



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

ASPECTOS ECOLÓGICOS Y ETOLÓGICOS DE DECÁPODOS ESTIGOBIOS (*CREASERIA MORLEYI* Y *TYPHLATYA* SPP.) EN CENOTES DE YUCATÁN: UTILIZACIÓN ESPACIO-TEMPORAL, CAMBIOS ANUALES Y RELACIONES INTERESPECÍFICAS.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

EFRAÍN MIGUEL CHÁVEZ SOLÍS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Fernando Nuno Dias Marques Simoes
FACULTAD DE CIENCIAS, U.N.A.M.

MIEMBRO DEL COMITÉ TUTOR: Dr. Fernando Álvarez Noguera
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, U.N.A.M.

MIEMBRO DEL COMITÉ TUTOR: Dr. José Luis Villalobos Hiriart
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, U.N.A.M.

MÉXICO, D.F. OCTUBRE 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

ASPECTOS ECOLÓGICOS Y ETOLÓGICOS DE DECÁPODOS ESTIGOBIOS (*CREASERIA MORLEYI* Y *TYPHLATYA* SPP.) EN CENOTES DE YUCATÁN: UTILIZACIÓN ESPACIO-TEMPORAL, CAMBIOS ANUALES Y RELACIONES INTERESPECÍFICAS.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

EFRAÍN MIGUEL CHÁVEZ SOLÍS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Fernando Nuno Dias Marques Simoes
FACULTAD DE CIENCIAS, U.N.A.M.

MIEMBRO DEL COMITÉ TUTOR: Dr. Fernando Álvarez Noguera
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, U.N.A.M.

MIEMBRO DEL COMITÉ TUTOR: Dr. José Luis Villalobos Hiriart
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, U.N.A.M.

MÉXICO, D.F. OCTUBRE 2015



POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/641/15

ASUNTO: Oficio de Jurado

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **17 de agosto de 2014** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento **Ecología** de del (la) alumno (a) **CHÁVEZ SOLÍS EFRAÍN MIGUEL** con número de cuenta **300501733** con la tesis titulada "**Aspectos ecológicos y etológicos de decápodos estigobios (*Creaseria morleyi* y *Typhlatya* spp.) en cenotes de Yucatán: utilización espacio-temporal, cambios anuales y relaciones interespecíficas**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. FERNANDO NUNO DIAS MARQUES-SIMOES**:

Presidente: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA
Vocal: DR. JUAN BIBIANO MORALES MALACARA
Secretario: DR. FERNANDO ALVAREZ NOGUERA
Suplente: DR. LUIS MANUEL MEJÍA ORTÍZ
Suplente: DR. JOSÉ LUIS VILLALOBOS HIRIART

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 29 de septiembre de 2015

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



MCAA/MJFM/ASR/ipp

Agradecimientos

Agradezco al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por su excelente oferta académica, calidad de enseñanza, por la eficiencia de la coordinación administrativa y las oportunidades que me otorgó durante esta etapa.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de maestría (becario 294499). Así mismo agradezco el apoyo de becas mixtas (290842) del CONACyT, así como al Programa de Apoyo a Estudiantes de Posgrado (PAEP) por los apoyos económicos otorgados para el desarrollo de mi estancia de investigación en Croacia.

Hago un especial agradecimiento a mi tutor, Dr. Nuno Simões, que sin su dirección, paciencia y apoyo este trabajo no hubiera sido posible. Por su participación y entusiasmo en el proyecto, por tomarse el tiempo necesario para solucionar dudas, revisar los avances y dar sus críticas siempre buscando mejorar la calidad de este trabajo, por proporcionar oportunamente todas las herramientas, contactos y recursos necesarios para la realización de este proyecto y finalmente por exigir siempre lo mejor de mí.

Doy mi más sincero agradecimiento a los Doctores Fernando Álvarez Noguera y José Luis Villalobos Hiriart, quienes fungieron como comité tutor, por sus comentarios, críticas y sugerencias en las sesiones de evaluación tutorial y en la revisión del documento de tesis, cada una de sus observaciones aportó de manera importante en la mejora de este documento.

Reconocimientos

Este trabajo no hubiera sido posible sin la participación, colaboración y apoyo de las personas e instituciones que se mencionan a continuación.

Hago un especial reconocimiento a Dra. Maite Mascaró, su involucramiento desde el inicio de este proyecto fue fundamental en el diseño experimental y posteriormente su ayuda y dirección invaluable en el análisis de datos y la revisión de este manuscrito.

Además quiero dar un sincero agradecimiento al comité sinodal compuesto por Dra. Guillermina Alcaraz, Dr. Juan Bibiano Morales Malacara, Dr. Luis Mejía Ortiz, Dr. Fernando Álvarez Noguera y Dr. José Luis Villalobos Hiriart por sus muy valiosos y atinados comentarios y correcciones a este trabajo.

Un muy especial y cariñoso agradecimiento a mis tíos Augusto Solís y María Antonieta Badillo por prestarme su casa y su camioneta durante todas mis estancias en Yucatán, que fueron utilizadas respectivamente como centro de operaciones de buceo y medio de transporte de equipo a los cenotes, sin pedir absolutamente nada a cambio; en verdad sin ustedes esta hubiera sido otra historia.

Reconozco que el trabajo de campo y sobre todo las actividades de muestreo y monitoreo subacuático requieren el apoyo de un gran equipo de trabajo, afortunadamente yo conté con uno grandioso y quiero agradecer a las personas involucradas en las diferentes fases de este trabajo de campo: Inst. Arturo Mora Velasco, Dr. Ricardo González Muñoz, M. en C. Araceli López Patoni Caro, Dra. Natalia Calvo, Biol. Julio Duarte, Biol. Jasmín Dávila Jiménez, Biol. Arturo Vargas Abúndez, Dr. Benjamín Magaña, Dr. Mario Rebolledo y sus colaboradores, Dr. Nuno Simões y en especial a M. en C. Diana Ugalde por su apoyo incondicional en las salidas y los conteos subacuáticos.

Los experimentos de depredación no hubieran sido posibles sin la ayuda en diseño y en construcción del sistema de M. en C. Gemma Martínez, el material de grabación proporcionado por Dr. Nuno Simões y el apoyo en el cuidado de los organismos por parte de Biol. Humberto López y Biol. Ana López.

Se reconoce también del apoyo de M. en C. Korynthia López, del Laboratorio Bioprospección Costera y Ecología Microbiana de la Unidad de Química-Sisal, Facultad de Química UNAM, por su apoyo técnico en el análisis de Carbono y Nitrógeno elemental en muestras de agua y sedimento.

El monitoreo de corrientes en cenotes, y su respectivo análisis, no hubiera sido posible sin la colaboración de Dr. José López González y Dr. Christian M. Appendini, del Laboratorio de Ingeniería y Procesos Costeros, Unidad Académica Sisal del Instituto de Ingeniería de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Agradezco a Dra. Cecilia Enriquez por su apoyo con el análisis de los datos de nivel de agua y presión atmosférica de los cenotes estudiados y por el apoyo con el la ecosonda.

Los esquemas y dibujos de cenotes, así como algunos de los esquemas de *Creaseria morleyi* y *Typhlatya* spp. fueron realizados por Alberto Guerra.

Las fotografías subacuáticas de *C. morleyi*, *Typhlatya* spp. y *Antromysis cenotensis* tomadas en campo fueron realizadas por Benjamín Magaña.

A mis papás por su apoyo incondicional, sus consejos y por toda su ayuda con los trámites necesarios para cumplir administrativamente con el posgrado y la facultad de ciencias. Por ser el ejemplo a seguir, por la educación que se esforzaron en darme, por apoyarme siempre en mi formación de buceo, a pesar de las dudas y miedos que tuvieran al respecto, por la familia y las oportunidades que me dieron, por estar en los momentos más difíciles y siempre dar lo mejor de

cada uno: gracias!

A mis profesores del posgrado, quienes con sus esfuerzos, me contagiaron de su pasión por los modelos matemáticos aplicados al estudio de las poblaciones: Irene Pisanty, José Raventos y Maite Mascaró.

Dedicatoria

Este trabajo se lo dedico de todo corazón a dos personas invaluableles en mi vida:

...a mí Tanis

De todo corazón por siempre estar en los momentos más difíciles y en los mejores también, por soportar mis ausencias por estancias y expediciones siempre aportando todo tu amor, paciencia, apoyo, comprensión y consejos. Por siempre impulsarme a dar lo mejor, a pensar más allá, a poner las más altas metas y siempre con la mejor cara a la adversidad. Porque eres el amor de mi vida.

...a mí hermano

Te llevo siempre en lo más profundo de mi corazón y pensamientos hasta el fin.

Índice

Lista de Figuras.....	xi
Resumen.....	1
Abstract.....	3
1. Introducción.....	4
2. Objetivos.....	9
2.1 Objetivo general.....	9
2.2 Objetivos particulares.....	9
3. Antecedentes.....	10
3.1 Sitio de estudio.....	10
3.2 Estructura trófica.....	15
3.3 <i>Creaseria morleyi</i> (Creaser, 1936).....	17
3.3.1 Descripción taxonómica.....	17
3.3.2 Hábitat de <i>C. morleyi</i>	19
3.3.3 Distribución.....	19
3.3.4 Ecología de <i>C. morleyi</i>	19
3.4 El género <i>Typhlatya</i> (Creaser, 1936).....	21
3.4.1 Descripción taxonómica.....	21
3.4.2 Hábitat de <i>Typhlatya</i>	23

3.4.3	Distribución de <i>Typhlatya mitchelli</i> y <i>T. pearsei</i>	24
3.4.4	Ecología de <i>Typhlatya</i>	24
4.	Hipótesis	26
4.1	Hipótesis particulares.....	26
5.	Métodos.....	27
5.1	Descripción de cenotes	27
5.1.1	Análisis de sedimentos.....	28
5.1.2	Hidrodinámica en cenotes.....	29
5.2	Distribución espacio temporal	30
5.2.1	Análisis estadístico.....	32
5.3	Interacciones tróficas	34
6.	Resultados.....	37
6.1	Descripción de cenotes	37
6.1.1	Análisis de sedimentos.....	40
6.1.2	Hidrodinámica en cenotes.....	42
6.2	Distribución espacio-temporal en zona de penumbra.....	46
6.2.1	Distribución espacio-temporal de <i>C. morleyi</i> en cenotes.....	50
6.2.2	Distribución espacio-temporal de <i>Typhlatya</i> spp. en cenotes.....	54
6.3	Interacciones tróficas	58
7.	Discusión.....	60

7.1 Descripción de cenotes	60
7.1.1 Análisis de sedimentos.....	60
7.1.2 Hidrodinámica en cenotes.....	61
7.2 Distribución espacio temporal de estigofauna	61
7.2.1 Diferencias entre cenotes	61
7.2.2 Distribución espacio temporal de <i>C. morleyi</i> en cenotes.....	62
7.2.3 Distribución espacio-temporal de <i>Typhlatya</i> spp. en cenotes.....	63
7.2.4 Ciclos anuales de <i>C. morleyi</i>	64
7.2.5 Ciclos anuales de <i>Typhlatya</i> spp.....	66
7.3 Interacciones tróficas	66
8. Conclusiones.....	69
9. Referencias.....	71

Lista de Figuras

FIGURA 1 RELACIONES, CAUSAS Y EFECTOS ENTRE ALGUNAS CARACTERÍSTICAS TÍPICAS DE HÁBITATS SUBTERRÁNEOS (MODIFICADO DE SKET,(1996)).	7
FIGURA 2. MAPAS DE A) PRECIPITACIÓN (PROMEDIO 1998-2008), EN LA GRÁFICA DE BARRAS SE MUESTRAN LOS MILÍMETROS DE PRECIPITACIÓN MENSUALES; Y B) RECARGA DE AGUA SUBTERRÁNEA (PROMEDIO 2004-2008) (MODIFICADO DE BAUER-GOTTWEIN ET AL. 2011).	11
FIGURA 3. MAPA CONSENSO DEL FLUJO REGIONAL DE AGUA SUBTERRÁNEA (ASK 2003). LAS FLECHAS INDICAN DIRECCIÓN DE FLUJO DE AGUA SUBTERRÁNEA DE ACUERDO A LA REFERENCIA RESPECTIVA: CNA COMISIÓN NACIONAL DE AGUA, UNAM UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, PERRY ET AL. (2002), FIUADY UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE YUCATÁN, LESSER (1976) CINVESTAV CENTRO DE INVESTIGACIÓN Y DE ESTUDIOS AVANZADOS DEL INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL, GEOHYDROLOGIC SYNOPSIS 1989 CNA (TOMADO DE BAUER-GOTTWEIN ET AL. 2011).	11
FIGURA 4. LOCALIZACIÓN DE ALGUNOS (800) DE LOS CENOTES DEL ESTADO DE YUCATÁN RESALTANDO LOS CENOTES KANKIRIXCHÉ Y TZA ITZÁ. LOS PUNTOS AZULES MUESTRAN LA UBICACIÓN DE CADA CENOTE.	12
FIGURA 5 PROFUNDIDAD DE LA HALOCLINA COMO FUNCIÓN DE LA DISTANCIA A LA COSTA. LOS COLORES INDICAN LA FUENTE: GT ESTIMADOS BASADOS EN DATOS DE TDEM; BL DATOS DE POZOS DEL SUR DE QUINTANA ROO (GONDWE ET AL. 2010); A, POZOS AL NORTE DE QUINTANA ROO (AGUAKAN SA DE CV 2009); PREDICCIONES DE GHM OBTENIDAS DE MODELAJE UNI-DIMENSIONAL GHYBEN–HERZBERG CON CONDUCTIVIDAD HIDRÁULICA (K)=0.3 M S ⁻¹ Y RECARGA DE 17% DE PRECIPITACIÓN (BAUER-GOTTWEIN ET AL. 2011) (MODIFICADO DE BAUER-GOTTWEIN ET AL. 2011).	14
FIGURA 6 FOTOGRAFÍAS DE LOS CENOTES KANKIRIXCHÉ (ARRIBA) Y TZA ITZÁ (ABAJO).	15
FIGURA 7 ESQUEMA DE LA ESTRUCTURA TRÓFICA EN CENOTES DE YUCATÁN. MATERIAL ORGÁNICO EN SEDIMENTO Y EN COLUMNA DE AGUA NUTREN A CRUSTÁCEOS COMO <i>TYPHLYTIA</i> , <i>CREASERIELA ANOPS</i> Y <i>ANTROMYSIS CENOTENSIS</i> , LOS CUÁLES SON PRESA DE LOS DEPREDADORES <i>OPHISTERNON INFERNALE</i> , <i>MAYAWECKELIA CENOTICOLA</i> <i>TYPHLIASINA PEARSEI</i> Y <i>CREASERIA MORLEYI</i> .	17
FIGURA 8 <i>CREASERIA MORLEYI</i> (DE GRUTAS DE TZAB-NAH, 2KM, SUR DE TECOH, YUCATÁN, APÉNDICES DEL COSTADO IZQUIERDO: A-O, MACHO; P,Q, HEMBRA): A, VISTA DORSAL DE REGIÓN CEFÁLICA; B. VISTA LATERAL DE CARAPACHO; C, VISTA LATERAL DEL ABDOMEN; D, ANTÉNULA; E, BASE DE ANTENA Y ESCAFOCERITO; F, MANDÍBULA; G, H, PRIMERA Y SEGUNDA MAXILA; I, J, PRIMERO Y SEGUNDO MAXILÍPEDOS; K, L, PRIMERO Y SEGUNDO PLEÓPODOS; M, APÉNDICES INTERNO Y MASCULINO; N, VISTA DORSAL DE TELSON Y	

URÓPODOS; O, VISTA DE LA PARTE POSTERIOR DEL TELSON; P, Q, PRIMERO Y SEGUNDO PLEÓPODOS (TOMADO DE HOBBS III Y HOBBS JR 1976).	18
FIGURA 9 FOTOGRAFÍA DE <i>CREASERIA MORLEYI</i> (@BENJAMÍN MAGAÑA).	20
FIGURA 10 DISTRIBUCIÓN DE <i>C. MORLEYI</i> (DE GRAVE ET AL. 2013)	20
FIGURA 11 ESQUEMAS Y FOTOGRAFÍAS DE <i>TYPHLATYA PEARSEI</i> Y <i>T. MITCHELLI</i> , INDICANDO LA CARACTERÍSTICA MORFOLÓGICA QUE LOS IDENTIFICA DIFERENCIALMENTE.	23
FIGURA 12 DISTRIBUCIÓN MUNDIAL DE <i>T. MITCHELLI</i> Y <i>T. PEARSEI</i> (DE GRAVE ET AL. 2014).	25
FIGURA 13 FOTOGRAFÍA DE MICROSCOPIO ELECTRÓNICO DE BARRIDO, SEDAS DEL SEGUNDO PEREÍÓPODO DE <i>T. PEARSEI</i> (MODIFICADO DE MEJÍA-ORTÍZ ET AL. 2013).	25
FIGURA 14 REPRESENTACIÓN DE LOS CENOTES KANKIRIXCHÉ (A) Y TZA ITZÁ (B).	28
FIGURA 15 MÉTODO DE CONTEO DE <i>TYPHLATYA</i> SPP. Y <i>C. MORLEYI</i> EN CENOTES KANKIRIXCHÉ Y TZA ITZÁ.	31
FIGURA 16 DIAGRAMA DE FLUJO REPRESENTANDO EL MÉTODO DE CONTEO Y MONITOREO DE ORGANISMOS DE <i>C. MORLEYI</i> Y <i>TYPHLATYA</i> SPP.	31
FIGURA 17 ESQUEMA DEL SISTEMA DE PECERAS CON RECIRCULACIÓN CONTINUA Y CONFIGURACIÓN DE EQUIPO DE GRABACIÓN INFRARROJA.	36
FIGURA 18 MAPA DE CONTORNOS DE CENOTES KANKIRIXCHÉ Y TZA ITZÁ. EJES DE ORDENADAS, ABCISAS Y PROFUNDIDAD EN METROS. ...	39
FIGURA 19 ESQUEMA TRIDIMENSIONAL DE CENOTES DE ESTUDIO KANKIRIXCHÉ Y TZA ITZÁ.....	39
FIGURA 20 COMPOSICIÓN GRANULOMÉTRICA, DE CARBONO Y NITRÓGENO EN SEDIMENTOS DE CENOTES A LA PROFUNDIDAD DE TRANSECTOS. EL CARBONO SE REPORTA COMO PORCENTAJE DEL PESO TOTAL EN LA GRÁFICA DE BARRAS A LA IZQUIERDA. LA PROPORCIÓN DE CARBONO ORGÁNICO CON RESPECTO AL NITRÓGENO SE PRESENTA EN LA GRÁFICA DE BARRAS DEL LADO DERECHO. AL CENTRO LAS PROPORCIONES DEL TAMAÑO DE GRANO OBTENIDAS DE CADA TRANSECTO.	41
FIGURA 21 PROPORCIÓN DE CARBONO ORGÁNICO CON RESPECTO AL NITRÓGENO EN SEDIMENTOS DE AMBOS CENOTES.....	41
FIGURA 22 VARIACIÓN EN NIVEL DE AGUA Y TEMPERATURA DEL CENOTE TZA ITZÁ EN EL PERÍODO COMPRENDIDO ENTRE EL 13/08/2014 Y EL 12/10/2014.	42
FIGURA 23 VARIACIÓN EN EL NIVEL DE AGUA Y TEMPERATURA DEL CENOTE KANKIRIXCHÉ EN EL PERIODO COMPRENDIDO ENTRE EL 13/08/2014 Y EL 12/10/2014.....	43
FIGURA 24 REGISTRO DE TEMPERATURA Y PRESIÓN EN EL CENOTE KANKIRIXCHÉ MOSTRANDO LA DISMINUCIÓN ABRUPTA EN LA	

TEMPERATURA AL MISMO TIEMPO QUE AUMENTA EL NIVEL DEL AGUA EN EL CENOTE.....	43
FIGURA 25 TRAYECTORIA DE LA DEPRESIÓN TROPICAL NO. 9 (POSTERIORMENTE TORMENTA TROPICAL HANNA) (CONAGUA/SMN 2014).	44
FIGURA 26 COMPARACIÓN DE TEMPERATURA REGISTRADA EN LOS CENOTES DE ESTUDIO ENTRE AGOSTO 2014 Y FEBRERO 2015.	44
FIGURA 27 ANÁLISIS DEL EFECTO DE LOS OBSERVADORES SOBRE LOS CONTEOS DE ORGANISMOS DE <i>C. MORLEYI</i> Y DE <i>TYPHLYATYA</i> SPP. A Y B MUESTRAN LAS DIFERENCIAS ENTRE LOS CONTEOS DE CADA BUZO CON RESPECTO A LO OBSERVADO EN EL MISMO TRANSECTO A LO LARGO DE TODAS LAS CAMPAÑAS PARA <i>C. MORLEYI</i> Y <i>TYPHLYATYA</i> SPP. RESPECTIVAMENTE. C Y D MUESTRAN LAS DIFERENCIAS DE LO QUE CADA UNO DE LOS OBSERVADORES CONTÓ A LO LARGO DE TODA SU PARTICIPACIÓN EN ESTE PROYECTO PARA <i>C. MORLEYI</i> Y <i>TYPHLYATYA</i> SPP. RESPECTIVAMENTE.	47
FIGURA 28 FRECUENCIA DEL CONTEO DE INDIVIDUOS DE <i>C. MORLEYI</i> DURANTE EL DÍA Y LA NOCHE EN CADA CENOTE.	48
FIGURA 29 FRECUENCIA DEL CONTEO DE INDIVIDUOS DE <i>TYPHLYATYA</i> SPP. DURANTE EL DÍA Y LA NOCHE EN CADA CENOTE.....	49
FIGURA 30 GRÁFICOS DE VIOLÍN QUE MUESTRAN LA FRECUENCIA (A LO ANCHO) CON LA QUE SE ENCONTRÓ CADA CANTIDAD DE ORGANISMOS SEPARADO POR TRANSECTO, EL PUNTO BLANCO INDICA LA MEDIANA Y LA CAJA INDICA LOS CUARTILES, LA LÍNEA VERTICAL SOBRE LA CAJA INDICA DOS DESVIACIONES ESTÁNDAR Y LOS PUNTOS NEGROS SOBRE ESTA SON VALORES ATÍPICOS QUE SE ENCUENTRAN POR ENCIMA DE DOS DESVIACIONES ESTÁNDAR.	51
FIGURA 31 DISTRIBUCIÓN DE LOS CONTEOS DE <i>C. MORLEYI</i> A LAS PROFUNDIDADES A LAS QUE SE INSTALARON LOS TRANSECTOS DE OBSERVACIÓN EN AMBOS CENOTES DE DÍA Y DE NOCHE.	52
FIGURA 32 DENSIDAD Y FRECUENCIA NOCTURNA DE <i>C. MORLEYI</i> POR TRANSECTO REGISTRADA EN CENOTES KANKIRIXCHÉ Y TZA ITZÁ BIMENSUALMENTE DURANTE UN AÑO (2014-2015).	52
FIGURA 33 GRÁFICOS DE VIOLÍN QUE MUESTRAN LA FRECUENCIA (A LO ANCHO) CON LA QUE SE ENCONTRÓ CADA CANTIDAD DE <i>C. MORLEYI</i> EN EL DÍA Y EN LA NOCHE EN CADA CENOTE; EL PUNTO BLANCO INDICA LA MEDIANA Y LA CAJA INDICA LOS CUARTILES, LA LÍNEA VERTICAL SOBRE LA CAJA INDICA DOS DESVIACIONES ESTÁNDAR Y LOS PUNTOS NEGROS SOBRE ESTA SON VALORES ATÍPICOS QUE SE ENCUENTRAN POR ENCIMA DE DOS DESVIACIONES ESTÁNDAR; SE MUESTRAN TODOS LOS CONTEOS DE TODAS LAS CAMPAÑAS EN TODOS LOS TRANSECTOS DE AMBOS CENOTES.....	53
FIGURA 34 DIAGRAMAS DE CAJA Y BIGOTES EN LOS QUE SE AGRUPAN LA ABUNDANCIA POR TRANSECTO DE <i>C. MORLEYI</i> EN TODOS LOS CONTEOS DE CADA CENOTE.	53
FIGURA 35 DIAGRAMAS DE CAJA Y BIGOTES EN LOS QUE SE AGRUPAN LA CANTIDAD DE <i>C. MORLEYI</i> REGISTRADOS EN TODOS LOS	

TRANSECTOS DE CADA CENOTE SEPARADOS EN LOS QUE FUERON CONTADOS EN EL DÍA Y LOS QUE SE CONTARON EN LA NOCHE.....	54
FIGURA 36 FRECUENCIA DE LA DENSIDAD POR TRANSECTO MOSTRADA POR PROFUNDIDAD SEPARADA EN DÍA Y NOCHE DE AMBOS CENOTES.	55
FIGURA 37 NÚMERO DE <i>TYPHLYATYA</i> SPP. CONTADOS EN CADA TRANSECTO, CON RESPECTO A LA PROFUNDIDAD DEL TRANSECTO, EL CENOTE Y LA LUZ EN TÉRMINOS DE DÍA Y NOCHE. SIN LOS TRANSECTOS A 2M DE PROFUNDIDAD.	55
FIGURA 38 DENSIDAD Y FRECUENCIA DE <i>TYPHLYATYA</i> SPP. REGISTRADA EN CENOTES KANKIRIXCHÉ Y TZA ITZÁ BIMENSUALMENTE DURANTE UN AÑO (2014-2015).	56
FIGURA 39 GRÁFICOS DE VIOLÍN QUE MUESTRAN LA FRECUENCIA (A LO ANCHO) CON LA QUE SE ENCONTRÓ CADA CANTIDAD DE <i>TYPHLYATYA</i> SPP. EN EL DÍA Y EN LA NOCHE EN CADA CENOTE; EL PUNTO BLANCO INDICA LA MEDIANA Y LA CAJA INDICA LOS CUARTILES, LA LÍNEA VERTICAL SOBRE LA CAJA INDICA DOS DESVIACIONES ESTÁNDAR Y LOS PUNTOS NEGROS SOBRE ESTA SON VALORES ATÍPICOS “OUTLIERS” QUE SE ENCUENTRAN POR ENCIMA DE DOS DESVIACIONES ESTÁNDAR; SE MUESTRAN TODOS LOS CONTEOS DE TODAS LAS CAMPAÑAS EN TODOS LOS TRANSECTOS DE AMBOS CENOTES.	56
FIGURA 40 DENSIDAD DE <i>TYPHLYATYA</i> SPP. POR TRANSECTO DE LOS CENOTES ESTUDIADOS.	57
FIGURA 41 DENSIDAD DE <i>TYPHLYATYA</i> SPP. MOSTRADA POR CENOTE DE DÍA Y NOCHE.	57
FIGURA 42 PROCESO FOTOGRÁFICO DE <i>C. MORLEYI</i> CAPTURANDO UN ORGANISMO DEL GÉNERO <i>TYPHLYATYA</i>	59

Resumen

El estudio *in situ* de la distribución, dinámica poblacional y comportamiento de fauna estigobítica es un tanto difícil puesto que la exploración y observación dentro de estos hábitats implica algunos riesgos y complicaciones. Sin embargo, se conoce un gran número de especies estigobíticas de diferentes grupos taxonómicos de los cuáles, en la península de Yucatán, destacan los crustáceos con 43 especies. Para algunas de estas especies se conoce la distribución geográfica, taxonomía, evolución y relaciones filogenéticas, pero aún quedan muchas interrogantes en cuanto a su biología, ecología y comportamiento.

En este trabajo se utilizaron tres especies de decápodos estigobios obligados como organismos modelo (*Creaseria morleyi*, *Typhlatya mitchelli* y *T. pearsei*) para estudiar su distribución y densidad con respecto a un gradiente de profundidad durante el día y la noche en la zona de penumbra de dos cenotes del estado de Yucatán (cenote *Kankirixché* y cenote *Tza Itzá*).

Los organismos de ambos cenotes fueron monitoreados cada dos meses durante un año para evaluar cambios en la abundancia de día y de noche. Se instalaron cinco transectos de 10 m de longitud desde el punto más somero y cercano a la entrada de la luz del sol (cenote) hasta el punto más profundo y lejano a la entrada de luz de la caverna, distribuidos a lo largo de un gradiente de profundidad. El conteo de organismos se realizó con dos observadores (buzos) contando los cinco transectos en cada inmersión realizada después del mediodía y después del atardecer en dos cenotes replicando el proceso en cada cenote dos días después y nuevamente todo el proceso anterior cada dos meses durante un año.

Para estudiar las interacciones entre *C. morleyi* y *Typhlatya* spp. se colocó a un organismo de cada género en un tanque y se obtuvo evidencia videográfica de su interacción trófica.

Los resultados indican 1) los organismos de *C. morleyi* presentan una migración vertical nocturna y un comportamiento nictemeral evidente, durante el día se encuentran mayoritariamente en las profundidades y lejos de la luz del sol pero durante la noche estos organismos se acercan a la superficie y se encuentran en la zona de influencia solar, 2) presentan mayores abundancias en temporada de lluvias, lo que sugiere un evento reproductivo anual y 3) hay mayor densidad de ellos en las noches. 4) Los organismos de *Typhlatya spp.* se distribuyen con mayor densidad de acuerdo a un gradiente que disminuye conforme a aumenta la profundidad, exceptuando las zonas de incidencia solar directa donde se encontraron excepcionalmente, y 5) mantienen constantes sus abundancias poblacionales a lo largo del año. 6) *C. morleyi* es depredador de *Typhlatya spp.*

Abstract

Studying the distribution, population dynamics and behavior of stygofauna in their natural habitat may be difficult, technically challenging and involves cave diving risks. Nevertheless, many new species have been found, described and studied. Most of these studies focus on taxonomy, biogeography, evolutionary and genetic processes, leaving behavioral and ecological questions to remain unanswered.

The Palaemonid *Creaseria morleyi* and the Atyids *Typhlatya mitchelli* and *T. pearsei* were monitored to evaluate the depth distribution inside the twilight zone during day and night of two cenotes: Kankirixché and Tza-Itzá. The monitoring was repeated every two months in a period of a year to study seasonal changes in population size. The trophic interaction between these species was video-recorded with infrared devices in the laboratory to confirm predator prey relationships.

Results indicate: 1) *C. morleyi* has a vertical night migration and diel behavior, 2) has higher population densities around rainy season and 3) is more frequent at night. 4) *Typhlatya* species exhibit a decreasing density as the depth increases, and 5) they maintain their densities similar during day and night at each corresponding depth. 6) *C. morleyi* is capable of capturing and feeding on live *Typhlatya* spp.

The observed distribution pattern in *T. mitchelli* and *T. pearsei* could be explained by the greater availability of allochthonous and photosynthetic material at the entrance of the cenote. The migration to the cenote entrance of *C. morleyi* could be explained by the trophic interactions with *Typhlatya* spp. and other feeding sources such as Mysidae and allochthonous material.

1. Introducción

Un cenote es un pozo, estanque natural o manifestación cárstica, formado por el colapso de roca caliza que expone el acuífero, constituye la vía de entrada más importante de materia orgánica (Pohlman *et al.* 1997) y el único acceso de luz al ambiente cavernícola. El ecosistema del sustrato cárstico de la península de Yucatán, incluye los cenotes (entradas al sistema), las cavernas (donde se alcance a ver la entrada de luz natural hasta 60 m de penetración horizontal) y las cuevas o pasajes subterráneos (túneles desprovistos de luz y acceso a la superficie). En él se albergan diversos grupos animales, entre los cuales, los crustáceos son los más representativos y diversos. La fauna que desarrolla todo su ciclo de vida bajo el agua dentro de cuevas se denomina estigobítica o estigobia. Los crustáceos estigobios que se encuentran en la península de Yucatán representan los siguientes grupos: Remipedia, Thermosbanacea, Mictacea, Bochusacea, Copepoda, Ostracoda, Mysida, Isopoda, Amphipoda y Decapoda, siendo el último el más diverso (Ilfie 1993; Juarrero de Varona y Ortiz 2000; Schmitter-Soto *et al.* 2002; Sánchez *et al.* 2002; Álvarez y Ilfie 2008; Ilfie y Bishop 2007; Ilfie y Kornicker 2009).

La distribución y dinámica de la fauna dentro de las cuevas y cenotes es un tanto difícil de estudiar puesto que la exploración de pasajes de cuevas inundadas es riesgosa y presenta una serie de dificultades técnicas. Sin embargo, en la península de Yucatán se conocen 43 especies de crustáceos estigobios, de las cuales 13 son decápodos (Tabla 1) (Álvarez e Ilfie 2008).

Una gran cantidad de estudios de fauna de cuevas se enfocan en taxonomía, evolución y biogeografía (Creaser 1936; Hobbs y Daniel 1977; Reddell 1981; Wilkens 1982; Chapman 1982; Hobbs III 1994; Álvarez *et al.* 2005; Botello y Alvarez 2006; De Grave *et al.* 2007; Botello 2007; Álvarez y Ilfie 2008; Hunter *et al.* 2008; Torres Torres 2009; Botello y Alvarez 2010; Ashelby *et al.* 2012; Botello *et al.* 2013; Mejía-Ortíz *et al.* 2013; Barr y Holsinger 2014; Álvarez *et al.* 2015),

Tabla 1 Grupos taxonómicos de especies estigobíticas presentes en América dentro de cuevas inundadas (modificado de Álvarez y Iliffe 2008).

Fauna anquihalina de 5 regiones geográficas de América					
	Bahamas	Bermuda	Yucatán	Cuba	Galápagos
Ciliophora		2			
Porifera	3				
Annelida	1	3			
Mollusca		2			
Chaetognatha	1				
Acarina		5			
Crustacea	93	72	43	16	24
Chordata	2	0	2	4	1
Total	100	84	45	20	25

sin embargo, se desconocen muchos aspectos de la biología, ecología, etología y ritmos biológicos de la gran mayoría de estos organismos.

A pesar de que una menor cantidad de estudios se han enfocado en la ecología y la estructura trófica de cuevas, estos han logrado grandes avances por lo que se ha establecido que bacterias y algas fungen como productores primarios, algunos micro y macro crustáceos son consumidores primarios y finalmente los macro crustáceos y peces constituyen los depredadores del sistema (Sket 1996; Pohlman *et al.* 1997; Pohlman *et al.* 2000; Schmitter-Soto *et al.* 2002; Cruz-Hernández *et al.* 2002; Simon *et al.* 2003; Bishop *et al.* 2004; Mejía-Ortíz 2010; Yager y Madden 2010; Pohlman 2011).

La característica más sobresaliente de los ecosistemas hipogeos es la ausencia de luz. Esto afecta directa e indirectamente a sus habitantes. La falta de luz excluye a los organismos fotosintéticos resultando en una producción primaria casi nula (Sket 1996). La escasez de alimento tiene efectos evolutivos muy importantes sobre sus habitantes. El esquema de la Figura 1 (tomado de Sket (1996)) muestra algunas características de los ecosistemas hipogeos y la influencia (denotada por la flecha: causas -> efectos) que tienen sobre la fauna que los habita. El espacio

cerrado limita la entrada de luz, que evita la producción fotosintética autóctona, esto en conjunto con la escasa entrada de recursos del exterior, genera escases alimenticia en todo el sistema. La poca disponibilidad de alimento resulta en la selección de organismos con bajas tasas metabólicas y eficientes en la obtención y utilización de energía. Algunos de estos organismos puedan resistir largos periodos de inanición (p. ej. la salamandra ciega *Proteus anguinus* (Hervant *et al.* 2001) y los amphipodos de cueva del género *Niphargus* (Hervant *et al.* 1999)), denominados en este caso organismos economizantes y “modestos”. Finalmente la fauna estigobia presenta reducciones estructurales o funcionales que típicamente se observan en los habitantes de cuevas como pueden ser: pérdida de pigmentos, reducción o ausencia de ojos, bajo metabolismo y desarrollo de capacidades quimio y mecano-receptoras (Jegla y Poulson 1970; Hobbs y Daniel 1977; Reddell 1981; Wilkens 1982; Sket 1996; Bishop *et al.* 2004; Mejía-Ortíz y Hartnoll 2005; Mejía-Ortíz *et al.* 2006; Botello y Alvarez 2006; Iliffe y Kornicker 2009; Pohlman 2011; Vogt 2012; Culver y Pipan 2013; Mejía-Ortíz *et al.* 2013; Friedrich 2013).

El estudio de organismos estigobios mantiene muchas interrogantes sin respuesta, por mencionar algunas: ¿Serán igualmente activos durante el día y la noche? ¿Serán capaces los depredadores de cazar a sus presas o consumen azarosamente lo que esté a su alcance? ¿Tendrán temporadas de reproducción marcadas de acuerdo a las épocas del año? ¿Serán afectados por la entrada de luz o material orgánico alóctono? ¿Presentarán el mismo comportamiento en el cenote que en las cuevas?

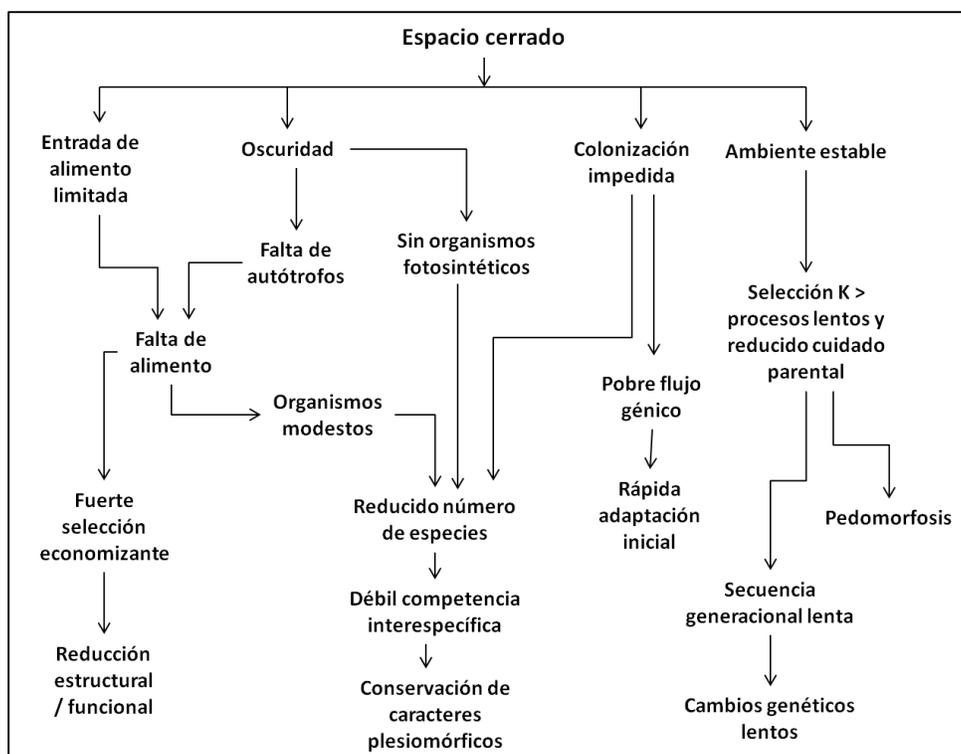


Figura 1 Relaciones, causas y efectos entre algunas características típicas de hábitats subterráneos (modificado de Sket,(1996)).

Para responder algunas de estas preguntas, este estudio toma como organismos modelo a tres especies de camarones cavernícolas dulceacuícolas endémicos de la península de Yucatán; *Creaseria morleyi* Creaser 1936 y las especies de *Typhlatya* Creaser 1936 distribuidas en la península, en particular *T. mitchelli* y *T. pearsei*. Estas especies se encuentran listadas en la NOM-059-SEMARNAT-2010 como amenazadas, son endémicas de la península de Yucatán, representan diferentes niveles tróficos, son de los organismos más abundantes y mejor distribuidos, son fáciles de encontrar, capturar e identificar en sus etapas adultas y la información sobre su biología y ecología es muy escasa (Pérez Aranda 1983b; Pérez Aranda 1983a; Abele y Felgenhauer 1985; Parzefall 1996; Pohlman *et al.* 1997; Scott Webb 2003; Botello y Alvarez 2006; Hunter *et al.* 2008; Botello y Alvarez 2010).

Con la finalidad de aportar información acerca de la conducta trófica de los crustáceos

estigobios, se desarrollaron una serie de observaciones en cenotes y en el laboratorio sobre la dinámica que presentan especies de los géneros de *Typhlatya* y *Creaseria* durante el día y la noche alrededor de los cenotes, considerando que estos son lugares de gran importancia entre un sistema netamente oligotrófico (la cueva) y uno de mayor productividad y abundancia de alimento (el cenote).

La hipótesis de trabajo que se planteó al principio de la investigación, se basó en el supuesto que los organismos de *Typhlatya* spp., al ser consumidores primarios, encontrarán mayor fuente de alimento (algas, bacterias y material orgánico) en el cenote, de igual manera, debiera haber mayor riesgo de depredación por la presencia de depredadores (visuales y ciegos) en el cenote, por lo que deben tener hábitos nocturnos independientemente de las reducciones oculares que se describen de la fauna estigobia (Reddell 1981; Sket 1996; Mejía-Ortíz y Hartnoll 2005; Mejía-Ortíz y Hartnoll 2006; Culver y Pipan 2013; Friedrich 2013). Por otro lado Pohlman *et al.* (1997) sitúan a *C. morleyi* en niveles tróficos altos e infieren por sus análisis de trazas de isótopos estables de C y N, que el flujo energético pudiera ser de *Typhlatya* hacia *Creaseria*, por lo que se propone que sus hábitos dependerán de la presencia de los primeros, en cuyo caso se pretende describir la interacción asociada a las zonas de penumbra (cenote y caverna) y la relación interespecífica depredador – presa de estas dos especies. Además con el monitoreo bimensual se evidenciarán cambios en la densidad poblacional a lo largo del año sugiriendo épocas reproductivas.

2. Objetivos

2.1 Objetivo general

Describir la utilización espacio – temporal diurna y nocturna, la relación trófica y las variaciones en la densidad poblacional, ocurridas a lo largo de un año, en tres especies de decápodos estigobios (*Creaseria morleyi*, *Typhlatya mitchelli* y *T. pearsei*), utilizándolas como modelos biológicos evaluados en dos cenotes del estado de Yucatán.

2.2 Objetivos particulares

- Describir los patrones de utilización espacial en el día y la noche de organismos de *C. morleyi* y *Typhlatya* spp.
- Describir la densidad y abundancia de ambas especies a lo largo de un año en dos cenotes de Yucatán.
- Confirmar las interacciones tróficas entre *C. morleyi* y el género *Typhlatya*.
- Describir la relación entre variaciones anuales en temperatura, precipitación y entrada de material orgánico al cenote con respecto a las variaciones observadas en las poblaciones de los cenotes de estudio.

3. Antecedentes

3.1 Sitio de estudio

La península de Yucatán (19.66° y 21.61° Norte; 87.50° y 90.43° Oeste), contiene uno de los acuíferos de karst más grandes y extensos del planeta, se extiende en un área aproximada de 165,000 km² ocupando territorios de México, Guatemala y Belice (Schmitter-Soto *et al.* 2002; Bauer-Gottwein *et al.* 2011).

El clima en la región se compone principalmente de tres temporadas características: la seca y cálida (marzo a mayo), la temporada de lluvias (junio a octubre) y la de invierno con nortes y lluvias ocasionales (noviembre a febrero); (Schmitter-Soto *et al.* 2002). La precipitación media anual en la península de Yucatán es de 550 a 1,500 mm año⁻¹, según Schmitter-Soto *et al.* (2002) esto es alrededor de 29.267×10^9 m³. La recarga de los acuíferos no se conoce con toda certeza pero Gondwe *et al.* (2010) estiman que alrededor del 17% de la precipitación alcanza el acuífero (Figura 2), el resto escurre a la costa, se bombea para uso humano o se pierde por evapotranspiración (Gaona-Vizcayno *et al.* 1980; Schmitter-Soto *et al.* 2002; Gondwe *et al.* 2010; Bauer-Gottwein *et al.* 2011).

El suelo está constituido por calizas, evaporitas y dolomitas de alta permeabilidad, yesos y anhidritas altamente solubles que presentan fallas, fracturas y cavidades de disolución que dan lugar a una compleja red de acuíferos subterráneos (Marín *et al.* 2000; Perry *et al.* 2002; Schmitter-Soto *et al.* 2002; Gondwe *et al.* 2010; Bauer-Gottwein *et al.* 2011). Las fallas de la sierra de Ticul, Holbox y la del río Hondo definen tres cuencas hidrológicas en las que el almacenamiento y flujo regional de aguas subterráneas migra en direcciones diferentes dentro de los acuíferos y cuevas,

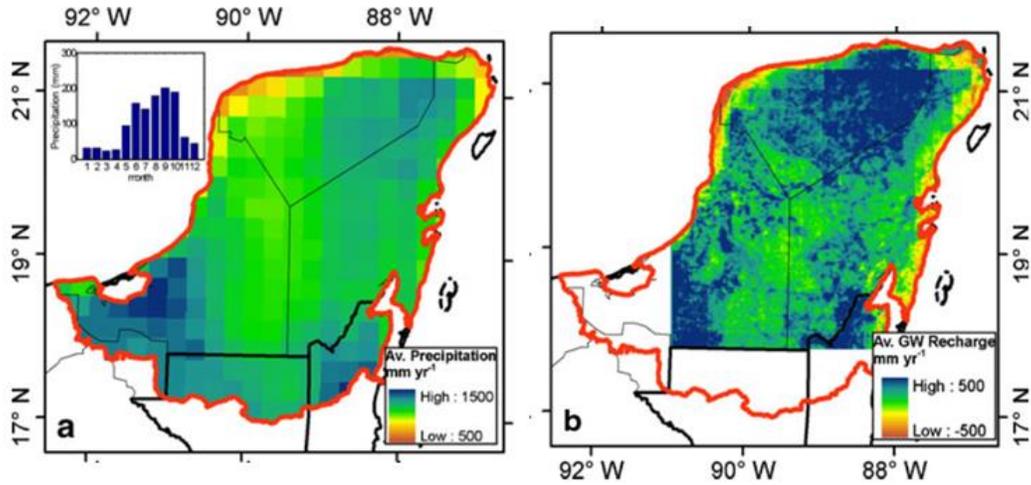


Figura 2. Mapas de a) precipitación (promedio 1998-2008), en la gráfica de barras se muestran los milímetros de precipitación mensuales; y b) recarga de agua subterránea (promedio 2004-2008) (Modificado de Bauer-Gottwein *et al.* 2011).

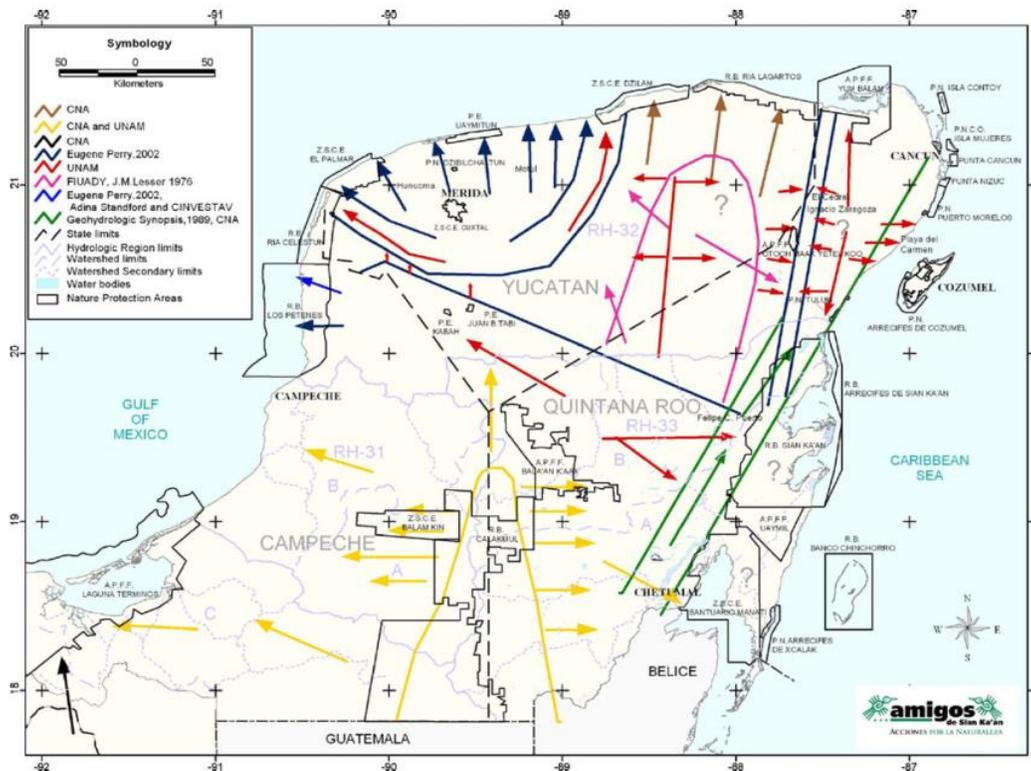


Figura 3. Mapa consenso del flujo regional de agua subterránea (ASK 2003). Las flechas indican dirección de flujo de agua subterránea de acuerdo a la referencia respectiva: CNA Comisión Nacional de Agua, UNAM Universidad Nacional Autónoma de México, Perry *et al.* (2002), FIUADY Universidad Autónoma de Yucatán, Lesser (1976) CINVESTAV Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional, Geohydrologic Synopsis 1989 CNA (tomado de Bauer-Gottwein *et al.* 2011).

pero en general el flujo subterráneo ocurre desde el centro de la península hacia la costa (Figura 3) (Pope *et al.* 1996; Steinich y Marín 1996; Perry *et al.* 2002; Botello 2007; Bauer-Gottwein *et al.* 2011; Vuilleumier *et al.* 2012).

Una de las características más sobresalientes de esta plataforma kárstica es la gran abundancia de cenotes (Figura 4). Hay dos principales causas de formación de cenotes, la primera y de mayor impacto es la disolución de la roca caliza por acción del ácido carbónico, el segundo proceso se genera al mezclarse el agua marina con el agua dulce, esto provoca un aumento de la reactividad en aragonita y calcita contribuyendo así a la disolución de la roca (Hall 1936; Stoessel *et al.* 1989).

Los cenotes pueden clasificarse según su hidrodinámica en lóticos o lénticos (Schmitter-Soto *et al.* 2002). Los cenotes lóticos son geológicamente jóvenes y están bien conectados con el acuífero mediante fracturas o grietas, lo que provoca un flujo horizontal continuo donde el tiempo de permanencia del agua es relativamente corto y se caracterizan por tener aguas claras,

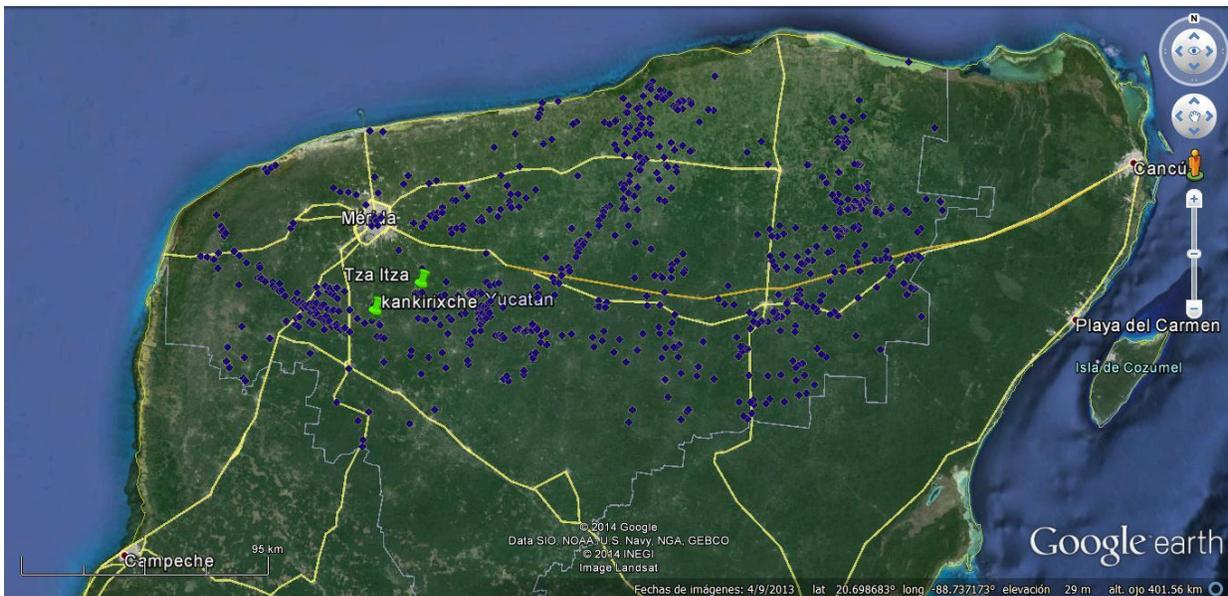


Figura 4. Localización de algunos (800) de los cenotes del estado de Yucatán resaltando los cenotes Kankirixché y Tza Itzá. Los puntos azules muestran la ubicación de cada cenote.

homogéneas y bien oxigenadas con fondo limpio ya sea rocoso o arenoso. Los cenotes lénticos se consideran de mayor edad geológica y se caracterizan por tener poca o nula circulación, la comunicación con el acuífero ha sido bloqueada ya sea por sedimentación o por derrumbes y el recambio con el acuífero es restringido y ocurre exclusivamente por la porosidad de la roca, estos se caracterizan por tener aguas turbias, estratificación térmica, capa superior básica y sobresaturada de oxígeno, la inferior es ácida y anóxica, en algunos hay además una capa de ácido sulfhídrico (Schmitter-Soto *et al.* 2002; Beddows *et al.* 2002).

Los cenotes de la península de Yucatán se consideran sistemas anquihalinos, y éstos se definen según Bishop *et al.* (2015) como “estuario subterráneo influenciado por mareas ubicado en grietas y cavernas de terrenos cársticos y volcánicos que se extiende tierra adentro hasta el límite de la intrusión de agua marina”, esta definición incluye también la porción marina y dulceacuícola adyacente donde se encuentre la fauna estigobia. Algunos cenotes de la península de Yucatán, principalmente los que se encuentran cerca de la costa, presentan una estratificación vertical debida a la intrusión de agua marina al continente, esta transición de agua dulce a marina se conoce como haloclina y se caracteriza por un cambio abrupto en salinidad en poca profundidad. Se ha demostrado que la haloclina aumenta en profundidad conforme se aleja de la costa (Figura 5) (Stock *et al.* 1986; Bauer-Gottwein *et al.* 2011; Sket 1996; Steinich y Marín 1996).

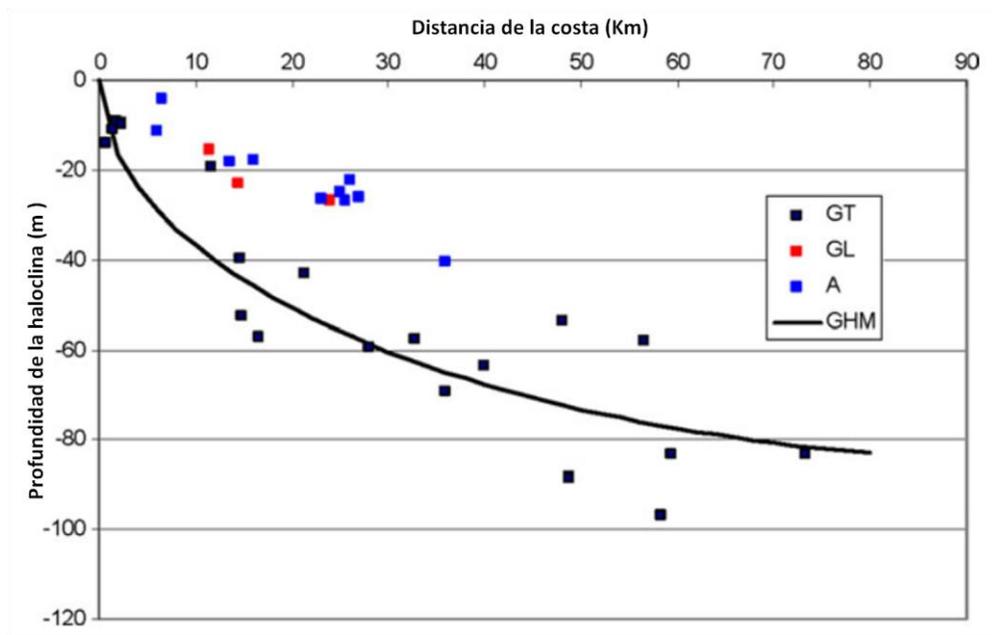


Figura 5 Profundidad de la haloclina como función de la distancia a la costa. los colores indican la fuente: GT estimados basados en datos de TDEM; BL datos de pozos del sur de Quintana Roo (Gondwe *et al.* 2010); A, Pozos al norte de Quintana Roo (Aguakan SA de CV 2009); predicciones de GHM obtenidas de modelaje uni-dimensional Ghyben–Herzberg con conductividad hidráulica (K)=0.3 m s⁻¹ y recarga de 17% de precipitación (Bauer-Gottwein *et al.* 2011) (modificado de Bauer-Gottwein *et al.* 2011).

Los cenotes seleccionados para este estudio, Kankirixché (20.637225N,-89.632981W) y Tza Itzá (20.730311N,-89.46608), son cenotes lóticos y sin haloclina. En el cenote Kankirixché (Figura 6) la luz del sol alcanza directamente el espejo de agua, en la caverna se observan nidos de aves, en su porción más somera el fondo del cenote es arenoso, sobre el declive que desciende hacia la cueva se observa por un lado una acumulación de sedimento y por otro lado las rocas resultantes del derrumbe del techo que ocasionó la formación del cenote. El cenote Tza Itzá es en forma de gruta (Figura 6) y el sol llega al espejo de agua únicamente como penumbra, en la caverna se observan aves y murciélagos durante todo el año y tiene una mayor cantidad de depósito sedimentario y desechos antropogénicos que Kankirixché.

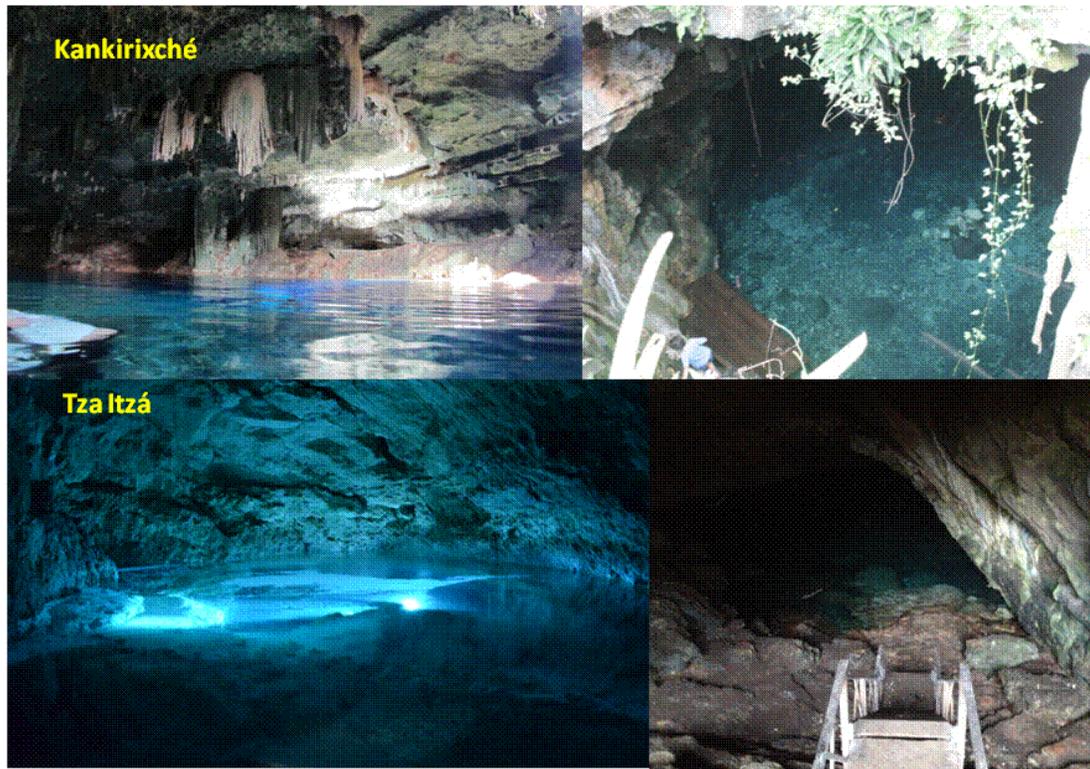


Figura 6 Fotografías de los cenotes Kankirixché (arriba) y Tza Itzá (abajo).

3.2 Estructura trófica

En términos de productividad los cenotes son la mayor entrada de material orgánico alóctono y el único sitio de producción fotosintética, esta característica los convierte en un lugar muy atractivo para los consumidores primarios y secundarios ya que los primeros pueden alimentarse de materiales fotosintéticos y materia orgánica alóctona que son más nutritivos que los que hay cueva adentro (Pohlman *et al.* 1997). Se ha demostrado mediante el seguimiento de isótopos estables y otras observaciones, que los crustáceos consumidores primarios presentan partición de nichos, al alimentarse diferencialmente de la materia orgánica disponible en forma de partículas suspendidas provenientes del cenote, las filtradas del suelo de la selva y las depositadas en los sedimentos (Pohlman *et al.* 1997; Pohlman *et al.* 2000; Sánchez *et al.* 2002; Mejía-Ortíz y Hartnoll 2005; Iliffe y Bishop 2007; Pohlman 2011; Mejía-Ortíz *et al.* 2013). A su vez, esto genera

una mayor diversidad de especies. La materia orgánica generada por algas o productores fotosintéticos tiene mayores valores nutricionales (en términos biomasa - energía) que la generada por bacterias quimio-lito-autótrofas (Pohlman 2011). El estudio de Pohlman (2011) demuestra que las especies de crustáceos consumidores primarios que viven en la cueva, se alimentan de bacterias y materiales orgánicos que encuentran en el sedimento o en la columna de agua, pero las mismas especies colectadas cerca de las entradas de luz y material alóctono (cenote y caverna), consumen preferentemente productores fotosintéticos sobre otras fuentes que no hay o son menos abundantes en la cueva.

En estos ecosistemas cársticos los productores fotosintéticos que se encuentran en la cueva son alóctonos (principalmente arrastrados por la corriente) (Pohlman *et al.* 1997; Sánchez *et al.* 2002; Pohlman 2011). Las bacterias quimiolitoheterótrofas son las productoras primarias dentro de los sistemas hipogeos, son capaces de producir energía a partir de compuestos inorgánicos (Romero 2009) y se ha demostrado que son la base que sostiene la red trófica en la cueva (Pohlman *et al.* 1997; Simon *et al.* 2003; Romero 2009; Pohlman 2011). Las fuentes de recursos, en la base de la red trófica, se reparten entre los diferentes crustáceos especializados que se alimentan de partículas orgánicas y bacterias, estos a su vez mantienen a los crustáceos y peces en niveles tróficos superiores (Figura 7). Las especies de los géneros *Typhlatya*, *Tulumella*, y las de órdenes Mysida e Isopoda, conforman el nivel trófico inferior y son presa de crustáceos como *Creaseria morleyi*, Amphipoda, Remipedia y los peces de cenotes y cuevas como *Ophisternon infernale*, *Ogilbea pearsei* y *Rhamdia* spp. considerados depredadores tope del sistema (Pohlman *et al.* 1997; Illiffe y Bishop 2007; Camargo *et al.* 2013).

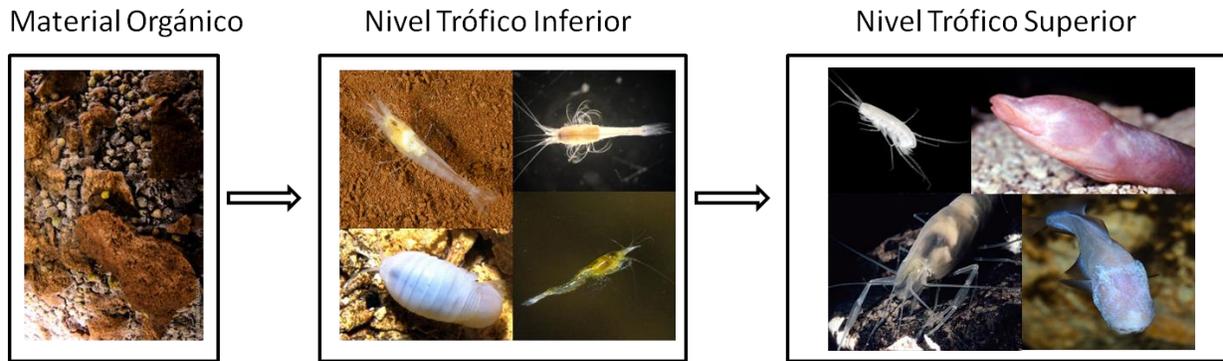


Figura 7 Esquema de la estructura trófica en cenotes de Yucatán. Material orgánico en sedimento y en columna de agua nutren a crustáceos como *Typhlatya*, *Creaseriela anops* y *Antromysis cenotensis*, los cuáles son presa de los depredadores *Ophisternon infernale*, *Mayaweckelia cenoticola*, *Typhliasina pearsei* y *Creaseria morleyi*.

3.3 *Creaseria morleyi* (Creaser, 1936)

3.3.1 Descripción taxonómica

Clasificación (Encyclopedia of Life 2013a; Iliffe 2013):

Dominio	Eukarya Woese <i>et al</i> 1990
Infradominio	Opisthokonta Cavalier-Smith 1987
Reino	Metazoa Haeckel 1874
Subreino	Eumetazoa Butchili 1910
Superfilo	Protostomia Grobбен, 1908
Filo	Arthropoda Latrille, 1829
Subfilo	Crustacea Brünnich, 1772
Clase	Malacostraca Latrille, 1802
Subclase	Eumalacostraca Grobбен, 1892
Superorden	Eucarida Calman, 1904
Orden	Decapoda Latrille, 1802
Suborden	Pleocyemata Burkenroad, 1963
Infraorden	Caridea Dana, 1852
Superfamilia	Palaemonoidae Rafinesque, 1815
Familia	Palaemonidae Rafinesque, 1815
Género	<i>Creaseria</i> Holthuis, 1950
Especie	<i>Creaseria morleyi</i> (Creaser, 1936)

El género *Creaseria* es monoespecífico: *C. morleyi*. Esta especie es endémica, pero comúnmente encontrada, de la península de Yucatán, México. Se caracteriza por presentar caparazón con espina antenal y branquiostegal, sin espina hepática; ojos en forma cónica, reducidos y sin pigmento corneal, que no superan el tercer diente dorsal del rostro; rostro dentado dorsal (7-10) y ventralmente (1-3); palpo mandibular bisegmentado; segundo pereiópodo es claramente más robusto que el primero, ambos quelados; los pereiópodos restantes con quela simples; el propodio del quinto pereiópodo con numerosas filas transversales de cerdas en la superficie postero-distal (Figura 8) (Creaser 1936; Hobbs y Daniel 1977; Botello 2007). Esta especie presenta dimorfismo sexual, siendo las hembras de mayor tamaño y las quelas presentan crecimiento alométrico (Botello y Álvarez 2006).

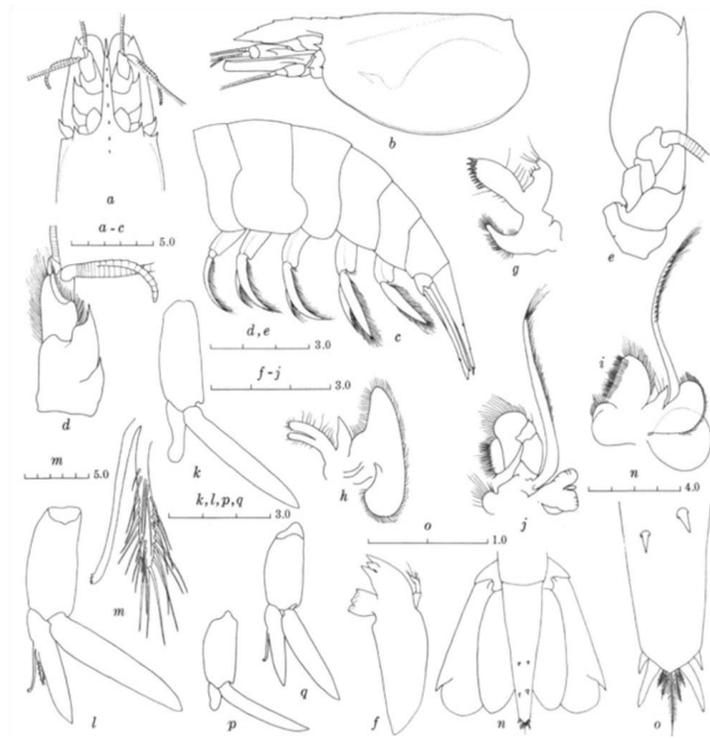


Figura 8 *Creaseria morleyi* (de grutas de Tzab-Nah, 2km, Sur de Tecoh, Yucatán, apéndices del costado izquierdo: a-o, macho; p,q, hembra): a, vista dorsal de región cefálica; b, vista lateral de carapacho; c, vista lateral del abdomen; d, anténula; e, base de antena y escafoerito; f, mandíbula; g, h, primera y segunda maxila; i, j, primero y segundo maxilípedos; k, l, primero y segundo pleópodos; m, apéndices interno y masculino; n, vista dorsal de telson y urópodos; o, vista de la parte posterior del telson; p, q, primero y segundo pleópodos (tomado de Hobbs III y Hobbs Jr 1976).

3.3.2 Hábitat de *C. morleyi*

En la mayoría de las cuevas y cenotes de la península, la familia Palaemonidae está representada exclusivamente por *Creaseria morleyi* (Figura 9) (Botello 2007). Esta especie habita ambientes cavernícolas en aguas tranquilas desde estanques someros de menos de 0.5m de profundidad, pozas de más de cinco metros de profundidad y grandes lagunas mayores a tres metros de profundidad, en las que el fondo está tapizado por guano, rico fango orgánico y restos orgánicos y rocas (Creaser 1936; Hobbs III 1979; Iliffe 1993; Pohlman *et al.* 1997; Álvarez e Iliffe 2008; Ashelby *et al.* 2012), se ha registrado a más de 60 m de profundidad y cueva adentro. Se encuentran en oscuridad total y en zonas donde incide la luz directa o indirectamente. *C. morleyi* es sensible a vibraciones en el agua, se puede encontrar caminando en el fondo o nadando en la columna de agua (Creaser 1936).

3.3.3 Distribución

Creaseria morleyi se distribuye exclusivamente en cuevas de los estados mexicanos de Yucatán, Campeche y Quintana Roo (Figura 10) (Hobbs III 1979; Wilkens 1982; Iliffe 1993; Hobbs III 1994). Creaser (1936) y Wilkens (1982) proponen que la presencia de esta especie en los hábitats anquihalinos solo puede atribuirse a inmigración del mar durante el Plioceno, hace unos seis millones de años y la colonización ocurriría en varios puntos de la península pues las diferentes poblaciones presentan el mismo grado de reducción ocular, y a partir del Plioceno esta especie se dispersó hacia otras zonas de la península (Botello 2007).

3.3.4 Ecología de *C. morleyi*

Se han colectado organismos de *C. morleyi* utilizando trampas cónicas de alambre cebadas con carne y se encontraron restos de la misma especie en su contenido estomacal, demostrando que pueden ser caníbales (Creaser 1938), son extremadamente agresivos y si dos o más se

mantienen juntos en un recipiente se atacan y mutilan entre sí (Holthuis 1986). Además son buenos nadadores y altamente sensibles a las vibraciones dentro del agua (Creaser 1936). *C. morleyi* es uno de los depredadores más importantes de los ecosistemas subterráneos de la península de Yucatán después de los peces y remipedios (Pohlman *et al.* 1997).



Figura 9 Fotografía de *Creaseria morleyi* (©Benjamín Magaña).

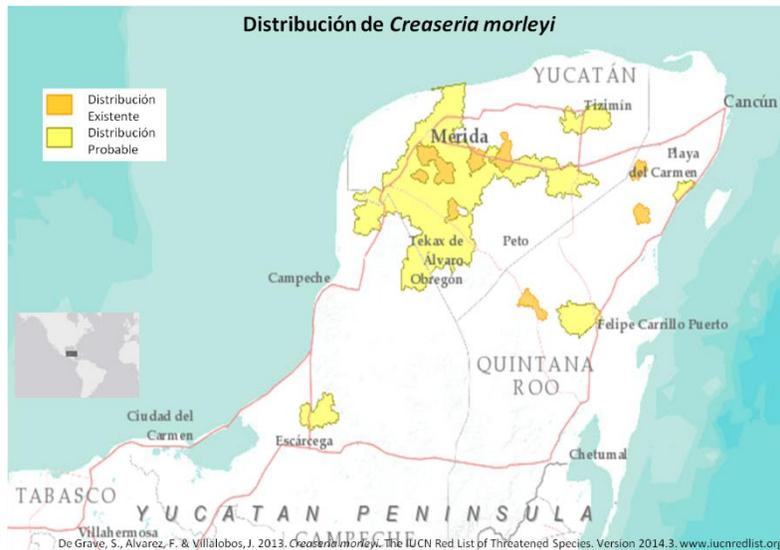


Figura 10 Distribución de *C. morleyi* (De Grave *et al.* 2013)

3.4 El género *Typhlatya* (Creaser, 1936)

El género *Typhlatya* está compuesto por 17 especies de camarones estigobios de tamaño menor a 20 mm de longitud total, tiene un patrón de distribución típico de las especies que habitaban el mar de Tetis; es decir puntual en aguas subterráneas continentales e insulares a lo largo del centro y norte del Atlántico y Pacífico del este. Esta distribución ha sido objeto de varias teorías biogeográficas (Álvarez *et al.* 2005; Botello *et al.* 2013) y de estudios moleculares filogenéticos, donde se demuestra que *T. pearsei* es simpátrica de *T. mitchelli* y que divergieron hace unos 7-10 Mda (Webb 2003; Hunter *et al.* 2008). Se concluye con base en algunos estudios filogenéticos y biogeográficos del género *Typhlatya* que las poblaciones actuales de la península son producto de: una conectividad subterránea muy importante a lo largo de la península de Yucatán, en la que puede ocurrir intercambio genético entre las poblaciones de crustáceos estigobios del género; o cuellos de botella periódicos generados por cambios en el nivel del mar, que después del aumento en el nivel del agua recolonizan la península (Creaser 1936; Webb 2003; Page y Hughes 2007; Hunter *et al.* 2008; Page *et al.* 2008; Botello y Alvarez 2010; Ashelby *et al.* 2012; Botello *et al.* 2013; Torres *et al.* 2013).

3.4.1 Descripción taxonómica

Clasificación (Iliffe 2013; Encyclopedia of Life 2013b; Fransén 2015):

Dominio	Eukarya Woese <i>et al.</i> 1990
Infradominio	Opisthokonta Cavalier-Smith 1987
Reino	Metazoa Haeckel 1874
Subreino	Eumetazoa Butchili 1910
Superfilo	Protostomia Grobden, 1908
Filo	Arthropoda Latrille, 1829
Subfilo	Crustacea Brännich, 1772
Clase	Malacostraca Latrille, 1802
Subclase	Eumalacostraca Grobden, 1892

Superorden	Eucarida Calman, 1904
Orden	Decapoda Latrille, 1802
Suborden	Pleocyemata Burkenroad, 1963
Infraorden	Caridea Dana, 1852
Superfamilia	Atyoidea De Haan, 1849
Familia	Atyidae De Haan, 1849
Género	Typhlatya Creaser, 1936
Especie	<i>T. mitchelli</i> H.H.III Hobbs y H.H.Jr. Hobbs, 1976
Especie	<i>T. pearsei</i> Creaser, 1936

Las especies del género tienen siete pares de branquias, las dos del tercer maxilípodo son artrobranquias; todos los pereiópodos tienen exopoditos y los del último par son reducidos; tienen rostro corto sin dientes superiores o inferiores; el margen anterior del caparazón sin espinas; el carpo es excavado en ambos pares de los pereiópodos quelados; los ojos no tienen pigmento y presentan poros en forma de conos (Creaser 1936; Mejía-Ortíz *et al.* 2013). La característica taxonómica diferencial entre *T. pearsei* y *T. mitchelli* es el rostro; en *T. pearsei* rebasa anteriormente los ojos y en *T. mithcelli* esto no ocurre (Webb 2003) (Figura 11).

La mayoría de los crustáceos que habitan ambientes afóticos presentan desarrollo alargado de su cuerpo o partes de su cuerpo, los representantes del género *Typhlatya* que habitan sistemas subterráneos presentan antenas con setas especializadas para mayor sensibilidad mecánica y química (Mejía-Ortíz *et al.* 2013) y patas extremadamente alargadas en comparación con las especies relacionadas que no viven en ambientes de oscuridad perpetua (Parzefall 1996).

De acuerdo con algunos trabajos (Creaser 1936; Hunter *et al.* 2008; Page *et al.* 2008; Botello *et al.* 2013) el género *Typhlatya* es de interés especial cuando se trata de la historia del origen de la fauna en cenotes. Originalmente se creía que este género se había establecido en agua dulce durante toda su historia evolutiva, pero los sistemas anquihalinos son de origen muy reciente; el género presenta fórmulas apendiculares y branquiales

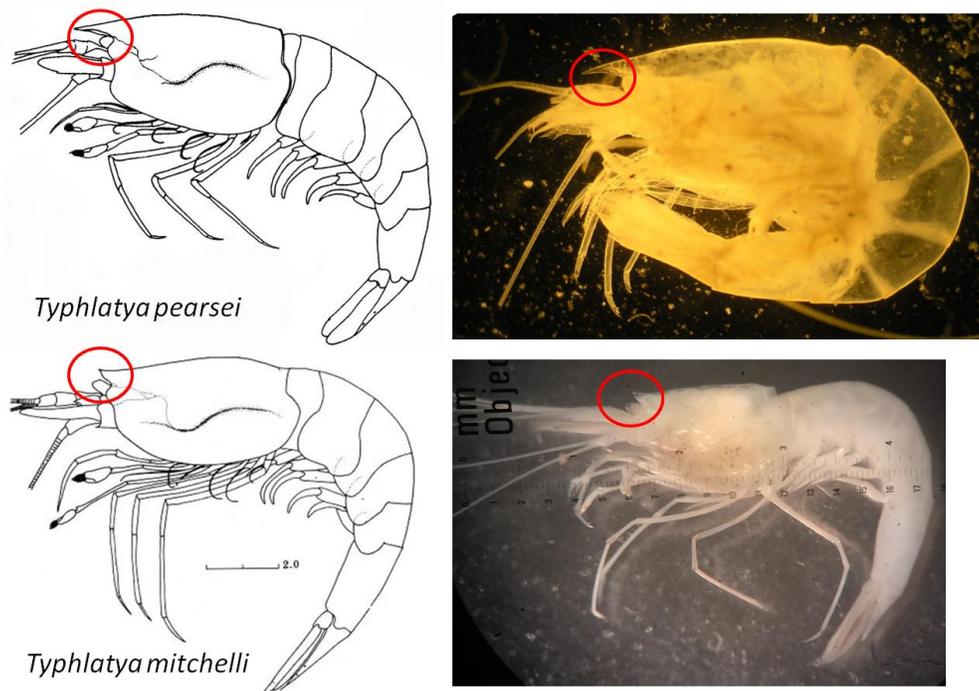


Figura 11 Esquemas y fotografías de *Typhlatya pearsei* y *T. mitchelli*, indicando la característica morfológica que los identifica diferencialmente.

diferentes a las que presenta su pariente dulceacuícola centroamericano más cercano; y comparte hábitat con otros crustáceos que son inmigrantes marinos. Lo más probable es que los camarones átyidos hayan estado en ambientes marinos hasta una época relativamente reciente, como el pleistoceno, cuando se formaron los cenotes y los acuíferos que ahora conocemos.

3.4.2 Hábitat de *Typhlatya*

Estos organismos se desarrollan en la parte dulceacuícola de las cuevas subterráneas de la península de Yucatán, aunque existen reportes de ellos nadando en agua marina bajo la haloclina (Webb 2003; Hunter *et al.* 2008; Mejía-Ortíz 2010; Mejía-Ortíz *et al.* 2013; Botello *et al.* 2013). Algunas de las adaptaciones físicas de estos organismos al ambiente cavernícola que sirven para aumentar su sensibilidad a estímulos químicos y mecánicos incluyen el incremento de longitud de

las anténulas y antenas (Parzefall 1996), un mayor número de sedas sensitivas, reducción y despigmentación de estructuras oculares y ocurrencia de poros en la punta de la córnea (Webb 2003; Mejía-Ortíz *et al.* 2013).

Las antenas en los decápodos son de gran importancia para la exploración, interacciones agonísticas y alimentación. Debido a sus funciones sensoriales, las sedas en las antenas pueden jugar un papel importante en la recepción de señales químicas y mecánicas. Estas adaptaciones concuerdan con un ambiente oligotrófico en el que el flujo de energía es escaso y difícil de encontrar (Pérez Aranda 1983a; Schmitter-Soto *et al.* 2002; Mejía-Ortíz *et al.* 2006; Botello y Alvarez 2006; Wood *et al.* 2008; Pohlman 2011).

3.4.3 Distribución de *Typhlatya mitchelli* y *T. pearsei*

Las especies *T. mitchelli* y *T. pearsei* son endémicas de cuevas y cenotes de la península de Yucatán, y su rango está delimitado en la Figura 12 (Hobbs III 1979; Hobbs III 1994; Iliffe y Kornicker 2009; De Grave *et al.* 2014).

3.4.4 Ecología de *Typhlatya*

Las especies de *T. mitchelli* y *T. pearsei* tienen mecanismos especializados para alimentarse de células de algas y bacterias, particularmente bacterias nitrificantes tan grandes como 3 μm , asimismo *T. mitchelli* tiene setas agrupadas en el primer y segundo pereiópodos que le permiten filtrar pequeñas partículas suspendidas en el agua (Figura 13) (Pohlman *et al.* 1997; Mejía-Ortíz y Hartnoll 2005; Iliffe y Bishop 2007; Mejía-Ortíz *et al.* 2013). Estos organismos se encuentran nadando con sus pleópodos, caminando por las paredes, techos o sobre el sedimento marino.

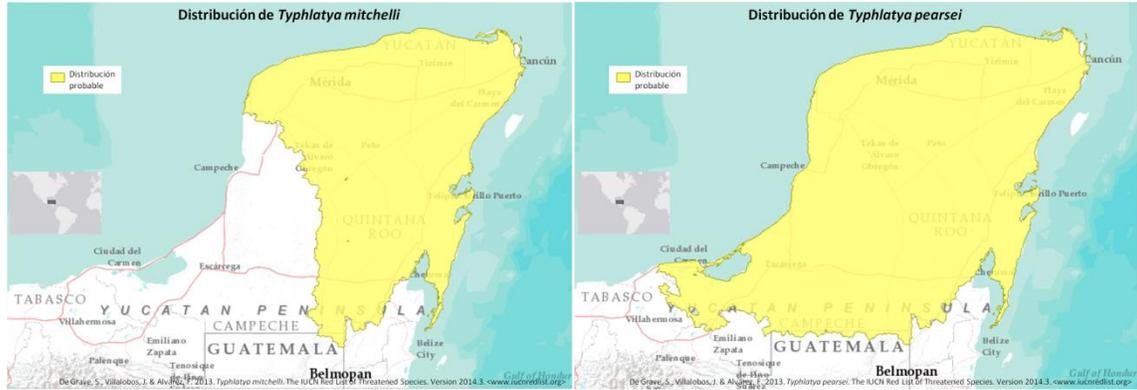


Figura 12 Distribución mundial de *T. mitchelli* y *T. pearsei* (De Grave *et al.* 2014).

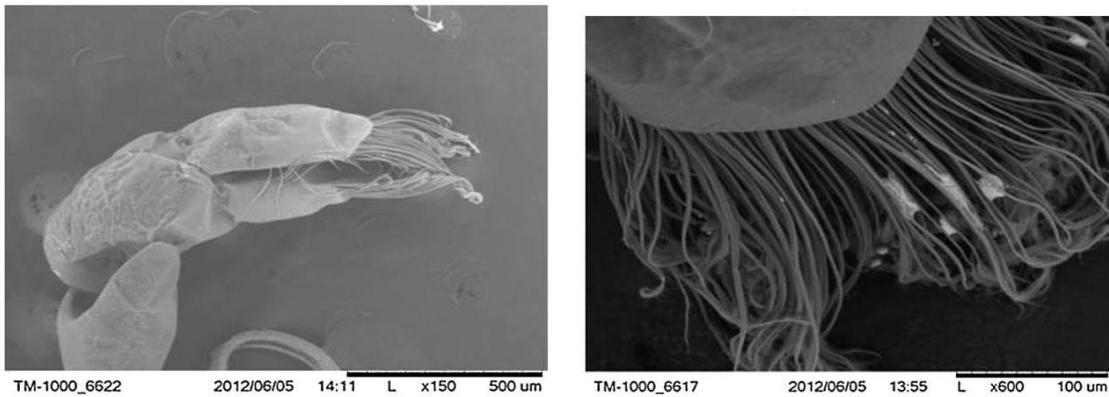


Figura 13 Fotografía de microscopio electrónico de barrido, sedas del segundo pereiópodo de *T. pearsei* (modificado de Mejía-Ortíz *et al.* 2013).

4. Hipótesis

Siendo que el cenote es la entrada principal de material nutritivo para todo el sistema subterráneo sumergido (cenote, caverna y cueva), se esperaría que los organismos que ahí habitan utilicen la zona de transición (o penumbra) activa y constantemente aprovechando la mayor disponibilidad de alimento.

4.1 Hipótesis particulares

- I. Las especies *Creaseria morleyi*, *Typhlatya mitchelli* y *T. pearsei* realizan migraciones cada noche hacia la zona de mayor disponibilidad de alimento (el cenote).
- II. Los organismos de *T. mitchelli* y *T. pearsei*, en zona de transición, se distribuyen preferencialmente cerca de la entrada de material orgánico.
- III. Las poblaciones de *C. morleyi*, *Typhlatya mitchelli* y *T. pearsei* tendrán la mayor densidad poblacional anual alrededor de la temporada de lluvias.
- IV. *C. morleyi* es depredador de *T. mitchelli* y *T. pearsei*.

5. Métodos

5.1 Descripción de cenotes

Se seleccionaron los cenotes Tza Itzá (20.730311N, -89.46608O) y Kankirixché (20.637306N, -89.632892O) (Figura 4 y Figura 14) por la diferencia de incidencia solar sobre el espejo de agua y la presencia de la fauna de interés. Además otros factores como su cercanía a Mérida, el fácil acceso, la posibilidad de bucear de día y de noche, el tamaño y el acceso sin tarifa de entrada fueron importantes para el desarrollo de las observaciones y captura de ejemplares.

Para obtener la batimetría de cada cenote, se utilizaron brújulas, cintas métricas de 50 m y profundímetros con buceo SCUBA. Se realizaron 36 transectos batimétricos con un origen común y una distancia de 10° entre cada uno para lograr el trazo de una circunferencia de 50 m de radio. La obtención de datos en cada transecto batimétrico, consistió en registrar la profundidad a cada metro recorrido sobre la cinta métrica hasta que se llegara a una pared, al inicio de la cueva, al final de la cinta métrica o se alcanzaran los 30 m de profundidad. De los datos obtenidos se calculó la distancia horizontal entre cada punto usando el teorema de Pitágoras. Posteriormente, se realizó la transformación de datos polares a cartesianos utilizando las propiedades trigonométricas (ecuaciones 1 y 2).

$$1) Y = d(\cos(\theta))$$

$$2) X = d(\text{sen}(\theta))$$

Donde: Y => eje ordenadas (orientado hacia el norte); X=> eje abscisas (orientado hacia el este); d=> distancia al origen; θ => ángulo (dirección desde el origen).

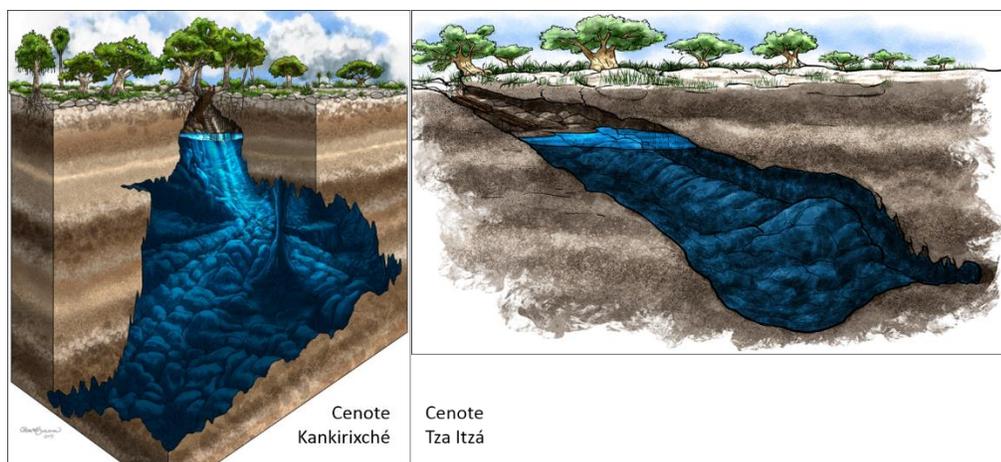


Figura 14 Representación de los cenotes Kankirixché (A) y Tza Itzá (B).

Con las coordenadas obtenidas tras la transformación, se generó una representación tridimensional y un mapa de contornos para cada cenote utilizando el método de interpolación “Kriging” con el programa batimétrico Surfer® 10 (Golden Software 2014).

5.1.1 Análisis de sedimentos

Se obtuvieron 3 muestras de sedimento por transecto (de cada orilla y del centro de cada uno) en bolsas de plástico estériles de aproximadamente 500 ml. Se extrajeron 15 muestras de cada cenote sumando un total de 30. Las muestras se mantuvieron en hielo para su traslado al laboratorio, donde fueron almacenadas en un congelador a -80°C y posteriormente liofilizadas. Después se realizó un análisis granulométrico separando la muestra liofilizada con tamices de apertura de malla de 2000, 500, 250, 125 y $63\ \mu\text{m}$ obteniendo así la composición de tamaño de grano de cada transecto. Finalmente se clasificaron los resultados en limo $<63\ \mu\text{m}$, arena limosa $63<250\ \mu\text{m}$ y arena mediana $250<2000\ \mu\text{m}$.

5.1.1.1 Contenido de Carbono orgánico y Nitrógeno en sedimentos

Para la obtención de los valores de Nitrógeno, Carbono orgánico e inorgánico, se siguió el

método descrito en Dickson *et al.* (2002) y Harris (2007), utilizando un analizador elemental marca Costech modelo ECS 4010 que se describe a continuación. Para el análisis elemental se muele cada una de las muestras de cada transecto hasta un tamaño de grano menor a 125 μm y se toman de 10 a 20 mg. A esta sub-muestra se le añade una solución 1Molar de HCl para retirar el carbón inorgánico del CaCO_3 , esto genera una reacción que libera CO_2 y CaCl_2 , el primero se evapora y el segundo precipita. Con esta reacción quedan los compuestos orgánicos que serán utilizados en el analizador elemental. El analizador elemental introduce las muestras preparadas en una cámara de incineración que se encuentra entre 1700-1800°C e inyecta oxígeno (que funciona como catalizador), la alta temperatura y el oxígeno rompen todos los enlaces de los compuestos orgánicos, liberando los átomos elementales del compuesto. Estos son acarreados con helio a unas columnas donde se elimina el cloruro de calcio (CaCl_2) y el oxígeno excedente que se utilizó como catalizador. El gas resultante (que contiene los compuestos orgánicos), compuesto principalmente de Helio, Nitrógeno y Carbono, pasa al cromatógrafo de gases que los separa y posteriormente pasan al detector de conductividad térmica. Este detector identifica los compuestos orgánicos de Nitrógeno y Carbono utilizando el tiempo de retención específico para cada compuesto; la altura del pico de retención se coteja con la cantidad de muestra inicial que había y así se calcula la cantidad total de Carbono o Nitrógeno (Harris 2007).

5.1.2 Hidrodinámica en cenotes

5.1.2.1 Medición de nivel y temperatura de agua

Se midió la temperatura y los cambios en el nivel del agua, mediante la instalación de un “data logger” modelo Minidiver® de la marca Schlumberger, en cada cenote, del 13 de agosto 2014 al 2 de febrero 2015 (precisión 0.2°C, resolución de 0.1°C, rango de operación entre 0-50°C, frecuencia de medición cada 60 minutos; precisión de $\pm 2.5 \text{ cmH}_2\text{O}$).

En el cenote Kankirixché el equipo se colocó a 3.4 m de profundidad, mientras que en el cenote Tza Itzá se colocó a 19.0 m de profundidad. La información de nivel de agua fue calibrada con valores de presión atmosférica de la estación meteorológica de Abalá (municipio de Abalá) y Telchaquillo (municipio de Tecoh) para el mismo período de tiempo, de acuerdo a lo recomendado en el manual de operación del equipo (CONAGUA/SMN 2014).

5.1.2.2 Medición de flujo de agua en cenotes

Con la finalidad de cuantificar la magnitud de flujo de agua en los cenotes de estudio se colocó un perfilador de corrientes acústico “ADCP”, (mide la velocidad de corriente en toda la columna de agua) y un “vector” (mide la velocidad de corriente en un punto con tres componentes direccionales) en la caverna de los cenotes frente a la entrada de la cueva de acuerdo con las características descritas en la Tabla 2.

5.2 Distribución espacio temporal

Se instalaron cinco transectos fijos de 10 m de longitud desde el punto más somero y cercano a la entrada de la luz del sol (cenote), hasta el punto más profundo y lejano a la entrada de luz de la caverna, distribuidos a lo largo de un gradiente de profundidad (permaneciendo dentro de los límites de buceo en caverna establecidos por la “National Association for Cave Diving”). Las profundidades específicas en el cenote Tza Itzá fueron 2.4 m, 4.7 m, 9.4 m, 14.1 m y 18.9 m mientras que en Kankirixché fueron 2.1m, 9.4m, 13.9m, 18.2m y 26.4m (Figura 15).

El conteo de organismos de los géneros *Creaseria* y *Typhlatya*, se realizó con 2 observadores (buzos), contando los 5 transectos en cada inmersión realizada después del mediodía (día) y después del atardecer (noche), en los dos cenotes. El proceso se replicó dos días después en cada cenote y nuevamente todo el proceso anterior cada dos meses durante un año (Figura 16).

Tabla 2 Características de las campañas de medición hidrodinámica en cenotes.

Campaña	Cenote	Profundidad (m)	Periodo	Equipo	Modelo/Marca
1	Kankirixché	27	11 - 12 de junio	ADCP	Rdi / Monitor12000KHz
1	Kankirixché	28	11 - 12 de junio	Vector	
1	Tza Itzá	16	13 - 14 de junio	ADCP	Rdi / Monitor12000KHz
1	Tza Itzá	16	13 - 14 de junio	Vector	
2	Kankirixché	27	11 - 21 de agosto	ADCP	Rdi / Sentinel IV 600KHz
2	Tza Itzá	10	11 - 21 de agosto	ADCP	Rdi / Sentinel IV 600KHz
3	Kankirixché	35 y 26	10 al 26 de octubre	ADCP	Nortek/Aquadop 600KHz

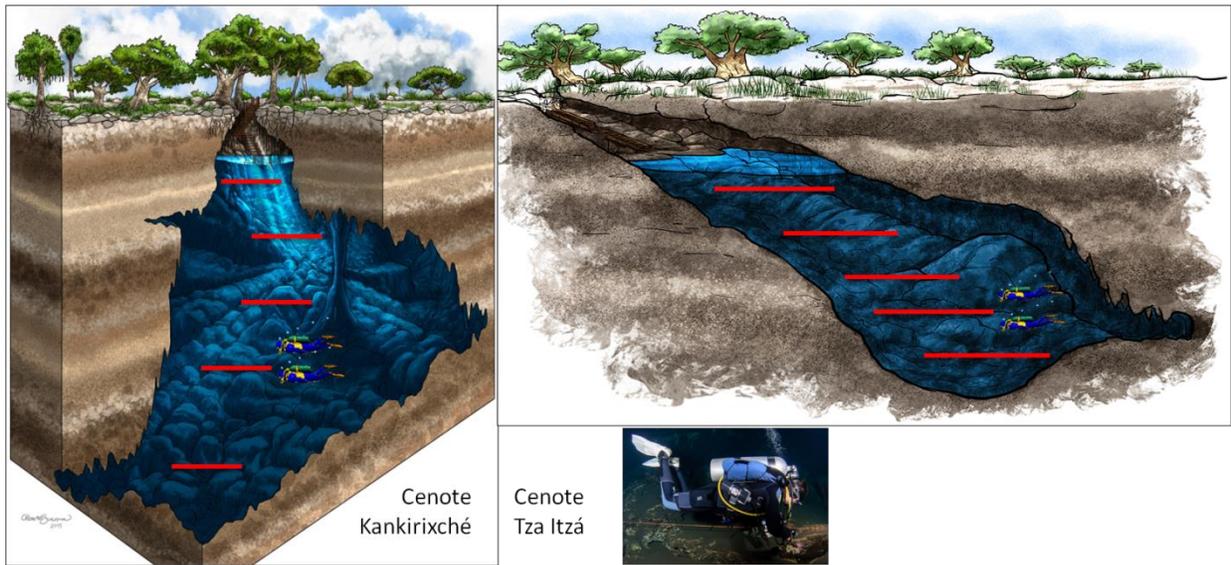


Figura 15 Método de conteo de *Typhlatya* spp. y *C. morleyi* en cenotes Kankirixché y Tza Itzá.



Figura 16 Diagrama de flujo representando el método de conteo y monitoreo de organismos de *C. morleyi* y *Typhlatya* spp.

Se denominó observador al buzo que contó los organismos en los transectos y cada uno contó los organismos dentro de una distancia paralela al transecto de 1 m, resultando en un área de 20 m².

El monitoreo de los cambios en densidad poblacional de *Typhlatya* spp. y *C. morleyi*, se obtuvo con la repetición bimestral del método antes descrito, durante el período comprendido entre febrero 2014 y febrero 2015.

5.2.1 Análisis estadístico

Se realizó un análisis exploratorio de datos (AED), para entender la estructura de los registros obtenidos en campo. Esta es una técnica principalmente gráfica, apoyada en datos numéricos, que implica, a grandes rasgos, una identificación visual de los datos. Esta primera aproximación a los resultados, permite conocer una serie de características importantes de los datos (p. ej. valor central, variabilidad, valores atípicos o “*outliers*”, simetría, homogeneidad, tipo de distribución, relaciones entre variables, etc.), y ayudó a reconocer las variables de respuesta y las explicativas, es de gran apoyo para la interpretación de los resultados estadísticos, ayuda a escoger el modelo a implementar y el análisis a seguir.

Se comprobó que no hubiera diferencias significativas entre los conteos de los diferentes observadores en el campo; *i.e.* que la cantidad de organismos que encontraron los observadores en cada transecto fuera similar consistentemente. Conociendo esto se pudo generar un modelo que no consideró al observador como factor explicativo de variación.

Los datos obtenidos no tienen una distribución normal, por lo que se debe utilizar una herramienta estadística que considere otro tipo de distribución de datos. Es común que al analizar los datos obtenidos mediante el conteo de organismos, la varianza (de la variable de respuesta)

incrementalmente conforme aumenta la media, además, cuando los organismos son poco frecuentes la gran cantidad de ceros hace difícil el manejo y la interpretación de los resultados (Legendre y Legendre 1998; Crawley 2005; Zuur *et al.* 2009; Legendre y Legendre 2012; Zuur *et al.* 2012).

Para analizar lo observado en campo se utilizó el programa de análisis estadístico “R” (R Core Team 2014), el cual utiliza un modelo matemático que considera una distribución no normal y las características antes descritas. El modelo que mejor se ajusta a los datos obtenidos es un “modelo general lineal” (en adelante GLM) que considere una dispersión de tipo *Poisson* (McCullagh y Nelder 1989; Hastie y Pregibon 1992; Venables y Ripley 2002). Al especificar que los datos tienen una distribución de tipo *Poisson*, el programa analiza los errores considerando: que los datos son números naturales ($\mathbb{N}=\{0, 1, 2, 3, \dots\}$), que la varianza es igual a la media y acota los errores a valores positivos únicamente (Crawley 2005; Zuur *et al.* 2009). Como en este estudio los datos además presentan sobre-dispersión (es decir, la varianza es en algunos casos mayor que la media), se requiere especificar en el programa que se trata de la familia “*quasipoisson*” (Zuur *et al.* 2009), así el programa considera la varianza mayor que la media, ajusta los errores estándar considerando un parámetro mayor de dispersión y de esta manera restringe aún más las probabilidades de significancia.

El GLM analizará la cantidad de organismos de *C. morleyi* o *Typhlatya* spp., en función de la profundidad, la campaña (mes de muestreo), la luz (evaluada en día o noche), el cenote (Kankirixché o Tza Itzá) y las combinaciones entre estas variables explicativas.

Posteriormente se aplicó el método “*drop I*” (Zuur *et al.* 2009) a estos modelos y con ello se establecieron las variables explicativas que están relacionadas significativamente a la variación de los datos obtenidos. El método “*drop I*” analiza el efecto sobre la desviación que tiene cada una

de las variables, analizando cada modelo (el completo y el que no tiene la variable en cuestión), y lo repite con cada una de las variables explicativas, una a la vez (Zuur *et al.* 2009). Con esto se puede probar y seleccionar cuáles de las variables explicativas son realmente responsables de la variación en los datos y excluir a las demás.

Con las variables explicativas seleccionadas, se procedió a realizar el análisis estadístico en el que se comparó lo observado en cada género, con las variables explicativas significativas para cada género. Este es un análisis, en el que se compara por medio de una prueba de t-Student, la probabilidad de lo que se observe sea debido al azar o sea realmente un comportamiento de la naturaleza; que los organismos se comporten de forma distinta durante el día y la noche, que haya cambios en la cantidad de organismos a lo largo del año o que se comporten de forma distinta entre cenotes.

Es importante mencionar que el método de análisis estadístico univariado que se utilizó, analiza el comportamiento de los géneros estudiados por separado y no permite evaluar la interacción o correlación que hay entre ellos. Para evaluar estas interacciones interespecíficas, se realizó un análisis multivariado, considerando una comunidad formada exclusivamente por los las especies *C. morleyi*, *T. mitchelli* y *T. pearsei*, en el que no se encontraron correlaciones que determinaran que la densidad o presencia de uno, estuviera en función de la densidad o presencia del otro.

5.3 Interacciones tróficas

Para estudiar las interacciones entre *C. morleyi* y *Typhlatya* spp., se colocó a un organismo de cada género dentro del mismo contenedor. Para esto se construyó un sistema de 5 peceras, con circulación constante de agua del mismo cenote del que se obtuvieron los organismos. Se escogió

el cenote Nayah, municipio Tecoh, Yucatán (20.646513°, -89.404690°), para la extracción de individuos usados en el experimento, evitando perturbar las poblaciones de estudio en los cenotes Kankirixché y Tza Itzá. Estos se obtuvieron durante la noche entre los 18 m y 33 m de profundidad utilizando técnicas de espeleobuceo SCUBA, redes de acuario y envases de plástico perforados. Se colectaron 6 organismos de *C. morleyi* y 18 de *Typhlatya spp.* con permiso SEMARNAT (oficio Núm. SGPA/DGVS: 05263/14) y fueron colocados en los tanques de observación a las 11 horas del día siguiente en las instalaciones de la UMDI Sisal, Yucatán. En tres peceras de 12 lt se repartieron dos *C. morleyi* en cada una separadas por una barrera y las 12 *Typhlatya spp.* que sobrevivieron el viaje y la extracción, en otra pecera.

Se montó un sistema de grabación de circuito cerrado con cámaras sensibles al infrarrojo, lámparas infrarrojas y un grabador de 4 canales con memoria de 500 GB (Figura 17). Con el fin de observar la mayor parte de la pecera en la que se desarrolló el experimento de interacción, se ubicaron cuatro cámaras alrededor de ella. Posteriormente, las peceras se cubrieron para evitar la entrada de luz y se estableció la temperatura ambiental en 27°C (consistente con las medidas de temperatura que se obtuvieron de los cenotes durante el tiempo de muestreo y al momento de la extracción). A cada pecera se le agregó sedimento y una pequeña piedra (para simular su hábitat), extraídos del mismo cenote de colecta. A cada pecera se le agregó alimento comercial marca Purina® para camarones de agua dulce, una vez al día y cada una se mantuvo cubierta de forma que la única luz dentro del sistema fuera la infrarroja de las lámparas ahí colocadas. Se dejaron aclimatar durante 2 días y después de 48 horas, el 19 de Marzo 2014, se colocó a un organismo de *C. morleyi* y uno de *Typhlatya spp.*, en una pecera de 12 lt parte del mismo sistema de circulación al que previamente se habían aclimatado. Este proceso se repitió con los otros organismos capturados. El sistema de grabación infrarroja de circuito cerrado, grabó continuamente desde que se colocaron los

organismos en las peceras. Cada mañana se revisó la grabación del día anterior y de esta forma se captó el momento exacto de depredación.

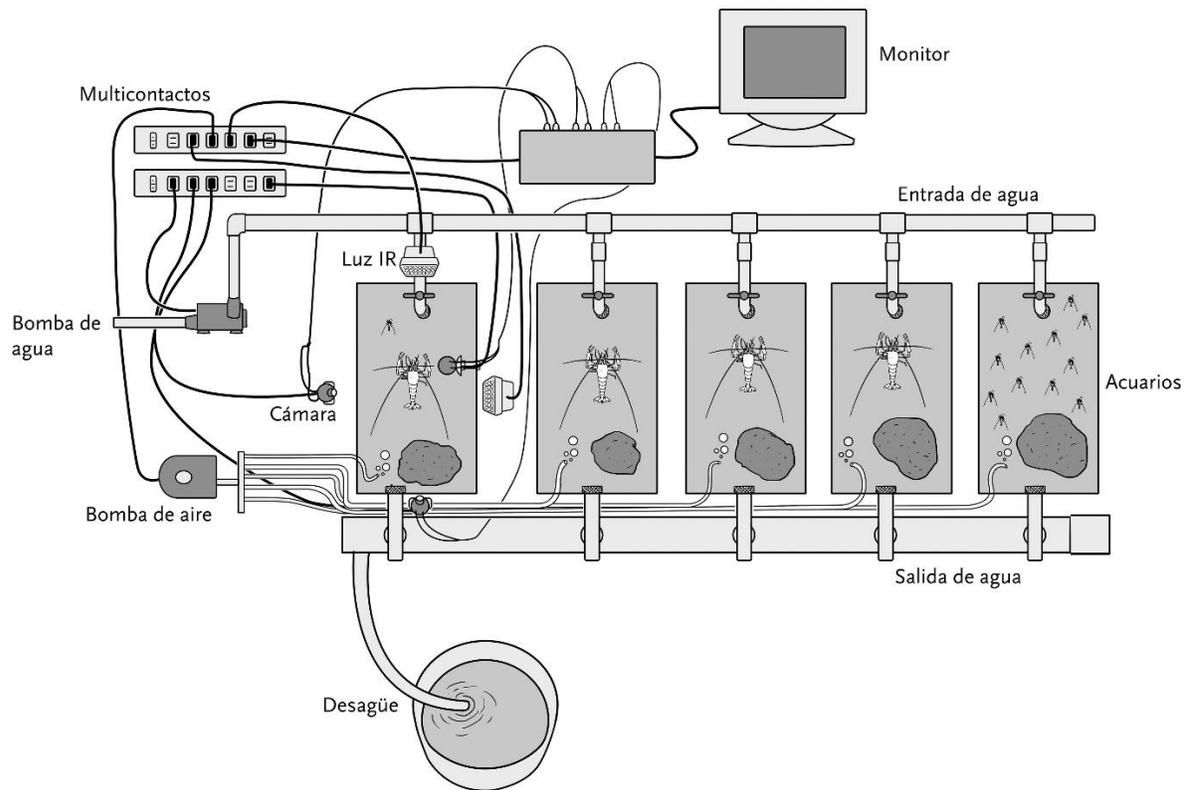


Figura 17 Esquema del sistema de peceras con recirculación continua y configuración de equipo de grabación infrarroja.

6. Resultados

6.1 Descripción de cenotes

Se obtuvieron 800 registros batimétricos del fondo del cenote Kankirixché y 653 de Tza Itzá. Con ellos se construyeron los mapas de contornos y tridimensionales de cada cenote así como las dimensiones que se detallan en la Tabla 3. Kankirixché tiene 65 m horizontales de penetración de caverna en dirección norte a sur, se pudieron medir 50 m horizontales en dirección este a oeste y la profundidad máxima es de 30 m. Tza Itzá es una caverna de menor tamaño, tiene 40 m de distancia horizontal en dirección norte a sur, 45 m horizontales en dirección este a oeste y tiene una profundidad máxima de 19 m.

En Kankirixché el espejo de agua es de 30 m (E-O) por 22 m (N-S), bajo este hay una planicie de 2 m de profundidad promedio que abarca toda la porción este a oeste y comienza la pendiente hacia la caverna. La parte menos profunda del cenote presenta una gran acumulación de semillas de árboles de la selva circundante, materia orgánica de origen vegetal y arena calcárea mediana. Conforme se desciende por la caverna, se observa que la sección oeste de Kankirixché está compuesta por rocas medianas, seguramente provenientes del derrumbe que ocasionó la apertura del cenote, presenta relativamente poca acumulación de sedimento y una pendiente pronunciada. La zona Este del cenote, está conformada por algunos espeleotemas (depósitos minerales secundarios formados en cuevas secas) y una pendiente menos pronunciada, que sigue la circunferencia de la caverna, hasta llegar a los 30 m y la inmensa entrada de la cueva. La circunferencia de la caverna, así como las zonas con poca pendiente presentan mayores depósitos sedimentarios (Figura 18 y Figura 19).

Tabla 3 Características dimensionales de los cenotes de estudio.

Cenote	Nte-Sur (m)	Est-Oes (m)	Profundidad máx (m)	Longitud	Latitud
Kankirixché	50	+50	30	-89.632892° W	20.637306° N
Tzá Itzá	40	45	22	-89.466080° W	20.730311° N

En Tza Itzá el espejo de agua mide 24 m (N-S) y varía desde 2 m en su parte más estrecha, hasta 8 m en su parte más amplia. El bentos bajo el espejo de agua promedia 1.8 m hasta que comienza la pendiente de la caverna sumergida, esta planicie somera está delimitada por rocas grandes que alcanzan la superficie, el sustrato está compuesto de arena mediana calcárea, pequeñas rocas, algunas semillas y desechos antropogénicos. A partir de los 4 m de profundidad el resto de la caverna es un gran depósito de sedimento con pendiente moderada; la parte Este tiene un relieve heterogéneo que termina a escasos centímetros de la pared de la caverna y al seguir este relieve hacia el sur se llega a la pequeña cueva que comienza alrededor de los 19 m. La sección contraria tiene una morfología homogénea en la que se observa una pendiente estable con pocas excepciones en las que se puede observar depósitos de estructuras calcáreas desprendidas del techo (Figura 18 y Figura 19).

Esquema batimétrico y tridimensional

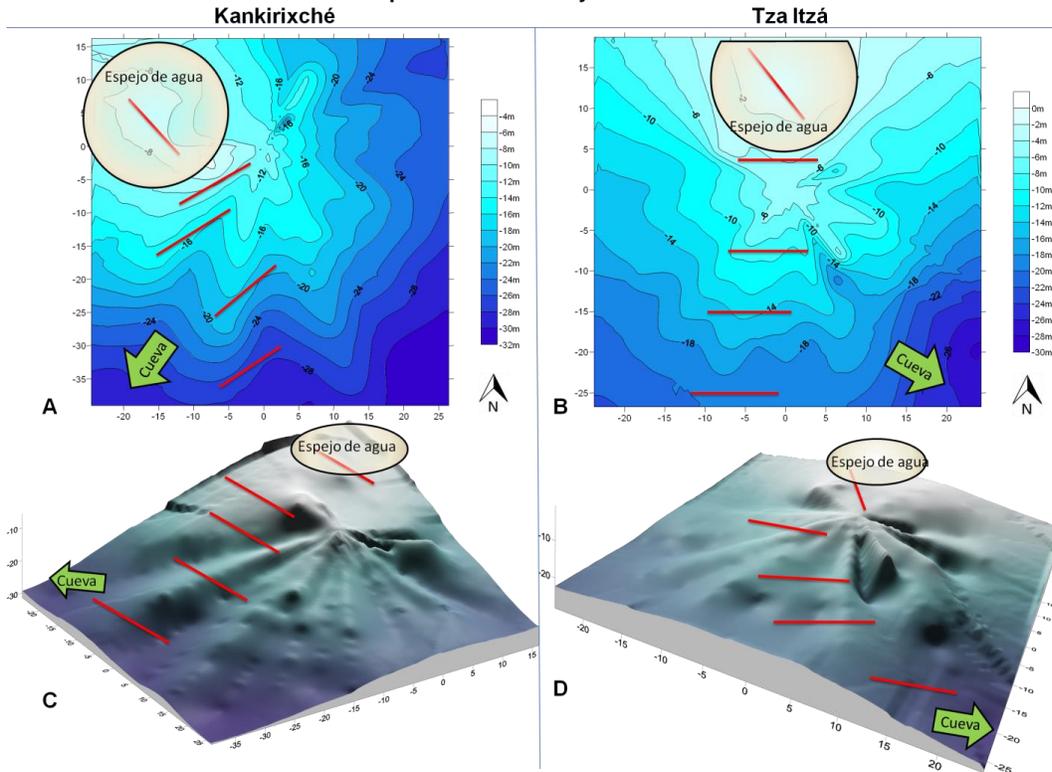


Figura 18 Mapa de contornos de cenotes Kankirixché y Tza Itzá. Ejes de ordenadas, abscisas y profundidad en metros.

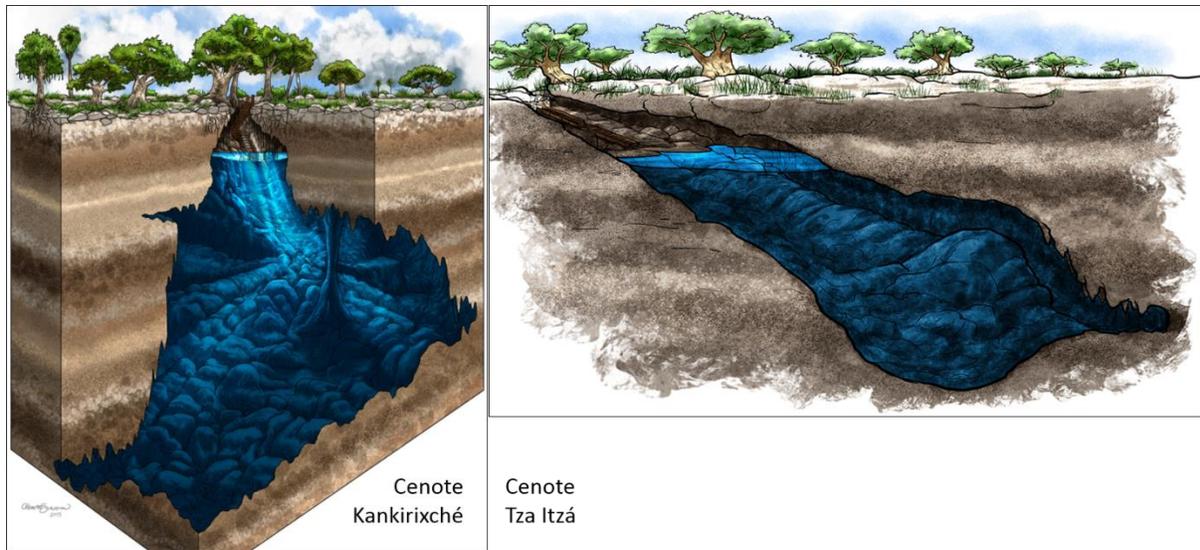


Figura 19 Esquema tridimensional de cenotes de estudio Kankirixché y Tza Itzá.

6.1.1 Análisis de sedimentos

6.1.1.1 Granulometría

Ambos cenotes tienen sedimentos con mayor tamaño de grano en las zonas poco profundas y paulatinamente disminuye el tamaño de las partículas conforme aumenta la profundidad (Figura 20). Esta disminución es gradual conforme aumenta la profundidad; en los transectos someros se encuentra alto porcentaje de arena mediana y bajo de limo, y lo contrario en los transectos profundos.

6.1.1.2 Contenido de Carbono y Nitrógeno en sedimentos.

El porcentaje en peso de Carbono orgánico (Corg) con respecto al peso total de las muestras, refleja una disminución conforme aumenta la profundidad en ambos cenotes, exceptuando el transecto a 9 m de profundidad en Kankirixché, en el que se observa la mayor concentración de Corg (Figura 20). De la misma forma el porcentaje en peso de Nitrógeno disminuye conforme aumenta la profundidad (Figura 20).

La proporción de carbono orgánico a nitrógeno (en adelante C/N) obtenida de todos los transectos en Kankirixché, oscila entre 7-10 C/N. En cambio, en el cenote Tza Itzá esta proporción se encuentra por encima de 10 en los todos transectos, excepto en el menos profundo (Figura 21).

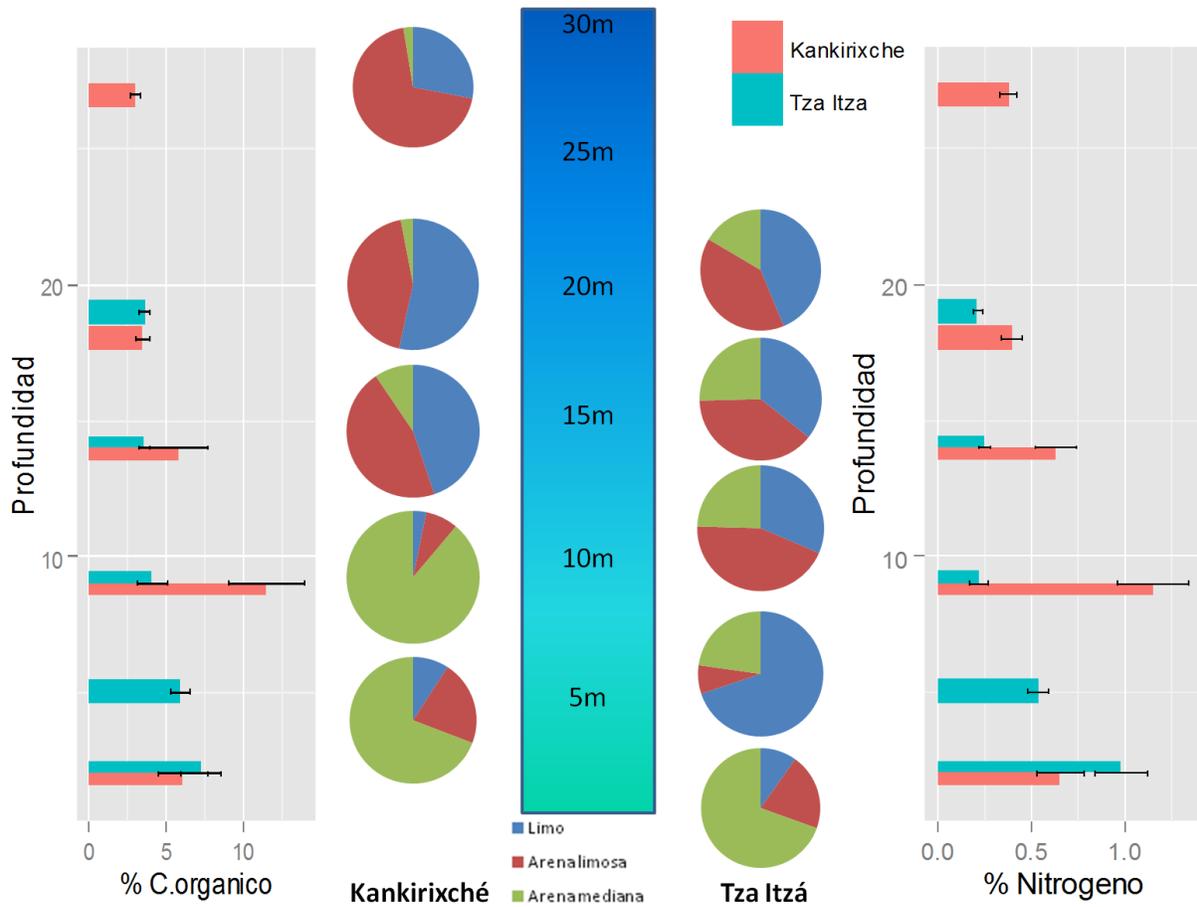


Figura 20 Composición granulométrica, de Carbono y Nitrógeno en sedimentos de cenotes a la profundidad de transectos. El carbono se reporta como porcentaje del peso total en la gráfica de barras a la izquierda. La proporción de Carbono orgánico con respecto al Nitrógeno se presenta en la gráfica de barras del lado derecho. Al centro las proporciones del tamaño de grano obtenidas de cada transecto.

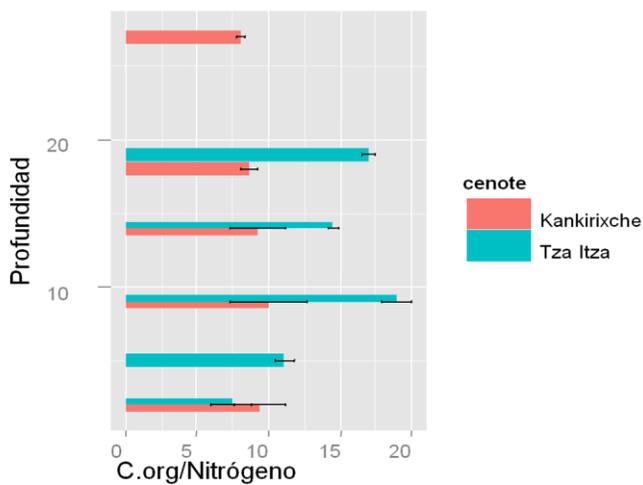


Figura 21 Proporción de carbono orgánico con respecto al Nitrógeno en sedimentos de ambos cenotes

6.1.2 Hidrodinámica en cenotes

6.1.2.1 Nivel de agua y temperatura

Los cambios que se observaron en los cenotes Tza Itzá y Kankirixché, en 6 meses de registro de variables ambientales, fueron graduales y a pequeña escala (Figura 22 y Figura 23). Sin embargo, hay cambios puntuales en la temperatura de ambos cenotes que pueden relacionarse con el aumento en la presión, lo que significa una entrada importante de agua al sistema (Figura 24).

En general, durante el tiempo de registro de estos parámetros, se observa un aumento gradual de la temperatura del agua, hasta el evento de gran precipitación en el que baja la temperatura, pero reestablecido el sistema la temperatura regresa a su aumento gradual. La temperatura del agua tuvo un rango de variación para el cenote Tza Itzá de 0.14°C (27.47 a 27.61 $^{\circ}\text{C}$.) y para Kankirixché de 1.61°C (26.18 a 27.79 $^{\circ}\text{C}$). Es importante recordar que el equipo en Tza Itzá fue colocado a 19 m de profundidad y en Kankirixché a 3 m.

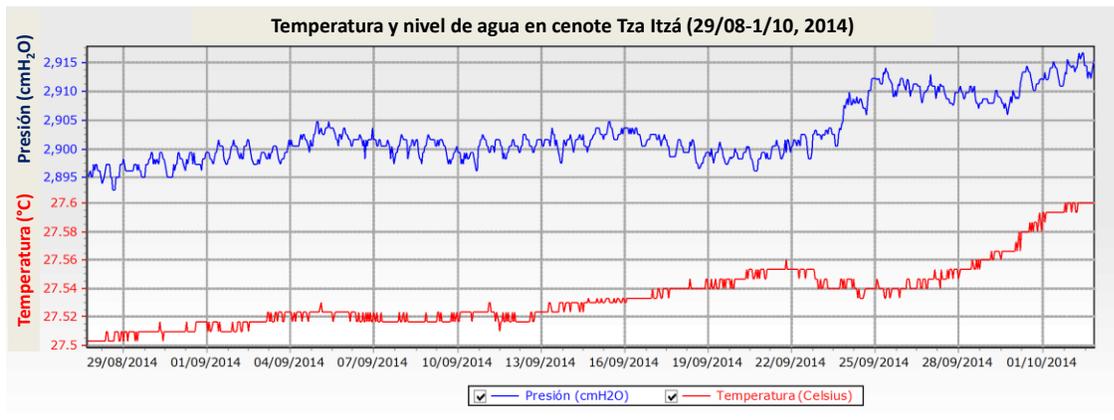


Figura 22 Variación en nivel de agua y temperatura del cenote Tza Itzá en el período comprendido entre el 13/08/2014 y el 12/10/2014.

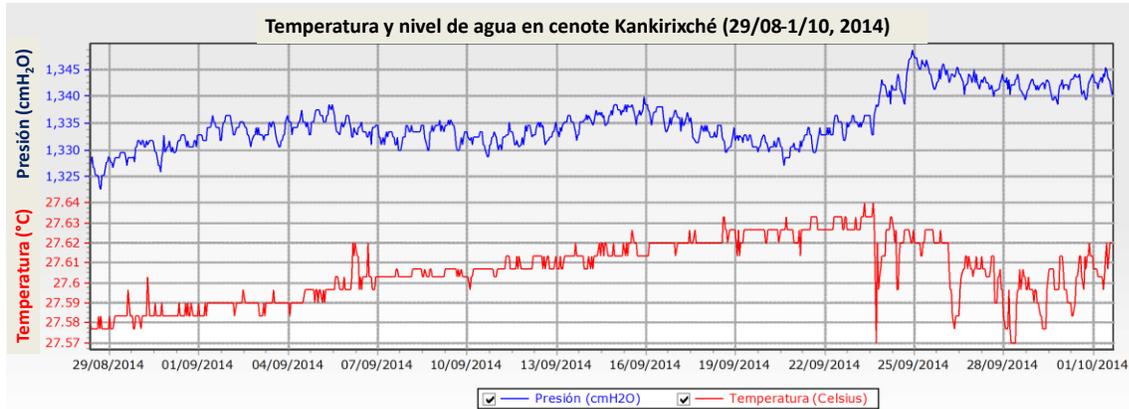


Figura 23 Variación en el nivel de agua y temperatura del cenote Kankirixché en el periodo comprendido entre el 13/08/2014 y el 12/10/2014.

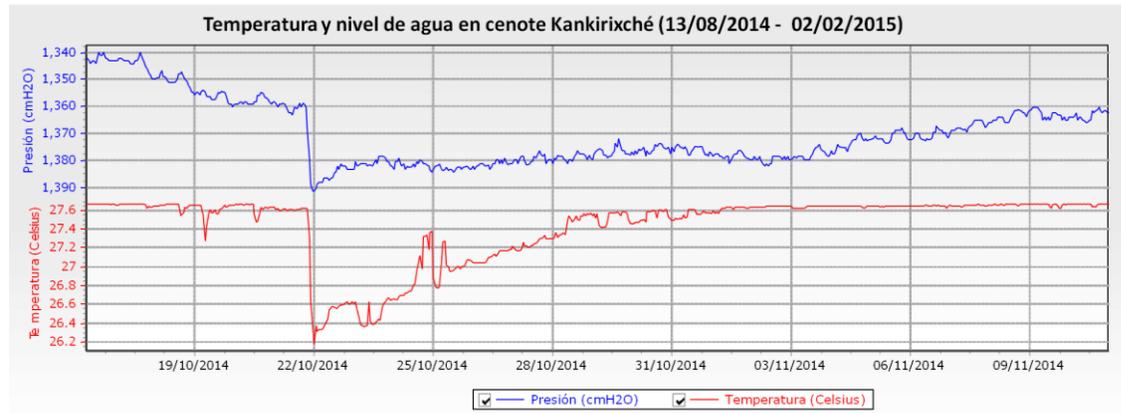


Figura 24 Registro de temperatura y presión en el cenote Kankirixché mostrando la disminución abrupta en la temperatura al mismo tiempo que aumenta el nivel del agua en el cenote.

Los cambios en presión bajo el agua fueron cotejados con los registros de precipitación de la Comisión Nacional del Agua; sus registros de precipitación coinciden con los datos de nuestros instrumentos. La mayor disminución en temperatura y el inicio del aumento en presión en los cenotes coincide con la depresión tropical número 9, después tormenta tropical *Hanna* (Figura 25). El 22 de octubre 2014 se registró un aumento de nivel del agua de 30 cm en Kankirixché. A la par de este fenómeno, la temperatura descendió de unos constantes 27.6°C a 27.2°C en apenas 5 horas (de las 19-24hrs). Los cambios de presión se registraron en ambos cenotes a la par, pero la disminución de temperatura en Tza Itzá se manifestó 4 días después que en Kankirixché (Figura

26).

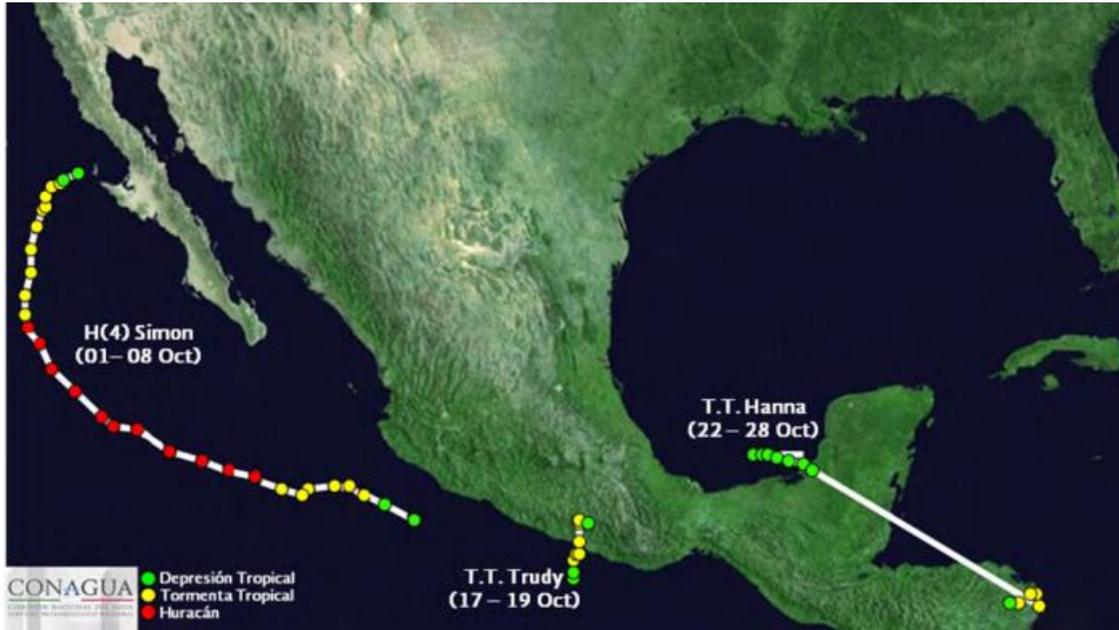


Figura 25 Trayectoria de la depresión tropical No. 9 (posteriormente tormenta tropical Hanna) (CONAGUA/SMN 2014).

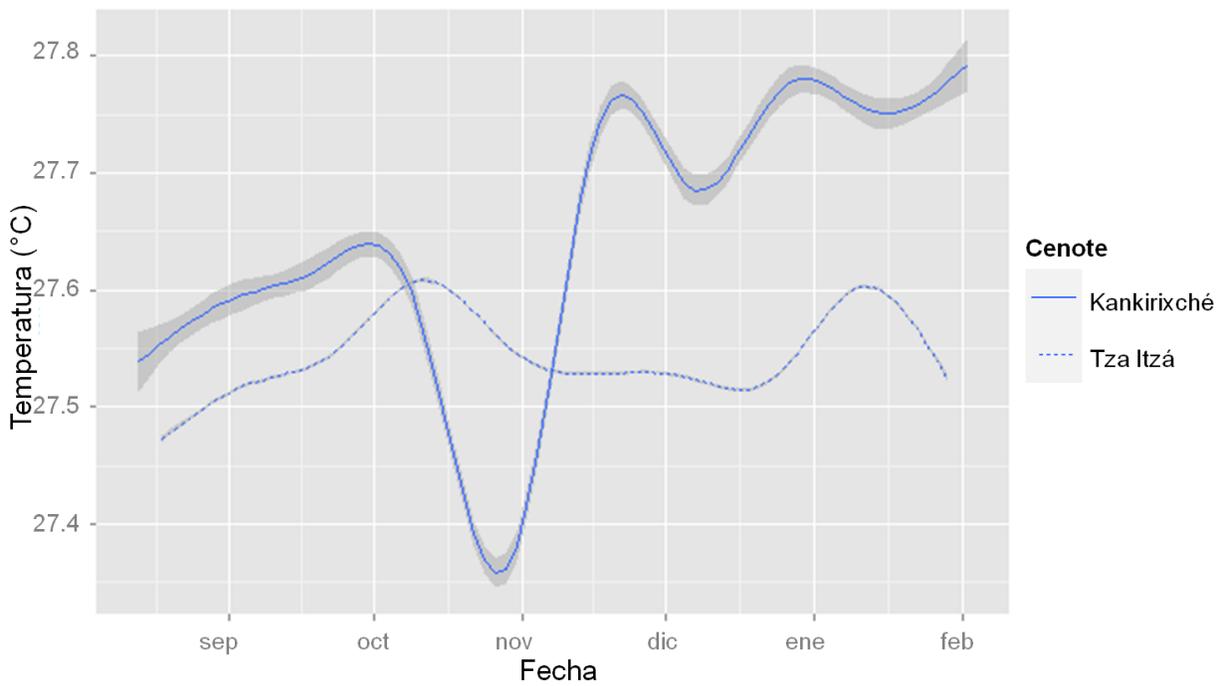


Figura 26 Comparación de temperatura registrada en los cenotes de estudio entre Agosto 2014 y febrero 2015.

6.1.2.2 Corrientes de agua en cenotes

En la primera campaña de medición de corrientes se reportó una velocidad de flujo promedio de 0.05 y 0.07 m/s para Kankirixché y Tza Itzá respectivamente. En el cenote Tza Itzá se detectó un aumento periódico en la velocidad de flujo durante las noches de junio: de 0.05 m/s durante el día hasta 0.20 m/s durante la noche, efecto que no se observó en cenote Kankirixché.

Se determinó que el ADCP muestra velocidades de corrientes incongruentes con la profundidad a la que se instaló, es decir, mostró flujos de corrientes “por fuera del agua”, por lo que se consideraron como ecos sobre el techo y sólo se consideran los metros de agua que verdaderamente había sobre el aparato. Las medidas del equipo vector no tienen el problema de que su señal rebote en el techo ya que se obtiene la medida a escasos centímetros del equipo, por lo que las velocidades y sus variaciones no muestran este tipo de error.

Al comparar las corrientes en los cenotes se observa que la velocidad de flujo en Tza Itzá es mayor que en Kankirixché, sin embargo, la velocidad de flujo puede estar afectada por la morfología de la cueva (volumen, dirección, cambios en el tamaño, etc.) y el lugar en el que se instaló el aparato. Puede haber mayor flujo en un punto de la caverna que en otro, es posible también que cambiando el instrumento a otro sitio de medición se obtengan magnitudes diferentes.

En la campaña de Agosto se observa gran variación en las medidas durante todo el periodo de muestreo y a diferencia de la campaña anterior no se observan cambios periódicos en ninguno de los cenotes.

Durante la campaña de Octubre se reportan velocidades de flujo entre 0.05 y 0.07 m/s promedio, similares a las de la primera campaña. Además se detectó, al igual que los MiniDivers[®],

un aumento de 0.3 m en la presión de agua el 22 de octubre 2014, pero no hubo variación en la velocidad del flujo de agua en el cenote en ese momento. Se alcanza a percibir también un aumento en la velocidad de flujo en ciclos de 24 horas de esta campaña en la que las velocidades fluctúan entre 0.10 y 0.30 m/s.

6.2 Distribución espacio-temporal en zona de penumbra

La realización de este estudio contabilizó cinco transectos en cada cenote por dos buzos, dos veces al día en dos cenotes cada dos meses durante un año, resultando en 480 transectos y un total de 6150 *Typhlatya* spp. y 1550 *C. morleyi* contabilizados en total. Las especies *T. mitchelli* y *T. pearsei* son imposibles de identificar durante el buceo (debido a que su característica es imperceptible a simple vista) por lo que se agruparon y se reportan como *Typhlatya* spp.

Los datos obtenidos de un año de monitoreo se resumen en la Tabla 4. Con el AED se logró entender la estructura de los resultados obtenidos de *C. morleyi* y *Typhlatya* spp., y con ello se escogió una estrategia de análisis a seguir.

Para comprobar que el efecto de los observadores en el campo no fuera significativo, se generó un modelo con los conteos de cada observador para evaluarlos sobre los valores de tendencia central, denominando a cada uno de los observadores como 1 ó 2 sin diferenciar entre estos (Figura 27 A y B) y posteriormente otro modelo identificando a cada observador y las diferencias de sus conteos sobre los valores de tendencia central (Figura 27 C y D).

Después de realizar un ANOVA entre estos modelos, resulta que no hay diferencias significativas entre las variaciones aleatorias y lo que cada observador pudo contar (*Typhlatya*: $P=0.523$; *Creaseria*: $P=0.9073$), por tanto, los modelos utilizados en el estudio del comportamiento de *Typhlatya* spp. y de *C. morleyi* no consideran variación inducida por el observador.

Tabla 4 Resumen de datos obtenidos de las campañas de observación.

Id	<i>Creaseria</i>	<i>Typhlatya</i>	Fecha	Observador	Luz	Cenote
Mín.:	0	0	08/04/2014	Araceli:	30 Día :	240 Kankirixché 240
1er Qu.:	0	3	12/06/2014	Diana:	105 Noche:	240 Tza Itzá 240
Mediana:	2	10	11/10/2014	Efraín:	240	
Media:	3.263	12.95	09/09/2014	Nuno:	60	
3er Qu.:	5	20	05/12/2014	Ricardo:	45	
Máx.:	43	89	04/02/2015			

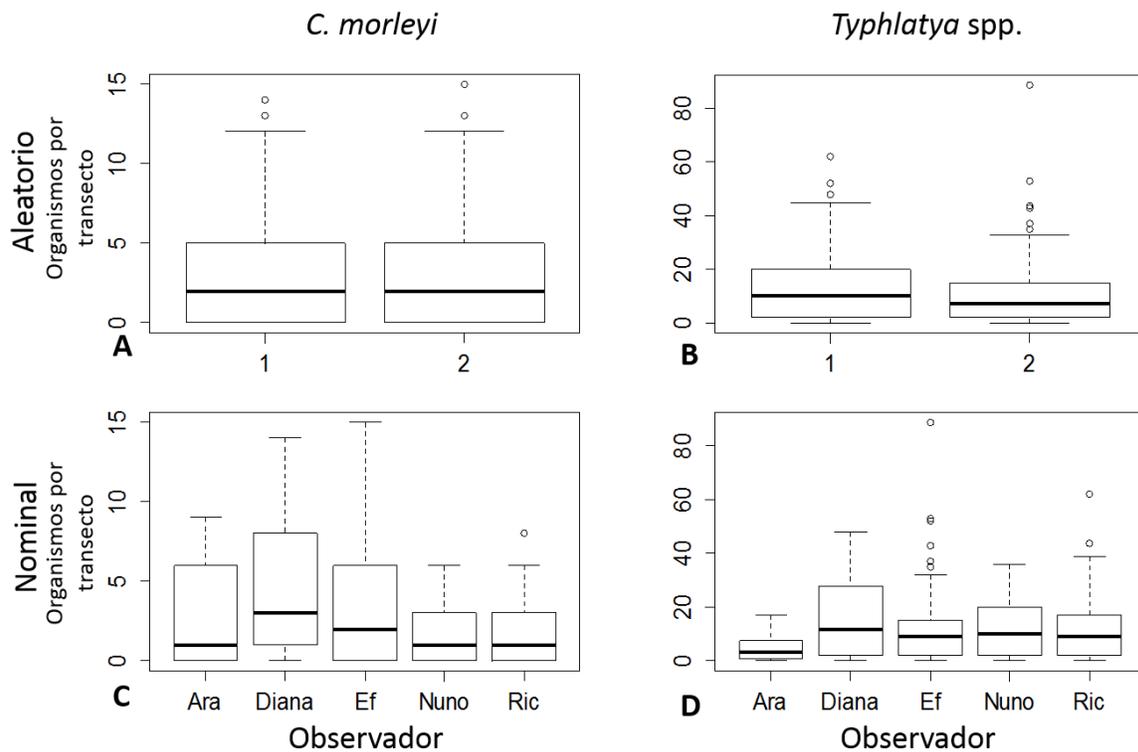


Figura 27 Análisis del efecto de los observadores sobre los conteos de organismos de *C. morleyi* y de *Typhlatya* spp. A y B muestran las diferencias entre los conteos de cada buzo con respecto a lo observado en el mismo transecto a lo largo de todas las campañas para *C. morleyi* y *Typhlatya* spp. respectivamente. C y D muestran las diferencias de lo que cada uno de los observadores contó a lo largo de toda su participación en este proyecto para *C. morleyi* y *Typhlatya* spp. respectivamente.

Los datos obtenidos del conteo sistemático de organismos de *C. morleyi* (Figura 28) y de *Typhlatya* spp. (Figura 29) muestran una alta frecuencia de encontrar transectos vacíos.

El AED mostró que la distribución de la frecuencia en que se encuentra un determinado número de organismos por transecto, presenta una forma de distribución sesgada hacia el cero, lo

cual significa que muchas veces no hubo organismos en algunos transectos. Se decidió hacer los análisis comparando esta tendencia con una distribución de “*Poisson*”. Para ello se utilizó un modelo lineal general con tendencia de Poisson (Poisson GLM). Se detectó que había sobre-dispersión en los datos y se corrigieron los errores estándar usando un modelo quasi-GLM en el que la varianza está dada por la multiplicación de la varianza por un factor de dispersión; $\phi \times \mu$ (donde: μ = varianza; y ϕ = parámetro de dispersión) (Zuur *et al.* 2009). Posteriormente se construyeron los modelos antes mencionados con métodos en los que se incluyeron las variables explicativas y se analizó la interacción entre estas para cada género.

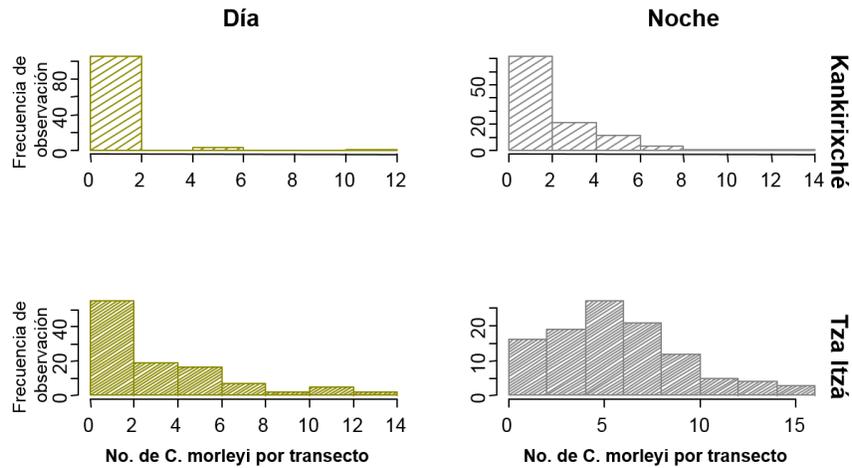


Figura 28 Frecuencia del conteo de individuos de *C. morleyi* durante el día y la noche en cada cenote.

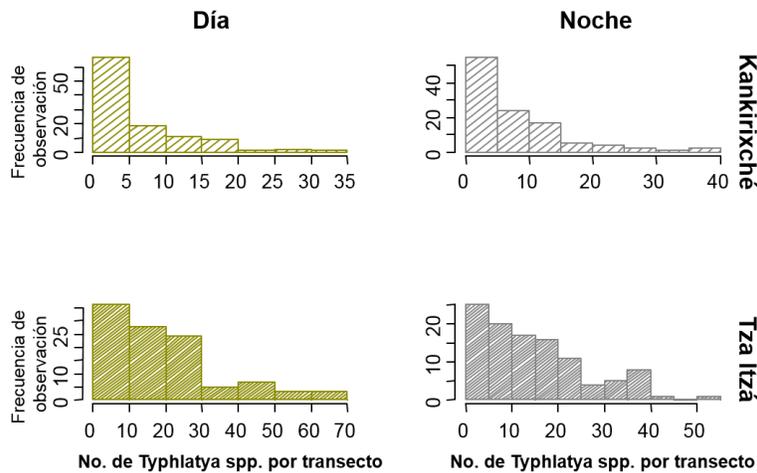


Figura 29 Frecuencia del conteo de individuos de *Typhlatya* spp. durante el día y la noche en cada cenote.

Tabla 5 Modelo lineal de variables explicativas de *C. morleyi* y *Typhlatya* spp. obtenidas con el método Drop1.

Modelo: **Creaseria** ~ Profundidad + Campaña + Luz + Cenote+ Luz: Cenote

	Grados de libertad	Desviación	Valor F	Pr(>F)
		1296.7		
Profundidad	1	1315.2	7.2364	0.007379
Campaña	1	1320.4	9.2897	0.002425
Luz : Cenote	1	1310.3	5.3178	0.02151

Modelo: **Typhlatya** ~ Profundidad + Luz + Cenote + Luz: Cenote

	Grados de libertad	Desviación	Valor F	Pr(>F)
		4365.7		
Profundidad	1	4435.2	7.4605	0.006545
Luz : Cenote	1	4427.6	6.6459	0.010242

Se obtuvieron, por método “drop1” (Zuur *et al.* 2009), los modelos con las variables que significativamente explican los cambios en la distribución de los organismos estudiados (*i.e.* “variables explicativas”) (Tabla 5). Las variables explicativas para *C. morleyi* son la profundidad, el cenote, la campaña, la luz y la interacción de luz con cenote; y para *Typhlatya* spp. son la profundidad, la luz, el cenote y la interacción de luz con cenote.

Con el modelo anterior se analizaron los conteos con respecto a esta distribución de *Poisson* con sobre-dispersión (o quasi-Poisson) y se obtuvieron: valores estimados para los coeficientes analizados, errores estándar, el valor t de Student calculado, la probabilidad de que

este valor ocurriera aleatoriamente dentro de una distribución de t-Student de dos colas, el parámetro de sobre-dispersión y la variación explicada por el modelo para *C. morleyi* (Tabla 6) y *Typhlatya* spp. (Tabla 7)

6.2.1 Distribución espacio-temporal de *C. morleyi* en cenotes

Los resultados del monitoreo de *C. morleyi* indican que: la cantidad de organismos encontrados en el transecto menos profundos es diferente a la esperada ($t < 9.15e-4$) (Figura 30); no se distribuye aleatoriamente en la profundidad ($t < 0.013$) (Figura 31); hay diferencias significativas en la cantidad de organismos encontrados a lo largo del año ($t < 0.018$) (Figura 32); la cantidad de organismos es diferente en el día que en la noche ($t < 4.75e-8$) (Figura 33); hay diferencias significativas entre la densidad reportada en Tza Itzá y en Kankirixché ($t < 2.93e-14$) (Figura 34); hay diferencias entre lo observado de noche en los cenotes ($t < 0.029$) (Figura 35).

Tabla 6 Resultados del análisis estadístico realizado para conteos de *C. morleyi* en cenotes del estado de Yucatán.

glm(fórmula = Creaseria ~ Profundidad + Campaña + Luz + Cenote + Luz:Cenote, familia = quasipoisson, data = Creaseria)

Coefficientes:	Estimado	Error Std.	valor t	Pr(> t)
(Intercepto)	-0.751682	0.225272	-3.337	0.000915
Profundidad	0.01617	0.006553	2.467	0.013965
Campaña	0.030339	0.01278	2.374	0.018001
Luz Noche	1.146153	0.20646	5.551	4.75E-08
Cenote Tza Itzá	1.580491	0.201431	7.846	2.93E-14
Noche : Cenote Tza Itzá	-0.505871	0.23198	-2.181	0.029705

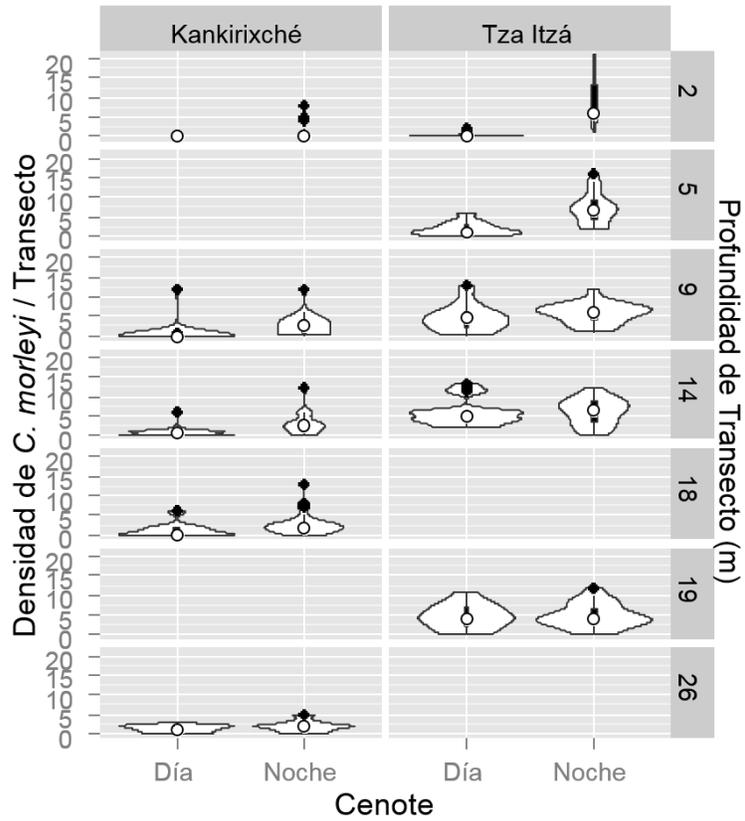


Figura 30 Gráficos de violín que muestran la frecuencia (a lo ancho) con la que se encontró cada cantidad de organismos separado por transecto, el punto blanco indica la mediana y la caja indica los cuartiles, la línea vertical sobre la caja indica dos desviaciones estándar y los puntos negros sobre esta son valores atípicos que se encuentran por encima de dos desviaciones estándar.

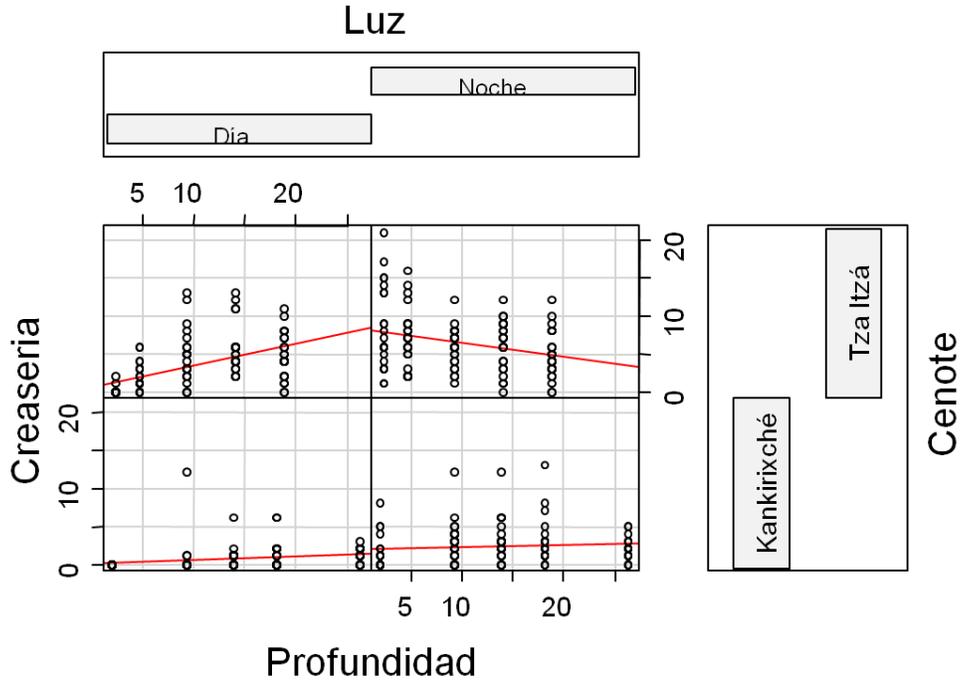


Figura 31 Distribución de los conteos de *C. morleyi* a las profundidades a las que se instalaron los transectos de observación en ambos cenotes de día y de noche.

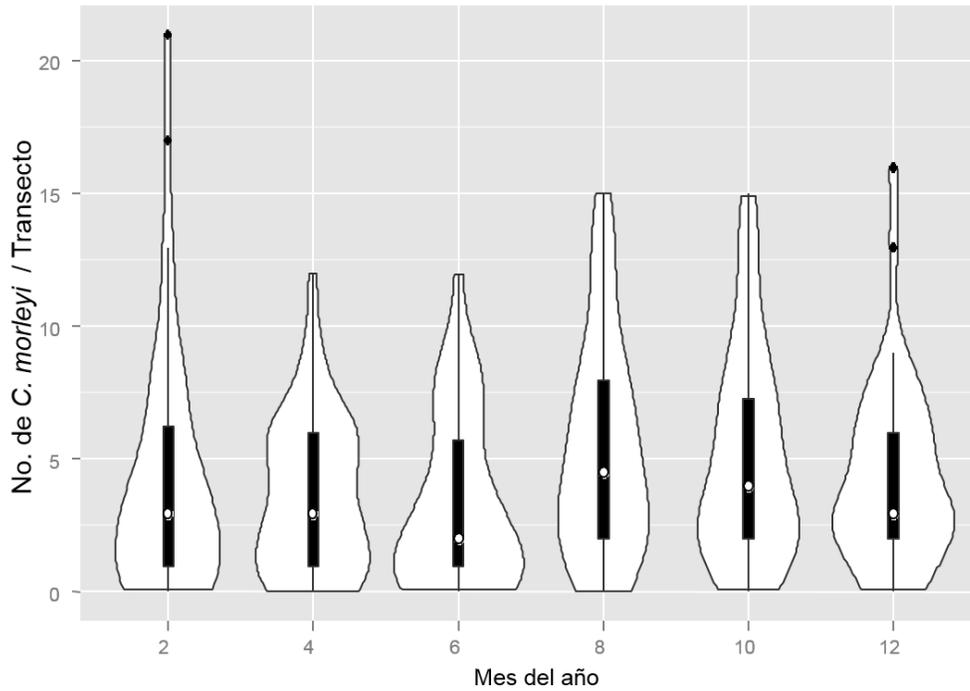


Figura 32 Densidad y frecuencia nocturna de *C. morleyi* por transecto registrada en cenotes Kankirixché y Tza Itzá bimensualmente durante un año (2014-2015).

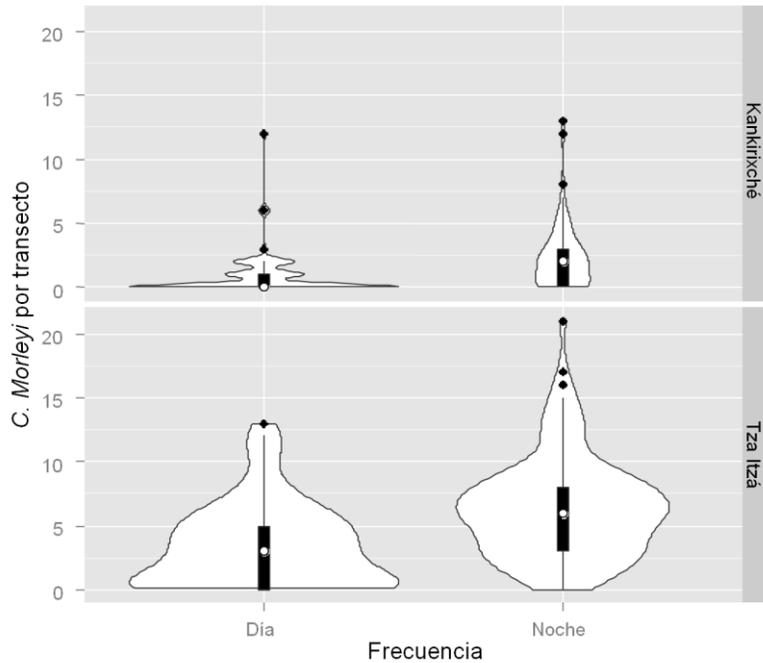


Figura 33 Gráficos de violín que muestran la frecuencia (a lo ancho) con la que se encontró cada cantidad de *C. morleyi* en el día y en la noche en cada cenote; el punto blanco indica la mediana y la caja indica los cuartiles, la línea vertical sobre la caja indica dos desviaciones estándar y los puntos negros sobre esta son valores atípicos que se encuentran por encima de dos desviaciones estándar; se muestran todos los conteos de todas las campañas en todos los transectos de ambos cenotes.

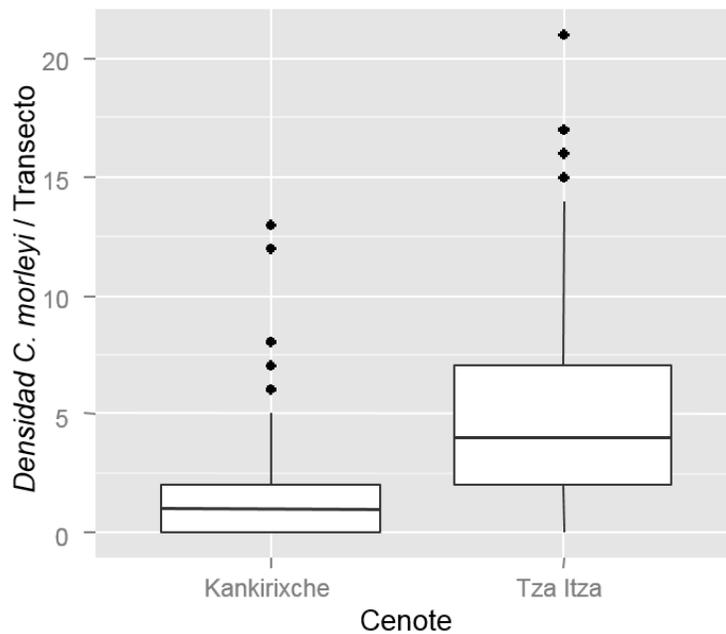


Figura 34 Diagramas de caja y bigotes en los que se agrupan la abundancia por transecto de *C. morleyi* en todos los conteos de cada cenote.

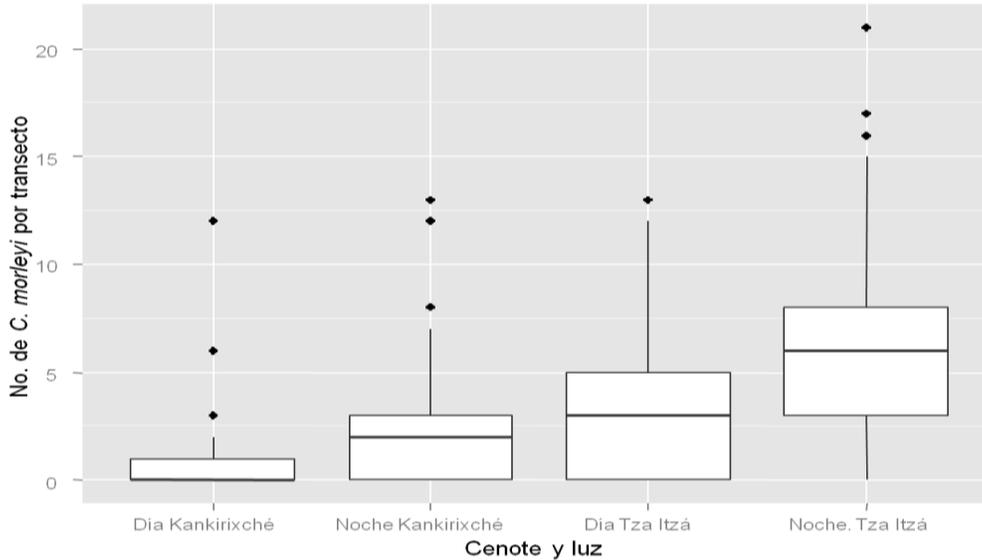


Figura 35 Diagramas de caja y bigotes en los que se agrupan la cantidad de *C. morleyi* registrados en todos los transectos de cada cenote separados en los que fueron contados en el día y los que se contaron en la noche.

6.2.2 Distribución espacio-temporal de *Typhlatya* spp. en cenotes

Los resultados obtenidos para *Typhlatya* spp. indican que: la cantidad de organismos encontrados en transectos poco profundos es menor a la esperada ($t < 2e-16$) (Figura 36); no se distribuye aleatoriamente en la profundidad ($t = 6.27e-3$) (Figura 37); no hay diferencias significativas a lo largo del año (Figura 38); la cantidad de organismos no es significativamente distinta en el día que en la noche ($t = 0.0824$) (Figura 39); hay más organismos en el cenote Tza Itzá ($t < 2e-16$) (Figura 40) y; hay diferencias entre lo que se observa en los cenotes de noche ($t = 0.010$) (Figura 41).

Tabla 7 Resultados del análisis estadístico realizado para conteos de *Typhlatya* spp. en cenotes del estado de Yucatán.

glm(fórmula = <i>Typhlatya</i> ~ Profundidad + Luz + Cenote + Luz:Cenote, familia = quasipoisson, data = <i>Typhlatya</i>)				
Coeficientes:	Estimado	Error Std.	valor t	Pr(> t)
(Intercepto)	1.68228	0.137157	12.265	< 2e-16
Profundidad	0.015732	0.005729	2.746	0.00627
Luz Noche	0.247746	0.142337	1.741	0.08242
Cenote Tza Itzá	1.140098	0.126812	8.99	< 2e-16
Luz Noche: Cenote Tza Itzá	-0.440092	0.17057	-2.58	0.01018

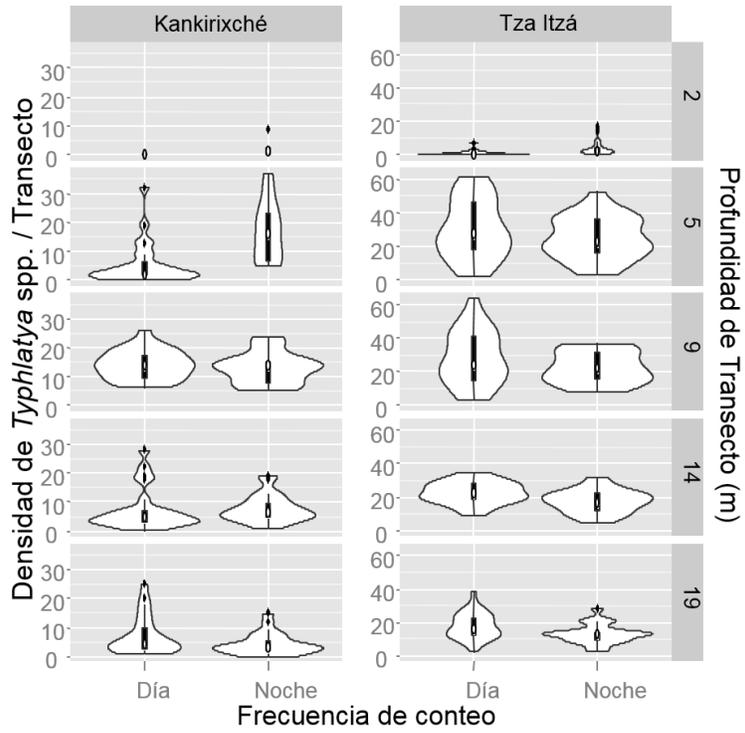


Figura 36 Frecuencia de la densidad por transecto mostrada por profundidad separada en día y noche de ambos cenotes.

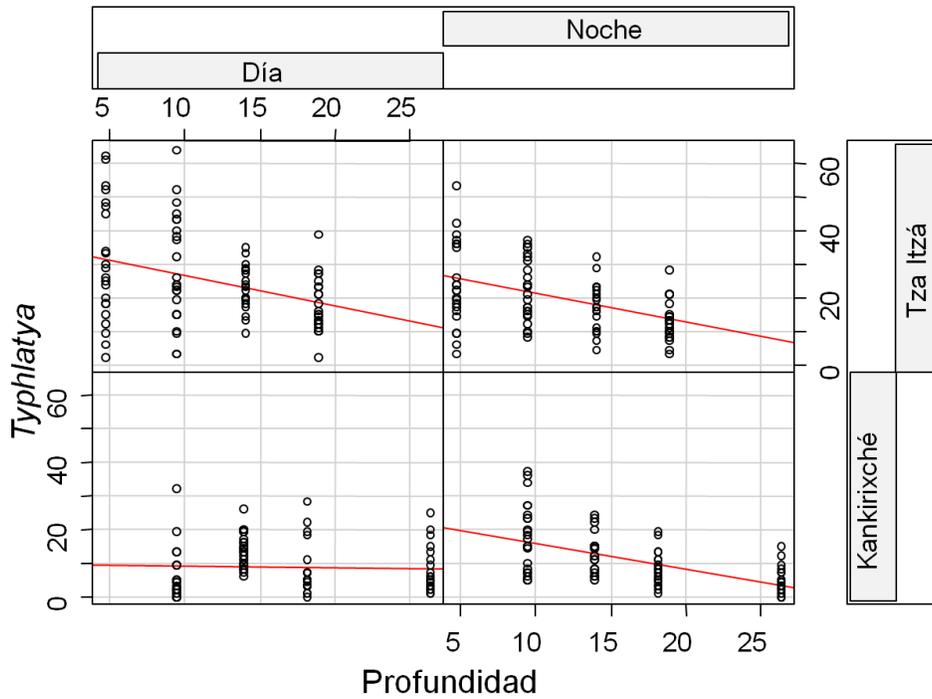


Figura 37 Número de *Typhlatya* spp. contados en cada transecto, con respecto a la profundidad del transecto, el cenote y la luz en términos de día y noche. Sin los transectos a 2m de profundidad.

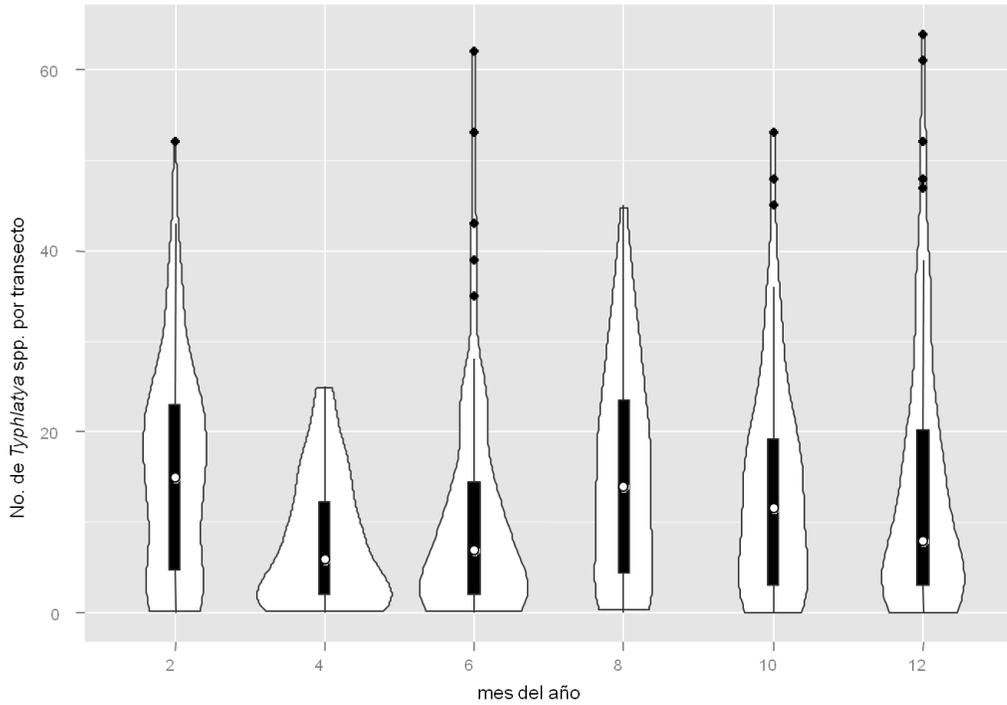


Figura 38 Densidad y frecuencia de *Typhlatya* spp. registrada en cenotes Kankirixché y Tza Itzá bimensualmente durante un año (2014-2015).

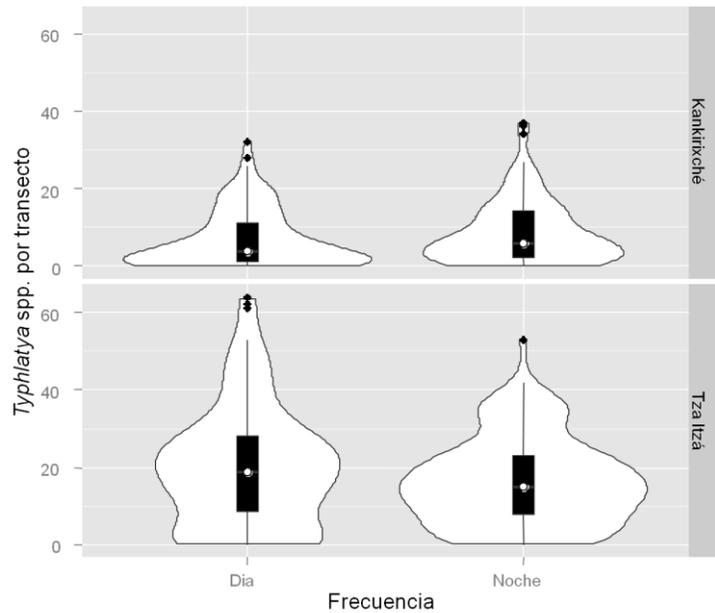


Figura 39 Gráficos de violín que muestran la frecuencia (a lo ancho) con la que se encontró cada cantidad de *Typhlatya* spp. en el día y en la noche en cada cenote; el punto blanco indica la mediana y la caja indica los cuartiles, la línea vertical sobre la caja indica dos desviaciones estándar y los puntos negros sobre esta son valores atípicos “outliers” que se encuentran por encima de dos desviaciones estándar; se muestran todos los conteos de todas las campañas en todos los transectos de ambos cenotes.

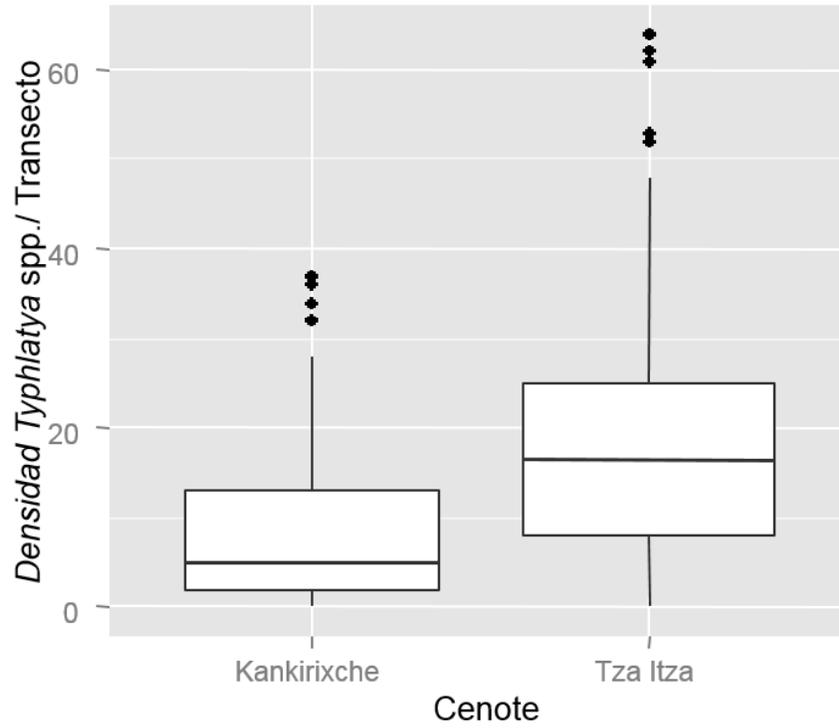


Figura 40 Densidad de *Typhlatya* spp. por transecto de los cenotes estudiados.

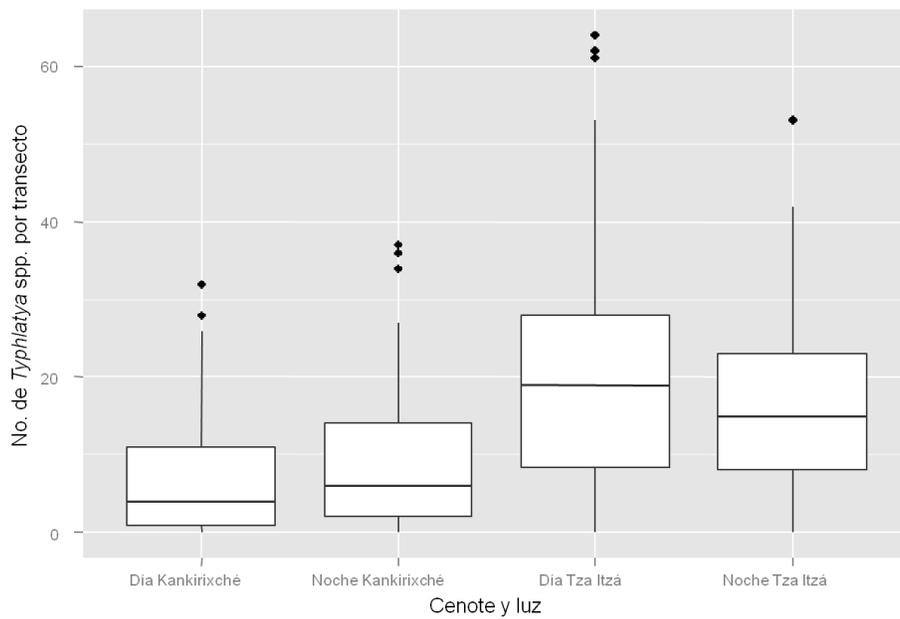


Figura 41 Densidad de *Typhlatya* spp. mostrada por cenote de día y noche.

6.3 Interacciones tróficas

A las 20:57 hrs del 19 de marzo 2014 (después de 3 horas y 45 minutos de haber juntado a los organismos) la hembra de *C. morleyi* atacó, capturó y se comió un organismo *Typhlatya* spp. (Figura 42).

El proceso para el cual se describe la interacción considera un organismo de *C. morleyi* que mide 6 cm longitud total y un individuo *Typhlatya* spp. de 1.6 cm de longitud total. Previo al ataque, pareciera que *C. morleyi* estuviera rastreando a su presa debido a que se posa en los mismos lugares en los que se había detenido *Typhlatya*. El ataque inicia cuando *Typhlatya* spp. pasa nadando a una distancia de 5.9 cm del depredador, el cual realiza un salto impulsado inicialmente con sus pereiópodos (3° al 5°) y posteriormente se impulsa con los pleópodos natatorios cambiando de dirección y avanzando sobre su presa a mayor velocidad. El atacante salta hacia adelante y a su derecha capturando a su presa con la quela del segundo pereiópodo izquierdo, lo presenta frente a sus mandíbulas, lo sujeta con el segundo par de pereiópodos y comienza a despedazarlo con las quelas del primer par de pereiópodos mientras cae hacia el fondo de la pecera donde sigue con el proceso de alimentación. La captura ocurrió a media agua y el recorrido total del depredador es de 7.8 cm desde que comienza el ataque y termina en el fondo. Todo este proceso ocurre en un lapso de tiempo aproximado de un segundo.

Se tiene registro de 3 ataques fallidos sobre *Typhlatya* spp. por parte de los organismos de *C. morleyi* que perdieron el segundo par de pereiópodos. Estos ataques son a menor distancia y utilizando el primer par de pereiópodos, pero las presas logran escapar sin daños aparentes.



Figura 42 Proceso fotográfico de *C. morleyi* capturando un organismo del género *Typhlatya*.

7. Discusión

7.1 Descripción de cenotes

Las cavernas de los cenotes estudiados difieren en algunos aspectos, siendo más sobresalientes las diferencias en tamaño, la incidencia solar y la composición de sedimentos. En cambio ambos son dulceacuícolas en su totalidad, tienen velocidades de flujo de agua similares, la temperatura, durante el periodo de estudio osciló dentro de un rango de 27.18 a 27.79°C, la composición faunística es similar y en ambos se reportó un gradiente de Carbono orgánico, Nitrógeno y tamaño de sedimentos que disminuye conforme a aumenta la profundidad (Figura 20).

7.1.1 Análisis de sedimentos

La proporción C/N se ha utilizado previamente para diferenciar el origen de los sedimentos orgánicos (Meyers 1994; Meyers 1997; Wollwage *et al.* 2012), específicamente entre algas y plantas terrestres. Los sedimentos provenientes principalmente de algas típicamente presentan proporciones entre 4 y 10, mientras que las plantas vasculares terrestres oscilan por encima de 20 (Meyers 1994). La razón C/N obtenida de todos los transectos en Kankirixché muestra la típica composición de sedimentos formados principalmente por algas, en cambio, en Tza Itzá estas proporciones reflejan una mezcla de sedimentos originarios de algas y plantas vasculares terrestres como el caso reportado por Wollwage *et al.* (2012). Esta composición diferencial en el cenote Tza Itzá puede ser clave para explicar la gran densidad de organismos que aquí se encuentra, ya que es la única diferencia que hasta ahora se ha encontrado que pudiera explicar este fenómeno. Una mayor disponibilidad de alimento nutritivo (de plantas terrestres) puede explicar la mayor abundancia de organismos en el cenote Tza Itzá.

La distribución de la cantidad de Corg y Nitrógeno es consistente con la profundidad, en la que

se observa que a mayor profundidad hay menor disponibilidad de estos materiales. Esta distribución de los materiales orgánicos está relacionada positivamente con la distribución de los organismos de *Typhlatya* spp. que se observaron en campo.

7.1.2 Hidrodinámica en cenotes

La diferencia en la variación de temperatura registrada en los cenotes se debe principalmente a la diferencia de profundidad a la que se instalaron los dispositivos. Los cambios en la temperatura ambiental influyen a 3 m de profundidad, pero, en cenotes lóticos, a más de 10 m de profundidad las temperaturas son prácticamente constantes (Van der Kamp 1995; Schmitter-Soto *et al.* 2002) (Figura 26).

El flujo de agua en estos cenotes, aunque pueda parecer poco al compararlo con el movimiento de agua en los mares y océanos, es suficiente para evitar la formación de grandes colonias de algas como las que se presentan en cenotes lénticos (Schmitter-Soto *et al.* 2002).

7.2 Distribución espacio temporal de estigofauna

7.2.1 Diferencias entre cenotes

El tamaño de las cavernas no es un factor limitante para el tamaño de las poblaciones que en ellos pueden habitar. Ya que Kankirixché es mucho mayor que Tza Itzá y en el segundo hay una abundancia significativamente mayor (Figura 34 y Figura 40).

Esta diferencia en densidad puede deberse a que en Tza Itzá hay mayor aporte de material vegetal terrestre que en Kankirixché. Ha sido demostrado que los organismos quimio-autótrofos son suficientes para mantener la estructura trófica cueva adentro, que los organismos fotosintéticos tienen mayor aporte energético que los organismos quimio-autótrofos disponibles cueva adentro y

que los organismos estigobios en cenotes se alimentan selectivamente de material fotosintético, mientras que los estigobios cueva adentro se alimentan de quimio-autótrofos (Sket 1996; Pohlman *et al.* 1997; Pohlman *et al.* 2000; Sánchez *et al.* 2002; Simon *et al.* 2003; Pohlman 2011). Esto implica que los cenotes en términos de entrada de material orgánico exterior (principalmente de plantas terrestres), son una fuente de alimento de calidad muy importante para los consumidores primarios. Por tanto el aporte de material fotosintético de plantas vasculares en Tza Itzá debe ser clave para explicar la diferencia en densidades entre este y Kankirixché.

7.2.2 Distribución espacio temporal de *C. morleyi* en cenotes.

C. morleyi presenta un comportamiento nictemeral¹ marcado, en el que aumenta significativamente ($P < 4.75E-08$) la cantidad de organismos que se encuentran en ambos cenotes durante la noche (Figura 33). El comportamiento nictemeral de comunidades bentónicas de macro y meio-invertebrados, se ha relacionado con los cambios ambientales que se presentan durante el día y la noche, ciclos lunares, mareales, cambios concurrentes en la temperatura del agua, producción primaria y oxígeno disuelto (Mees y Jones 2002; Pacheco *et al.* 2014; Chew *et al.* 2015). Este estudio ha demostrado que *C. morleyi* tiene este comportamiento. Estas diferencias se observan claramente al comparar los cenotes por separado (Figura 35) ya que la cantidad de organismos observados aumentó significativamente.

Este fenómeno podría estar ligado al comportamiento nictemeral de otras especies observadas en campo, sobre todo de *Antromysis cenotesnsis* que probablemente son el alimento principal de los depredadores del sistema: *C. morleyi*, *Typhliasina pearsei*, *Ophisternon infernale*

¹ Comportamiento que muestra un organismo bentónico que emerge de una posición del sedimento hacia la columna de agua durante la noche y regresa a esta posición durante el día (Mees y Jones 2002).

y los bagres del género *Rhamdia* los cuáles se observaron también con mayor frecuencia durante las noches.

El comportamiento nictemeral observado en *C. morleyi* no se limita a deambular por encima del bentos del cenote, se demuestra también que realiza una migración vertical nocturna hacia la zona de influencia solar, al encontrarlos en mayores cantidades en el transecto más somero de cada cenote, en los que de día no se presentaron (Figura 31). Esta migración está probablemente ligada principalmente a la producción fotosintética en zona de influencia solar, la entrada de material alóctono y la búsqueda de presas que migran a esta zona por lo mismo. Como se planteó anteriormente la materia alóctona y la fotosintética son más ricas en nutrientes que la producción primaria que hay en las cuevas. En los cenotes de estudio hay producción fotosintética en la zona de influencia solar, pero, por los análisis elementales de sedimentos, es más influyente la entrada de material alóctono.

Durante el día la abundancia de *C. morleyi* aumenta progresivamente conforme aumenta la profundidad, *i. e.* a mayor profundidad se encuentran más organismos ($Pr |t| < 0.013965$), en el cenote Tza Itzá este patrón se invierte durante la noche, lo cual es consistente con un fototropismo negativo, apoyado también en los resultados de los transectos someros instalados en la zona de influencia solar, en la que rara vez se encontraron estos organismos durante el día.

7.2.3 Distribución espacio-temporal de *Typhlatya* spp. en cenotes.

Para la visualización del género *Typhlatya* se muestran las gráficas de cada cenote por separado, mostrando en cada uno las diferencias en la frecuencia de conteo de cada transecto de día y de noche, organizadas por la profundidad a la que se instaló el transecto. Las diferencias registradas en Kankirixché entre el día y la noche no son significativas (Figura 36).

En el cenote Tza Itzá se observó una cantidad de *Typhlatya* spp., significativamente mayor en el día que en la noche ($t < 0.010$) (Figura 36). Este comportamiento podría indicar una estrategia para evitar a sus depredadores. Como se menciona anteriormente, la densidad incrementada de *C. morleyi* en las noches podría ser una razón por la cual estos organismos se encuentran con mayor frecuencia durante el día. Observaciones en campo reflejan que *C. morleyi* no es el único depredador activo durante las noches, ya que durante el estudio se observaron organismos de *Typhliasina pearsei* y *Ophisternon infernale* únicamente durante las noches, así como también se mostraron más activos los bagres del género *Rhamdia*.

Los análisis estadísticos muestran que *Typhlatya* spp. no se distribuye aleatoriamente en la profundidad de los cenotes. Se demuestra que la cantidad de organismos disminuye conforme aumenta la profundidad y se aleja del cenote ($t < 4.7E-4$), exceptuando los transectos de incidencia solar directa ya que en estos no se encuentran. Debido a que los transectos de menor profundidad en cada cenote son alcanzados por los rayos del sol y no hay organismos de *Typhlatya* spp., fueron excluidos de la Figura 37 para mostrar el patrón de distribución. Sin embargo estos transectos están incluidos en el análisis estadístico.

Esta distribución coincide con el gradiente de proporción de Carbono orgánico descrito anteriormente (Figura 20), es decir, hay mayor abundancia de *Typhlatya* spp. donde la proporción de Corg es mayor.

7.2.4 Ciclos anuales de *C. morleyi*

Los cambios registrados en *C. morleyi* a lo largo del año arrojan diferencias significativas ($t < 0.0180$), para su visualización se presentan las densidades medidas durante la noche dado que estos organismos se encuentran en mayor abundancia y las diferencias bimensuales se aprecian

mejor cuando hay más organismos (Figura 32).

Se observaron juveniles de *C. morleyi* primordialmente en las campañas de octubre y diciembre, y en menor cantidad en febrero y agosto. Estas observaciones pueden estar ligadas a los incrementos en la densidad poblacional de *C. morleyi* durante el mes de agosto, tiempo en el cual pudieran ocurrir los apareamientos y sea hasta octubre y diciembre cuando se haga evidente el producto de este apareamiento al reportar juveniles.

Observaciones en campo y en laboratorio indican que estos organismos presentan gónadas todo el año, lo que sugiere que estos organismos viven a la espera de un evento de abundancia alimenticia o algún otro indicador para comenzar su apareamiento. Jegla y Poulson (1970), en su trabajo con *Orconectes pellucidus inermis* cavernícolas, mencionan que hay evidencia que sugiere que eventos asociados con la alta lixiviación de elementos de la superficie, principalmente en temporada de lluvias, dispara la puesta de huevos y sincroniza los ritmos anuales de reproducción (desarrollo de ovocitos y muda de machos a reproductivos), además relacionan algunos cambios ambientales sutiles con la preparación de estos organismos para la reproducción. La biología reproductiva de *C. morleyi* aún se desconoce y puede estar ligada a diversos eventos o señales como se observa en *O. pellucidus inermis*. Se sugiere que la reproducción esté ligada a un evento de gran abundancia alimenticia y que los cambios en las características del agua (como nivel, velocidad, turbidez, temperatura, dureza, etc.) sean las señales para que estas especies comiencen su ciclo reproductivo. Siendo este el caso, la observación sistemática y frecuente alrededor de la temporada de lluvias podría descubrir el proceso *in fraganti*.

El proceso de desarrollo de *C. morleyi* aún no está descrito, con esto en mente, lo más probable es que tenga desarrollo abreviado, además debe haber una urgencia de alcanzar tallas

mayores en el menor tiempo posible para evitar ser depredado, por tanto *C. morleyi* debe poner pocos huevos de gran tamaño para generar un juvenil pequeño, como los observados en campo.

Para estudios futuros se puede pensar en estudiar la estructura poblacional de estos organismos, intentar métodos de captura recaptura, contar y medir organismos para establecer categorías de tamaño y así conocer la estructura de la población para posteriormente buscar cambios en esta a lo largo del año.

7.2.5 Ciclos anuales de *Typhlatya* spp.

No se encontraron cambios estadísticamente significativos en la densidad de *Typhlatya* spp. registrada a lo largo del año de estudio (Figura 32). Sin embargo se han reportado hembras ovadas de *Typhlatya* spp. (Mejía-Ortiz com. pers.), pero durante este estudio no se encontró ninguna. Es probable que estas especies, al ser presas de varios depredadores del sistema, tengan una alta tasa de mortalidad y reclutamiento. Por lo tanto, es probable que no tengan una temporada determinada de reproducción y que su reproducción esté ligada a eventos de alta disponibilidad alimenticia, a señales ambientales o señales ligadas a la edad o desarrollo de cada individuo.

7.3 Interacciones tróficas

La red trófica en cenotes es una trama simple en términos del número de protagonistas y niveles. La producción primaria que se genera en cueva adentro (lejos de la influencia solar) es mínima, obligando a que los organismos sean metabólicamente muy eficientes y en algunos casos sean tolerantes a periodos prolongados de inanición (Hervant *et al.* 1999; Hervant *et al.* 2001; Bishop *et al.* 2004; Iliffe y Kornicker 2009; Pohlman 2011; Vogt 2012; Culver y Pipan 2013; Friedrich 2013).

Los organismos de los niveles tróficos inferiores, son los encargados de obtener energía de la materia orgánica disponible, que se encuentra en forma de material depositado en el sedimento, material particulado suspendido en la columna de agua u organismos fotosintéticos de la zona de influencia solar. Esta diferencia en disponibilidad permite que distintos organismos aprovechen estos nichos, beneficiándose de las diversas fuentes energéticas. Algunas especies de consumidores primarios obtienen su alimento únicamente de materiales depositados en el sedimento como los isópodos *Cirolana (Anopsilana) yucatanana*, *Creaseriella anops*, *Haptolana bowmani*, otros obtienen su alimento de la columna de agua como *Antromysis cenotensis* y las especies de *Typhlatya* que se encuentran en los cenotes de estudio *T. mitchelli* y *T. pearsei* (Pohlman *et al.* 1997; Pohlman *et al.* 2000; Mejía-Ortíz y Hartnoll 2005; Mejía-Ortíz *et al.* 2006; Iliffe y Bishop 2007).

El nivel trófico superior en estos cenotes incluye a los depredadores *Typhliasina pearsei*, *Ophisternon infernale*, los bagres *Rhamdia*, *C. morleyi* y los anfípodos de la familia Hadziidae. Algunas de las especies que habitan estos ecosistemas también se consideran omnívoros y las observaciones realizadas en este trabajo registraron en repetidas ocasiones a organismos de *C. morleyi* alimentándose de excretas de murciélagos y aves en ambos cenotes. Lo que confirma que *C. morleyi* es un depredador omnívoro.

En general los depredadores de la oscuridad y de condiciones oligotróficas probablemente coman cualquier organismo que se ponga a su alcance (dentro del rango de tamaño posible), de manera que incluso su misma descendencia puede terminar siendo presa de su instinto. Por tanto, se considera que debe haber una talla de refugio (después de la cuál estos crustáceos dejan de ser presa de otros), sobre todo *C. morleyi*, que a temprana edad podría formar parte de la dieta de muchos y pasando de cierto tamaño, la probabilidad de ser presa disminuye o desaparece. Estos

organismos deben tener un rápido desarrollo y crecimiento para llegar a estos tamaños lo más rápido posible.

Estas hipótesis permanecen a la espera del esclarecimiento de la biología reproductiva de estos organismos. Por esta y muchas otras razones es indispensable realizar mayor investigación sobre las dinámicas poblacionales, la biología reproductiva y de desarrollo que gobiernan estas poblaciones subterráneas.

Finalmente la evidencia colectada en términos de interacciones entre *C. morleyi* y *Typhlatya* spp. demuestra que el primero puede alimentarse del segundo (Figura 42). Para futuras investigaciones resta hacer un estudio del contenido estomacal de cada uno de los depredadores del ecosistema para poder establecer claramente quienes son la base de la cadena trófica y en qué proporciones.

8. Conclusiones

La composición de sedimentos en tanto al Carbono orgánico y el Nitrógeno es fundamental para explicar la distribución de las especies de *Typhlatya* en estos cenotes. La mayor disponibilidad de estos elementos está positivamente relacionada con la mayor densidad de estos organismos en ambos cenotes. El depósito de sedimentos, provenientes del exterior, ricos en materias nutritivas para los consumidores primarios, coincide con un gradiente de profundidad en el que a menor profundidad se localizan los mayores tamaños de partícula y la mayor proporción de carbono orgánico y Nitrógeno.

La precipitación pluvial en la península es clave en el aporte de material nutritivo al cenote, está asociada a eventos de alta disponibilidad alimenticia y coincide con el incremento en densidad registrado para *C. morleyi* y con la incidencia de juveniles. Además la composición de sedimentos indica, para el cenote Tza Itzá, que existe una entrada importante de materia vegetal terrestre que pudiera estar asociada a la alta densidad de organismos que aquí se encuentran.

Los organismos de *Creaseria morleyi* presentan una migración nocturna hacia la zona de influencia solar y un comportamiento nictemeral marcado; durante el día las mayores abundancias se encuentran en las profundidades, lejos de la luz del sol, pero en la noche estos organismos se acercan a la superficie, se encuentran en la zona donde de día había luz solar y se encuentra una gran cantidad de ellos nadando en la columna de agua.

Las poblaciones de *C. morleyi* estudiadas en ambos cenotes presentan mayores abundancias en temporada de lluvias lo que sugiere un evento reproductivo anual, que posiblemente está asociado a la entrada de material alóctono acarreado por el agua de lluvias.

Se reportan mayores abundancias de *Typhlatya* spp. en el cenote Tza Itzá durante el día. Pero

como este comportamiento no es consistente en ambos cenotes, no se puede concluir que se comporte de esta manera generalmente, posiblemente esté relacionado con la gran abundancia de depredadores u otras características del cenote Tza Itzá.

Los organismos de *Typhlatya* spp. se distribuyen con mayor densidad alrededor de la entrada de material alóctono y disminuye conforme se aleja de este punto, exceptuando la zona justo debajo del espejo de agua o de incidencia directa de la luz del sol.

Estos organismos de *Typhlatya* spp. no presentan cambios en su distribución día – noche, la densidad evaluada en cada transecto de día fue similar a la registrada durante las noches.

No hay cambios anuales significativos en el tamaño de las poblaciones de *Typhlatya* spp., en los cenotes monitoreados, estas poblaciones no parecen tener una temporada de reproducción marcada.

C. morleyi es depredador de *Typhlatya* spp., puede cazarlo y alimentarse de estos organismos.

9. Referencias

- Abele, L.G. y Felgenhauer, B.E., 1985. Observations on the Ecology and Feeding Behavior of the Anchialine Shrimp *Procaris ascensionis*. *Journal of Crustacean Biology*, 5(1), pp.15–24.
- Aguakan SA de CV, 2009. *Evaluación geohidrológica en campo de pozos La Antigua (Captación 1) del Sistema de abastecimiento Cancún, Quintana Roo, México*, Cancun, Quintana Roo, México.
- Álvarez, F. y Iliffe, T.M., 2008. Fauna Anquihalina de Yucatán. En *Crustaceos de México Estado actual de su conocimiento*. pp. 379–418.
- Álvarez, F., Iliffe, T.M., Benítez, S., Brankovits, D. y Villalobos, J.L., 2015. New records of anchialine fauna from the Yucatan Peninsula , Mexico. *Check List*, 11(1).
- Álvarez, F., Iliffe, T.M. y Villalobos, J.L., 2005. New species of the genus *Typhlatya* (Decapoda: Atyidae) from anchialine caves in Mexico, the Bahamas, and Honduras. *Journal of Crustacean Biology*, 25(1), pp.81–94.
- Ashelby, C.W., Page, T.J., De Grave, S., Hughes, J.M. y Johnson, M.L., 2012. Regional scale speciation reveals multiple invasions of freshwater in Palaemoninae (Decapoda). *Zoologica Scripta*, 41(3), pp.293–306.
- ASK, 2003. Tratamiento de Aguas Residuales: construyendo las Bases Para la Conservación del Agua y su Biodiversidad Asociada en la Península de Yucatan. , Cancún.,
- Barr, T.C. y Holsinger, J.R., 2014. Speciation in Cave Faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16(1985), pp.313–337.
- Bauer-Gottwein, P., Gondwe, B.R.N., Charvet, G., Marín, L.E., Rebolledo-Vieyra, M. y Merediz-Alonso, G., 2011. Review: The Yucatán Peninsula karst aquifer, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 19(3), pp.507–524.
- Beddows, P., Blanchon, P., Escobar, E. y Torres-Talamante, O., 2002. Los cenotes de la Península de Yucatán. *Arqueología Mexicana*, 83, pp.32–35.
- Bishop, R.E., Humphreys, W.F., Cukrov, N., Žic, V., Boxshall, G. a., Cukrov, M., Iliffe, T.M., Kršinić, F., Moore, W.S., Pohlman, J.W. y Sket, B., 2015. “Anchialine” redefined as a subterranean estuary in a crevicular or cavernous geological setting. *Journal of Crustacean Biology*, 35(4), pp.511–514.
- Bishop, R.E., Kakuk, B. y Torres, J.J., 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), pp.379–392.

- Botello, A., 2007. *Variación morfológica y genética en Creaseria morleyi (Decapoda: Palaemonidae) de la península de Yucatán*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Botello, A. y Alvarez, F., 2006. Allometric Growth in *Creaseria morleyi* (Creaser, 1936) (Decapoda: Palaemonidae), from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Caribbean Journal of Science*, 42(2), pp.171–179.
- Botello, A. y Alvarez, F., 2010. Genetic variation in the stygobitic shrimp *Creaseria morleyi* (Decapoda: Palaemonidae), evidence of bottlenecks and re-invasions in the Yucatan Peninsula. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(2), pp.315–325.
- Botello, A. y Álvarez, F., 2006. Allometric Growth in *Creaseria morleyi* (Creaser, 1936) (Decapoda: Palaemonidae), from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Caribbean Journal of Science*, 42(2), pp.171–179.
- Botello, A., Iliffe, T.M., Alvarez, F., Juan, C., Pons, J. y Jaume, D., 2013. Historical biogeography and phylogeny of *Typhlatya* cave shrimps (Decapoda: Atyidae) based on mitochondrial and nuclear data J. Lamshead, ed. *Journal of Biogeography*, 40(3), pp.594–607.
- Camargo, T., Escalera-Vázquez, L.H. y Zambrano, L., 2013. Fish community structure dynamics in cenotes of the Biosphere Reserve of Sian Ka'an, Yucatán Peninsula, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84(3), pp.901–911.
- Chapman, P., 1982. The Origin of Troglobites. *Proc. Univ. Bristol Speleol. Soc.*, 16(2), pp.133–141.
- Chew, L.-L., Chong, V.C., Ooi, A.L. y Sasekumar, a., 2015. Vertical migration and positioning behavior of copepods in a mangrove estuary: Interactions between tidal, diel light and lunar cycles. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 152, pp.142–152.
- CONAGUA/SMN, 2014. Reporte del Clima en México. *Reporte del clima en México*, 4(10).
- Crawley, M.J., 2005. *Statistics: An Introduction using R*, Wiley.
- Creaser, E.P., 1936. Crustaceans from Yucatan. En A. S. Pearse, E. P. Creaser, F. . Hall, eds. *The Cenotes of Yucatan. A zoological and hydrographic survey*. Washington: Carnegie Institution of Washington, pp. 117–132.
- Creaser, E.P., 1938. Larger Cave Crustacea of the Yucatan Peninsula. *U. S. Biological Survey*, (491), pp.159–164.
- Cruz-Hernández, J., Mejía-Ortíz, L.M., Signoret-Poillon, M. y Viccon-Pale, J.A., 2002. Distribution and abundance of *Diacyclops* sp. (crustacea: copepoda) in Gabriel cave, Oaxaca, Mexico. En E. Escobar-Briones, F. Alvarez, eds. *Modern Approaches To The Study Of Crustacea*. Puerto Vallarta, México, pp. 91–94.

- Culver, D.C. y Pipan, T., 2013. Subterranean Ecosystems. En L. S. A., ed. *Encyclopedia of Biodiversity*. Whaltham, MA, pp. 49–62.
- Dickson, A., Bidigare, R., Hedges, J., Johnson, K., Leblanc, D., Lee, C., McNichol, A., Millero, F.J., Moffet, J., Moore, W., Peltzer, E. y Berg, S. Van Den, 2002. *Chemical reference materials: setting the standards for ocean science*,
- Encyclopedia of Life, 2013a. Clasificación Creaseria morleyi. Disponible en: <http://eol.org/pages/4263850/names> [Accedido abril 10, 2013].
- Encyclopedia of Life, 2013b. Typhlatya pearsei overview. Disponible en: <http://eol.org/pages/2991434/overview> [Accedido abril 10, 2013].
- Fransen, C., 2015. Typhlatya. *World Register of Marine Species*. Disponible en: <http://marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=240674> [Accedido mayo 11, 2015].
- Friedrich, M., 2013. Biological clocks and visual systems in cave-adapted animals at the dawn of speleogenomics. *Integrative and comparative biology*, 53(1), pp.50–67.
- Gaona-Vizcayno, S., Gordillo-de-Anda, T. y Villasuso-Pino, M., 1980. Cenotes, karst característico: mecanismos de formación. *Revista del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 4(1), pp.32–36.
- Golden Software, L., 2014. Surfer(R) 10. Disponible en: www.goldensoftware.com.
- Gondwe, B.R.N., Lerer, S., Stisen, S., Marín, L., Rebolledo-Vieyra, M., Merediz-Alonso, G. y Bauer-Gottwein, P., 2010. Hydrogeology of the south-eastern Yucatan Peninsula: New insights from water level measurements, geochemistry, geophysics and remote sensing. *Journal of Hydrology*, 389(1-2), pp.1–17.
- De Grave, S., Alvarez, F. y Villalobos, J.L., 2013. Creaseria morleyi. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Disponible en: www.iucnredlist.org [Accedido mayo 11, 2015].
- De Grave, S., Alvarez, F. y Villalobos, J.L., 2014. Typhlatya. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Disponible en: www.iucnredlist.org [Accedido mayo 11, 2015].
- De Grave, S., Cai, Y. y Anker, A., 2007. Global diversity of shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), pp.287–293.
- Hall, F.G., 1936. Physical and chemical survey of cenotes of Yucatan. *Carnegie Inst. Wash. Publ.*, 457, pp.5–16.
- Harris, D., 2007. *Análisis Químico Cuantitativo* 3ª ed., Barcelona: Revertre.
- Hastie, T.J. y Pregibon, D., 1992. Generalized linear models. En J. M. Chambers, T. J. Hastie, eds. *Statistical Models in S*. Wadsworth y Brooks/Cole.

- Hervant, F., Mathieu, J. y Barré, H., 1999. Comparative study on the metabolic responses of subterranean and surface-dwelling amphipods to long-term starvation and subsequent refeeding. *The Journal of experimental biology*, 202, pp.3587–3595.
- Hervant, F., Mathieu, J. y Durand, J., 2001. Behavioural, physiological and metabolic responses to long-term starvation and refeeding in a blind cave-dwelling (*Proteus anguinus*) and a surface-dwelling (*Euproctus asper*) salamander. *The Journal of Experimental Biology*, 204, pp.269–281.
- Hobbs, H.H. y Daniel, M.A., 1977. A Review of the Troglotic Decapod Crustaceans of the Americas. *Smithsonian Contributions to Zoology*, (244), pp.1–183.
- Hobbs III, H.H., 1979. Additional Notes On Cave Shrimps (Crustacea: Atyidae) and Palaemonidae) From The Yucatan Peninsula, Mexico. *Proceedings of The Biological Society of Washington*, 92(3), pp.618 – 633.
- Hobbs III, H.H., 1994. Biogeography of subterranean decapods in North and Central America and the Caribbean region (Caridea , Astacidea , Brachyura). *Hydrobiologia*, 287, pp.95–104.
- Hobbs III, H.H. y Hobbs Jr, H.H., 1976. On the Troglotic Shrimps of the Yucatan Peninsula, Mexico (Decapoda: Atyidae and Palaemonidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 240, pp.1–23.
- Holthuis, L.B., 1986. Decapoda. En L. Botosaneanu, ed. *Stygofauna mundi: A Faunistic, Distributional, and Ecological Synthesis of the World Fauna inhabiting Subterranean Waters*. pp. 589–615.
- Hunter, R.L., Webb, M.S., Iiffe, T.M. y Alvarado Bremer, J.R., 2008. Phylogeny and historical biogeography of the cave-adapted shrimp genus *Typhlatya* (Atyidae) in the Caribbean Sea and western Atlantic. *Journal of Biogeography*, 35, pp.65–75.
- Iiffe, T.M., 1993. Fauna Troglotica Acuática de la Península de Yucatán. En S. I. Salazar-Vallejo, N. E. González, eds. *Biodiversidad Marina y Costera de México*. Com. Nal. Biodiversidad y CIQRO, p. 865.
- Iiffe, T.M., 2013. Cave Biology. *Texas A&M University at Galveston*. Disponible en: <http://www.tamug.edu/cavebiology/index2.html>.
- Iiffe, T.M. y Bishop, R.E., 2007. Adaptations to life in marine caves. *Fisheries and Aquaculture: Towards Sustainable Aquatic Living Resources Management*, pp.1–26.
- Iiffe, T.M. y Kornicker, L.S., 2009. Worldwide Diving Discoveries of Living Fossil Animals from the Depths of Anchialine and Marine Caves. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, (4), pp.269–280.

- Illades, J.M., 1976. *Estudio hidrogeológico e hidrogeoquímico de la Península de Yucatán*, Secretaría de Recursos Hidráulicos, Dirección de Geohidrología y de Zonas Áridas.
- Jegla, T.C. y Poulson, T.L., 1970. Circannian rhythms-I. Reproduction in the cave crayfish, *Orconectes pellucidus inermis**. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 33, pp.347–355.
- Juarrero de Varona, A. y Ortiz, M., 2000. El género *Typhlatya* (Crustacea: Decapoda: Atyidae) en Cuba, con la descripción de una nueva especie. *Avicennia*, 12(13), pp.45–54.
- Van der Kamp, G., 1995. The Hydrogeology of Springs in Relation to the Biodiversity of Spring Fauna: A Review. *Journal of the Kansas Entomological Society*, pp.4–17.
- Legendre, P. y Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology* 2nd Englis., Elsevier Science B. V.
- Legendre, P. y Legendre, L., 2012. *Numerical ecology* 3rd Englis., Great Britain: Elsevier B.V.
- Marín, L.E., Steinich, B., Pacheco, J. y Escolero, O.A., 2000. Hydrogeology of a contaminated sole-source karst aquifer, Mérida, Yucatán, México. *Geofísica Internacional*, 39(4), pp.359–365.
- McCullagh, P. y Nelder, J.A., 1989. *Generalized Linear Models*, London: Chapman and Hall.
- Mees, J. y Jones, M.B., 2002. The hyperbentos. En R. N. Gibson, M. Barnes, eds. *Oceanography And Marine Biology*. CRC Press, p. 600.
- Mejía-Ortíz, L.M., 2010. Pautas de comportamiento alimentario y adaptaciones progresivas en los apéndices auxiliares en *Agostocaris bozanici* y *Barbouria yanezi* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Agostocarididae, Hyppolitidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, pp.193–201.
- Mejía-Ortíz, L.M. y Hartnoll, R.G., 2005. Modifications of Eye Structure and Integumental Pigment in Two Cave Crayfish. *Journal of crustacean Biology*, 25(3), pp.480–487.
- Mejía-Ortíz, L.M. y Hartnoll, R.G., 2006. A New Use for Useless Eyes in Cave Crustaceans. *Crustaceana*, 79(5), pp.593–600.
- Mejía-Ortíz, L.M., Hartnoll, R.G. y López-Mejía, M., 2006. Progressive troglomorphism of ambulatory and sensory appendages in three Mexican cave decapods. *Journal of Natural History*, pp.1–10.
- Mejía-Ortíz, L.M., López-Mejía, M., Pakes, J., Hartnoll, R.G. y Zarza-González, E., 2013. Morphological adaptations to anchialine environments in species of five shrimp families (*Barbouria yanezi*, *Agostocaris bozanici*, *Procaris mexicana*, *Calliasmata nohochi* and *Typhlatya pearsei*). *Crustaceana*, 86(5), pp.578–593.

- Meyers, P., 1994. Preservation of elemental and isotopic source identification of sedimentary organic matter. *Chemical Geology*, 114(3-4), pp.289–302.
- Meyers, P., 1997. Organic geochemical proxies of paleoceanographic, paleolimnologic and paleoclimatic processes. *Organic Geochemistry*, 27(5/6), pp.213–250.
- Pacheco, A.S., Gómez, G.E., Santoro, P. a., Malebran, M., Cortés, C. y Riascos, J.M., 2014. Moon phase effects and timing of emerging macrobenthic assemblages in a sheltered soft-bottom sublittoral habitat. *Journal of Sea Research*, 86, pp.34–42.
- Page, T.J., Cook, B.D., von Rintelen, T., von Rintelen, K. y Hughes, J.M., 2008. Evolutionary relationships of atyid shrimps imply both ancient Caribbean radiations and common marine dispersals. *Journal of the North American Benthological Society*, 27(1), pp.68–83.
- Page, T.J. y Hughes, J.M., 2007. Radically different scales of phylogeographic structuring within cryptic species of freshwater shrimp (Atyidae: Caridina). *Limnology and Oceanography*, 52(3), pp.1055–1066.
- Parzefall, J., 1996. Behavioural and morphological changes caused by light conditions in deep-sea and shallow-water habitats. En J. A. Franz Uiblein, M. S. Ott, eds. *Deep-sea and extreme shallow-water habitats: affinities and adaptations*. Österreichische Akademie der Wissenschaften, pp. 91–122.
- Pérez Aranda, L., 1983a. Atyidae *Typhlatya pearsei*. En J. Zamacona Evenes, ed. *Fauna de los Cenotes de Yucatán*. Merida Yucatán, México: Universidad De Yucatan, Depto. de Acuacultura y Biología Marina, p. 11.
- Pérez Aranda, L., 1983b. Palaemonidae *Creaseria morleyi*. En J. Zamacona Evenes, ed. *Fauna de los Cenotes de Yucatán*. Merida Yucatán, México: Universidad De Yucatan, Depto. de Acuacultura y Biología Marina, p. 11.
- Perry, E., Velazquez-Oliman, G. y Marín, L.E., 2002. The Hydrogeochemistry of the Karst Aquifer System of the Northern Yucatan Peninsula, Mexico. *International Geology Review*, 44, pp.191–221.
- Pohlman, J.W., 2011. The biogeochemistry of anchialine caves: progress and possibilities. *Hydrobiologia*, 677(1), pp.33–51.
- Pohlman, J.W., Cifuentes, L.A. y Iliffe, T.M., 2000. Food Web Dynamics and Biogeochemistry of Anchialine Caves: A Stable Isotope Approach. En H. Wilkens, D. Culver, W. Humphreys, eds. *Ecosystems of the World*. Amsterdam: Elsevier, pp. 351–363.
- Pohlman, J.W., Iliffe, T.M. y Cifuentes, L.A., 1997. A stable isotope study of organic cycling and the ecology of an anchialine cave ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 155, pp.17–27.

- Pope, K.O., Ocampo, A.C., Kinsland, G.L. y Smith, R., 1996. Surface expression of the Chicxulub crater. *Geology*, 24, pp.527–530.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. Disponible en: <http://www.r-project.org/>.
- Reddell, J.R., 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala, and Belize. *The Texas Memorial Museum*, 27, p.327.
- Romero, A., 2009. *Cave Biology life in darkness*, New York: Cambridge University Press.
- Sánchez, M., Alcocer, J., Escobar, E. y Lugo, A., 2002. Phytoplankton of cenotes and anchialine caves along a distance gradient from the northeastern coast of Quintana Roo, Yucatan Peninsula. *Hydrobiologia*, 467, pp.79–89.
- Schmitter-Soto, J.J., Comín, F.A., Escobar-Briones, E., Herrera-Silveira, J., Alcocer, J., Suárez-morales, E., Elías-Gutiérrez, M., Díaz-Arce, V., Marín, L.E. y Steinich, B., 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatan Peninsula (SE Mexico). *Hydrobiologia*, 467, pp.215–228.
- Simon, K.S., Benfield, E.F. y Macko, S.A., 2003. Food Web Structure and the Role of Epilithic Biofilms in Cave Streams. *Ecology*, 84(9), pp.2395–2406.
- Sket, B., 1996. The ecology of anchihaline caves. *Trends in Ecology y Evolution*, 11(5), pp.221–225.
- Steinich, B. y Marín, L.E., 1996. Hydrological Investigations in Northwestern Yucatan, Mexico, Using Resistivity Surveys. *Ground Water*, 34(4), pp.640–646.
- Stock, J.H., Iliffe, T.M. y Williams, D., 1986. The concept “anchialine” reconsidered. *Stygologia*, 2(1/2).
- Stoessel, R.K., Ward, W.C., Ford, B.H. y Schuffert, J.D., 1989. Water Chemistry And CaCO₃ Dissolution In The Saline Part Of An Open-Flow Mixing Zone Coastal Yucatan Peninsula, Mexico. *Geological Society of America Bulletin*, 101, pp.159–169.
- Torres, E., Álvarez, F. y Botello, A., 2013. Variación genética de *Procambarus llamasii* (Decapoda: Cambaridae) en la península de Yucatán: evidencia de conectividad en un paisaje fragmentado. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 41(4), pp.762–772.
- Torres Torres, E., 2009. *Variación morfológica y genética en *Creaseria morleyi* (Decapoda: Palaemonidae) de la península de Yucatán*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Venables, W.N. y Ripley, B.D., 2002. *Modern Applied Statistics with S*, New York: Springer. Disponible en: <https://books.google.com/books?hl=esylr=yid=CzwmbQAAQBAJypgis=1> [Accedido febrero 19, 2015].

- Vogt, G., 2012. Ageing and longevity in the Decapoda (Crustacea): A review. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology*, 251(1), pp.1–25.
- Vuilleumier, C., Borghi, a., Renard, P., Ottowitz, D., Schiller, a., Supper, R. y Cornaton, F., 2012. A method for the stochastic modeling of karstic systems accounting for geophysical data: an example of application in the region of Tulum, Yucatan Peninsula (Mexico). *Hydrogeology Journal*, 21(3), pp.529–544.
- Webb, M.S., 2003. *Intraspecific relationships among the stygobitic shrimp, Typhlatya mitchelli, by analyzing sequence data from mitochondrial DNA*. Texas A&M university.
- Wilkins, H., 1982. Regressive evolution and phylogenetic age: the history of colonization of freshwaters of Yucatan by fish and Crustacea. *bulletin of the Association for Mexican Cave Studies*, 8, pp.237–243.
- Wollwage, L., Fedick, S., Sedov, S. y Solleiro-Rebolledo, E., 2012. The deposition and chronology of cenote t'isil: A multiproxy study of human/environment interaction in the northern maya lowlands of southeast mexico. *Geoarchaeology*, 27(5), pp.441–456.
- Wood, P.J., Gunn, J. y Undle, S.D.R., 2008. Response of benthic cave invertebrates to organic pollution events. *Aquatic Conservation: Marine And Freshwater Ecosystems*, 18, pp.909–922.
- Yager, J. y Madden, M.E., 2010. Preliminary analysis of the ecology of a cenote in Quintana Roo, Mexico, characterized by its extraordinary quantities of Remipedes. En *Karst Frontiers, Florida and Related Environments*. pp. 138–140.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., J.Walker, N., Saveliev, A.A. y Smith, G.M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R* M. Gail et al., eds., New York: Springer.
- Zuur, A.F., Saveliev, A.A. y Ieno, E.N., 2012. *Zero Inflated Models and Generalized Linear Mixed Models with R*, Highland Statistics Ltd.