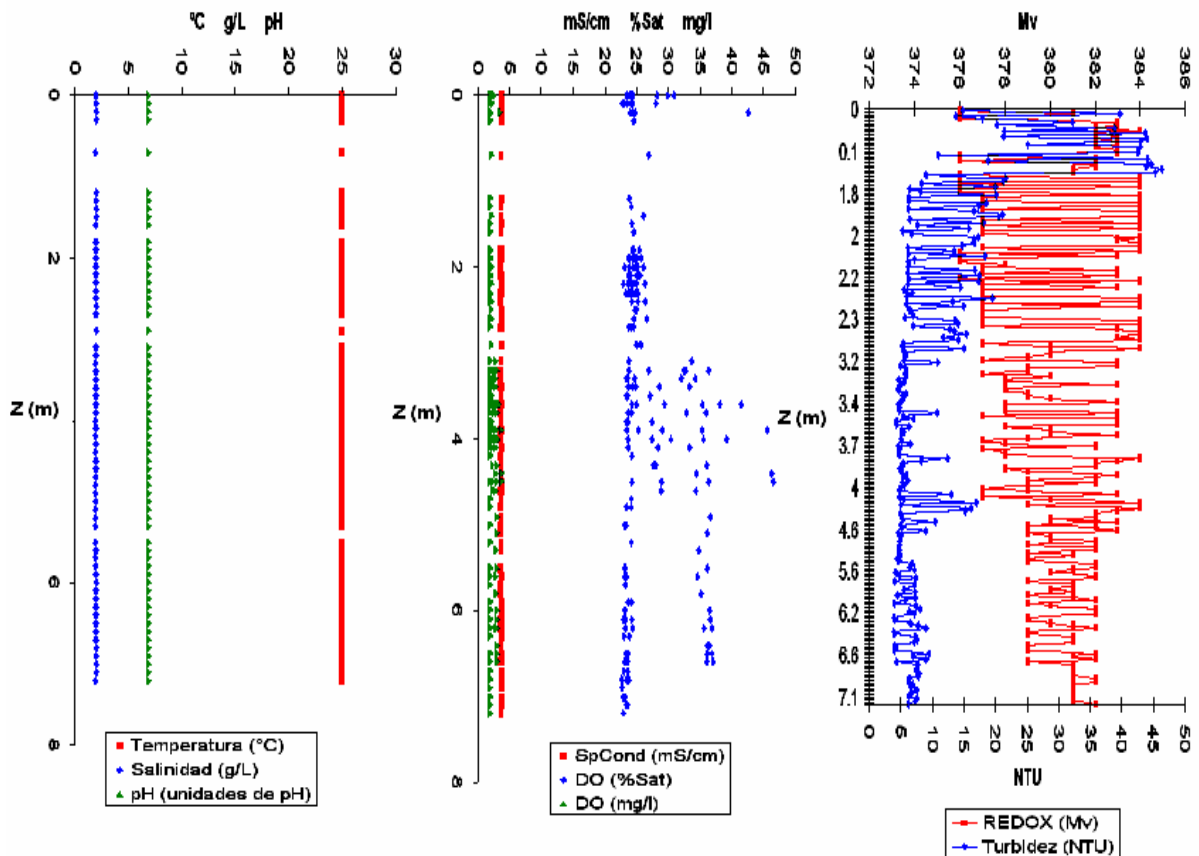
IIB. Balam Can Chee



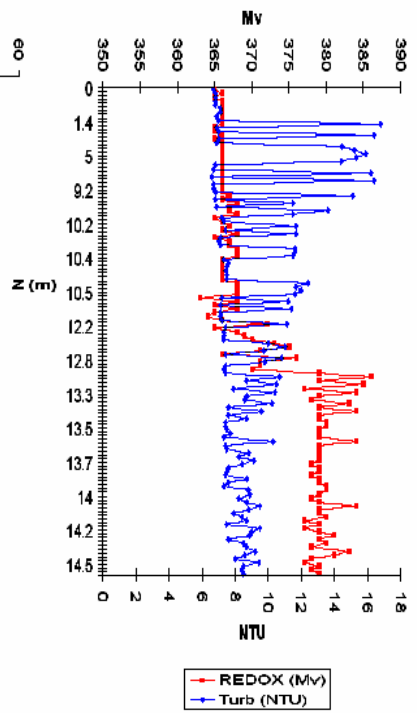
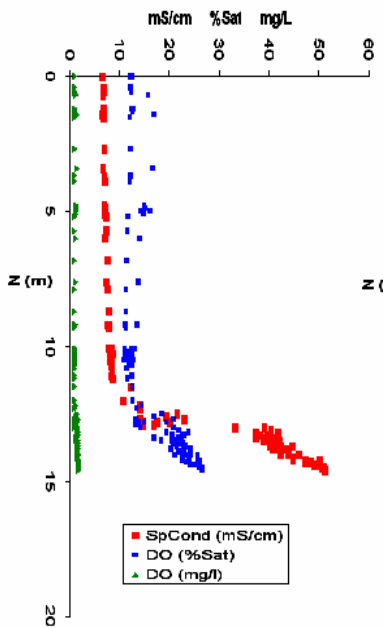
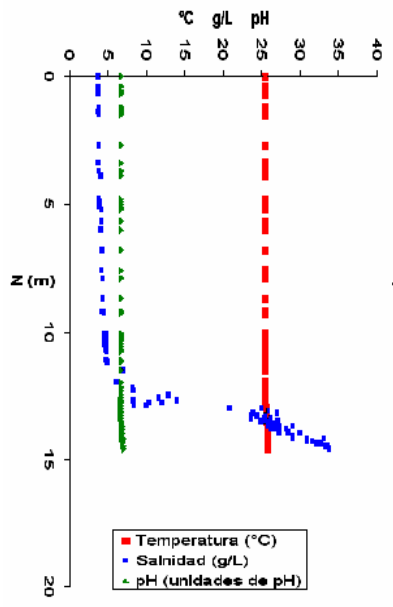
IIC. Lunas y Sombras



IID. Far Point Station



IIF. Cristal



IIG. Maya Azul

APÉNDICE III: Clasificación de subsistemas por el tamaño de acceso
Acceso estrecho:

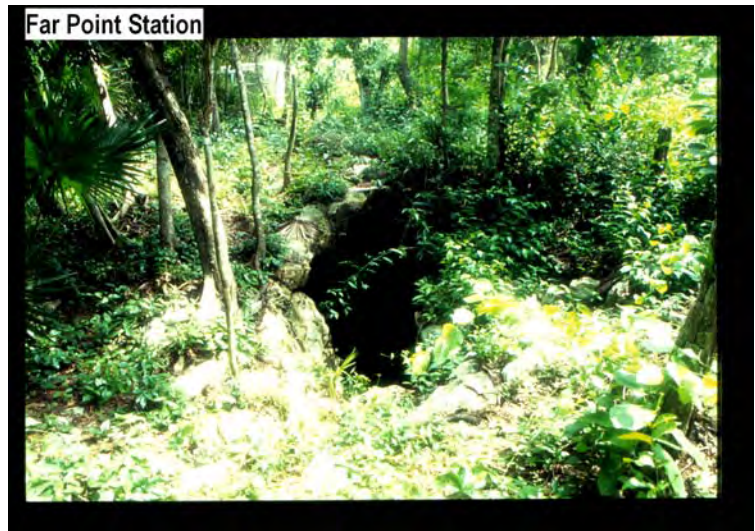
Dinner Hole



Crack House



Acceso intermedio:



Acceso grande:

