



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

Hábitat y dieta de *Speleonectes tulumensis* (Crustacea: Remipedia) (Yager, 1987) en el ecosistema anquihalino "Crustacea",  
Quintana Roo, México

T E S I S  
que para obtener el grado académico de  
M A E S T R O E N C I E N C I A  
(B I O L O G I A M A R I N A)

p r e s e n t a

BIOL. OLMO TORRES TALAMANTE

Directora de Tesis: DRA. ELVA ESCOBAR BRIONES  
Comité Tutorial: DR. JAVIER ALCO CER DURAND  
DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA  
DR. LUIS MEJÍA ORTIZ  
M. en C. SANTIAGO CAPELLA VIZCAÍNO

México, 2009



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

## ÍNDICE

	pp.
Resumen/Abstract	10
1. INTRODUCCIÓN	11
2. RELEVANCIA DEL ESTUDIO	13
3. MARCO CONCEPTUAL	14
3.1 El ecosistema anquihalino, el hábitat y la profundidad de la cuña salina	14
3.1.1 El ecosistema anquihalino y el hábitat	14
3.1.2 Dinámica y profundidad de la cuña salina	16
3.1.3 Origen y evolución de aguas subterráneas	16
3.2 Ecosistemas anóxicos y disóxicos naturales	18
3.3 Organismos estigobios	19
3.4 El recurso alimento en las cuevas y la quimiosíntesis	19
3.5 La Clase Remipedia: Historia natural	21
4. ÁREA DE ESTUDIO	26
4.1 Bloque, Plataforma y Península Yucatán	26
4.2 El sector NNE de la Península de Yucatán	28
4.3 El Sistema Crustacea	29
5. ANTECEDENTES	32
5.1 Especies de remipedios	32
5.2 Hábitat	32
5.3 Dieta y relaciones tróficas de remipedios	35
5.3.1 Ecosistemas quimioautotróficos e isotopía estable en cuevas	36
6. OBJETIVOS	39
6.0 Objetivo General	39
6.1 La identidad taxonómica morfológica de los ejemplares de remipedios del ecosistema anquihalino "Crustacea."	39
6.2 El hábitat	39
6.3 Abundancia y patrón de distribución espacial de <i>Speleonectes</i> <i>tulumensis</i> a lo largo de un transecto	39
6.4 Riqueza de especies, abundancia, identificación y caracterización de composición isotópica estable ( $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ ) de fauna en trampas carroñeras y fauna asociada del ecosistema anquihalino "Crustacea".	39
6.5 Isotopía estable ( $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ ) <i>Speleonectes tulumensis</i>	39
6.6 Contenidos gástricos de <i>Speleonectes tulumensis</i>	39
6.7 Escenarios de la dieta potencial y posición trófica de <i>Speleonectes tulumensis</i>	40
7. METODOLOGÍA	41
7.1 La identidad taxonómica morfológica de los ejemplares de remipedios del ecosistema anquihalino "Crustacea"	41
7.2 El hábitat	41
7.3 Abundancia y patrón de distribución espacial de <i>Speleonectes</i> <i>tulumensis</i> a lo largo de un transecto	45
7.4 Riqueza de especies, abundancia, identificación y	46

	caracterización de composición isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ) de fauna en trampas carroñeras y fauna asociada del ecosistema anquihalino "Crustacea".	
7.5	Isotopía estable ( $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ) <i>Speleonectes tulumensis</i>	46
7.6	Contenidos gástricos de <i>Speleonectes tulumensis</i>	47
7.7	Escenarios de la dieta potencial y posición trófica de <i>Speleonectes tulumensis</i>	48
8.	RESULTADOS	49
8.1	La identidad taxonómica morfológica de los ejemplares de remipedios del ecosistema anquihalino "Crustacea."	49
8.2	El hábitat	57
8.3	Abundancia y patrón de distribución espacial de <i>Speleonectes tulumensis</i> a lo largo de un transecto y colocación de trampas carroñeras	78
8.4	Riqueza de especies, abundancia, identificación y caracterización de composición isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ) de fauna en trampas carroñeras y fauna asociada del ecosistema anquihalino "Crustacea"	81
8.5	Isotopía estable ( $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ) <i>Speleonectes tulumensis</i>	86
8.6	Contenidos gástricos de <i>Speleonectes tulumensis</i>	88
8.7	Escenarios de la dieta potencial y posición trófica de <i>Speleonectes tulumensis</i>	91
9.	DISCUSIÓN	95
9.1	La especie morfológica	95
9.2	El hábitat	96
9.2.1	El hábitat sus características y sus procesos	96
9.2.2	El hábitat comparado	105
9.3	Abundancia y Patrón de distribución espacial de <i>S. tulumensis</i> en el sistema "Crustacea"	106
9.4	Estrategia de alimentación y dieta	107
9.5	Isotopía estable "Crustácea" 2001 y 2007	108
9.6	Isotopía estable "Crustácea" y Mayan Blue (Escondido)	113
9.7	Comparación con otros sistemas anquihalinos	118
10.	CONCLUSIONES	119
11.	RECOMENDACIONES	120
12.	LITERATURA CITADA	121
13.	APENDICE 1 Origen y evolución de aguas subterráneas	132
	APENDICE 2 Estrategias de disección y Tabla para disección	138
	APENDICE 3 Tipo de sedimento y tamaño de grano	149
	APENDICE 4 Análisis elemental e isotopía estable	149
	APENDICE 5 Contenidos gástricos <i>S. tulumensis</i>	153
	APENDICE 6 Resultados fotos y Secciones transversales de estaciones	153

## Indice de Tablas

Tabla 1.1. Variables clave utilizadas en este estudio que describen el hábitat anquihalino	p.11
Tabla 3.1 Contenido de materia orgánica (C y N) en sedimentos de cuevas.	20
Tabla 3.2. Familias, géneros y especies del Orden Nectiopoda, Clase Remipedia y sus localidades.	24
Tabla 5.1. Caracteres diagnósticos de <i>S. tulumensis</i> .	32
Tabla 5.2. Especies de remipedios y condiciones ambientales.	34
Tabla 5.3. Parámetros ambientales	35
Tabla 5.5. Isotopía estable y niveles tróficos en diferentes cuevas.	37
Tabla 8.1.1 Síntesis de la procedencia de los ejemplares de remipedio, localidades, colecciones y número de depósito en las colecciones.	49
Tabla 8.1.2. Observaciones morfológicas de individuos de remipedios del sistema "Crustacea".	54
Tabla 8.1.3. Proporciones de longitudes de diferentes partes del cuerpo de <i>Speleonectes tulumensis</i> en Quintana Roo.	54
Tabla 8.2.1. Intervalo en los valores de profundidad de las tres capas de agua en las estaciones A a D	58
Tabla 8.2.2. Concentración de nutrientes ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea"	65
Tabla 8.2.3. Parámetros sedimentológicos del sistema "Crustacea"	75
Tabla 8.2.4. Contenido de carbono y nitrógeno elemental orgánico (%) y proporciones isotópicas $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) en sedimentos del sistema "Crustacea"	77
Tabla 8.3.1. Promedio, desviación estándar, varianza, error estándar e intervalo de confianza de abundancias de <i>Speleonectes tulumensis</i> en seis conteos independientes a lo largo del transecto.	79
Tabla 8.3.2. Promedio, desviación estándar, varianza, error estándar e intervalo de confianza de abundancias de <i>Speleonectes tulumensis</i> en cuatro conteos independientes por estaciones.	79
Tabla 8.4.1 Composición isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ) media, desviación estándar e intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de fauna asociada colectados.	82
Tabla 8.5.1. Composición isotópica estable, media, desviación estándar e intervalo de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Speleonectes tulumensis</i> y de cada uno de los ocho individuos colectados.	87
Tabla 9.1. Concentración de Nutrientes ( $\mu\text{M}$ ) en Sistema Anquihalinos.	101
Tabla 9.2. Composición elemental de sedimentos de cuevas secas e inundadas	104
Tabla A1.1 Revisión de valores de $\delta^{13}\text{C}$ CCID en diversos sistemas acuáticos	135
Tabla A1.2 de datos comparativos $\delta^{18}\text{O}$ y $\delta\text{D}$ .	137
Tabla A2 Morfología comparada del Género <i>Speleonectes</i>	140

## Índice de Figuras

Figura 3.1. Modelo de acuífero costero Ghyben-Herzberg.	p. 15
Figura 3.2. Morfología dorsal de los Remipedia.	23
Figura 3.3 Distribución mundial de la Clase Remipedia. Acercamiento de Cuba y Bahamas y las especies de remipedios publicados.	25
Figura 4.1. Geología de la península de Yucatán, mostrando secuencias de calizas de edades sucesivas.	26
Figura 4.2. Plataforma, península de Yucatán y la geología estructural.	27
Figura 4.3. El sistema Crustacea, playa El Secreto.	30
Figura 4.4. El sistema "Crustacea", pasaje principal y estaciones de muestreo A a D y transecto de 16 estaciones.	31
Figura 5.1. Esquema de la localidad tipo de <i>S. tulumensis</i> cenote Carwash (Aktun-Ha) con énfasis en el hábitat.	33
Figura 7.1. Esquema general del muestreo seguido en el área de estudio a lo largo del transecto en el sistema anquihalino	42
Figura 8.1.1 Intervalo de tallas y número de segmentos a lo largo de la distribución conocida en el norte de Quintana Roo.	52
Figura 8.1.2 El número de segmentos con respecto al intervalo de tallas para remipedios del norte de Quintana Roo, de Sian Ka án a Puerto Morelos. Modelo que incluye organismos juveniles.	56
Figura 8.1.3. El número de segmentos con respecto al intervalo de tallas para remipedios del norte de Quintana Roo. Modelo que excluye los organismos juveniles.	56
Figura 8.2.1 ANDEVA de dos vías para salinidad del sistema "Crustacea".	57
Figura 8.2.2. Perfiles de salinidad contra profundidad del sistema "Crustacea".	58
Figura 8.2.3. Variación de la profundidad de la haloclina a lo largo de las estaciones A a D	59
Figura 8.2.4. ANDEVA de dos vías para temperatura del sistema "Crustacea".	60
Figura 8.2.5. Perfiles de temperatura contra profundidad del sistema "Crustacea".	61
Figura 8.2.6. Serie de temperatura de quince días.	61
Figura 8.2.7. Perfiles de oxígeno disuelto contra profundidad del sistema "Crustacea".	62
Figura 8.2.8. ANDEVA de dos vías para oxígeno disuelto del sistema "Crustacea".	63
Figura 8.2.9. Perfiles de pH contra profundidad del sistema "Crustacea".	64
Figura 8.2.10. ANDEVA de dos vías para pH del sistema "Crustacea".	65
Figura 8.2.11. Concentraciones de sílice reactivo disuelto ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea" a lo largo de las cuatro estaciones de muestreo	66
Figura 8.2.12. Perfiles de sílice reactivo disuelto ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea" en las cuatro estaciones de muestreo A a D	67
Figura 8.2.13. Perfil de nitrato y nitrito en la columna de agua en el Sistema "Crustacea" desde el cenote hasta la hipoclina de la estación A.	68
Figura 8.2.14. Concentraciones de nitrato ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea" en las cuatro estaciones de muestreo	68
Figura 8.2.15. Perfiles de nitrógeno inorgánico disuelto en las estaciones A,B,C,D en el Sistema "Crustacea"	69
Figura 8.2.16. Concentraciones de amonio ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea" a lo largo de las cuatro estaciones de muestreo	70
Figura 8.2.17. Concentraciones de fósforo reactivo disuelto ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea" a lo largo de las cuatro estaciones de muestreo	71
Figura 8.2.18. Perfiles de fósforo reactivo disuelto ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea"	71
Figura 8.2.19 Perfiles de la composición isotópica estable $\delta^{13}\text{C}$ del CID (‰) en el Sistema "Crustacea".	72
Figura 8.2.20. composición isotópica $\delta^{13}\text{C}$ CID (‰) en el Sistema "Crustacea" a lo largo de las cuatro estaciones de muestreo	73
Figura 8.2.21 Perfiles de la composición isotópica estable $\delta^{18}\text{O}$ (‰) en el Sistema "Crustacea".	74

Figura 8.2.22. Fracciones de tamaño de grano estación A,B,C,D	76
Figura 8.2.23. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) del sedimento recolectado en las estaciones de muestreo A, B, C y D en el sistema "Crustacea".	78
Figura 8.3.1. Abundancia de <i>Speleonectes tulumensis</i> por estación en el transecto, en cuatro conteos independientes.	80
Figura 8.3.2 Promedio y desviación estándar (n=4) de la abundancia de <i>Speleonectes tulumensis</i> por estación en el transecto.	80
Figura 8.3.3. Distribución binomial negativa de las probabilidades de encontrar 0 a 51 individuos de <i>Speleonectes tulumensis</i> por estación	81
Figura 8.4.1 Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de la fauna colectada en el sistema "Crustacea".	82
Figura 8.4.2 . Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de <i>T. mitchelli</i> en el sistema "Crustacea".	84
Figura 8.4.3. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de los anfípodos de la Familia Hadziidae en el sistema "Crustacea".	85
Figura 8.4.4 Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) del isópodo cirolánido en el sistema "Crustacea". Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de la fauna colectada en el sistema "Crustacea".	86
Figura 8.5.1. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de <i>Speleonectes tulumensis</i> en el sistema "Crustacea". Valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) de la fauna colectada en el sistema "Crustacea".	87
Figura 8.6.1.Vista dorsal del ejemplar EM24698B mostrando tubo gástrico con contenido alimenticio	89
Figura 8.6.2. Vista ventral del ejemplar EM24698B mostrando Atrium oris.	89
Figura 8.6.3. Contenido gástrico del ejemplar EM24698B.	90
Figura 8.6.4. Contenido gástrico del ejemplar EM24698B, estructuras cilíndrica con una pequeña protuberancia en forma de espina.	90
Figura 8.7.1. Promedios $\pm$ 1 desviación estándar de composiciones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Speleonectes tulumensis</i> y fauna asociada en el sistema "Crustacea".	91
Figura 8.7.2. Composición isotópica $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las tres fuentes potenciales de alimento de <i>S. tulumensis</i> con corrección por fraccionamiento trófico.	92
Figura 8.7.3. Composición isotópica $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las tres fuentes potenciales de alimento de <i>S. tulumensis</i> con corrección por fraccionamiento trófico.	93
Figura 8.7.4. Promedios $\pm$ 1 desviación estándar de composiciones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de <i>S. tulumensis</i> , <i>T. mitchelli</i> y anfípodo en el sistema "Crustacea".	94
Figura 9.1. Isotopía estable de la dieta potencial de <i>S. tulumensis</i> en el sistema "Crustacea" en 2001.	109
Figura 9.2. Comparación de la isotopía estable de la dieta potencial de <i>S. tulumensis</i> . en el sistema Crustacea.	110
Figura 9.3 Isotopía estable de <i>S. tulumensis</i> en el sistema "Crustácea" 2001 y 2007.	110
Figura 9.4. Distribución de frecuencias relativas de la composición isotópica estable de 8 individuos de <i>S. tulumensis</i> en el sistema "Crustácea" 2007.	111
Figura 9.5. Distribución de frecuencias relativas de la composición isotópica estable de 23 individuos de <i>T. mitchelli</i> en el sistema "Crustácea" 2007	112
Figura 9.6. Isotopía estable de <i>T. mitchelli</i> en el sistema "Crustácea" 2001 y 2007.	112
Figura 9.7. Composición isotópica estable del sistema Mayan Blue (Escondido) y Crustacea 2001 y 2007.	114
Figura 9.8. Análisis de fuentes potenciales de MO alóctona y autóctona y su transmisión a consumidores primarios	117
Figura A6.1. EBB-OTTcru4 mutante con protuberancia en segmento7 del flagelo dorsal de la antena 1.	153
Figura A6.2. Acercamiento a protuberancia en segmento 7 del flagelo dorsal de la antena 1 EBB-OTTcru4.	154
Figura A6.3 Estación A sedimento típico de cueva.	154
Figura A6.4. Detrito en la estación A, filamentos blancos recubren el detrito.	155
Figura A6.5. Vista general de estación C (Yager 12) tapetes microbianos naranjas	155

con puntos negros, el área aproximada son 5 m<sup>2</sup>

Figura A6.6. Sección transversal estación A por Bil Phillips Speleotech	156
Figura A6.7. Sección transversal estación B por Bil Phillips Speleotech	157
Figura A6.8. Sección transversal estación C por Bil Phillips Speleotech	158

## Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México *Alma Mater*.

A la Dra. Elva Escobar-Briones por el apoyo incondicional, formación académica y soporte institucional para realizar este proyecto de frontera

Dr. Javier Alcocer, Dr. Fernando Álvarez, Dr. Luís Mejía y M en C Santiago Capella miembros del comité tutorial por la formación académica su valioso aporte en el intercambio de ideas.

A Prof. Jill Yager por compartir información y observaciones de su trayectoria de investigación de los Remipedia y estimular mi investigación a futuro.

A Dra. Patricia A. Beddows por el valioso financiamiento del trabajo de campo; por el trabajo dentro y fuera del agua; por la formación académica. Así como por el intercambio de ideas.

Al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada durante el periodo de estudio.

A la Dirección General de Posgrado y al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología (PCML) por el apoyo otorgado para estancias brindado en el transcurso del posgrado

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM Laboratorio de Química Acuática. Dr. Martín Merino por la retroalimentación, Hidrobiol. Sergio Castillo por el análisis de nutrientes de veintisiete muestras.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM Laboratorio Sedimentología. Dr. Carranza, M en C Eduardo Morales de la Garza , M en C Adriana Vega por el análisis de tamaño de grano de cuatro muestras.

A Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM Unidad Académica Puerto Morelos. Dra. Briggita van Tussenbroek, Dra. Judith Sánchez y personal de laboratorio por las facilidades del laboratorio y hospedaje durante la salida de campo.

Al personal del PCML en CU por su invaluable apoyo Dra. Gloria Vilaclara, Diana Juárez, Gabriela Almaraz, Guadalupe Godoy y Chantal Ruiz, mil gracias por hacer la vida más fácil!!!

Servicio de computo del ICMYL Nacho y Rocío que siempre me ayudan.

Al Instituto de Geología UNAM Laboratorio de Espectrometría de Masas e Isotopía Estable. M en C Pedro Morales, M en C Edith Cienfuegos, QFB Francisco Otero, Técnico Rafael Puente por el análisis de isótopos estables de sesenta y ocho muestras.

Al Instituto de Geología UNAM Laboratorio de Edafología Ambiental Dra. Lucy Mora Palomino por el análisis elemental de tres muestras.

Al Instituto de Química UNAM Lab Bioquímica 3. Dr. Roberto Arreguín por el préstamo de la liofilizadora.

A la Unidad de Servicios de Apoyo a la Investigación Facultad de Química UNAM por el análisis elemental.

FES-Iztacala UNAM. Proyecto de Investigación en Limnología Tropical, Dr. Javier Alcocer por el préstamo de la sonda multiparámetro. M en C Luís Oseguera por el adiestramiento en la operación de la sonda.

A la Quintana Roo Speleological Survey (QRSS) por su valioso financiamiento del trabajo de campo e interés por la conservación de la riqueza natural y cultural subterránea de Quintana Roo.

Al CINDAQ A.C. Sam Meacham y Roberto Chávez por su valioso financiamiento en especie e interés por la conservación de la riqueza natural y cultural subterránea de Quintana Roo.

A Cuzel S.C. Marco Rotzinger y familia por su valioso patrocinio de aire y EANx. Así como por el interés por la conservación de la riqueza natural y cultural subterránea de Quintana Roo.

A Jerónimo Aviles campo, equipo y logística.

A Jim Coke por su dedicación por la conservación de la riqueza natural y cultural subterránea de Quintana Roo.

Don Daniel Diamant y familia por su apoyo, por creer en la ciencia mexicana y por el acceso al predio.

Don José Espinoza por el acceso al predio.

A Luz Maria Guzmán y Francisco Bernal asistencia en superficie y logística

### **En especial a**

A **Steve Bogaerts** por el trabajo bajo el agua

A **Bil Phillips** y **Speleotech** por el trabajo bajo el agua, equipo y secciones transversales de las estaciones.

A **Patrick Widmann** por el trabajo bajo el agua.

A mis compañer@s del Lab. Biodiversidad y Macroecología. Manuel, Edith, Myrna, Adris, Lalo, Javier a los que ya se fueron y a los que van llegando.

Al **Dr. Raymundo Lecuanda** por su anárquicas y sabias reflexiones.

### **En especial a**

Cecilia y Alejandro por traerme al mundo y estar allí siempre.

Marisol Cal y Mayor por todo su amor y por aguantarme en este segundo proceso.

*In Nature's infinite book of secrecy ...A little I can read*  
W. Shakespeare

POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU

## RESUMEN

El estudio de la ecología anquihalina es necesaria para la toma de decisiones y establecimiento de estrategias de conservación de estos sistemas tan vulnerables. La costa del Caribe mexicano requiere atención especial debido al desarrollo urbano acelerado en respuesta al desarrollo turístico. *Speleonectes tulumensis* en el sistema "Crustacea" presenta una abundancia elevada comparada con cualquier otro sitio conocido. Este trabajo presenta los resultados del estudio del hábitat y la dieta de *S. tulumensis* en el sistema "Crustacea". Se establecieron cuatro estaciones de muestreo (A a D) en un transecto de 280 m. La columna de agua se caracterizó utilizando perfiles de una sonda multiparametro y mediante muestras discretas de agua en tres profundidades. Se midieron nitrógeno inorgánico disuelto, fósforo, carbono inorgánico disuelto ( $\delta^{13}\text{C}$ ) entre otras variables. Sedimento superficial fue colectado para conocer su textura y contenido de materia orgánica (%C, %N,  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ). Se colectó e identificó y analizó fauna para conocer su composición isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ). La abundancia de *S. tulumensis* fue evaluada a lo largo del transecto en cuatro ocasiones. La columna de agua se encuentra estratificada por salinidad (10 a 35.7 g/L) es disóxica (2.54 a 0.2 mg/L DO) y el pH cambia de 6.94 a 6.48 en la haloclina. La concentración de nutrientes es baja ( $< 4 \mu\text{M}$ ). El sedimento es carbonatado dominado por limos (~70%) y rico en material orgánica 16.82-26.75 % C, 1.62- 2.62 % N con tasa  $\text{C}/\text{N}_a$  11.96-12.09 indicando limitación por nitrógeno. En un buceo se registro 243 individuos de *S. tulumensis* presentando una agregación entre las estaciones C y D ( $\text{Xi}^2=13.8$ , p-value  $< 0.05$ ) indicando preferencia por sitio. *S. tulumensis* se encuentra en un nivel trófico alto ( $\delta^{13}\text{C}$   $-35.27\pm 1.72$  ‰ (n=8),  $\delta^{15}\text{N}$   $6.71\pm 0.97$  ‰ (n=8)) y potencialmente consume atidos ( $\delta^{13}\text{C}$   $-36.29\pm 4.66$  ‰ (n=23),  $\delta^{15}\text{N}$   $1.93\pm 2.95$  ‰ (n=23)) y anfípodos ( $\delta^{13}\text{C}$   $-38.05\pm 7.05$  ‰ (n=2),  $\delta^{15}\text{N}$   $0.26\pm 3.73$  ‰ (n=3)). Sin embargo, las ecuaciones de mezcla indican que la dieta se compone de más de dos fuentes. Los contenidos gástricos sugieren que puede consumir bacterias, hongos y detrito. La composición isotópica estable sugieren que las fuentes de alimento de atidos y anfípodos son una mezcla de material orgánica alóctona y producción autóctona bajo condiciones de remineralización hipóxica ( $\delta^{13}\text{C} < 35$  ‰,  $\delta^{15}\text{N} < -2$  ‰).

## ABSTRACT

Anchialine ecology is needed for both decision-making and conservation strategies establishment of these vulnerable ecosystems. The Mexican Caribbean coast requires special attention due to explosive urban expansion in response to tourism development. *Speleonectes tulumensis* in the "Crustacea" cave shows higher abundance compared to other known sites. We present the results of the "Crustacea" cave assessment. Four sampling stations (A to D) were sampled along a 280 m transect. The water column was characterized by using a multiprobe profiler and discrete water sampling at three depths. Dissolved inorganic nitrogen, phosphorus, dissolved inorganic carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ) were measured among other factors. Superficial sediment was collected to determine grain size and organic matter content (%C, %N,  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ). *S. tulumensis* abundance was evaluated fourfold along the transect. Fauna was sampled, identified and analyzed for stable isotopes ( $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ). Water column is salinity-stratified (10 to 35.7 g/L) dysoxic (2.54 to 0.2 mg/L DO) and pH changes from 6.94 to 6.48 at mixing zone. The nutrient concentration is low ( $< 4 \mu\text{M}$ ). The sediment is carbonaceous silt (~70%), rich in organic matter content 16.82-26.75 % C, 1.62- 2.62 % N with a  $\text{C}/\text{N}_a$  ratio 11.96-12.09 implying nitrogen limitation in the sediment-water interface. In a single dive a total of 243 individuals of *S. tulumensis* were counted along the transect, mostly aggregated at stations C and D ( $\text{Xi}^2=13.8$ , p-value  $< 0.05$ ) indicating site preference. *S. tulumensis* is in the upper trophic level ( $\delta^{13}\text{C}$   $-35.27\pm 1.72$  ‰ (n=8),  $\delta^{15}\text{N}$   $6.71\pm 0.97$  ‰ (n=8)) consuming shrimps ( $\delta^{13}\text{C}$   $-36.29\pm 4.66$  ‰ (n=23),  $\delta^{15}\text{N}$   $1.93\pm 2.95$  ‰ (n=23)) and hadziid amphipods ( $\delta^{13}\text{C}$   $-38.05\pm 7.05$  ‰ (n=2),  $\delta^{15}\text{N}$   $0.26\pm 3.73$  ‰ (n=3)). The potential food supply for shrimp and amphipods derives from films and particles with a signal of allochthonous and remineralized production under hypoxic conditions ( $\delta^{13}\text{C} < 35$  ‰ and  $\delta^{15}\text{N} < -2$  ‰).

## INTRODUCCIÓN

La abundancia de una población está determinada por las adaptaciones morfológicas y fisiológicas que la especie ha desarrollado hacia las condiciones del hábitat y a las interacciones que lleva a cabo. En cuevas el paradigma que explica la diversidad considera al hábitat como estable y a la vez adverso. En éste la fauna estigobia presenta abundancias bajas atribuidas a la escasez de alimento y pulsos esporádicos de alimento que conlleva a una reproducción baja (Culver, 1982, Culver 1985, Gibert et al., 1994a; Wilkens et al., 2000).

La descripción del hábitat requiere estudiarse en forma integrada e interdisciplinaria. Éste está definido por factores físicos y biogeoquímicos clave que determinan heterogeneidad del hábitat y definen los patrones de diversidad biológica. Algunos de los factores son relativamente fáciles de medir y son informativos lo que permite generar información *base* para el estudio ecológico. Las variables clave utilizadas en este estudio y su importancia se presentan en la Tabla 1.1.

Tabla 1.1. Variables clave utilizadas en este estudio que describen el hábitat anquihalino.

Variable	Importancia
Salinidad/ Temperatura	Permiten reconocer las masas de agua a partir su densidad
Oxígeno disuelto	Determina las rutas metabólicas viables para los distintos grupos de organismos.
pH	Provee información relativa al equilibrio ácido-base de las masas de agua y asociado al oxígeno disuelto permite inferir procesos biológicos y geoquímicos.
NO <sub>3</sub>	Es un nutriente fundamental para la producción de materia orgánica y es indicador de calidad del agua en aguas subterráneas
NO <sub>2</sub>	Es la forma intermedia entre NO <sub>3</sub> y NH <sub>4</sub> y es indicador de calidad del agua en aguas subterráneas.
NH <sub>4</sub>	Es la forma más reducida de nitrógeno, refleja remineralización de materia orgánica, la tasa metabólica y es indicador de calidad del agua en aguas subterráneas
PO <sub>4</sub>	Es un nutriente fundamental para la producción de materia orgánica y es indicador de calidad del agua en aguas subterráneas.
%C	Expresa el contenido de carbono orgánico total disponible para

	reminerización y transferencia en la trama detritívora.
%N	Expresa el contenido de nitrógeno orgánico disponible para remineralización y transferencia en la trama detritívora. Es una forma de medir la cantidad de materia orgánica lábil
C/N	Esta proporción es una aproximación para conocer el origen de la materia orgánica y su labilidad para remineralización.
$\delta^{13}\text{CID}$	Provee información sobre el origen del $\text{CO}_2$ en el sistema acuático que posteriormente será fijado por biosíntesis.
$\delta^{13}\text{C}$	Provee información sobre el origen de la materia orgánica y su circulación en el ecosistema.
$\delta^{15}\text{N}$	Provee información sobre el nivel trófico al cual pertenece cada especie en el ecosistema.
$\delta^{18}\text{O}$	Provee información sobre el origen y evolución del agua

El estudio de las relaciones tróficas a través del análisis de la composición isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) permite describir interacciones con factores abióticos y bióticos, por tal motivo la descripción, aunque no exhaustiva, del hábitat en el ecosistema anquihalino complementa el análisis de la composición isotópica estable. Este estudio, dirigido a describir la ecología alimentaria de *Speleonectes tulumensis* (Crustacea: Remipedia) permitirá reconocer similitudes y diferencias con otras localidades donde ocurren los Remipedia (Bahamas, Cuba, Canarias y Australia).

### La estructura de la tesis

La tesis comienza con el planteamiento de un marco teórico que ubica al lector en los procesos que caracterizan a los sistemas anquihalinos y la historia natural de la especie. El estudio continúa con una revisión del área de estudio y su relevancia en el contexto de la península de Yucatán. Los antecedentes cubren los cuatro temas requeridos para abordar los objetivos particulares de la tesis: la especie, el hábitat, la distribución espacial de la abundancia y la dieta e interacciones. El método aporta la información requerida de trabajo de campo, laboratorio y análisis de la información. Los resultados describen el hábitat de la especie la variación de la abundancia y la dieta, mismas que se discuten en secciones con referencia a información de la región, de sistemas similares marinos concluyendo finalmente con los principales hallazgos y contribución de la investigación para el conocimiento de la ecología de la especie y de los ecosistemas anquihalinos en la región.

## 2. RELEVANCIA DEL ESTUDIO

Este estudio es importante porque contribuye con información, a la fecha incipiente, sobre *Speleonectes tulumensis* (Crustacea: Remipedia), especie estigobia, endémica de México. Esta especie habita en sistemas anquihalinos y se considera bajo la categoría *En Peligro de Extinción* en la NOM-059-SEMARNAT (Escobar-Briones y Torres-Talamante, 2005).

El acuífero en la Península de Yucatán es cárstico, costero y estratificado, características que le confieren una vulnerabilidad intrínseca a la contaminación (Doehring y Butler, 1974; Marín y Perry, 1994) y al mismo tiempo es la única fuente de abastecimiento de agua. El tratamiento de aguas residuales, domésticas e industriales es escaso o nulo en la zona inyectándose a la capa de agua marina (Schmitter-Soto *et al.*, 2002 a, b). La capa de agua marina, hipóxica, es el hábitat de *S. tulumensis* (Yager, 1987; Felgenhauer *et al.*, 1992; Escobar y Yager, 2001). Otros perturbadores del ecosistema, aunado a que la demanda del recurso sigue creciendo incluyen: el reemplazo del suelo por superficies urbanas de cemento y asfalto que alteran la percolación del agua, el cambio en el uso de suelo y la pérdida de cobertura forestal; todos ellos responsables de intensificar el impacto sobre el acuífero (Doehring y Butler, 1974; Marín y Perry, 1994), actualmente los sistemas anquihalinos se consideran en riesgo (Schmitter-Soto *et al.*, 2002 a, b).

El sistema anquihalino Crustacea presenta una abundancia relativa mayor de *S. tulumensis*, inusual a cualquier otro sistema conocido en el mundo (Yager y Madden, 2002) y cuyas causas requieren una descripción detallada del hábitat.

### 3. MARCO CONCEPTUAL

#### 3.1 El ecosistema anquihalino, el hábitat y la profundidad de la cuña salina

##### 3.1.1 El ecosistema anquihalino y el hábitat

Los sistemas anquihalinos son cuerpos subterráneos de agua polihalina, usualmente con una exposición restringida a la atmósfera, que presentan por un lado influencia de ecosistemas terrestres circundantes vía fracturas y colapsos, y por el otro del ecosistema marino, a través de conexiones subterráneas (Stock *et al.*, 1986). Debido al aporte de materia orgánica (MO) alóctona y a la producción (autóctona) se pueden considerar como sistemas heterotróficos (Schmitter-Soto *et al.*, 2002 a y b).

El estudio de los sistemas anquihalinos es relativamente reciente, partiendo de la primera descripción por Riedl (1966). El hábitat anquihalino está restringido a substratos altamente porosos, como lavas de reciente erupción o calizas adyacentes al mar (Holthuis, 1973; Maciolek, 1983). La geología de la Península de Yucatán es propicia para el desarrollo de una variedad de sistemas anquihalinos del segundo tipo.

La abundancia de sistemas anquihalinos en regiones tropicales es, al parecer, mayor que fuera de ellas, ya que muchos de los sistemas anquihalinos, se desarrollan en roca caliza originada en ambientes de arrecife de coral, restringidos a las regiones tropicales. Estas tienen periodos de estabilidad climática prolongada en escala geológica, que ha permitido la evolución y sobrevivencia para la fauna troglobia (Iliffe, 2002).

El hábitat anquihalino se genera de diferentes maneras: por inundación marina, debida a cambios en el nivel medio del mar en periodos interglaciares; por disolución de roca caliza en agua dulce por tiempo largo para formar un embalse; y por el colapso de cuevas o dolinas (Martin *et al.*, 1991). En los sistemas anquihalinos las características varían con el tamaño del sistema, la naturaleza de la conexión marina y el clima (Martin *et al.*, 1991; Iliffe, 2000) pero siempre presentan dos masas de agua estratificadas por diferencia de salinidades.

El agua dulce ( $< 3 \text{ g L}^{-1}$ ) al ser de origen pluvial es menos densa que la marina ( $35\text{-}36 \text{ g L}^{-1}$ ). La separación entre las dos masas de agua es una barrera física que se manifiesta en un gradiente de salinidad (densidad) que aumenta en la vertical en pocos metros o centímetros (haloclina), estratificándose a manera de una lente (Fig.3.1).

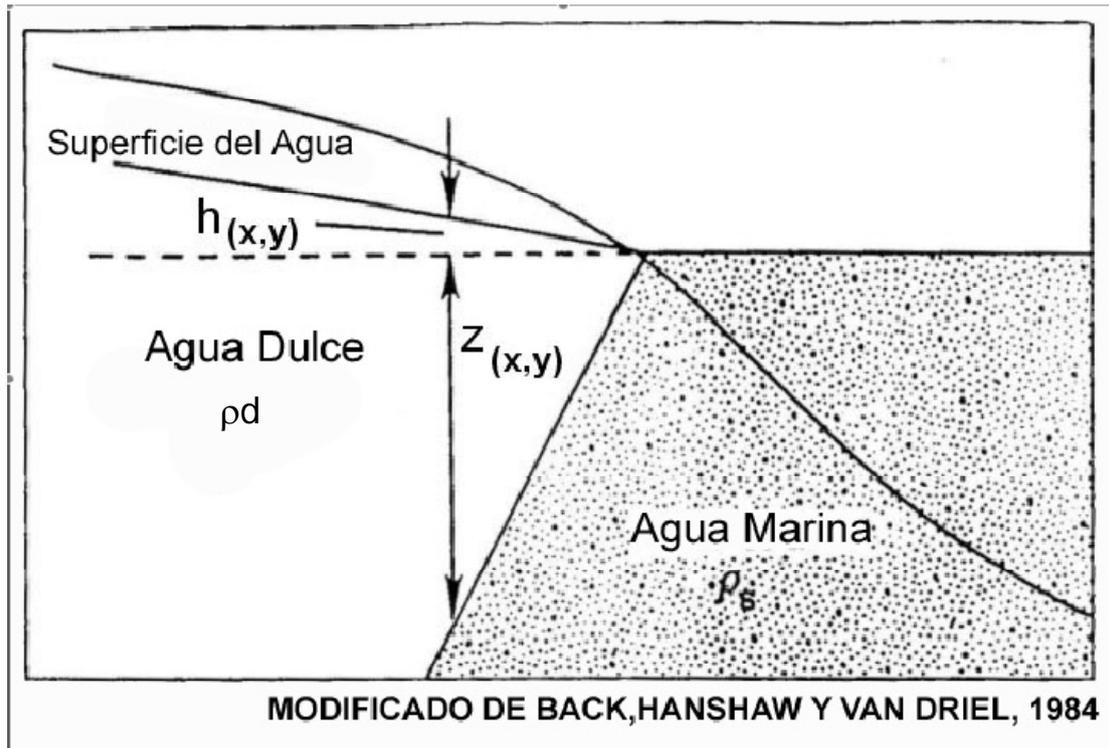


Figura 3.1. Modelo de acuífero costero Ghyben-Herzberg.  $h$ = altura sobre el nivel del mar de la superficie del agua dulce;  $Z$ = profundidad máxima del agua dulce;  $\rho_s$ = densidad de l agua marina;  $\rho_d$ = densidad agua dulce.

La haloclina aísla el agua dulce de la marina de forma más eficiente que la temperatura (termoclina) y dificulta el flujo de MO particulada al fondo. Así mismo separa organismos dulceacuícolas de marinos. La acumulación de MO particulada en la haloclina genera una dinámica en los equilibrios químicos que incluye, entre otros: gradientes marcados en la concentración de oxígeno disuelto y de potencial de óxido-reducción. Dichos equilibrios químicos están dominados por consorcios de bacterias que reflejan los procesos biogeoquímicos (nitrificación-denitrificación y óxido-reducción de azufre). (Schmitter-Soto *et al.*, 2002 a, b; Pohlman *et al.*, 1997; Torres Talamante 2006).

Las asociaciones faunísticas estigobias de los sistemas anquihalinos de la península de Yucatán incluyen una diversidad, no cuantificada, de especies de crustáceos (i.e. anfípodos, termosbanáceos, decápodos, misidáceos, isópodos) y algunos vertebrados como los peces ciegos *Typhliasina pearsei* y *Ophisternon infernale*.

### 3.1.2 Dinámica y profundidad de la cuña salina

Para enfatizar la mezcla de agua dulce y marina y los equilibrios químicos Moore (1999) acuñó el término estuarios subterráneos para describir acuíferos costeros. Los sistemas anquihalinos presentan características hidrológicas análogas a los estuarios tropicales ya que las diferencias en densidad se deben a la salinidad. Por tal motivo puede resultar útil comparar o usar clasificación de estuarios cuando se trata de sistemas anquihalinos. Los sistemas anquihalinos corresponden según la clasificación de estuarios por estructura salina (Officer, 1975) a estuarios con estratificación vertical, dos capas de agua y cuña salina. En estuarios, se denomina "cabeza" a la penetración máxima de la marea en el río cuya posición fluctúa en mareas vivas y muertas manteniendo baja salinidad y menor densidad. La capa de agua dulce fluye de manera continua en dirección de la costa, sin embargo la descarga en manantiales submarinos esta controlada principalmente por las mareas y cambios del nivel del mar (Beddows, 2004). La haloclina o zona de mezcla, así como la porción superior del agua marina, presentan un flujo reversible acoplado a los ciclos mareales en la escala temporal corta y a las fluctuaciones en el nivel del mar en la escala temporal grande. La cuña salina penetra en contacto con el fondo, en tanto, el agua dulce se descarga por superficie. La capa de agua salada profunda presenta un flujo unidireccional tierra adentro, por lo cual se ha propuesto una circulación salina profunda transpeninsular debida a diferencias en el nivel del mar entre el Caribe y el Golfo de México (Beddows, 2004), fenómeno que se ha registrado en el archipiélago de las Bahamas (Whitaker y Smart, 1993). La propuesta de una circulación salina profunda transpeninsular es consistente con los datos de Steinich y Marín, (1996) y Perry *et al.* (1995) que reconocen agua salada 90 km tierra adentro a más de 100 m de profundidad en el acuífero.

### 3.1.3 Origen y evolución de aguas subterráneas

#### El $\delta^{13}\text{C}_{\text{CID}}$ en sistemas acuáticos

El carbono inorgánico disuelto (CID) es el compuesto utilizado en la fijación del carbono por biosíntesis. En el agua el CID tiene tres orígenes, intercambio de  $\text{CO}_2$  con la atmósfera, disolución de minerales carbonatados y  $\text{CO}_2$  derivado de los procesos de respiración (ver apéndice 1). Los sistemas anquihalinos subterráneos se encuentran aislados del intercambio con la atmósfera por lo tanto los cambios se deben a la disolución de carbonatos o al balance entre excreción de  $\text{CO}_2$  producto de los procesos de respiración y la fijación del carbono por biosíntesis. La disolución de

carbonatos y la fijación del carbono generan una composición isotópica enriquecida en tanto la respiración generan una composición isotópica empobrecida.

El agua marina promedio tiene un valor de  $\delta^{13}\text{CCID}$  (CID,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ) de 0‰ (IAEA, 1981) (apéndice1,Tabla 1). En la capa superficial el  $\delta^{13}\text{CCID}$  es 0‰ (Parker et al. 1964; Deuser y Degens 1967) debido a la disolución de carbonatos (Salomons y Mook 1986; Conway et al. 1994). Bajo la superficie el  $\delta^{13}\text{C}$  CID varía. Esta variación depende del balance entre la fijación de  $\text{CO}_2$  por cualquiera de las vías autotróficas de síntesis metabólica y la producción de  $\text{CO}_2$  por respiración. Existen otros procesos biogeoquímicos en ecosistemas marinos (p.e. fluidos termales, influjo de fluido de ventilas hidrotermales, diagénesis de la MO, metanogénesis, oxidación de gas e hidrocarburos por bacterias) que modifican el valor del  $\delta^{13}\text{C}$  del CID presentándose éstos en un intervalo de -45 a +18.5‰ (Conway et al 1994; Brooks et al 1984 y 1987; Kennicutt et al 1989).

El  $\delta^{18}\text{O}$  en sistemas acuáticos

En sistemas subterráneos conocer el origen del agua es de interés en términos de la calidad del agua para consumo humano. La composición isotópica resulta una propiedad conservativa independiente al intercambio iónico con la roca matriz y a la precipitación de especies químicas. La firma isotópica del agua en el ciclo hidrológico se origina principalmente en los cambios de fase de líquido a vapor y viceversa y es en la interfase océano-atmósfera donde se toma el valor *d-exceso* del agua atmosférica. Este valor *d-exceso* se define como  $d = (\delta\text{D} - (8 \times \delta^{18}\text{O}))$ . El contenido isotópico de hidrógeno y oxígeno en el agua se mide en relación al estándar SMOW (0.5 ‰) (IAEA, 1981), que es un promedio de las aguas del océano mundial expresadas como  $\delta\text{D}$  y  $\delta^{18}\text{O}$ .

Cambios en la composición isotópica posteriores ocurren cuando se pierde la conexión con la fuente de humedad al desplazarse al interior de los continentes y perder humedad en forma de lluvia. En los continentes a medida que el aire se enfría pierde más agua, resultando la humedad y la precipitación empobrecidas en los isótopos pesados. A medida que el aire con humedad marina penetra el continente y pierde agua la firma isotópica se empobrece generando un mosaico de la composición isotópica en los reservorios de agua terrestres (glaciares, agua subterránea, lagos o ríos; Yurtsever y Gat, 1981).

En los acuíferos y lagos profundos donde el tiempo de residencia del agua es multi anual, la composición isotópica de los ingresos se caracteriza por los valores

promedios de la precipitación de largo plazo que es conservativa (Gat, 1995) permitiendo medir la proporción de la mezcla de aguas de diferentes fuentes.

NOTA: Información adicional sobre  $\delta^{13}\text{CCID}$ ,  $\delta^{18}\text{O}$  y tablas de datos de diferentes sistemas acuáticos se presenta en el Apéndice 1

### 3.2 Ecosistemas anóxicos y disóxicos naturales

La concentración de oxígeno es un factor clave que determina al hábitat y define patrones de diversidad en los ecosistemas. La terminología empleada para caracterizar los tipos de hábitat a partir de la concentración de oxígeno difieren de una disciplina a otra. Para los biogeoquímicos un ambiente es aeróbico si la concentración de oxígeno excede 1 ml/L, disóxicos de 0.1 a 1 ml/L y por debajo de dicha concentración se considera anóxico.

Los factores de la variación de la concentración de oxígeno disuelto incluyen la oxidación de la MO, la reducción de nitrato, de sulfatos en la capa de transición oxia-anoxia. La zona donde  $\text{O}_2$  y  $\text{H}_2\text{S}$  coexisten se denomina zona sulfhídrica y el ambiente es disóxico moderado a extremo (0.1 a 1 ml/L).

La generación de anoxia o disóxía en la columna de agua es facilitada por la estratificación térmica, salina, la circulación lenta y/o el aislamiento parcial o total de la columna. En estos casos el intercambio de agua oxigenada depende de la difusión molecular (Fenchel y Finlay, 1995). Algunos ejemplos de cuencas anóxicas que se caracterizan por estas condiciones incluyen al Mar Negro y algunas subcuencas del Báltico y la Trinchera de Cariaco al norte de Venezuela en el Caribe. Embalses como los fiordos noruegos presentan anoxia y disóxía estacional acoplada al ciclo de estratificación-mezcla. En al menos tres regiones geográficas existen "zonas de oxígeno mínimo" (ZOM) adyacentes a zonas de surgencias (el Pacífico E, el Mar Árabe, el Golfo de Bengala) donde el exceso de MO en forma de detrito se remineraliza por debajo de la capa de mezcla (Levin, 2002).

En los sedimentos la oxigenación depende principalmente de la cantidad de MO acumulada, de la textura del sedimento y la bioturbación. Áreas con acumulación alta de MO se vuelven anóxicas y se caracterizan por bacterias oxidantes del azufre (típicamente *Beggiatoa* y *Thioploca*) (Fenchel y Finlay, 1995). Otros ambientes hipóxicos y anóxicos incluyen tapetes microbianos, micronichos y hábitat dentro de otros animales.

En los estratos anóxicos de los sedimentos los microorganismos fermentadores de vida libre proveen el sustrato ( $H_2$ , acetato, propionato, etanol y lactato) requerido por las bacterias reductoras del azufre y las metanógenas. Los productos reducidos de la mineralización anaerobia representan energía potencial en presencia de  $O_2$ , la oxidación de compuestos inorgánicos reducidos (incluyendo  $CO_2$ ), que realizan los quimioautótrofos requieren energía vía el ciclo Calvin-Benson (Schlegel y Bowien 1989).

### 3.3 Organismos estigobios

El prefijo *estigo-* se refiere al hábitat de aguas subterráneas, en tanto el prefijo *troglo-* se restringe a ambientes terrestres subterráneos; de tal forma que los organismo de ecosistemas anquihalinos son estigobios al pasar todo su ciclo de vida en este hábitat (Gibert *et al.*, 1994 b; Humphreys, 2000).

Las adaptaciones principales de selección que caracterizan la fauna estigobia responden al alimento limitado y son: desarrollo de los sentidos químico y táctil que resultan en un incremento sensorial para compensar la ausencia de luz; la reducción de caracteres (i.e. reducción o pérdida de ojos y pigmento) y la elongación de apéndices; el ahorro metabólico mediante la reducción de la tasa metabólica, el incremento en la eficiencia metabólica/resistencia a la inanición, el desarrollo directo, la reducción en la progenie y retraso en la reproducción en respuesta a la escasez de alimento; evolución de neotenia sea retardo en el desarrollo somático o la retención de caracteres juveniles en el estadio adulto (Culver, 1982; Gibert *et al.* 1994b; Ward *et al.*, 2000).

### 3.4 El alimento como recurso limitante en cuevas y la quimiosíntesis

La ausencia de luz en la cuevas impide la producción primaria fotosintética por lo que las comunidades estigobias son dependientes de fuentes alóctonas y las tramas alimenticias están basadas en detrito (Culver, 1982, Culver 1985). La escasez de alimento es uno de los factores de selección mas importantes en los organismos troglóbios y estigóbios. Sin embargo, en el estudio de cuevas no ha habido grandes esfuerzos por cuantificar la MO y su circulación por los diferentes compartimentos de los ecosistemas. El contenido de C y N en sedimento y la tasa  $C/N_a$  es un buen indicador y relativamente fácil de medir, no obstante son datos escasos los que se puede encontrar en la literatura sobre cuevas (Tabla 3.1).

Tabla 3.1 Contenido de materia orgánica (C y N) en sedimentos de cuevas. NNC=Nohoch Nah Chich; BCC=Balam Can Chee; MB=Mayan Blue (t.c.c. Escondido); ND=No hay dato.

Tipo de Sistema	%C	%N	C/N	Referencia
<b>Anquihalino</b>				
CrackHouse	11.14	0.10	111.4	Sánchez, 2008
NNC	11.14	0.01	1114	Sánchez, 2008
BCC	0.35	0.07	5.0	Sánchez, 2008
MB	4.58	0.03	152.6	Sánchez, 2008
MB	0.10-1.90	ND	ND	Pohlman et al.1997
Vaca HaB	11.16	1.35	8.2	Yager y Escobar en prep
VacaHa3	5.59	0.27	20.7	Yager y Escobar en prep
<b>Marino</b>				
Tremies	3.30-3.50	0.34-0.38	10	Fichez, 1990
<b>Terrestre</b>				
Ozark	2.0-3.0	ND	ND	Graening,2005
Cuevas Este EUA	<1-4	ND	ND	Strayer,1994

El descubrimiento de ecosistemas basados en quimiosíntesis en ventilas hidrotermales de mar profundo revolucionó a partir de 1977 el paradigma de que solamente la fotosíntesis sustenta la vida en la Tierra (Ballard, 1977; Rau y Hedges, 1979; Rau 1981; WHOI, 2002). En ausencia de luz la quimiosíntesis es una alternativa para la producción primaria, ejemplo de ello son las ventilas hidrotermales de mar profundo y del lago Baikal (Conway *et al.*, 1994; Fisher *et al.*, 1994; Rau 1981; Crane *et al.*, 1991) y las infiltraciones de metano y gas en talud continental (Kennikutt *et al.*, 1992; Sassen *et al.*, 1999; MacAvoy *et al.*, 2008). La primera cueva con actividad quimiosintética se encontró en 1995 en un acuífero basáltico (Stevens y Mckinley, 1995), posteriormente Sarbu *et al.*, 1996 y Southward *et al.*, 1996; Pohlman *et al.*, 1997 han reportado cuevas con producción quimiosintética y ha sido caracterizadas con isótopos estables. La cueva Villa de Luz en Tabasco, México también presenta Quimiosíntesis pero no se ha realizado estudios de isotopía estable (Hose y Pisarowicz, 1999; Hose *et al.*, 2000)

Debido a que el descubrimiento de la quimiosíntesis se dio en ventilas hidrotermales de mar profundo y por tanto ha sido el hábitat mas estudiado, usualmente se cae en el error de pensar que la quimiosíntesis se restringe a los ambientes extremos. Por el contrario, la quimiosíntesis se presenta en una diversidad de hábitats incluyendo algunos muy accesibles, como los sedimentos costeros de aguas someras (Dubilier *et al.*, 2008). Hábitats ricos en materia orgánica con presencia de sulfuros como pantanos y drenajes pueden presentar quimiosíntesis.

Hoy en día se reconocen como ambientes que pueden presentar quimiosíntesis las ventilas hidrotermales, infiltraciones frías, volcanes de lodo, márgenes continentales, cadáveres de ballenas, madera (wood falls), sedimentos costeros de aguas someras y drenajes (Dubilier *et al.*, 2008).

El análisis de la composición isotópica estable de carbono y nitrógeno ha sido la herramienta fundamental en el estudio de las comunidades quimiosintéticas. Técnicas microbiológicas han complementado los estudios isotópicos al revelar la presencia de enzimas de rutas metabólicas quimiosintéticas. Ventiladas e infiltraciones de mar profundo son los ecosistemas a los que mayor esfuerzo se le ha dedicado, lo que ha generado un marco de referencia general. De tal forma que se reconoce que las comunidades quimiosintéticas en general presentan valores  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  empobrecidos debido al fraccionamiento isotópico  $< -35\text{‰}$  y  $< 5\text{‰}$ , respectivamente (Rau, 1981; Crane *et al.*, 1991; Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.*, 1994; Fisher *et al.*, 1994; Sassen *et al.*, 1999; Levin y Michener, 2002; MacAvoy *et al.*, 2008). Los valores típicos de fotosíntesis C3 para  $\delta^{13}\text{C}$  se encuentran en el intervalo -25 a -27 ‰ y extraordinariamente -35‰ dependiendo del valor del carbono inorgánico (Peterson y Fry, 1997). El intervalo para la fijación de  $\text{N}_2$  atmosférico es  $\delta^{15}\text{N}$  -2 a 2 ‰, en tanto la incorporación de nutrientes (p. Ej.  $\text{NO}_3$ ) varía entre -8 y 10 ‰ dependiendo del nitrógeno total del reservorio (Peterson y Fry, 1997). La MO particulada marina de la zona fótica presenta un intervalo de  $\delta^{15}\text{N}$  -2 a 11‰ (Peterson y Fry, 1997).

En sistemas costeros donde el aporte de MO lábil de origen fotosintético es mayor que en mar profundo la firma isotópica de quimiosíntesis puede diferir de los valores mencionados y para su interpretación se requerirá de un esfuerzo muestral importante en el que se reconozcan las fuentes inorgánicas y orgánicas.

### 3.5 La Clase Remipedia: Historia natural

Los crustáceos de la Clase Remipedia presentan un tronco carente de tagmosis, alargado y delgado, en el tronco, carece de pigmentos u ocelos; el escudo cefálico es pequeño; el cefalón tiene dos pares de antenas birrámeas y tres pares de apéndices bucales prensiles; las mandíbulas son asimétricas. El número de segmentos del tronco se incrementa con la edad y cada segmento presenta un par de apéndices natatorios birrámeos y el segmento anal se caracteriza por fúrcas caudales (Yager, 1981; Schram, 1986) (Fig.3.2).

La Clase Remipedia considerada como los crustáceos vivos más primitivos, es estigobia (Lange y Schram, 2004) habitante de sistemas anquihalinos. Los resultados de los análisis filogenéticos tanto morfológicos como moleculares (18S ADN<sub>r</sub>) y la combinación de caracteres primitivos los ubican cercanos a la Clase Cephalocarida (Spears y Abele, 1997; Lange y Schram, 2004). Sin embargo, existe debate al respecto, por un lado la morfología (Fig. 3.2) del tronco es simple con una repetición de segmentos muy poco diferenciados, en contraste con las piezas bucales que han sido interpretadas como adaptaciones de un depredador y se asume que la carnivoría es una estrategia de alimentación derivada y especializada en comparación con la recolección o filtración. Al debate de la morfología externa se suma el estudio de la morfología del cerebro, éste es altamente organizado y bien diferenciado en contraste con el cerebro de los Branchiopoda y Maxillopoda, con semejanza al cerebro de los crustáceos Malacostraca (Fanenbruk *et al.*, 2003). Estas dos perspectivas evolutivas: la postura primitiva (Schram, 1983; Schram, 1986; Emerson y Schram 1991; Lange y Schram, 2004) y la derivada con caracteres especializados producto de la adaptación al hábitat anquihalino (Boxshall *et al.*, 1992; Wilson, 1992) requieren del conocimiento del ciclo de vida completo y la reproducción. Los remipedios son hermafroditas (Schram, 1986; Schram *et al.*, 1986; Ito y Schram, 1988) y se había postulado el desarrollo directo como posible estrategia reproductiva del grupo, lo cual implica una capacidad de dispersión baja (Schram, 1986; Schram *et al.*, 1986; Escobar y Yager, 2001; Koenemann *et al.*, 2006), características de estrategias K. El descubrimiento de larvas lecitotróficas en diferentes estadios, nauplios tempranos y larvas post nauplio (Koenemann *et al.*, 2007 c) obliga a revisar estos postulados.

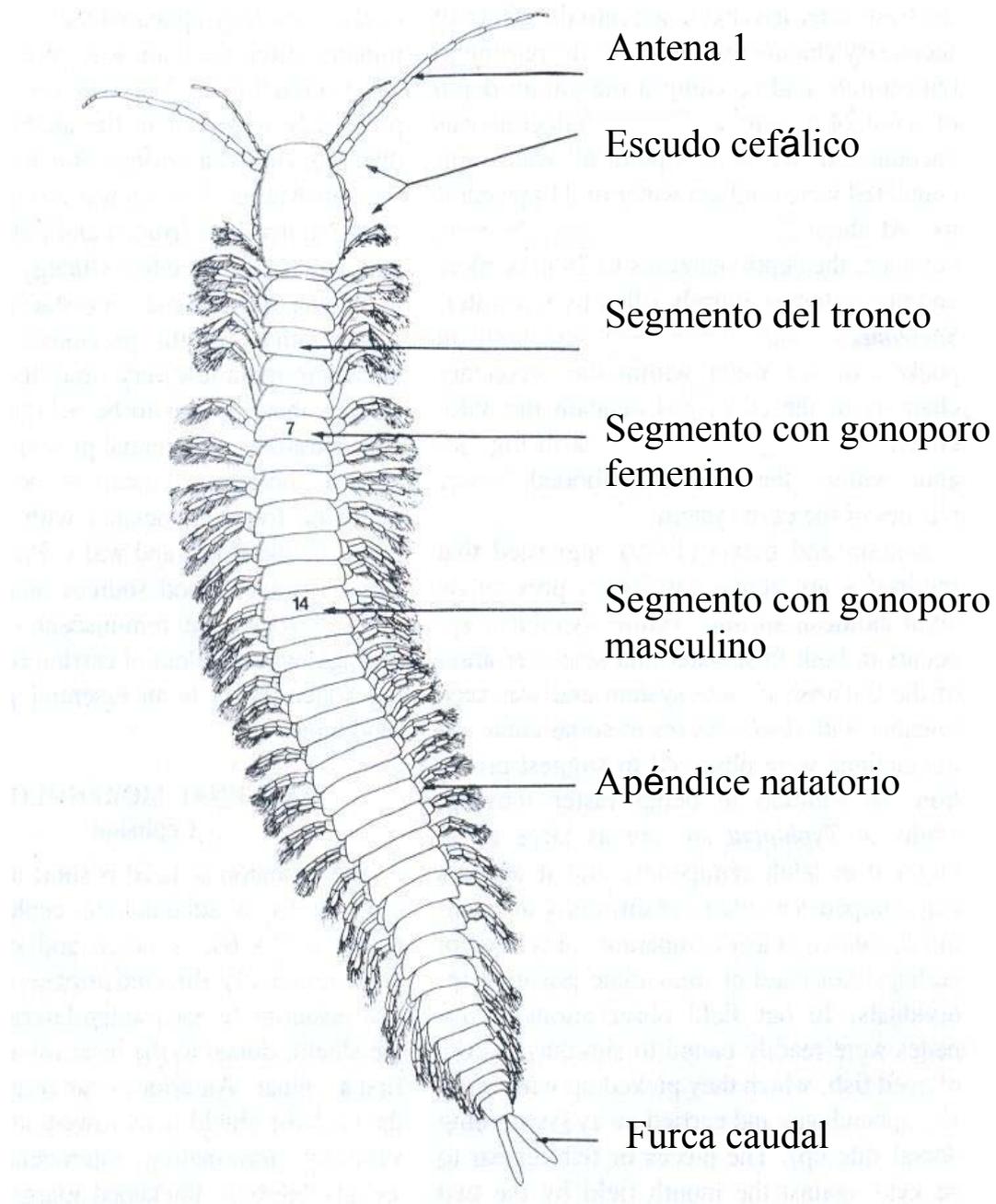


Figura 3.2. Morfología dorsal de los Remipedia. (Modificado de Felgenhauer et al., 1992). La clase Remipedia está compuesta por dos órdenes Nectiopoda y Enantiopoda (fósil), tres familias y ocho géneros (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Familias, géneros y especies del Orden Nectiopoda, Clase Remipedia y sus localidades.

Familia, Género, Especie	Localidad	Fuente
<b>Micropacteridae</b>		
<i>Micropacter yagerae</i>	Isla Turks y Caicos, Bahamas	Koenemann et al., 2007
<b>Godzilliidae</b>		
<i>Godzillioognomus frondosus</i>	Isla Gran Bahamas, Bahamas	Yager, 1989b
<i>Godzillius robustus</i>	Isla Caicos Norte, Turks y Caicos, Bahamas	Schram, Yager & Emerson 1986
<i>Pleomothra aplocheles</i>	Isla Gran Bahamas, Bahamas	Yager, 1989b
<i>Pleomothra fragilis</i>	Gran Exuma, Bahamas	Koenemann et al., 2008
<b>Speleonectidae</b>		
<i>Lasionectes exleyi</i>	Península Cabo Range, Australia	Yager & Humphreys 1996
<i>Lasionectes entrichoma</i>	Providenciales, Turks y Caicos, Bahamas	Yager & Schram 1986
<i>Cryptocorynetes haptodiscus</i>	Isla Abaco, Bahamas	Yager, 1987 <sup>a</sup>
<i>Cryptocorynetes longulus</i>	Isla Cat, Bahamas	Wollermann et al., 2007
<i>Speleonectes epilimnius</i>	Isla San Salvador, Bahamas	Yager & Carpenter 1999
<i>Speleonectes emersoni</i>	Republica Dominicana	Lorentzen et al, 2007
<i>Speleonectes lucayensis</i>	Isla Gran Bahamas, Bahamas	Yager, 1981
<i>Speleonectes tanumekes</i>	Gran Exuma, Bahamas	Koenemann et al., 2003
<i>Speleonectes minnsi</i>	Gran Exuma, Bahamas	Koenemann et al., 2003
<i>Speleonectes parabenjamini</i>	Gran Exuma, Bahamas	Koenemann et al. 2003
<i>Kaloketos pilosus</i>	Isla Caicos Norte, Turks y Caicos, Bahamas	Koenemann et al. 2004
<i>Speleonectes gironensis</i>	Matanzas, Cuba	Yager, 1994
<i>Speleonectes tulumensis</i>	Quintana Roo, México	Yager, 1987b
<i>Speleonectes ondinae</i>	Lanzarote, Islas Canarias	García-Valdecasas, 1985

La Clase Remipedia se ha vinculado con la especie del Carbonífero *Tesnusocaris goldichi* (Orden Enantiopoda) fósil proveniente de la formación Tesnus, Texas (Schram, 1983, 1986; Yager, 1986). Los remipedios son componentes faunísticos relictos separados por vicarianza de la población original (Yager y Humphreys, 1996). La distribución disyunta actual de la clase (Fig. 3.3) sugiere un origen Pangéico y Thetiano (Schram, 1986, Lange y Schram, 2004). La especie *S. tulumensis* se considera un aislado periférico (Fig. 3.3) del centro de diversificación del archipiélago de Bahamas (Fig.3.3) (Koenemann *et al.*, 2003).

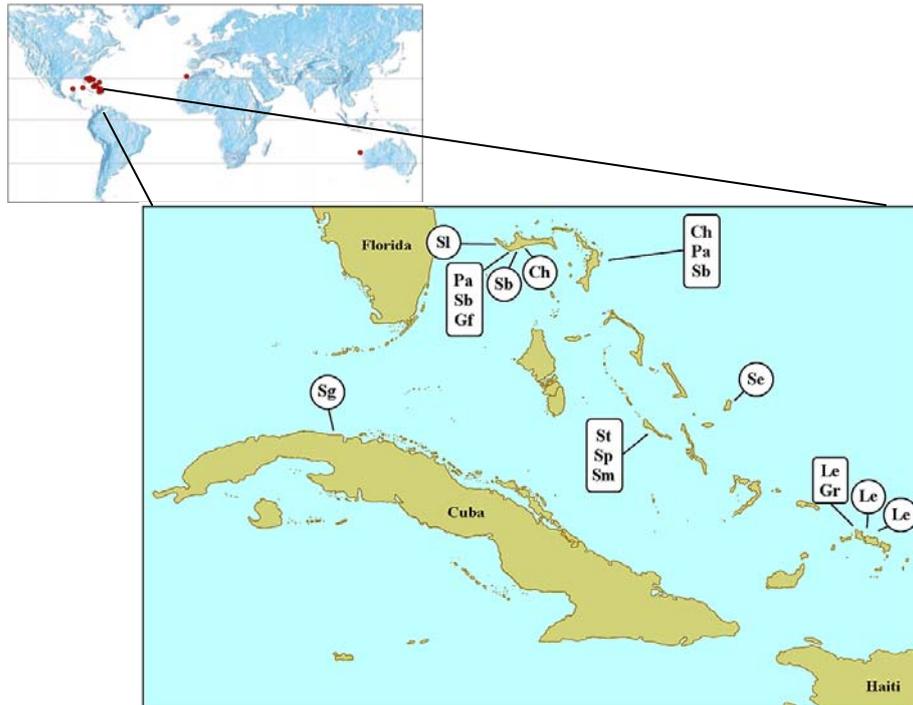


Figura 3.3 Distribución mundial de la Clase Remipedia. Acercamiento de Cuba y Bahamas y las especies de remipedios publicados. Sg= *S. gironensis*; SI = *S. lucayensis*; Pa= *P. apletocheles*; Sb= *S. benjamini*; Gf= *G. frondosus*; Ch= *C. haptodiscus*; Se= *S. epilimnius*; St= *S. tanumekes*; Sp= *S. parabenjamini*; Sm= *S. minnsi*; Le= *L. entrichoma*; Gr. *G. robustus* (tomado de Koenneman *et al.*, 2003).

La relevancia taxonómica de estudiar *Speleonectes tulumensis* reside en que éste representa, a pesar de más de 25 años de exploración en la península de Yucatán, la única especie de remipedio continental para la cuenca del Atlántico. Todas las demás especies son insulares (Bahamas: Yager 1989b; Schram *et al.*, 1986; Yager 1989b; Yager & Schram 1986; Yager y Carpenter 1999; Yager 1987a; Yager 1987b; Yager 1981; Koenemann *et al.*, 2003; Koenemann *et al.*, 2004; Koenemann *et al.*, 2007a; Cuba: Yager 1994 y Canarias: Garcia-Valdecasas 1985) y la especie *Lasionectes exleyi* ocurre en Australia (Yager y Humphreys, 1996) (Tabla 3.2) (Fig. 3.3). La localidad tipo de *Speleonectes tulumensis* es el cenote "Car Wash" (Aktun-Ha) Quintana Roo (Yager, 1987) y ocurre en otras localidades en sistemas anquihalinos de Quintana Roo (Escobar y Yager, 2001).

## 4. ÁREA ESTUDIO

### 4.1. Bloque, Plataforma y Península Yucatán

El bloque Yucatán conforma una unidad tectónica homogénea sin plegamientos de edad Paleozoica cuyo límite es la falla Motagua. Este basamento metamórfico de origen Pangéico continental, se separa del Bloque Louisiana-Texas al momento de la apertura del Golfo de México, arribando a finales de Triásico (~ 200 millones de años) a su posición actual (Pindell, 1994). Sobre este basamento se ha acumulado una capa gruesa de sedimentos marinos del Paleozoico tardío, seguido por sedimentación continental en el Jurásico, que a su vez subyacen a un depósito extenso de evaporitas (calcita, aragonita y dolomita) (López Ramos, 1975). La plataforma de Yucatán, conformada por calizas de periodos del Cretácico (144-65 millones de años) al Cenozoico-Cuaternario (65 millones de años al reciente), refleja un gradiente temporal en sentido norte-sur, que indica una emergencia paulatina de la plataforma durante el Plioceno (5.2 a 1.8 millones de años) (López Ramos, 1975; Ward *et al.*, 1985; Weidie, 1985). La emergencia paulatina de la plataforma explica la asimetría, que se extiende solamente unos 10 km en el margen del Caribe y hasta 200 km del lado del Golfo de México (Fig. 4.1).

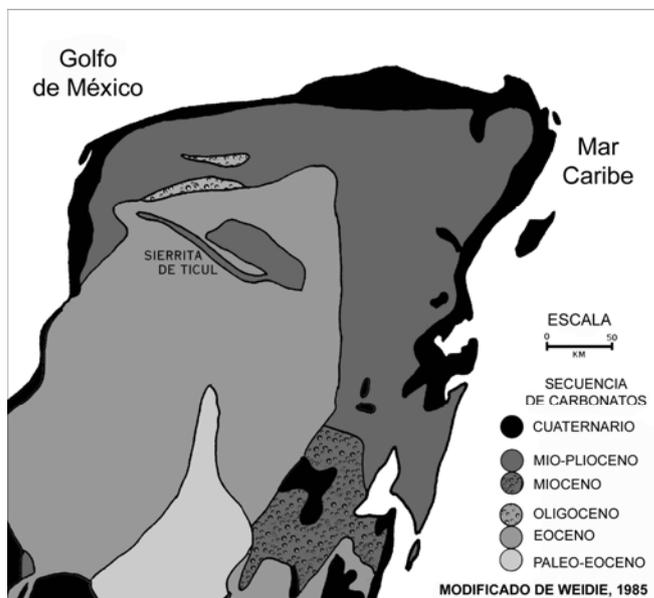


Figura 4.1. Geología de la península de Yucatán, mostrando secuencias de calizas de edades sucesivas (Modificado de Weidie, 1985)

El tercio norte y la mitad oriental de la península consiste en karst más reciente de planicie, con elevación máxima de 10 m, compuesta por secuencias de capas

horizontales de calizas y dolomitas de Terciario tardío (Plioceno) de la formación Carrillo Puerto limitado por los depósitos periféricos del Cuaternario (Fig. 4.2) (Butterlin y Bonet, 1962; López Ramos, 1975).

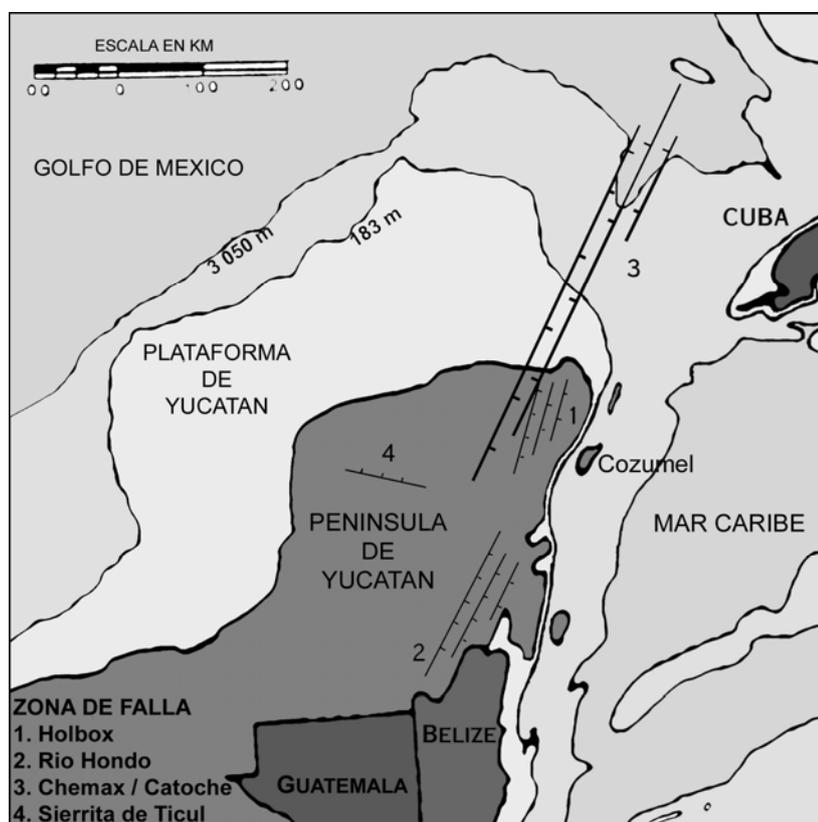


Figura 4.2. Plataforma, península de Yucatán y la geología estructural (Modificado de Weidie, 1985).

La Península de Yucatán actual (39,340 km<sup>2</sup>) es la porción emergida de la plataforma continental de Yucatán (300,000 km<sup>2</sup>) (López Ramos, 1975) que separa el Mar Caribe del Golfo de México (Fig. 4.1). Es una de las cinco zonas fisiográficas de la República Mexicana y representa el 2% de su superficie. Su contraste altitudinal es singular en el contexto nacional ya que casi no presenta rasgos orogénicos y el 90% de su superficie está a menos de 200 msnm. Es una unidad fisiográfica/geológica que abarca territorio mexicano, el Petén Guatemalteco y el norte de Belice (Butterlin y Bonet, 1962; Wilson, 1980). Su topografía es kárstica y su rasgo más importante es la presencia de cenotes. La zona de mayor abundancia de cenotes empieza al norte de una línea imaginaria situada entre Tulum, Quintana Roo y Campeche, Campeche (Schmitter-Soto *et al.*, 2002a).

El clima de la Península de Yucatán es predominantemente del grupo Aw, cálido subhúmedo con lluvias en verano (de fines de mayo a principios de octubre)

(García, 1973) que resulta de la interacción entre el aire marino del Caribe tropical, los vientos Alisios y las masas de aire polar continental que en invierno conforman los "nortes" que generan una estacionalidad caracterizada por lluvias, nortes y secas. La precipitación varía en de NO-SE (García, 1973), siendo el extremo NO más seco. La Península de Yucatán constituye una provincia florística dentro de la región Caribeña, coincidente con la fisiografía que se relaciona biogeográficamente con la flora de las Antillas con elementos dominantes de la región Neotropical. En la región costera del Caribe la vegetación dominante es la selva mediana subperenifolia con elementos arbóreos comunes el *Manilkara zapota* ("chicozapote"), *Ficus continifolia* ("matapalo") y *Brosimum alicastrum* ("ramon") que se mezclan con la selva baja subcaducifolia cuyo elemento dominante es el árbol *Vitex gaumeri* ("ya´axnik") seguido de *Brosimum alicastrum*. Esta vegetación está en contacto con manglares, pantanos y ciénegas en las zonas de los humedales, donde abunda *Rhizophora mangle* y *Conocarpus erecta*. La flora acuática de la región NNE está constituida por *Thypha domingensis*, *Nymphaea ampla*, *Sagittaria lancifolia* y *Acrostichum danaefolium* (Rzedowski, 1981).

#### 4.2. El sector NNE de la Península de Yucatán

La emergencia de la secuencia carbonatada, sujeta a intensa disolución se inició durante el Terciario Superior en el sector NNE (INEGI, 1987). La plataforma de Yucatán, presenta deformaciones estructurales moderadas. Las deformaciones existentes en la región facilitan el desarrollo del karst (Fig. 4.2) (Weidie, 1985). Hay dos grupos de fallas *en-echelon* (i.e., dos fallas que se mueven en direcciones diferentes, formando un pliegue). Una al sur, la zona de falla Río Hondo; la otra zona de falla es Chemax-Catoche que data del Cenozoico y se extiende desde el continente, al suroeste de la isla Cozumel en dirección noreste fuera de la plataforma continental (Weidie, 1985). Ésta, está relacionada con la orogénesis Mio-Pliocénica con la que se explican las deformaciones recientes de la península (Butterlin y Bonet, 1963; Weidie, 1985) donde se reconocen pilares y fosas tectónicas de fallas perpendiculares a la costa flujo preferencial del acuífero.

### 4.3 El Sistema Crustacea

El sistema Crustacea se encuentra cercano a Playa el Secreto, Puerto Morelos Quintana Roo. Es un sistema anquihalino típico, con aperturas (i.e. cenotes) tierra adentro en la selva y conexión subterránea con el mar. Hasta el momento cuenta con un total de 3,626 m de pasajes subacuáticos explorados y 3 cenotes (Fig. 4.3). La entrada principal es un cenote circular de paredes verticales, que se encuentra aproximadamente a medio kilómetro de la costa, el cual presenta una montaña de detrito proveniente de la vegetación circundante.

El sistema "Crustacea" presenta un pasaje principal con una sección amplia con 9 m de piso a techo (6 a 15 m de profundidad) y tiene una longitud aproximada de 200 m y dirección NW-SE perpendicular a la línea de costa actual (sección 1). Después de este punto la cueva cambia de dirección NW-SE a SW-NE, paralela a la línea de costa actual (sección 2, Fig. 4.3). El pasaje con dirección SW-NE presenta una reducción en sus dimensiones 5.5 m de piso a techo (13.5 a 19 m de profundidad) con una longitud aproximada de 600 m. En esta sección de la cueva se establecieron las estaciones de muestreo a lo largo de un transecto de 280 m (Fig. 4.4). Dicho transecto, utilizado en estudios previos se ha subdividido en dieciséis estaciones (Yager y Madden, 2002). La estación A corresponde con la estación Yager 1, la estación B con la estación Yager 5, la estación C con la estación Yager 12 y la estación D con la estación Yager 14. La estación de muestreo A presenta la mayor extensión vertical de 9.2 a 19 m de profundidad y representa la transición entre las dos secciones de la cueva, las estaciones de muestreo B, C y D tiene una extensión vertical de 13.4 a 19 m de profundidad.

La riqueza de especies y composición de la comunidad estigobia es similar a otros sistemas anquihalinos de la región, donde dominan los crustáceos anfípodos, isópodos cirolanidos, átidos, termosbanáceos y remipedios.



Figura 4.3. El sistema Crustacea, playa El Secreto (Reproducido bajo el permiso de Simon Richards, QRSS y Steve Bogaerts).

## Área de Estudio

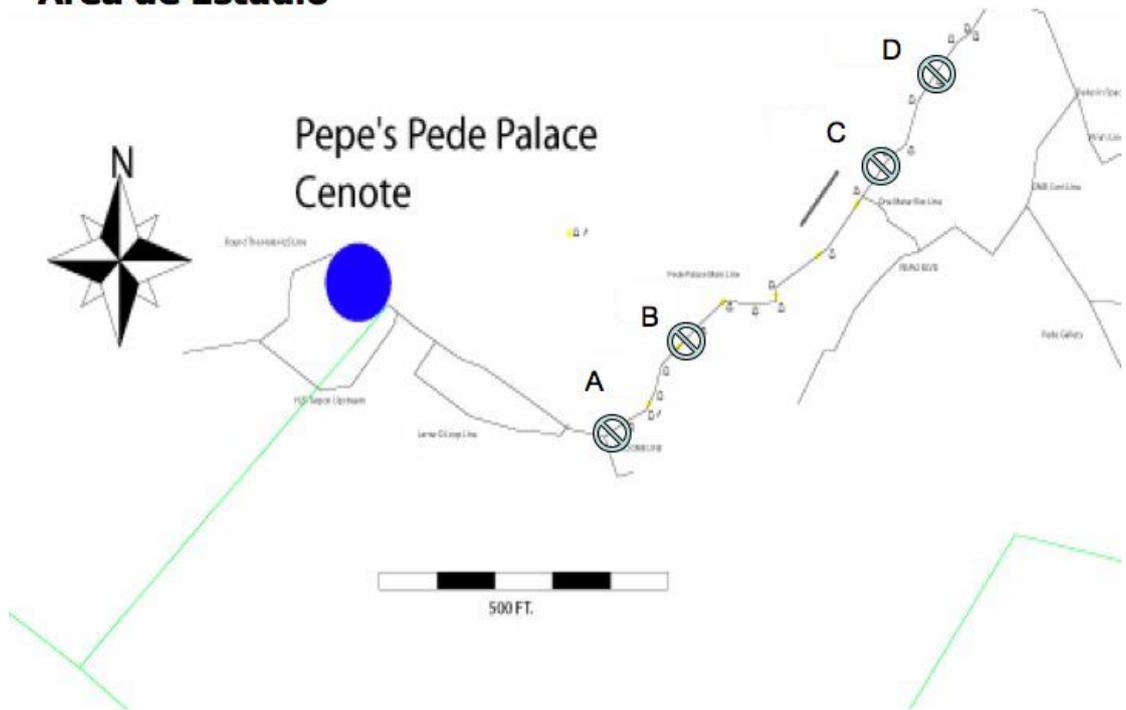


Figura 4.4. El sistema "Crustacea", pasaje principal y estaciones de muestreo A a D y transecto de 16 estaciones A=1, B=5, C=12, D=14. Reproducido bajo el permiso de QRSS Steve Bogaerts y Simon Richards

## 5. ANTECEDENTES

### 5.1 Especies de remipedios

De las diecisiete especies descritas de remipedios (Tabla 3.2), sólo una ocurre en México. En el sistema anquihalino "Crustacea" se ha registrado la especie *S. tulumensis* con caracteres presentados en la Tabla 5.1.

Tabla 5.1. Caracteres diagnósticos de *S. tulumensis* (Yager, 1987; Felgenhauer *et al.*, 1992; Yager, 1994; Yager y Humphreys, 1996; Yager y Carpenter, 1999; Koenemann *et al.*, 2007 b).  
Nota. Se siguió la nomenclatura de Koenemann *et al.* (2007 b).

Carácter diagnóstico	Estado de carácter
No. segmentos del tronco	24 a 38
No. segmentos del flagelo ventral antena 1	8 a 10
Garra terminal de la maxila	<i>Horseshoe</i> , (herradura) 7 a 10 ó 13 ó 17 a 20 ó 30 denticulos
Garra terminal del maxilípodo	<i>Horseshoe</i> , (herradura) 7 a 10 ó 13 ó 17 a 20 ó 30 denticulos
Longitud del diente dominante de la garra de la maxila	L > denticulo satelital, o todos misma L, o pequeño y reducido
Longitud del diente dominante de la garra del maxilípodo	L > denticulo satelital, ó todos misma L, ó pequeño y reducido
Longitud de la furca caudal	L = segmento anal, ó 2 a 2.5 L > s.a., ó L > 2.5 L s.a

### 5.2 Hábitat

Las primeras características fisicoquímicas que se reconocieron en el hábitat anquihalino del remipedio fueron la salinidad marina (Yager, 1981) y concentraciones bajas de oxígeno disuelto (Schram, 1986) (Fig. 5.1), características que se han complementado con otros parámetros fisicoquímicos (temperatura, pH, Eh) y se han reportado de manera más o menos rutinaria en las descripciones de las especies (Tabla 5.2). Los especímenes se han colectado o avistado desde la superficie hasta cincuenta metros de profundidad, en la columna de agua con salinidades variables de 17.5 a 36 g L<sup>-1</sup>, sin embargo únicamente dos especies se han sido registrado a salinidades de 24 y 17.5 g L<sup>-1</sup>, el resto de las especies de 33 a 36 g L<sup>-1</sup>. La concentración de oxígeno disuelto es otro parámetro variable ya que, si bien la mayoría de las especies ocurren en un intervalo hipóxico (3 a <1 mg L<sup>-1</sup>), *S.*

*epilimnius* se presenta entre 3-5 mg L<sup>-1</sup>. En cuanto al pH los valores reportados van desde ligeramente ácidos (6.5) a ligeramente básicos (7.8). La temperatura en general refleja la capa de agua marina 23-27 °C para el Atlántico occidental y el Indico y 18 °C para el Atlántico oriental. La tabla 5.2 presenta los datos ambientales de las especies de y sus localidades.

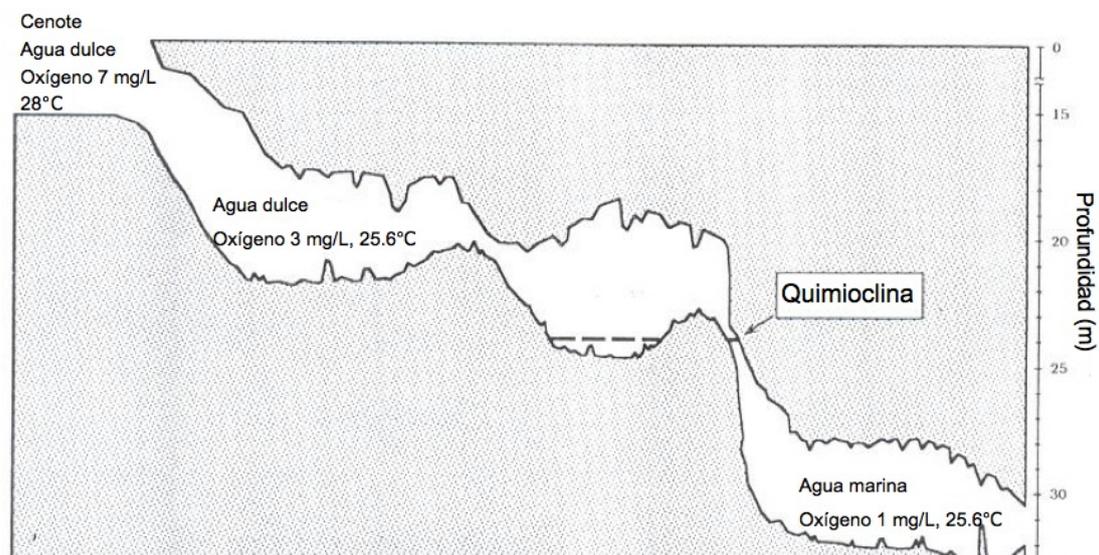


Figura 5.1. Esquema de la localidad tipo de *S. tulumensis* cenote Carwash (Aktun-Ha) con énfasis en el hábitat (modificado de Felgenhauer *et al.*, 1992).

La medición de otras variables ambientales como alcalinidad, ácido sulfhídrico, nutrientes, carbono y nitrógeno en materia orgánica, carbono orgánico particulado, carbono inorgánico disuelto así como isotopía estable de carbono y nitrógeno ha sido menos utilizada, (Yager y Humphreys, 1996; Humphreys, 1999; Pohlman et al., 1997) (Tabla 5.3) por lo que resulta difícil generalizar sobre la descripción del hábitat. Los valores medidos en las formas inorgánicas de nitrógeno (NH<sub>4</sub>, NO<sub>2</sub>, NO<sub>3</sub>) son comúnmente bajos típicos de aguas subterráneas (Humphreys, 1999; Pohlman et al., 1997).

Tabla 5.2. Especies de remipedios y condiciones ambientales. z=profundidad; OD= oxígeno disuelto; ND=no hay dato.

Especie	Localidad	z(m)	Salinidad g/L	Temperatura °C	OD mg/L	pH	Eh mV	Referencia
<i>Speleonectes lucayensis</i>	Isla Gran Bahamas	18	33-36	23-25	0.1	ND	ND	Yager (1981)
<i>Speleonectes benjamin</i>	Isla Gran Bahamas, Bahamas	18	33-36	23-25	0.08	ND	ND	Yager,(1987) Yager,(1994)
<i>Speleonectes epilimnius</i>	Isla San Salvador, Bahamas	0	24-25	24.5-25	3-5	7.7-7.8	ND	Yager y Carpenter, (1999)
<i>Speleonectes parabenjamini</i>	Gran Exuma, Bahamas	25-40	32.7-34.8	23.8	3.5	7.5	ND	Koenemann <i>et al.</i> , (2003)
<i>Speleonectes minnsi</i>	Gran Exuma, Bahamas	25-40	32.7-34.8	23.8	3.5	7.5	ND	Koenemann <i>et al.</i> , (2003)
<i>Speleonectes tanumekes</i>	Gran Exuma, Bahamas	25-40	32.7-34.8	23.8	3.5	7.5	ND	Koenemann <i>et al.</i> , (2003)
<i>Speleonectes gironensis</i>	Matanzas, Cuba	14	32.4	25.7	0.1	7.2	-273	Yager,(1994; ) Yager y Humphreys, (1996)
<i>Speleonectes tulumensis</i>	Quintana Roo, México	24	31	25.6	3 a < 1	7.2	ND	Yager, (1987); Pohlman <i>et al.</i> , (1997)
<i>Speleonectes ondinae</i>	Lanzarote, Islas Canarias	24	35.5-35.6	18	ND	ND	ND	Garcia-Valdecasas, (1985) Iliffe <i>et al.</i> , (2000)
<i>Lasionectes exleyi</i>	Península Cabo Range, Australia	20-30.5	32	26.5-27	1.0	7.7	-120	Yager y Humphreys, (1996)
<i>Lasionectes entrichoma</i>	Providencia, Turks y Caicos, Bahamas	14	32.4	25.7	0.13	7.22	ND	Yager y Shram, (1986)
<i>Pleomonthra aplocheles</i>	Isla Gran Bahama e Isla Abaco	18	33-36	23-25	<1	ND	ND	Yager,(1989) Yager,(1981) Yager,(1987) Yager,(1994)
<i>Godzillignomus frondosus</i>	Isla Gran Bahama e Isla Abaco, Bahamas	18	33-36	23-25	<1	ND	ND	Yager, (1989) Yager,(1981) Yager,(1987) Yager,(1994)
<i>Godzillus robustus</i>	Isla Caicos Norte, Turks y Caicos	25-46	30-30.6	24.13	0.42	6.59	ND	Schram, <i>et al.</i> , (1986)

	Bahamas							Koenemann <i>et al.</i> , (2004)
<i>Kaloketos pilosus</i>	Isla Caicos Norte, Turks y Caicos Bahamas	25-46	30-30.6	24.13	0.42	6.59 a 6.63	ND	Koenemann <i>et al.</i> , (2004)
<i>Cryptocorynetes haptodiscus</i>	Isla Abaco, Bahamas	18	33-36	23-25	<1	ND	ND	Yager, (1987) Yager,(1981) Yager,(1994)
<i>Cryptocorynetes longulus</i>	Isla Cat, Bahamas	35-50	33-35	22-24	<1	7.3	ND	Wollernmann <i>etal.</i> , (2007)
<i>Micropacter yagerae</i>	Providencia, Caicos, Bahamas	5-6	17.5	25.6	<0.3	6.6	ND	Koenemann <i>et al.</i> , (2007a)
<i>Speleonectes emersoni</i>	República Dominicana	15-37	marina	ND	ND	ND	ND	Lorentzen <i>et al.</i> , (2007)

Tabla 5.3. Parámetros ambientales; z= profundidad; Alc=alcalinidad; S= H<sub>2</sub>S; CO= carbono orgánico en sedimento; <sup>13</sup>δC= <sup>13</sup>δC Sedimento; COP= carbono orgánico particulado; CID=carbono inorgánico disuelto; ND=no hay dato. bnd= bajo del nivel de detección.

Especie	<i>Lasionectes exleyi</i>	<i>Speleonectes tulumensis</i>
Localidad	Bundera sinkhole, Península Cabo Range, Australia	Mayan Blue (Escondido), Quintana Roo, México
z (m)	14	18
Alc mg L <sup>-1</sup>	2.5	ND
S μM	10	bnd
NH <sub>4</sub> mg L <sup>-1</sup>	0.017	ND
NO <sub>2</sub> mg L <sup>-1</sup>	0.007	0.700 μM
NO <sub>3</sub> mg L <sup>-1</sup>	0.054 (4 μM)	18.640 μM
PO <sub>4</sub>	0.019	ND
CO %	ND	0.1 a 1.900
<sup>13</sup> δC	-16	ND
COP mg L <sup>-1</sup>	11.5	ND
CID mM	ND	2.700
<sup>13</sup> δCID	ND	-5 a -3
Referencia	Yager y Humphreys (1996); Humphreys (1999)	Pohlman <i>et al.</i> (1997)

### 5.3 Dieta y relaciones tróficas de remipedios.

Las dietas se han estudiado a través de la descripción de contenidos gástricos, que se considera una estrategia de observación directa y por el uso de isótopos estables como trazadores, del carbono para reconocer el origen de la MO y del nitrógeno para la posición trófica (DeNiro y Epstein, 1978, DeNiro y Epstein 1981; Minawaga y Wada, 1984; Peterson y Fry, 1987) .

En las asociaciones faunísticas estigobias de los sistemas anquihalinos se reconoce a los decápodos del género *Typhlatya* como componentes comunes (Illiffe, 1993) que habitan tanto agua dulce como el agua marina (Felgenhauer *et al.*, 1992). Schram (1986) propone, a partir de observaciones en campo que los remipedios se alimentan de *Typhlatya*. Schram y Lewis (1989) a partir del estudio morfológico de las piezas bucales proponen que los remipedios son carnívoros, depredadores activos, que se alimentan de *Typhlatya*. Las observaciones directas de la actividad depredadora son inexistentes y se ha sugerido que la especie puede tener hábitos carroñeros y/o depredadores ocasionales (Felgenhauer *et al.*, 1992). Otras fuentes de alimento asociadas al sedimento y paredes sugieren una dieta basada en bacterias (Felgenhauer *et al.*, 1992; Escobar y Yager, 2001).

Las observaciones de contenidos gástricos han descrito la ausencia de estructuras reconocibles (i.e. partes de algún crustáceo), por lo que tal vez el alimento ingresa en forma líquida o pre-digerida, lo cual implica un tipo de alimentación aracnoide (Schram y Lewis, 1989). Los datos de isotopía estable confirman que *S. tulumensis* se ubica en un nivel trófico alto (Pohlman *et al.*, 1997).

### 5.3.1 Ecosistemas quimioautotróficos e isotopía estable en cuevas.

El uso de isotopía estable de carbono, nitrógeno y fósforo es un método valioso para el estudio de redes tróficas debido a que el fraccionamiento biológico es cuantitativamente predecible (Ehleringer *et al.*, 1986) (ver Apéndice 4). En cuevas el uso de isótopos estables ha permitido identificar producción quimioautotrófica, lo cual ha resultado novedoso en el contexto de la revolución conceptual que representó el descubrimiento de que la vida en la Tierra no sólo se sustenta en la energía derivada del sol y transformada por fotosíntesis (ver sección 3.3). La energía bioquímica en cuevas subacuáticas van de fotosintética a quimiosintética (Southward *et al.*, 1996; Pohlman *et al.*, 1997; Humphreys, 1999) (Tabla 5.5). Hasta el momento los ecosistemas subterráneos que presentan características quimiosintéticas son epicontinentales o costeros; geotermiales o sin geotermia; sulfurosos o no sulfurosos. No todas las cuevas presentan quimiosíntesis por lo que en el estudio de redes tróficas se subdivide en cuevas con y sin quimiosíntesis.

Tabla 5.5. Isotopía estable y niveles tróficos en diferentes cuevas. X= presencia del proceso. Foto= fotosíntesis; COrg.= quimiorganotrofia; QLito=quimilolitotrofia; CM= cueva Movile; CL= cueva Limanu; MO= Materia orgánica; Veget.= vegetación fuera de la cueva; Nitrif= nitrificantes; CID= carbono inorgánico disuelto; Ø= Omnívoros, ⊗= bacterias nitrificantes; ND= no hay dato; NA= no aplica. Nota toda la notación en  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en ‰.

		Mayan Blue Pohlman <i>et al.</i> , (1997)	Bundera Humphreys, (1999)	Cueva Movile Sarbu <i>et al.</i> , (1996)	Cueva Limanu Sarbu <i>et al.</i> , (1996)	Pozo Sarbu <i>et al.</i> , (1996)	Cueva Ozark Fenolio <i>et al.</i> , (2005)	Gruta Azul y G.Sulfurera Southward <i>et al.</i> , (1996)	Cueva Lower Kane Engel <i>et al.</i> , (2004)
Tipo Ecosistema		Anquihalino	Anquihalino	Acuífero Termal y Sulfuroso Epicontinental	Acuífero No Termal No Sulfuroso Epicontinental	Epicontinental Sulfuroso	Epicontinental No Termal No Sulfuroso	Cueva marina Termal y Sulfuroso	Epicontinental Sulfuroso
Origen de la MO	Foto	X	X		X	X	X	X	
	QOrg.	X				X			
	QLito.			X				X	X
Reservorios de MO	Veget.Suelo	$\delta^{13}\text{C}$ -27 $\delta^{15}\text{N}$ 2.2	$\delta^{13}\text{C}$ -14 a -27 $\delta^{15}\text{N}$ 1 a 2	ND	ND	ND	ND	ND	ND
	Algas en Dolina	$\delta^{13}\text{C}$ -35.3 $\delta^{15}\text{N}$ 6.7	$\delta^{13}\text{C}$ -11 a -14 $\delta^{15}\text{N}$ 6 a 8	NA	NA	NA	ND	$\delta^{13}\text{C}$ -18.6 a -25.8 $\delta^{15}\text{N}$ ND	NA
	Bacteria Nitrif.	$\delta^{13}\text{C}$ -35 a -45 $\delta^{15}\text{N}$	ND	$\delta^{13}\text{C}$ -41 a -46 $\delta^{15}\text{N}$ -9.11	ND	ND	NA	ND $\delta^{15}\text{N}$ ND	ND
	Biofilm	ND	ND	$\delta^{13}\text{C}$ -41 a - 46( $\bar{x}$ = -43.7) $\delta^{15}\text{N}$ -9.11	ND	ND	ND	$\delta^{13}\text{C}$ -25.8 a -31.8 $\delta^{15}\text{N}$ ND	$\delta^{13}\text{C}$ -41 a -23
Intervalo $\delta^{13}\text{C}$ Organismos		-21.2 a -42.6⊗	-17 a -30	-45 a -42	-22 a -20	-36 a -35	-22 a -25	$\delta^{13}\text{C}$ -30.9 a -17.1	ND
Intervalo $\delta^{15}\text{N}$ Organismos		4.1 a 13.4	5 a 14	-4.6 a 0	19 a 21	0 a 5	8 a 16	$\delta^{15}\text{N}$ ND	ND
$\delta^{13}\text{C}$ CID haloclina		-5 a -15	ND	NA	NA	NA	NA		-7.5 a -7.2 no haloclina
Consumidores de primer orden		$\delta^{13}\text{C}$ -31.1 a -42.4 $\delta^{15}\text{N}$ 7 a 9.1 Atyido <i>T.</i> <i>michelli</i> $\delta^{13}\text{C}$ 30.1 a -42.6 $\delta^{15}\text{N}$ 5.8 a 8.4 Thermobanacea <i>T. unidens</i>	$\delta^{13}\text{C}$ -26 a -30 $\delta^{15}\text{N}$ 3 a 6 Atyido <i>Stygocaris sp</i> Thermobanacea Copépodo	$\delta^{13}\text{C}$ -45 a -38 ( $\bar{x}$ = -40.6) $\delta^{15}\text{N}$ -7.5 a -2.5 ( $\bar{x}$ = -4.6) Anfípodo <i>N. dobrogicus</i> Isópodo <i>Trachelipus</i>	ND	ND	$\delta^{13}\text{C}$ -25 $\delta^{15}\text{N}$ 8 Anfípodo <i>Gammarus sp.</i>	ND	ND

			<i>troglobius</i> <i>Armadillidium</i> <i>tabacarui</i>						
Depredadores/carroñeros	$\delta^{13}\text{C}$ -27.5 a -36.3 $\delta^{15}\text{N}$ 11.7a13.3 <i>Pez Thyphliasina</i> <i>pearsei</i> Anfípodo Palemónido <i>Creaseria</i> <i>morleyi</i> Remipedio <i>Speleonectes</i> <i>tulumensis</i>	Arriba haloclina $\delta^{13}\text{C}$ -20 a -22.5 $\delta^{15}\text{N}$ 11 a 14 Bajo Haloclina $\delta^{13}\text{C}$ -22.5 a -25 $\delta^{15}\text{N}$ 11 a 14 Pez <i>Milyeringa</i> <i>veritas</i>	$\delta^{13}\text{C}$ - 42.19 $\emptyset$ ( $\bar{x}$ = - 42.1) $\delta^{15}\text{N}$ ( $\bar{x}$ = -1.5) Insectos Hemíptero Chilopoda Arácnida	ND	ND	$\delta^{13}\text{C}$ -22 $\delta^{15}\text{N}$ 13 <i>Caecidotea</i> $\delta^{13}\text{C}$ -23 $\delta^{15}\text{N}$ 16 Anfípodo <i>Stygobromus</i>	ND	ND	
Remipedio	$\delta^{13}\text{C}$	-31.1 $\pm$ 4.2 n=3	ND	NA	NA	NA	NA	NA	NA
	$\delta^{15}\text{N}$	11.7 $\pm$ 0.4 n=2	ND	NA	NA	NA	NA	NA	NA

## 6. OBJETIVOS

### Objetivo General

Describir la ecología alimentaria del remipedio *Speleonectes tulumensis* (Crustacea: Remipedia). Trazando el origen y la ruta de flujo potencial del alimento.

Esquematizar la posible interacción de *Speleonectes tulumensis* con algunos de los componentes bióticos y abióticos del ecosistema anquihalino "Crustacea", Quintana Roo, México.

Para lograr el objetivo general se requiere los siguientes objetivos particulares:

6.1 Identificar taxonómicamente los ejemplares de remipedio del ecosistema anquihalino "Crustacea", recolectados y de colecciones, con base en la morfología.

6.2 Describir el hábitat de recolecta de los remipedios en el ecosistema anquihalino "Crustacea" a partir de las variables físicas (temperatura), químicas (la conductividad ( $K_{25}$ ), la concentración de oxígeno disuelto (OD), el pH, nutrientes inorgánicos disueltos como amonio  $N-NH_4^-$ , nitritos  $N-NO_2^-$ , nitratos  $N-NO_3^-$ , fósforo reactivo disuelto -  $P-PO_4$  y sílice reactivo  $Si-SiO_2$ ), biogeoquímicas (isotópica estable de carbono inorgánico disuelto ( $\delta^{13}C$  CID) y del sedimento (tamaño de grano; C, N y S elemental; isotópica estable  $\delta^{13}C$  y  $\delta^{15}N$ ).

6.3 Evaluar la abundancia y patrón de distribución espacial de *Speleonectes tulumensis* a lo largo de un transecto en conteos independientes.

6.4. Describir la riqueza de especies, abundancia, identificación y caracterización de composición isotópica estable ( $\delta^{13}C$  y  $\delta^{15}N$ ) de fauna en trampas carroñeras y fauna asociada del ecosistema anquihalino "Crustacea".

6.5 Caracterizar la composición isotópica estable ( $\delta^{13}C$  y  $\delta^{15}N$ ) de ejemplares del remipedio *Speleonectes tulumensis* (Crustacea: Remipedia) del sistema anquihalino Crustacea.

6.6. Validar la caracterización isotópica estable ( $\delta^{13}C$  y  $\delta^{15}N$ ) de los ejemplares del remipedio *Speleonectes tulumensis* con la descripción de contenidos gástricos.

6.7. Generar un modelo conceptual de la dieta potencial y posición trófica de *Speleonectes tulumensis* a partir de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  con apoyo de ecuaciones de mezcla.

## 7. METODOLOGÍA

7.1 La identidad taxonómica morfológica de los ejemplares de remipedio del ecosistema anquihalino "Crustacea", provenientes de material recolectado para este estudio y el depositado en colecciones nacionales e internacionales, se verificó por la Dra. Jill Yager. Para esta actividad se identificaron los organismos siguiendo los caracteres de las claves de identificación para la Clase Remipedia (Yager y Humphreys, 1996; Koenemann et al., 2007, et al., 2006) y para las especies del género *Speleonectes* (Yager, 1994; Yager y Carpenter, 1999) con la disección de apéndices de ejemplares (para ver detalles de disección ir a apéndice 1) que incluyen los caracteres diagnósticos (ver Tabla 5.1): número de segmentos del tronco, número de segmentos del flagelo ventral de la Antena 1 y la longitud de la fúrca caudal comparada con la longitud del segmento anal, muchos de los cuales pueden verificarse sin necesidad de disectar los ejemplares. Una tabla diagnóstica a nivel género se elaboró para facilitar la disección y comparación de caracteres (ver apéndice 2) que permitió hacer la descripción morfológica de los ejemplares y determinación de la especie. Los caracteres diagnósticos, segmento anal y furcas caudales, de ejemplares recolectados se midieron con un micrómetro ocular instalado en un microscopio estereoscópico marca Carl Zeiss (STEMI SR) con aumento 0.2x, 0.8x, 1.2x, 2x y 5x y oculares W 10x/25. El diagnóstico de los apéndices bucales disectados se realizó tanto con microscopia de luz como electrónica de barrido.

### 7.2 Descripción del hábitat fisicoquímica y sedimentológica

El trabajo de campo se realizó a lo largo del transecto y en las estaciones de muestreo A,B,C,D para muestras discretas de agua y perfiles con la sonda multiparámetro y las estaciones 1 a 16 para los conteos de remipedios (ver sección 4.3) y de acuerdo con el esquema general de muestreo que se muestra en la Fig. 7.1.

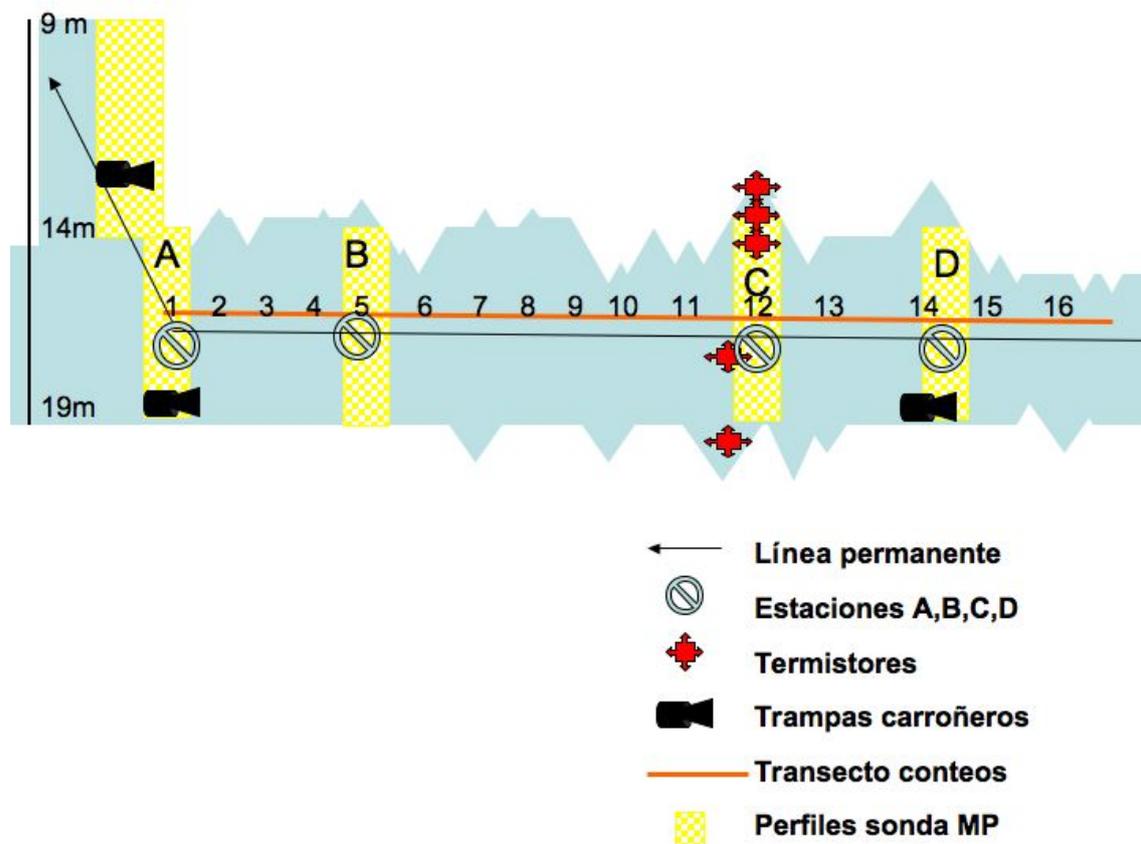


Figura 7.1. Esquema general del muestreo seguido en el área de estudio a lo largo del transecto en el sistema anquihalino.

Campo: La variabilidad de los factores *salinidad*, *temperatura*, *conductividad*, *oxígeno disuelto (OD)* y *pH* en la columna de agua se registró mediante el uso de una sonda multiparámetro acoplada a un sistema de captura y almacenaje de información para obtener perfiles de la columna de agua. Dichos perfiles se realizaron en dos ocasiones, el primer día de muestreo y el último día de trabajo. Adicionalmente se colocó una cadena de cinco termistores en la estación C (Fig.7.1) para registrar variaciones espacio temporales. Los termistores se colocaron a 14.03, 14.70, 15.38, 17.37 y 18.54 m de profundidad y registraron una lectura cada quince segundos durante tres meses.

Muestras de agua para nutrientes (amonio –  $N-NH_4^-$ , nitritos –  $N-NO_2^-$ , nitratos –  $N-NO_3^-$ , fósforo reactivo disuelto -  $P-PO_4^-$ , y sílice reactivo –  $Si-SiO_2$ ) se recolectaron en dos días consecutivos. El primer día se colectaron muestras a todo lo largo de la columna de agua de la cueva desde el agua superficial del cenotes hasta la hipoclina de la estación A. El segundo día se colectó únicamente dentro del túnel profundo de la cueva a lo largo de las estaciones de muestreo A, B, C y D en los estratos sobre la

haloclina, en la haloclina y por debajo de la haloclina. La nomenclatura que este estudio siguió para este fin es la de Alcocer et al. (1999) epiclina, haloclina e hipoclina. La recolección de estas muestras se realizó con botellas de plástico de 250 mL, previamente lavadas con jabones libres de fosfatos, agua desionizada, HCl 10% y llenadas con agua destilada. Inmediatamente después del buceo se filtraron 30 mL usando acrodiscos de 0.22 $\mu$ m y 0.45 $\mu$ m de apertura para retener partículas y células, pasando las muestras a botellas de 30 mL previamente lavadas con jabones libres de fosfatos, agua desionizada, HCl 10%, a las cuales se les agregó cloroformo para inhibir metabolismo bacteriano. Cada una de las muestras se congeló y se les almacenó en oscuridad hasta su análisis posterior en el laboratorio.

Las muestras para  $\delta^{13}\text{C}$  CID fueron recolectados en muestras discretas de agua en los mismos estratos que las de nutrientes en botellas de plástico de 250 mL, previamente lavadas con jabones libres de fosfatos, agua desionizada, HCl 10% y llenadas con agua destilada. Inmediatamente después del buceo se tomaron alícuotas de 10 mL de cada muestra con jeringas agujas y se inyectaron en viales previamente preparados con ácido ortofosfórico y atmósfera de He (Laboratorio de Espectrometría de Masas de Isótopos Estables del Instituto de Geología, UNAM) hasta su posterior análisis en laboratorio.

Las muestras de sedimento superficial se recolectaron en tubos para centrifuga, rotulados. En la estación A se colectó sedimento de la cueva que no estuviera cubierto por detrito, en la estación B se colectó sedimento de la cueva y en las estaciones C y D se colectó sedimento caracterizado por tapetes microbianos. Inmediatamente después del buceo las muestras se almacenaron en una hielera y se mantuvieron congeladas hasta su posterior procesamiento y análisis en el laboratorio.

Gabinete y Laboratorio: Los datos recolectados por la sonda multiparámetro se descargaron y compilaron en un computadora. El análisis y las gráficas de los datos se realizaron con el programa Excel. Los diagramas T-S se usaron para reconocer distintas estratos/capas o masas de agua y los puntos de mezcla entre ellas. Para reconocer la heterogeneidad del hábitat a partir de la variabilidad en los factores ambientales en cada estación, entre las capas de agua y a lo largo del transecto se

aplicó un análisis de varianza de dos vías (ANDEVA) y cada factor se graficó en función de la profundidad.

Las concentraciones de cinco nutrientes inorgánicos ( $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NH}_4$ ,  $\text{PO}_4$ ,  $\text{SiO}_2$ ) se determinaron en un autoanalizador de flujo segmentado Skalar San Plus System (Lab. Química Acuática ICML-UNAM) siguiendo los protocolos descritos en Strickland y Parsons (1972), Parsons *et al.* (1984) y Stirling (1985). La cantidad requerida para este análisis fue 10 mL por muestra. Los resultados se presentan de forma gráfica para mostrar su distribución en la columna de agua, así como el predominio de las formas oxidadas o reducidas. Las concentraciones se analizaron con base en los intervalos registrados en estudios previos en la zona.

Las muestras de  $\delta^{13}\text{C}$  CID se determinaron en un espectrómetro de masas Finnigan Delta <sup>plus</sup> XL (ver apéndice 4), en el Laboratorio de Espectrometría de Masas de Isótopos Estables del Instituto de Geología, UNAM.

El tamaño de grano en sedimento se determinó con un contador de partículas Beckman Coulter modelo LS 230 (UA Geología Marina Ambiental, ICML) en muestras de sedimento superficial recolectadas en campo (ver apéndice 3). Los datos siguieron la nomenclatura y fueron tratados estadísticamente siguiendo el protocolo de cálculo de parámetros descrito en Folk (1969).

Para determinar la composición elemental (C, N y S) e isotópica estable  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en las muestras de sedimentos, se procedió a acidular con HCl 0.2 N durante 4 h, después de lo cual se enjuagaron con agua bidestilada hasta retirar completamente el ácido. Posteriormente se secaron durante 12 h en horno a 60°C. A continuación se realizó el análisis elemental de una fracción de cada muestra (ver apéndice 4) en la USAI FISIONS EAGER 200. Una vez conocida la composición elemental se procedió a determinar la composición de isótopos estables  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en las muestras, la cual se determinó utilizando un espectrómetro de masas Finnigan Delta <sup>plus</sup> XL (ver apéndice 4) en el Laboratorio de Espectrometría de Masas de Isótopos Estables del Instituto de Geología, UNAM.

7.3. Abundancia y patrón de distribución espacial de *Speleonectes tulumensis* a lo largo de un transecto en conteos independientes.

Campo: La abundancia y patrón de distribución espacial del remipedio se evaluó a partir de cuatro conteos independientes a lo largo del transecto de 280 m el cual se dividió en dieciséis estaciones con base en Yager y Madden (2002). Las estaciones A a D son de colectas discretas y corresponden a las estaciones 1, 5, 12 y 14 (ver sección 4.3 y Fig. 7.2). Los individuos se contaron dentro del campo visual que va de la punta del brazo derecho extendido a la punta del brazo izquierdo extendido, sobre la línea fija del transecto anotando el número de individuos del inicio al final de cada estación. Adicionalmente se realizaron dos conteos globales donde se anotó únicamente el número total de individuos de remipedios en el transecto, sin anotar el número de individuos por cada estación. La abundancia se reportará como abundancia general del transecto y por estaciones lo que permitirá describir el patrón de distribución espacial.

Gabinete: Los conteos globales se reportan a partir de la media y desviación estándar de la abundancia ( $n=6$ ).

Los conteos por estación ( $n=4$ ) reportan resultados del cálculo de la media, varianza e intervalo de confianza de las abundancias de cada conteo. La estrategia seguida consideró calcular y graficar las probabilidades de encontrar cero organismos y hasta el número máximo de individuos en una estación para el conteo 1. Cuando la varianza fue mayor a la media se calculó la probabilidad de las frecuencias de una distribución binomial negativa y el parámetro de agregación  $k$  (Pielou, 1977). Una prueba de hipótesis  $\chi^2$  con 95% de confianza se aplicó para asegurar la distribución resultante siguiendo los modelos descritos en Pielou (1977), Ludwig y Reynolds (1988), White y Bentees (1996).

La  $H_0$ : El número de individuos por unidad de muestreo sigue una distribución binomial negativa.

La  $H_a$ : El número de individuos por unidad de muestreo sigue una distribución aleatoria.

La abundancia de los cuatro conteos se graficó contra las estaciones para describir la distribución de la especie a lo largo del transecto.

7.4 Descripción de la riqueza de especies, abundancia, identificación y caracterización de composición isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) de fauna en trampas carroñeras y fauna asociada del ecosistema anquihalino "Crustacea".

Campo: En las trampas de carroñeros y por medio de buceo se colectaron ejemplares de diferentes grupo de macroinvertebrados estigobios del ecosistema anquihalino "Crustacea". El más abundante fue el camarón átido *Typhlatya mitchelli* que fue colectado en diferentes puntos dentro de la cueva. El análisis isotópico de *T. mitchelli* se interpretó considerando zonas de colecta a lo largo del transecto, bajo el supuesto de que su dieta estaría relacionada con la localidad de colecta. Tres trampas para carroñeros se colocaron por 24 h a lo largo del transecto usando atún como carnada (ver esquema general de muestreo Fig. 7.2). Ésta se envolvió en malla de nylon para permitir la dispersión de la pluma de olor pero evitar su disgregación y el consumo por parte de los organismos. En la estación A se colocaron en una primera inmersión dos trampas una en la epiclina (clave: TrAEpi) y la otra en la hipoclina (clave: TrAHipo). La tercer trampa se colocó en la estación D en la hipoclina (clave: TrDHipo). Una segunda inmersión permitió retirar las trampas e identificar preliminarmente a los organismos capturados en el campo. Éstos fueron trasvasados a viales individuales, etiquetados y congelados a  $-60^{\circ}\text{C}$ . Los organismos se liofilizaron inmediatamente después de la colecta para retirar el agua y evitar su descomposición hasta su posterior tratamiento y análisis elemental e isotópico en el laboratorio (ICML Puerto Morelos o Instituto de Química). Un organismo se guardo como referencia en etanol.

Laboratorio: Los organismos colectados y capturados en las trampas de carroñeros se procesaron siguieron el mismo protocolo que el aplicado a los remipedios como se señala en la sección 7.5.

7.5 Caracterizar la composición isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) de ejemplares del remipedio *Speleonectes tulumensis* (Crustacea: Remipedia) del ecosistema anquihalino "Crustacea".

Campo: se procesaron ocho ejemplares en viales de plástico de 125 mL congelándolos y liofilizándolos para su posterior tratamiento y análisis elemental e isotópico en el laboratorio.

Laboratorio:

Remipedios.- Los ejemplares se colocaron individualmente en cajas Petri y se sumergieron por 15 minutos en ácido clorhídrico (HCl) al 0.2N. El ácido se retiró con una pipeta Pasteur y se desechó. Los ejemplares se lavaron con agua desionizada 10 veces por cinco minutos hasta verificar la neutralidad (pH=7) de la muestra para lo cual se utilizó papel de pH marca Whatman tipo CF con un rango de 0 – 14. Al término se colocaron los ejemplares acidulados en viales de vidrio de 5 mL, se congelaron a -60° C y liofilizaron.

La liofilización consiste, en la eliminación del agua mediante desecación al vacío a temperatura de -75 °C. La muestra se introduce en una cámara de alto vacío para que se evapore el agua por sublimación. Dicho procedimiento se realizó durante 12 h con presión de 100 - 10µm de mercurio en una liofilizadora marca Pirani Modelo Edwards-10 (laboratorio Bioquímica 3, Inst. Química). Posteriormente se retiraron y se colocaron dentro de una estufa marca Boekel Scientific modelo 107801 a temperatura constante de secado (60°C) por 48 h. Los ejemplares se molieron posteriormente en un mortero de ágata y se depositaron en viales perfumeros limpios de 5 cm debidamente etiquetados y se mandaron a análisis elemental (ver apéndice 4) a la USAI. Posteriormente se llevaron al Laboratorio de Espectrometría de Masas de Isótopos Estables del Instituto de Geología, UNAM para realizar el estudio de isotopía estable  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (ver apéndice 4).

7.6 Validar la caracterización isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) de los ejemplares del remipedio *Speleonectes tulumensis* con la descripción de contenidos gástricos.

Laboratorio: Para realizar la disección del intestino anterior, se colocaron a los organismos bajo el microscopio estereoscópico con aumento de 3x y se manipularon los organismos con pinzas de relojero Inox y agujas de disección. El escudo cefálico se levantó por la unión membranal con el tronco, y se deslizó la punta de la pinza pegada a la cutícula hasta la región del *labrum* jalando suavemente el intestino anterior, que al extraerse, se separa del intestino medio, el cual al desarrollar divertículos pareados dificulta su extracción (ver Apéndice 1). La sección del intestino anterior se colocó en un portaobjetos y se le agregó una gota de glicerina para evitar su desecación cubriéndose y sellándose la preparación con barniz transparente. Cada preparación se observó en el microscopio óptico con aumentos de 40x y 100x (usando aceite de inmersión), buscando reconocer fragmentos de las estructuras de

la fauna asociada, posibles componentes de la dieta así como elementos del ambiente (filamentos de bacterias del tapete bacteriano, sedimento). El análisis del contenido gástrico se realizó a nivel cualitativo ya que la sección del tracto es pequeña y comúnmente se encuentra colapsada.

#### 7.7. Escenarios de la dieta potencial y posición trófica de *Speleonectes tulumensis*

El origen potencial de la dieta y la posición trófica se interpretan por medio de las proporciones isotópicas estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ). El alimento que conforma la dieta potencial de un organismo se reconoce al restar una parte por mil del valor de carbono y tres punto cinco del valor de nitrógeno como corrección por el fraccionamiento entre la composición isotópica del organismo y la dieta (DeNiro y Epstein, 1978, 1981; Ehleringer et al., 1986; Ostrom y Fry, 1993).

La contribución porcentual de cada fuente potencial se calculó a partir de la ecuación de mezcla del modelo ISOERROR 1.04 para dos posibles fuentes considerando un elemento a la vez y de tres fuentes considerando dos elementos. Para los escenarios de tres fuentes y dos elementos se realizó la corrección por fraccionamiento trófico descrita por Phillips (2001) realizando los cálculos en la hoja de cálculo disponible en [www.epa.gov/wed/pages/models](http://www.epa.gov/wed/pages/models), y graficando la composición con los resultados obtenidos. El modelo ISOERROR 1.04 incorpora la variación natural de la población de las muestras (Phillips y Gregg, 2001). También se utilizó, en algunos casos, el modelo de mezcla lineal (Phillips, 2001) debido a su propiedad de conservar el balance de masas.

## 8. RESULTADOS

### 8.1 La identidad taxonómica morfológica de los ejemplares de remipedio del ecosistema anquihalino "Crustacea."

Los datos morfológicos se obtuvieron de cuarenta y cinco individuos de remipedios de siete localidades diferentes en Quintana Roo, México, que se encuentra en ocho colecciones biológicas (Tabla 8.1.1). Del total de ejemplares trece se encuentran en Estados Unidos y siete en Holanda, el resto en México. Las observaciones y mediciones se llevaron a cabo en treinta y tres ejemplares las cuales se realizaron con apoyo de microscopios. La información contenida en la bibliografía permitió incorporar la de los doce restantes con suficiente detalle.

Tabla 8.1.1 Síntesis de la procedencia de los ejemplares de remipedio, localidades, colecciones y número de depósito en las colecciones.

Localidad	Colección	No.de depósito	Fuente
Crustacea	CNC/Van der Hamm	EM24698A	Observaciones en microscopio
Crustacea	CNC/Van der Hamm	EM24698B	Observaciones en microscopio
Crustacea	CNC/Van der Hamm	EM24698C	Observaciones en microscopio
Crustacea	Van der Hamm	JVH1CRU	Observaciones en microscopio
Crustacea	Van der Hamm	JVH2CRU	Observaciones en microscopio
Crustacea	Van der Hamm	JVH3CRU	Observaciones en microscopio
Crustacea	Van der Hamm	JVH4CRU	Observaciones en microscopio
Crustacea	Van der Hamm	JVH5CRU	Observaciones en microscopio
Crustacea	TI/SK	TI/SK YUC-04/1	Koenemann et al. 2006
Crustacea	TI/SK	TI/SK YUC-04/2	Koenemann et al. 2006
Crustacea	TI/SK	TI/SK YUC-04/3	Koenemann et al. 2006
Crustacea	TI/SK	TI/SK YUC-04/4	Koenemann et al. 2006
Crustacea	TI/SK	TI/SK YUC-04/5	Koenemann et al. 2006
Crustacea	TI/SK	TI/SK YUC-04/6	Koenemann et al. 2006
Crustacea	TI/SK	TI/SK YUC-04/7	Koenemann et al. 2006
Crustacea	JY-EEB	EEB-OTT CRU1	Observaciones en microscopio
Crustacea	JY-EEB	EEB-OTT CRU2	Observaciones en microscopio
Crustacea	EEB-OTT	EEB-OTT CRU3	Observaciones en microscopio
Crustacea	EEB-OTT	EEB-OTT CRU4	Observaciones en microscopio
Crustacea	EEB-OTT	EEB-OTT CRU5	Observaciones en microscopio
Crustacea	EEB-OTT	EEB-OTT CRU6	Observaciones en microscopio
Crustacea	EEB-OTT	EEB-OTT CRU7	Observaciones en

			microscopio
Aktun-Ha/Carwash	DLF	DLF1	Observaciones en microscopio
Aktun-Ha/Carwash	DLF	DLF2	Observaciones en microscopio
Aktun-Ha/Carwash	DLF	DLF3	Observaciones en microscopio
Aktun-Ha/Carwash	EEB-OTT	TB-EEB-OTT1	Observaciones en microscopio
Aktun-Ha/Carwash	Yager & Carpenter	Yager & Carpenter1	Yager & Carpenter
Aktun-Ha/Carwash	Yager & Carpenter	Yager & Carpenter2	Yager & Carpenter
Aktun-Ha/Carwash	Yager & Carpenter	Yager & Carpenter3	Yager & Carpenter
Aktun-Ha/Carwash	USNM	USNM233533	Yager, 1987
Aktun-Ha/Carwash	USNM	USNM233534	Yager1987, Koenemann et al 2006
Aktun-Ha/Carwash	JY-EEB	AktunHa Yager 1986 olmo 1	Observaciones en microscopio
Aktun-Ha/Carwash	JY-EEB	AktunHa Yager 1986 olmo 2	Observaciones en microscopio
VacaHa	JY-EEB		Observaciones en microscopio
VacaHa	EEB-OTT		Observaciones en microscopio
VacaHa	EEB-OTT		Observaciones en microscopio
Ox Bel Ha	EEB-OTT		Observaciones en microscopio
Ox Bel Ha	EEB-OTT		Observaciones en microscopio
Templo	JY-EEB		Observaciones en microscopio
Temple of Doom	JY-EEB	Temple of Doom Yager 1987	Observaciones en microscopio
Naranjal	JY-EEB	MayanBlueBlinyager1988 olmo1	Observaciones en microscopio
Naranjal	JY-EEB	MayanBlueBlinyager1988 olmo2	Observaciones en microscopio
Naranjal	JY-EEB	MayanBlueYager1987olmo 1	Observaciones en microscopio
Naranjal	JY-EEB	MayanBlueLineX4A + cokeYager1987olmo1	Observaciones en microscopio
Naranjal	JY-EEB	NajaronYager1987olmo1	Observaciones en microscopio

Al comparar los ejemplares del sistema "Crustacea" con ejemplares de *S. tulumensis* de diferentes localidades de Quintana Roo y lo reportado en la literatura se observó un intervalo amplio en el número de segmentos, tallas, y por tanto en las proporciones de los caracteres morfológicos más conspicuos. (Tabla 8.1.2, Fig. 8.1.1, Tabla 8.1.3). Los ejemplares del sistema "Crustacea" presentan el mayor número de segmentos (36-43) y la mayor talla (26.8-38.8 mm) pero también un intervalo amplio que abarca las tallas del resto de las localidades muestreadas en Quintana Roo. Uno de los caracteres diagnósticos de *S. tulumensis* es la longitud de las furcas caudales en relación la longitud del segmento anal. En el sistema "Crustacea" la longitud de las furcas caudales presentó un intervalo de 2.65 a 5.60 veces la

longitud del segmento anal con un promedio de  $3.84 \pm 0.80$  (n=14). La proporción del escudo cefálico con respecto a la longitud total del cuerpo fue  $11.29 \pm 1.14$  (n=13). Los ejemplares del sistema "Crustacea" presentan somitas de forma subrectangular en los segmentos 1 a ~20, que se sobrelapan ligeramente entre ellas. En contraste, las somitas posteriores son angulosas en forma de "hoz" y sin sobrelapamiento. En algunos individuos las somitas presentan una mayor extensión lateral cubriendo la mayor parte de los apéndices natatorios mientras otros individuos presentan mayor exposición de los apéndices natatorios.

Las observaciones del individuo disectado (EEB-OTTCRU1) mostró diferencias respecto de *S. tulumensis* (Yager, 1987). En cuanto a talla es mayor, con 31.16 mm y presenta mayor número de segmentos del tronco con 38. La longitud del escudo cefálico es 1/10 de la longitud total del cuerpo; en la maxila 1, segmento 2 *S. tulumensis* presenta 6 a 7 espinas cortas en tanto el ejemplar del sistema "Crustacea" presenta 8 (ver Tabla.5.1; apéndice 2 tabla. A2 ).

El ejemplar EEB-OTT5 es un ejemplar pequeño, de 15 mm, probablemente juvenil o subadulto y presenta en estado fijado un color grisáceo distinto del resto de los ejemplares que son de color blanco-amarillo claro.

El ejemplar EEB-OTT4, de 37.56 mm, es un mutante que presenta 14 segmentos en el ramo dorsal de la antena 1 derecha, los segmentos son de menor longitud y el segmento 7 presenta una protuberancia (ver fotos apéndice 6). El ramo ventral de la antena 1 presenta 11 segmentos en lugar de 9-10.

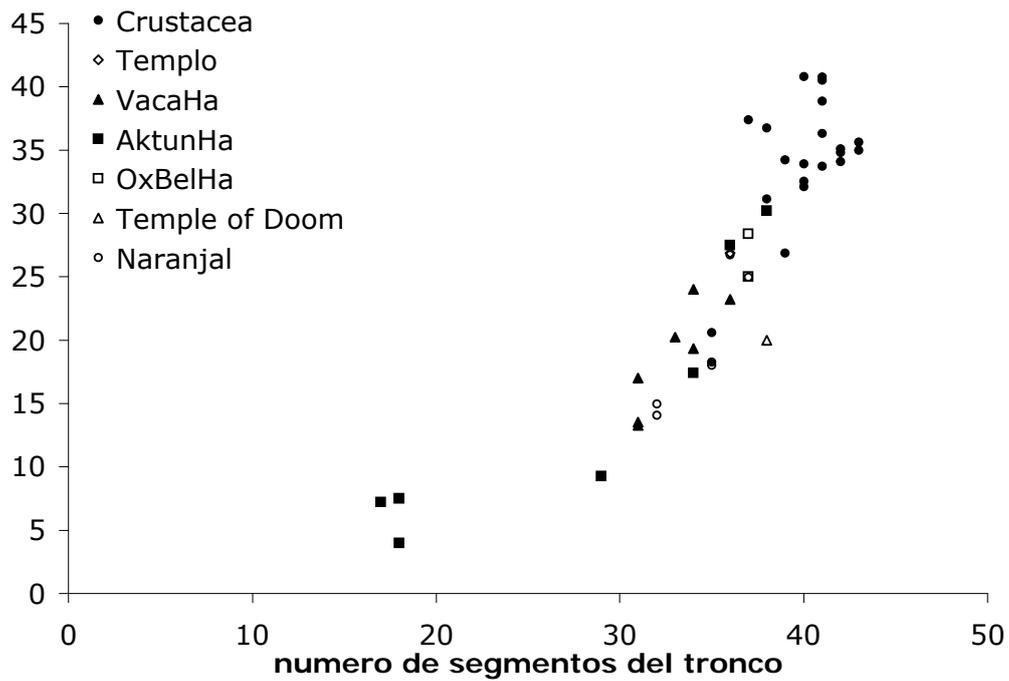


Figura 8.1.1 Intervalo de tallas y número de segmentos a lo largo de la distribución conocida en el norte de Quintana Roo. Nota: los ejemplares de menos de 20 segmentos son juveniles.

Tabla 8.1.2. Observaciones morfológicas de individuos de remipedios del sistema "Crustacea". EM24698A-C material en la Colección Nacional de Crustáceos perteneciente a Joris van der Ham. EEB-OTT1-7 material de la colección del laboratorio de Macroecología y Biodiversidad, ICML. JVH-CRU 1-5 material de Joris van der Ham. Ant 1= Antena 1; L s.a.=longitud del segmento anal. ND=no hay dato; \* indica diferencias en el número de segmentos de los flagelos entre la antena izquierda (I) y derecha (D).

Clave	Longitud Total mm	Escudo cefálico mm	# segmentos	Ant1 # segmentos ramo dorsal/ ramo ventral	Ant1 Longitud del ramo dorsal mm	Ant1 Longitud del ramo ventral mm	Longitud segmento anal mm	Longitud furca caudal mm	Longitud furca caudal
EM24698A	36.31	3.25	41	11/10	7.24	3.20	0.33	1.89	5.60 L s.a
EM24698B	32.56	3.0	40	11/10	6.416	2.43	0.53	1.88	3.56 L s.a
EM24698C	38.86	3.10	41	11/10	6.46	3.20	0.53	1.87	3.50 L s.a
EEB-OTTcru1	31.16	3.00	38	11/9	7.56	3.74	0.64	1.80	2.81 L s.a
EEB-OTTcru2	32.12	2.70	40	*11/9 I y 11/10 D	7.68	3.80	0.45	2.00	4.44 L s.a
EEB-OTTcru3	33.75	3.20	41	11/10	7.52	3.50	0.60	1.75	2.91 L s.a
EEB-OTTcru4	35.62	3.25	43	14/11 mutante	ND	ND	0.42	1.66	3.95 L s.a
EEB-OTTcru5	18.25	2.00	36	11/9	4.75	2.00	0.40	1.65	4.14 L s.a

EEB- OTTCru6	26.87	2.75	38	*11/9 I y 11/10 D	5.64	2.44	0.60	1.59	2.65 L s.a
EEB- OTTCru7	35.00	ND	43	11/10	7.60	1.52	ND	ND	ND
JVH-CRU-1	34.25	2.75	40	11/9	6.4	2.66	0.44	1.80	4.09 L s.a
JVH-CRU-2	36.75	3.00	38	11/9	7.6	3	0.46	1.94	4.21 L s.a
JVH-CRU-3	ND	2.75		11/9	6.56	2.5	0.48	2.00	4.16 L s.a
JVH-CRU-4	40.75	3.25	42	*12/10 I y 11/9 D	8.32	3.75	0.56	2.04	3.64 L s.a
JVH-CRU-5	37.37	3.00	38	11/9	6.8	2.75	0.46	2.06	4.47 L s.a

8.1.3. Tabla de las proporciones de longitudes de diferentes partes del cuerpo de *Speleonectes tulumensis* en Quintana Roo. LT= longitud total; LTr=longitud del tronco; EC= escudo cefálico; FD=flageo dorsal antena 1 FV= flagelo ventral antena 1; SA= segmento anal; RC=ramo caudal

Sistema	Colección	LT: EC	LTr: EC	FD: FV	FD: LTr	FV: LTr	FD: LT	FV: LT	SA: RC
Crustacea	EM24698A	11.17	10.17	2.26	4.56	10.33	5.01	11.34	5.6
Crustacea	EM24698B	10.85	9.85	2.63	4.60	12.15	5.07	13.38	3.56
Crustacea	EM24698C	12.53	11.53	2.02	5.53	11.17	6.01	12.14	3.50
Crustacea	EEB- OTTCRU1	6.41	5.41	2.02	2.14	4.33	2.54	5.14	2.81
Crustacea	EEB- OTTCRU2	11.89	10.92	2.02	3.84	7.76	4.18	8.45	4.44
Crustacea	EEB- OTTCRU3	10.54	9.84	2.14	4.18	9.00	4.48	9.64	2.91
Crustacea	EEB-	10.96	10.07		ND	8.85	ND	9.62	3.95

	OTTCRU4								
Crustacea	EEB-OTTCRU5	9.12	8.4	2.37	3.53	8.40	3.84	9.12	4.14
Crustacea	EEB-OTTCRU6	9.77	8.86	2.3	4.32	9.95	4.76	10.97	2.65
Crustacea	EEB-OTTCRU7	ND	ND	5	ND	ND	4.60	23.02	ND
Crustacea	JVH1CRU	12.45	11.45	2.41	4.92	11.88	5.35	12.92	4.09
Crustacea	JVH2CRU	12.25	11.25	2.53	4.44	11.25	4.83	12.25	4.21
Crustacea	JVH3CRU			2.62	ND	ND	ND	ND	4.16
Crustacea	JVH4CRU	12.53	11.53	2.21	4.50	10.0	4.89	10.86	3.64
Crustacea	JVH5CRU	12.45	11.45	2.47	5.05	12.50	5.49	13.59	4.47
Templo	Yager	11.19	10.31	3.36	4.41	14.87	4.79	16.15	2.94
VacaHa	Yager	8.6	8.17	2.18	3.83	8.36	4.03	8.80	2.8
VacaHa	Beddows	10.66	10	2.6	4.32	11.25	4.61	12.000	4.28
VacaHa	Beddows	10.62	9.68	2.33	4.42	10.33	4.85	11.33	3.27
OxBelHa	EEB-OTTOBH1	13.51	12.61	2.27	4.66	10.60	4.99	11.35	4.28
OxBelHa	EEB-OTTOBH2	11.62	10.46	2.38	4.19	10.00	4.66	11.11	4.14
AktunHa	Beddows	7.7	7.04	2.5	3.38	8.45	3.70	9.25	4.42
AktunHa	DLF	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	4.09
AktunHa	DLF	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	3.8
AktunHa	DLF	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	4.15

La relación entre el número de segmentos y la talla en *Speleonectes tulumensis* en ejemplares del norte de Quintana Roo se explica en un 89.14% con un modelo exponencial (Fig.8.1.2). Este modelo incluye juveniles, los organismos recolectados más pequeños, sin embargo al excluir a los juveniles el modelo que explica el porcentaje mayor (81%) es de tipo potencial (Fig.8.1.3).

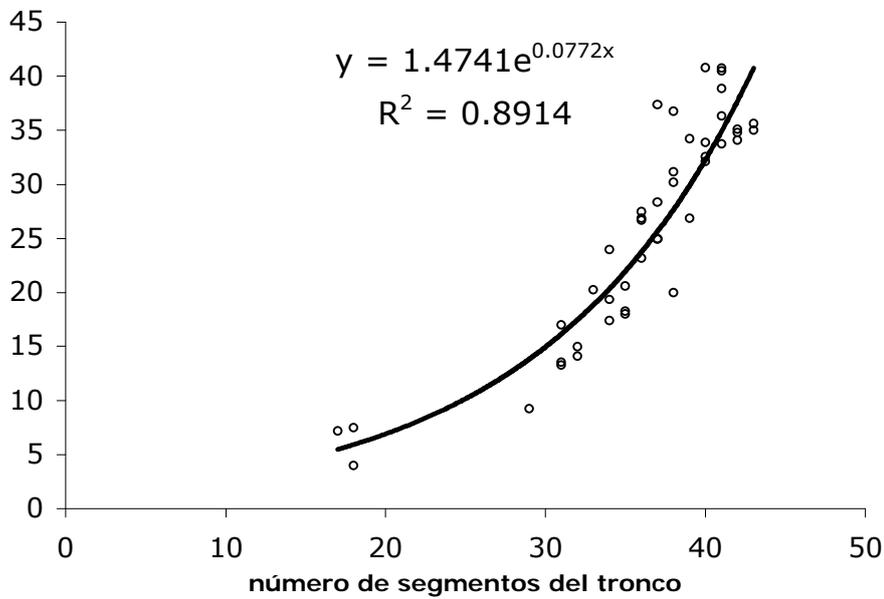


Figura 8.1.2 El número de segmentos con respecto al intervalo de tallas para remipedios del norte de Quintana Roo, de Sian Ka án a Puerto Morelos. Modelo que incluye organismos juveniles.

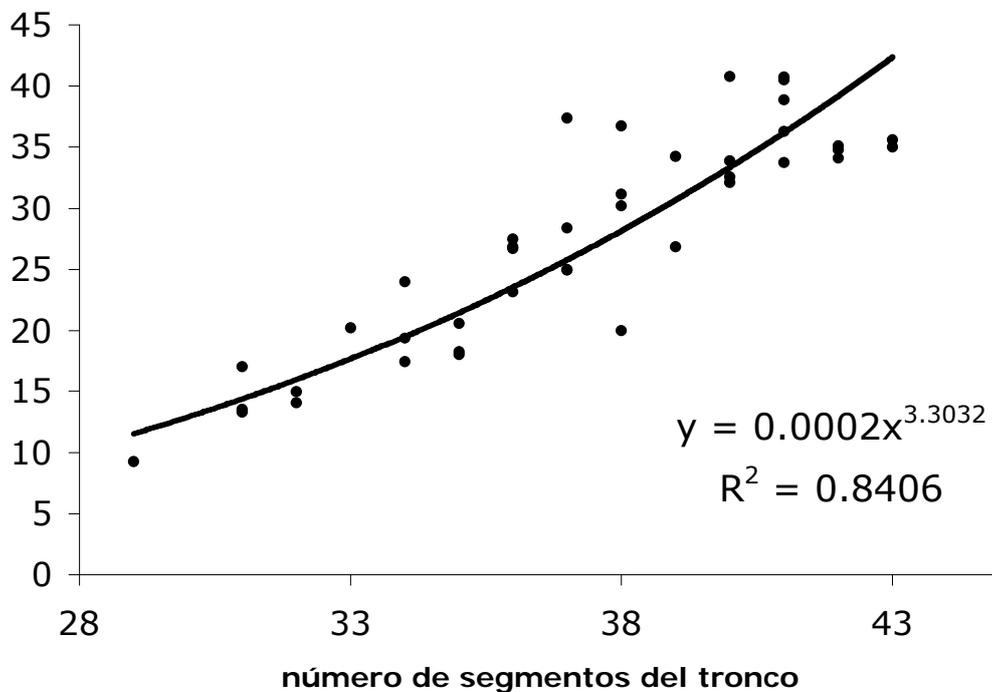


Figura 8.1.3. El número de segmentos con respecto al intervalo de tallas para remipedios del norte de Quintana Roo. Modelo que excluye los organismos juveniles.

## 8.2. Descripción del hábitat físicoquímica y sedimentológica.

### *Descripción físicoquímica de la columna de agua.*

El sistema anquihalino se caracteriza por la presencia de tres capas de agua (Fig. 8.2.1) estratificadas estables, estadísticamente distintas entre sí (ANDEVA,  $F=4.71$ ,  $p<0.05$ , Fig. 8.2.1).

La epiclina es salobre y su profundidad disminuye a lo largo del transecto, su salinidad promedio es de  $12.9\pm 2.1$  g/L ( $n=4$ ) y presenta un incremento progresivo en valores de la estación A a la D (Fig. 8.2.1; Tabla 8.2.1).

La haloclina es la zona de gradiente con un incremento de salinidad en una distancia vertical de aproximadamente 0.5 m (Fig. 8.2.2), más profunda en la estación A y más somera en la estación D, con una pendiente en el límite superior de -0.23 y en el límite inferior de -0.25 (Tabla 8.2.1; Fig. 8.2.3). El valor promedio es de  $25.8\pm 2.4$  g/L ( $n=4$ ), mayor a la epiclina, los valores disminuyen progresivamente de la estación A a la D (Fig. 8.2.1).

La hipoclina presenta los valores de salinidad más altos y con menor variación (Fig. 8.2.2). El valor promedio es de  $35.3\pm 0.1$  g/L ( $n=4$ ), y se extiende verticalmente a través de fracturas en el piso de la cueva.

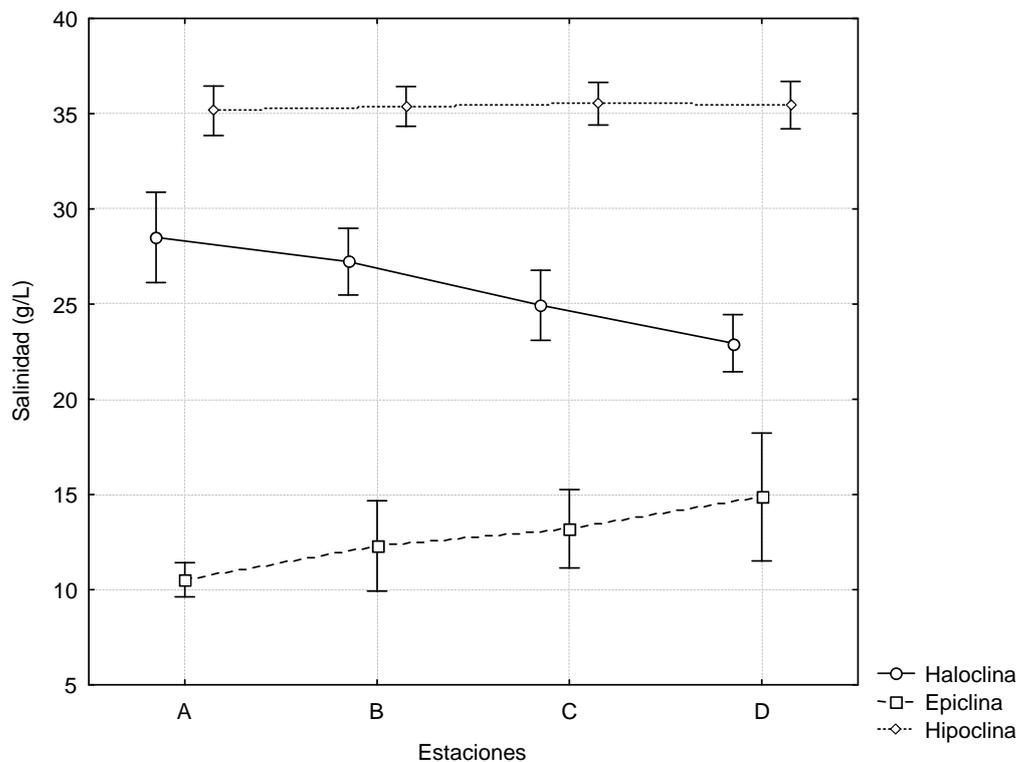


Figura 8.2.1 ANDEVA de dos vías para salinidad del sistema "Crustacea",  $F(6, 189)=4.71$   $p=0.00$ . Barras verticales denotan intervalos de confianza al 95%.

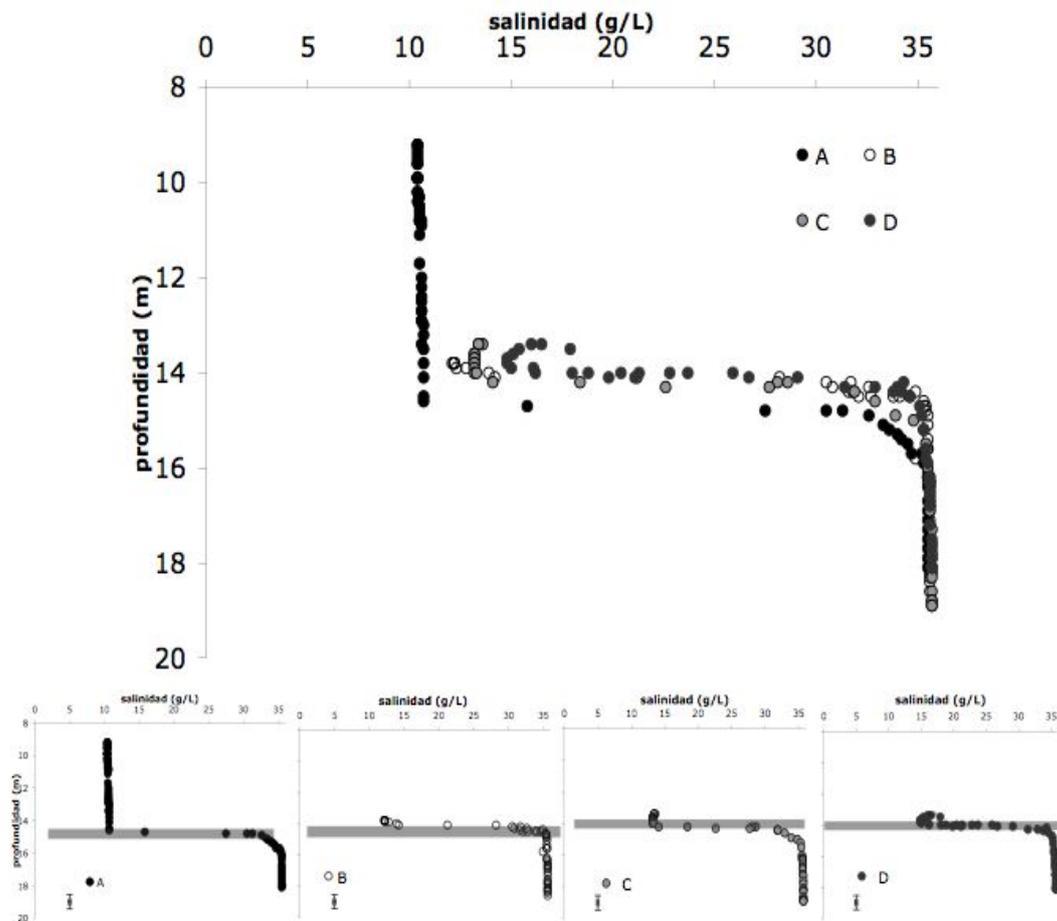


Figura 8.2.2. Perfiles de salinidad contra profundidad del sistema "Crustacea". A,B,C,D denotan las estaciones de muestreo A a D. En el panel la franja gris corresponde a la haloclina y la cruz en la esquina inferior izquierda denota el error instrumental para la variable ( $\pm 0.2$  g/L).

Tabla 8.2.1. Intervalo en los valores de profundidad de las tres capas de agua en las estaciones A a D.

Estación	Epiclina		Haloclina		Hipoclina		Piso de la cueva (m)	
	Techo de la cueva (m)	Punto de inflexión en salinidad	Límite superior (m)	Límite inferior (m)	Punto de inflexión en salinidad			
		(m)			Salinidad (g/L)	(m)		Salinidad (g/L)
A	9.0	14.6	10.5	14.6	15.1	15.1	33.3	18.1
B	13.8	14.2	12.3	14.2	14.7	14.7	33.8	18.6
C	13.4	14.0	13.2	14.0	14.6	14.6	32.9	18.9
D	13.4	13.9	15.6	13.9	14.3	14.3	34.0	18.1

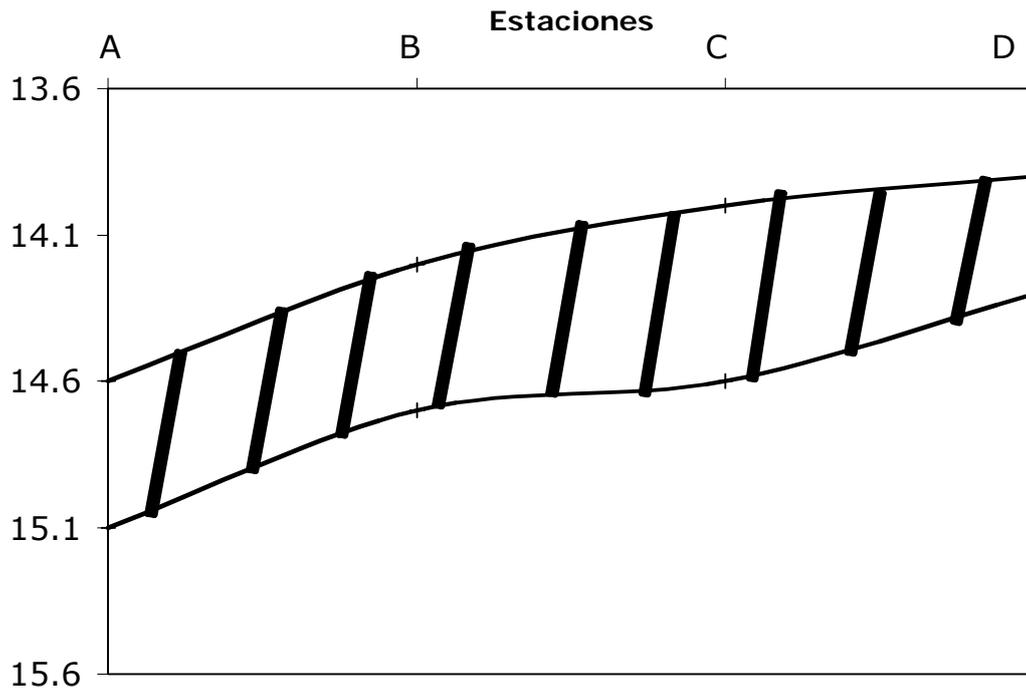


Figura 8.2.3. Variación de la profundidad de la haloclina a lo largo de las estaciones A a D.

Temperatura.- La temperatura registró valores promedios que incrementaron con la profundidad:  $24.89 \pm 0.16$  °C (n=4) para la epiclina,  $25.43 \pm 0.23$  °C (n=4) para la haloclina y  $25.92 \pm 0.05$  °C (n=4) para la hipoclina. El análisis de varianza muestra diferencias significativas ANDEVA  $F=7.41$ ,  $p<0.05$ ) (Fig. 8.2.4) entre las tres capas de agua. La diferencia entre la temperatura máxima con respecto a la mínima es de 0.78 °C en la estación A y entre de 0.36 a 0.38°C en el resto de las estaciones. El cambio mayor de temperatura se da entre la haloclina y la hipoclina con valores de 24.77 a 26.41 °C en el intervalo de profundidad de 14.7 a 15.8 m. La temperatura en la epiclina muestra un incremento progresivo de la estación A a la D. En tanto la temperatura de la haloclina es mayor en la estación A y semejante a la temperatura de la hipoclina, en tanto la haloclina en las estaciones B, C y D presentan menor temperatura, son similares entre sí y en la estación D la temperatura entre la haloclina y la epiclina es similar (Fig. 8.2.4 y Fig. 8.2.5). La variación entre las estaciones en la hipoclina no es significativa. La hipoclina presenta una excursión térmica<sup>1</sup> y no es isoterma ya que disminuye la temperatura al aumentar la profundidad lo cual le da una forma cóncava (Figura 8.2.5).

<sup>1</sup> La excursión térmica se refiere al segmento que se encuentra más cálido que el segmento inmediato inferior (Stoessell *et al.*, 2002; Beddows, 2004).

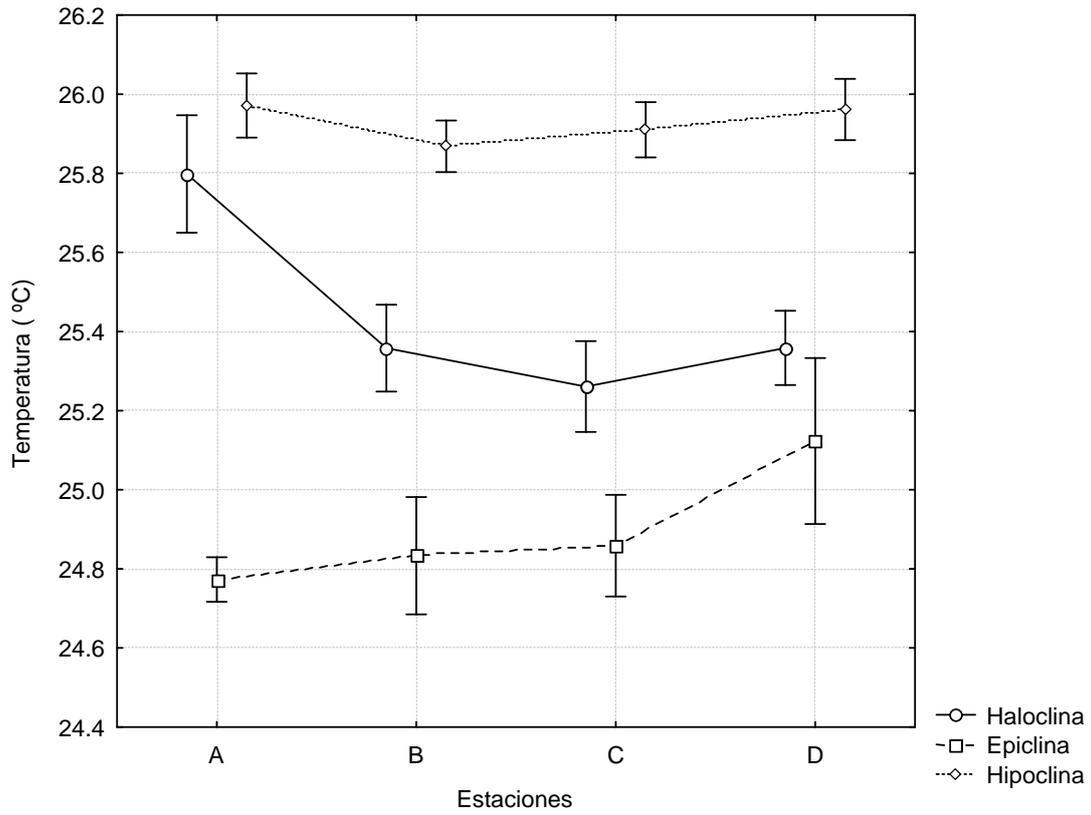


Figura 8.2.4. ANDEVA de dos vías para temperatura del sistema "Crustacea",  $F(6, 189)=7.41$ ,  $p=0.00$ . Barras verticales denotan intervalos de confianza al 95%.

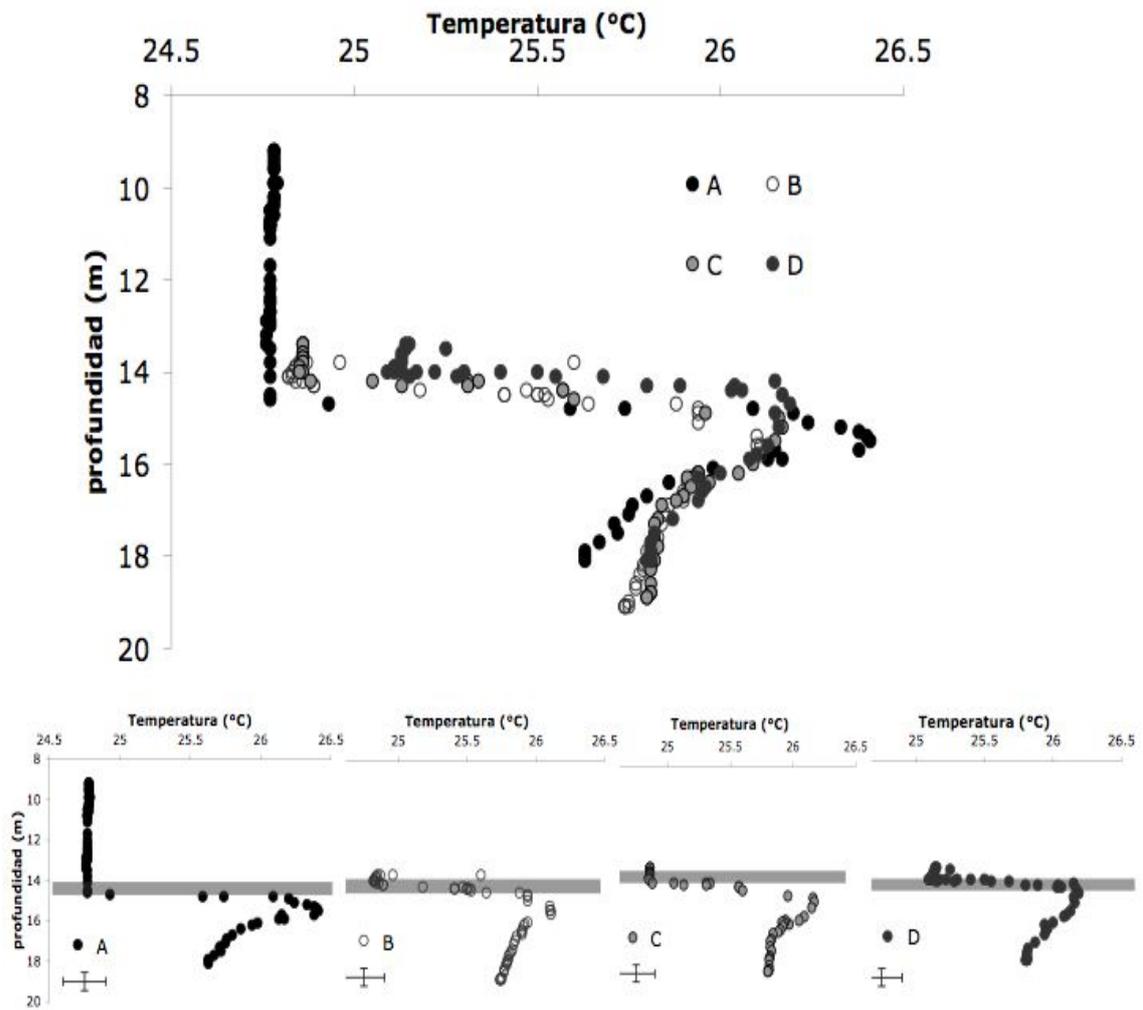


Figura 8.2.5. Perfiles de temperatura contra profundidad del sistema "Crustacea". A,B,C,D denotan las estaciones de muestreo A a D. En el panel la franja gris corresponde a la haloclina y la cruz en la esquina inferior izquierda denota el error instrumental para la variable ( $\pm 0.15$  °C).

Los termistores colocados en la estación C muestran el ingreso de agua con valores de temperatura en un intervalo de 26.41 a 26.16 °C. La frecuencia de ingreso de estos pulsos de agua de mayor temperatura es semidiurna (Fig. 8.2.6).

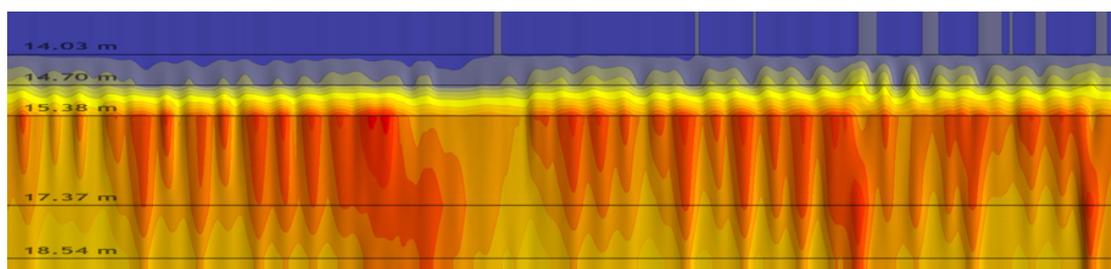


Figura 8.2.6. Serie de temperatura de quince días . Clave de colores: Azul 24.7 °C, amarillo 25.5 °C y rojo 26.4°C

Oxígeno disuelto (OD).- En el sistema anquihalino se reconoce que el OD ocurre en un intervalo de disoxia moderada a extrema (2.5 a 0.2 mg/L). Los valores promedio fueron de  $0.4 \pm 0.6$  mg/L para la epiclina, de  $0.5 \pm 0.6$  para la haloclina y  $< 0.2$  mg/L para la hipoclina, éstos últimos se encuentran en el límite de detección de la sonda. La concentración de OD mayor en la haloclina sobresale en la estación D con una concentración de 2.5 mg/L (Fig. 8.2.7 y Fig. 8.2.8). Los valores de OD en la haloclina y la epiclina en la estación D muestra diferencias significativas con respecto al resto de las estaciones (ANDEVA  $F=31.34$   $p<0.05$ ). El OD en la haloclina disminuye de la estación D a la A.

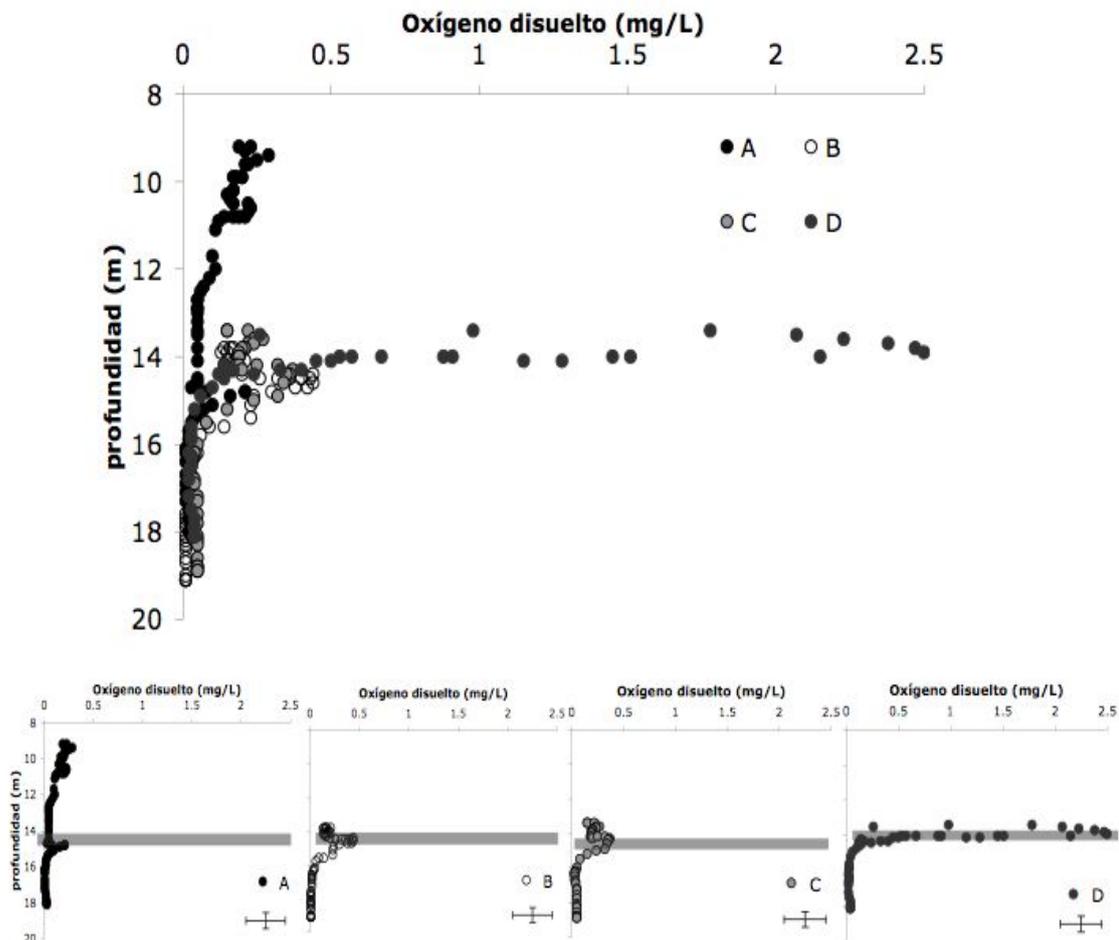


Figura 8.2.7. Perfiles de oxígeno disuelto contra profundidad del sistema "Crustacea". A,B,C,D denotan las estaciones de muestreo A a D. En el panel la franja gris corresponde a la haloclina y la cruz en la esquina inferior izquierda denota el error instrumental para la variable ( $\pm 0.2$  mg/L).

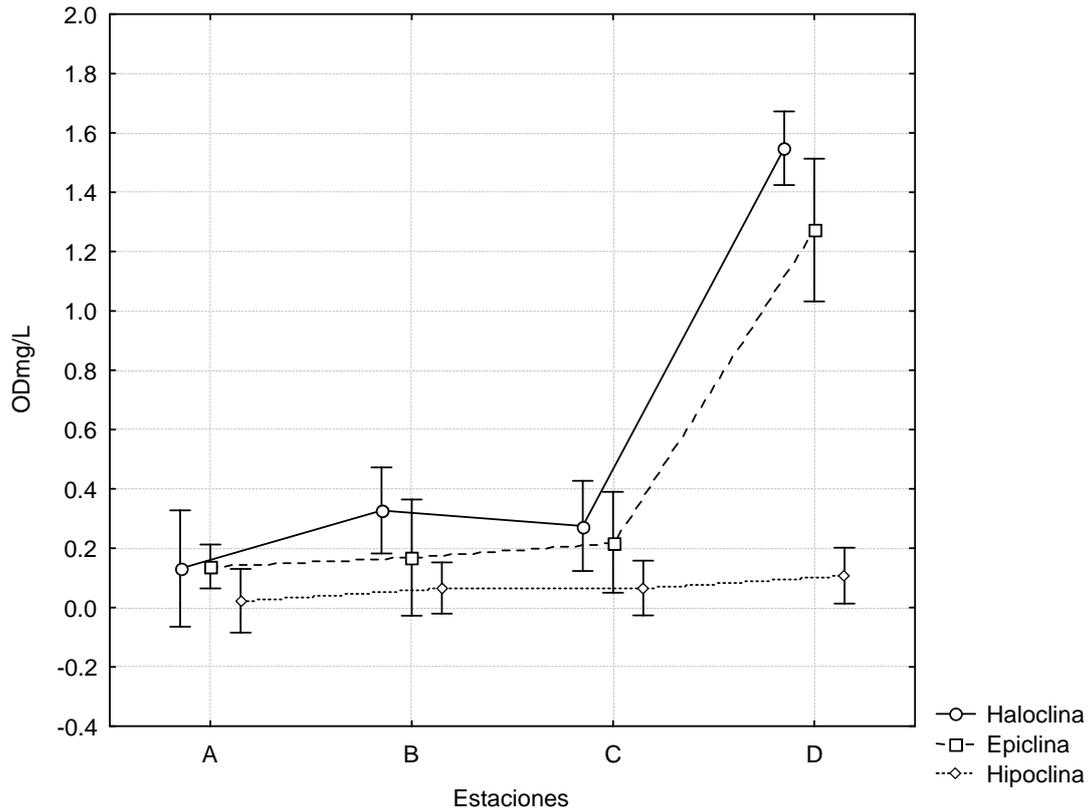


Figura 8.2.8. ANDEVA de dos vías para oxígeno disuelto del sistema "Crustacea",  $F(6, 194)=31.34$ ,  $p=0.00$ . Barras verticales denotan intervalos de confianza al 95%.

pH.- el intervalo de pH varía de 6.4 a 6.9. Los valores más elevados se registraron en la epiclina  $6.7 \pm 0.0$  ( $n=4$ ) y en la hipoclina  $6.8 \pm 0.0$  ( $n=4$ ). El valor promedio del pH en la haloclina fue de  $6.6 \pm 0.0$  ( $n=4$ ). La estación A presenta los valores de pH más bajos con respecto al resto de las estaciones, la estación D es la de mayor pH en las tres capas de agua (Fig. 8.2.9 y Fig. 8.2.10). Las diferencias de los datos son significativas (ANDEVA  $F=4.14$   $p < 0.05$ ).

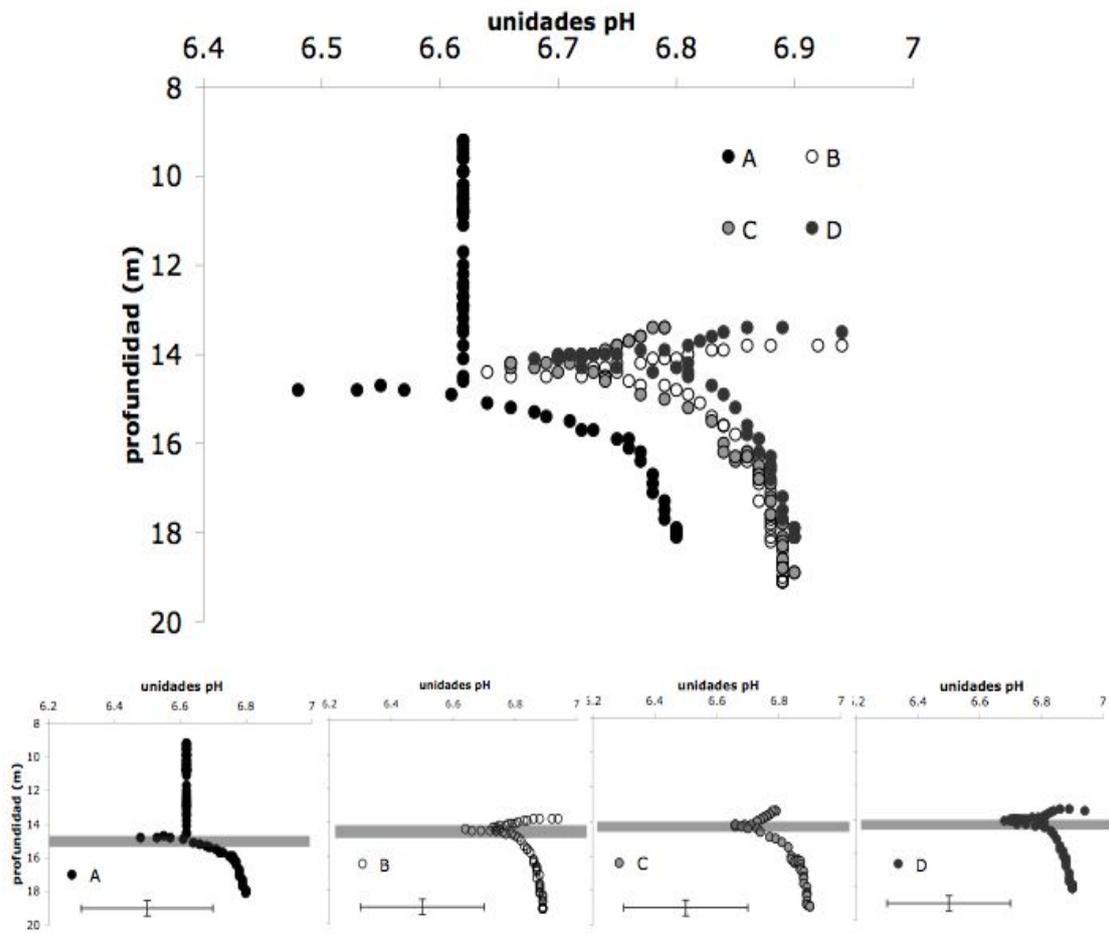


Figura 8.2.9. Perfiles de pH contra profundidad del sistema "Crustacea". ". A,B,C,D denotan las estaciones de muestreo A a D. En el panel la franja gris corresponde a la haloclina y la cruz en la esquina inferior izquierda denota el error instrumental para la variable ( $\pm 0.2$  unidades).

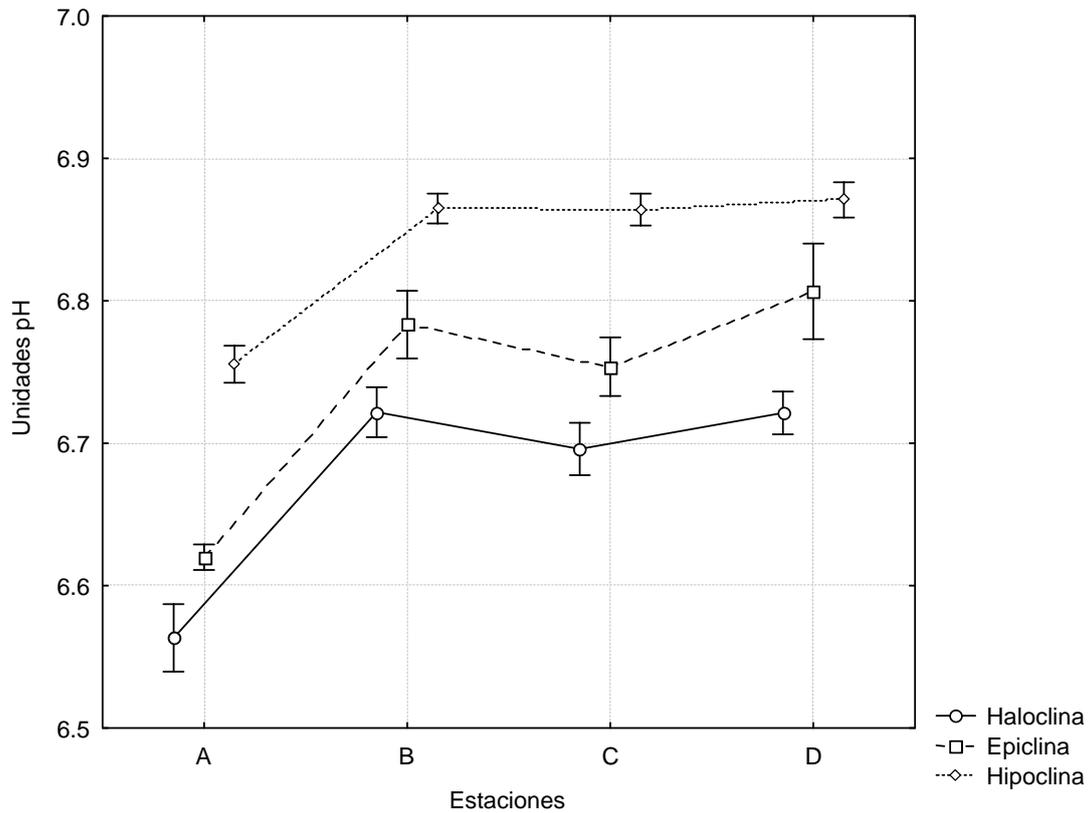


Figura 8.2.10. ANDEVA de dos vías para pH del sistema "Crustacea",  $F(6, 189)=4.14$ ,  $p=0.00$ . Barras verticales denotan intervalos de confianza al 95%.

### Nutrientes

Las concentraciones más elevadas de sílice, nitrato y amonio se presentaron en la interfase epiclina-haloclina, en tanto que la del fósforo reactivo disuelto se presentó en la haloclina e hipoclina y la del nitrito en la hipoclina (Tabla 8.2.2).

La proporción  $\text{SiO}_2:\text{N}:\text{P}$  en la epiclina fue de 9.3:21.6:1, en la haloclina 9.9:5.3:1 y en la hipoclina 9.9:4.6:1.

Tabla 8.2.2. Concentración de nutrientes ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea"

Muestra	Profundidad m	Fosfato $\mu\text{M}$	Amonio $\mu\text{M}$	Nitrato $\mu\text{M}$	Nitrito $\mu\text{M}$	Silicatos $\mu\text{M}$
Epiclina n=6	14-14.2	0.22±0.06	1.14±0.41	3.56±1.16	0.06±0.01	44.61±11.38
Haloclina n=5	15-15.5	0.58±0.21	1.35±0.31	1.62±0.72	0.12±0.027	31.00±10.66
Hipoclina n=6	17.1-19	0.52±0.12	0.77±0.29	1.53±0.57	0.09±0.09	23.78±3.94

Sílice.- El sílice reactivo disuelto, como se mencionó anteriormente muestra su máxima concentración en la epiclina  $44.61 \pm 11.38 \mu\text{M}$   $n=6$  y en particular en la estación B ( $59 \mu\text{M}$ ), las estaciones C y D registraron un decremento en la concentración (Fig. 8.2.11). En contraste en la haloclina ( $31.00 \pm 10.66 \mu\text{M}$   $n=5$ ) la concentración disminuye de la estación A ( $49.39 \mu\text{M}$ ) a la C ( $23.44 \mu\text{M}$ ) y en la estación D incrementa ( $30.86 \mu\text{M}$ ). La hipoclina es la capa que menor variación muestra entre las estaciones ( $23.78 \pm 3.94 \mu\text{M}$   $n=6$ ), las estaciones A a C presentan un intervalo de concentración de  $23.74 \mu\text{M}$  a  $28.36 \mu\text{M}$ , y la estación D es la de menor concentración con  $19.15 \mu\text{M}$ . El perfil de la concentración de sílice reactivo disuelto por estación muestra dos comportamientos distintos. El primero es un decremento abrupto de la epiclina a la haloclina con una ligera recuperación hacia la hipoclina, como se aprecia en los perfiles de las estaciones B y C, de  $58.87$  a  $26.56 \mu\text{M}$  y de  $44.54$  a  $23.44 \mu\text{M}$ , respectivamente (Fig. 8.2.12). El segundo es la variación que ocurre al disminuir la concentración de la haloclina a la hipoclina y ocurre en las estaciones A y D,  $47.39$  a  $23.74 \mu\text{M}$  y de  $30.86$  a  $19.15 \mu\text{M}$ , respectivamente (Fig. 2.8.12).

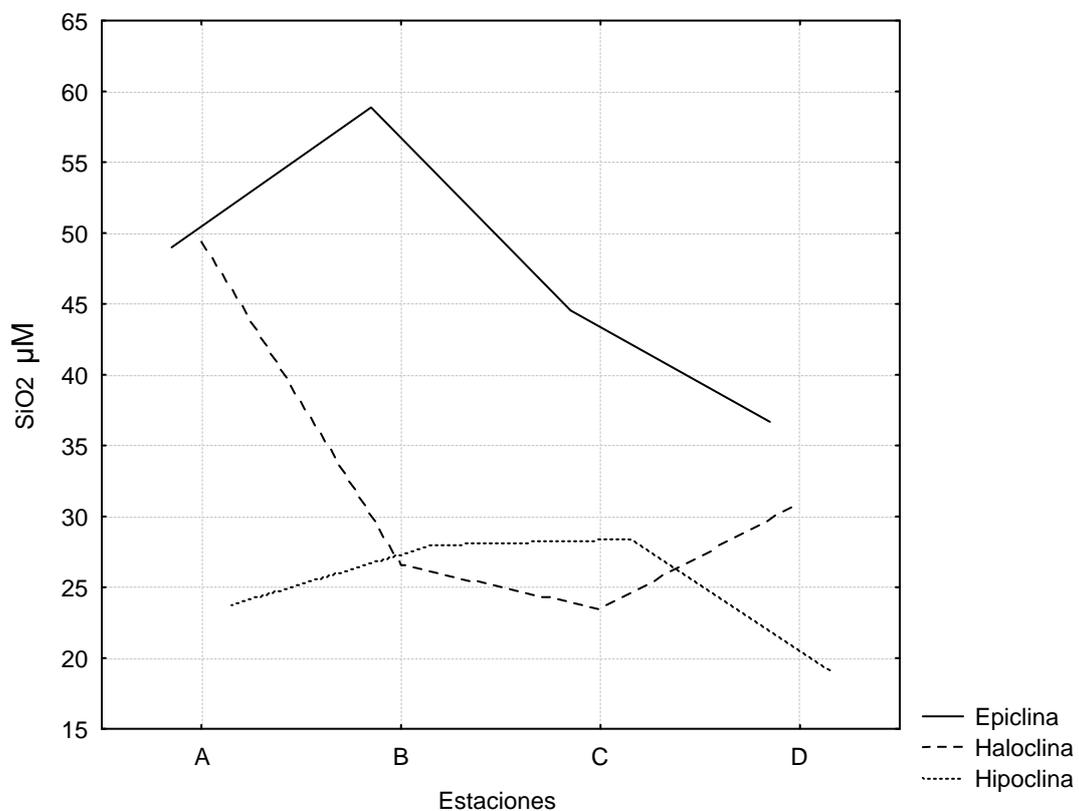


Figura 8.2.11. Concentraciones de sílice reactivo disuelto ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea" a lo largo de las cuatro estaciones de muestreo.

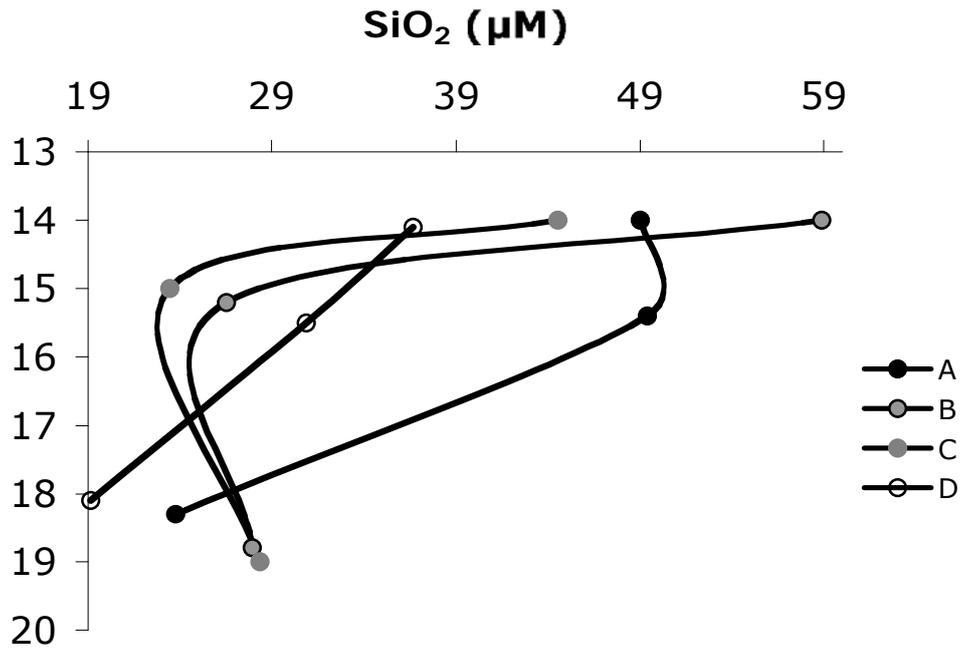


Figura 8.2.12. Perfiles de sílice reactivo disuelto ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea" en las cuatro estaciones de muestreo A a D.

Nitrógeno.- Al graficar las formas oxidadas de nitrógeno inorgánico disuelto en la columna de agua desde el cenote hasta la hipoclina de la estación A se observa un incremento progresivo en el nitrato desde  $0.18 \mu\text{M}$  a 7 m hasta  $4.88 \mu\text{M}$  a 14 m y un decremento de 14 m al fondo. El nitrito muestra un pico de  $1.11 \mu\text{M}$  a 13.3 m. En consecuencia dentro del túnel profundo de la cueva el nitrato muestra la concentración más elevada en la interfase epiclina-haloclina y menores concentraciones en el interior de la haloclina y en la hipoclina (Fig. 8.2.13).

Nitratos.- El nitrato en la epiclina ( $3.56 \pm 1.16 \mu\text{M}$   $n=6$ ) presentó mayores concentraciones en las estaciones A y B ( $4.01$  y  $4.60 \mu\text{M}$  respectivamente) en comparación con las estaciones C y D donde se registra un decremento progresivo ( $3.45$  y  $2.41 \mu\text{M}$ , respectivamente). En la haloclina ( $1.62 \pm 0.72 \mu\text{M}$   $n=5$ ) de las estaciones B y C la concentración de nitrato es mayor ( $2.46$  y  $2.26 \mu\text{M}$ , respectivamente) que en las estaciones A y D ( $1.57$  y  $0.95 \mu\text{M}$ , respectivamente). En cuanto a la hipoclina ( $1.53 \pm 0.57 \mu\text{M}$   $n=6$ ) en las estaciones B y C la concentración de nitrato es mayor ( $1.58$  y  $1.87 \mu\text{M}$ , respectivamente) que en las estaciones A y D ( $1.33$  y  $1.28 \mu\text{M}$ , respectivamente) (Fig. 8.2.14).

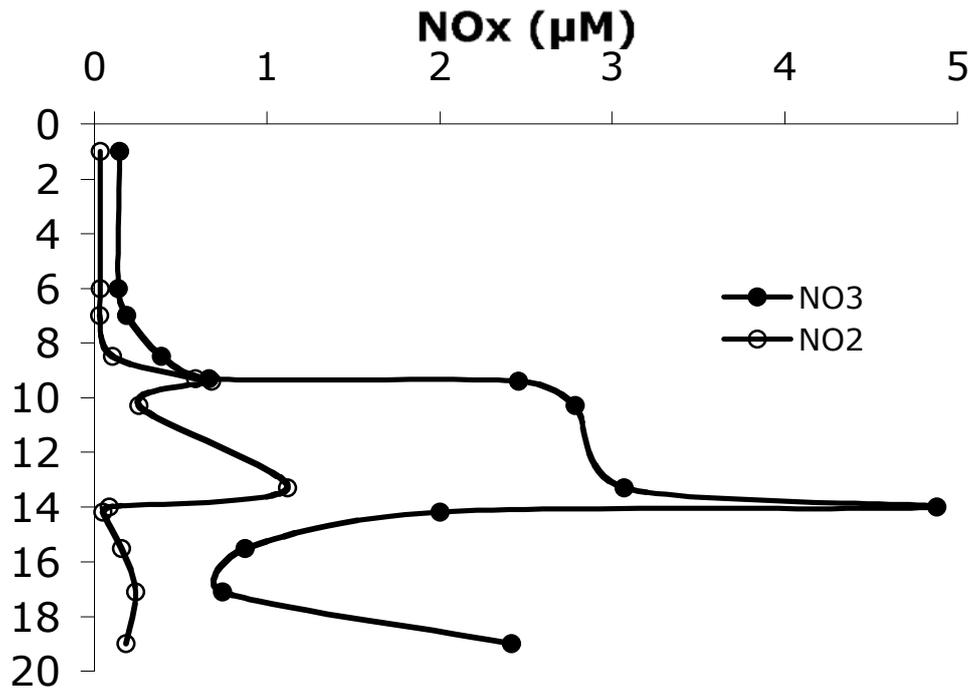


Figura 8.2.13. Perfil de nitrato y nitrito en la columna de agua en el Sistema "Crustacea" desde el cenote hasta la hipoclina de la estación A.

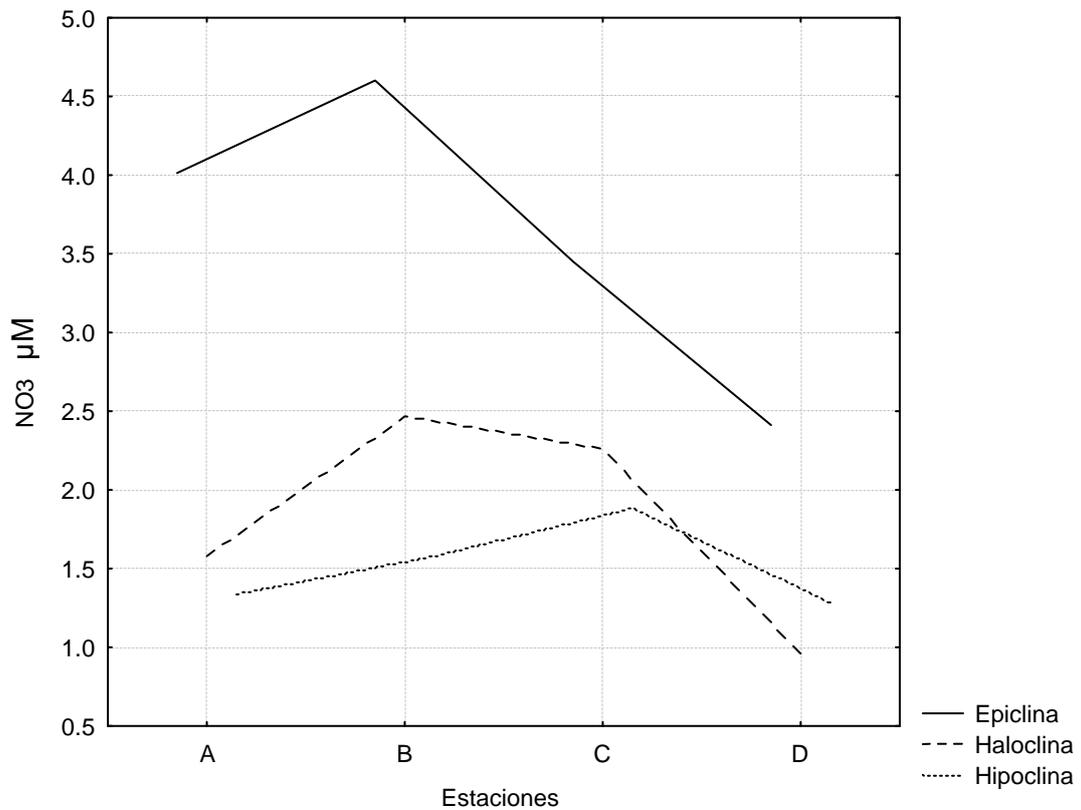


Figura 8.2.14. Concentraciones de nitrato (μM) en el Sistema "Crustacea" en las cuatro estaciones de muestreo.

Como se mencionó anteriormente el nitrato presenta la mayor concentración en la epiclina, sin embargo al observar los perfiles de las tres formas del nitrógeno inorgánico disuelto en la columna de agua, de éstas resalta un decremento, para el nitrato, en la haloclina en las cuatro estaciones, que coincide con incrementos sistemático en nitrito y amonio (Fig. 8.2.14 y 8.2.15).

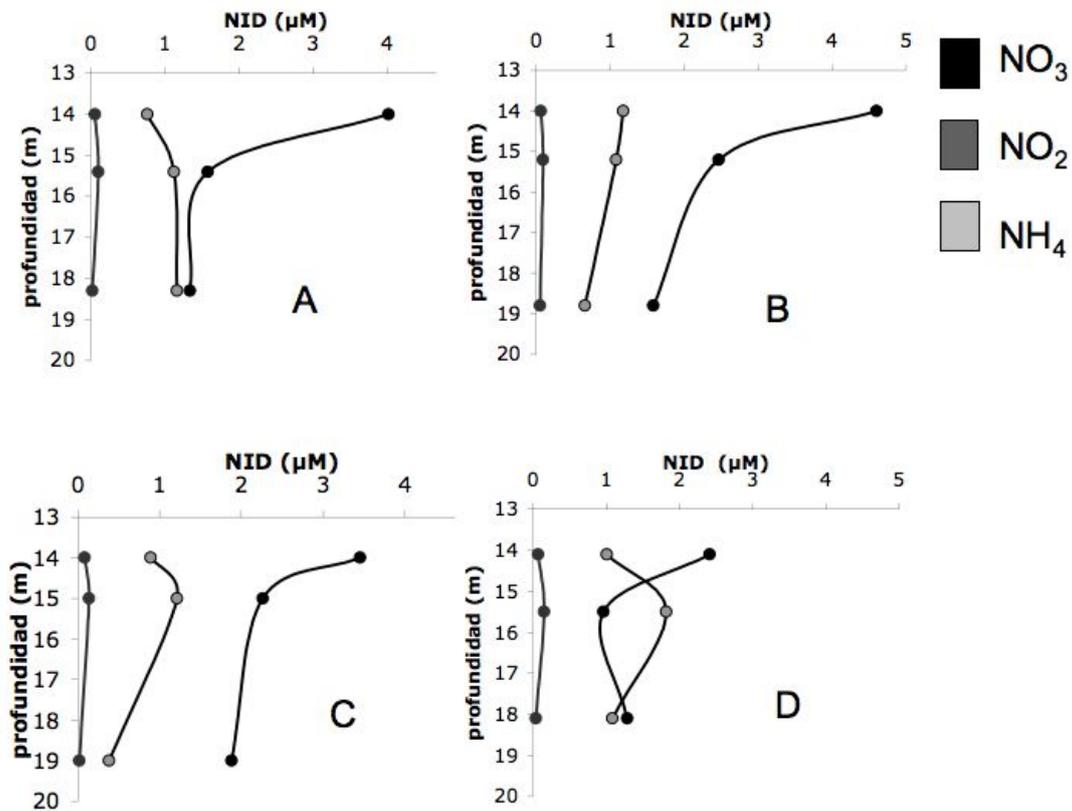


Figura 8.2.15. Perfiles de nitrógeno inorgánico disuelto en las estaciones A,B,C,D en el Sistema "Crustacea".

Amonio.- El amonio presenta un comportamiento variable entre las tres capas. En la epiclina ( $1.14 \pm 0.41 \mu\text{M}$   $n=6$ ) la mayor concentración se registró en las estaciones B y D ( $1.17$  y  $1.00 \mu\text{M}$ , respectivamente) y en las estaciones A y C se registraron valores más bajos ( $0.76$  y  $0.88 \mu\text{M}$ , respectivamente). La haloclina ( $1.35 \pm 0.31 \mu\text{M}$   $n=5$ ) presenta la mayor concentración de amonio en la estación D ( $1.8 \mu\text{M}$ ), siendo también la máxima concentración registrada en la cueva, en tanto las estaciones A, B y C presentan concentraciones similares ( $1.12$ ,  $1.08$  y  $1.21 \mu\text{M}$ , respectivamente). La concentración promedio de amonio en la hipoclina es  $0.77 \pm 0.29 \mu\text{M}$  ( $n=6$ ) y las estaciones A y D presenta concentraciones similares ( $1.16$  y  $1.07 \mu\text{M}$ , respectivamente) en tanto las estaciones B y C registraron valores más bajos ( $0.65$  y  $0.38 \mu\text{M}$ , respectivamente) (Fig. 8.2.15 y Fig. 8.2.16).

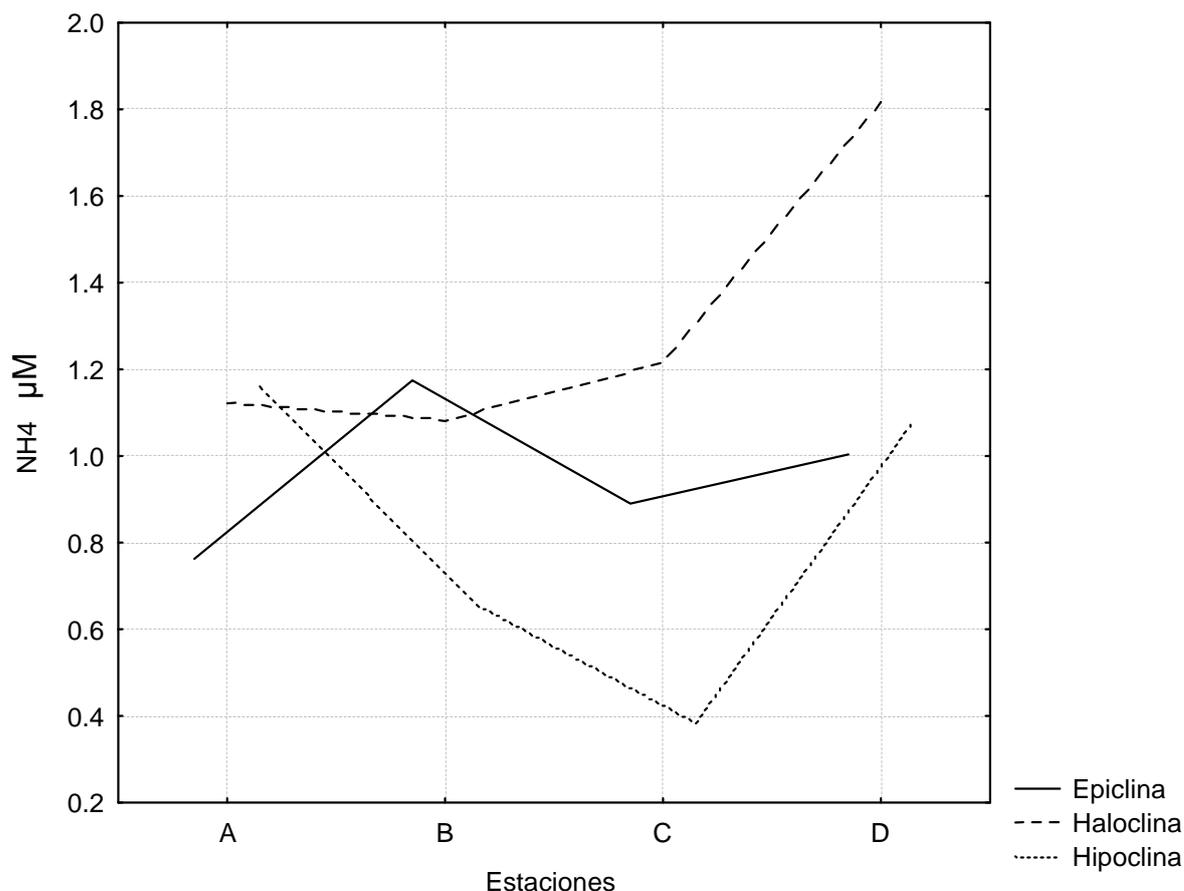


Figura 8.2.16. Concentraciones de amonio ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea" a lo largo de las cuatro estaciones de muestreo.

Fósforo.-El fósforo reactivo disuelto muestra la menor concentración en la epiclina ( $0.22 \pm 0.06 \mu\text{M}$   $n=6$ ) y en particular en las estaciones A y B ( $0.18$  y  $0.22 \mu\text{M}$ , respectivamente) en tanto las estaciones C y D muestran concentraciones ligeramente más elevadas ( $0.29$  y  $0.26 \mu\text{M}$ , respectivamente). La haloclina presenta la concentración más alta ( $0.58 \pm 0.21 \mu\text{M}$   $n=5$ ) y en particular en la estación B ( $0.92 \mu\text{M}$ ), seguida por las estaciones C y D ( $0.58$  y  $0.59 \mu\text{M}$ , respectivamente). La hipoclina registró una concentración promedio de  $0.52 \pm 0.12 \mu\text{M}$  ( $n=6$ ) y la estación C a su vez la mayor concentración en dicha capa  $0.71 \mu\text{M}$ , en tanto las estaciones A, B y D presentan un intervalo de  $0.51$  a  $0.54 \mu\text{M}$  (Fig. 8.2.17-18).

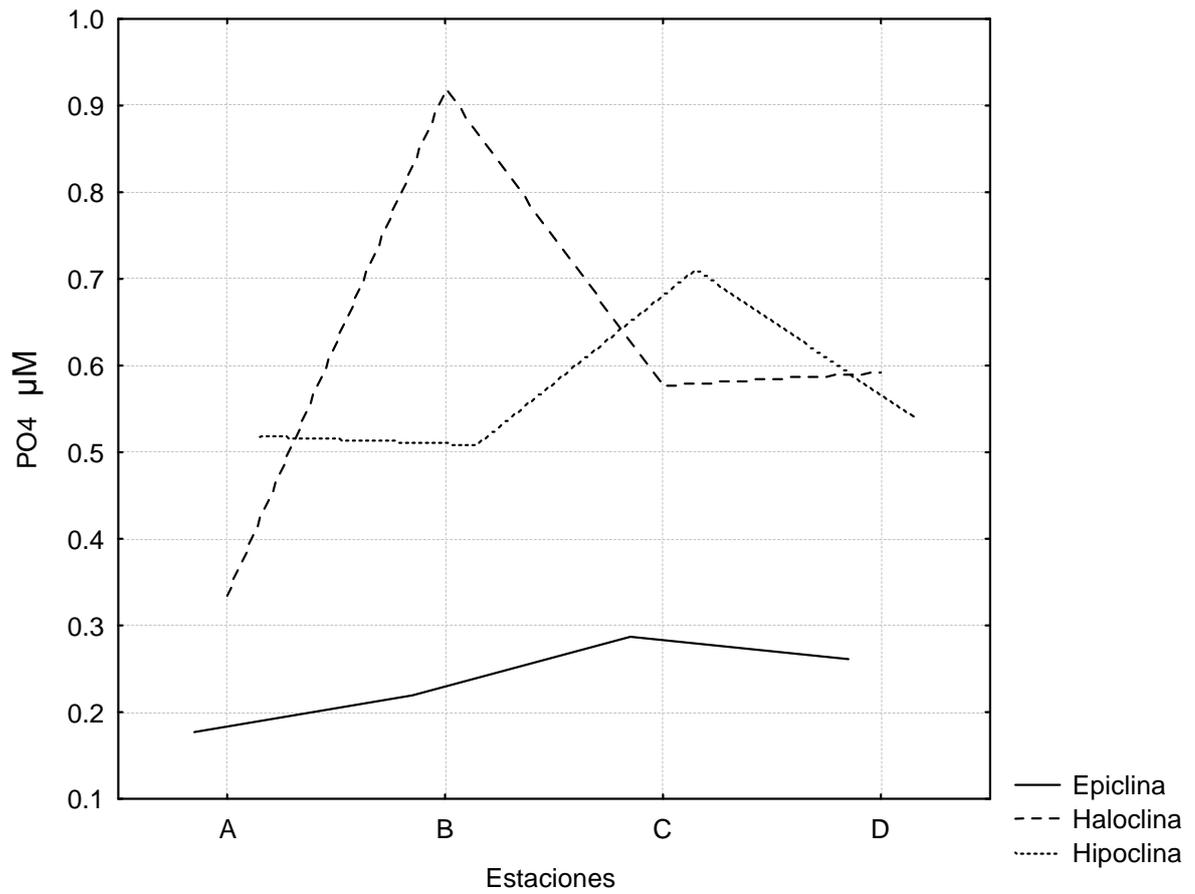


Figura 8.2.17. Concentraciones de fósforo reactivo disuelto ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea" a lo largo de las cuatro estaciones de muestreo.

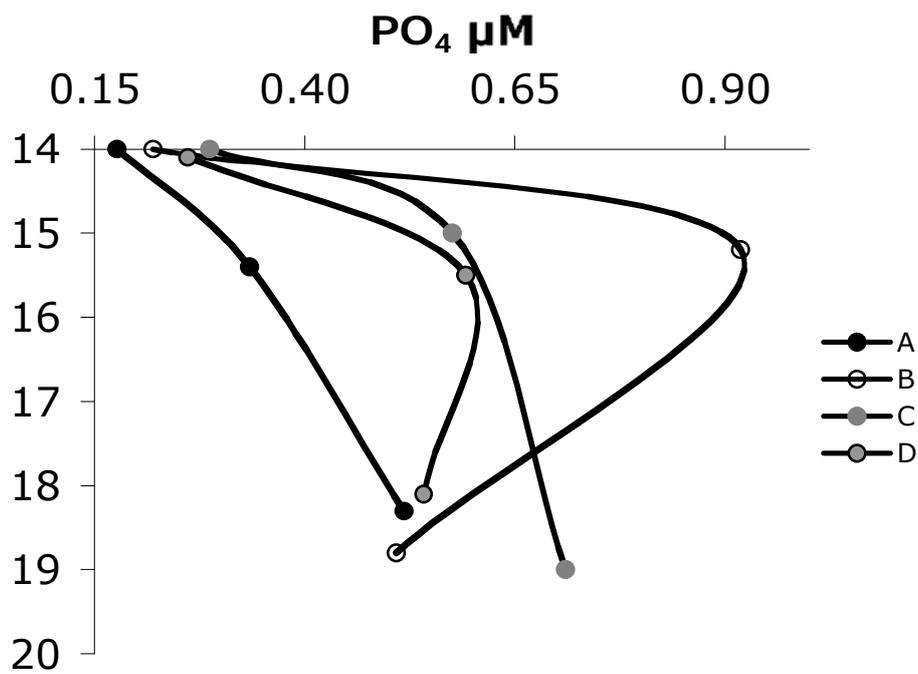


Figura 8.2.18. Perfiles de fósforo reactivo disuelto ( $\mu\text{M}$ ) en el Sistema "Crustacea".

### $\delta^{13}\text{C}$ Carbono Inorgánico Disuelto (CID)

Los valores de la composición isotópica estable  $\delta^{13}\text{C}$  del CID muestran un enriquecimiento a mayor profundidad y salinidad (Fig. 8.2.19). La epiclina presenta los valores más empobrecidos con valores de  $-12.32 \pm 0.9 \text{ ‰}$  (n=4), la haloclina y la hipoclina se caracterizan por presentar valores más enriquecidos,  $-5.25 \pm 0.50 \text{ ‰}$  (n=4) y  $-3.58 \pm 1.64 \text{ ‰}$  (n=4), respectivamente (Fig. 8.2.19 y Fig. 8.2.20).

Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  del CID en la epiclina se enriquecen de la estación A a la D ( $-13.35$  a  $-11.29 \text{ ‰}$ ). La haloclina presenta valores de  $\delta^{13}\text{C}$  del CID con una variación menor entre estaciones en un intervalo de  $-5.85$  a  $-4.61 \text{ ‰}$ , al igual que la epiclina muestra un enriquecimiento de la estación A a la D.

Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  del CID en la hipoclina presentan la variación mayor, con valores más enriquecidos en un intervalo de  $-4.62$  a  $-1.13 \text{ ‰}$ . La estación C la más enriquecida, las estaciones A, B y D presentan valores similares ( $-4.18 \text{ ‰}$ ,  $-4.62 \text{ ‰}$  y  $-4.42 \text{ ‰}$ ).

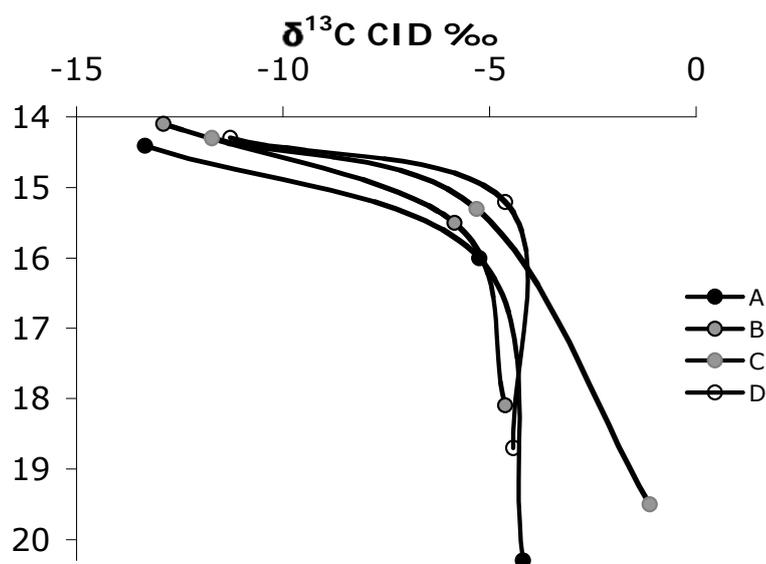


Figura 8.2.19 Perfiles de la composición isotópica estable  $\delta^{13}\text{C}$  del CID (‰) en el Sistema "Crustacea".

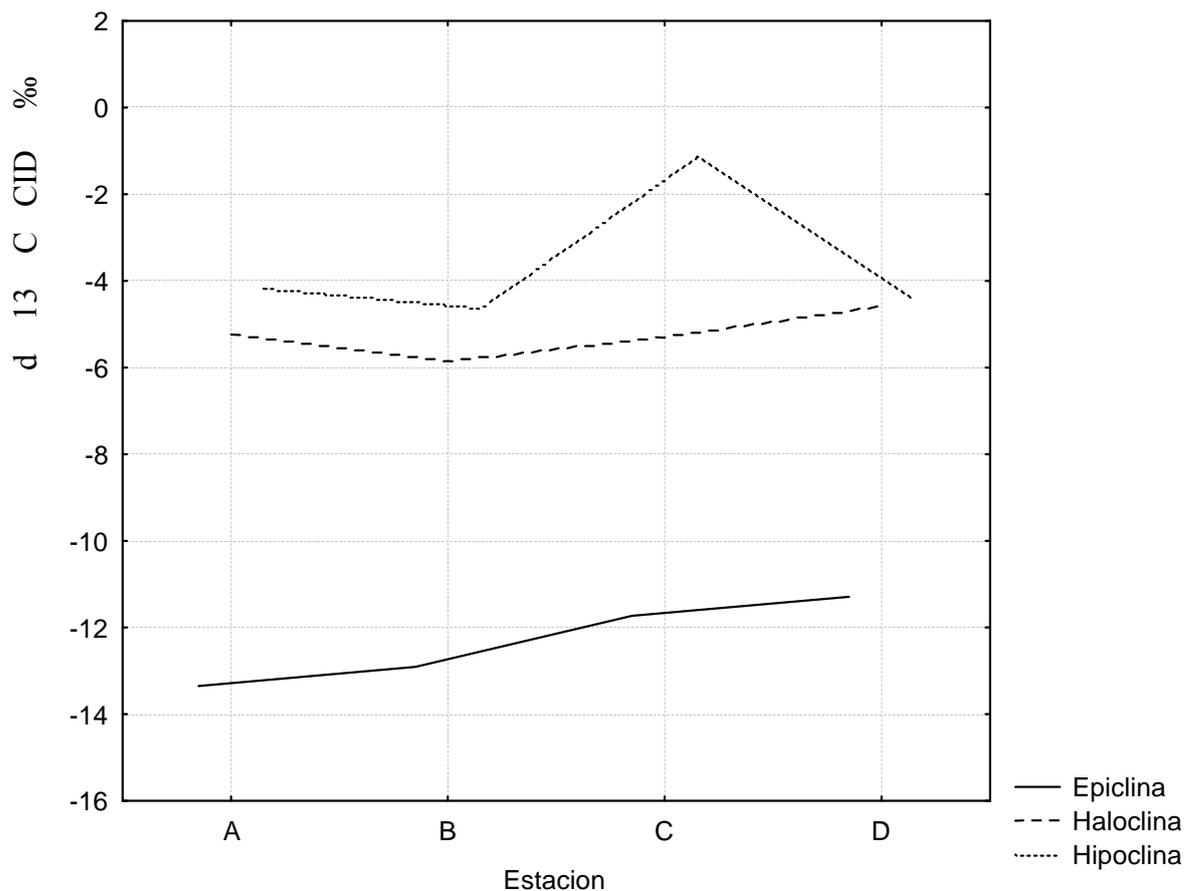


Figura 8.2.20. composición isotópica  $\delta^{13}\text{C}$  CID (‰) en el Sistema "Crustacea" a lo largo de las cuatro estaciones de muestreo

#### Composición isotópica estable $\delta^{18}\text{O}$ (‰)

La composición isotópica estable  $\delta^{18}\text{O}$  muestra un enriquecimiento al aumentar la profundidad (Fig.8.2.21). La epiclina presenta valores empobrecidos  $-3.20 \pm 0.34$  ‰ (n=4), en contraste con la hipoclina que presenta los valores más enriquecidos  $0.76 \pm 0.07$  ‰ (n=4), finalmente la haloclina ( $0.48 \pm 0.05$  ‰ (n=4)) presenta valores ligeramente empobrecidos en comparación con la hipoclina. Las capas a lo largo del transecto carecen de patrón alguno.

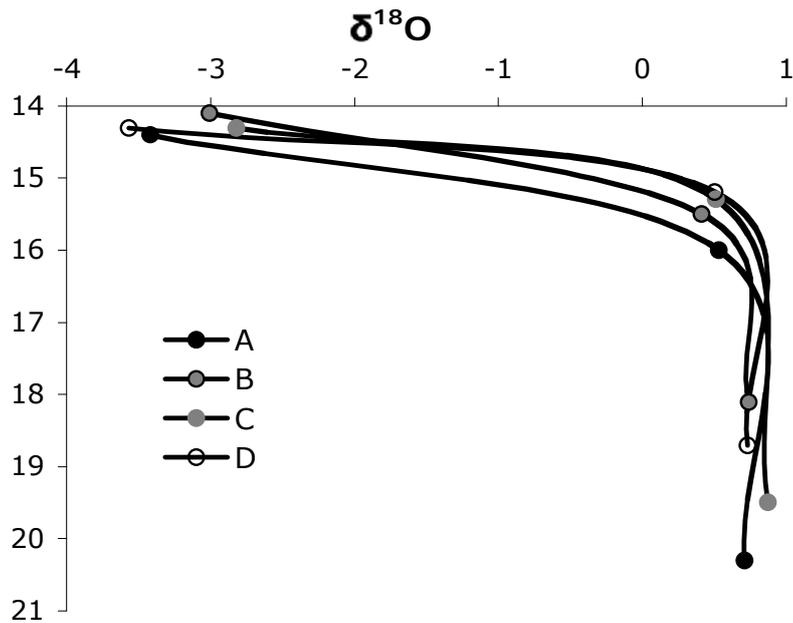


Figura.8.2.21 Perfiles de la composición isotópica estable  $\delta^{18}\text{O}$  (‰) en el Sistema "Crustacea".

## Sedimento

*Sedimento Superficial.*- La descripción de las características generales del sedimento superficial a lo largo del transecto presentan diferentes grados de heterogeneidad, siendo ésta mayor en las estaciones D, C y A y baja para la estación B. El sedimento superficial para la estación A reconoce el acumulo de detrito de vegetación terrestre en diferentes estados de descomposición que cubre una porción del sedimento con una extensión de 2 m<sup>2</sup> (apéndice 6). El detrito se encuentra recubierto por filamentos blancos en forma de rosetas que flotan en la interfase sedimento-agua (apéndice 6). El sedimento superficial inmediato al acumulo de detrito es blanco, carente de tapetes microbianos o de detrito.

El sedimento superficial de la estación B es simple, blanco carente de tapetes microbianos o de detrito.

El sedimento superficial de la estación C se caracteriza por estar cubierto por parches extensos o tapetes microbianos de color naranja intercalada por pequeños espacios negros (apéndice 6).

El sedimento superficial de la estación D se caracteriza por la presencia de una topografía con fracturas y depresiones en el suelo donde existen tapetes bacterianos naranjas en parches intercalados por los pequeños espacios negros.

Tamaño de grano.- El sedimento superficial de las cuatro estaciones (Tabla 8.2.3) tiene una textura asimétrica hacia el tamaño fino de los granos ( $SKI = 0.123-0.257$ ) mal clasificados ( $\sigma I = 1.80-1.97$ ) el cual se caracteriza por el predominio de limos. La kurtosis gráfica es de tipo mesocúrtica ( $KG = 0.905-1.029$ ). La fracción correspondiente a limos abarca el intervalo de 70.21 a 75.27%- La estación D presenta el porcentaje mayor de limos, en tanto la estación C presentó el valor porcentual más bajo (Tabla 8.3). La fracción de la arcillas es mucho más variable con valores en un intervalo de 14.64 a 25.41%. En contraste con los limos la estación D presentó el porcentaje menor de arcillas en tanto el resto de las estaciones presentan entre 23.00 y 25.41 % de arcillas. La fracción de las arenas presentó la mayor variabilidad con porcentajes en un intervalo de 4.10 a 10.08%. La estación D presentó el valor más elevado de arena y la estación C la menor (Tabla 8.2.3, Fig. 8.2.22).

Tabla 8.2.3. Parámetros sedimentológicos del sistema "Crustacea". Mz= tamaño gráfico promedio;  $\sigma I$  =desviación estándar gráfica; SKI= grado de asimetría; KG=kurtosis gráfica; A= estación A; B= estación B; C= estación C; D= estación

Parámetro	A	B	C	D
Mz $\phi$	6.53	6.72	6.69	5.97
$\sigma I\phi$	1.95	1.90	1.97	1.80
SKI	0.16	0.12	0.15	0.24
KG	0.91	0.98	0.90	1.02
Arenas %	5.37	4.10	4.36	10.08
Limos %	71.61	71.67	70.21	75.27
Arcillas %	23.00	24.22	25.41	14.64

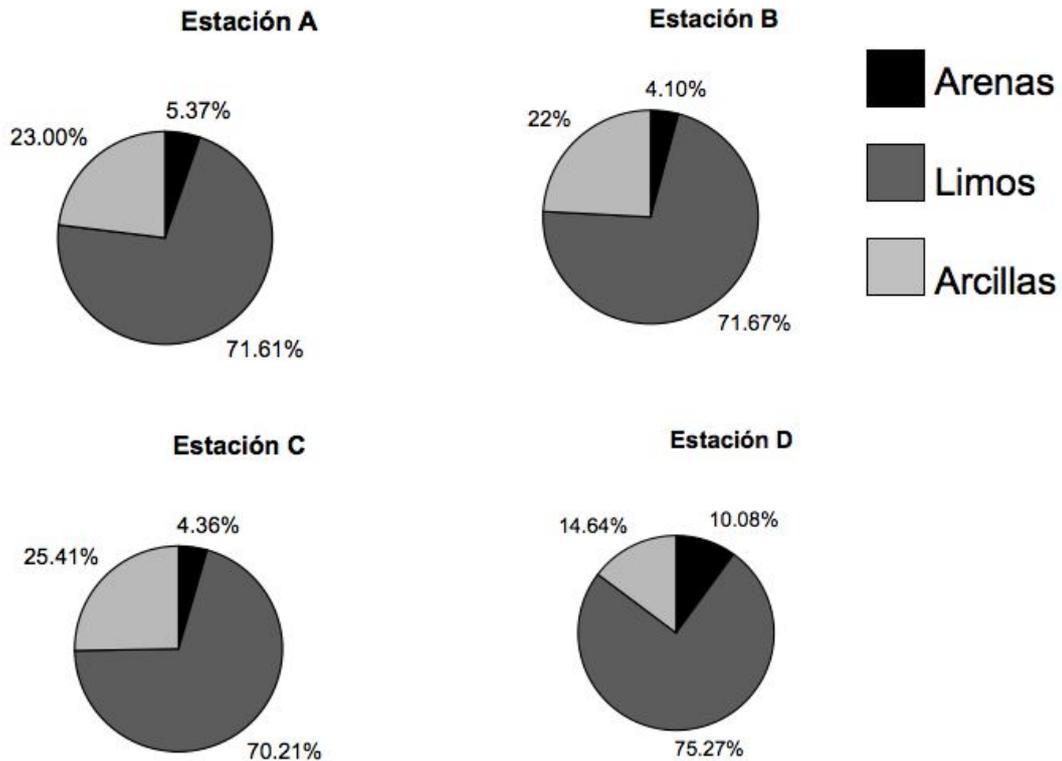


Figura 8.2.22. Fracciones de tamaño de grano estación A,B,C,D.

Contenido de materia orgánica en sedimento (C, N y S elemental;  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ).

Carbono.- El carbono orgánico contenido en el sedimento superficial varía de 16.82 a 25.96 % (Tabla 8.2.4). Los valores más elevados se registraron en la estación A mientras que los más bajos corresponden a la estación B. Las estaciones C y D presentaron valores intermedios (23.57 y 24.30 %, respectivamente).

Nitrógeno.- El nitrógeno elemental contenido en el sedimento superficial varía de 1.62 a 2.53 % (Tabla 8.2.4). Los valores más elevados se registraron en la estación A mientras que los más bajos corresponden a la estación B. Las estaciones C y D presentaron valores intermedios (2.27 y 2.37 %, respectivamente).

Azufre.- El contenido de azufre está ausente en el sedimento superficial de las cuatro estaciones (Tabla 8.2.4).

C/N<sub>a</sub>.- La tasa C:N<sub>a</sub> determinada para el sedimento superficial se encuentra en el intervalo de 11.96 a 12.09 (Tabla 8.2.4). Las estaciones B y C presentaron la tasa

C:N<sub>a</sub> mayor (12.09 y 12.03, respectivamente). Las estaciones A y D presentaron la tasa C:N<sub>a</sub> menor (11.96 a 11.99, respectivamente).

$\delta^{13}\text{C}$  .- La composición isotópica estable de carbono en sedimento superficial varió de  $\delta^{13}\text{C}$  -23.55 a -22.45 ‰ (Tabla 8.2.4; Fig. 8.2.23). Las muestras de las estaciones A y B registraron los valores más empobrecidos ( $\delta^{13}\text{C}$  -23.04 y -23.55 ‰, respectivamente). Las muestras de las estaciones C y D registraron los valores más enriquecidos ( $\delta^{13}\text{C}$  -22.98 y -22.45‰, respectivamente).

$\delta^{15}\text{N}$  .- La composición isotópica estable de nitrógeno en sedimento superficial varió de  $\delta^{15}\text{N}$  4.58 a 5.85 ‰ (Tabla 8.2.4; Fig. 8.2.23). Las muestras de las estaciones A y D registraron los valores más empobrecidos ( $\delta^{15}\text{N}$  4.73 y 4.58 ‰, respectivamente). Las muestras de las estaciones B y C registraron los valores más enriquecidos ( $\delta^{15}\text{N}$  5.85 y 5.06 ‰, respectivamente).

Tabla 8.2.4. Contenido de carbono y nitrógeno elemental orgánico (%) y proporciones isotópicas  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) en sedimentos del sistema "Crustacea". A= estación A; B= estación B; C= estación C; D= estación D.

Estación	A	B	C	D
Características del Sedimento	Normal	Normal	Tapete microbiano naranja y negro	Tapete microbiano naranja y negro
%C	25.96	16.82	23.57	24.30
%N	2.53	1.62	2.29	2.37
%S	0	0	0	0
C:N <sub>a</sub>	11.96	12.09	12.03	11.99
$\delta^{13}\text{C}$ ‰	-23.04	-23.55	-22.98	-22.45
$\delta^{15}\text{N}$ ‰	4.73	5.85	5.06	4.58

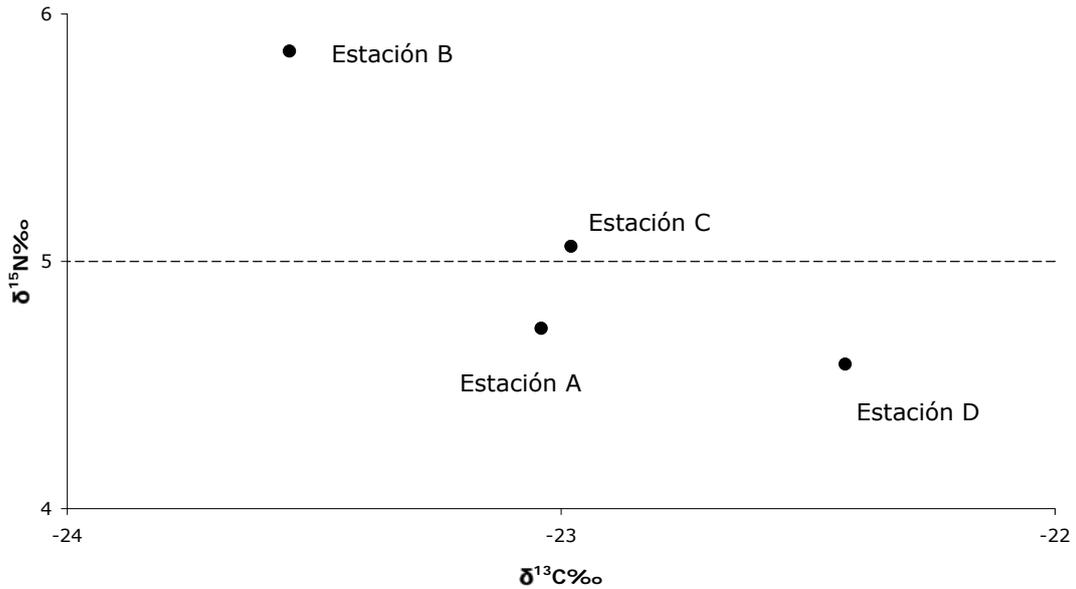


Figura 8.2.23. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) del sedimento recolectado en las estaciones de muestreo A, B, C y D en el sistema "Crustacea". La línea de división para  $\delta^{15}\text{N}$  indica valores quimioautotróficos de mar profundo (< 5‰) (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.* 1994; Levin y Michener, 2002).

### 8.3 Abundancia y patrón de distribución espacial de *Speleonectes tulumensis* a lo largo de un transecto.

Los conteos globales variaron de 36 a 125 individuos (Tabla 8.3.1), el valor promedio fue de  $77 \pm 34.4$  (n=6) individuos, valor que se encuentra en el intervalo de confianza de 95% reconociendo que el muestreo es representativo del conjunto de individuos en la sección del sistema anquihalino, sin sesgo (Tabla 8.3.1). Los conteos realizados por estaciones (n=4) muestran una gran variabilidad lo que muestra una heterogeneidad en la distribución de la especie. La estación 13 registró valores en un intervalo de 0 a 51 individuos, mientras que la estación 6 careció de registros. En los cuatro conteos realizados la varianza fue mayor que la media (Tabla 8.3.2) sugiriendo que los datos se ajustan a una distribución binomial negativa.

Tabla 8.3.1. Promedio, desviación estándar, varianza, error estándar e intervalo de confianza de abundancias de *Speleonectes tulumensis* en seis conteos independientes a lo largo del transecto. DS= Desviación Estándar; VAR=Varianza; EE=Error Estándar; IC95%=Intervalo de confianza con confiabilidad de 95%.

	Abundancia
Conteo 1	125
Conteo 2	118
Conteo 3	36
Conteo 4	80
Conteo 5	43
Conteo 6	60
Promedio	77
Desviación Estándar	34.44
Varianza	1186.66
Error Estándar	14.06
IC 95%	49.44-104.55

Tabla 8.3.2. Promedio, desviación estándar, varianza, error estándar e intervalo de confianza de abundancias de *Speleonectes tulumensis* en cuatro conteos independientes por estaciones. DS= Desviación Estándar; Min-Max= Intervalo del mínimo de individuos al máximo de individuos; VAR=Varianza; EE=Error Estándar; IC95%=Intervalo de confianza con confiabilidad de 95%.

Estación	Conteo 1	Conteo 3	Conteo 3	Conteo 4	Promedio	DS	Min-Max
1	0	1	1	3	1.25	1.25	0-3
2	0	0	0	2	0.5	1.00	0-2
3	0	0	0	1	0.25	0.50	0-1
4	0	0	1	2	0.75	0.95	0-2
5	0	1	2	0	0.75	0.95	0-2
6	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	1	0.25	0.50	0-1
8	0	0	0	2	0.5	1.00	0-2
9	1	0	1	1	0.75	0.50	0-1
10	6	1	8	3	4.5	3.10	1-8
11	24	27	5	13	17.25	10.14	5-27
12	25	14	15	6	15	7.78	6-25
13	51	48	0	28	31.75	23.5	0-51
14	15	23	1	13	13.00	9.09	1-23
15	2	2	1	4	2.25	1.25	1-4
16	1	1	1	1	1	0	1-1
Total	125	118	36	80			
Promedio	7.81	7.37	2.25	5			
DS	14.35	13.89	4.02	7.33			
VAR	206.16	193.05	16.20	53.86			
EE	1.28	1.27	0.67	0.82			
IC 95%	5.29-10.32	4.86-9.88	0.93-3.56	3.39-6.60			

La distribución espacial de las abundancias de *Speleonectes tulumensis* a lo largo del transecto fue heterogénea (Fig. 8.3.1, 8.3.2). La agregación de organismos en entre las estaciones 10 y 14 presenta un intervalo abundancia de  $4.50 \pm 3.10$  a

31.75±23.50 (n=4) individuos. Las estaciones 12 y 14 que son equivalentes a las estaciones C y D presentaron abundancias promedio de 15.00±7.78 y 13.00±9.09 (n=4) respectivamente. En contraste, el resto de las estaciones presentó un intervalo entre cero y tres individuos. Las estaciones 1 y 5, que son equivalentes a las estaciones A y B presentaron 1.25±1.25 y 0.75±0.95 (n=4) individuos en promedio respectivamente (Fig. 8.3.1, Tabla 8.3.1).

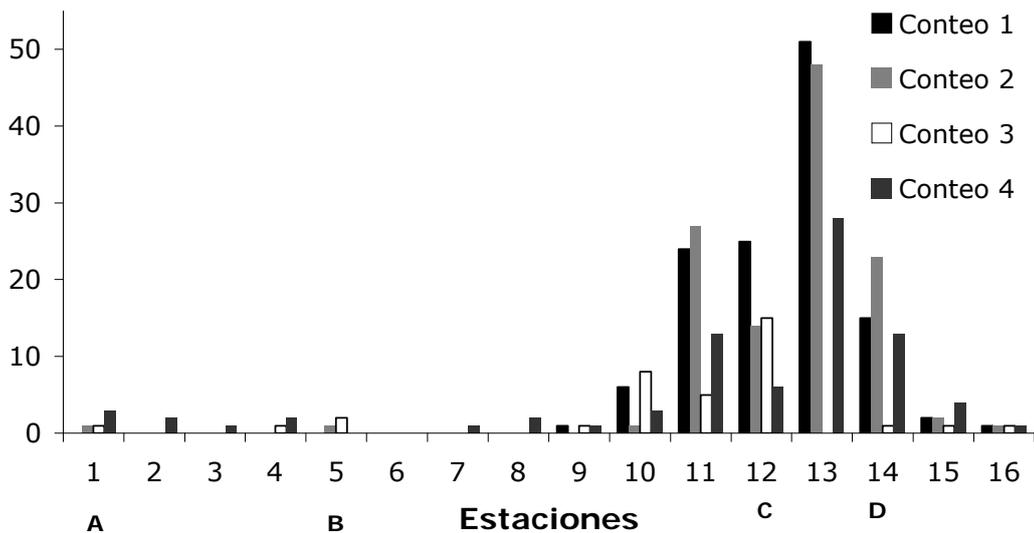


Figura 8.3.1. Abundancia de *Speleonectes tulumensis* por estación en el transecto, en cuatro conteos independientes. Estaciones A=1, B=5, C=12, D=14. Corresponden a las estaciones con muestras discretas de variables.

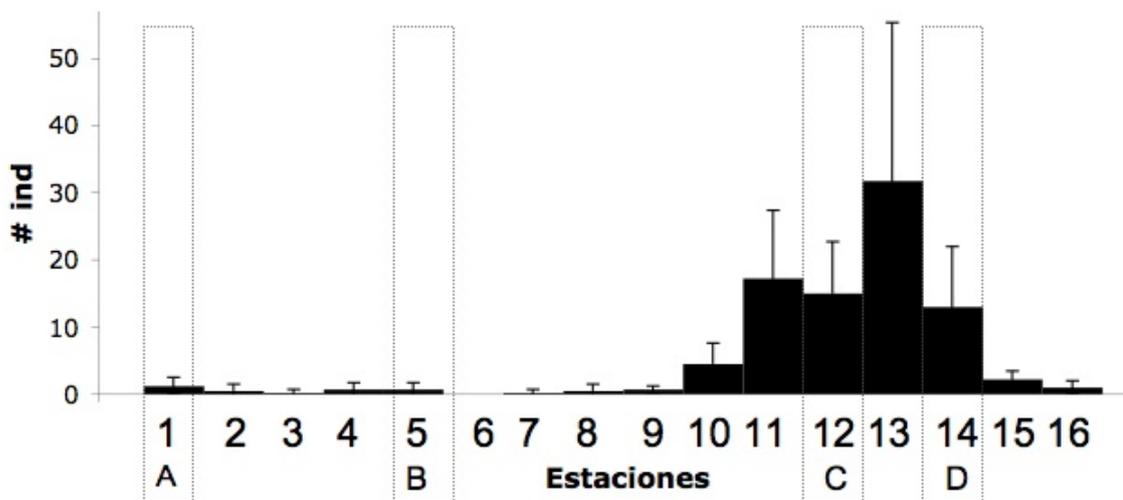


Figura 8.3.2 Promedio y desviación estándar (n=4) de la abundancia de *Speleonectes tulumensis* por estación en el transecto. Estaciones A=1, B=5, C=12, D=14 corresponden a las estaciones con muestras discretas de variables ambientales.

El resultado de la prueba de hipótesis para una distribución binomial negativa fue  $\chi^2 = 13.81 < \chi^2_{\text{Tablas}} (\alpha = 0.05, v = 49) = 67.5$  aceptándose la  $H_0$  y asegurando con un 95% de confianza que la distribución es binomial negativa (Fig. 8.3.3).

*Speleonectes tulumensis* presenta una distribución agregada con un parámetro  $k$  cercano a cero,  $k = 0.18$ .

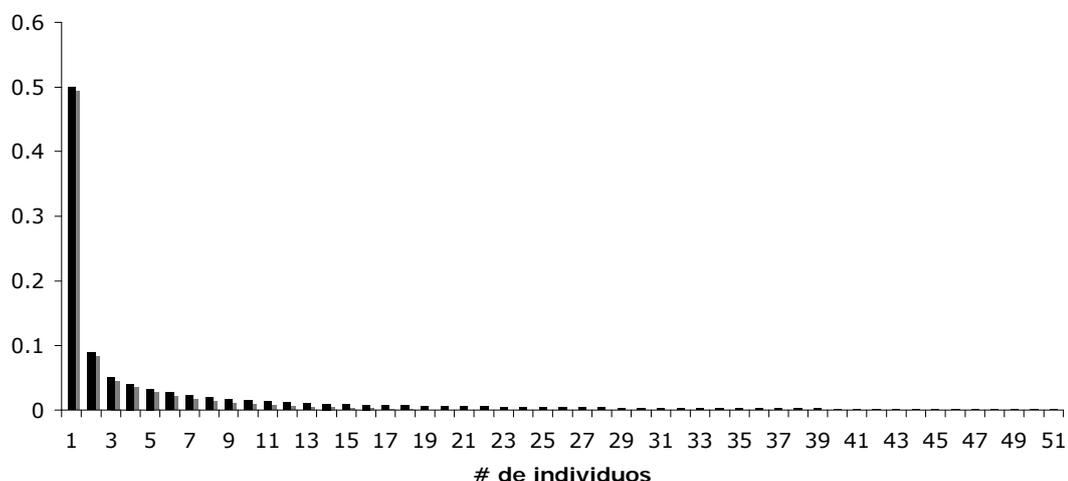


Figura. 8.3.3. Distribución binomial negativa de las probabilidades de encontrar 0 a 51 individuos de *Speleonectes tulumensis* por estación.

**8.4** Descripción de la riqueza de especies, abundancia, identificación y caracterización de composición isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) de fauna en trampas carroñeras y fauna asociada del ecosistema anquihalino "Crustacea".

La trampa colocada en la epiclina de la estación A (TrAEpi) capturó 5 individuos de *T. mitchelli*. La trampa colocada en la hipoclina de la estación A (TrAHipo) capturó un individuo de *S. tulumensis* (ver sección 8.5), sin embargo durante la colocación de la trampa se observaron individuos de *T. mitchelli* merodeando la trampa. La trampa colocada en la hipoclina de la estación D (TrDHipo) no capturó organismos.

La composición isotópica estable de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de la fauna asociada a *S. tulumensis* en el sistema anquihalino "Crustacea" va de -33.26 a -43.36 ‰ y -5.01 a 7.94 respectivamente (Tabla 8.4.1) y se reconocen dos grandes grupos, el primero compuesto por anfípodos y decápodos con valores promedio menores a 5 ‰ en  $\delta^{15}\text{N}$  y el segundo grupo compuesto por reimpedíos e isópodos con valores de  $\delta^{15}\text{N}$  enriquecidos mayores 5 ‰ (Fig. 8.4.1).

Tabla 8.4.1 Composición isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ) media, desviación estándar e intervalo de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de fauna asociada colectados. Min-Max= Intervalo del mínimo al máximo.

Organismo	Sitio de colecta	$\delta^{13}\text{C}$ ‰ (n)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰) Min-Max	$\delta^{15}\text{N}$ ‰ (n)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰) Min-Max
<i>T. mitchelli</i>	Epiclina	-35.96±5.16 (6)	-41.73 a - 28.16	1.49±1.60 (6)	-0.19 a 4.16
<i>T. mitchelli</i>	Haloclina	-40.46±4.23 (2)	-43.46 a - 37.47	-0.01±1.76 (2)	-1.26 a 1.23
<i>T. mitchelli</i>	Hipoclina	-34.04±3.56 (7)	-37.5 a - 27.95	3.80±1.21 (7)	2.18 a 5.89
<i>T. mitchelli</i>	E16	-33.98±5.37 (3)	-39.98 a - 29.62	3.51±3.28 (3)	-0.22 a 5.96
<i>T. mitchelli</i>	Trampa Estación A Epiclina	-39.56±3.64 (5)	-43.36 a - 33.71	-0.33±4.44 (5)	-5.01 a -0.7
Anfípodo Hadziidae	Hipoclina/ Haloclina	-38.05±7.05 (2)	-42.04 a - 33.06	0.26±3.73 (3)	-3.52 a 3.95
Isópodo Cirolanido	Hipoclina/ Haloclina	-33.26 (1)		7.94 (1)	

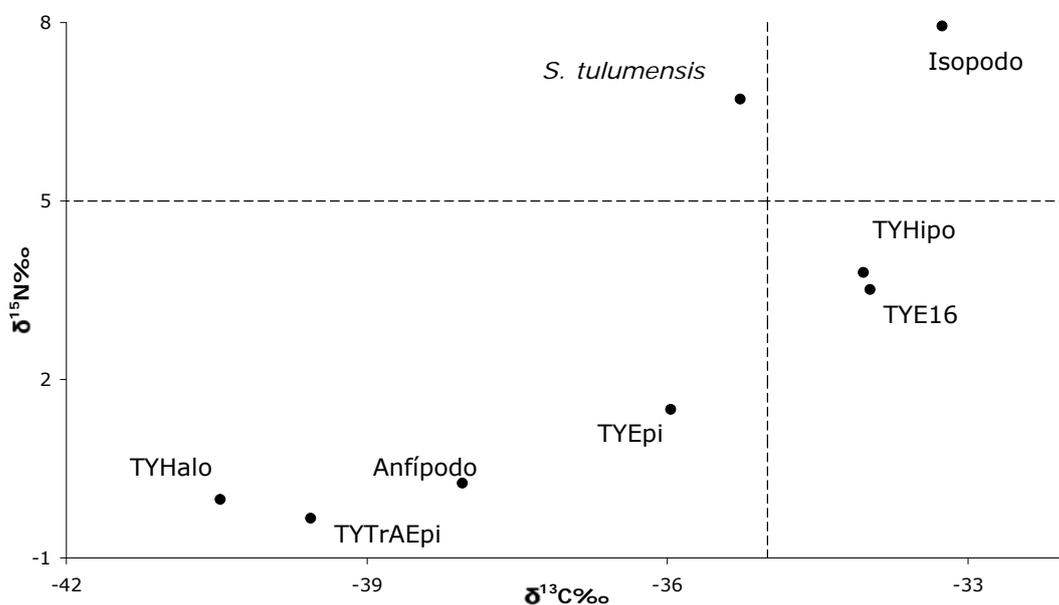


Figura 8.4.1. Valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) de la fauna colectada en el sistema "Crustacea". La línea de división para  $\delta^{13}\text{C}$  delimita valores fotoautotróficos ( $> -35$  ‰) de valores quimioautotróficos ( $< -35$  ‰). La línea de división para  $\delta^{15}\text{N}$  indica valores quimioautotróficos de mar profundo ( $< 5$  ‰) (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.* 1994; Levin y Michener, 2002).

### *Typhlatya*

El camarón árido *Typhlatya mitchelli* fue colectado en diferentes lugares dentro de la cueva (Tabla 8.6.1) y se debe señalar que es el organismo más abundante en todo la cueva, si bien únicamente se realizaron conteos de *S. tulumensis* cualitativamente se puede decir que *T. mitchelli* es más abundante que *S. tulumensis* (ver sección 8.3).

$\delta^{13}\text{C}$ .- El promedio general de *T. mitchelli* es  $-36.29 \pm 4.66$  ‰ (n=23) con un intervalo de  $-43.46$  a  $-27.95$  ‰. Como se mencionó en la sección 7.4 *T. mitchelli* fue colectada en diferentes zonas de la cueva. La composición isotópica de  $\delta^{13}\text{C}$  muestra tres grupos de datos. El primero con valores enriquecidos mayores a  $-35$  ‰ donde se encuentran los individuos de *T. mitchelli* colectados en la hipoclina y en la estación 16 (E16). El segundo grupo consta de los individuos colectados en la haloclina y en la trampa TrAEpi presentando los valores más empobrecidos  $-40.46 \pm 4.23$  ‰ (n=2) y  $-39.56 \pm 3.64$  ‰ (n=5), respectivamente. El tercer grupo corresponde a las *T. mitchelli* colectadas en la epiclina presentando un promedio intermedio en comparación con los otros grupos pero menor a  $-35$  ‰ (Fig.8.6.1).

El promedio de *T. mitchelli* en la epiclina es  $-35.96 \pm 5.16$  ‰ (n=6) con un intervalo de  $-41.73$  a  $-28.16$  ‰; en la haloclina/quimioclina el promedio es  $-40.46 \pm 4.23$  ‰ (n=2) con un intervalo de  $-43.46$  a  $-37.47$  ‰. En la hipoclina el promedio es  $-34.04 \pm 3.56$  ‰ (n=7) con intervalo de  $-37.5$  a  $-27.95$  ‰. En la Estación 16 (E16) el promedio es  $-33.98 \pm 5.37$  ‰ (n=3) con intervalo de  $-39.98$  a  $-29.62$  ‰, finalmente los individuos de *T. mitchelli* capturados en la trampa de la estación A en la epiclina (TrAEpi) tiene un promedio de  $-39.56 \pm 3.64$  ‰ (n=5) con un intervalo de  $-43.36$  a  $-33.71$  ‰ (Tabla 8.6.1).

$\delta^{15}\text{N}$ .-El promedio general de *T. mitchelli* es  $1.93 \pm 2.95$  ‰ (n=23) con un intervalo de  $-5.01$  a  $5.89$  ‰. La composición isotópica de  $\delta^{15}\text{N}$  muestra dos grupos separados en más de  $3.5$  ‰, sin embargo ambos se encuentran por debajo de  $5$  ‰ (Fig. 8.6.1). El grupo con valores más empobrecidos comprende a las *T. mitchelli* colectadas en la haloclina y en la trampa TrAEpi que presentan promedios negativos. El segundo grupo se caracteriza por presentar valores positivos y comprende a los organismos colectados en hipoclina y estación 16 (E16) con los promedios más enriquecidos, las *T. mitchelli* colectadas en la epiclina se encuentran ligeramente empobrecidos pero con promedio positivo (Tabla 8.6.1).

El promedio de *T. mitchelli* en la epiclina  $1.49 \pm 1.60$  ‰ (n=6) con un intervalo de -0.19 a 4.16 ‰; en la haloclina/quimioclina el promedio es  $-0.01 \pm 1.76$  ‰ (n=2) con un intervalo de -1.26 a 1.23 ‰. En la hipoclina el promedio es  $3.80 \pm 1.21$  ‰ (n=7) con intervalo de 2.18 a 5.89 ‰. En la Estación 16 (E16) el promedio es  $3.51 \pm 3.28$  ‰ (n=3) con intervalo de -0.22 a 5.96 ‰, finalmente los individuos de *T. mitchelli* capturados en la trampa de la estación A en la epiclina (TrAEpi) tiene un promedio de  $-0.33 \pm 4.44$  ‰ (n=5) con un intervalo de -5.01 a -0.7 ‰.

Las correlaciones entre  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para los 23 individuos de *T. mitchelli* es positiva 61%. En tanto las correlaciones por zonas de colecta de *T. mitchelli* muestran que en la epiclina es negativa de 33 %, en la haloclina/quimioclina es positiva 100%, en la hipoclina es positiva de 25%, en la Estación 16 es positiva de 99% y en la trampa de la estación A en la epiclina (TrAEpi) es positiva de 89%.

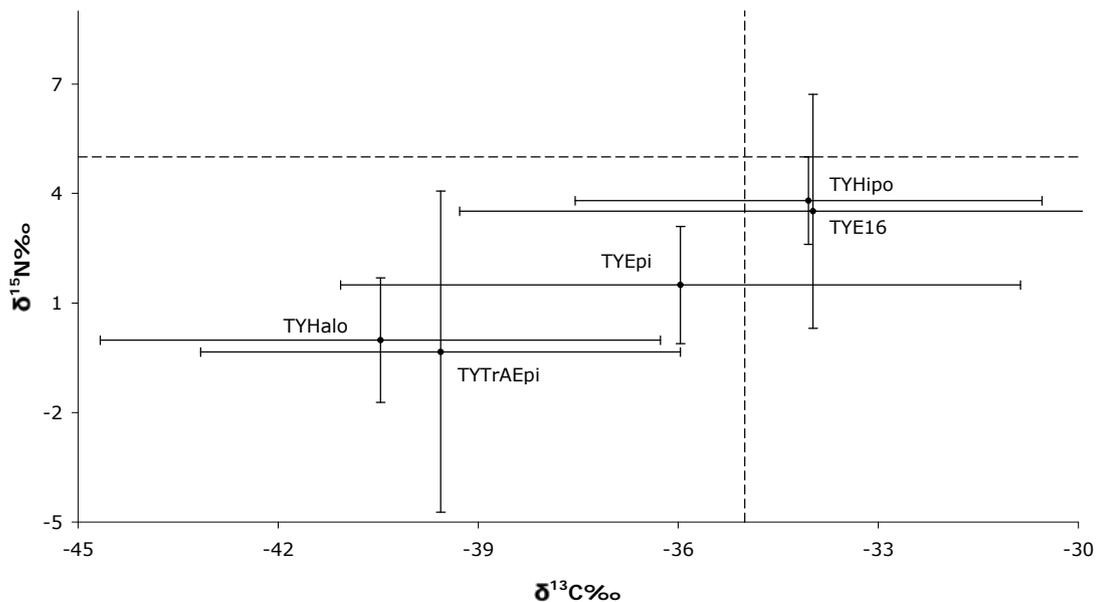


Figura 8.4.2 . Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) de *T. mitchelli* en el sistema "Crustacea". TYEpi= *T. mitchelli* epiclina; TYHalo= *T. mitchelli* haloclina; TYHipo= *T. mitchelli* hipoclina; TYE16= *T. mitchelli* estación 16; TYTrAEpi= *T. mitchelli* trampa estación A epiclina. Valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) de la fauna colectada en el sistema "Crustacea". La línea de división para  $\delta^{13}\text{C}$  delimita valores fotoautotróficos ( $> -35$  ‰) de valores quimioautotróficos ( $< -35$  ‰). La línea de división para  $\delta^{15}\text{N}$  indica valores quimioautotróficos de mar profundo ( $< 5$  ‰) (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.*, 1994; Levin y Michener, 2002).

Anfípodos Familia Hadziidae

Los anfípodos se encuentran cualitativamente en menor abundancia que *T. mitchelli* y *Speleonectes tulumensis* por lo que únicamente se colectaron tres ejemplares de los cuales uno no fue posible obtener su composición isotópica de  $\delta^{13}\text{C}$ .

$\delta^{13}\text{C}$ .-El promedio de los anfípodos es  $-38.05 \pm 7.05$  (n=2) con un intervalo muy amplio de  $-42.04$  a  $-33.06$  ‰ (Tabla 8.6.1, Fig. 8.6.2).

$\delta^{15}\text{N}$ .-El promedio de los anfípodos es  $0.26 \pm 3.73$  (n=3) con un amplio intervalo de  $-3.52$  a  $3.95$  ‰  $\delta^{15}\text{N}$  (Tabla 8.6.1, Fig. 8.6.2).

La correlación  $\delta^{13}\text{C}$   $\delta^{15}\text{N}$  es positiva perfecta.

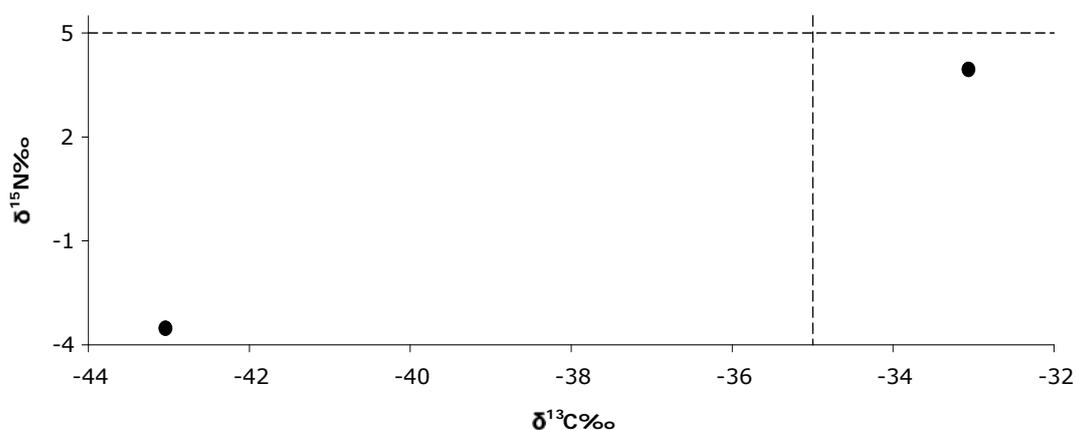


Figura 8.4.3. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) de los anfípodos de la Familia Hadziidae en el sistema "Crustacea". Valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) de la fauna colectada en el sistema "Crustacea". La línea de división para  $\delta^{13}\text{C}$  delimita valores fotoautotróficos ( $> -35$  ‰) de valores quimioautotróficos ( $< -35$  ‰). La línea de división para  $\delta^{15}\text{N}$  indica valores quimioautotróficos de mar profundo ( $< 5$  ‰) (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.*, 1994; Levin y Michener, 2002).

#### Isópodo Cirolánido

Los isópodos cirolánidos se encuentran cualitativamente en menor abundancia que *T. mitchelli* y *S. tulumensis*. por lo que únicamente se colectó un individuo.

$\delta^{13}\text{C}$ .- La composición isotópica estable  $\delta^{13}\text{C}$  es  $-33.26$  ‰ y (Tabla 8.6.1, Fig. 8.6.3).

$\delta^{15}\text{N}$ .-La composición isotópica estable  $\delta^{15}\text{N}$  es  $7.94$  ‰ (Tabla 8.6.1, Fig. 8.6.3).

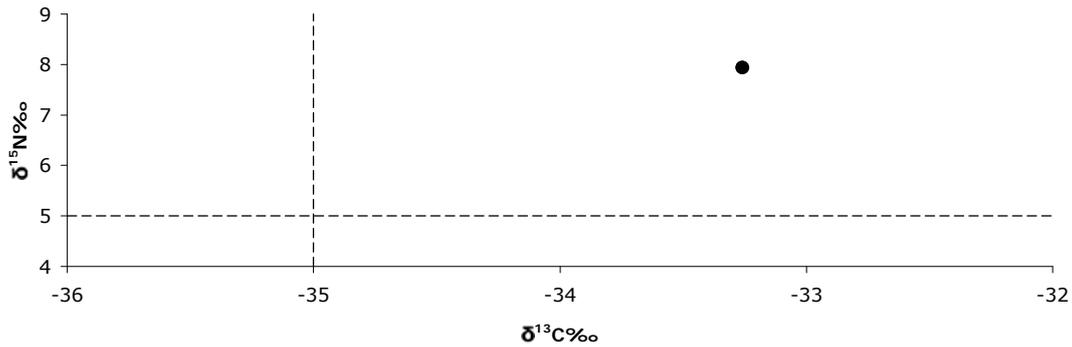


Figura 8.4.4. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) del isópodo cirolánido en el sistema "Crustacea". Valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) de la fauna colectada en el sistema "Crustacea". La línea de división para  $\delta^{13}\text{C}$  delimita valores fotoautotróficos ( $> -35$  ‰) de valores quimioautotróficos ( $< -35$  ‰). La línea de división para  $\delta^{15}\text{N}$  indica valores quimioautotróficos de mar profundo ( $< 5$  ‰) (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.*, 1994; Levin y Michener, 2002).

### 8.5 Composición isotópica estable ( $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ ) de ejemplares del remipedio *Speleonectes tulumensis*

$\delta^{13}\text{C}$  .- El  $\delta^{13}\text{C}$  de los ejemplares de *S. tulumensis* colectados varía en un intervalo de  $\delta^{13}\text{C}$  -31.88 a -37.49 ‰, con un promedio de  $\delta^{13}\text{C}$   $-35.27 \pm 1.72$  ‰ (n=8). Cinco individuos presentaron valores menores a -35 ‰ dentro de los cuales se encuentran el individuo capturado en la trampa de la estación A en la hipoclina (TrAHipo) y un individuo que al momento de colectarse sostenía a una *T. mitchelli* con los apéndices bucales (Fig. 8.5.1, Tabla 8.5.1). El promedio de *S. tulumensis* es  $\sim 1$  ‰ enriquecido respecto al promedio de *T. mitchelli* y 2.8 ‰ en relación con el Anfípodo (Hadziidae). Comparado con el isópodo cirolánido, *S. tulumensis* se encuentra  $\sim 2$  ‰ más empobrecido.

$\delta^{15}\text{N}$ .- El intervalo de valores de  $\delta^{15}\text{N}$  es de 4.95 a 8.43 ‰ con un promedio de  $\delta^{15}\text{N}$   $6.71 \pm 0.97$  ‰ (n=8). El individuo con  $\delta^{15}\text{N}$  más empobrecido fue colectado mientras sostenía un individuo de *T. mitchelli* con los apéndices bucales y fue el único individuo con composición menor a 5 ‰. En contraste el individuo capturado con la trampa carroñera presentó el segundo valor más enriquecido de  $\delta^{15}\text{N}$  (Fig. 8.5.1, Tabla 8.5.1). El promedio de *S. tulumensis* es  $\sim 4.7$  ‰ enriquecido respecto al promedio de *T. mitchelli* y 6.45 ‰ más enriquecido en relación con el Anfípodo (Hadziidae). Comparado con el Isópodo Cirolánido *S. tulumensis* se encuentra  $\sim 1.2$  ‰ más empobrecido.

Entre los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  existe una correlación positiva del 53%.

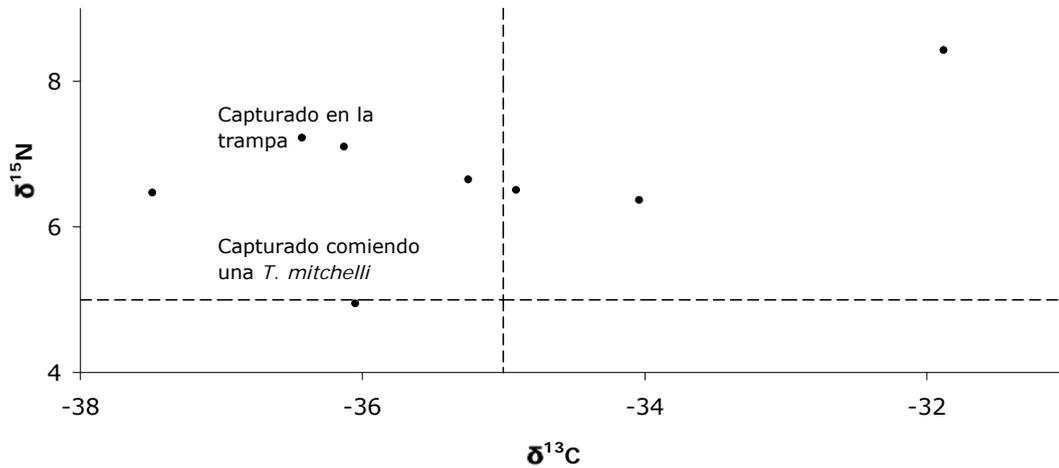


Figura 8.5.1. Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) de *Speleonectes tulumensis* en el sistema "Crustacea". Valores promedio de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (‰) de la fauna colectada en el sistema "Crustacea". La línea de división para  $\delta^{13}\text{C}$  delimita valores fotoautotróficos (> -35 ‰) de valores quimioautotróficos (< -35 ‰). La línea de división para  $\delta^{15}\text{N}$  indica valores quimioautotróficos de mar profundo (< 5 ‰) (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.*, 1994; Levin y Michener, 2002).

Tabla 8.5.1. Composición isotópica estable, media, desviación estándar e intervalo de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *Speleonectes tulumensis* y de cada uno de los ocho individuos colectados. Min-Max= Intervalo del mínimo al máximo.

	$\delta^{13}\text{C}$ ‰ (n)	$\delta^{13}\text{C}$ ‰ Min-Max	$\delta^{15}\text{N}$ ‰ (n)	$\delta^{15}\text{N}$ ‰ Min-Max
<i>Speleonectes tulumensis</i>	$-35.27 \pm 1.72$ (8)	-37.49 a -31.88	$6.71 \pm 0.97$ (8)	4.95 a 8.43
Estaciones C-D	-31.88		8.43	
	-37.49		6.47	
	-35.25		6.65	
	-36.13		7.1	
	-34.04		6.37	
	-34.91		6.51	
<i>Speleonectes tulumensis</i>	-36.05		4.95	

comiendo <i>T. mitchelli</i>				
<i>Speleonectes tulumensis</i> en trampa TrAHipo	-36.43		7.22	

### 8.6 Contenidos gástricos de *Speleonectes tulumensis*

Se realizó la disección del intestino anterior de dos ejemplares, sin embargo las observaciones al microscopio en búsqueda estructuras de otros organismos fueron infructuosas ya que no se ha observó alimento en el intestino anterior (ver sección 7.6 y Apéndice 5). Revisando la morfología del ejemplar EM24698B se observó un filamento de color negro que se extendía desde el escudo cefálico a la altura del atrium oris hasta el segundo segmento del tronco (Fig. 8.6.1), así como pigmentación oscura en el artium oris (Fig. 8.6.2). Dichas características nunca se habían observado en otros ejemplares y no existe mención de ello en la literatura. La disección y posterior observación al microscopio óptico reveló por lo menos dos tipos de filamentos. El primer tipo es un filamento "plano" y el segundo es cilíndrico con los extremos "deshilachados" (Fig. 8.6.3). Se reconoció una estructura cilíndrica con una protuberancia en forma de espina (Fig. 8.6.4).



Figura 8.6.1. Vista dorsal del ejemplar EM24698B mostrando tubo gástrico con contenido alimenticio.



Figura 8.6.2. Vista ventral del ejemplar EM24698B mostrando Atrium oris.

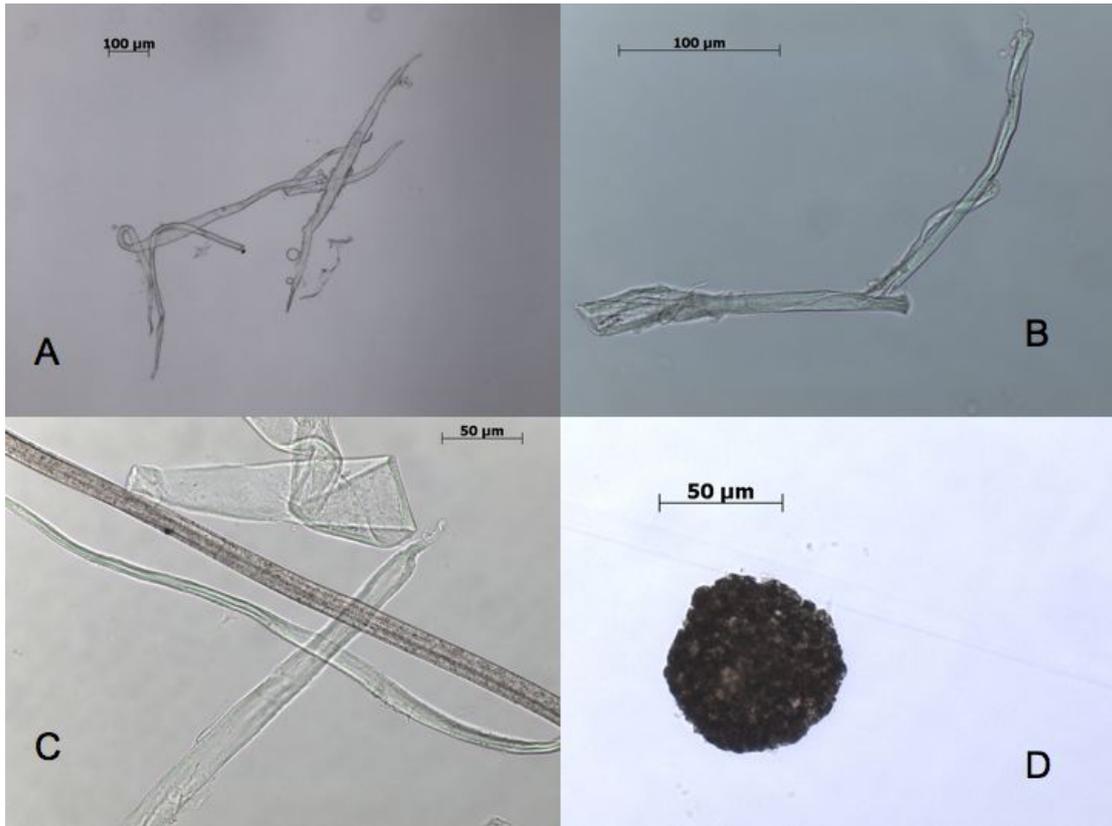


Figura 8.6.3. Contenido gástrico del ejemplar EM24698B. A) Filamentos; B) Filamento "deshilachado"; C) Filamentos "planos"; D) Detrito.

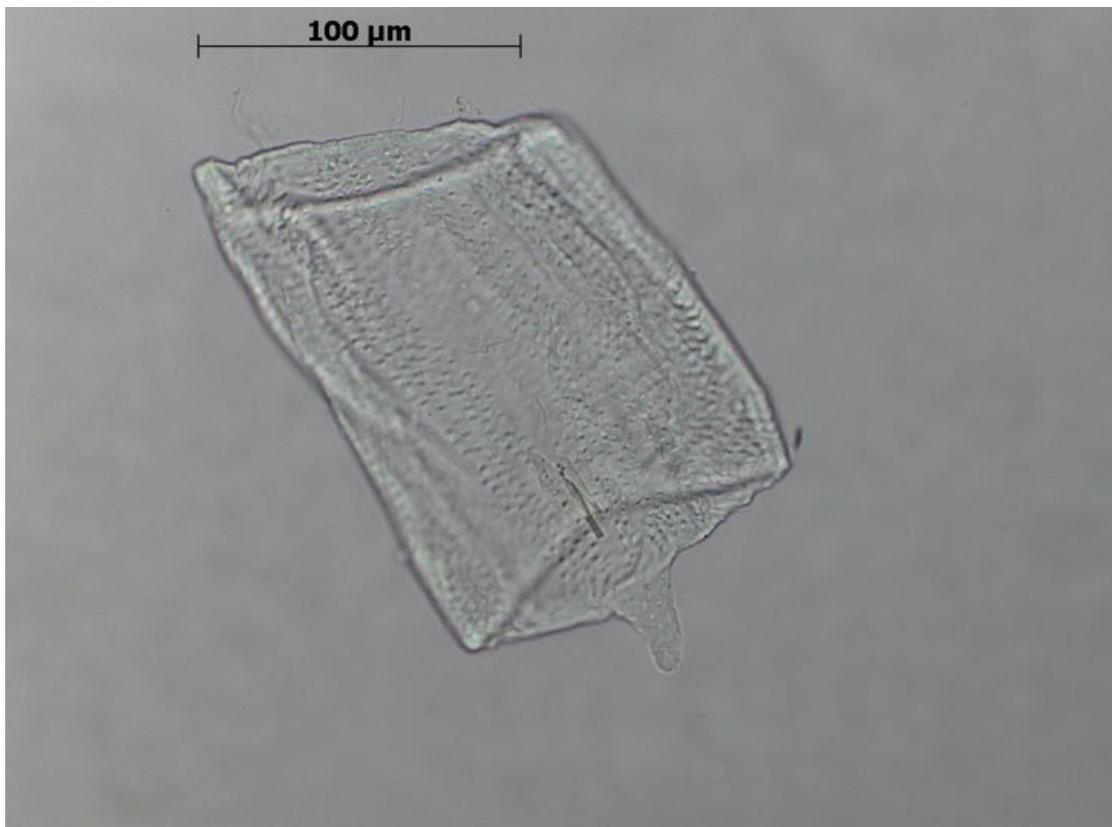


Figura 8.6.4. Contenido gástrico del ejemplar EM24698B, estructuras cilíndrica con una pequeña protuberancia en forma de espina.

### 8.7 Escenarios de la dieta potencial y posición trófica de *Speleonectes tulumensis*

La figura 8.7.1 muestran el promedio  $\pm 1$  desviación estándar de la composición isotópica estable  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de toda la fauna colectada, así como la dieta potencial de *S. tulumensis*, señalada con línea punteada, en el sistema "Crustacea". La dieta potencial de *S. tulumensis* se traslapa con los intervalos de *T. mitchelli* de la hipoclina (Hipo), de la estación 16 (TYE16), las capturadas en la trampa carroñera en la epiclina de la estación A (TYTrAEpi) y del anfípodo. Sin embargo no muestra traslape con *T. mitchelli* de la haloclina ni *T. mitchelli* del resto de la epiclina (Fig.8.7.1).

*T. mitchelli* de la hipoclina (Hipo) y de la estación 16 (TYE16) presentan valores muy similares (Tabla 8.6.1, Fig.8.6.1 y Fig.8.7.1) lo cual sugiere que son un mismo grupo de *T. mitchelli* de la hipoclina.

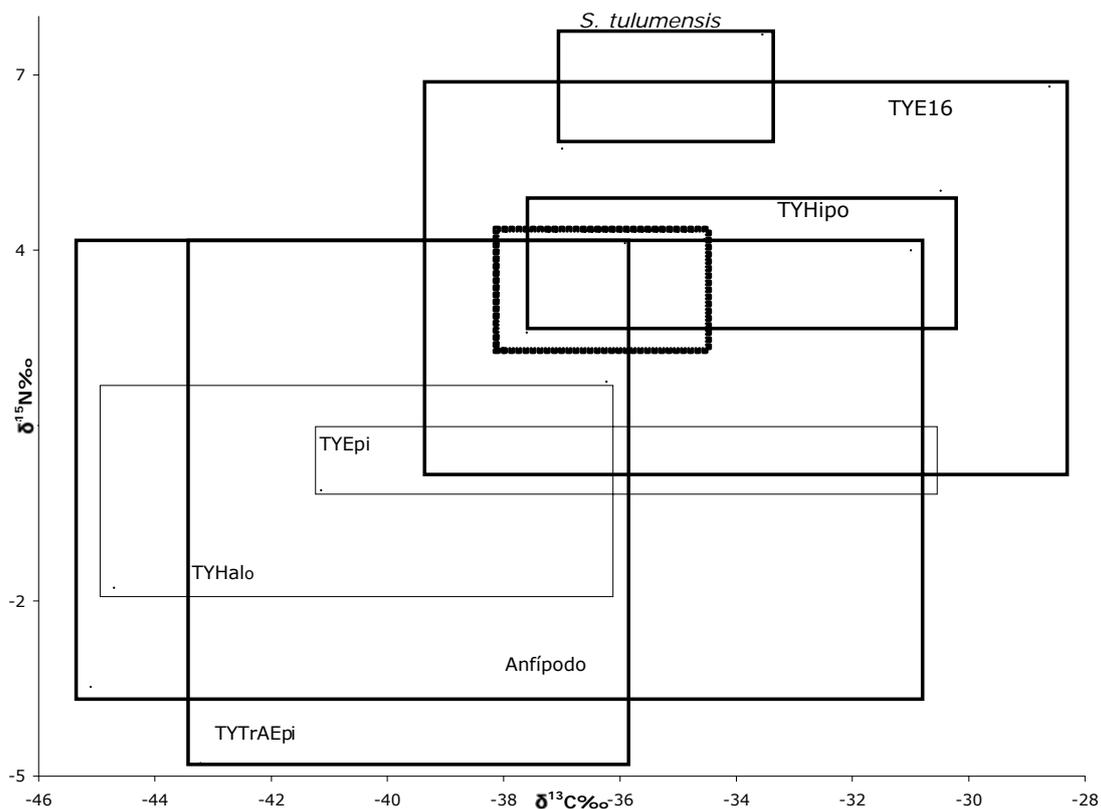


Figura 8.7.1. Promedios  $\pm 1$  desviación estándar de composiciones de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *Speleonectes tulumensis* y fauna asociada en el sistema "Crustacea". La línea punteada representa el intervalo de la dieta potencial de *S. tulumensis* una vez hecha la corrección por fraccionamiento trófico de 1 ‰  $\delta^{13}\text{C}$  y 3.5 ‰  $\delta^{15}\text{N}$ . Línea sólida oscura representan promedios  $\pm 1$  desviación estándar de la composiciones de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de la dieta potencial de *S. tulumensis*.

## Caso 1 tres fuentes

La representación geométrica del análisis isotópico de la dieta de *S. tulumensis* muestra que los promedios de las tres fuentes potenciales, *T. mitchellii* hipoclina, *T. mitchellii* estación 16 y anfípodos, no conforman un triángulo dentro del cual se encuentre *S. tulumensis* (Fig. 8.7.2) sugiriendo que la dieta no se compone de tres fuentes.

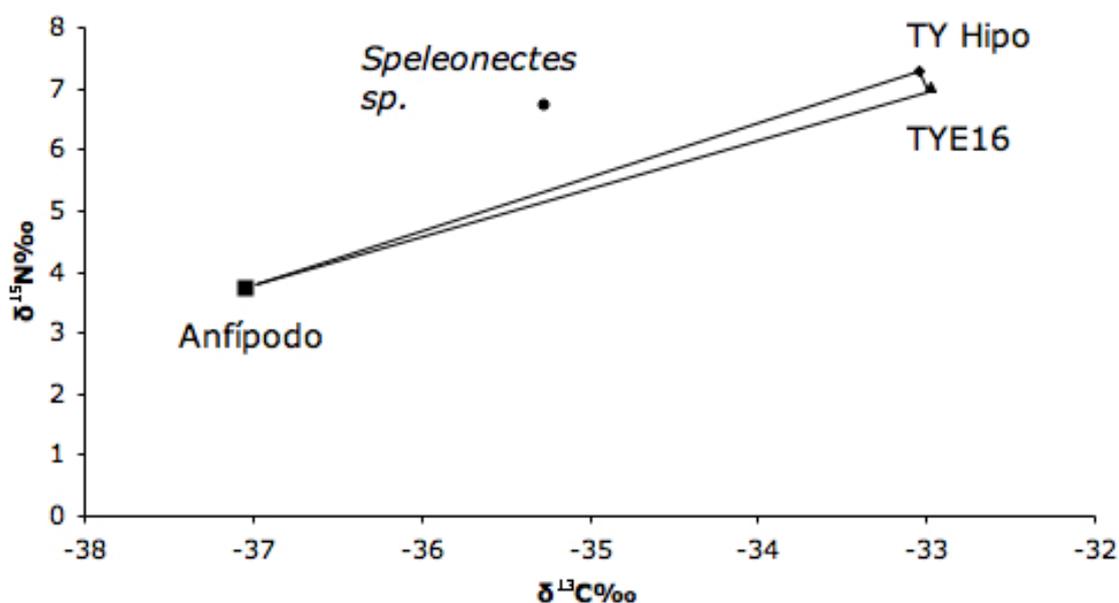


Figura 8.7.2. Composición isotópica  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las tres fuentes potenciales de alimento de *S. tulumensis* con corrección por fraccionamiento trófico. TY Hipo= *T. mitchellii* hipoclina; TYE16= *T. mitchellii* estación 16.

El cálculo con el modelo ISOERROR 1.04 para tres fuentes, *T. mitchellii* hipoclina, *T. mitchellii* estación 16 y anfípodos, arroja soluciones no realistas, lo cual refuerza el resultado del análisis geométrico de que la dieta de *S. tulumensis* no se conforma por esas tres fuentes.

## Caso 2 tres fuentes

Considerando que *T. mitchelli* de la hipoclina (TYHipo) y de la estación 16 (TYE16) son un mismo grupo de *T. mitchelli* de la hipoclina, la dieta potencial de *S. tulumensis* podría estar compuesta por dicho grupo, el anfípodo y las *T. mitchelli* capturadas en la en la trampa de la Estación A en la epiclina (TYTrAEpi).

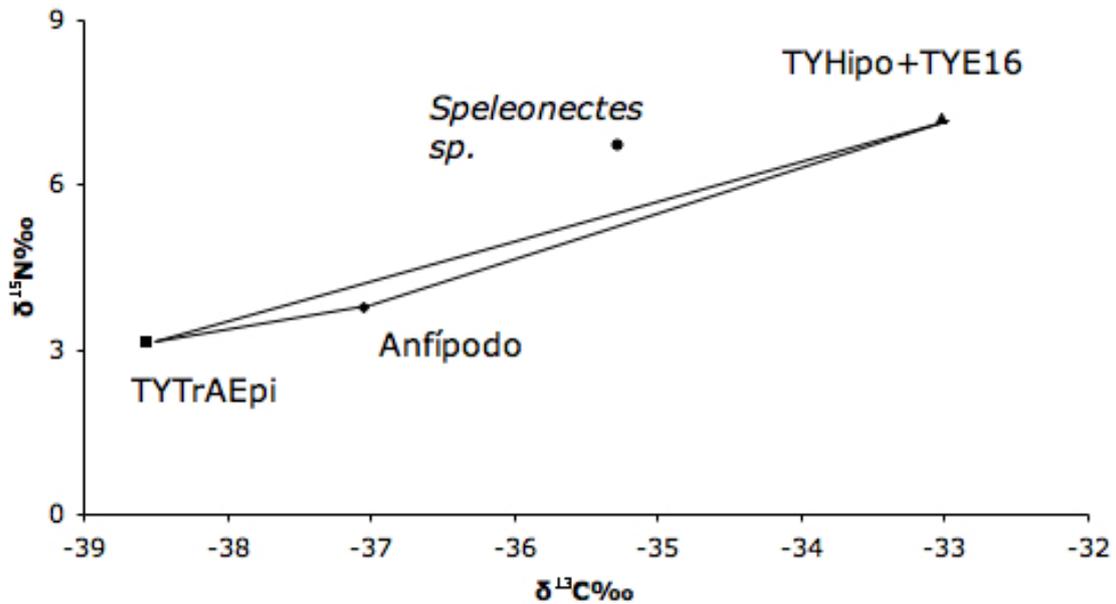


Figura 8.7.3. Composición isotópica  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las tres fuentes potenciales de alimento de *S. tulumensis* con corrección por fraccionamiento trófico. TY Hipo+TYE16= promedio de *T. mitchellii* hipoclina y *T. mitchellii* estación 16; TYTrAEpi= *T. mitchellii* capturadas en la trampa de la Estación A en la epiclina.

La representación geométrica del análisis isotópico de la dieta de *S. tulumensis* muestra que los promedios de las tres fuentes potenciales, *T. mitchellii* hipoclina (TYHipo) + estación 16 (TYE16), anfípodos y *T. mitchelli* capturadas en la trampa de la Estación A en la epiclina (TYTrAEpi) no conforman un triángulo dentro del cual se encuentre *S. tulumensis* (Fig. 8.7.3) sugiriendo que la dieta no se compone de tres fuentes.

El cálculo con el modelo ISOERROR 1.04 para tres fuentes, *T. mitchellii* hipoclina (TYHipo) + estación 16 (TYE16), anfípodos y *T. mitchelli* capturadas en la trampa de la Estación A en la epiclina (TYTrAEpi), arroja soluciones no realistas, lo cual refuerza el resultado del análisis geométrico de que la dieta de *S. tulumensis* no se conforma por esas tres fuentes.

### Caso 3 dos fuentes

Considerando que *T. mitchelli* de la hipoclina (TYHipo) y de la estación 16 (TYE16) son un mismo grupo de *T. mitchelli* de la hipoclina, la dieta potencial de *S. tulumensis* podría estar compuesta por dicho grupo y el anfípodo.

El cálculo con el modelo ISOERROR 1.04 para tres fuentes, *T. mitchellii* hipoclina (TYHipo) + estación 16 (TYE16) y el anfípodos sugieren que *S. tulumensis* se

alimenta en promedio 44.14907 % de *T. mitchellii* y 55.85093 % de anfípodos con un 95 % de confianza y un error estándar de 0.7211.

#### Caso 4 dos fuentes

Considerando que no existe diferencias en la dieta entre grupos de *T. mitchellii* por su sitio de colecta en el sistema "Crustacea", la dieta potencial *S. tulumensis* podría estar compuesta por dicho grupo y el anfípodo (Fig. 8.7.4).

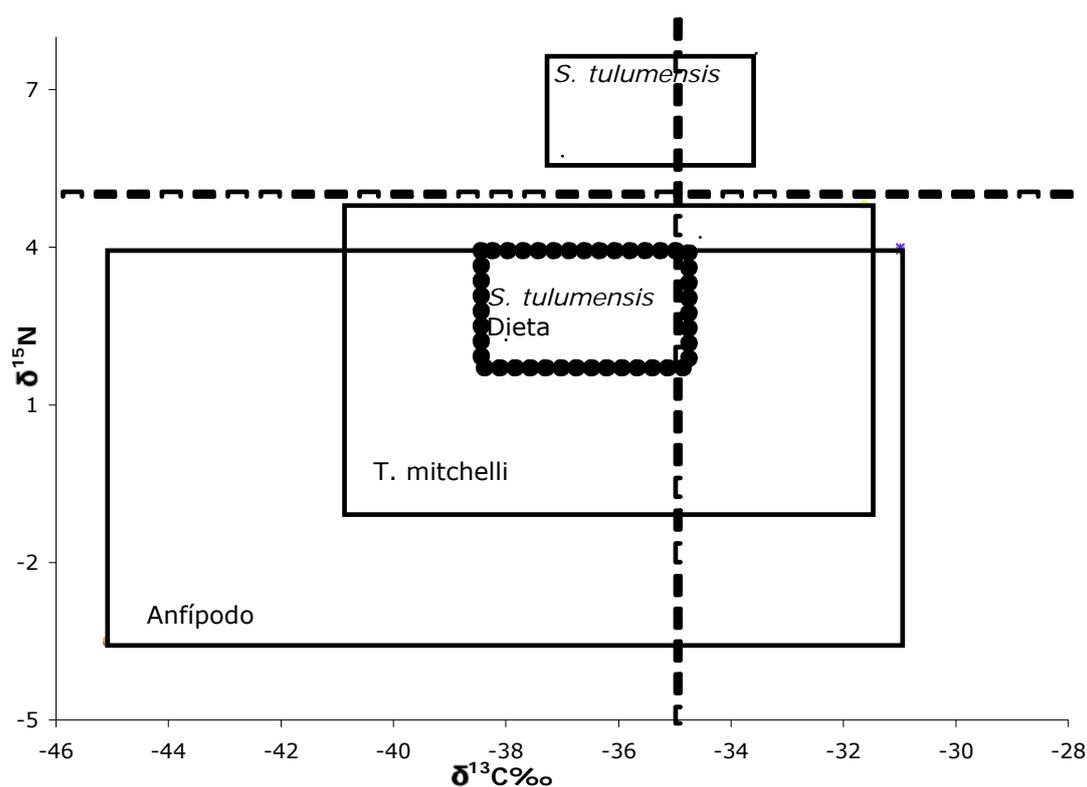


Figura 8.7.4. Promedios  $\pm 1$  desviación estándar de composiciones de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *S. tulumensis*, *T. mitchellii* y anfípodo en el sistema "Crustacea". La línea punteada representa el intervalo de la dieta potencial de *S. tulumensis* una vez hecha la corrección por fraccionamiento trófico de 1 ‰  $\delta^{13}\text{C}$  y 3.5 ‰  $\delta^{15}\text{N}$ . Línea sólida oscura representan promedios  $\pm 1$  desviación estándar de la composiciones de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de la dieta potencial de *S. tulumensis*. La línea discontinua de división para  $\delta^{13}\text{C}$  delimita valores fotoautotróficos ( $> -35$  ‰) de valores quimioautotróficos ( $< -35$  ‰). La línea discontinua de división para  $\delta^{15}\text{N}$  indica valores quimioautotróficos de mar profundo ( $< 5$  ‰) (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.*, 1994; Levin y Michener, 2002).

El cálculo con el modelo ISOERROR 1.04 para dos fuentes, *T. mitchellii* y el anfípodos, arroja soluciones no realistas lo que sugieren que la dieta de *S. tulumensis* está constituida por fuentes adicionales no consideradas en el análisis.

## 9.-Discusión

### 9.1 La especie morfológica

Desde la descripción original de Yager (1987) hasta la fecha la información publicada sobre *Speleonectes tulumensis* reporta que la talla puede ser mayor a 27.6 mm llegando hasta 30.2 mm, que el número de segmentos del tronco puede ser hasta 38 y que la longitud de las furcas caudales puede ser hasta tres veces mayor que el segmento anal (Yager, 1987; Felgenhauer *et al.*, 1992; Yager y Carpenter, 1999; Koenemann *et al.*, 2006). Se debe señalar que el número de localidades donde se ha colectado *S. tulumensis* son el sistema AktunHa/Carwash (localidad tipo), y el sistema naranjal ambos en el área de Tulum. En el sistema "Crustacea" la localidad más norteña de Quintana Roo los ejemplares de *Speleonectes* han generado una gran controversia en torno a su identidad ya que tiene una talla y un número de segmentos en el tronco que superan los registros de *S. tulumensis*. Sin embargo, no muestra caracteres diagnósticos diferentes con suficiente peso para separarla en una especie diferente, aunque tal vez se pudiera hablar de una variedad o subespecie *S. tulumensis* var. *robustus*. El escaso conocimiento ecológico y ontogenético dificultan la discusión ya que se sugiere que el número de segmentos aumenta con la edad (Yager, 1981; Schram, 1986) y que la talla puede estar sujeta a la disponibilidad de alimento (Koenemann *et al.*, 2006). Se requiere una descripción morfológica de *S. tulumensis* a lo largo y ancho del área de distribución.

El modelo exponencial de la figura 8.1.2 sugiere que el desarrollo de los remipedios primero incrementa el número de segmentos y posteriormente la talla, probablemente en función del recurso alimento, lo cual explicaría el solapamiento de las somitas. El modelo exponencial fue reportado por Koenemann y colaboradores (2006) para el grueso de datos de todos los especímenes de Remipedia disponibles en las colecciones internacionales, sugiriendo que la variación en el número de somitas es mayor en individuos adultos de tallas grandes y que la talla ocupa un continuo desde los individuos pequeños con 14 somitas hasta los individuos grandes con más de 40 somitas y que la mayor variación en la talla se observa en individuos con 29 somitas. Sin embargo, Koenemann *et al.* (2006) no reporta la ecuación de su modelo. La base de datos del presente estudio únicamente cuenta con un individuo de 29 somitas (9.2 mm) proveniente de la localidad tipo lo que dificulta una comparación directa. El presente estudio registró la mayor variación de la talla en individuos con 38 somitas con una diferencia de hasta diez milímetros.

Aparentemente las somitas presentan un crecimiento alométrico, es decir que cambia la forma debido a que las proporciones entre las partes no se conservan durante el crecimiento, siendo más angulosas en un inicio y al crecer el principal cambio se da a lo largo y en menor medida a lo ancho perdiendo la forma aguda, sobrelapandose con las somitas vecinas pero también reduciendo la exposición de las apéndices natatorios. La diferencia morfológica entre las somitas anteriores (1 a ~20) y posteriores sugiere que la zona de crecimiento (adición de segmentos) se encuentra en la región posterior del tronco y anterior al llamado segmento anal.

## **9.2.. El Hábitat**

### **9.2..1 El hábitat sus características y sus procesos**

El sistema "Crustacea" es un típico ecosistema anquihalino de acuerdo con la definición de Stock *et al.* (1986). El pasaje muestreado a lo largo del transecto y estaciones de muestreo presenta tres capas de agua estratificadas por salinidad. La epiclina y la haloclina presentan patrones opuestos en salinidad y profundidad como se mencionó en la sección 8.2. La haloclina disminuye en profundidad de la estación A a D, dirección SW-NE, lo que sugiere que la conexión con la laguna arrecifal se encuentra en dirección NE siendo la estación D la más cercana al manantial. El incremento progresivo de salinidad de la epiclina y la disminución de salinidad de la haloclina a lo largo del transecto es congruente con la idea de que la estación D se encuentra más cerca de la conexión con la laguna arrecifal.

La zona de mezcla o haloclina presenta una salinidad intermedia  $25.8 \pm 2.4$  g/L ( $n=4$ ) es lineal y delgada ( grosor  $\sim 0.5$  m) correspondiente al Tipo A y con un segmento base no lineal correspondiente al Tipo D, la hipoclina es isohalina (Beddows, 2004). Se debe mencionar que el grosor de la haloclina es constante a lo largo de las estaciones lo que sugiere que el cabalgamiento de las capas de agua no es significativo en la escala de resolución de profundidad de la sonda multiparámetro ( $\pm 0.45$  m).

En cuanto al perfil de temperatura se identifica una inversión de temperatura, la epiclina presenta menor temperatura que la hipoclina, lo cual es evidencia de la intrusión salina reflejando la temperatura del agua costera calentada por el sol. Adicionalmente la columna de agua presenta una "excursión térmica" (*sensu* Beddows, 2004). Término usado para definir capas de agua con mayor temperatura que la capa de agua inmediatamente inferior. Perfiles de temperatura con valores

máximos en la haloclina fueron reportados por primera vez por Stoessell et al., (2002). Beddows (2004) identificó dos tipos de perfiles: Tipo 1 y Tipo 2. El Tipo 1 se presenta dentro de la haloclina en tanto el Tipo 2 se presenta por debajo de la base de la haloclina. La excursión térmica registrada en el sistema "Crustacea" corresponde al Tipo 2. La excursión térmica debe responder probablemente a la advección del calor de la capa de agua marina, a que dicho segmento de la hipoclina presenta una circulación de mayor velocidad que le da menor tiempo de residencia en contraste con el segmento inferior de la hipoclina y que por lo tanto tiene menor intercambio de calor con la matriz de roca del acuífero (Beddows, 2004). Se debe hacer notar que a escala regional la diferencia entre la temperatura mínima y máxima de la hipoclina es aproximadamente de 0.2 °C (Beddows, 2004) en tanto la diferencia en "Crustacea" es de 0.36 a 0.38 °C en las estaciones B,C,D y de 0.78 °C en la estación A.

De acuerdo con Beddows (2004) el segmento superior de la hipoclina denominado "shallow saline shuttle" avanza tierra adentro y retrocede hacia el mar en función de tres factores: las mareas semidiurnas, el nivel del mar y el flujo rasurado (i.e. sheared flow) de la epiclina y la hipoclina.

El oxígeno disuelto (OD) en toda la columna de agua se encuentra dentro del intervalo de hipoxia (2.54 a 0.20 mg/L,  $\pm 0.20$  mg/L precisión de la sonda) debido a la intensidad del proceso de respiración generando un ambiente reductor. La concentración de OD muestra un decremento en la haloclina de la estación D a la A sugiriendo que la estación D es la más cercana al mar en concordancia con la evidencia aportada por la salinidad y la temperatura. De tal forma que la concentración de OD en la haloclina de la estación D es una fracción (~ 30% sat) del oxígeno que tenía el agua al entrar de la laguna arrecifal a la cueva. En la haloclina de la estación C es posible discernir entre la concentración (0.34 mg/L) y el error instrumental ( $\pm 0.20$  mg/L precisión de la sonda) en tanto el OD en la haloclina de las estaciones A y B se encuentra completamente agotado o en un intervalo de disoxia extrema. La distancia entre la estación C y D es aproximadamente de 100 m y haciendo un calculo grosero se puede decir que el consumo de OD entre la estación C y D es de 2.20 mg/L. En tanto la distancia en línea recta de la estación D a la laguna arrecifal es de aproximadamente 500 m y la concentración de OD al 100 % sat fue  $8.50 \pm 0.2$  mg/L de tal forma que el consumo de OD al llegar a la estación D había sido teóricamente 5.96 mg/L con una tasa de 1.1 mg/L cada 100 m que es

menor al consumo entre la estaciones C y D (2.20 mg/L) sugiriendo que dicho segmento de la cueva presenta una tasa de respiración alta.

El presente análisis del OD como parámetro no conservativo en la columna de agua a lo largo de las cuatro estaciones y la evidencia de salinidad y temperatura sugiere que la dinámica de la haloclina tiene una fuerte relación con el "shallow saline shuttle". Se debe mencionar que el estudio de Beddows se limitó a estudiar la dinámica de la epiclina y la hipoclina pero no midió la dinámica de la haloclina. Probablemente la haloclina sea parte del "shallow saline shuttle". La similitud entre la concentración de OD en la epiclina y haloclina de la estación D sugiere cabalgamiento en escala de centímetros (Beddows, 2004).

El equilibrio pH es conducido por complejos procesos biogeoquímicos que involucran una disolución constante de la roca caliza y actividad microbiológica, principalmente en la haloclina ya que el cambio brusco de densidad genera una barrera física que es eficiente en retener MO particulada la cual es remineralizada por consorcios de bacterias. El agua marina es una solución amortiguadora dominada por el sistema CO<sub>2</sub>-carbonatos, sin embargo también participan hidróxidos, boratos, silicatos, fosfatos y sulfatos en este equilibrio. De tal manera que se esperaría un pH constante en la columna de agua y que los cambios que los procesos biogeoquímicos pudieran producir fueran neutralizados. Sin embargo, el perfil muestra variación principalmente en la haloclina debido a la intensidad de la respiración. La estación D al estar más cerca de la comunicación con el mar debe presentar mayor reserva alcalina, en tanto en la estación A debe tener menor reserva alcalina y probablemente la reducida o nula concentración de oxígeno disuelto provoca que la mineralización de la MO este dominada por la fermentación y respiración anaeróbica que produce ácidos orgánicos y ácido sulfhídrico (H<sub>2</sub>S) que bajan el pH, en comparación con la estación D en la cual el oxígeno disuelto permite que el proceso dominante de la mineralización de la MO sea la respiración aerobia y no la fermentación teniendo menor efecto sobre el pH.

La actividad biológica provoca la conversión del carbonato a bicarbonato, y es el bicarbonato el que regula los cambios de pH. La acidificación avanza hasta que se alcanza la constante de solubilidad, donde la roca se disuelve y aporta carbonato al sistema, en consecuencia el cambio de pH se neutraliza. Pero debido a que predomina la respiración y fermentación se produce CO<sub>2</sub> y ácidos orgánicos y H<sub>2</sub>S que reducen el pH como se mencionó anteriormente. Otros procesos que reducen el

pH en los sistemas acuáticos son la oxidación del  $\text{NH}_4$  (nitrificación) y la oxidación de  $\text{H}_2\text{S}$ , en contraste con procesos que incrementan el pH y la alcalinidad como la denitrificación de  $\text{NO}_3$  a  $\text{N}_2$ , la reducción de  $\text{H}_2\text{SO}_4$  a  $\text{H}_2\text{S}$  y la reducción de hierro y manganeso (Fenchel y Finlay, 1995; Wetzel, 2001). Adicionalmente, existe la disolución de las rocas calizas con composiciones mineralógicas diferentes como calcita, aragonita y dolomita lo cual genera equilibrios complejos que dificultan el entendimiento de la capacidad amortiguadora de la gran reserva alcalina de los sistemas kársticos (Stoessell *et al.*, 1993).

### **Nutrientes**

El sílice de manera general es abundante al igual que en otros sistemas acuáticos de la península de Yucatán (Alcocer *et al.*, 1998, Herrera-Silveira *et al.*, 1998). Sin embargo, en la columna de agua no es homogéneo ya que la epiclina ( $44.61 \mu\text{M}$ ) muestra una mayor concentración que la hipoclina ( $23.78 \mu\text{M}$ ) lo cual pudiera deberse a que la composición del agua con origen meteórico (epiclina) se ve modificada por el aporte de silicatos contenidos en la roca al disolverse, en tanto la composición de agua de origen marino (hipoclina) muestra una modificación proporcionalmente menor. Lo anterior permite considerar a los silicatos como un trazador potencial en el acuífero (Merino com. per)

El nitrato es la forma de nitrógeno más abundante con un máximo de  $4.6 \mu\text{M}$  (Fig. 8.2.13), que es más bajo que los valores para áreas no habitadas y no contaminadas por nitrógeno en Yucatán (Pacheco y Cabrera, 1997, Marín y Perry, 1994). Aguas subterráneas de Yucatán con evidencia de concentraciones de nitrato producto de contaminación han sido reportados por Marín y Perry (1994), Pacheco y Vázquez (1992),  $1129 \mu\text{M}$  y  $1343 \mu\text{M}$  respectivamente, por lo que se descarta que el sistema "Crustacea", presenta contaminación. Por el contrario las concentraciones de nutrientes sugieren un estado oligotrófico. El Nitrato está en el límite inferior o por debajo del intervalo reportado por Alcocer y colaboradores (1999), para cuevas de la zona de Tulum en Quintana Roo, aproximadamente unos 160 Km al sur de "Crustacea".

La concentración de amonio ( $0.77$  a  $1.35 \mu\text{M}$ ) es menor a la reportada por Alcocer y colaboradores (1999) pero mayor a lo reportado por Pohlman *et al.*, (1997) en los sistemas la zona de Tulum (Tabla 9.1).

Como se mencionó en la sección 8.2 en la transición entre epiclina y haloclina donde se da la interfase oxic-anóxica el nitrato es la forma de nitrógeno en mayor

concentración. La razón por la cual el  $\text{NO}_3$  muestra un máximo en la interfase oxi-anóxica es que en la presencia de  $\text{O}_2$  el nitrato es producido por bacterias nitrificantes a partir de la oxidación de  $\text{NH}_4$  que se difunde de la zona anóxica. Al mismo tiempo, en sistemas químicamente estratificados, en la zona mínimo o nulo oxígeno aumentan el amonio y nitrito al ser reducido el  $\text{NO}_3$  por denitrificación como ha sido demostrado en lagos estratificados y Fiordos (Fenchel y Finlay, 1995). El pico de  $\text{NO}_3$  fue interpretado como evidencia indirecta del proceso quimioautotrófico de nitrificación en sistemas anquihalinos (Pohlman et al., 1997). Adicionalmente la epiclina probablemente recibe MOP de la selva que es remineralizada tanto en la epiclina como en la haloclina lo que explica que la concentración sea mayor en dichos estratos en comparación con la hipoclina. Sin embargo, debe tomarse en cuenta que la sucesión microbiana/metabólica basada en la acumulación de MO esta controlada cuantitativamente por dos factores. El primero es la disponibilidad de aceptores de electrones. En el caso del agua de mar el sulfato es un elemento abundante capaz de oxidar dos moles de glucosa por mol sulfato pero que su demanda como nutriente estructural es baja. En contraste el nitrato en general es un nutriente poco abundante y con alta demanda que es consumido tanto por denitrificadores bajo condiciones anóxicas y disóxicas como por heterótrofos. De tal forma que la denitrificación es un proceso cuantitativamente menor que la reducción del sulfato en relación a la oxidación de MO. El segundo factor es la disponibilidad de sustratos orgánicos a diferentes profundidades. Como ha sido demostrado en estuarios (Sorensen *et al.* 1979).

A pesa de que el potencial redox de la pareja  $\text{SO}_4/\text{H}_2\text{S}$  es muy bajo (-516 mV) en comparación con la pareja redox  $\text{NO}_3/\text{NO}_2$  (+0.43 mV) y que requiere inversión de energía la ventaja reside en que el sulfato es abundante en la naturaleza especialmente en el agua de mar donde las concentraciones típicas son de 28 mM y el nitrato es escaso (Fenchel y Finlay, 1995). Adicionalmente la energía que se invierte proviene de la fermentación, en el caso de *Desulfovibrio* realiza ambos metabolismos lo que lo vuelve una bacteria sumamente exitosa en este tipo de ambientes limitados en nitrógeno. Adicionalmente se debe señalar que en presencia de  $\text{O}_2$  los organismo quimioautótrofos o quimiolitótrofos que oxidan compuestos inorgánicos reducidos ( $\text{NH}_4$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  y  $\text{CH}_4$ ), la oxidación de amonio también puede llevar a cabo con nitrato como aceptor de electrones (Schouten *et al.*, 2004). En el ciclo de la MO el circuito microbiano debe jugar un papel clave en sistemas disóxicos como "Crustacea".

El FRD se encuentra en concentraciones bajas, al igual que lo han mostrado otros estudios en la zona de Tulum (Alcocer *et al.*, 1999; Alcocer *et al.*, 1998) debido a la presencia de altas concentraciones de carbonato de calcio disociado en iones  $\text{Ca}^{2+}$  y  $\text{CO}_3^{2-}$  que favorece su co-precipitación. La concentración en la epiclina es menor que en la hipoclina (Fig. 8.2.20) y la relación N:P (21.6:1) muestra que el FRD es el nutriente limitante. En tanto la hipoclina con una relación N:P 4.6:1 muestra que el nutriente limitante es el nitrógeno. Por tal motivo el FRD es el nutriente limitante en sistemas kársticos (Margalef, 1983). De acuerdo con Schmitter-Soto *et al.* (2002) y Alcocer *et al.* (1999), el FRD los cenotes de la península de Yucatán se encuentran en un rango de ultraoligotrofia a oligotrofia, lo cual concuerda con las evidencias de la epiclina pero no de la hipoclina. la concentración de FRD en la hipoclina sugieren que la co-precipitación con el  $\text{CaCO}_3$  es menor en la hipoclina que en la epiclina (Merino com. per.)

Tabla 9.1. Concentración de Nutrientes ( $\mu\text{M}$ ) en Sistema Anquihalinos. ND=No hay Dato; dld=debajo del limite de detección.

Localidad	Tipo de Sistema Anquihalino	Estrato	$\text{NH}_4$	$\text{NO}_2$	$\text{NO}_3$	P- $\text{PO}_4$	$\text{SiO}_2$	Referencia
Calica Chico y Angelita	Cenote Léntico	Mixolimnion	ND	ND	150-170	ND	ND	Stoeselle et al. 1993
Nohoch Hol	Cenote Léntico	Mixolimnion	1.30	0.30	34.50	dld	94.60	Torres-Talamante 2006
		Haloclina	16.7	0.20	4.70	0.0	312.0	
		Monimolimnion	9.28	0.20	0.11	0.097	160.1	
Carwash/Cristal/Mayan Blue/Nohoch/ Casa	Cueva	ND	1.47-8.32	0.87	4.14-84.11	0.65	17.52-222.18	Alcocer et al. 1999
Mayan Blue	Cueva	Haloclina	ND	ND	23	ND	ND	Stoeselle et al. 1993
Mayan Blue	Cueva	Epiclina	0-0.02	0.02	2.92	ND	ND	Pohlman et al. 1997
		Haloclina	ND	6.7	6.32-18.64	ND	ND	
		Hipoclina	ND	0.07	5.79	ND	ND	
Crustacea	Cueva	Epiclina	1.14	0.06	3.56	0.22	44.61	Este estudio
		Haloclina	1.35	0.12	1.62	0.58	31.00	
		Hipoclina	0.77	0.09	1.53	0.52	23.78	

Si bien las concentraciones de nutrimentos corresponden a sistemas oligotróficos (Alcocer *et al.*, 1999; Herrera-Silveira *et al.*, 1998), la forma de los

perfiles de las especies de nitrógeno inorgánico en Nohoch Hol no corresponde a la esperada para un sistema oligotrófico, sino a las de uno eutrófico (Wetzel, 2001). Como se menciona mas adelante, en la discusión de fitoplancton y bacterioplancton, los perfiles fisicoquímicos y biológicos sugieren la ocurrencia de procesos relacionados con niveles tróficos altos.

### $\delta^{13}\text{C}$ CCID

Los valores de la composición isotópica estable  $\delta^{13}\text{C}$  del CID muestran un enriquecimiento progresivo con relación a la profundidad y salinidad (Fig. 8.2.19) pero debe recordarse que en el sistema "Crustacea" la estratificación separa dos capas de agua con orígenes completamente diferentes y por tanto con condiciones iniciales de  $\delta^{13}\text{C}$ CCID muy distintas.

La epiclina es la capa más empobrecida con  $-12.32 \pm 0.9$  ‰ (n=4). Sin embargo, muestra un enriquecimiento progresivo de la estación A a la D ( $-13.35$  a  $-11.29$  ‰). La evolución química de agua subterránea se modeló en el acuífero de Florida cuantificando la transferencia de masa (mmol/kg) de las fuentes al agua resultante de acuerdo con la ecuación siguiente: agua de lluvia ( $\delta^{13}\text{C} = -7$  ‰) +  $0.42\text{CH}_2\text{O}$  ( $\delta^{13}\text{C} = -25$  ‰) +  $1.42$  Calcita ( $\delta^{13}\text{C} = 0$  ‰) +  $0.24$  Dolomita ( $\delta^{13}\text{C} = 0$  ‰) +  $1.79$   $\text{H}_2\text{CO}_3$  ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2} = -25$  ‰) +  $0.21$  Na-smectita = agua resultante ( $\delta^{13}\text{C} = -12.7$  ‰) (Katz *et al.*, 1998) lo cual concuerda con los valores obtenidos en la epiclina del sistemas "Crustacea". Siendo la remineralización de la MO un proceso más dominante en relación a la disolución de carbonatos (Katz *et al.*, 1998, Rullkotter, 2006). A su vez las estaciones A y B se encuentran más empobrecidas que las estaciones C y D lo que sugiere que en las estaciones más empobrecidas hay condiciones más reductoras donde domina la fermentación y la respiración anaerobia que liberan al medio  $^{12}\text{C}$  en contraste con las estaciones C y D donde el oxígeno puede permitir fijación de carbono vía Quimiosíntesis (oxidación de  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{NH}_4$ ) proceso que discrimina la incorporación del isótopo pesado (Peterson *et al.*, 1980; Schouten *et al.*, 2004, Rullkotter, 2006). Balances similares de los procesos antes mencionados deben ocurrir en la haloclina también.

El agua marina promedio tiene un valor de  $\delta^{13}\text{C}$ CCID ( $\text{CID}$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ) de 0 ‰ (IAEA, 1981) de tal forma que la desviación de dicho valor en la hipoclina ( $-4.62$  a  $-1.13$  ‰) se debe al balance entre los procesos respiración y fijación autotrófica (Williams *et al.*, 1981; Conway *et al.*, 1994). La hipoclina en las cuatro estaciones se encuentra empobrecida respecto del agua marina, siendo la estación C la de menor

empobrecimiento, en tanto las estaciones A, B y D presentan el mayor empobrecimiento. La desviación de la hipoclina responde a la remineralización de la MO el mayor empobrecimiento debido al aumento de condiciones reductoras en la secuencia de remineralización de la MO cerca del sedimento (reducción de nitrato, reducción de azufre y metanogénesis) (Rullkotter, 2006).

### $\delta^{18}\text{O}$

Al igual que en el  $\delta^{13}\text{C}$  la diferencia entre la epiclina y la haloclina e hipoclina se debe al origen de la capas como se demuestra con el  $\delta^{18}\text{O}$ . La epiclina tiene origen en la precipitación pluvial en tanto la hipoclina es de origen marino (IAEA 1981). La haloclina es una zona de mezcla dominada por el componente marino.

Se ha reconocido en cenotes lénticos de Yucatán que el estrato superior presenta un intervalo de  $\delta^{18}\text{O}$  -3.53 a -4 ‰ y  $\delta\text{D}$  -21.9 -19.7 a -12.0 ‰ que revela un agua dulce de origen meteórico ya que el  $\delta^{18}\text{O}$  de la lluvia en Yucatán es -3.224 ‰ y la relación  $\delta\text{D}=8.11\text{X } \delta^{18}\text{O}+ 10.4$  muestra que los valores caen a lo largo de la línea meteórica (Socci et al.2002). En contraste el agua de fondo del cenote tiene valores de  $\delta^{18}\text{O}$  1.28 a 0.78 ‰ y  $\delta\text{D}$  7.9 a 7.2 ‰ que corresponden a agua salada con origen marino que retiene identidad marina pero está modificada por disolución de calizas de diferente composición (Socci et al.2002). En concordancia las muestras de agua de pozo en dos niveles superficial y profundo revelan una capa superior  $\delta^{18}\text{O}$  -3.4 ‰ de recarga meteórica y en la profundidad  $\delta^{18}\text{O}$  -0.62 ‰ correspondiendo al agua de origen marino(Socci et al.2002).

### **Tamaño de grano y C%, N%, C/N, $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en sedimento**

El sedimento de las cuatro estaciones corresponde a granos finos donde predominan los limos mal clasificados, con una asimetría hacia los granos finos y con kurtosis gráfica mesocúrtica indicando una distribución normal. El tamaño de grano es importante en el contexto del contenido de MO ya que en las arenas hay mayor espacio intersticial que permite la acumulación de la MO en contraste con las arcillas que son prácticamente impermeables. El grado de clasificación del sedimento provee información sobre la energía a la que está expuesto. En "Crustacea" donde el flujo de agua es imperceptible el material se deposita *in situ* y no hay transporte resultando en sedimento mal clasificado y debido al proceso de disolución el tamaño de grano fino. Sin embargo el método gráfico en sedimentos carbonatados es

relativamente poco útil ya que el proceso dominante es el de la disolución y acreción de carbonatos (Milliman, 1974).

A pesar de que la estación D presenta el doble de arenas que el resto de las estaciones dicha característica no favorece la acumulación de MO. El sistema "Crustacea" es rico en MO expresada en términos de %C y %N en comparación con otros ambientes de cuevas en el mundo (Tabla 9.2), principalmente en términos de % de N que es el elemento con mayor demanda biológica. Uno de los factores que determina la preservación de la MO en sedimento, es la disponibilidad de oxígeno para continuar con la degradación, de tal forma que en la interfase sedimento agua de las cuatro estaciones las condiciones de anóxia o disóxia extrema favorecen la preservación de la MO. La tasa  $C/N_a$  en el sistema "Crustacea" indica una remineralización selectiva del nitrógeno.

Tabla 9.2. Composición elemental de sedimentos de cuevas secas e inundadas

Sistema	%C	%N	$C/N_a$	Referencia
<b>Anquihalino</b>				
CrackHouse	11.14	0.10	111.4	Sánchez 2008
NNC	11.14	0.01	1114	Sánchez 2008
BCC	0.35	0.07	5.0	Sánchez 2008
MB	4.58	0.03	152.6	Sánchez 2008
MB	0.10-1.90	ND	ND	Pohlman et al., 1997
Vaca HaB	11.16	1.35	8.2	Yager y Escobar en prep
VacaHa3	5.59	0.27	20.7	Yager y Escobar en prep
Crustacea EA	25.96	2.53	11.96	Este estudio
Crustacea EB	16.82	1.62	12.09	
Crustacea EC	23.57	2.29	12.03	
Crustacea ED	24.30	2.37	11.99	
<b>Marino</b>				
Tremies	3.30-3.50	0.34-0.38	10	Fichez, 1990
<b>Terrestre</b>				
Ozark	2.0-3.0	ND	ND	Graening, 2005
Cuevas Este	<1-4	ND	ND	Strayer, 1994
EUA				

En cuanto a la composición isotópica estable de carbono hay una correlación positiva de 74% entre el enriquecimiento isotópico y el aumento de % C de manera similar a lo reportado por Embar y colaboradores (1987) en marismas. La composición isotópica estable de carbono y nitrógeno de la MO en sedimento sugiere una mezcla de MO autóctona, producida en la columna de agua y en sedimento, con

MO alóctona, producida en la selva y en la laguna arrecifal en proceso de remineralización como se discute más adelante.

Resulta interesante el hecho de que el sedimento de las cuatro estaciones carece de azufre elemental lo que tal vez sugiera que el azufre permanece en circulación en la fase acuosa y gaseosa pero no llega a los sedimentos.

El papel de las bacterias del azufre en cuevas de disolución y ambientes hipóxicos ha sido revisado por varios autores (Brigmon y Morris, 1994; Fenchel y Finlay, 1995; Katz et al., 1998; Plumier y Sprinkle, 2001) poniendo de manifiesto el papel clave de bacterias mixotrofas como *Beggiatoa*, *Thiothrix* y *Desulfovibrio*.

### 9.2.2 El hábitat comparado

De manera general la haloclina y la hipoclina presentan condiciones similares a otras cuevas habitadas por remipedios (Tabla 5.2). Sin embargo, en el sistema "Crustacea" el hábitat de *S. tulumensis* se encuentra entre los de menor pH. Cottage Pond en la Isla Caicos en Bahamas presenta un pH de 6.59 a 6.63 donde se ha colectado los remipedios *Godzillus robustus*, *Kaloketos pilosus* y *Lasionectes entrichoma*. En tanto *Micropacter yagerae* en la Isla Providencia, Bahamas habita en un pH de 6.6. Se debe señalar que ambas localidades son muy diferentes en comparación con el sistema "Crustacea", ya que son cenotes o dolinas con extensión vertical y por tanto están expuestos en mayor grado al ingreso de MO alóctona proveniente de la vegetación circundante y producción primaria por fitoplancton en la zona fótica. Cottage pond ha sido caracterizado como un cenote léntico meromíctico (Torres-Talamante, 2006) cuyas condiciones son diferentes a los sistemas de cueva con extensión horizontal denominados como sistemas lóticos (Schmitter-Soto et al., 2002) donde el flujo es horizontal como en un río. Los sistemas anquihalinos lénticos meromícticos presentan de manera permanente una zona de transición oxi-anóxica en contraste con sistemas lóticos como "Crustacea", donde los pulsos de agua marina rica en oxígeno dependen del ciclo mareal y donde se genera un gradiente de OD dependiendo de la demanda biológica a lo largo de la cueva. El sistema "Crustacea", presenta un intervalo de OD de 2.5 a 0.2 mg/L de manera similar a las condiciones reportadas para otras cuevas habitadas por remipedios (Tabla 5.2). El hábitat con mayor concentración de OD es en la isla San Salvador en Bahamas

donde *S. epilimnius* sobrevive en concentraciones de 3-5 mg/L OD (Yager y Carpenter, 1999).

En cuanto a nutrientes el sistema "Crustacea" es similar a Bundera Sinkhole en Australia del oeste con 4  $\mu\text{M}$  de nitrato. En contraste el contenido de MO como %C en "Crustacea" es mucho mayor en comparación con Mayan Blues/Escondido en tanto el  $^{13}\text{C}$  es similar (Tabla 5.3)

### **9.3 Abundancia y Patrón de distribución espacial de *Speleonectes tulumensis* en el sistema "Crustacea"**

Abundancia El sistema "Crustacea" presenta una abundancia de atidos y remipedios inusualmente alta, *T. mitchelli* se encuentra en el orden de cientos de miles en tanto *S. tulumensis* se encuentra en el orden de cientos de individuos (Yager y Madden, 2002; Yager y Escobar 2007). En el año 2002 en un solo buceo se contaron 1752 Yager y Madden (2002), en tanto el máximo de individuos avistados en un buceo en 2007 fue de 243. Aún cuando la abundancia de *S. tulumensis* en el sistemas "Crustacea" aparentemente muestra una reducción drástica es la cueva con la abundancia más alta del mundo.

En el estudio de las cuevas el paradigma considera que el hábitat es estable y adverso, las comunidades estigobias presentan abundancias bajas debido, principalmente, a la escasez de alimento y que la reproducción es esporádica en función de pulsos de alimento que entran al sistema (Culver, 1982, Culver 1985, Gibert et al., 1994a; Wilkens et al., 2000). De tal forma que una perturbación en el balance de energía (i.e. entrada masiva de nutrientes o materia orgánica) en el sistema "Crustacea" pudiera haber estimulado un crecimiento poblacional abrupto al cual le sigue una reducción en la disponibilidad del alimento derivada de un control denso-dependiente que conlleva a la reducción de la abundancia y que incluso pudiera colapsar la población (MacArthur y Connell, 1966; MacArthur y Wilson, 1967) ya que aparentemente *S. tulumensis* no tiene competidores ni depredadores (Yager y Madden, 2002; Yager y Escobar, 2007).

En el estudio de las cuevas el paradigma considera que las poblaciones (i.e. crustáceos) son estrategias *K* (i.e. baja tasa reproductiva, reducción en la progenie, retraso en la reproducción, longevidad, ciclos de vida largos, densidad poblacional estable, dispersión baja, un grado alto de especialización, son buenos competidores y ocupan un hábitat estable) (Poulson, 1971, 1972; Culver, 1982; Culver 1985;

Gibert et al., 1994a; Wilkens et al., 2000; Hobbs, 2000; Weber, 2000; Hüppop, 2000; Coineau, 2000). Sin embargo la misma especie en distintos momentos del ciclo de vida, puede exhibir rasgos *r* o *K* respondiendo a cambios en las condiciones del hábitat (Nichols et al., 1976). Gibert et al. (1994b) señalan que si un sistema se vuelve impredecible (i.e. alta estocasticidad hidrológica) una población puede adoptar estrategia *r* (i.e. alta tasa reproductiva, densidad poblacional variable etc.). Dicha variabilidad expresa la necesidad de esquemas de superposición de estrategias, en incluso estrategias alternativas, tal como lo plantea Greenslade (1983) quien retoma el concepto de selección o estrategia A, para designar la adaptación a condiciones adversas (Whittaker, 1975). Aparentemente *S. tulumensis* en el sistemas "Crustacea" presenta una combinación de estrategias *r* y *K* o una estrategia A. Sin embargo hace falta realizar estudios más profundos que suministren más evidencias.

Patrón de distribución espacial de *S. tulumensis* en el sistema "Crustacea"

Los muestreos mensuales de diciembre de 2001 a febrero de 2002 mostraron un patrón de agregación entre las estaciones nueve y trece (Yager y Madden, 2002; Yager y Escobar 2007). Probablemente debido a la conjunción de un ambiente favorable, alimento abundante, ausencia de competidores y depredadores (Yager y Escobar 2007). De manera similar en 2007 la agregación se registró entre la estación diez y catorce, lo que sugiere estabilidad de hábitat.

#### **9.4 Estrategia de alimentación y dieta**

De acuerdo con la descripción de Yager y Escobar (2007) a lo largo del transecto hay una fractura con agua rica en taninos y ácido sulfhídrico con detrito (i.e. hojas) en suspensión lo cual constituye una solución rica en MO disuelta y particulada que alberga bacterias y protozoarios que son consumidos por *T. mitchelli*, que se congrega en dicha área para alimentarse y que ocasionalmente bajan a la haloclina o hipoclina donde son presa de *S. Tulumensis*. Las observaciones en 2007 difieren ligeramente de las de Yager y Escobar (2007) ya que si bien a lo largo del pasaje el techo se encuentra fracturado no había agua tánica rica en detrito atrapada en el techo lo que sugiere que no es una característica constante sino eventual que pudiera significar un pulso extra de alimento para la comunidad estigobia.

A partir del análisis isotópico y de los diferentes escenarios de dieta potencial (sección 8.5 a 8.7) queda de manifiesto que la dieta los Remipedia es mucho más

compleja de lo que se había propuesto por Schram y Lewis (1989). A partir del estudio morfológico de las piezas bucales Schram y Lewis (1989) proponen que los Remipedia son carnívoros, depredadores activos, que se alimentan de *Typhlatya*. Los datos presentados en este estudio sugieren que también se puede alimentar de anfípodos. Aún así las ecuaciones de mezcla no fueron capaces de explicar los datos de manera satisfactoria. El análisis de contenido gástrico sugiere que los Remipedia también se pueden alimentar de bacterias, detrito y hongos acuáticos, lo cual había sido sugerido por Escobar y Yager (2001) con base en el empobrecimiento de  $^{13}\text{C}$  de 11 ‰ en un ejemplar que sobrevivió aproximadamente tres meses sin otra fuente de alimento que las probables bacterias que hubiera en el agua del frasco. Otra explicación del empobrecimiento del remipedio en cautiverio pudiera ser una desnutrición y consumo de reservas de lípidos, los cuales son empobrecidos debido al fraccionamiento en las rutas de biosíntesis. Adicionalmente se ha sugerido que en el ambiente estigobio la especialización de depredar *Typhlatyas* podría comprometer la sobrevivencia por lo que es más factible una estrategia generalista de carroñero y depredador ocasional (Felgenhauer *et al.*, 1992) lo cual es consistente con los datos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de Pohlman *et al.* (1997) y los datos del presente estudio de un nivel trófico alto. Las únicas observaciones directas de remipedios depredando activamente a *Typhlatyas* provienen de Yager quien mantuvo un acuario con remipedios por varios meses suministrándoles *Typhlatyas*. De acuerdo con Yager los remipedios avanzan sobre las *Typhlatyas* las atrapan con los apéndices bucales y las enrollan con el tronco (Yager com. per.). La evidencia reunida hasta la fecha sugiere que en el ambiente subterráneo la omnivoría es una estrategia adecuada para sobrevivir, en tanto las adaptaciones de un depredador pueden proveer una ventaja al acceder, eventualmente, a fuentes de alimento más energéticas como sería una *Typhlatya* o un anfípodo nutrición que permitiría invertir energía para reproducción. Finalmente cabe la posibilidad de relaciones simbióticas con bacterias quimioautotróficas que suministren energía al remipedio (Bishop *et al.*, 2004).

### **9.5 Isotopía estable "Crustácea" 2001 y 2007**

Los datos de isotopía estable de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  del sistema "Crustacea" obtenidos en 2001 sugerían que *T. mitchelli* era un componente de la dieta de *S. tulumensis*. (Fig. 9.1) lo cual concuerda con los datos de 2007.

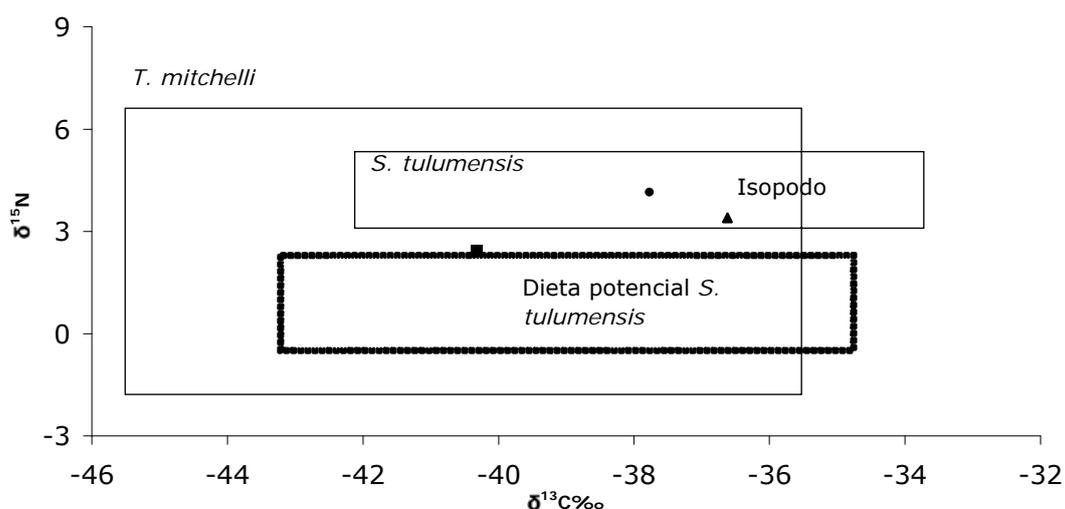


Figura 9.1. Isotopía estable de la dieta potencial de *S. tulumensis* en el sistema "Crustacea" en 2001. La línea punteada representa la dieta potencial de *S. tulumensis*.

Sin embargo, al comparar la composición isotópica estable  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de *S. tulumensis* y *T. mitchelli* en el sistema Crustacea en 2001 y 2007 se reconoce un enriquecimiento general (Fig. 9.2 y Fig. 9.3). La composición  $\delta^{13}\text{C}$  de *S. tulumensis* en 2001 era  $-37.77 \pm 4.08$  ‰ (n=5) y en contraste con 2007  $\delta^{13}\text{C}$   $-35.27 \pm 1.72$  ‰ (n=8). Sin embargo, se debe tener en cuenta la variabilidad intrínseca de la dieta de la población (Macko et al., 1998) y por ende el tamaño de la muestra (Fig.9.3) En cuanto a *T. mitchelli* en 2001 la composición fue  $\delta^{13}\text{C}$   $-40 \pm 4.87$  ‰ (n=5) y  $\delta^{15}\text{N}$   $2.43 \pm 4.20$  ‰ (n=5) en 2007. En cuanto a la composición isotópica estable  $\delta^{15}\text{N}$  de *S. tulumensis* al igual que el  $\delta^{13}\text{C}$  muestra enriquecimiento ya que en 2001 fue  $\delta^{15}\text{N}$   $4.15 \pm 1.15$  ‰ (n=5) y en 2007  $\delta^{15}\text{N}$   $6.71 \pm 0.97$  ‰ (n=8). En cuanto a *T. mitchelli* se registró un empobrecimiento  $\delta^{15}\text{N}$   $2.43 \pm 4.20$  ‰ (n=5) en 2001 en tanto en 2007 la composición fue  $\delta^{15}\text{N}$   $1.93 \pm 2.95$  ‰ (n=23).

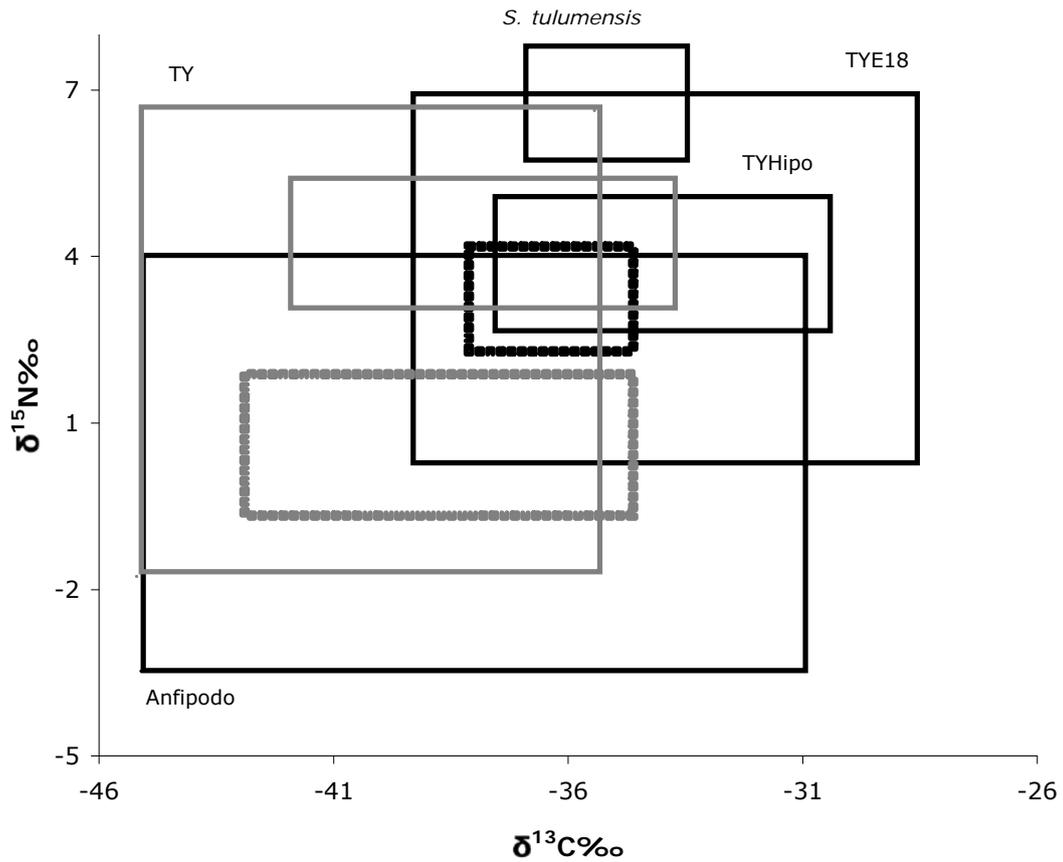


Figura. 9.2. Comparación de la isotopía estable de la dieta potencial de *S. tulumensis*. en el sistema Crustacea. Los rectángulos en gris corresponden a los datos de 2001 en tanto los cuadriláteros negros corresponden a los datos de 2007. Las líneas punteadas representan la dieta potencial de *S. tulumensis*.

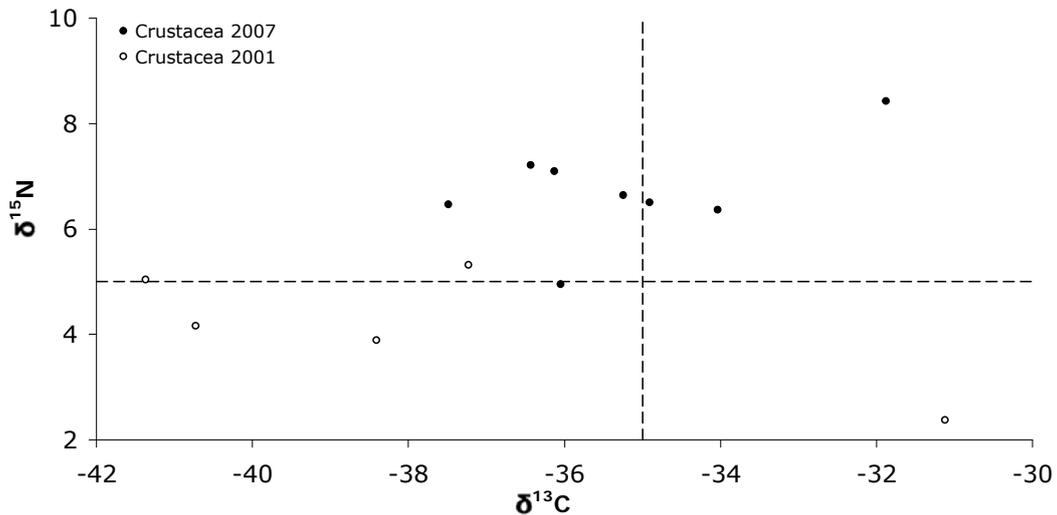


Figura.9.3 Isotopía estable de *S. tulumensis* en el sistema "Crustácea" 2001 y 2007. La línea de división para  $\delta^{13}\text{C}$  delimita valores fotoautotróficos ( $> -35 \text{‰}$ ) de valores quimioautotróficos ( $< -35 \text{‰}$ ). La línea de división para  $\delta^{15}\text{N}$  indica valores quimioautotróficos de mar profundo ( $< 5 \text{‰}$ ) (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.*, 1994; Levin y Michener, 2002).

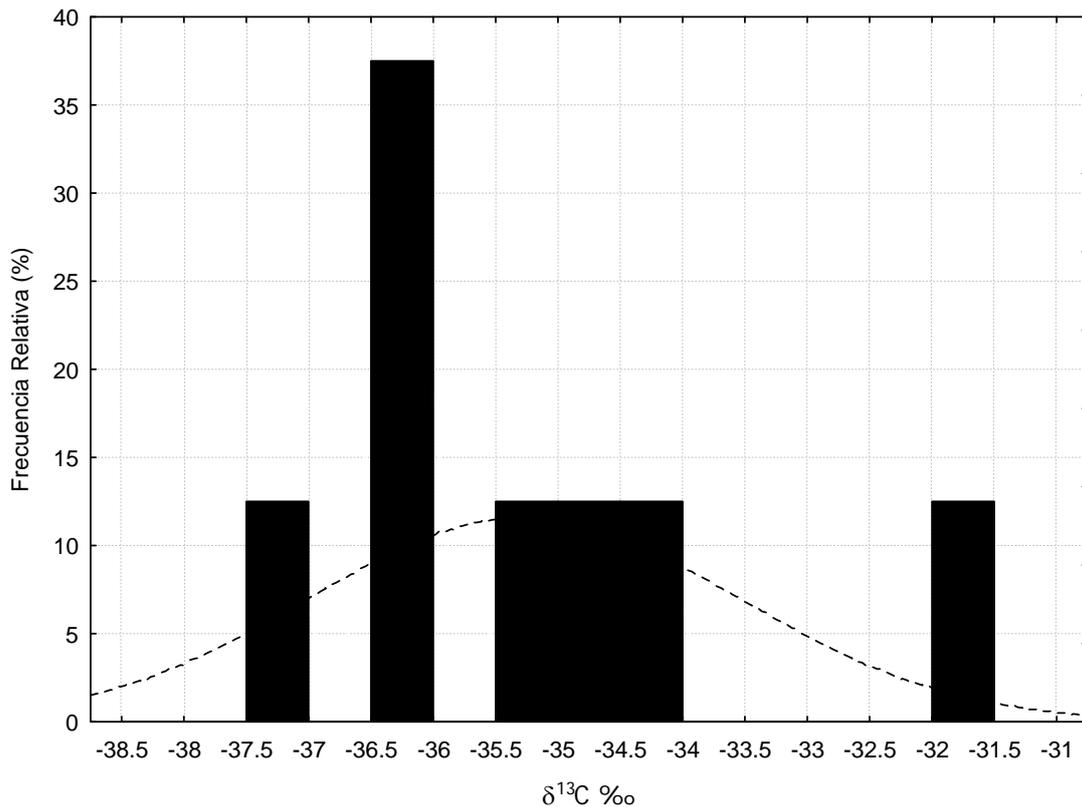


Figura 9.4. Distribución de frecuencias relativas de la composición isotópica estable de 8 individuos de *S. tulumensis* en el sistema "Crustácea" 2007.

Dicho enriquecimiento podría deberse a un cambio en las fuentes de MO que sostienen la trama alimenticia de la cueva, así como en los precursores de la materia orgánica (CID, NO<sub>3</sub>, NH<sub>4</sub>). Cambios en el balance entre la cantidad y calidad de MO autóctona y alóctona podrían generar una mezcla enriquecida. El ingreso de nutrientes derivados de fertilizantes o MO de actividades agrícolas o ganaderas lixiviados de residuos sólidos o aguas negras podría ser responsable del enriquecimiento y pudiera explicar la aparente disminución de la abundancia de *S. tulumensis*. En ecosistemas perturbados los niveles tróficos superiores son los primeros afectados presentando reducción en la abundancia.

Otra explicación posible al aparente enriquecimiento isotópico está relacionada con la variabilidad intrínseca de la dieta de la población (Macko et al., 1998) y por ende el tamaño de la muestra (Fig. 9.5). En cuanto a *T. mitchelli* el promedio de 2001 parece estar sesgado por los cuatro valores más empobrecidos y un tamaño de muestra pequeño (n=5) en tanto el tamaño de muestra de 2007 es considerablemente mayor (n=23) y se puede apreciar que los datos de 2001 y 2007 tienen un intervalo similar (Fig. 9.6). La diversidad de la dieta revela un hábito generalista, lo cual contrasta con la selectividad preferencial por el alimento derivado

de fotosíntesis que pudiera ingresar a la cueva arrastrada por los pulsos de agua (Pohlman *et al.*, 1997). Si bien las fuentes de alimento de *T. mitchelli* son diversas la firma isotópica del  $\delta^{15}\text{N}$  se encuentra empobrecida lo que sugiere una fuerte dependencia de MO de origen quimioautotrófico lo cual difiere del supuesto de Pohlman *et al.* (1997) de que ecosistemas anquihalinos cercanos a la costa presentarían suficiente MO lábil derivada de fotosíntesis marina sobre la cual estaría sustentada la trama trófica.

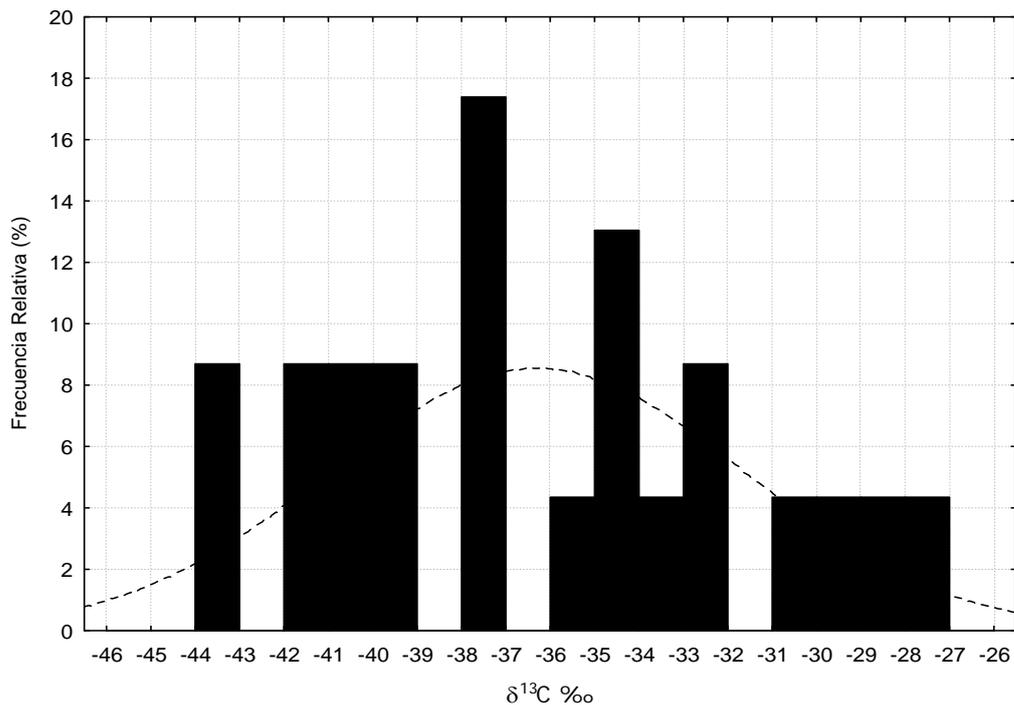


Figura 9.5. Distribución de frecuencias relativas de la composición isotópica estable de 23 individuos de *T. mitchelli* en el sistema "Crustácea" 2007.

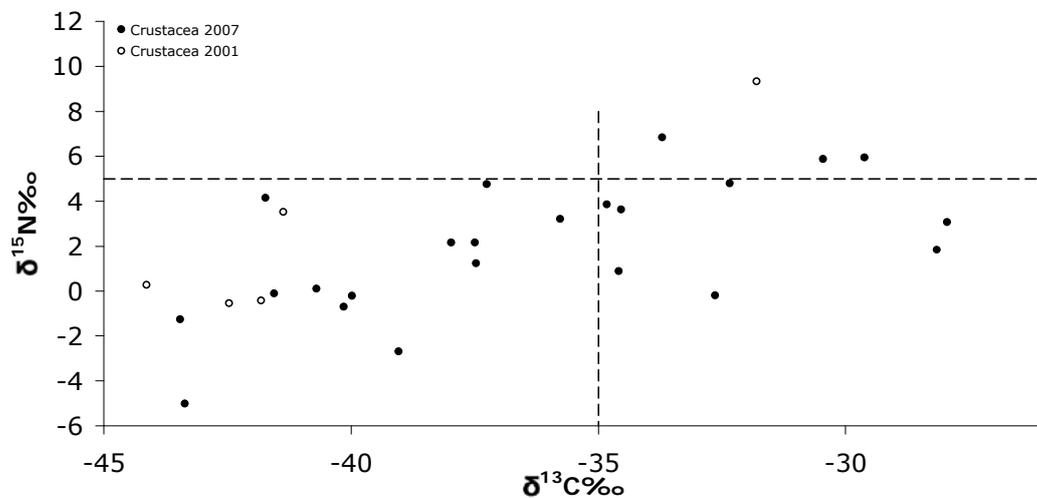


Figura 9.6. Isotopía estable de *T. mitchelli* en el sistema "Crustácea" 2001 y 2007. La línea de división para  $\delta^{13}\text{C}$  delimita valores fotoautotróficos ( $> -35$  ‰) de valores

quimioautotróficos (<-35‰). La línea de división para  $\delta^{15}\text{N}$  indica valores quimioautotróficos de mar profundo (< 5‰) (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.*, 1994; Levin y Michener, 2002).

El enriquecimiento de la composición isotópica estable de *S. tulumensis* en el sistema "Crustacea" entre los años 2001 y 2007 a pesar de contar con un tamaño de muestra menor a la de *T. mitchelli* aparentemente sugiere que el patrón es real y no un artificio de los datos ya que aún cuando el tamaño de muestra de 2007 es mayor que en 2001 el dato más empobrecido en 2007 es similar al segundo dato más enriquecido de 2001. Resulta difícil suponer que de la distribución de composiciones isotópicas de la población en 2001 se hubieran colectado por azar tres individuos de valores extremos en una muestra con n=5. Adicionalmente la variación en  $\delta^{15}\text{N}$  entre uno y otro año presentan intervalos distintos y el enriquecimiento es de dos tercios de nivel trófico (2.56‰).

#### **9.6 Isotopía estable "Crustácea" y Mayan Blue (Escondido)**

Mayan Blue (Escondido), sección del sistema Naranjal en la zona de Tulum, se encuentra mucho más enriquecida tanto en  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  en comparación con el sistema "Crustacea" (Fig. 9.7). Al parecer la producción quimiosintética de Mayan Blue (Escondido) es mucho más enriquecida que en "Crustacea" particularmente en  $\delta^{15}\text{N}$ . Lo cual es particularmente notorio en *T. mitchelli* ya que si bien el  $\delta^{13}\text{C}$  es similar entre ambos sistemas el  $\delta^{15}\text{N}$  muestra una diferencia de más de dos niveles tróficos en Mayan Blue (Escondido) (9.1 ‰) en relación con "Crustacea" 2007 (1.9 ‰). Una diferencia similar ocurre con *S. tulumensis* que en Mayan Blue (Escondido) se encuentra enriquecido en  $\delta^{15}\text{N}$  5 ‰ en relación a "Crustacea". Otra diferencia notable es la ubicación del Anfípodo ya que en Mayan Blue (Escondido) se le encontró compartiendo el nivel trófico más alto con el pez ciego *T. pearsei* y por arriba de *S. tulumensis*, probablemente por ser carroñero. En contraste en "Crustacea" 2007 es un consumidor primario compartiendo y quizás compitiendo con *T. mitchelli*.

A pesar de las diferencias señaladas resulta interesante el hecho de que los isópodos cirolanidos conservan su posición trófica de consumidor secundario junto con *S. tulumensis* pero alimentándose de alguna fuente más enriquecida que el remipedio.

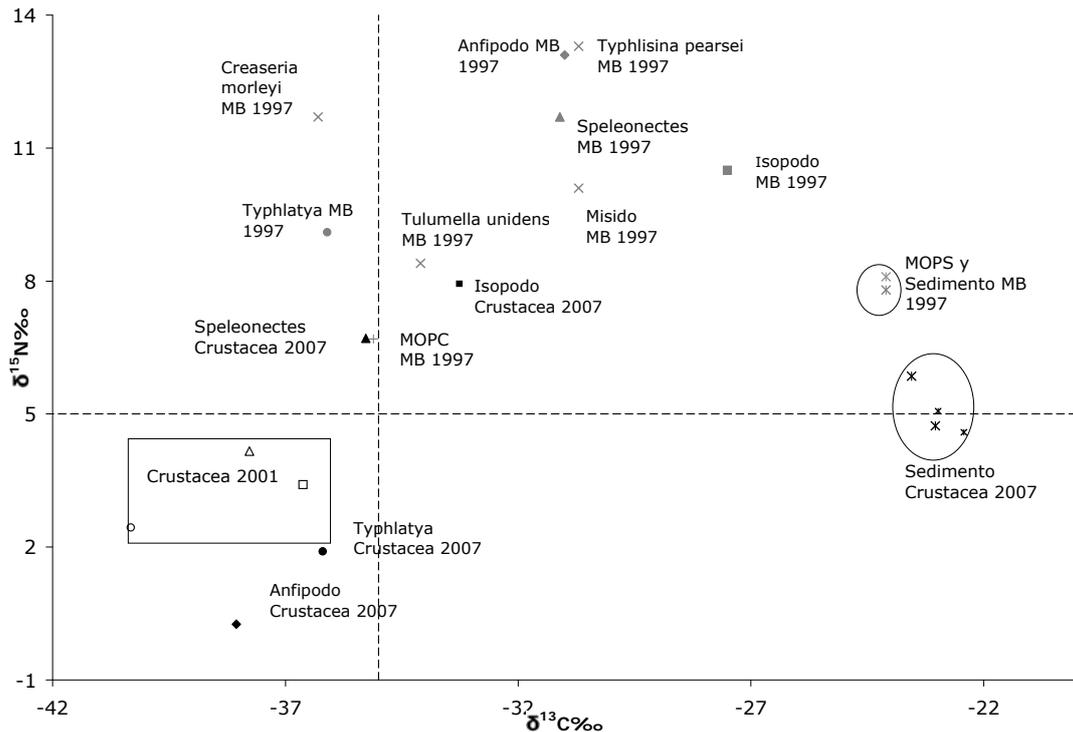


Figura. 9.7. Composición isotópica estable del sistema Mayan Blue (Escondido) y Crustacea 2001 y 2007. Los símbolos negros corresponden a los datos del sistema "Crustacea" 2007; los blancos corresponden a los datos del sistema "Crustacea" 2001; los símbolos grises corresponden a los datos del sistema "Mayan Blue" (Pohlman *et al.*, 1997). Triángulos corresponden a *S. tulumensis*, círculos *T. mitchelli* y cuadrado a isópodo. La línea de división para  $\delta^{13}\text{C}$  delimita valores fotoautotróficos ( $> -35$  ‰) de valores quimioautotróficos ( $< -35$  ‰). La línea de división para  $\delta^{15}\text{N}$  indica valores quimioautotróficos de mar profundo ( $< 5$  ‰) (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.*, 1994; Levin y Michener, 2002). MB = Mayan Blue; MOPS = materia orgánica particulada de la selva; MOPC = materia orgánica particulada del cenote.

La interpretación del  $\delta^{15}\text{N}$  en el sistema "Crustacea" es particularmente complejo ya que al ser un sistema con aportes de MO alóctona marina, dulceacuícola y terrestre existe sobrelapamiento con distintas señales. El intervalo en plantas vasculares es de -8 a 13 ‰ (Peterson y Fry, 1997) siendo 2‰ el valor reconocido para la vegetación y suelo de la selva de Quintana Roo (Pohlman *et al.*, 1997). La materia orgánica particulada (MOP) en el sector norte del Golfo de México es de 7.5 ‰ asociada a la incorporación de  $\text{NO}_3$  en contraste con el sur de Florida donde la fijación de nitrógeno genera un valor de -0.9 (Macko *et al.*, 1984). En condiciones oligotróficas donde el  $\text{NH}_4$  remineralizado es fundamental para la producción primaria el  $\delta^{15}\text{N}$  se encuentra empobrecido en un intervalo de -2 a 1‰ (Mino *et al.*, 2002). En estuarios se reporta un intervalo de -2 a 4 ‰ (Fogel y Cifuentes, 1993). Rau (1981) demostró que las comunidades quimiosintéticas de mar profundo se encuentran empobrecidas en  $\delta^{15}\text{N}$  en relación a la MOP de mar profundo, lo cual ha

sido corroborado al continuar las exploraciones y se reconoce un intervalo empobrecido de -12 a 4 ‰ (Conway *et al.*, 1994, Levin y Michener, 2002). En Mayan Blue (Escondido) Pohlman y colaboradores (1997) reportan un incremento de ~5 ‰ entre el  $\delta^{15}\text{N}$  de la MO proveniente de la selva y la MO en sedimento de la cueva en concordancia con el enriquecimiento producido en la remineralización al aumentar la profundidad (Peterson y Fry, 1997). En contraste "Crustacea" presenta  $\delta^{15}\text{N}$  en sedimento más empobrecido lo que sugiere una mezcla con fuentes ricas en nitrógeno ligero. En este contexto y considerando el enriquecimiento que se da por nivel trófico (3.4‰) (Minawaga y Wada, 1984) los valores  $\delta^{15}\text{N}$  negativos de hasta -3 y -5‰ en anfípodos y *T. mitchelli* son evidencia de la producción quimiosintética autóctona y su importancia en el mantenimiento de la red trófica. Sin embargo, se requiere de más estudios que permitan delinear cada uno de los componentes de la mezcla y sus contribuciones porcentuales, tales como lixiviados y MOP alóctona; excreciones de la macrofauna, principalmente crustáceos ( $\text{NH}_4$ ).

A lo largo del presente estudio se uso como límite entre fotosíntesis y quimiosíntesis reconocido para mar profundo < 5‰ (Kennikutt *et al.*, 1992; Conway *et al.*, 1994; Levin y Michener, 2002). Sin embargo, como se ha señalado en esta sección los sistemas anquihalinos reciben aportes de MO alóctona marina, dulceacuícola y terrestre por lo que el límite  $\delta^{15}\text{N}$  entre fotosíntesis y quimiosíntesis se propone que sea -2‰.

En el análisis de fuentes potenciales de MO alóctona y autóctona y su transmisión a consumidores primarios del sistema "Crustacea" (Fig. 9.8) se reconocen dos grupos de consumidores primarios. El primero se compone de anfípodos y *T. mitchelli* tanto de la haloclina como las de la trampa TrEAEpi cuyo alimento se encuentran muy empobrecido tanto en carbono como nitrógeno (ver Fig. 8.6.4). Dicho alimento se representa en la Fig. 9.8 por el ovalo de línea punteada y se propone que sean bacterias del ciclo del azufre y del nitrógeno, por ejemplo bacterias oxidadoras de azufre y bacterias nitrificantes, por lo que se designa al grupo como bacterivoros. El segundo grupo de consumidores primarios se compone de *T. michelli* de la epiclina y de la hipoclina (ver Fig. 8.6.4) y se propone que se alimentan de una mezcla de bacterias y fitodetrito lo que les confiere una firma isotópica mas enriquecida en comparación con el primer grupo. La mezcla puede estar compuesta de detrito proveniente de la selva ( $\delta^{13}\text{C}$  -26 ‰,  $\delta^{15}\text{N}$  2 ‰) y que puede presentar distintos grados de remineralización. El componente fitoplanctónico puede provenir de

cuerpos de agua superficiales como cenotes ( $\delta^{13}\text{C}$  -35 ‰,  $\delta^{15}\text{N}$  6 ‰) y/o puede ser de origen marino costero. En la Fig. 9.8 se muestran valores de fitoplancton marino en función de la forma de nitrógeno que utiliza ( $\text{N}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NH}_4$ ) tóxico que se discutió antes en esta misma sección. En el eje  $\delta^{15}\text{N}$  se muestra la tendencia de valores que se pueden presentar en un sistema debido al impacto de actividades antropogénicas como fertilizantes ( $> -4$  ‰), descargas sépticas o Rastros (matadero de animales) ( $> 2$  ‰) (García, 2007 y referencias allí incluidas). Se debe tomar en cuenta que *T. mitchelli* también ha demostrado ser carroñero (ver sección 8.4) lo que enriquecería su composición isotópica. El modelo de mezcla lineal (Phillips, 2001) sugiere que *T. mitchelli* en la epiclina podría estarse alimentando de una mezcla de MOP proveniente de la selva (15%), MOP proveniente del cenote (37%) y bacterias quimioautotróficas (48%)

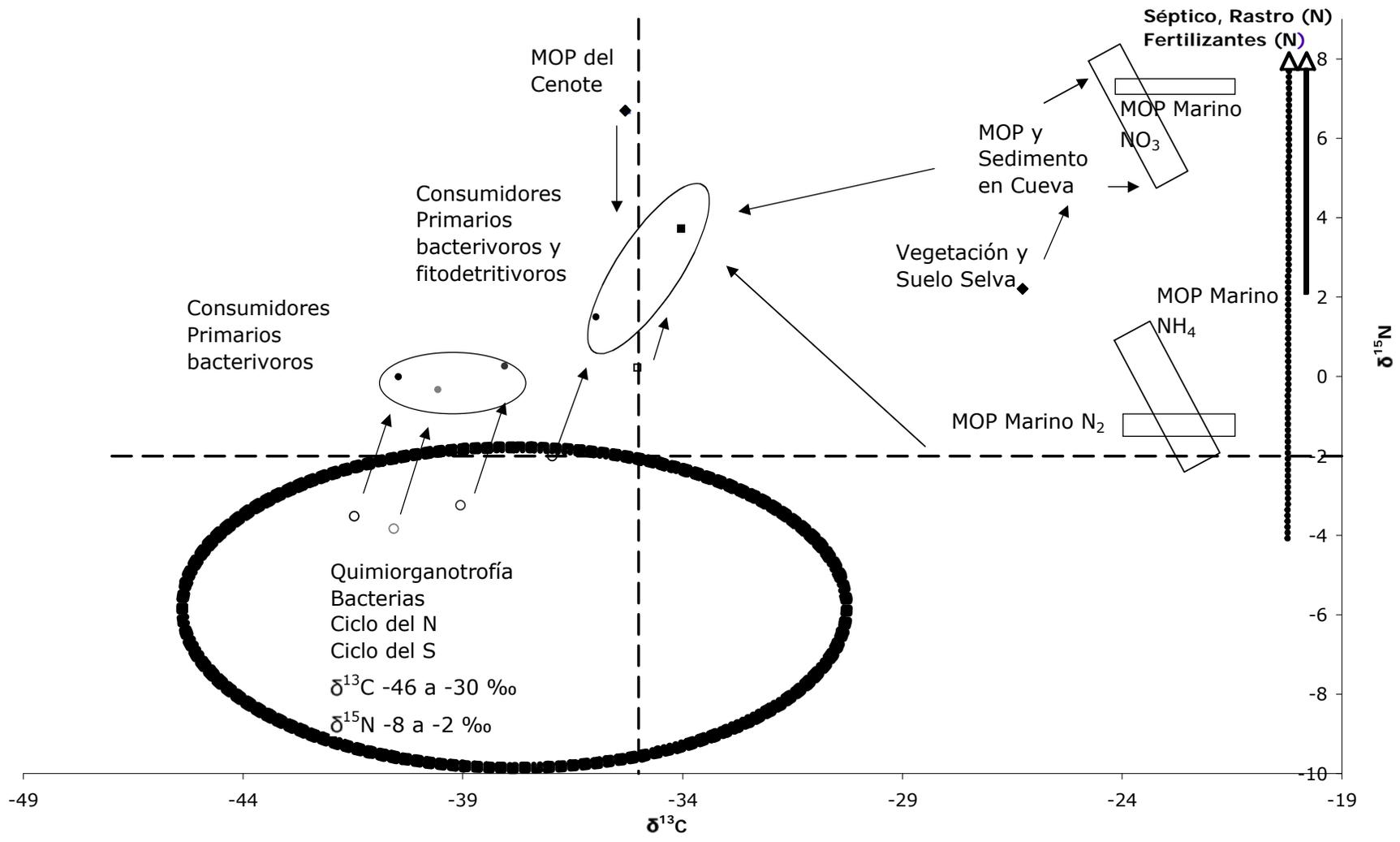


Fig 9.8. Análisis de fuentes potenciales de MO alóctona y autóctona y su transmisión a consumidores primarios

### 9.7 Comparación con Bundera y otros sistemas anquihalinos

Adicionalmente las condiciones hidrogeoquímicas de los ambientes acuáticos en que se presenta la quimiosíntesis son diferentes (Tabla 5.5). Hasta el momento los ecosistemas subterráneos quimiosintéticos descritos son epicontinentales o costeros; geotermales o sin geotermia; sulfurosos o no sulfurosos. Así mismo se debe señalar que no todas las cuevas presentan quimiosíntesis o al menos no hay datos que lo confirmen, por lo que en el estudio de redes tróficas se segregan dos grupos: cuevas con quimiosíntesis y cuevas sin quimiosíntesis.

Al comparar el análisis de proporciones de isótopos estables de cuatro ecosistemas subterráneos con influencia marina se observa que los cuatro reciben carbono orgánico alóctono de origen fotosintético y que también hay producción *in situ* quimioautotrófica que constituye un suplemento en la dieta de la comunidad (Tabla 5.5). Gruta Azul y G. Sulfurera en el suroeste de Italia presentan actividad geotermal y aporte de sulfuros (Southward et al., 1996) lo que genera una dinámica energética diferente de Bundera sinkhole en Australia (Humphreys, 1999) y en "Crustacea" y Mayan Blue (Escondido) en México (Pohlman et al., 1997). Al comparar Bundera sinkhole con "Crustacea" se encuentra que ambos reciben MO alóctona tanto de fitoplancton como de plantas vasculares, sin embargo las señales son diferentes ya que la vegetación terrestre en Australia es una mezcla de C3 y C4 en tanto en México dominan las plantas C3. En "Crustacea" ocurre nitrificación (proceso quimioautotrófico), la cual sirve como complemento de la dieta de los crustáceos estigobios consumidores de primer orden. En Bundera existen indicios de nitrificación, de acuerdo con la interpretación de los perfiles de nitratos, sin embargo los datos de isotopía estable no han confirmado la ocurrencia del proceso, probablemente por limitación en el universo de muestras. En Bundera a nivel de consumidores de primer orden se registra un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  -30 ‰ que es más ligero que los valores de la MO de la vegetación terrestre ( $\delta^{13}\text{C}$  -27 ‰) y que las algas en la dolina ( $\delta^{13}\text{C}$  -14 ‰) lo cual apoya la ocurrencia de un proceso quimioautotrófico (Tabla 5.5) (Humphreys, 1999). En "Crustacea" tanto los consumidores de primer orden, como los depredadores/carroñeros están empobrecidos en carbono respecto de los grupos correspondientes en Bundera. En tanto los consumidores de primer orden están enriquecidos en nitrógeno, mientras los depredadores/carroñeros son similares en nitrógeno comparado con Bundera (Tabla 5.5).

## 10. Conclusiones

La morfología de *Speleonectes* en el sistema "Crustacea" sugiere la presencia de una única especie *Speleonectes tulumensis*. La población del sistema "Crustacea" presenta una talla mayor al resto de las poblaciones de la región.

El sistema "Crustacea" es un sistema disódico natural donde dominan los procesos de reducción, fermentación y respiración anaerobia. Los pulsos de agua marina rica en oxígeno probablemente permiten la oxidación de productos reducidos ( $H_2S$  y  $NH_4$ ) y fijación de carbono inorgánico por parte de bacterias oxidadoras del azufre y nitrificantes.

El sedimento del sistema "Crustacea" es rico en materia orgánica.

El sistema "Crustacea" presenta una mezcla MO alóctona de origen fotosintético tanto de la selva como del mar y MO producida *in situ* vía quimiosíntesis.

El sistema "Crustacea" a quinientos metros del mar presenta composiciones isotópicas estables más empobrecidas en comparación con "Mayan Blue", que se encuentra aproximadamente a cinco kilómetros del mar, lo que sugiere un consumo importante de MO quimiosintética y bajo consumo de MO costera en "Crustacea".

*Speleonectes tulumensis* en el sistema "Crustacea" presenta la abundancia de reimpedidos más alta del mundo y un patrón de distribución espacial agregado indicando preferencia por sitio. Probablemente la agregación esté relacionada con el oxígeno. La abundancia ha disminuido drásticamente y la composición isotópica ( $\delta^{13}C$ ,  $\delta^{15}N$ ) se ha enriquecido del año 2001 a 2007.

*Speleonectes tulumensis* en el sistema "Crustacea" tiene más de una fuente de alimento. Potencialmente consume *T. mitchelli*, anfipodos y existe la posibilidad de que consuma tanto bacterias, como hongos y detrito. La estrategia alimenticia consiste en omnivoría con depredación oportunista.

## 11. Recomendaciones

Es necesario un estudio morfológico y molecular de *Speleonectes* a lo largo y ancho de la distribución en la península de Yucatán para definir el estatus taxonómico y de las poblaciones.

Se requieren estudios microbiológicos que permitan reconocer el conjunto de metabolismos bacterianos, así como el circuito microbiano y sus relación con la comunidad de metazoarios.

Los sistemas anquihalinos de Quintana Roo han sido poco estudiados por lo que no existe una *línea base* que permita reconocer perturbaciones provocadas por la actividad humana. Este es un punto crítico ante el desequilibrado desarrollo urbano de la región ya que depende del agua subterránea. Se requieren de estudios multidisciplinarios que monitoreen la salud del acuífero como ecosistema que conecta la selva con el arrecife y con la sociedad para garantizar la mejor información que permita tomar decisiones acordes con el desarrollo sustentable.

## 12.-Literatura citada

Alcocer J., A. Lugo, M. R. Sánchez, E. Escobar y M Sánchez. 1999. Bacterioplankton from cenotes and anchialine caves of Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 47: 73-80

Amann R. I. 1995. Phylogenetic Identification and In Situ Detection of Individual Microbial Cells without Cultivation. *Microbiological Reviews*, Mar. 1995, p. 143–169 Vol. 59, No. 1

Back, W. B.B.Hanshaw, y J.N Van Driel. 1984. Role of groundwater in shaping the eastern coastline of the Yucatan Peninsula, Mexico. En: R.G. LaFleur (ed) *Groundwater as a Geomorphologic agent: Proceedings of the 13th Annual Geomorphology Symposium (Binghamton Series)* Hel at Rensselaer Polytechnic Institute

Ballard, R.D. 1977. Notes on a major oceanographic find. *Oceanus*. 20:34-44

Beddows P.A. 2004. *Groundwater Hydrology of a Coastal Conduit Carbonate Aquifer: Caribbean Coast of the Yucatán Peninsula, México*. Universidad de Bristol. Facultad de Ciencias Geográficas, Tesis doctoral. 240 p.

Belman B., y J.J., Childress. 1976. Circulatory adaptations to the oxygen minimum layer in the bathypelagic mysid *Gnathophausia ingens*. *Biological Bulletin (Woods Hole)* 150: 15-37

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(3):379-392

Burbanck W.D., J.P Edwards, M. Burbanck .1948. Tolerant of lowered oxygen tension by cave and stream crayfish. *Ecology* 29(3): 360-367

Butterlin, J. y F. Bonet, 1963. Las formaciones cenozoicas de la parte mexicana de la península de Yucatán. *Ingeniería Hidráulica en México*, v. 17, p. 63-71

Caine E.A. 1978. Comparative ecology of epigean and hypogean crayfish (Crustacea:Cambaridae) from northeastern Florida. *American Midland Naturalist*. 99(2):315-329

Carpenter, J.H. 1999. Behavior and ecology of *Speleonectes epilimnius* (Remipedia, Speleonectidae) from surface water of an anchialine cave on San Salvador Island, Bahamas. *Crustaceana* 72(8):979-991

Chasar L.S., J.P. Chanton, P.H. Glaser, D.I. Siegel, y J.S. Rivers. 2000. Radiocarbon and stable carbon isotopic evidence for transport and transformation of dissolved organic carbon, dissolved inorganic carbon, and CH<sub>4</sub> in a northern Minnesota peatland. *Global Biogeochemical Cycles* 14(4):1095-1108

Childress J.J 1968. Oxygen minimum layer vertical distribution and respiration of the mysid *Gnathophausia ingens*. *Science* 160:1242-1243

Childress J.J 1971. Respiratory adaptations to the oxygen minimum layer in the bathypelagic mysid *Gnathophausia ingens*. *Biological Bulletin (Woods Hole)* 141:109-121

Childress J.J. 1975. The respiratory rates of midwater crustaceans as a function of depth of occurrence and relation to the oxygen minimum layer off Southern California. *Comparative Biochemistry and Physiology* 50: 787-799

- Coineau N. 2000. Adaptations to interstitial groundwater life. En: Ecosystems of the world. 30. Subterranean Ecosystems, H. Wilkens, D.C. Culver, y W.F. Humphreys (eds), Elsevier Science. Amsterdam.pp.189-210
- Conway, N.M., M.C. Kennicutt II y C.L. Van Dover. 1994. Stable isotopes in the study of marine chemosynthetic-based ecosystems. En: Stable isotopes in ecology and environmental sciences. Lajtha K. y R.H. Michener (eds) p. 158-186. Blackwell. Oxford.
- Craig, H. 1957. Isotopic Standard for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochemica Cosmochemica Acta* 12: 133-149
- Crane, K., B. Heecker, V. Golubev. 1991. Hydrothermal vents in lake Baikal. *Nature*. 350:281
- Cruz de la Garza I. y E. Escobar-Briones. 2007. Relevante of the halocline in the diet of the troglobitic shrimp *T. mitchelli* in the Yucatán Peninsula. *Eos Trans. AGU*, 88(23), Jt. Assem. Suppl., Abstract H51F-03
- Culver D.C. 1982. *Cave life: Evolution and ecology*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press
- Culver D.C. 1985. Trophic relationships in aquatic cave environments. *Stygologia* 1:43-53
- Culver D.C., W.K. Jones, D. W. Fong, T.C. Kane. 1994. Organ cave karst basin. En: Gibert J., D.L. Danielopol, J.A. Stanford. (eds) 1994. *Gronudwater ecology*. Academic Press. San Diego. pp 451-475
- Davey H.M. y D.B Kell. 1996. Flow Cytometry and Cell Sorting of Heterogeneous Microbial Populations: the Importance of Single-Cell Analyses *Micobiological Vol. 60, No. 4* p. 641-696
- De La Lanza G. y J.L. García Calderón (compiladores), 2002. *Lagos y Presas de México*. AGT Editor. México.
- De La O-Martínez A., M.A. Verde, R.L. Valadez, J.A. Viccon-Pale y B. Fuentes-Pardo. 2004. About the existence of circadian activity in cave crayfish. *Biological Rhythms Research*. 35(3):195-204
- DeLong E.F., L.T. Taylor, T.L. Marsh, C.M. Preston. 1999. Visualization and enumeration of marine planktonic archaea and bacteria by using poliribonucleotide probes and fluorescent In Situ Hybridization. *Applied and Environmental Microbiology*. 65 (12):5554-5563
- Doehring D.O. y J.H. Butler. 1974. Hydrogeologic constrains on Yucatán`s Development. *Science* 186(4164): 591-595
- De Niro, N.J. y S. Epstein.1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*. 42:495-506.
- De Niro, N.J. y S. Epstein.1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta*. 45:341-351
- Dubilier N, C. Bergin y C Lott. 2008. Symbiotic diversity in marine animals: the art of harnessing chemosynthesis. *Nature Reviews, Microbiology* 6: 725-740
- Ehleringer, J.R., P.W. Rundel, K.A. Nagy. 1986. Stable isotopes in physiological ecology and food web research. *Trenes In Ecol. Evol.* 1:42-45

- Embar L.M., D.F. Williams y J.T. Morris. 1987. Processes that influence carbon isotope variations in SALT marsh sediments. *Mar. Ecol Prog. Ser.* 36:33-42
- Engel A.S., Porter M.L., Stern A., Quinlan S. y Bennett P.C. 2004. Bacterial diversity and ecosystem function of filamentous microbial mats from aphotic (cave) sulfidic spring dominated by chemolithoautotrophic "Epsilonproteobacteria". *FEMS Microbiology Ecology* 51:31-53
- Escobar-Briones E. y Torres-Talamante O. 2005. Propuesta de inclusión de *Speleonectes tulumensis* en la Norma Oficial Mexicana 059-2006. Documento técnico. pp.20. SEMARNAT-INE-UNAM
- Escobar, E. y J. Yager. 2001. Remipedia. En: J. Llorente-Busquets et al. (Comp.) Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. UNAM, CONABIO. México. pp. 279-290
- Fanenbruck M., S. Harzsch y J. Wagele. 2004. The brain of the Remipedia (Crustacea) and an alternative hypothesis on their phylogenetic relationships. *Proceedings of The National Academy of Sciences of the USA* 101(11): 3868-3873
- Felgenhauer, B.E., L.G. Abele y D.L. Felder. 1992. Remipedia. En: Harrison F.W. y Humes A.G. (Comp.) *Microscopic anatomy of invertebrates Vol. 9 Crustacea*. Wiley. Liss. Nueva York. pp. 225-247
- Fenchel T y B.J. Finlay. 1995. *Ecology and Evolution in anoxic worlds*. Oxfors University Press. NY.
- Fenolio D.B., G.O. Graening, y J.F. Stout. 2005. Seasonal movement pattern of pickerel frog (*Rana palustris*) in an Ozark cave and trophic implication supported by stable isotope evidence. *The Southwestern Naturalis*. 50(3):385-389.
- Ferronsky V.I. y V.A. Polyakov. 1982. *Environmental isotopes in the hydrosphere*. John Wiley & Sons.
- Feuchtmayr H. y J. Grey. 2003. Effect of preparation and preservation procedures on carbon and nitrogen stable isotope determination from zooplankton. *Rapad Communication in Mass Spectrometry*. 17:2605-2610.
- Fogel ML, Cifuentes LA (1993) Isotopic fractionation during primary production, p, 73-98. En: M. engel and S.A. Macko (eds.), *Organic geochemistry*. Plenum Press
- Folk, R.L. 1969. *Petrology of Sedimentary rock*. Hemphill. Austin.182
- Freeze, A. y J., Cherry 1979, *Ground Water*, Prentice-Hall, New Jersey, USA, 679 p.
- Fuzessery Z.M., J.J., Childress. 1975. Comparative sensitivity to amino acids and their role in the feeding activity of bathypelagic and littoral crustaceans. *Biol. Bull.* 149:522-538.
- Gannon A.T., V.G. Demaco, T. Morris, M.G Whealty, Y. Kao. 1999. Oxygen uptake, critical oxygen tension, and available oxygen for three species of cave crayfish. *Journal of Crustacean Biology* 19(2): 235-243
- García E.M.A.P. 2007. Impacto relativo de las Fuentes de nitrógeno en el sistema lagunar Altata-Ensenada del Pabellón, mediante el estudio de las relaciones isotópicas de C y N. Tesis de maestría.UNAM-PCML. 90 p.

- García-Valdecasas, A. 1985. Morlokiidae new family of Remipedia (Crustacea) from Lanzarote (Canary Islands). *Eos* 60:329-333
- Gat J.R. y Y. Tzur. 1967. Modification of the isotopic composition of rain water by processes which occur before groundwater recharge. In *Isotopes in Hydrology*, IAEA, Viena, pp 49-60
- Gat J.R. 1995. Stable isotopes of fresh and saline lakes. In *Physics and chemistry of Lakes*, (eds A. Lerman, D. Imboden y J. Gat), Springer Verlag, New York, 139-166
- Gibert J., D.L. Danielopol, J.A. Stanford. (eds) 1994 a. *Groundwater ecology*. Academic Press. San Diego.
- Gibert J., J.A. Stanford; M.J. Dole-Olivier; J.V. Ward. 1994 b. Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research. En: Gibert J., D.L. Danielopol, J.A. Stanford. (eds) 1994. *Groundwater ecology*. Academic Press. San Diego. pp 7-40
- Gobler C.J. y S.A. Sañudo-Wilhelmy. 2003. Cycling of colloidal organic carbon and nitrogen during an estuarine phytoplankton bloom. *Limnology and Oceanography* 48(6):2314-2320
- Hessler, R. R. y J. Yager. 1998. Skeletomusculature of trunk segments and their limbs in *Speleonectes tulumensis* (Remipedia). *Journal of Crustacean Biology* 18(1): 111-119
- Holsinger, J.R. 2000. Ecological derivation colonization and speciation. En *Ecosystems of the world*. 30. Subterranean Ecosystems, H. Wilkens, D.C. Culver, y W.F. Humphreys (eds), Elsevier Science. Amsterdam. pp 399-415
- Holthuis, L. B. 1973. Caridean shrimps found in land-locked saltwater pools at four Indo-West Pacific localities (Sinai Peninsula, Funafuti Atoll, Maui and Hawaii Islands), with a description of one new genus and four new species. *Zool. Verhand. (Leiden)* 128:1-48.
- Hobbs III H.H. Crustacea. En: *Ecosystems of the world*. 30. Subterranean Ecosystems, H. Wilkens, D.C. Culver, y W.F. Humphreys (eds), Elsevier Science. Amsterdam. pp.95-107.
- Hose D.L. y Pisarowicz A.J. 1999. Cueva de Villa Luz, Tabasco, Mexico: Reconnaissance Study of an Active Sulfur Spring Cave and Ecosystem. *Journal of Cave and Karst Studies* 61(1):13-21
- Hose D.L., Palmer N.A., Palmer V.M., Northup E.D., Boston J.P., DuChene R.H. 2000. Microbiology and geochemistry in a hydrogen-sulphide-rich karst environment. *Chemical Geology* 169: 399 – 423
- Humphreys W.F. 1999. Physico-chemical profile and energy fixation in Bundera Sinkhole, an anchialine remiped habitat in north-western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 82:89-98
- Humphreys W.F. 2000. Background and glossary. En: *Ecosystems of the world*. 30. Subterranean Ecosystems, H. Wilkens, D.C. Culver, y W.F. Humphreys (eds), Elsevier Science. Amsterdam. pp. 3-14
- Hunt, G. 1987. Consultants group meeting on stable isotope reference samples for geochemical and hydrological investigations. Report to the director general, IAEA. Vienna 42.
- Hüppop K. 2000. How do cave animals COPE with the food scarcity in caves?. En: *Ecosystems of the world*. 30. Subterranean Ecosystems, H. Wilkens, D.C. Culver, y W.F. Humphreys (eds), Elsevier Science. Amsterdam. pp.159-188

- IAEA. 1981. Stable Isotopes hydrology, (eds J.R. Gat y R. Gonfiantini). Tech. Rep. Ser. 210, pp 103-142.
- Illife, T.M. 1993. Fauna troglobia acuática de la Península de Yucatán. En Biodiversidad Marina y Caotera de México. S.I. Salazar-Vallejo y N.E. Conzález (eds) CONABIO y CIQRO. México. pp673-686
- Illife, T.M. 2000a. Anchialine cave ecology. En: Ecosystems of the world. 30. Subterranean Ecosystems, H. Wilkens, D.C. Culver, y W.F. Humphreys (eds), Elsevier Science. Amsterdam. pp. 57-75
- Illife, T.M., J. Parzefall, H. Wilkens. 2000. Ecology and species distribution of the Monte Corona lava Tunel on Lanzarote (Canary island). En:Ecosystems of the world. 30. Subterranean Ecosystems, H. Wilkens, D.C. Culver, y W.F. Humphreys (eds), Elsevier Science. Amsterdam. pp 633-644
- INEGI, 1987. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. Hoja escala 1:250, 000 Cozumel F16-11.
- Koenemann S., T. Illife, y J. van der Ham. 2003. Three new sympatric species of Remipedia (Crustacea) from Great Exuma Island, Bahamas Islands. Contributions to Zoology. 72(4):1-25
- Koenemann S., T. Illife, y J. Yager. 2004. Kaloketos pilosus, a new genus and specie of Remipedia (Crustacea) from the Trunks and Caicos Islands. Zootaxa 618:1-12
- Koenemann S., F. Schram, T. Illife. 2006. Trunk segmentation patterns in remipedia. Crustaceana 79 (5):607-631
- Koenemann S., T. Illife, J.L. van der Ham. 2007a. Micropacteridae, a new family of Remipedia (Crustacea) from the Turks and Caicos Island. Organisms, Diversity & Evolution 7:52-54
- Koenemann S., F. Schram, M. Hönemann, T. Illife. 2007b. Phylogenetic analysis of Remipedia (Crustacea). Organisms, Diversity & Evolution 7:33-51
- Koenemann S., F. Schram, A. Bloechl, T. Illife, M. Hönemann, C.Held. 2007c. Post-embryonic development of remipede crustaceans. Evolution and development. 9 (2):117-121
- Koenemann S., M. Ziegel, T. Illife. 2008. *Pleomonthra fragilis* n.Sp. (Remipedia) from the Bahamas, with remarks on morphology reductions and postnaupliar development. Journal of Crustacean Biology. 28(1):128-136
- Kohlhage K. y J. Yager. 1994. An analysis of swimming in remipedes crustaceans. Philosophical Transactions: Biological Sciences 346 (1316): 213-221
- Lange, S. y F. R. Schram. 2004. Evolución y filogenia de los crustáceos. En: Llorente Bousquets J.E. et al. (Eds). Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. IV. UNAM-CONABIO. México. pp. 93-111
- Levin L.A. y R.H. Michener. 2002. Isotopic evidence for chemosynthesis-based nutrition of macrobenthos: The lightness of being at Pacific methane seeps. Limnology and Oceanography 47(5):1336-1345
- Lewis, D.W.1994. Practical Sedimentology. Hutchinson Ross Publishing Co. Pennsylvania. 227 p.

- Li H. Y R.L. Cooper. 2002. The effect of ambient Light on blind cave crayfish: social interactions. *Journal of Crustacean Biology*. 22(2):449-458
- Lopez- Ramos E., 1975. Geological summary of the Yucatán peninsula. En Nairn A.E.M. y Stehli (eds), *The ocean basin and margin. III. The Gula of Mexico and the Caribbean*. Plenum, New York:257-282
- Lorentzen D., S. Koenemann, T.M. Iliffe. 2007. *Speleonectes emersoni*, a new specie of Reimpedia (Crustacea) from the Dominican Republic. *Zootaxa* 1543:61-68.
- Lorrain A., N. Savoye, L. Chauvaud, Y.M. Paulet, N. Naulet. 2003. Decarbonation and preservation method for the analysis of organic C and N contents and stable isotope ratios of low-carbonate suspended particulate material. *Analytical Chimica Acta*. 491:125-133
- Ludwing J.A. y J.F. Reynolds. 1988. *Statistical ecology. A premier on methods and computing*. J. Wiley . NY
- Maciolek, J.A. 1983. Distribution and biology of Indo-Pacific insular hypogeal shrimps. *Bull. Mar. Sci.* 33:606-618.
- Macko S.A., M.H. Engel y K. Freeman. 1998. Variability of isotope compositions in modern and fósil organic matter. *Chemicla Geology*. 152:1.
- Magro R. 2002. Tecnicas de preparaciónmicroscópica, tinción e inclusion para dermatopsia en lepidopteros (Insecta:Lepidoptera). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 10:205-216
- Margalef R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona
- Marín, L. E. y E. C. Perry. 1994. The hydrology of and contamination potential of northwestern Yucatán, México. *Geofísica Internacional* 33(4): 619-623.
- Mariotti, A. 1983. Atmospheric nitrite is a reliable estándar for natural abundante 15N measurements. *Nature* 303: 685-687
- Martin L. H. Thomas, K. Eakin y A. Logan 1991. Physical characteristics of the anchialine ponds of Bermuda. *Bulletin of Marin science* , 48(1):125-136
- MacArthur R.H. y J.H. Connell, 1966. *The Biology of Populations*. J.Wiley. NY;
- MacArthur R.H. y E.O. Wilson, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press. Princeton.NJ.
- Macko, S.A, L. Entzeroth, P.L. Parker. 1984. Regional Differences in Nitrogen and Carbon Isotopes on the Continental Shelf of the Gulf of Mexico. *Naturwissenschaften* 71:374-375.
- Mejía-Ortíz L.M., y M. López-Mejía. 2005. Are there adaptation levels to cave life in crayfish?. *Journal of Crustacean Biology* 25(4):593-597
- Metillo E.B. y Ritz D.A. 2003. Differential chemosensory feeding behaviour by three co-occurring mysids (Crustacea, Mysidacea) from southeastern Tasmania. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 134: 399-408
- Milliman J.D.1974. *Marine Carbonates*. Springer-Verlag. Berlin
- Minawaga, M. y E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of 15N along food chains: Further evidence and the relation between 15N and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta* **48**:

1135–1140.

Mino, Y., T. Saino, K. Suzuki, and E. Marañón, 2002. Isotopic composition of suspended particulate nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}_{\text{sus}}$ ) in surface waters of the Atlantic Ocean from 50 Global Biogeochem. Cycles, 16(4), 1059, doi:10.1029/2001GB001635

Moore W.S..1999. The subterranean estuary: a reaction zone of ground water and sea water. Marine Chemistry 65:111 – 125

Morales P y Cienfuegos E. 2001. Metrología de isótopos estables y materiales de referencia utilizados para la determinación isotópica de carbono, nitrógeno, oxígeno, hidrógeno y azufre. Simposio de Metrología.

Nichols J.D., W. Conley, B. Batt, A.R. Tipton. 1976. Temporally dynamic reproductive strategies and the r- and K-selection. American Naturalist 110:995-1005

Notenboom, J.1991. Marine regressions and the evolution of ground dwelling amphipods (Crustacea). J. Biogeography 18:437-454

Officer, Ch. B. 1975. Physical oceanography of estuaries. John Wiley & Sons. New York. 465 p.

OSU. 2007. [www.unsolvedmysteries.oregonstate.edu/flow\\_cytometry\\_04.shtml](http://www.unsolvedmysteries.oregonstate.edu/flow_cytometry_04.shtml)

Ostrom P.H. y Fry B. 1993. Sources and cycling of organic matter within modern and prehistoric food webs. En: Ángel M.H. y Macko S.A. (Eds). Organic geochemistry principles and applications. Plenum Press New York.

Parsons, T.R., Y. Maita y C.M. Lalli. 1984. A manual of chemical and biological methods of seawater analysis. Pergamon Press. London. 173 p.

Perry E. Marín L. McClain J y Velázquez G. 1995. Ring of cenotes (sinkholes), northwest Yucatán, México: its hydrogeologic characteristics and possible association with the Chicxulub impact crater. Geology 23:17-20

Peterson B.J., R.W. Howarth, F. Lipschultz, D. Ashendorf. 1980. SALT marsh detritus: an alternative interpretation o stable carbon isotope ratios and the fate of *Spartina alterniflora*. Oikos. 34:173-177.

Peterson B.J. y B. Fry. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. Ann. Rev. Ecol. Syst. 18:293-320.

Phillips D.L.2001. Mixing models in the analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. Oecologia. 127:166-170.

Phillips D.L. y J.W. Gregg. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. Oecologia. 127:171-179.

Phillips D.L. y P.L. Koch. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. Oecologia. 130:114-125

Pielou E.C. 1977. Mathematical ecology. John Wiley & Sons. New York

Pindell J.L. 1994. Evolution of the Gulf of Mexico and the Caribbean. En: Caribbean Geology: An Introduction. U.W.I. Publishers' Association. Kingston.

Plummer N.L., C L. Sprinkle 2001. Radiocarbon dating of dissolved inorganic carbon in

groundwater from confined parts of the Upper Floridan aquifer, Florida, USA. *Hydrogeology Journal* 9:127–150.

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

Porter, K.G. y Y.S. Feig. 1980. The use of DAP1 for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25: 943-948.

Poulson T.L. 1971. Comparison of cave and deep sea organisms. *Natl. Speleol. Soc Bull.* 33:51-61

Poulson T.L. 1972. Bat guano ecosystems. *Natl. Speleol. Soc Bull* 34:55-59

Rau G.H. 1981. Hidrotermal vent clam and tubeworm  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ : Further evidence of non-photosynthetic food sources. *Science* 213:338-340.

Rau G.H. y J.I. Hedges. 1979. Carbon-13 depletion in a hidrotermal vent mussel: Sugestión of a chemosynthetic food source. *Science* 203:648-649

Riedl, R. 1966. *Biologie der Meereshöhlen*. Verlag Paul Parey, Hamburg. 636 pp.

Sánchez Rodríguez G. 2008. Distribución de la abundancia del isópodo *Creaseriella anops* (Creaser, 1936) en sistemas anqihalinos de Quintana Roo, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias UNAM, México, pp 56.

Sanders N.K. y Childress J.J. 1988. Ion replacement as a buoyancy mechanism in a pelagic deep-sea crustacean. *Journal of Experimental Biology* 138: 333-343

Sarbu S.M, T.C. Kane, B.K. Kinkle. 1996. A chemoautotrophically based cave ecosystem. *Science* 272: 193-195

Sbordoni V., G. Allegrucci, D. Cessaroni. 2000. Population genetic structure, speciation and evolutionary rates in cave-dwelling organisms. En: *Ecosystems of the world. 30. Subterranean Ecosystems*, H. Wilkens, D.C. Culver, y W.F. Humphreys (eds), Elsevier Science. Amsterdam. pp. 453-477

Schlegel, H.G. y B. Bowien (Eds). 1989. *Autotrophic bacteria*. Science Technical Publisher Madison Springer-Verlag, Berlin

Schmitter-Soto J.J., F.A. Comin, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, M. Elias-Gutiérrez, V. Díaz-Arce, L.E. Marín y B. Steinich, 2002a. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatán Península (SE México) *Hydrobiologia* 467: 215-228

Schmitter-Soto, J.J., E. Escobar-Briones, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, M. Elias-Gutiérrez y L.E. Marín. 2002b. Los cenotes de la península de Yucatán. pp. 338-358 En: De La Lanza G. y J.L. García Calderón (Comps.) *Lagos y Presas de México*. AGT Editor. México. 650 p.

Schouten S, M. Strous, M M. M. Kuypers, W. I. C. Rijpstra, M. Baas, C J. Schubert, M. S. M. Jetten, and J. S. Sinninghe Damste 2004. Stable Carbon Isotopic Fractionations Associated with Inorganic Carbon Fixation by Anaerobic Ammonium-Oxidizing Bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*. 70(6): 3785–3788

Schram, F.R. 1983. Remipedia and crustacean phylogeny. pp. 23-28. En: Schram, F.R. (ed). 1986. *Crustacean Phylogeny*. A.A. Balkeman, Rotterdam 372 p.

- Schram, F.R. (ed). 1986. Crustacean Phylogeny. A.A. Balkeman, Rotterdam 372 p.
- Simon K.S., Benfield E.F. y Macko S.A. 2003. Food webstructure and the role of epilithic biofilms in caves streams. *Ecology* 84 (9):2395-2406
- Socki R. A., EC. Perry y C.S. Romanek. 2002. Stable isotope systematics of two cenotes from the northern Yucatan Peninsula, Mexico. *Limnology and Oceanography*. 47(6): 1808-1818.
- Sorensen J., B.B. Jorgensen y N.P.Revsbech. 1979. A comparison of oxygen, nitrate and sulfate respiration n coastal marine sediments. *Microbiol Ecol.* 5:105-115
- Southward, A.J., M.C. Kennicutt II, J. Alcala-Herrera, M. Abbiati, L. Airoidi, F. Cinelli, C.N. Morri, E.C. Southward. 1996. On the biology of submarine caves with sulfur springs: Apparaisal of  $^{13}C/^{12}C$  ratios as a guide to trophic relations. *J.Mar. Biol. Assoc. U.K.* 76:265-285
- Spears, T. y L. Abele. 1997. Crustacean phylogeny infered from 18S rDNA, 169-187. En: Fortey, R.A. y R.H. Thomas (eds), *Arthropod relationships*. Chapman & Hall, London.
- Stevens T.O. y Mckinley J.P. 1995. Lithoautotrophic microbial ecosystem in deep basalt aquifers. *Science*. 270:450-454
- Stirling, H.P. 1985. Chemical and biological methods of water analysis for aquaculturists. Institute of Aquaculture. University of Stirling. Scotland. 118 p.
- Stock J.H., T.M. Iliffe y D. Williams. 1986. The concept "anchialine" reconsidered. *Stygologia* 2: 90-92
- Stoessel R.K., Y.H. Moore y J.G. Coke, 1993. The occurrence and effect of sulfide oxidation on coastal limestone dissolution in Yucatan Cenotes. *Ground Wat.* 31:566-575.
- Strayer, D.L. 1994. Limits to biological distributions in groundwaters. En: Gibert J., D.L. Danielopol, J.A. Stanford. (Eds) 1994. *Gronudwater ecology*. Academic Press. San Diego. Pp 287-312
- Streever W.J. 1996. Energy Economy Hypothosis and the troglobitic Crayfish *Procambarus erythroptus* in Sim's Sink Cave, Florida. *American Midland Naturalist*. 135(2):357-366
- Strickland, J.D.H. y T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board. Can.* 167: 1-310. Margalef, R. 1983. *Limnología*. Omega. Barcelona. 1010 p.
- Swarzenski P.W., C.D. Reich , R.M. Spechler , J.L. Kindinger , W.S. Moore 2001.Using multiple geochemical tracers to characterize the hydrogeology of the submarine spring off Crescent Beach, Florida *Chemical Geology* 179 187 – 202
- Tihansky, A.B., 1999, Sinkholes, west-central Florida, En Galloway, Devin, Jones, D.R., Ingebritsen, S.E., eds., *Land subsidence in the United States: U.S. Geological Survey Circular* 1182, p. 121-140.
- Thuesen, E.V., C.B. Millar, y J.J. Childress. 1998. Ecophysiological interpretación of oxygen consumption rates and enzymatic activities of deep-sea copepods. *Marine Ecology Progress Series* 168:95-107
- Van Dover, C.L. 1995. Ecology of the mid-Atlantic Ridge hydrothermal vents. *Journal of the Geologycal Society (London)* , Special publication 87: 257-294

- Ward, W.C., A. E. Weidie y W. Back, 1985. Geology and hydrogeology of the Yucatán Peninsula. New Orleans Geol. Soc., p. 23-95. New Orleans.
- Ward J.V., F. Malard, J.A. Stanford, T. Gonser. 2000. En: Ecosystems of the world. 30. Subterranean Ecosystems, H. Wilkens, D.C. Culver, y W.F. Humphreys (eds), Elsevier Science. Amsterdam.pp. 41-58
- Weber A. 2000. Fish and Amphibia. En: Ecosystems of the world. 30. Subterranean Ecosystems, H. Wilkens, D.C. Culver, y W.F. Humphreys (eds), Elsevier Science. Amsterdam.pp.109-132.
- Weidie, A.E. 1985. Geology of the Yucatán Platform; En: Geology and Hydrogeology of the Yucatán and Quaternary Geology of Northeastern Yucatán Peninsula (Part I); Nex Orleans Geological Society, p 1-19. New Orleans.
- Wetzel, R.G. y G.E. Likens. 1979. Limnological analyses. Saunders. Philadelphia. 375 p
- Wetzel R.G: 2001. Limnology. Academic Press NY
- Whittaker, R.H.1975. The desing and stability of plant communities. En: W.H. van Dobben y R.H. Lowe-McConnell (Eds). Unifying concepts in ecology. Junk, The Hague. pp. 169-181
- Whitaker F.F y Smart P.L. 1993. Circulation of saline ground water in carbonate platforms- A review and case study from the Bahamas. En: A.D. Horbury y A.G. Robinson (Eds.) Diagenesis and Basin Development. American Association of Petroleum Geology. pp.113-132
- White G.C. y R.E. Ventees. 1996. Análisis of frecuaency count data using the negaive binomial distribution. Ecology. 77(8):2549-2557
- Wilkens H., D.C. Culver, W.F. Humphreys.(Eds).2000. Ecosystems of the world. 30. Subterranean Ecosystems. Elsevier Science. Amsterdam
- Wilcox W. M., H. M. Solo-Gabriele y L. O. Sternberg. 2004 Use of stable isotopes to quantify flows between the Everglades and urban areas in Miami-Dade County Florida. Journal of Hydrology 293: 1–19
- Wilson, E.M. 1980. Physical geography of the Yucatán Peninsula. En: Moseley, E. y E. Terry (eds), Yucatán. A World Apart. Univ.
- WHOI. 2002. The discovery of hydrothermal vents. 25<sup>th</sup> anniversary 1977-2002. Woods Hole Oceanographic Institution. Woods Hole, MA
- Wollermann U., S. Koenemann, T. Iliffe. 2007. A new remipede, *Cryptocorynetes longulus*, n.sp. from Cat Island, Bahamas. Journal of Crustacean Biology 27(1):10-17
- Yager, J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. Journal of Crustacean Biology 1(3):328-333
- Yager, J. 1986. Remipedia. pp. 382-383 En: Botosaneanu L. (Comp) Stygofauna Mundi. E.J. Brill, Leiden. 500 p.
- Yager, J. 1987. *Speleonectes tulumensis*, n. sp. (Crustacea, Remipedia) from two anchialine cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico. Stygologia 3:160-166
- Yager, J. 1989. *Pleomothra apletocheles* and *Godzillioognomus frondosus*, two new genera and species of Remiped Crustaceans (Godzillidae) from anchialine caves of the Bahmas. Bulletin of Marine Sciences 44:1195-1206

Yager, J. 1994. *Speleonectes gironensis*, new species (Remipedia: Speleonectidae), from anchialine caves in Cuba, with remarks on biogeography and ecology. *Journal of Crustacean Biology* 14:752-762

Yager J. y W. F. Humphreys. 1996. *Lasionectes exleyi*, sp. nov., the first Remipede Crustacean recorded from Australia and the Indian Ocean, with a key to the World Species. *Invertebrate Taxonomy* 10: 171-187

Yager J. y J. Carpenter. 1999. *Speleonectes epilimnius* new specie (Remipedia, Speleonectidae) from surface water of an anchialine cave on San Salvador Island, Bahamas. *Crustaceana* 72(8):965-977

Yager J. y M. Madden. 2002. Preliminary analysis of the ecology of a Cenote in Quintana Roo, Mexico, characterized by its extraordinary quantities of remipedes. *Karst Frontiers. Karst Waters Institute Special Publication* 7:138-140

Yager J y E. Escobar. 2007. An Ecological study of a cave characterized by enormous numbers of remipede crustacea. The Crustacean Society Mid-Year meeting. Coquimbo Chile.

Yoshioka T. 1999. Current technology in limnology : Stable isotope ecology. En: *Limnology. The textbook for the 9 th IHO Training Course*. UNESCO-Nagoya U. Japan. pp35-51

Yurtsever Y. y J.R. Gat. 1981. Atmospheric water. En *Stable Isotopes hydrology*, (eds J.R. Gat y R. Gonfiantini). IAEA Tech. Rep. Ser. 210, pp 103-142.

## 13.- Apéndice

### Apéndice 1 Origen y evolución de aguas subterráneas El $\delta^{13}\text{C}$ CID en sistemas acuáticos

El carbono inorgánico disuelto (CID) en el agua tiene tres orígenes, intercambio de  $\text{CO}_2$  con la atmósfera, disolución de minerales carbonatados y  $\text{CO}_2$  derivado de los procesos de respiración (Fig. 1). Los procesos que retiran CID del agua son la precipitación de los carbonatos y la fijación del carbono por biosíntesis.

Los sistemas acuáticos pueden presentar estratificación de la columna de agua por diferencia de densidad, lo que genera tres capas distintas una superficial, una intermedia y otra profunda. De tal forma que la capa de agua profunda de un cuerpo de agua estratificado o de un sistema subterráneo, al quedar aislada del intercambio con la atmósfera presentará cambios debidos a la disolución y precipitación de carbonatos o al balance entre excreción de  $\text{CO}_2$  producto de los procesos de respiración y la fijación del carbono por biosíntesis.

#### Geoquímica marina

El agua marina promedio tiene un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  CID ( $\text{CID}$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ) de 0‰ (IAEA, 1981) (Tabla 1). En la capa superficial el  $\delta^{13}\text{C}$  CID es 0‰ (Parker et al. 1964; Deuser y Degens 1967) debido a la disolución de carbonatos (Salomons y Mook 1986; Conway et al. 1994). Bajo la superficie el  $\delta^{13}\text{C}$  CID varía. Esta variación depende del balance entre la fijación de  $\text{CO}_2$  por cualquiera de las vías autotróficas de síntesis metabólica y la producción de  $\text{CO}_2$  por respiración.

El agua profunda por debajo de la termoclina tiene valores de  $\delta^{13}\text{C}$  CID en un promedio de  $0 \pm 1-2$  ‰. Dicha variación se debe a la contribución de CID contenido en la roca fundida en las zonas de formación de piso oceánico y en los volcanes;  $\text{CO}_2$  producto de la respiración o al consumo de POC y DOM derivado de fotosíntesis (Williams et al. 1981; Conway et al 1994) (Tabla 1). Existen otros procesos biogeoquímicos (fluidos termales, influjo de fluido de ventilas hidrotermales, diagénesis de la materia orgánica, metanogénesis, oxidación de gas e hidrocarburos por bacterias) que modifican el valor del  $\delta^{13}\text{C}$  del CID presentándose éstos en un intervalo de -45 a +18.5‰ (Conway et al 1994; Brooks et al 1984 y 1987; Kennicutt et al 1989). Los escasos datos existentes en ventilas hidrotermales muestran un intervalo de CID entre -7 a +0.4‰ (Conway et al 1994; Fisher et al 1994; Rau 1981). En infiltraciones frías de hidrocarburos en el talud continental de Louisiana los valores de -27.1‰ (Tabla 1) se atribuyeron a  $\text{CO}_2$  producido por bacterias que oxidan hidrocarburos (Sassen et al. 1999).

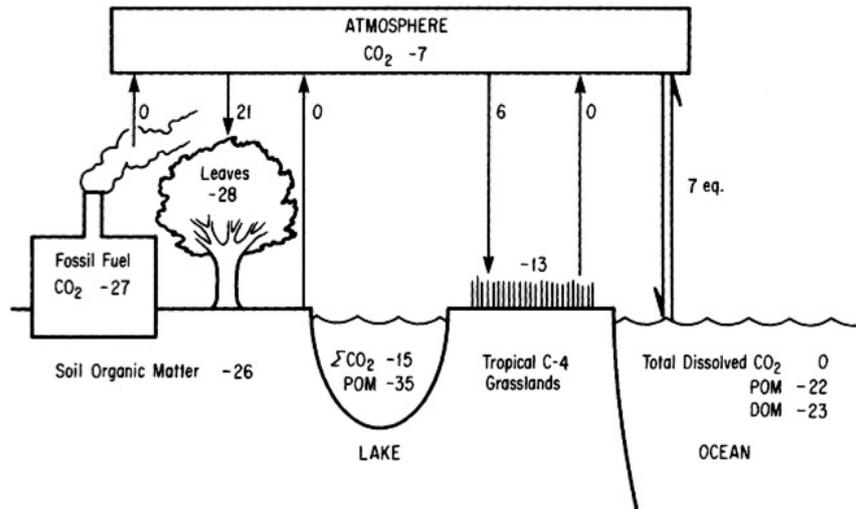


Figure 4 The  $\delta^{13}\text{C}$  distribution in ecosystems. Single arrows indicate  $\text{CO}_2$  fluxes. The double arrow signifies an equilibrium isotope fractionation. Numbers for pools indicate  $\delta^{13}\text{C}$  values ( $\text{‰}$ ) and numbers for arrows indicate the fractionation (D) occurring during transfers. POM = Particulate Organic Matter. DOM = Dissolved Organic Matter. Sources: 5, 16, 17, 35, 83, 104, 121.

Fig.1. Variación de  $\delta^{13}\text{C}$  en los ecosistemas (Tomado de Peterson y Fry. 1987.)

### Fijación y respiración

Teniendo en cuenta el intervalo del  $\delta^{13}\text{C}$  CID se debe señalar que en sistemas acuáticos la discriminación enzimática del isótopo pesado en la fijación autotrófica de carbono, se encuentra supeditada a la disponibilidad del carbono como bicarbonato en el medio. Cuando el carbono es un elemento limitante la discriminación del isótopo pesado es menor en comparación con condiciones no limitantes del elemento donde se da un mayor fraccionamiento isotópico y en consecuencia el CID está enriquecido en  $^{13}\text{C}$ . De tal forma que el  $\delta^{13}\text{C}$  de la materia orgánica depende del valor de la fuente de carbono inorgánico y del fraccionamiento como se mencionó anteriormente. Los valores de CID se encuentran enriquecidos en  $^{13}\text{C}$  si la síntesis metabólica es alta haciéndolo más pesado con valores más positivos. El CID es más ligero cuando predomina la respiración y se adiciona  $^{12}\text{C}$ , los valores tienden a ser más negativos (Rullkotter, 2006).

La composición isotópica estable del carbono no muestra grandes cambios durante el proceso de remineralización de la materia orgánica (Rullkotter, 2006). Por ejemplo la oxidación de la materia orgánica en el suelo produce  $\text{CO}_2$  biogénico empobrecido  $\delta^{13}\text{C}$  1.5‰ con respecto de la materia orgánica lábil (O'Brien y Stout, 1978; Balesdent et al., 1987; Embard et al. 1987 y citas; Natelhoffer y Fry 1988).

En contraste la disolución de calizas adiciona  $\text{CO}_2$  relativamente enriquecido en  $^{13}\text{C}$  produce un CID con un valor de 0 ‰ (Salomons y Mook, 1986).

Debido a que la reducción del  $\delta^{13}\text{C}$  de la materia orgánica excede por mucho el intervalo que presenta el  $\delta^{13}\text{C}$  de los carbonatos el resultado neto de estos dos procesos es hacer el  $\text{CO}_2$  disuelto isotópicamente más ligero (Rullkotter, 2006).

El aumento de condiciones reductoras en la secuencia de remineralización de la materia orgánica (reducción de nitrato, reducción de azufre y metanogénesis) producen  $\delta^{13}\text{C}$  CID aún más empobrecido debido a que las bacterias que llevan a cabo estos procesos discriminan de manera considerable el  $^{13}\text{C}$  (Fig.2) (Rullkotter, 2006).

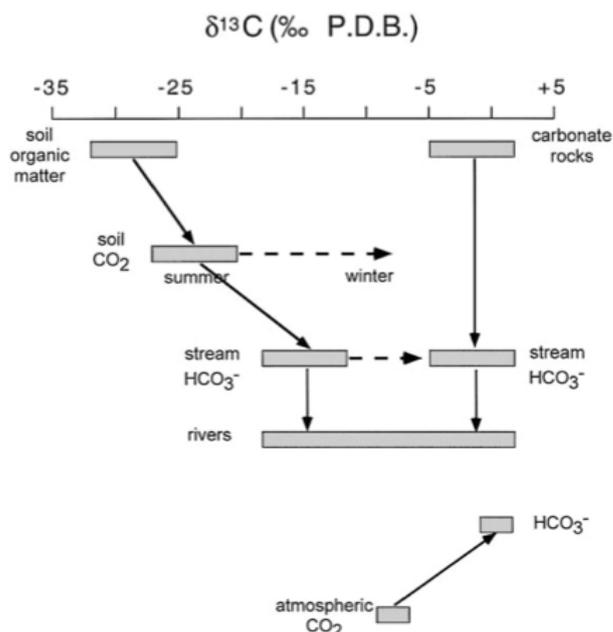


Fig. 1. Potential variations of carbon isotopic composition in aqueous systems (modified from Pawellek and Veizer, 1994).

Fig.2. variaciones de  $\delta^{13}\text{C}$  en sistemas acuáticos (Tomado de Pawellek, F., Veizer, J., 1994)

### Variación del $\delta^{13}\text{C}$ en lagos, ríos, estuarios y sistemas subterráneos

El cambio del  $\delta^{13}\text{C}$  debido a los procesos de fijación y remineralización de la materia orgánica se han estudiado en lagos que presentan una marcada estacionalidad. En un lago de Polonia Wachniew y Rozanski (1997) encontraron que los manantiales que alimentan el lago presentan un intervalo de -15 a -11 ‰. Durante la circulación de primavera el  $\delta^{13}\text{C}$  fue homogéneo en la columna de agua  $\sim -6$  ‰ y gradualmente el  $\delta^{13}\text{C}$  en el epilimnion se enriquece en 1.5 ‰, debido a la asimilación preferencial del  $^{12}\text{CO}_2$  por parte de las algas durante la fotosíntesis en verano. En tanto el hipolimnion se empobreció alcanzando un  $\delta^{13}\text{C}$  de -9.5 ‰ al progresar la estratificación por descomposición de la material orgánica tanto en columna como en sedimento (Wachniew y Rozanski, 1997) (Tabla 1).

De manera similar un estuario del Mar del Norte varía entre -14.3 a -9.9 ‰, los valores más empobrecidos se registran en invierno debido a ingreso de  $\text{CO}_2$  derivado de la descomposición de material orgánica terrestre que ingresa al estuario como detrito y que se encuentra empobrecida en el isótopo pesado. En contraste en verano el ingreso de detrito es menor, por tanto la respiración en la columna de agua es menor y los valores son mas enriquecidos (Hellings et al., 1999).

Por su parte Aucour et al. (1999) estudiando la cuenca del río Rhone desde los Alpes hasta el Mediterraneo encontraron que en la cabecera del Rhone el  $\delta^{13}\text{C}$  es -5 ‰ debido a la poca respiración en la columna de agua lo que sugiere que el  $\text{CO}_2$  se deriva del intemperismo de las rocas calizas de los Alpes ( $\delta^{13}\text{C} -1$ ‰) tanto por el  $\text{CO}_2$  atmosférico como por la reacción con ácidos orgánicos. En tanto en la desembocadura el  $\delta^{13}\text{C}$  es -10 ‰ debido a la mezcla de los tributarios (-11 ‰) y un ingreso reducido de detrito que aporta  $\text{CO}_2$  biogénico derivado de la oxidación de la material orgánica (-21.5 ‰) (Aucour et al., 1999) (Tabla 1).

La evolución química de agua subterránea en condiciones de poco flujo se ha modelado en el acuífero superior de Florida a partir de la recarga meteórica y tres reacciones dominantes: disolución de calcita y dolomita, disolución de aluminosilicatos y degradación aeróbica de la materia orgánica (Katz et al., 1998). Utilizando el software NETPATH Katz et al. (1998) cuantificó la transferencia de masa (mmol/kg) de las fuentes al agua resultante de acuerdo con la ecuación siguiente: agua de lluvia ( $\delta^{13}\text{C} = -7$ ‰)+0.42 $\text{CH}_2\text{O}$ ( $\delta^{13}\text{C} = -25$ ‰)+1.42 Calcita ( $\delta^{13}\text{C} = 0$ ‰)+0.24 Dolomita ( $\delta^{13}\text{C} = 0$ ‰)+1.79  $\text{H}_2\text{CO}_3$  ( $\delta^{13}\text{C}_{\text{CO}_2} = -25$ ‰)+0.21 Na-smectita = agua resultante ( $\delta^{13}\text{C} -12.7$ ‰) (Katz et al., 1998) (Tabla 1).

Tabla A1.1 Revisión de valores de  $\delta^{13}\text{CCID}$  en diversos sistemas acuáticos.

Tipo de sistema/subcategoría/lugar	Capa de agua/ Flujo	$\delta^{13}\text{CCID}\text{‰}$	Referencia
Atmósfera		-7 a -8	Parker et al. 1964; Deuser y Degens 1967
<b>Sistemas Marinos</b>			
Agua marina promedio		0	IAEA 1981
Agua marina superficie		0	Parker et al. 1964; Deuser y Degens 1967
Agua marina profunda		0 o enriquecida en $^{13}\text{C}$ ; $0\pm 1-2$	Williams et al. 1981; Conway et al 1994
Agua marina intersticial		0 en general, pero puede variar de -45 a +18.5	Conway et al. 1994; Brooks et al. 1984 y 1987; Kennicutt et al. 1989
Agua marina Fluido de ventilación Hidrotermal		-7 -1.6 a + 0.4 $\geq -4$	Conway et al. 1994; Fisher et al. 1994; Rau 1981
Agua marina Infiltración de hidrocarburos		-27.1	Sassen et al. 1999
Carbonatos de origen marino (roca)		$\sim 0$	Salomons y Mook 1986; Conway et al. 1994
<b>Lagos</b>			
Cuerpo de agua superficial/ Lago/controlado por aguas subterráneas. Polonia	manantiales que alimentan el lago	-15 a -11	Wachniew y Rozanski, 1997
	epilimnion	$\sim -6$ a $\sim -4$	
	hipolimnion	-6 a -9.5	
<b>Río</b>			
Río Rin de los Alpes al Mediterráneo	Cabecera	-5	Aucour et al., 1999
	Boca	-10	
	Tributarios	-11	
<b>Estuario</b>			
Cuerpo de agua superficial/Estuario Mar del Norte		-14.3 a -9.9	Hellings et al., 1999
<b>Sistemas kársticos</b>			
Cueva Geotermal en Rumania		<sup>136</sup> $\text{CO}_2(\text{g}) = -23$ $\text{HCO}_3 = -15$	Sarbu et al. 1996
Cueva/ anquibalina/ superior		15	Pohlman et al. 1997

## El $\delta^{18}\text{O}$ en sistemas acuáticos

La firma isotópica del agua en el ciclo hidrológico se origina principalmente en los cambios de fase de líquido a vapor y viceversa, en la interfase océano-atmósfera donde se toma el valor *d-exceso* del agua atmosférica. El valor *d-exceso* se define como  $d = (\delta\text{D} - (8 \times \delta^{18}\text{O}))$ . El contenido isotópico de hidrógeno y oxígeno en el agua se mide en relación al estándar SMOW (0.5 ‰) (IAEA, 1981), que es un promedio de las aguas del océano mundial, como  $\delta\text{D}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  (Fig. 1). Cambios posteriores ocurren cuando el aire marino pierde la conexión con la fuente de humedad al desplazarse al interior de los continentes y perder humedad en forma de lluvia. En los continentes a medida que el aire se enfría pierde más agua, resultando la humedad y la precipitación empobrecidas en los isótopos pesados. A medida que el aire con humedad marina penetra el continente y pierde agua la firma isotópica va cambiando, siendo más empobrecida en el interior del continente que en la costa, lo que resulta en un mosaico de la composición isotópica en los reservorios de agua terrestres, sean glaciares, agua subterránea, lagos o ríos (Yurtsever y Gat, 1981). El mismo efecto ocurre con el incremento en altitud, a mayor altitud los valores son más negativos. Los cuerpos de agua reflejan la composición isotópica de la precipitación local con una mínima distorsión de hasta 1 ‰ en  $\delta^{18}\text{O}$ , derivada de procesos en la superficie (Gat y Tzur, 1967). En reservorios terrestres superficiales el tiempo de residencia es corto y la exposición a la atmósfera resulta en evaporación, lluvias torrenciales, ciclos de evaporación condensación que pueden generar variabilidad estacional en los contenidos isotópicos (Gat, 1995). En grandes acuíferos y lagos profundos donde el tiempo de residencia del agua es multianual, la composición isotópica de los ingresos puede ser caracterizada por valores promedios de la precipitación de largo plazo ya que dicha composición se conserva en el sistema. Un factor que puede modificar la composición isotópica de los reservorios terrestres con tiempos de residencia largos es la temperatura, por ejemplo, en acuíferos geotermales (Gat, 1995).

Los componentes o procesos hidrológicos críticos en la interfase atmósfera sistemas terrestres más relevantes son: intercepción de la precipitación por el dosel del bosque/selva, cuerpos de agua superficial, agua en el suelo, agua en las plantas y evapo-transpiración. Es importante señalar que en los componentes y procesos antes mencionados el cambio en la composición isotópica ocurre principalmente con la evaporación. La permanencia del agua en el suelo y su transporte en él no afecta la composición isotópica en tanto no ocurra evaporación, como se ha demostrado al contrastar regiones áridas con húmedas (Ferronsky y Polyakov, 1982).

En aguas subterráneas con temperaturas menores a 60°C el cambio en la composición isotópica se da principalmente por la mezcla con aguas de diferente origen. Algunas actividades humanas como recarga artificial, irrigación a gran escala o sobreexplotación del acuífero pueden distorsionar la señal al generar mezcla con aguas de diferente procedencia. Un caso particular son los acuíferos costeros que pueden presentar mezcla con agua de origen marino. La dispersión o mayor variabilidad de los datos cobra mayor importancia cuando el movimiento de agua es lento pues pueden acumular mayor número de parcelas de agua con diferentes orígenes y mezclarse menos.

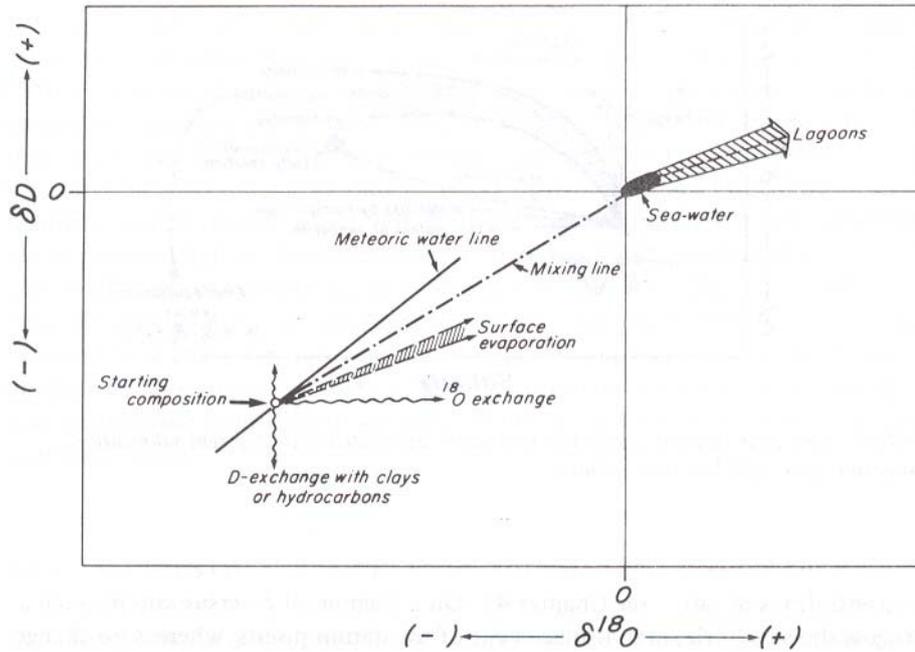


Figura 1. El agua en términos de  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta\text{D}$

La principal aplicación de esta técnica es la de conocer el origen del agua y para medir la proporción de la mezcla de aguas de diferentes fuentes.

En aguas subterráneas conocer el origen de la salinidad es un problema relevante en términos de calidad de agua para consumo humano. La composición isotópica resulta una propiedad más conservativa que la salinidad, ya que la salinidad es susceptible al intercambio iónico con la roca matriz y a la precipitación de especies químicas.

La aplicación de la técnica para conocer la dinámica de aguas subterráneas puede ser investigada usando  $\delta\text{D}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  únicamente si se cuenta con una serie de tiempo de los valores de  $\delta\text{D}$  y  $\delta^{18}\text{O}$  o si se monitorean a lo largo de grandes distancias a partir de una fuente (Ferronsky y Polyakov, 1982). Por ejemplo en Florida se reconoció que tras la evaporación del agua de los Everglades una porción del agua se infiltra y mantiene su firma isotópica en su flujo profundo hacia el este, pasando por debajo del acuífero superficial del condado de Miami donde la recarga es meteórica (Wilcox et al., 2004).

Para medir movimiento de capas de agua con isótopos ambientales se usa radiocarbono, Radio o Estroncio (Plummer y Sprinkle, 2001; Swarzenski et al., 2001).

Tabla A1.2 de datos comparativos  $\delta^{18}\text{O}$  y  $\delta\text{D}$ .

Tipo de sistema/subcategoría/ flujo	Capa de agua	$\delta^{18}\text{O}\%$	$\delta\text{D}\%$	Tendencia $\delta^{18}\text{O}$ $\delta\text{D}$	Referencia
Línea meteórica mundial				$\delta\text{D}=8.11\text{X}$ $\delta^{18}\text{O}+ 10.4$	IAEA1981
Lluvia Yucatán		-3.22			Socki et al.2002
Lluvia Florida		-5.34 a -2.34	-32.9 a -7.20		Katz et al 1998
Agua marina		~1 a <2 media= +0.5			IAEA 1981
Cuencas Oceánicas semicerradas		+2			IAEA 1981
Agua oceánica		+1	+6		IAEA 1981

superficial					
<b>Sistemas anquihalino</b>					
Cenotes /léntico/Yucatán	superior	-3.53 a -4	-21.9 - 19.7 a - 12.0	$\delta D=8.11X$ $\delta^{18}O+ 10.4^{***}$	Socki et al.2002
	Agua de fondo	1.28 a 0.78	7.9 a 7.2		
Cenotes sinks/Florida	Poco flujo	-3.63	-19.7		Katz et al 1998
	Mayor flujo	-2.75 a - 1.67	-14.9 a - 9.2		
Cuerpo de agua superficial/ Río/Florida	Mayor flujo	-1.60	-7.7		Katz et al 1998
<b>Acuíferos</b>					
Pozo/Yucatán	superior	-3.4			Socki et al.2002
	fondo	-0.62			
Pozos/Florida	Poco flujo	-4.04 a - 3.20	-20.9 a - 15.5		Katz et al 1998
	Mayor flujo	-3.94 a - 2.15	-21.6 a - 10.9		

## Apéndice 2 ESTRATEGIAS DE DISECCION

A cada uno de los individuos se les colocará en una caja Petri con agua destilada para evitar desecaciones y se observaron bajo un microscopio estereoscópico Carl Zeiss con aumentos de 2x y 5x; la manipulación se realiza con unas pinzas de relojero Inox del #3. Se remueven las piezas bucales y flagelo ventral de la antena 1 (Tabla 5.1.) colocándolos en viales perfumeros de 5 cm debidamente etiquetados con etanol al 75% para su conservación hasta el momento de las observaciones con microscopio óptico o electrónico de barrido (MEB).

**MONTAJE DE LAS PREPARACIONES PARA OBSERVACIÓN MICROSCOPIO OPTICO.** Una vez disectadas las piezas bucales y flagelo ventral de la antena 1 de cada uno de los ejemplares se colocarán en una solución de verde rápido FCF I.C. 42053 preparada con 10 ml de agua de la llave y la cantidad de verde rápido que se pegue a una pipeta Pasteur previamente mojada. El verde rápido permitirá reconocer fácilmente articulaciones y segmentos de los caracteres. Al término de 24 horas y concluida la tinción, las piezas bucales y flagelo ventral de la antena 1 se colocarán individualmente en portaobjetos con cubreobjetos debidamente rotulado. A continuación se procederá a la observación de las piezas bucales y flagelo ventral de la antena 1 en un microscopio Olympus CH-B145-T-2 con aumento 10x y 40x para registrar verificar el estado de los caracteres diagnósticos que se muestran en la Tabla 5.1, para poder identificar a los ejemplares.

**MONTAJE DE LAS PREPARACIONES PARA OBSERVACIÓN EN MICROSCOPIO ELECTRONICO DE BARRIDO (MEB).**

Las garras terminales de la maxila y del maxilpedo de los ejemplares recolectados contenidas en los viales con etanol al 75% (ver 7.1.1) se someten a un proceso de deshidratación, colocándolas en etanol al 80%, 90%, 95% y 100% durante 15 minutos respectivamente, posteriormente se limpiarán con un sonicador Cole – Parmer modelo 8890E-MT de 117 volts, 60 Hz y 80 watts durante 30 segundos, para retirar el exceso de partículas y debris adheridos, hecho esto, se montarán en un dado de aluminio debidamente rotulado, y se introducirán a una ionizadora de oro Jeol – Fine Coat Ion Sputler JFC – 1100 a 1.3 kv y 10 mA para crear un vacío con gas Argón por 16 minutos, para recubrirse con una capa de 6µm de oro por el bombardeo de iones. Posteriormente se introducirán a la cámara de vacío del microscopio electrónico de barrido marca Jeol JSM – 5410 LV al alto vacío, donde se

observaron los detalles de las garras terminales de la maxila y del maxilípido a aumentos de 500x, 750x y 2000x.

ESTRATEGIA PARA REPORTAR LOS RESULTADOS. En todas las observaciones con ambos microscopios, se tomaron fotografías y se compararán las estructuras entre las fotografías obtenidas en el microscopio óptico y en el MEB para comprobar el estado de carácter con base en las clasificaciones de Yager, 1987; Felgenhauer *et al.*, 1992; Yager, 1994; Yager y Humphreys, 1996; Yager y Carpenter, 1999; Koenemann *et al.*, 2007b.

Tabla A2 Morfología comparada del Genero Speleonectes

Referencia	1	2	3	4	4	4	5	6	7	8	
Estructura Morfológica	<i>S. lucayensis</i>	<i>S. gironensis</i>	<i>S. epilimnius</i>	<i>S. parabenjamini</i>	<i>S. minnsi</i>	<i>S. tanumekes</i>	<i>S. benjamini</i>	<i>S. ondinae</i>	<i>S. emersoni</i>	<i>S. tulumensis</i>	<i>S. sp</i>
Longitud max del cuerpo (mm)	24	14	18.3	13	18	27		16.1	12.5	27.6	>27.6
<b>Cefalón</b>											
Escudo cefálico Forma y tamaño	*Pequeño 1/12 LTC adelgazamiento anterior	*Pequeño 1/8 L total cuerpo subrectangular con ligero adelgazamiento anterior	*Pequeño con leve adelgazamiento anterior	*subrectangular, L= seg1-4	*ligeramente Trapezoidal c/ márgenes laterales sinuosos. L= seg1-4	*subrectangular c/ adelgazamiento anterior L= seg 1-4		*1/7 L total cuerpo ligero adelgazamiento anterior	*subrectangular c/ adelgazamiento anterior L= seg 1-3	*Pequeño 1/9 LTC adelgazamiento anterior	
Filamentos Frontales	*	*	*	*	*	*		*Cortos y robustos Casi "club like" redondeados al final, presenta "espina" (Proceso distomedial) pequeña "thumb-like" que sobresale la mitad de la longitud del filamento principal	*Proceso distomediales cortos, sobresalen del filamento principal		
Antena 1	*birama	*birama	*birama	*birama	*birama	*birama		*birama	*birama	*birama	birama
Ramo dorsal	12seg. L2x>	10 seg	10-11seg	>60% LTC	12 seg.	13 seg 7% LTC		12 seg	11 seg	11-12seg	11 seg

# segmentos y L	escudo cefálico	L 2x > escudo cefálico	1/3 LTC	14 seg	20% LTC	L2x> escudo cefálico		L= Nd	L~ 2x> escudo cefalico 9%LTC	L= Nd	
Ramo ventral # segmentos y L	8 seg	6-7	7	15 L < ½ Ramo dorsal; L> escudo cefalico	8 seg Dos mas proximales fusionados . L<1/2 L Ramo dorsal	7-8 seg; L < ½ Ramo dorsal; L< escudo cefalico		8 seg L<1/2 L Ramo dorsal	6 seg L ~ ½ L escudo cefalico	9-10 seg	9 seg
Antena 2 Forma y Tipo de setas	*birama setas plumosas	birama setas plumosas	*birama setas plumosas	*birama setas plumosas	*birama setas plumosas	*birama setas plumosas		*birama setas plumosas	*birama setas plumosas	birama setas plumosas	birama setas plumosas
Endopodo # segmentos	3 seg	3 seg	3 seg	3 seg	3 seg	3 seg		3 seg	3 seg	3 seg	3 seg
Exopodo # segmentos	1 seg	1 seg	1 seg	1 seg	1 seg	1 seg		1 seg	1 seg	1 seg	1 seg
<b>Partes Bucales</b>											
Mandíbula Der.	*	*	*		*	*		*	*	*	
# Procesos Incisivos	3	3	3	3	3	3		3	3	3	3
Lacinia mobilis	3	3	3	3	3	3		3	3	3	3
Molar	truncado	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd		Nd	Nd	Nd	
Mandíbula Izq.		*	*	*	*			*	*	*	
# Procesos Incisivos	Nd	4	4	4	4	4		4	4	4	4
Lacinia mobilis Forma	Nd	agrandada	agrandada	agrandada c/ margen apical aserrado	agrandada c/ margen apical aserrado	agrandada c/ margen apical aserrado		Tipo hoz "Sickle-like"	agrandada c/ margen apical aserrado	agrandada	
Molar Forma	Nd			prominente, superficie distal larga, y oval	prominent e	prominente, superficie distal larga, y oval			prominente		
Maxila 1 Forma #seg Punto de Articulación	* unirama, robusta, prensil, 7 seg, punto de articulación seg. 4y 5	* unirama, robusta, prensil, 7 seg, punto de flexión seg. 4y 5	* unirama, robusta, 7 segmentos	* unirama, robusta, 7 segmentos	* unirama, robusta, 7 segmentos	* unirama, robusta, 7 segmentos		* unirama, robusta, prensil, 7 seg punto de articulación	*	* unirama, robusta, prensil, 6-7 segmentos	7

								seg. 4y 5			
Maxila 1 Segmento 1 Forma, Enditos, Tipo, # de espinas y posición, Tipo, # de setas y posición	endito como placa, espinas apicales largas, algunas barbadas	largo, endito termina delgado c/ 1 espina larga y 3 pares de espinas anteriores opuestas, espina mas anterior aserrada	c/ 1 endito largo y delgado c/ arreglo de espinas esclerotizadas , 1 larga post y 3 pares ant opuestas, par mas posterior aserrado	c/ 1 endito largo y delgado c/ 1 espina larga y 5-6 espinas pequeñas, sin setas	c/ 1 endito largo y delgado c/ 5 espinas 1 ligerament e aserrada	c/ 1 endito largo y delgado c/ 1 espina larga y 6-7 espinas pequeñas, sin setas		c/ 1 endito largo y delgado c/ 1 espina robusta, adyacent a ésta un a doble hilera de 6 setas cortas y robustas "spine-like", la mas posterior esta subsetulada	Endito delgado, margen distal 4 setas largas y robustasy 3 setas simples	endito terminal delgado c/ 1 espina larga y 6 cortas	
Maxila 1 Segmento 2 Forma, Enditos, Tipo, # de espinas y posición, Tipo, # de setas y posición	endito grueso lobular setasy espinas al margen	Ancho endito tipo placa 5-6 espinas cortas y muchas setas simples en el margen terminal, margen anterior y post. c/ 2-4 setas largas.	Ancho endito tipo placa 6 espinas robustas, la mas anterior aserrada y muchas setas simples en el margen terminal, margen anterolareral c/ setas pequeñas	Endito "ovate" espatulado c/ 4-5 setas largas margen distoanterior , 8 espinas cortas y 1 serda distoposterior	Endito "ovate" espatulado o c/ 3 setas largas s margen distoanterior or 5-6 espinas cortas distoposterior desnudas menos 1	* Endito robusto espatulado c/ 5 setas margen distoanterior, 10 espinas cortas margen distoposterior		Ancho "flap- like" endito tipo placa hilera de 5 setas "spine-like" en margen proximal, hilera 4 setas simples moderadamente largas margen distal	Endito largo y ancho c/2 setas margen proximal, 5 setas largas simples, 1 setulosa, 5-6 simples pequeñas	robusto, endito tipo placa 6-7 espinas cortas y muchas setas simples en el margen terminal, margen anterolareral	8
Maxila 1 Segmento 3 Forma, Enditos, Tipo, # de espinas y posición, Tipo, # de setas y posición	lobulo medial que se bifurca en proyecciones cónicas con terminación en grandes espinas	corto, endito cónico c/ 2 espinas robustas apicales	* corto, endito medial cónico c/ 2 serda robustas y cónicas aserradas en la mitad distal	corto, endito cónico c/ 2 espinas alargadas y pocas setas	* corto, endito cónico c/ 2 espinas alargadas y muchas setas	* corto Redondo robusto 2 espinas y algunas setas		corto, endito medial cónico c/ 2 setas tipo espina cortas, robustas y subcetuladas por setas	Corto ligerament redondo c/ 2 setas setulosas largas y 1 simple	corto, endito cónico c/ 2 * espinas robustas apicales	corto, endito cónico c/ 2 espinas robustas apicales

								simples cortas			
Maxila 1 Segmento 4 Forma, Enditos, Tipo, # de espinas y posición, Tipo, # de setas y posición	proyección medial, espinas terminales grandes	largo y robusto, endito cónico medial c/ 2 espinas robustas (=seg.3)	*robusto margen proximomedial alargado c/ 2 setascónicas aserradas (=seg.3)	sub rectangular, margen medial c/ 1 espinas muy larga en esquina proximal, 7- 8 setas	* margen medial con expansión oblicua c/ 2 líneas de 8-9 setas; esquina proximal c/ 3 espinas setulosas 2 largas 1 corta	* subrectangula r, lóbulo del endito pequeño c/ 2 espinas y algunas setas		Largo, endito proximal, subtriangul ar, c/ 5 robustas y subcetulada s varia entre individuos	Subtriangula r, expansion oblicua margen medial, margen proximal c/2 setas largas robustas y 4-5 simples	endito cónico c/ 2 espinas robustas (=seg.3)	endito cónico c/ 2 espinas robustas (=seg.3)
Maxila 1 Segmento 5 Forma, Enditos, , Tipo, # de setas y posición	setasen el margen medial	delgado, L< seg.4 con 2 grupo de setasen margen ant y post distomedial	~< L seg.4 con grupo de 4 o mas setasen el margen distomedial ant y post	L=seg 4 pero mas delgado c/ grpo de setasdistom edial	L=seg 4 expandido c/ grupo distomedia l de setas	L< seg 4 W<seg 4 setasdistomedi ales		L< seg 4 W<seg 4 con 2 grupo de setasen margen ant y post distoventral	L= seg 5 mas delgado, grupo de setas distomedial	~ L seg.4 con grupo distal de setasen margen medial	~ L seg.4 con grupo distal de setasen margen medial
Maxila 1 Segmento 6 Forma, Tipo, # de setas y posición	setas dorsales y mediales	corto, c/ 4 grupos de setas en márgenes anteriores y posteriores	muy corto c/ grupos de setas largas en márgenes anteriores y posteriores distomedial y distolateral. Todas las setasc/ plumas cortas y opuestas	corto filas separadas de setas marg en distal	corto, líneas separads de setas marg en distal	muy corto, setas marg en distal		Corto, grupos de setasen márgenes anteriores y posteriores	Grupos separados de setas largas y cortas margen distal	corto con grupos de setasen márgenes anteriores y posteriores distomedial y distolateral	
Maxila 1 Segmento 7 Forma, Tipo, # de setas y posición Estructura terminal	Nd	corto, esclerotizado colmillo c/ poro terminal	corto, single fanglike claw esclerotizada, grupo de setas base medial	Claw muy larga	Claw bien desarrolla da	Claw bien desarrollada		corto, colmillo c/ poro terminal, grupo de setas base	Claw bien desarrollada	colmillo ~ 2x L seg 6. c/ poro terminal	
Maxila 2 Forma #seg Punto de Articulación	*larga, unirama, prensil, 7 seg flexión seg. 3	*robusta, unirama, prensil, 7 segmentos,	*unirama, prensil, 7 segmentos	*	*	*		*robusta, unirama, prensil, 7 seg.	*	*larga, unirama, prensil, 6-7 segmentos	larga, unirama, prensil, 6-7 segmentos

	y 4	punto de flexión entre seg 3y 4									
Maxila 2 Segmento 1 Forma, Enditos, Tipo, # de espinas y posición, Tipo, # de setas y posición		c/ 3 enditos oblicuos en dirección anterior, endito proximal pequeño 1 espina Terminal, endito distal y medio 1 espina curva esclerotizada c/u	c/ 3 enditos oblicuos mediales, incrementan tamaño distalmente, 1 espina curva c/u	c/ 3 enditos, c/1 espina curva c/u enditos 2 y 3 c/ espinas prominentes	endito 1 c/ 1 espina apical y 2 setas enditos 2 y 3 c/ 1 espina apical prominente, 2-3 espinas pequeñas subapical y varias setas	c/ 3 enditos, c/1 espina apical c/ setas		c/ 3 enditos oblicuos en dirección anterior incrementan tamaño distalmente, 1 espina curva c/u	1er endito c/2 espinas cortas y robustas, Endito 2 y 3 c/u 1 espina prominente robusta y 2-4 setas subapicales	c/ 3 enditos oblicuos en dirección anterior, 1 espina curva c/u	c/ 3 enditos oblicuos en dirección anterior, 1 espina curva c/u
Maxila 2 Segmento 2 Forma, Enditos, Tipo, # de espinas y posición, Tipo, # de setas y posición		redondeado hacia la mitad c/ 1-2 espinas apical corta y 2-4 setas	redondeado hacia la mitad c/ 1 espina apical corta	* c/ 1 espina corts y 9 setas	c/ 1 espina apical y 6 setas subapicales largas	Redondo robusto c/ 1 espina corta y setas		Conico, endito c/3 setas robustas, la de en medio subsetulada	Endito c7 1 espina corta y robusta y varias setas largas	redondeado hacia la mitad c/ 1 espina apical corta	redondeado hacia la mitad c/ 1 espina apical corta
Maxila 2 Segmento 3 Forma, Tipo, # de espinas y posición, Tipo, # de setas y posición	márgenes mediales con setas	largo, robusto, redondeado hacia la mitad	redondeado hacia la mitad	largo, margen medial 10-12 setas	largo, margen en forma de pera densas líneas de setas	débilmente expandido, 2 líneas de setas c/ 8 largas y 2 cortas		Largo convexo, 2 líneas de setas 8-12	Ligeramente c/ forma de pera, margen medial 4-6 setas largas y cortas	largo, c/ expansión proximomedial	largo, c/ expansión proximomedial
Maxila 2 Segmento 4 Forma, Tipo, # de espinas y posición, Tipo, # de setas y posición	= seg 3	L< seg 3, sin expansión medial c/ grupos de setas medial y mitad distal	c/ grupos de setas anterior margen distomedial, 2-3 setas post distomedial	L< seg 3 margen distomedial 10-12 setas	L<seg 3 setas disto medial	L<seg 3 margen distal expandido c/ grupos de 4 setas largas y 1 corta margen interno		L<seg 3 margen distal convexo setas simples	L<seg 3 margen distomedial redondeado grupo de 2-3 setas	~L seg 3 c/ grupos de setas anterior y posterior	~L seg 3 c/ grupos de setas anterior y posterior
Maxila 2 Segmento 5 Forma, Tipo, # de espinas y posición	= seg 3+1(s) dorsal	L ½ < seg. 4 c/ grupos de setas mediales	c/ 5 setas en la mitad distal del margen medial.	L1/2< seg 4 margen distomedial 6 setas	L<seg 4 margen medial cubierto	L<seg 4 setas igual seg 4		L1/2< seg 4 margen distoventral al c/ grupo	L<seg 4 subcuadrangular esquina	L ½ < seg. 4 c/ grupos de setas anterior y posterior	L ½ < seg. 4 c/ grupos de setas anterior y posterior

			Setasc/ c/ plumas cortas y opuestas		setas			de setas	distomedial c/ setas largas y cortas		
Maxila 2 Segmento 6 Forma, Tipo, # de setas y posición	= seg 3+1(s) dorsal	~L seg 5 grupos de setas mediales	= seg 5	L> seg 5 margen medial 4 setasy un grupo distal de setas	L<seg 5	L<seg5 grupos separados de setasdistales y setas largas margen medial		Corto grupos de setas simples	~L seg 5 c/ linea de 7 setas en el margen distomedial y 6 en margen distoposterio r	grupos de setas anterior y posterior	grupos de setas anterior y posterior
Maxila 2 Segmento7 Forma, Tipo, # de setas y posición Estructura terminal	* mínimo 2 espinas curvas terminales Subterminal "pad" oponible c/ muchas setaslargas y espinas	corto, c/ complejo de garra/ gancho, 2 espinas robustas anteriores y arco posterior c/ muchas espinas fusionadas; "pad" oponible	c/ garra/ gancho Terminal esclerotizada, consiste en 1 espina robusta anterior y arco posterior de pequeñas espinas fusionadas, la mas anterior es elongada, mas robusta; 'pad' oponible	* Arc of horseshoe- type claw compuesto de 7-8 denticulos pequeños, flanqueados por 2 denticulos fuertes y separados	* Arc of horseshoe -like claw compuest o de 7 denticulos pequeños, flanquead os por 2 robustos	* Arc of horseshoe-type claw finamente aserrado c/ 17-20 denticulos flaneados por dos denticulos mas grandes.		corto, c/ complejo de garra "horseshoe- type" herradura, flanqueada por 1 espina larga arqueada posterior se separa de la garra, pad setoso opuesto "thumb-like"	Arqueado "horseshoe- type clan" aserrado c/ 7-10 denticulos pequeños, flanqueados por 2 denticulos fuertes, setas simples	* c/ complejo de garra/ gancho, anterior y arreglo posterior de pequeñas espinas en forma de herradura oponible. 1 espina larga se separa de la garra o uña y se subdivide en un arco de pequeñas espinas	c/ complejo de garra/ gancho, anterior y arreglo posterior de pequeñas espinas en forma de herradura oponible. 1 espina larga se separa de la garra o uña y se subdivide en un arco de pequeñas espinas
Maxilipedo Forma #seg Punto de Articulación	* subquelado similar a 2ª Maxila < L 7-8 seg. flexión entre seg. 3 y 4	*9 seg. 1seg. + después del punto de flexion entre seg. 4y5	*9 seg	*largo delgado 9- segmentos flexión entre seg 4 y 5	*largo y delgado 9- segmento s flexión entre seg 4 y 5	*largo delgado 9-segmentos flexión entre seg 4 y 5		* Largo robusto, 8 seg, flexión entre seg. 3 y 4	*L>> Max1, delgado	*8 seg. 1seg. + después del punto de flexión entre seg. 3y 4	8 seg. 1seg. + después del punto de flexión entre seg. 3y 4
Maxilipedo Segmento 1 Forma, Tipo, # de setas y posición	Setas mediales	c/1-3 setas distomediales	corto con setas medial	pocas setas mediales	grupo de 5 setas mediales	pocas setas, cortas		Corto lóbulo ventral poco desarrollad o setas simples	Setas mediales	varios lóbulos mediales con setas	Felgenhauer et al 1992

Maxilipedo Segmento 2 Forma, Tipo, # de setas y posición	Margen interior con setas largas	oblicuo setas mediales	corto con setas medial	2 espinas mediales alargadas	corto, c/ 2 setas mediales	pocas setas, cortas		Pequeño, endito "padlike", setas simples	=seg1	c/ expansión medial, setas ante y post	Felgenhauer et al 1992
Maxilipedo Segmento 3 Forma, Tipo, # de setas y posición	Margen interior setas largas	pequeño cónico	redondeado hacia la mitad, setas mediales anterior y posterior	muy largo, grupo de setas distomedial	c/ 2 grupos mediales de setas largas y cortas	Redondo medial c/ 6-7 setas largas 2 cortas 1-3 interconexión articulada oblicua		Largo convexo, setas largas	Largo c/ 4 setas largas	L> seg. 2	L> seg. 2
Maxilipedo Segmento 4 Forma, Tipo, # de setas y posición	Margen interior setas largas	robusto, largo, redondeado hacia la mitad c/ 2 filas de setas mediales 22 ant y 16 post	largo, redondeado hacia la mitad, líneas anteriores y posteriores de 4-6 setas	muy largo y muy delgado c/ 7-8 setas mediales	largo, margen medial forma de pera con filas densas de setas	ligera expansión, margen ventral 8-7 setas largas y 2 cortas		Largo, ancho distoventral mente, setas simples	Largo c/ línea de 4 setas mediales	Setas anterior y posterior disomedial y distolateral	Setas anterior y posterior posterior disomedial y distolateral
Maxilipedo Segmento 5 Forma, Tipo, # de setas y posición	Margen interior setas largas	L~ ½ < seg. 4	Setas margen distolateral	L< seg 4, margen distal expandido, setas distomedial	L<4 margen distal expandido	L<seg4, c/ 6 setas mediales		L<seg4 setas simples distoventral	L<seg4 margen distomedial ligeramente expandido c/2 setas largas	= seg 4	= seg 4
Maxilipedo Segmento 6 Forma, Tipo, # de setas y posición	Margen interior setas largas	L~ ½ < seg. 5	Setas margen distolateral	L<seg 5 margen distal expandido, filas de setas margen medial y distomedial	L<5 setas similar a Max 2	L<seg5, c/ 8 setas distomediales		L<seg5 setas simples distoventral	L<seg5 c/2 setas distomediales	= seg 4	= seg 4
Maxilipedo Segmento7 Forma, , Tipo y # de setas	Setas dorsales	L~ ½ < seg. 6	c/ 5 setas en la mitad distal de margen medial	L<6 margen distal expandido, filas de setas margen medial y distomedial	L<6 similar a Max 2	L<seg 6, c/ 9-12 setas distomediales		L<seg 6 setas simples distoventral	Subcuadrangular c/ línea 6 largas y cortas distomediales	= seg 4	= seg 4

Maxilipedo Segmento 8 Forma, Tipo, # de setas y posición Estructura terminal	* 2 espinas robustas y un "pad" subterminal opuesto con setas	c/ 6 setas largas mediales	c/ 4 o mas setas en la mitad distal de margen medial	L> seg 7c/ grupos separados de setas en margen distal	L=7	L> seg 7, c/ grupo separados de setas distales y distomediales		Claw = Max 2	L~ seg7 c/ 13 setas distomediales y 7 ditolaterales cortas	c/ complejo de garra/ gancho anterior y arreglo posterior de pequeñas espinas en forma de herradura oponible	garra/ gancho anterior y arreglo posterior de pequeñas espinas en forma de herradura oponible
Maxilipedo Segmento 9 Forma, Tipo, # de setas y posición Estructura terminal		c/ complejo de garra/ gancho oponible	c/ garra/ gancho y 'pad' oponible similar Max2	*Claws subequal Max 2	*Claw similar a Max 2	*Claw = Max 2			*Claws subequal Max 2		
<b>Tronco</b>											
# segmentos	*31-32	*25	*21	*24	*30	*38-40		*19-25	19-21	*36	41-42
Segmento del tronco y su apéndice Función Forma Talla Presencia o ausencia gonoporo Posición y tipo de seta	*Natatorio birameo forma de remo, 'ultimo par reducido o ausente	Natatorio birameo forma de remo, reducción de tamaño y densidad de setasen sentido posterior al apéndice  *seg 8 *seg 24 y 25	Natatorio birameo forma de remo, incrementan en tamaño y en numero de setashacia el extremo posterior del tronco, pero solo hasta la mitad, a partir del punto medio tamaño y serdación disminuye gradualmente en sentido posterior  seg 7 gonoporo femenino *seg 12	seg 14 gonoporo masculino  *seg 1,7, ultimo	seg 14 gonoporo masculino  *seg1,7,27	*Seg 1,7,34		Natatorio birameo forma de remo. 1er apéndice reducido en comparación con los demas, *Setas plumosas y "comb-like" cepillo.  *seg 1,14 y ultimo	Seg 1 exopodo 3-6 setas largas, 2 aserradas esquina distolateral.  Seg 3 "ovate", edopodo L<L y W<W exopodo  Seg 4. 10-12 setas todas plumosas  *Apéndice 14	*Apéndice 14 c/ gonoporo Último segmento c/ apéndices	

			seg 14 gonoporo masculino								
			*Últimos 2 segmentos (pre-anal) reducidos y carecen de apéndice natatorio.								
<b>Telson y Rami caudal</b>											
Telson/Segmento anal Talla	*L>W	*L<W	*L>W	*L>W L= 66% L	*1.3 L>W	*L<W		*L<W	*1.2L>W	*L>W	L>W
Rami caudal Talla	*L= W segmento anal	*2-2.5 x L veces segmento anal	*2.5 L> segmento anal	*L< L segmento anal	*L 69% < L segmento anal	*1.1-1.2 xL> segmento anal		*L~>W	*1.1 L~L segmento anal	*L 3x> segmento anal	2-2.5 x L segmento anal

#### Referencia

1 Yager, J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology* 1(3):328-333

2 Yager, J. 1994. *Speleonectes gironensis*, new species (Remipedia: Speleonectidae), from anchialine caves in Cuba, with remarks on biogeography and ecology. *Journal of Crustacean Biology* 14:752-762

3 Yager J. y J. Carpenter. 1999. *Speleonectes epilimnius* new specie (Remipedia, Speleonectidae) from surface waterof an anchialine cave on San SalvadorIsland, Bahmas. *Crustaceana* 72(8):965-977

4 Koenemann S., Iliffe T., y J. van der Ham. 2003. Three new sympatric species of Remipedia (Crustacea) from Great Exuma Island, Bahamas Islands. *Contributions to Zoology*. 72(4):1-25

5 Yager J. 1987a. *Cryptocorynetes haptodiscus*, new genus, new species, and *Speleonectes benjamini*, new species, of remipede crustaceans from anchialine caves in the Bahamas, with remarks on distribution and ecology. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 100: 302-320.

6 Schram, F.R., J. Yager, M.J.Emerson. 1986. Reimpedia. Part 1. Systematics. San Diego Society of Natural History

7 Lorentzen D., S.Koenemann, T. M. Iliffe. 2007. *Speleonectes emersoni*, a new species of Reimpedia (Crustace) from the Dominican Republic. *Zootaxa* 1543:61-68

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

Nota:



Indica estructuras diagnosticas

Abreviaturas y simbolos

Ante=

Post=

L= largo

LTC= largo total del cuerpo

Nd =no hay dato registrado

Seg.= segmento

W =ancho

\* estructura ilustrad

### **Apéndice 3) TIPO DE SEDIMENTO Y TAMAÑO DE GRANO**

El análisis granulométrico se realizará con muestras de 1 g del sedimento superficial a las cuales se les añade 50 ml de agua destilada, posteriormente la muestra se sonica durante cinco minutos para disgregar el sedimento. A continuación las muestras se colocan en una cubeta de sedimentación con agua destilada hasta obtener entre 55 y 70 % de saturación, misma que se analiza en un equipo Fritch Particle Sizar Analyser 20 Sedimentograph. Esta técnica utiliza el método de fotoextinción. El equipo mide el grado de atenuación de un rayo de luz monocromático provocado por las partículas en suspensión a lo largo de un intervalo de tiempo (aproximadamente un minuto) en una columna de sedimentación.

Para cada muestra se realiza la medición de un blanco, llenando la cubeta de sedimentación con agua destilada. Cada lectura tiene una duración aproximada de diez minutos, al termino de los cuales, los datos se registran de manera automática en un computadora acoplada al analizador.

Los datos se registran en la computadora como frecuencias relativas por cada tamaño de grano medido en milímetros. Los datos para cada tamaño de grano se recalculan en unidades phi ( $\phi$ ) donde  $\phi = -\log_2$  del tamaño de la partícula en mm. Cada medición se realiza por triplicado y los datos obtenidos en escala phi ( $\phi$ ) son utilizados para realizar los cálculos estadísticos y presentaciones gráficas de acuerdo con lo propuesto por Folk (1969) y Lewis (1994).

### **Apéndice 4) Análisis Elemental y Isotopía Estable**

#### **Análisis Elemental**

Permite evaluar la composición elemental de cada muestra como por ciento de C y N en biomasa de peso seco.

Las muestras se depositan dentro de una capsula de estaño (Sn) que se coloca en un muestreador automático donde se purgan con un flujo de helio (He) y después a intervalos predeterminados se depositan en un tubo vertical de cuarzo a 1020°C (reactor de combustión). El flujo de helio se enriquece temporalmente con oxígeno (O<sub>2</sub>) puro. Cuando las muestras son depositadas dentro del reactor de combustión, tanto las muestras como la capsula de estaño se funden y el estaño promueve una reacción violenta (flash de combustión) en una atmósfera temporalmente enriquecida de oxígeno. Las sustancias térmicamente resistentes son oxidadas completamente bajo dichas condiciones.

La combustión cuantitativa se alcanza se alcanza dirigiendo la mezcla de gases a una capa catalizadora.

Posteriormente la mezcla de gases resultante pasa sobre cobre para remover el exceso de oxígeno y para reducir los óxidos de nitrógeno a nitrógeno elemental.

La mezcla resultante se dirige a la columna cromatográfica donde los componentes individuales son separados y lavados con nitrógeno N<sub>2</sub>, bióxido de carbono CO<sub>2</sub>, agua y dióxido de azufre SO<sub>2</sub> con ayuda de un detector de conductividad térmico cuya señal alimenta a la estación de trabajo automática

FISONS EAGER 200. El instrumento se calibra mediante el análisis de compuestos estándar (p.e. acetanilida para el análisis de carbono, nitrógeno e hidrógeno o sulfanilamida para nitrógeno, hidrógeno y azufre respectivamente) usando el método de regresión lineal incorporado a la estación de trabajo.

#### **Isotopía Estable**

Las composiciones isotópicas de materiales orgánicos e inorgánicos en ecosistemas ha sido reconocida como un marcador útil en estudios de procesos biogeoquímicos (Yoshioka, 1999)

El análisis de isotopía estable (AIE) de carbono, nitrógeno y azufre se ha convertido en una técnica ampliamente usada para rastrear el flujo de MO en redes tróficas.

Esta aproximación se basa en datos empíricos que muestran, que las composiciones isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{34}\text{S}$  de un organismo son similares, o varían de una forma predecible, a su fuente de alimentación. Se ha reconocido que los consumidores están

enriquecidos entre 1-2‰ en  $\delta^{13}\text{C}$  y 3-5‰ en  $\delta^{15}\text{N}$  respecto de su fuente de alimentación (Ehleringer et al., 1986).

Como una medida del material asimilable, éstos datos ofrecen una oportunidad para delinear las rutas de transferencia de energía (Ostrom y Fry, 1993).

AIE en los componentes de una red trófica permite describir las relaciones alimenticias entre organismos, sus interacciones, así como la transferencia de energía a través de la red trófica.

Existe variabilidad isotópica entre productores primarios y consumidores. Dicha variabilidad es consecuencia de dos factores:

- 1) Diferencias en la composición isotópica de los nutrientes
- 2) La magnitud de la discriminación del isótopo pesado en relación al isótopo ligero en el proceso de asimilación del nutriente y su incorporación al tejido.

La fijación de carbono por parte de los autótrofos se deriva de la fuente de carbono inorgánico disuelto que los rodea.

**Espectrómetro de masas** para análisis de isótopos estables. El espectrómetro de masas es un instrumento que separa moléculas de acuerdo a su relación carga-masa mediante campos eléctricos y/o magnéticos.

Un espectrómetro de masas para análisis de isótopos consta de tres componentes principales:

- I) Fuente de Iones. Convierte las moléculas y átomos neutros en iones positivos mediante ionización por impacto de electrones.
- II) Analizador magnético. Separa los iones de acuerdo a sus masas, mediante un campo magnético.

Colectores. Mide las corrientes de los iones separados mediante un amplificador.

#### Fraccionamiento

Los procesos físicos, químicos y biológicos discriminan las variedades isotópicas de manera natural debido al *efecto isotópico*, lo cual resulta en la redistribución de las especies isotópicas, fenómeno que se denomina fraccionamiento.

El efecto isotópico puede ocurrir en un sistema en equilibrio o durante una reacción química por cinética.

El fraccionamiento isotópico se observa en términos del enriquecimiento o empobrecimiento del isótopo pesado. Utilizando el término del cociente de abundancia isotópica, se dice que si una muestra se encuentra enriquecida en el isótopo pesado, es pesada, p.e. para el caso de carbonatos la  $\delta^{13}\text{C}_{\text{PDB}}$  6‰ pesada y cuando se encuentra empobrecida, es ligera, p.e. para el caso de carbonatos la  $\delta^{13}\text{C}_{\text{PDB}}$  -27‰.

#### Materiales de referencia o estándares certificados

Carbono. Originalmente las medidas para las relaciones isotópicas de carbono expresadas en partes por mil eran referidas a Belemnite Americana tomada de la formación cretácica PeeDee en Carolina del Sur EEUU. Por definición la  $\delta^{13}\text{C}_{\text{PDB}}$  es 0 ‰ (Craig, 1957). La relación de abundancia absoluta de  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  en PDB es 0.0112372 que corresponde a 1.111 de átomo por ciento de  $^{13}\text{C}$  con lo cual se calcula la masa atómica del carbono en el PDB de 12.01115 uma (Morales y Cienfuegos, 2001).

El criterio para escoger un carbonato de origen marino reside en que los carbonatos de origen marino, contiene la mayor cantidad de carbono y oxígeno en la troposfera. Debido a que la reserva de carbonatos de la Formación PeeDee es finita se fabricó un material de referencia del PDB en laboratorios de Viena Austria NBS-19 con el valor de  $\delta^{13}\text{C}_{\text{NBS-19/VPDB}} = +1.95\text{‰}$  con el que se realiza la escala PDB (VPDB)

Cuando se calibra utilizando NBS-19 se debe mencionar que está referido a la escala VPDB. Las escalas basadas en PDB y NBS-19 (escala VPDB) son virtualmente idénticas, por lo que el uso de VPDB como referencia implica que las medidas se tiene que calibrar con NBS-19 (Hunt, 1987).

## Nitrógeno

El patrón de referencia para el nitrógeno, es el nitrógeno atmosférico, por ser éste la fuente principal de nitrógeno en la troposfera.

### Purificación de gases

La purificación de los gases  $\text{CO}_2$  y  $\text{N}_2$  se realiza en un sistema de línea que opera manualmente. La purificación de los gases consiste en una reacción de oxidación (combustión Dumas). La muestra y una porción de cobre elemental Cu se colocan en un contenedor de vidrio el cual a su vez se coloca en un tubo de cuarzo, sellado por uno de los extremos y que contiene 20 mg de óxido cúprico ( $\text{CuO}$ ). Una vez colocados ambos componentes se coloca una línea de vacío (línea horizontal con capacidad para preparar múltiples muestras y la línea de purificación que es una línea vertical de extracción múltiple para purificar muestras) las muestras se sellan al vacío con un soplete de combustión de oxígeno en el otro extremo del tubo aislando la muestra.

Las líneas de preparación y purificación de gases están equipadas con una bomba mecánica para obtener prevacío de  $2 \times 10^{-2}$  Torr (bomba mecánica marca Leybold modelo D4b, y bombas difusoras). El sistema cuenta también con medidores de vacío tipo Piranni, termopares y un baratrón para medir el rendimiento de las muestras (Piranni marca Edwards modelo DV-23, termopar marca Hasting modelo DV-23 con un intervalo de 0-25 psi y una fuente que mide en miliTorr).

Los tubos sellados se colocan en contenedores individuales dentro de una mufla. Esta opera con una temperatura máxima de 1100 C (mufla Thermolyne modelo no. F48025). La combustión de Dumas se realiza a 900° C durante dos horas, posteriormente se disminuye la temperatura a 650° C y se mantiene dos horas para asegurar que el CO se convierte en  $\text{CO}_2$  y que los halógenos como los sulfuros sean removidos. El tiempo de combustión sirve para que todo el oxígeno sea absorbido por el cobre (Lajtha y Michener, 1994).

Una vez enfriados los tubos con las muestras, las cuales contiene  $\text{N}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{CO}_2$ , se procesa de manera individual en el espectrómetro de masas.

El sistema de purificación de los gases consiste en una línea de vacío, dos trampas criogénicas, una con nitrógeno líquido y otra con hielo seco/etanol, así como un sistema de introducción de gases muestra. El sistema de vacío evita la contaminación con gases residuales u otras sustancias. La primera trampa sirve para contener gases de  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$ , la segunda para sublimar el  $\text{CO}_2$  y poder transferirlo a otro contenedor para el análisis de abundancias isotópicas de cada muestra.

Para separar el  $\text{N}_2$  el procedimiento es similar, pero adicionalmente se coloca una trampa con sílica gel o un tamiz molecular para retener el  $\text{N}_2$  (Mariotti, 1983).

Sistema de introducción de muestras en el espectrómetro.

El  $\text{CO}_2$  y  $\text{N}_2$  de cada muestra se maneja a través de un sistema dual de introducción de gases con lo cual se lleva a cabo la comparación de la muestra con respecto a los estándares para C y N.

El sistema de introducción cuenta con dos fuelles de volumen variable en los cuales la presión se ajusta de manera independiente y automática hasta alcanzar un flujo igual entre muestras y estándares con el fin de que se produzcan intensidades de corriente de igual intensidad. Los dos sistemas de introducción de gases se conectan independientemente a la fuente iónica por medio de un capilar de 0.1mm de diámetro interno de 50 cm de largo. En el extremo distal de cada capilar se tiene una constricción que va a la fuente de iones y provoca un flujo en el gas de viscoso a molecular (Mier, 1950).

Colectores. Los espectrómetros de masas cuentan con colectores que miden la intensidad de corriente para m/z 44, 45 y 46. Así como 28 y 29 para gases de carbono y nitrógeno molecular respectivamente. El espectrómetro cuenta con un sistema de entrada doble, para medir alternativamente la muestra desconocida y el estándar. También se puede utilizar una

técnica de flujo continuo que lleve cuantitativamente los gases de combustión de las muestras de dióxido de carbono o nitrógeno molecular hacia la cámara de ionización del espectrómetro.

#### Expresión de abundancia isótopos

La composición de isótopos estables varía en función de procesos físicos, químicos y biológicos como se mencionó anteriormente. Dado que la variación en la composición isotópica es muy pequeña, este valor usualmente se expresa como una proporción  $\delta$  ‰ ; desviación por mil de la proporción de un material estándar. La definición de  $\delta$  es  $\delta X = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}} - 1) \times 1000$

$\delta X$  es el cociente del isótopo en ‰ en relación con el estándar,  $R_{\text{muestra}}$  y  $R_{\text{estándar}}$  son el cociente absoluto los ratios absolutos de los isótopos de la muestra y del estándar, respectivamente.

#### Apéndice 5.

##### CONTENIDOS GÁSTRICOS DE *Speleonectes tulumensis*

El sistema digestivo de los remipedios se constituye en un conducto intestinal o bolsa gástrica compuesto de tres secciones: anterior, medio y posterior (Schram y Lewis, 1989). El intestino anterior se extiende a todo lo largo del cefalón; está conectado con la boca y se compone de músculos circulares que se dilatan. Dichos músculos tienen su origen o se insertan en las paredes cuticulares del labrum. El extremo distal del intestino anterior es un tubo muy estrecho, sin capacidad de distensión, lo que sugiere que el alimento se encuentra en un estado fluido cuando llega a este punto; no se ha observado alimento en el intestino anterior, sin embargo frecuentemente se encuentra en el intestino medio pero no se ha sido factible de identificar (Schram y Lewis, 1989; Felgenhauer et al., 1992).

El intestino medio comienza a la altura de la articulación de la cabeza y el tronco, posterior al segmento del maxilípodo. El intestino medio está compuesto de un tejido esponjoso y su principal característica es el desarrollo de divertículos digestivos pareados en cada segmento del tronco, que se reducen hacia la parte posterior del cuerpo. Individuos en estado juvenil carecen de divertículos. El intestino posterior es corto y está restringido al segmento anal.

#### Apéndice 6. Resultados (fotos) y Secciones transversales de estaciones.



Figura A6.1. EBB-OTTcru4 mutante con protuberancia en segmento 7 del flagelo dorsal de la antena 1.

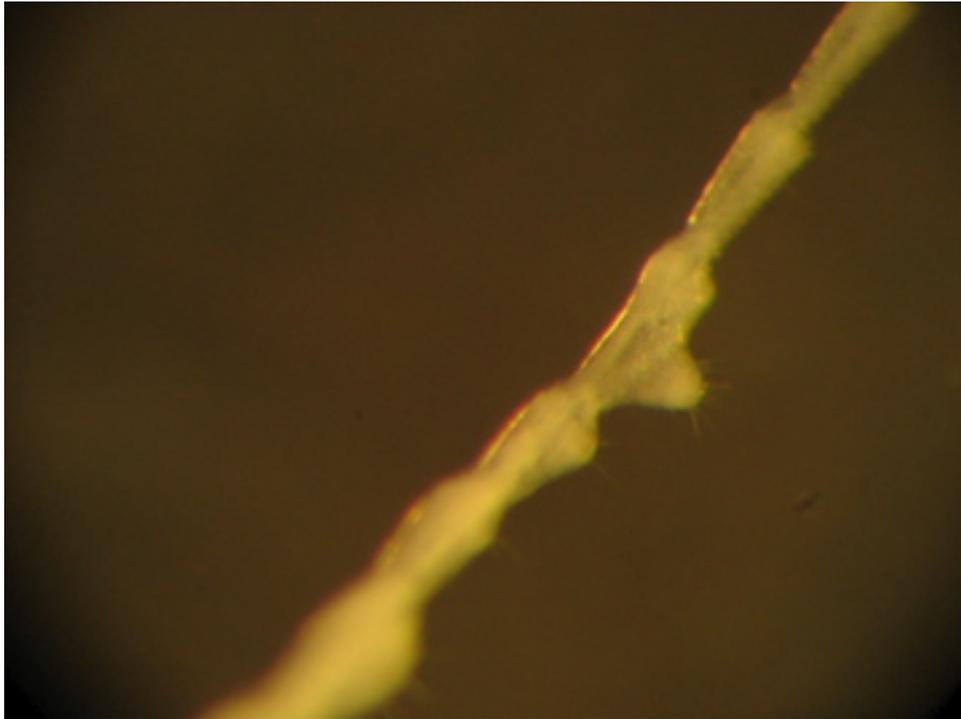


Figura A6.2. Acercamiento a protuberancia en segmento 7 del flagelo dorsal de la antena 1 EBB-OTTCru4.



Figura A6.3 Estación A (Yager 1) sedimento típico de cueva.

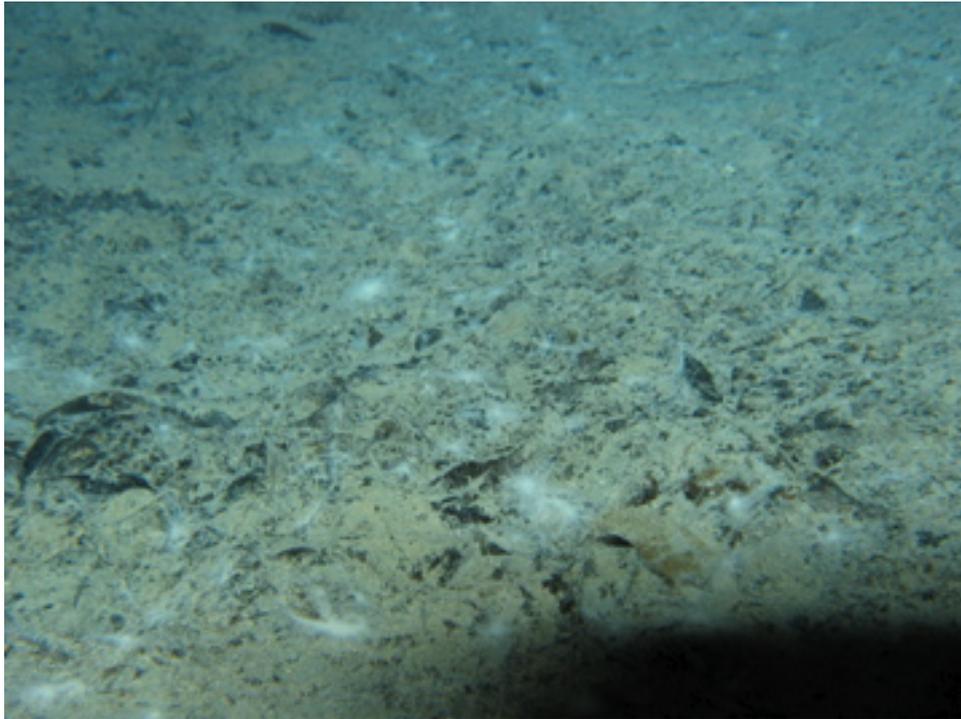


Figura A6.4. Detrito en la estación A, filamentos blancos recubren el detrito.



Figura A6.5. Vista general de estación C (Yager 12) tapetes microbianos naranjas con puntos negros, el área aproximada son 5 m<sup>2</sup>

CRUSTAZIA CROSS SECTION #3

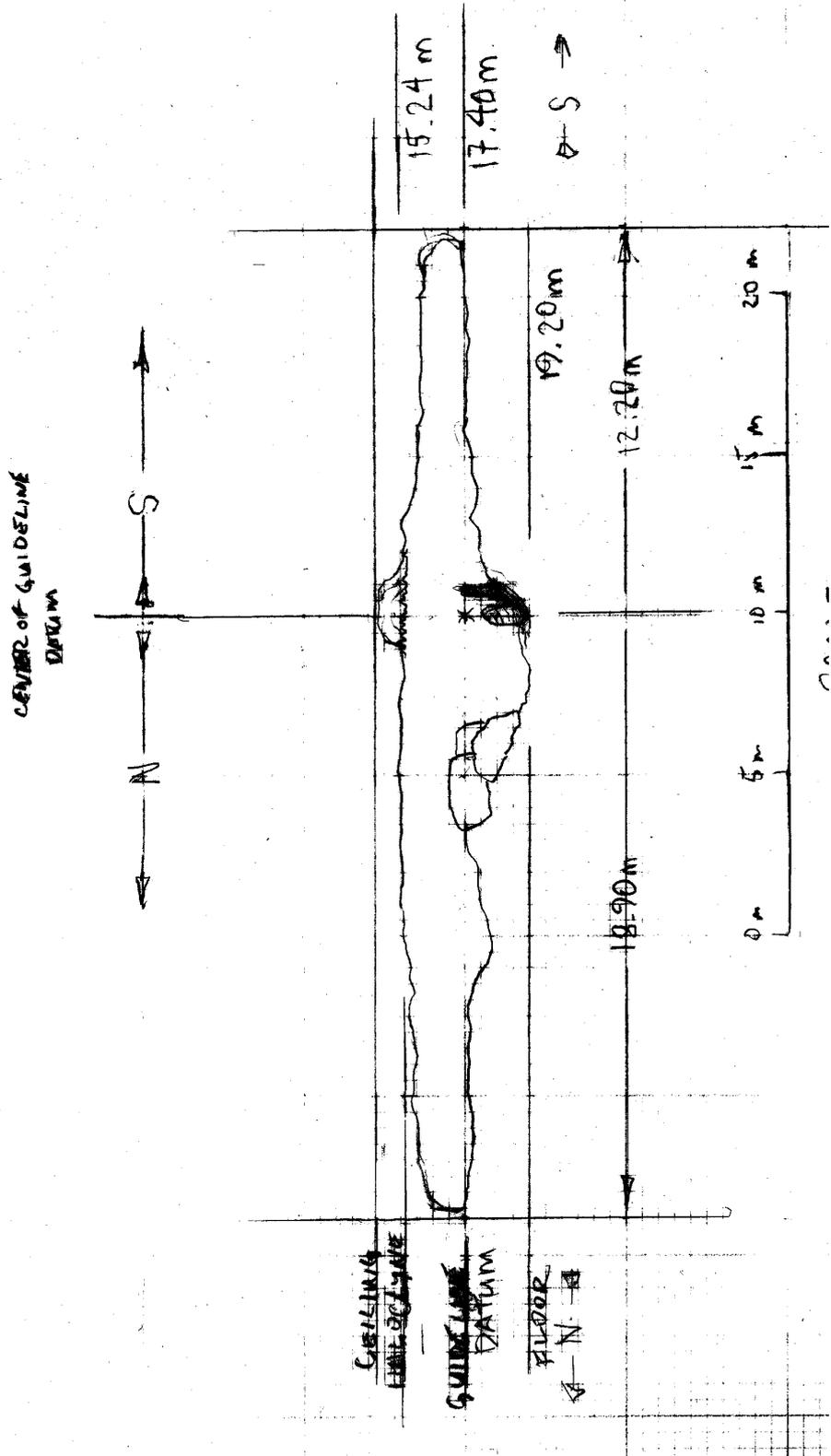


Figura A6.6. Sección transversal estación A por Bil Phillips Speleotech

CRUSTAZIA CROSS SECTION #2

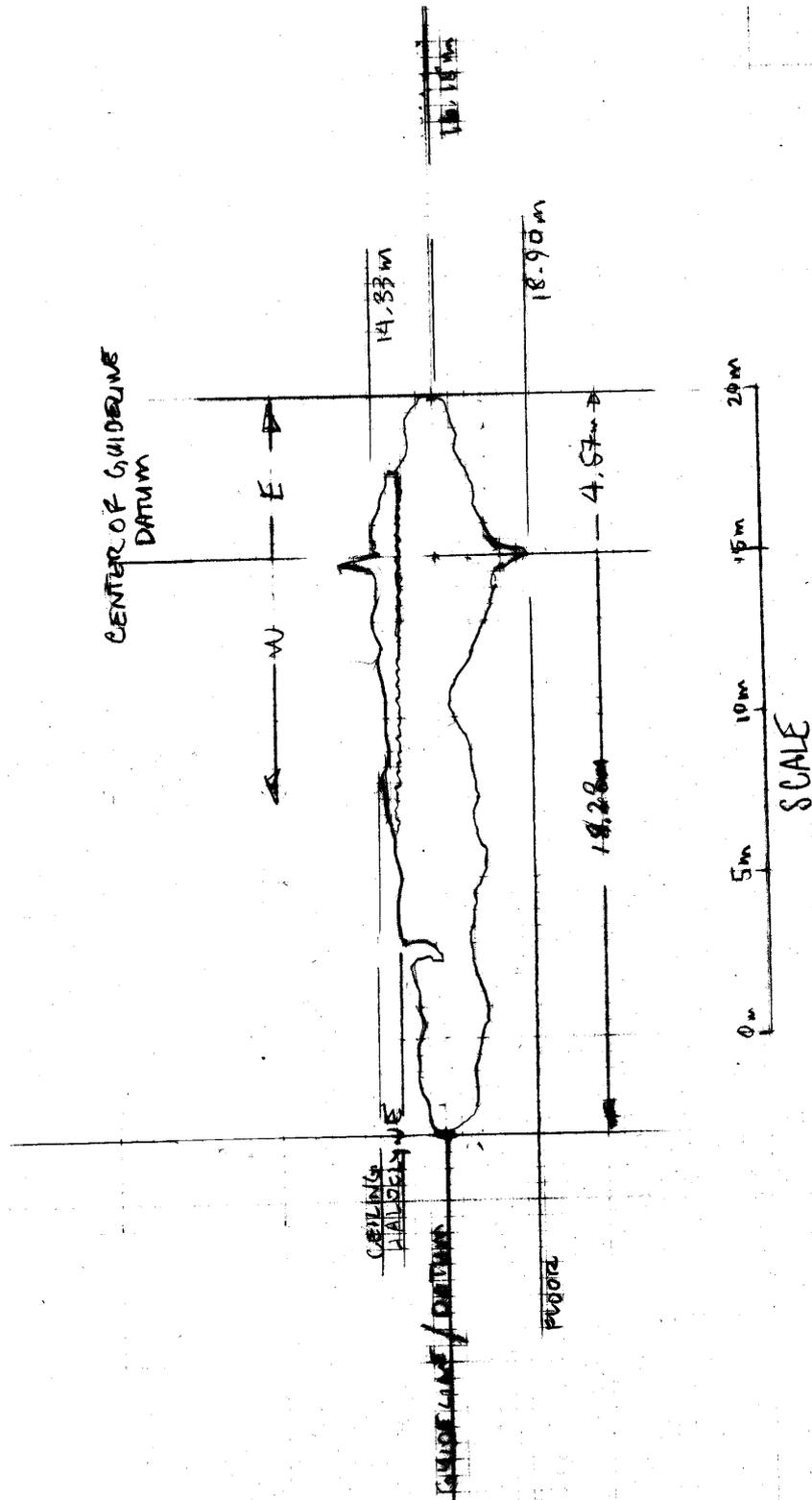


Figura A6.7. Sección transversal estación B por Bil Phillips Speleotech

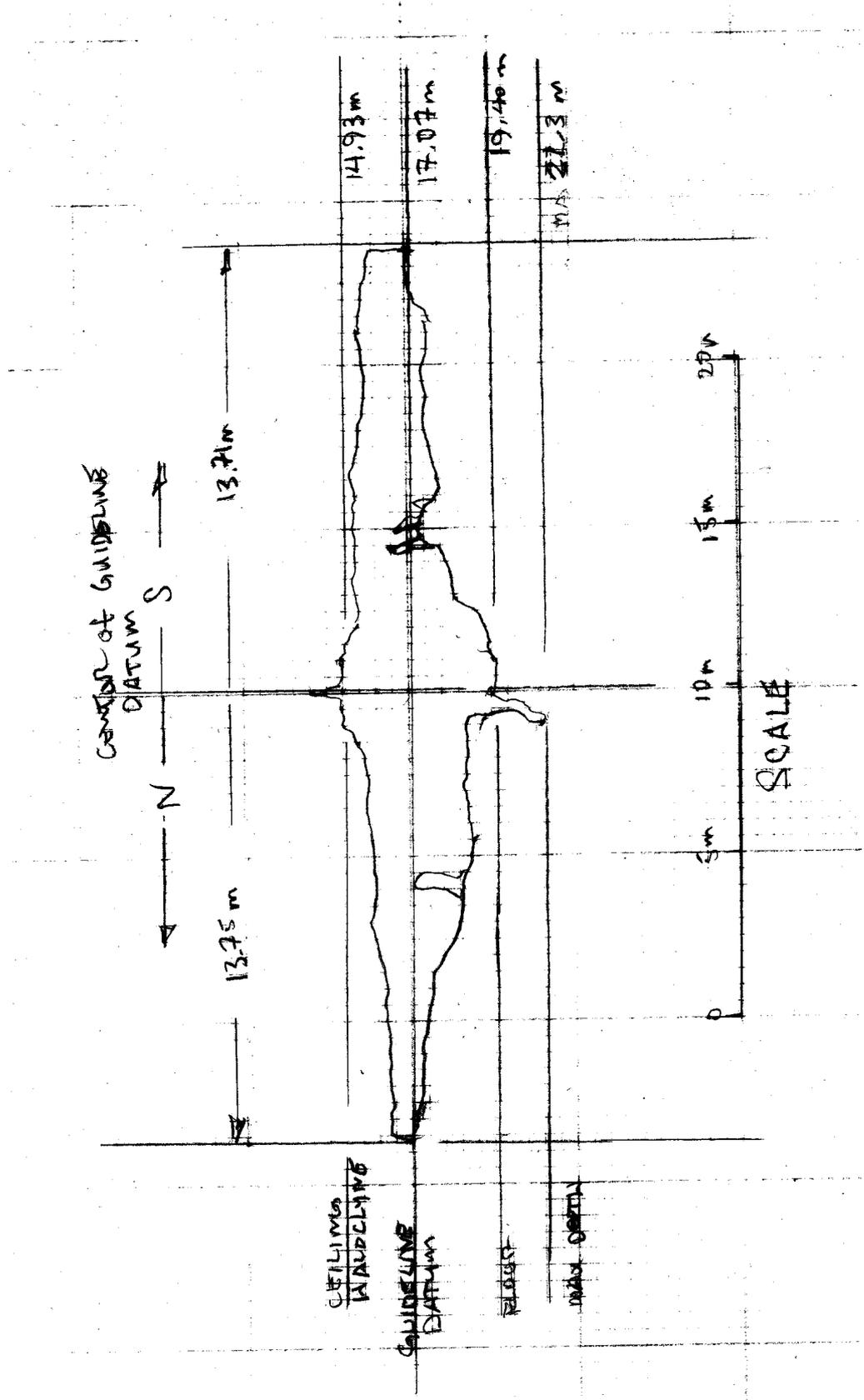


Figura A6.8. Sección transversal estación C por Bil Phillips Speleotech