



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA**

Adaptaciones morfológicas en *Ophionereis* n. sp. (Echinodermata: Ophiuroidea) a la vida cavernícola en el sistema anquihalino El Aerolito, Cozumel

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS**  
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:

**FRANCISCO MÁRQUEZ BORRÁS**

**TUTORES PRINCIPALES**

DR. FRANCISCO ALONSO SOLÍS MARÍN  
INSITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMONOLOGÍA  
DR. LUIS MANUEL MEJÍA ORTIZ  
UNIVERSIDAD DE QUINTANA ROO

**COMITÉ TUTOR**

DRA. VIVIANNE SOLÍS WEISS  
INSITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMONOLOGÍA  
DRA. ELVA GUADALUPE ESCOBAR BRIONES  
INSITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMONOLOGÍA  
DR. ALFREDO LAGUARDA FIGUERAS  
INSITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMONOLOGÍA

CD. MX. MARZO 2018



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.



Adaptaciones morfológicas en *Ophionereis* n. sp. (Echinodermata: Ophiuroidea) a la vida cavernícola en el sistema anquihalino El Aerolito, Cozumel.

## TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**Maestro en Ciencias**  
(BIOLOGÍA MARINA)

Presenta

**BIÓL. FRANCISCO MÁRQUEZ BORRÁS**

Directores de Tesis: DR. FRANCISCO ALONSO SOLÍS MARÍN  
DR. LUIS MANUEL MEJÍA ORTÍZ

Comité tutorial: DRA. VIVIANNE SOLÍS WEISS  
DRA. ELVA GUADALUPE ESCOBAR BRIONES  
DR. ALFREDO LAGUARDA FIGUERAS

Ciudad de México, marzo 2018

## Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México

Al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo económico durante mis estudios de maestría (Beca: 746189)

A mis tutores:

Dr. Francisco Alonso Solís Marín

Dr. Luis Mejía Ortiz

A los integrantes que completan el Jurado de Examen de Grado:

Dra. Vivianne Solís Weiss

Dra. Elva Guadalupe Escobar Briones

Dr. Alfredo Laguarda Figueras

*Inspect every piece of pseudoscience and you will find a security blanket, a thumb to suck, a skirt to hold. What does the scientist have to offer in exchange? Uncertainty! Insecurity!*

Isaac Asimov

*If the absence of natural selection is, as Lewontin said, a taxonomic dream, then cave organisms are a nightmare*

David Culver

## **A mis padres**

In memoriam:

*A Dago, con tu muerte entendí cabalmente el significado de "mi hermano del alma", porque contigo se fue un pedazo de la mía*

## AGRADECIMIENTOS

A mi papa y mi mama por permitirme tener una maravillosa vida y por darme la oportunidad de lograr este objetivo con su apoyo en todos los sentidos posibles, por sus incontables enseñanzas en la teoría y la práctica día a día. A ustedes les dedico cada logro de mi vida con todo mi cariño y admiración. A mi hermana Ale por soportarme y siempre estar dispuesta a ayudarme, por mostrarme el camino de la biología y por su permanente compañía. A los tres les agradezco por participar de forma incuantificable en mi formación como persona y como universitario, nutriéndome con esas acaloradas charlas matutinas y viajeras.

Gracias a Laura por acompañarme a lo largo de todo este proceso, por escucharme, aconsejarme y apoyarme. Por compartir conmigo su sabiduría y animarme; por las buenas experiencias y por las no tan buenas, pero aun así enriquecedoras, por todo lo vivido hasta este punto en nuestras vidas y por lo que nos espera.

A Iván, Les y Chava por estar siempre disponibles a ayudar en su muy particular forma; especialmente a Lesly por su ayuda en el diseño de las láminas presentadas en este trabajo. Gracias a Essau Salinas (Dago), quien de una u otra forma siempre me impulsará a lograr mis metas, y gracias a quien descubrí la importancia de tantas cosas de esta vida.

Doy gracias a Lilí por esas charlas inteligentes (y las que no lo son tanto), por su valioso apoyo, paciencia y compañía en momentos complicados, por compartir su vasta sabiduría e inteligencia conmigo. Sé que seguiremos formando parte de la vida del otro de una u otra forma. Gracias por tu amistad.

Lalo, Erik y Rulo (Q.E.P.D), gracias por seguir compartiendo vivencias y el crecimiento que cada uno ha tenido a lo largo de estos más de diez años.

A mis tutores el Dr. Francisco Solís y el Dr. Mejía, quienes a pesar de sus apretadas agendas siempre tuvieron tiempo para darme sus sabios consejos y observaciones así como por compartir momentos de esparcimiento y risas. A ambos también les agradezco por abrirme las puertas de sus laboratorios y de la Colección Nacional de Equinodermos Ma. Elena Caso Muñoz, lugares en donde realicé este trabajo; así como por facilitarme las herramientas, recursos y muestras para llevar a cabo este proyecto. A ambos también agradezco la confianza, su apoyo y el enseñarme la gran valía de una rama de la ciencia tan criticada en estos días de avances tecnológicos como es la taxonomía. Sin duda fui afortunado en coincidir con sendos investigadores y mejores

personas que compartieron conmigo el conocimiento respectivo a esta profesión en tan diversos ámbitos.

Un especial agradecimiento a los miembros de mi comité tutor por sus aportes a lo largo del desarrollo de este trabajo así como al personal del PCML, Diana, Chantal, Gaby, Lupita y Yazmin por su disposición y apoyo en cuestiones burocráticas.

Durante mi desarrollo como espeleobiólogo fueron importantes German Yañez y Fernando Calderón, por su valioso apoyo en este proyecto, particularmente por compartir su amplio conocimiento sobre las cuevas de Cozumel y por compartir sus observaciones y experiencias conmigo. A Germán especialmente por instruirme en el espeleobuceo y por su permanente curiosidad para apoyar este tipo de proyectos.

A Guadalupe Bribiesca, Quetzalli Hernández, Tania Pineda y Rebeca Granja por su inconmensurable apoyo y paciencia para guiarme en el camino de los ofiuos.

Con respecto al apoyo técnico agradezco a la M. en C. Yolanda Ornelas (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM) y a la M. en C. Berenit Mendoza (Instituto de Biología) por su asistencia con la toma de fotografías de Microscopía Electrónica de Barrido (MEB). A la Biól. Susana Guzmán Gómez del laboratorio de microscopía y fotografía de la biodiversidad encargada del área de fotografía multifocal, por participar en este proyecto capacitándome y apoyándome durante las sesiones de microscopía.

Por su valioso apoyo en el desarrollo de las pruebas ópticas realizadas quiero agradecer al Dr. Juan Hernández Cordero, al Q. Miguel Canseco, al Dr. Amado Velázquez y a la Dra. Ana Martínez del Instituto de Investigaciones Materiales. Especialmente a Juan y Amado agradezco por la buena onda, la actitud y su disponibilidad para enriquecer este proyecto.

A Arodi Farrera y Efraín Luna por su valioso apoyo con los análisis de morfometría geométrica. Especialmente a Arodi por introducirme a esa herramienta tan útil.

Este trabajo se logró también gracias al gran equipo de trabajo del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos, principalmente a la M. en C. Alicia Duran, a Gío, Noé, Carlos, Itzel, Ana, Alex, Caro, Andrea y Tay.



# Contenido

AGRADECIMIENTOS.....	6
RESUMEN .....	10
ABSTRACT .....	11
I. INTRODUCCIÓN .....	12
1. Marco teórico.....	13
a. Equinodermos .....	13
b. Clase Ophiuroidea .....	14
c. El género <i>Ophionereis</i> Lütken, 1859 .....	21
d. <i>Ophionereis reticulata</i> (Say, 1825) .....	22
e. Vida en cuevas.....	24
f. Sistemas anquihalinos.....	25
2. Antecedentes .....	27
a. Fauna cavernícola acuática .....	27
b. Equinodermos en ambientes cavernícolas .....	29
II. HIPÓTESIS.....	31
III. OBJETIVOS .....	31
1. General.....	31
2. Específicos .....	31
IV. ÁREA DE ESTUDIO .....	31
V. MATERIAL Y MÉTODO .....	33
1. Corroboración taxonómica .....	33
2. Reconocimiento de caracteres a utilizar .....	34
3. Comparación de caracteres morfológicos .....	35
a. Análisis morfométricos.....	35
b. Morfología interna .....	36
c. Comparación de microestructuras.....	38
d. Pruebas ópticas .....	41
4. Caracterización de pigmentos.....	42
5. Integración de resultados.....	43
VI. RESULTADOS .....	43
1. Sistemática .....	44

a.	Comparación de morfología externa .....	47
2.	Reconocimiento y comparación de caracteres .....	49
a.	Análisis morfométricos.....	49
b.	Morfología interna .....	52
3.	Caracterización de pigmentos.....	98
4.	Integración de resultados.....	99
VII.	DISCUSIÓN.....	101
1.	Morfología externa .....	101
2.	Análisis morfométricos.....	104
3.	Morfología interna .....	112
4.	Propiedades ópticas .....	120
5.	Caracterización de pigmentos.....	122
6.	Adaptaciones.....	124
VIII.	CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS A FUTURO .....	129
IX.	BIBLIOGRAFÍA.....	131
X.	ANEXOS .....	149

## RESUMEN

Los organismos cavernícolas han sido objeto del interés de biólogos evolutivos a lo largo de la historia por su extraña morfología, dada la carencia de taxones obviamente emparentados, por su distribución tan particular y por sus ciclos de vida. La morfología tan particular de los organismos cavernícolas responde en algunos casos a la adaptación de los animales a las condiciones ambientales únicas de este tipo de ecosistemas. Este trabajo constituye el primer estudio exhaustivo de la morfología de un ofiuoideo cavernícola, desde un enfoque adaptativo. El estudio buscó identificar la existencia de adaptaciones morfológicas a la vida en cuevas en *Ophionereis* n. sp., una especie de ofiuoideo habitante del sistema anquihalino El Aerolito. Para ello se reconocieron y compararon caracteres morfológicos relevantes para la identificación de adaptaciones a la vida en cuevas, para lo cual se utilizaron ejemplares de *O. reticulata* como punto de comparación. Los resultados indican que los organismos cavernícolas del género *Ophionereis* presentan brazos elongados y tallas mayores que sus congéneres arrecifales. Además, los organismos de *Ophionereis* n. sp. presentan estereoma menos desarrollado y más poroso, lo cual, entre otras cosas implica la pérdida de microlentes en las placas dorsales de los brazos. Los resultados sugieren que las adaptaciones morfológicas a la vida cavernícola observadas en los ejemplares estudiados, son tanto progresivas como regresivas. Asimismo, los caracteres morfológicos observados en los organismos cavernícolas, sugieren su distinción como una nueva especie para la ciencia, lo cual corrobora lo propuesto por otros trabajos realizados sobre dicha especie a nivel molecular. Finalmente, a futuro se propone someter a prueba el supuesto de que los organismos cavernícolas se encuentran sujetos a una presión selectiva dada por la escasez de alimento en el sistema anquihalino El Aerolito, lo cual permitirá confirmar algunos de los resultados obtenidos en este estudio.

## ABSTRACT

Due to their peculiar morphology, the lack of obviously related taxa, and because of their distinctive geographic distribution and life cycles, cave-dwelling organisms have been the research subject of evolutionary biologists throughout history. Such unique morphology of cave-dwelling organisms responds in some cases to the adaptation of animals to the also unique environmental conditions of these ecosystems. This work constitutes the first exhaustive study of a cave dwelling brittle star from an adaptive approach. The aim of this work was to identify the existence of morphological adaptations to cave life in *Ophionereis* n. sp., an ophiuroid species inhabiting the anchialine system El Aerolito. To achieve this, morphological characters relevant to identify cave life adaptations were recognized and compared, using *O. reticulata* specimens as reference. Here we report a remarkable arm elongation in the cave dwelling species of *Ophionereis* as well as larger sizes than their reef congeners. In addition, the *Ophionereis* n. sp. organisms have a less developed and more porous stereom which, among other things, involves the loss of microlenses in the dorsal arm plates. The results suggest that cave-dwelling organisms present morphological cave adaptations, both progressive and regressive. Likewise, the peculiar morphological traits of cave dwelling organisms suggest their distinction as a new species, corroborating what has been proposed in other studies with molecular characters. Finally, it would be advisable to test the assumption that the cave-dwelling organisms are under a selective pressure due to the scarcity of food in El Aerolito anchialine system, which will confirm some of the results obtained in this study.

## I. INTRODUCCIÓN

La evolución de los organismos cavernícolas ha fascinado a los científicos desde su descubrimiento; en primera instancia por la morfología tan peculiar de los organismos y por la naturaleza única de estos ecosistemas; pero más recientemente el interés ha surgido porque su historia evolutiva nos ofrece la posibilidad de hacer predicciones sobre patrones genéticos y morfológicos desde un enfoque evolutivo (Culver *et al.*, 1995; Gibert & Deharveng, 2002). Como resultado de lo anterior, el conocimiento respecto a muchos de estos organismos se ha ampliado notablemente (Rintelen *et al.*, 2010). No obstante, aún falta mucho por conocer sobre las particularidades de las especies cavernícolas, por ejemplo en cuanto a su morfología, su origen, su distribución, sus ciclos de vida y su conducta.

La isla de Cozumel, ubicada en el estado de Quintana Roo, comparte muchas características de formación geológica con la Península de Yucatán (Yañez-Mendoza *et al.*, 2007). La composición de su superficie es básicamente de roca caliza (sedimentos arrecifales del Oligoceno-Cuaternario) y debido al transporte del agua hacia el mar y al incremento en su corrosividad (producto del contacto con la materia orgánica), es común en esa región la presencia de cenotes y ríos subterráneos formados por la disolución de la matriz porosa de la roca (Beddows, 2003; Ford & Williams, 2007; Yañez-Mendoza *et al.*, 2007; Collins *et al.*, 2015). Estas formaciones geológicas presentan espeleotemas (depósitos minerales secundarios), estructuras que indican fases vadosas e inundadas en la historia de las cuevas (Iliffe & Bishop, 2007; Stinnesbeck *et al.*, 2018).

En los últimos años, el interés por conocer lo que hay en estos inhóspitos sitios, así como el constante avance en las tecnologías y técnicas de exploración, ha resultado en interesantes hallazgos (Iliffe, 1993; Álvarez *et al.*, 2015). Desde 1984 se han descrito más de 400 nuevas especies de organismos endémicos de sistemas anquihalinos (Iliffe & Kornicker, 2009).

La cueva El Aerolito, ubicada en la Isla de Cozumel en el caribe mexicano, es un lugar con una gran diversidad faunística (Calderón-Gutiérrez *et al.*, 2017). Este sistema presenta una particularidad con respecto a la composición faunística: está dominada por equinodermos (Calderón-Gutiérrez *et al.*, 2014), rasgo que la distingue de la mayoría de cuevas de México y del mundo, en las cuales hay una gran dominancia de crustáceos (Sket, 1999; Iliffe & Kornicker, 2009; Mejía-Ortiz, 2010; Pérez-Moreno *et al.*, 2016).

La importancia de estos ecosistemas no radica únicamente en la vida silvestre que los habita, sino que también constituyen la principal fuente de agua para poblaciones aledañas de la actualidad y del pasado (Beddows *et al.*, 2007; Yañez-Mendoza *et al.*, 2007). Es por lo anterior que resulta importante la conservación de estos sistemas, lo cual se dificulta al considerar que en muchos casos el interés económico supera la búsqueda de un aprovechamiento sustentable (Salazar-Vallejo *et al.*, 1993; Iliffe & Bishop, 2007; Pérez-Moreno *et al.*, 2016). Además, en la Península de Yucatán, la mayoría de las cuevas han sido exploradas con fines turísticos, debido a su carácter único en el mundo (Sket, 1996; Penn, 2015); lo cual incrementa las posibilidades de perturbar estos ecosistemas y por tanto a la fauna que los habita.

## 1. Marco teórico

### a. Equinodermos

Los equinodermos son un grupo de animales deuterostomados caracterizados por tener un celoma bien desarrollado, un esqueleto compuesto por carbonato de calcio (Kokorin *et al.*, 2014) en su forma mineral (calcita derivada del mesodermo en forma de monocristal) (Donnay & Pawson, 1969; Kokorin *et al.*, 2014) y simetría pentaradial secundaria. Presentan un sistema vascular acuífero originado del celoma, cuya manifestación externa son los podios ambulacrales. Dentro del phylum Echinodermata se identifican cinco clases: Crinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea, Echinoidea y Holothuroidea (Brusca *et al.*, 2016). Dentro de este phylum se reconocen más de 7,000 especies vivas y 13,000 fósiles (Hendler *et al.*, 1995; Pawson, 2007; Zhang, 2011; Brusca *et al.*, 2016).

El sistema vascular acuífero de los equinodermos está integrado por una serie de canales y reservorios, que en conjunto con los osículos del endoesqueleto conforman un sistema hidráulico que interviene en el transporte interno y el intercambio gaseoso, así como en la eliminación de residuos (Nichols, 1971; Bamford, 1982). Mediante acción hidráulica se mueven los podios ambulacrales, los cuales tienen funciones variables (locomoción, intercambio gaseoso, alimentación, fijación a sustrato y recepción sensorial) según la clase y los hábitos de los organismos. El sistema vascular acuífero se comunica con el exterior a través de pequeños poros en la madreporita y en el interior del mismo se encuentra un líquido semejante al agua de mar, excepto por la presencia de compuestos

orgánicos (tales como proteínas y iones potasio en altas concentraciones) llamados celomocitos (Brusca & Brusca, 2003; Hickman *et al.*, 2008).

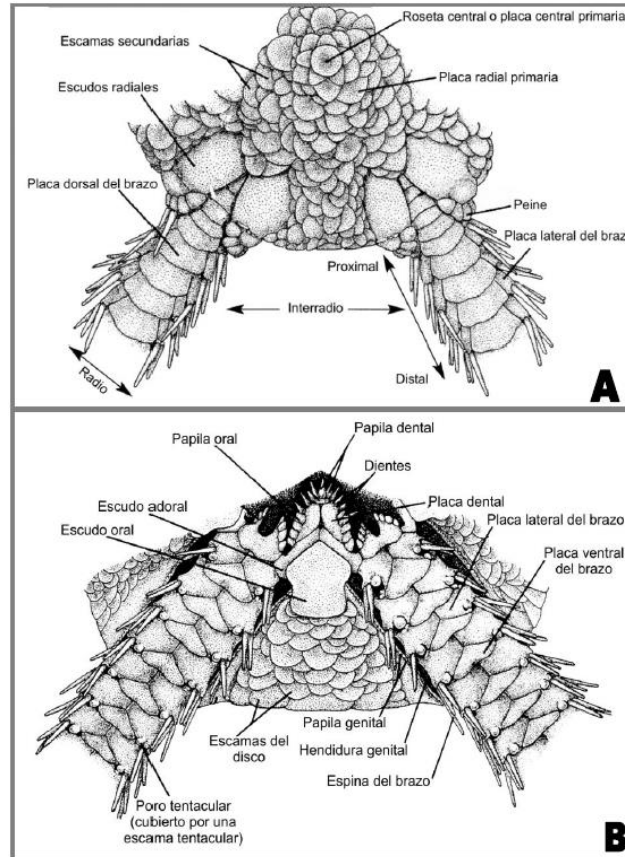
Se considera, de manera general, que los equinodermos son organismos estrictamente marinos y estenohalinos (Booolootian, 1966). Sin embargo, se conocen cerca de 38 especies que habitan aguas salobres (Talbot & Lawrence, 2002). Se cree que este número es tan bajo debido a la deficiente osmoregulación que presentan los equinodermos, a su falta de un órgano excretor diferenciado, a sus respuestas a salinidades bajas, a la permeabilidad de sus tejidos así como al hecho de que el fluido celómico es usualmente isosmótico con respecto al medio (Binyon, 1972). A pesar de las dificultades mencionadas, se encuentran equinodermos que habitan ecosistemas con gamas de salinidad que van desde las 7 hasta 60ups, aunque no se conoce ningún endemismo en estos casos (Turner & Meyer, 1980; Aronson & Harms, 1985; Jangoux & Lawrence, 1987; Thomas *et al.*, 1992; Martínez-García *et al.*, 2009).

#### b. Clase Ophiuroidea

Constituye la clase más diversa dentro del Phylum con cerca de 2100 especies descritas (Woolley *et al.*, 2016; Stöhr *et al.*, 2017). El nombre “ophiuroidea” se deriva del griego *ophis* “serpiente” y *oura* “cola”, por sus brazos tan delgados y en forma de serpiente y por la capacidad que tienen de enrollarlos. Incluye a las estrellas canasta y a las estrellas quebradizas.

Los organismos de esta clase se caracterizan por presentar un cuerpo central en forma de disco, que por lo general se distingue claramente de los brazos, los cuales son largos, flexibles y articulados, lo que los convierte en el principal medio para la locomoción. En la parte dorsal del disco se encuentran los escudos radiales y los diversos tipos de ornamentaciones (escamas, placas, gránulos y/o espinas). En la parte ventral del disco se observan las mandíbulas compuestas por escudos orales y adorales, papilas orales, dentales y dientes (Fig.1). La mayoría de especies de ofiuroideos son de hábitos nocturnos, por lo cual permanecen ocultos debajo de rocas o en grietas durante el día como mecanismo de defensa ante depredadores diurnos (Hendler, 1984b); esto se asocia con la fototaxis negativa que los caracteriza y que explica su rápida reacción a la presencia de una fuente de luz (Hendler, 1984a). Se ha propuesto que dicha reactividad sea el resultado de la acción de un complejo sistema de nervios y células reactivas a la luz, ubicados en todo el cuerpo de los organismos (Sumner-Rooney *et al.*, 2018). La

depredación ha sido considerada como el principal factor que ha guiado a la evolución de hábitos nocturnos así como al desarrollo de defensas morfológicas y químicas (Birkeland, 1989). Estos organismos se encuentran en todos los océanos, desde la zona intermareal hasta grandes profundidades (Stöhr *et al.*, 2012).

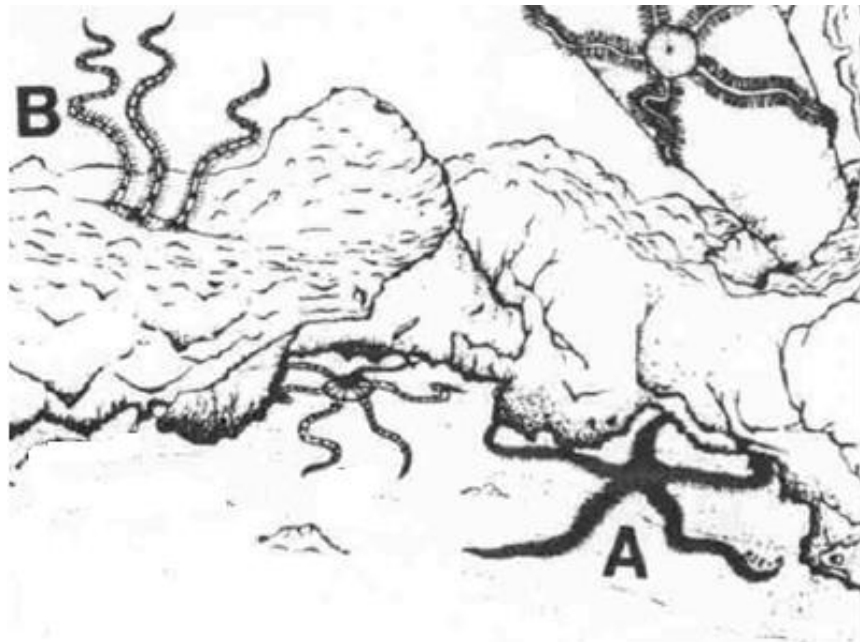


**Figura 1.** Principales características morfológicas de un ofiuoideo. A) Vista dorsal y B) Vista ventral (tomada de Pineda, 2013).

Si bien se reconoce que la mayoría de los organismos pertenecientes a esta clase puede sustentarse con más de un tipo de alimento (Fontaine, 1965; Pearson & Gage, 1984; Harris *et al.*, 2009) y empleando más de un método, se pueden reconocer dos grandes grupos de acuerdo al tipo de alimento principal; por un lado están aquellos animales que se alimentan de organismos macroscópicos, los cuales utilizan los brazos para atrapar a sus presas, por lo cual presentan espinas y podios ambulacrales cortos (Morin, 1998; O'Hara & Byrne, 2017). Este tipo de animales son categorizados como carnívoros. De acuerdo a la clasificación de Warner (1982) los ofiuoideos depredadores y carnívoros se encuentran en las siguientes familias: Asteronychidae, Ophiacanthidae, Ophi dermatidae, Ophiolepididae y Ophiomyxidae. En otro subgrupo se encuentran los



organismos micrófagos, que pueden ser suspensívoros o detritívoros (Fig. 2) (Amphiuridae, Ophionereididae, Ophiocomidae y Ophiotrichidae); en estos animales los órganos más importantes en la captura de alimento son los podios ambulacrales y las espinas, asociadas ambas estructuras a glándulas productoras de mucus (Warner, 1982; Stöhr *et al.*, 2012). Además de las dos categorías mencionadas, algunas especies utilizan mecanismos de alimentación adicionales, tales como la asimilación de nutrientes disueltos en el agua a través de la piel, e incluso se han reportado especies carroñeras (Hendler *et al.*, 1995). Esta clasificación encuentra sustento al analizar las estructuras involucradas en el procesamiento del alimento, ya que los dientes de estos animales presentan una estructura compuesta del estereoma (la cual consiste en una región base fenestrada de manera uniforme y la región distal no perforada) en organismos micrófagos, mientras que en organismos carnívoros el arreglo del estereoma de los dientes es uniformemente fenestrado (Murakami, 1963; Medeiros-Bergen, 1996), aunque también hay algunas excepciones con patrones intermedios (Brogger *et al.*, 2015).

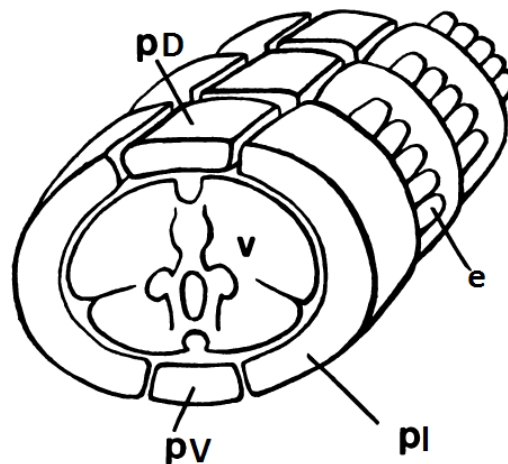


**Figura 2.** Esquema que muestra los dos tipos de alimentación micrófaga; A. detritívoro, B. Suspensívoro (modificada de Birkeland, 1988).

Los brazos de los organismos de esta clase se componen de placas dorsales, ventrales y laterales, todas ellas alrededor de vértebras. A las placas laterales se encuentran asociadas espinas de diferentes tamaños y formas; de similar variedad son el

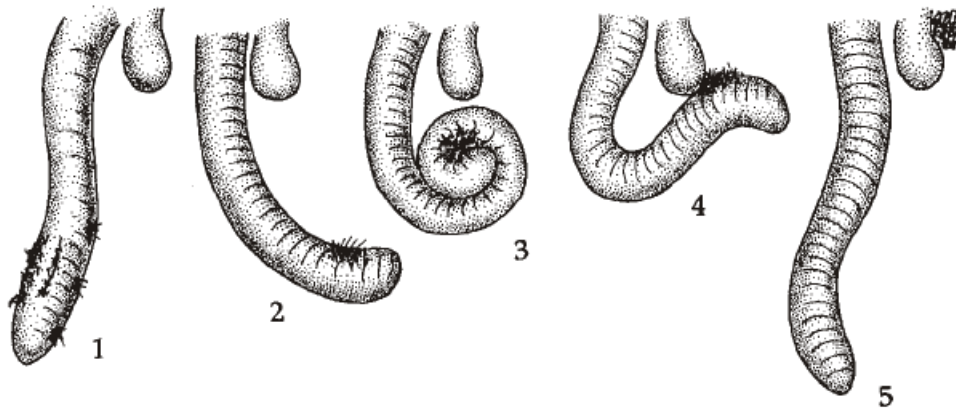
número de escamas tentaculares y podios (Fig. 3); la presencia de vértebras esqueléticas en el brazo minimiza el celoma en los brazos. Con excepción de los podios ambulacrales todas las estructuras mencionadas anteriormente forman parte del esqueleto, formadas fundamentalmente de  $\text{CaCO}_3$ , con pequeñas cantidades de  $\text{MgCO}_3$  y cuya unidad celular son los osteocitos, los cuales cumplen un papel importante en la distribución de nutrientes en el cuerpo (Ferguson, 1982). Cada placa es porosa, con una red laberíntica tridimensional de espacios internos llamada estereoma, compuesta de calcita rica en magnesio; al tejido que se encuentra en los espacios del estereoma se le llama estroma (Hendler, 1987).

Las vértebras presentan similitud en forma y función (de soporte) a los huesos que integran la columna de los vertebrados, mismos a los que deben su nombre. Por otro lado, la forma de las placas dorsal y ventral es un carácter importante en la distinción de especies y en algunos casos de géneros. En el caso particular de la placa ventral, representa además un rasgo evolutivo de gran relevancia, al ser una autapomorfía de los ofiuroides en comparación con la clase Asteroidea en la cual dicha placa está ausente, lo cual deja el surco ambulacral desprotegido (Martynov, 2010). Por su parte las placas laterales presentan una morfología característica en cada taxón; además de constituir la base de las espinas, que son estructuras presentes en todas las especies de ofiuroides, lo cual es prueba de su gran importancia funcional tanto en la locomoción como en la alimentación y protección de estos organismos (Thuy & Stöhr, 2011).



**Figura 3.** Anatomía general del brazo de un ofiuideo. Representación esquemática del corte transversal de un brazo, señalando las distintas placas. pD = placa dorsal, pV = placa ventral v = vértebra, pl = placa lateral (modificada de LeClair & LaBarbera, 1997).

El sistema vascular acuífero de los ofiuroideos se caracteriza por presentar la madreporita en la cara oral del disco central, esta se encuentra unida al canal anular mediante el canal pétreo; el canal anular a su vez, se ramifica hacia los cinco canales radiales y en un anillo de ambulacros bucales alrededor de la boca. Los podios ambulacrales de los ofiuroideos carecen de ventosas (a diferencia de otras clases de este phylum), en cambio son estructuras digitiformes muy flexibles que producen grandes cantidades de mucosa (Brusca & Brusca, 2003). Al no presentar ventosas su función principal difiere a la de otros equinodermos; en este grupo son utilizados como órganos excavadores y sensoriales, además de cumplir funciones en el intercambio gaseoso y la alimentación. Cada podio tentacular es una estructura tubular de tejido conectivo forrado internamente por fibras musculares longitudinales; pueden encontrarse expuestos a través de un poro ubicado entre la placa lateral y ventral (Woodley, 1967); cada poro está cubierto por una escama tentacular, la cual cumple un papel fundamental en la alimentación de algunos de estos organismos (Fig. 4) (Curtis *et al.*, 2008; Hickman *et al.*, 2008).



**Figura 4.** Secuencia de los movimientos de un podio que pasa el alimento hacia la boca haciendo que una escama tentacular adyacente lo reúna y recoja (modificada de Brusca & Brusca, 2003).

Como se mencionó, las especies suspensívoras capturan el alimento con las espinas y los podios, estructuras que están cubiertas de mucosa. Existen diversas estrategias para obtener el alimento, que incluyen atrapar el alimento con las espinas, con una red de mucosa entre estas o bien con los podios. La principal diferencia (además de la obvia) entre estos tipos de captura de alimento es la forma en la que se transporta el bolo hacia la boca (Woodley, 1967). Se ha observado que el arreglo de los podios varía

según sea la intensidad del flujo de partículas. Por todo lo anterior es claro que el arreglo de los podios, las características de espinas y escamas tentaculares y la presencia de mucosa le permiten al organismo obtener un bolo alimenticio heterogéneo en cuanto al tamaño de partículas que lo integran. Finalmente, la selección del alimento se realiza en la boca mediante el uso de los podios bucales, mediante los cuales se elige las partículas de menor tamaño para su trituración en las mandíbulas (Fontaine, 1965; Pentreath, 1970; Woodley, 1975).

Durante mucho tiempo se consideró como un hecho que los equinodermos carecían de órganos sensoriales especializados asociados a la percepción de luz y que esta función era desempeñada de manera general por elementos dérmicos (Millot, 1975; Salvini-Plaweni & Mayr, 1977). Sin embargo, algunos estudios aportaron evidencias que hacían dudar al respecto, tales como el cambio de color en relación con la intensidad de luz en *Ophiocoma wendtii* o variaciones en la sensibilidad a estímulos lumínicos según su intensidad y longitud de onda (Stubbs, 1982; Hendler, 1984a; Moore & Cobb, 1985). El descubrimiento de estructuras especializadas para esta función en algunos equinodermos llevó a pensar que al menos para los asteroideos y holoturoideos los receptores primarios eran no especializados (ojos rabdoméricos) (Hendler, 1987; Moore & Cobb, 1985).

En 1987 Gordon Hendler describió un sistema fotoreceptor en *Ophiocoma wendtii*, asociado a las placas esqueléticas que integran los brazos, mismo que cumple la función de un ojo compuesto. Este sistema está integrado por tres elementos básicos:

- Microlentes ubicados en las regiones superficiales de las placas dorsales (especialmente en el centro de las mismas) y laterales. Estos microlentes son modificaciones del estereoma (40-70  $\mu\text{m}$  en placas de 4.5 mm) y se encuentran rodeados de poros, constituyendo la única región transparente del estereoma. Maximizan la transmisión de luz hacia el estroma, eliminan aberración y birrefringencia (Aizenberg *et al.*, 2001). También llamados trabéculas periféricas expandidas.
- Cromatóforos dentro del estereoma que migran para regular la intensidad de luz que llega a los microlentes. Los poros juegan un papel importante en esta migración.
- Paquetes nerviosos en la dermis de los brazos, específicamente por debajo de los microlentes a 50 micrómetros. Estos funcionarían como receptores primarios. Estos paquetes nerviosos se encuentran distribuidos en una extensa

y compleja red en todo cuerpo de los organismos (Sumner-Rooney *et al.*, 2018).

Se ha observado que los microlentes no están presentes en todas las especies de ofiuroideos, hasta ahora se han observado en especies de los géneros *Amphiura*, *Ophiocoma* y *Ophiopsila*, aunque en la mayoría de las especies no se ha comprobado la función como parte de un sistema fotoreceptor. La información morfológica coincide con la obtenida de análisis moleculares, lo cual confirma la habilidad de los ofiuroideos de percibir la luz en cuanto a su intensidad y dirección, por lo cual constituye en sentido estricto un sistema fotoreceptor (Delroisse *et al.*, 2016). La presencia de estas estructuras también ha sido relacionada con la capacidad de emitir luz de algunas especies, por lo que organismos bioluminiscentes presentan dichas estructuras en comparación con sus congéneres no bioluminiscentes (Deheyn *et al.*, 2015).

Adicionalmente se sabe que en aquellas regiones de los brazos que se encuentran más expuestas a la luz, la fotosensibilidad es mayor (Stubbs, 1982). Además, cuando los cromatóforos se encuentran dentro del estereoma, más lejos de la epidermis, los organismos son más sensibles, alterándose con intensidades menores de luz que cuando los cromatóforos están en la superficie de las placas (Hendler, 1984a; Cobb, 1990).

Recientemente se han incrementado los estudios que abordan la existencia de sistemas fotoreceptores en especies de equinodermos actuales y fósiles (Johnsen, 1997; Ullrich-Lüter *et al.*, 2013; Delroisse *et al.*, 2014; Garm & Nilsson, 2014; Gorzelak *et al.*, 2014; Kokorin *et al.*, 2014; Vinogradova *et al.*, 2016; Petie *et al.*, 2016; Garm, 2017; Gorzelak *et al.*, 2017; Sumner-Rooney *et al.*, 2018). Dichos trabajos han confirmado la importancia del esqueleto en el funcionamiento del sistema fotoreceptor. Además, dado que el origen de estas estructuras se remonta al Cretácico temprano en más de una clase de equinodermos, este grupo de animales constituye uno de los primeros grupos de deuterostomados en los que ocurrió la evolución de ojos (Gorzelak *et al.*, 2017).

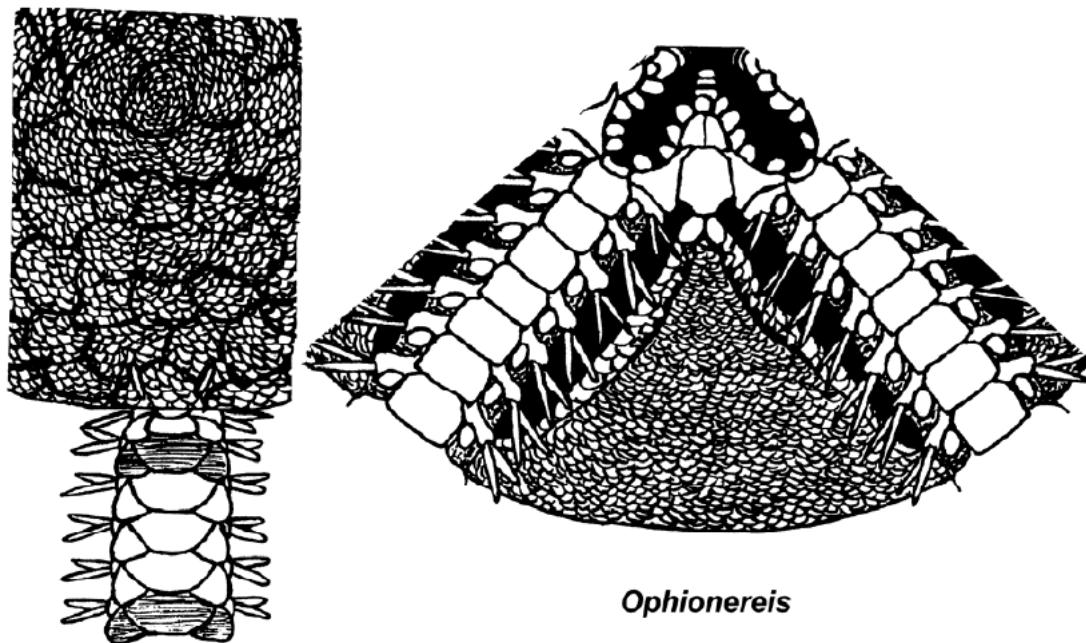
Se ha propuesto que a pesar de la complejidad del sistema fotoreceptor, las trabéculas periféricas expandidas no actúan como microlentes, por lo cual en realidad se trataría de un sistema extraocular con capacidad visual (Sumner-Rooney *et al.*, 2018). Según esta propuesta, los microlentes son adaptaciones estructurales relacionadas con la actividad de los cromatóforos, que maximizan la separación entre estos, lo que potencia el cambio de color debido a la migración y cambio en tamaño de los cromatóforos (Sumner-Rooney *et al.*, 2018).

Como ya se mencionó el sistema fotoreceptor incluye como elementos principales cromatóforos y microlentes (Hendler, 1987). En relación con lo anterior, diversos estudios han investigado los pigmentos presentes en organismos de distintas clases de equinodermos (Johnsen, 1997; Ullrich-Lüter *et al.*, 2013; Delroisse *et al.*, 2014; Delroisse *et al.*, 2016). Dichos estudios han resaltado la importancia de conocer los pigmentos presentes en los equinodermos, así como su origen y función (Maoka, 2011). Además, el estudio de las propiedades ópticas de las placas calcáreas, ha llevado a descubrimientos importantes respectivos a la transmitancia diferencial de la luz en dichas placas, asociado a distintos aspectos ecológicos (Deheyn *et al.*, 2015).

### c. El género *Ophionereis* Lütken, 1859

*Ophionereis* Lütken, 1859: 115.

*Ophionereis*.- Lyman, 1882: 160-161.



**Figura 5.** Ilustración de caracteres generales de importancia taxonómica del género *Ophionereis* (modificada de Pomory, 2007).

Los organismos de este género presentan un disco cubierto de escamas planas y pequeñas que varían en tamaño, las cuales suelen ser redondas y sobrepuestas entre sí. Boca con cinco mandíbulas, escudos orales grandes y hexagonales; cuatro o cinco pares

de papilas orales triangulares y cuatro o cinco dientes triangulares. Una escama tentacular alargada, placa aboral con una placa accesoria y tres espinas lisas (cuatro en algunas especies) (modificada de Lyman, 1882) (Fig.5).

Las especies del género presentan un desarrollo planctónico, lecitotrófico de tipo dos, el cual se caracteriza por presentar dos estados larvarios, ophioplutei y vitellaria. Selvakumaraswamy & Byrne (2004) proponen que la evolución a una larva lecitotrófica en *Ophionereis* pudo haber implicado la producción de huevos más grandes, una reducción en el tiempo de metamorfosis y una pérdida de estructuras alimenticias en los estados larvarios. La especie tipo del género, *Ophionereis reticulata*, presenta un patrón reproductivo anual, con un evento de desove en las estaciones cálidas (usualmente verano), al igual que la mayoría de las especies. También existen especies con desarrollo directo dentro del género y una especie con desarrollo planctotrófico (Yokoyama *et al.*, 2008). Las especies de este género habitan en su totalidad, aguas someras, en concordancia con el patrón generalizado de la familia Ophionereididae (Bribiesca-Contreras *et al.*, 2017).

#### d. *Ophionereis reticulata* (Say, 1825)

*Diagnosis* (modificada de Say, 1825): Disco pentagonal, con ángulos redondeados y lados cóncavos, finamente escamoso, de color amarillo, reticulado con motas oscuras; brazos amarillentos, anillados con motas oscuras; separados y delgados; dorso (de los brazos) con una serie de placas semi-cuadradas transversales, delgadas hacia las puntas y una serie de placas más pequeñas (placas accesorias) a cada lado por encima de la primera serie de espinas; lado ventral con una serie de placas cuadradas, con ángulos redondeados, los lados terminales más o menos profundamente deprimidos; y una sola serie de escamas ovaladas a cada lado de las placas: espinas en series de tres, casi iguales, mucho más largas que la mitad del diámetro transversal de los brazos. Diámetro del disco 11.4 mm (hasta 15 mm según Hendler *et al.*, 1995; Pomory, 2007, y más de 15 mm según Thomas, 1973). Se ha reportado que los organismos alcanzan la madurez a los dos años de vida, lo cual usualmente coincide con diámetros del disco cercanos a los 7.5 mm (Yokoyama & Amaral, 2011). A pesar de existir factores que afectan este tipo de inferencias entre la edad/madurez de los organismos y el diámetro del disco, son bastante confiables en ofiuroideos y su correlación se ha comprobado en otras especies (Mortensen, 1927; Muus, 1981; Gage, 1990a; Gage, 1990b; Martynov *et al.*, 2015; Ravelo

*et al.*, 2017). Longitud de los brazos cercana a 82 mm (más de 120 mm según Hendler *et al.*, 1995). De 7 a 5 veces el diámetro del disco (Tommasi, 1970).

Tommasi (1970) agrega que los organismos de esta especie presentan escudos radiales pequeños, bien separados por una o dos escamas grandes, con forma de cuña, placas primarias difícilmente discernibles en adultos. Las espinas son lisas, comprimidas, de punta roma; la espina de en medio es la más larga. Una escama tentacular cubre completamente cada poro y los podios ambulacrales son blancos.

En la descripción original de la especie no hay mayor información respectiva al aparato bucal. En trabajos más recientes se menciona como característica la presencia de mandíbulas con ocho papilas orales (el primer diente visible entre el par de papilas proximales), escudos orales ovales o semiovales, borde de hendiduras branquiales con una sola hilera de pequeñas papilas (Thomas, 1973). Papilas genitales presentes y desarrolladas, continuas y formando una serie que termina en la parte ventral (Clark, 1953). Sin papilas dentales, una papila apical en el ápice de la mandíbula. Un par de hendiduras branquiales en cada interrradio (Gondim *et al.*, 2013).

Los organismos de esta especie presentan las gónadas asociadas con la bursa, agregadas en los interrrios, tanto en machos como hembras. Las hembras maduras presentan ovarios voluminosos con numerosos ovocitos completamente desarrollados. Por su parte, los machos en estado de madurez sexual presentan gónadas más pequeñas (Yokoyama *et al.*, 2008).

### *Distribución*

Su distribución geográfica va desde Florida, Bermuda y a través del Mar Caribe y hasta Rio de Janeiro, Brasil (Hendler *et al.*, 1995). Se tienen reportes de organismos en México, Belice, Honduras, Costa Rica, Panamá, Colombia, Venezuela, Brasil, Cuba, Haití, República Dominicana, Puerto Rico, Bahamas y Trinidad y Tobago (Hendler *et al.*, 1995; Alvarado & Solís-Marín, 2013). En lo que se refiere a la distribución batimétrica *O. reticulata* ha sido reportada desde la zona intertidal hasta cerca de 201 m (Pawson *et al.*, 2009). Aunque existen reportes hasta 1500 m se considera que el rango batimétrico más comúnmente ocupado por los organismos de esta especie se encuentra entre los 0 y los 200 m (Lavrado & Ignacio, 2006). Los organismos de *O. reticulata* suelen habitar sustratos arenosos y es común encontrarlos refugiados bajo rocas o dentro de las grietas de los arrecifes (Hendler *et al.*, 1995).



## *Ecología*

Para alimentarse, los organismos de *O. reticulata* suelen extender dos o tres brazos por debajo de restos de coral, escondiéndolos después del amanecer. Utilizan los podios ambulacrales para escavar, mantener una corriente respiratoria y atrapar partículas de alimento así como para desplazarse (May, 1925; Millott, 1953; Hendler *et al.*, 1995). Hendler *et al.* (1995) proponen que la dieta de *O. reticulata* incluye únicamente algas verdes y diatomeas, no obstante más recientemente se ha comprobado que se trata de una especie omnívora que puede consumir poliquetos, crustáceos o incluso otros ofiuroides, por lo cual se considera que es un organismo omnívoro (Stöhr *et al.*, 2012); adicionalmente, se ha observado sedimento en los estómagos de estos organismos, el cual podría ser una fuente de energía y/o tener alguna acción mecánica durante la digestión (Yokoyama & Amaral, 2008). Si bien se ha demostrado que los podios ambulacrales no tienen la importancia en la locomoción que se observa en los asteroideos, Smith (1937) menciona que en *O. reticulata* los podios funcionan como punto de apoyo para el brazo, ajustándose a las irregularidades del sustrato en el que se encuentran; lo anterior ocurre incluso en superficies regulares.

### e. Vida en cuevas

Para su estudio, los organismos que habitan las cuevas han sido clasificados en tres grandes categorías de acuerdo a Racovitza (1907): Troglobio, un animal restringido a la vida en cuevas durante todo su ciclo de vida, presenta adaptaciones a la vida en este hábitat; trogófilo, organismo que habita principalmente cuevas pero no presenta adaptaciones a la vida en este ambiente y es capaz de estar fuera de las mismas durante al menos una parte de su ciclo de vida; y, trogloxenos, los cuales no presentan ninguna adaptación y son encontrados ocasionalmente dentro de las cuevas (Field, 2002; Culver & Pipan, 2009). Actualmente esta clasificación aplica únicamente para organismos terrestres por lo que para organismos acuáticos se utilizan términos diferentes según sea el caso, llamándolos estigobios, estigófilos y estigoxenos, que corresponden a sus contrapartes terrestres troglobios, trogófilos y trogloxenos, respectivamente (Gibert *et al.*, 1994). En este sentido, cabe mencionar que una adaptación se entiende como las características morfológicas, fisiológicas o conductuales que aumentan la adecuación de

sus portadores con respecto a configuraciones alternas de la característica. Dado que de manera general se acepta que la selección natural es el proceso que conlleva el ajuste entre la forma y la función de los organismos, esto implica las condiciones necesarias para observar su acción (variación, heredabilidad e impacto en adecuación) (Olson & Arroyo-Santos, 2015; Badyaev *et al.*, 2017).

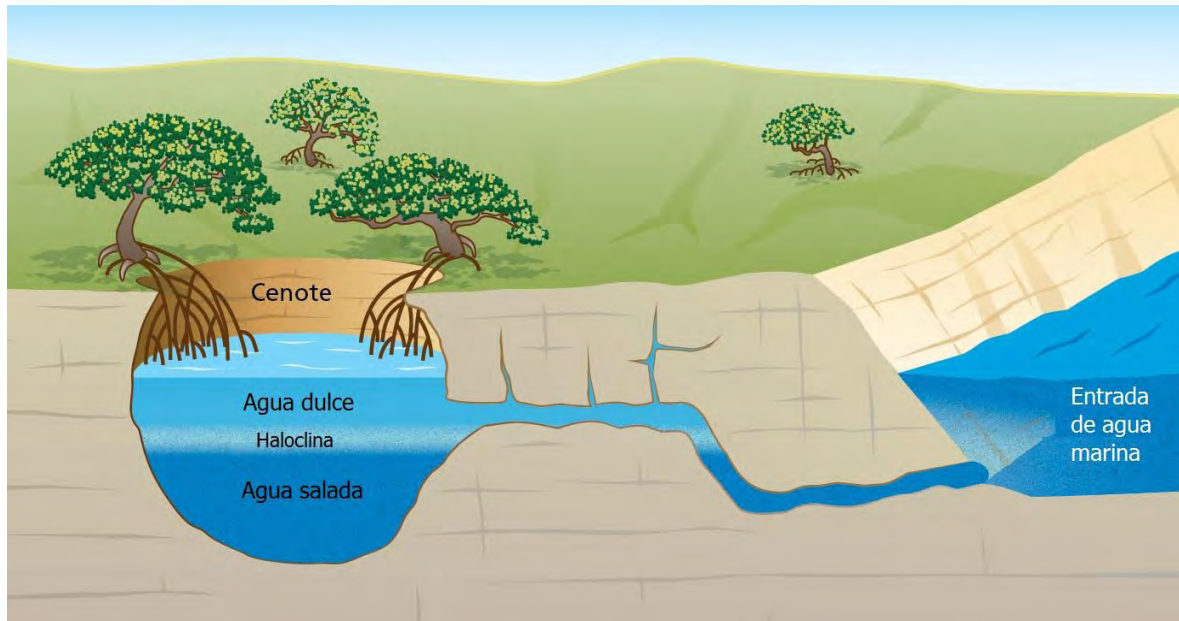
Las cuevas presentan una serie de características bióticas y abióticas que juegan un importante papel en la evolución de los organismos que las habitan (Trontelj *et al.*, 2012). Si bien estos factores se aplican para la mayoría de cuevas en el mundo, existen excepciones en uno o más aspectos.

En primer lugar, los factores físico-químicos son menos variables en ambientes cavernícolas; tal es el caso de la temperatura, velocidad de corrientes y niveles de descarga. En el caso de factores químicos se observa que el pH en las cuevas es usualmente alto (aunque puede variar según el tipo de sustrato). La concentración de oxígeno es probablemente el aspecto más variable al comparar entre distintas cuevas del mundo, probablemente dada la dependencia de diversos factores. Uno de los aspectos bióticos más importantes es la ausencia de productores primarios; por lo que (salvo por algunas bacterias quimioautótrofas) el alimento disponible proviene de fuentes externas, llevado por corrientes o entradas directas a la cueva y por percolación de agua con materia orgánica disuelta; así como por la aportación de organismos habitantes de la cueva. Un aspecto de las cuevas, bastante obvio pero no por ello menos importante, es la ausencia parcial o total de luz, que junto con los aspectos mencionados y otros más, interactúan para definir las características de los ecosistemas cavernícolas (Culver, 1982; Barr & Holsinger, 1985; Sarbu *et al.*, 1996; Sket, 1999; Illife & Bishop, 2007; Por, 2007; Pohlman, 2011; Brankovits *et al.*, 2017).

#### f. Sistemas anquihalinos

Holthius (1973) definió como sistemas anquihalinos, aquellos estanques sin conexión superficial con el mar, que contienen aguas saladas o salobres, que fluctúan con las mareas (Fig. 6). Posteriormente, este concepto fue redefinido y ampliado por Stock *et al.* (1986) para designar a todos los cuerpos de agua halina, usualmente con una exposición restringida al aire libre, siempre con conexiones subterráneas con el mar más o menos extensivas, y que muestran notables influencias marinas así como terrestres; esto separaba a los sistemas anquihalinos de las cuevas submarinas y litorales (cuevas

submarinas únicamente con agua marina). Finalmente en 2013 en un acuerdo tomado en el 2º Simposio Internacional en Sistemas Anquihalinos, se definió como un tipo de estuario subterráneo que contiene un cuerpo de agua estratificado, que puede o no estar en contacto directo con la atmósfera, y en el cual se puede encontrar biota característica (Bishop *et al.*, 2015). Esta última actualización de la definición se dio a raíz del notable incremento en el conocimiento de las características de estos ecosistemas. Actualmente este concepto continúa siendo tema de discusión entre los especialistas.



**Figura 6.** Representación gráfica de un sistema anquihalino (modificada de Berglund, 2014).

En los sistemas anquihalinos se encuentra una biota característica, compuesta principalmente por especies estigobias de origen marino (Iliffe, 1993; Sket, 1996; Iliffe & Bishop, 2007). Además, la influencia de las mareas así como la limitada mezcla turbulenta provocada por la atmósfera producen una fuerte estratificación física y química (Bishop *et al.* 2015). El origen de este tipo de ecosistemas es generalmente kárstico, por la disolución de roca; aunque los cambios en el nivel del mar durante el pleistoceno provocaron importantes modificaciones en la hidrología del karst costero, inundando muchas cuevas cercanas a la costa, por lo que el termino cueva anquihalina o sistema anquihalino no implica ningún origen definido (Ginés & Ginés, 1992; Sket, 1996; Pérez-Moreno *et al.*, 2016). En la península de Yucatán este tipo de cuevas se encuentran estratificadas con el agua dulce en la superficie seguida de una haloclina y una capa de

agua salada en la región inferior que va desde las 14 a las 35 ‰ (Iliffe, 1993; Collins *et al.*, 2015; Brankovits *et al.*, 2017).

## 2. Antecedentes

### a. Fauna cavernícola acuática

El estudio de la fauna acuática cavernícola se remonta hasta el año 4 a. C, cuando Séneca alude por primera vez a la fauna de las aguas subterráneas de manera concreta en *Los Ocho libros de cuestiones naturales*. Por su parte, la espeleología se fundó a partir de las investigaciones de Martel hacia finales del siglo XVIII, integrándose con la biología para formar una rama científica llamada bioespeleología a partir de los trabajos de Racovitza (1907) y René Jeannel (Rioja, 1956). Desde entonces el estudio de dichos ecosistemas y la vida asociada a ellos ha incrementado de manera exponencial hasta hoy en día.

El primer organismo estigobio fue descrito en 1768, en un sistema kárstico en Europa del este, se trataba de la salamandra *Proteus anguinus*. Al igual que muchos organismos cavernícolas descritos posteriormente, este anfibio presentaba rasgos muy particulares, tales como la carencia de pigmento y rasgos paedogénicos (Culver *et al.*, 1995). Desde entonces se han descrito más de 7,000 especies cavernícolas acuáticas en todo el mundo (los crustáceos son los más dominantes) (Botosaneanu, 1986) y se calcula que la diversidad total de organismos cavernícolas (hipogeos obligados, acuáticos y terrestres) oscila entre las 50 y 100,000 especies (Culver & Holsinger, 1992). En lo que se refiere a la península de Yucatán, las primeras especies estigobias fueron descritas como resultado de las expediciones de la Carnegie Institution de Washington (Creaser, 1936; Pearse, 1936; Hubbs, 1938). Por su parte, Hall (1936) realizó uno de los primeros trabajos descriptivos de las condiciones de las cuevas de la región.

Como ya se mencionó, los organismos de distintos grupos animales que habitan en cuevas inundadas de forma permanente, presentan adaptaciones convergentes que pueden ubicarlos en taxones nuevos. Por ello la fauna cavernícola constituye un modelo empírico valioso en el estudio de la evolución y las adaptaciones (Trontelj *et al.*, 2012). Las adaptaciones se pueden categorizar como morfológicas, fisiológicas y conductuales (Culver *et al.*, 1995; Iliffe & Bishop, 2007). Con respecto a las morfológicas destacan como las más comunes la elongación de apéndices ambulatorios (asociados a órganos

sensoriales en algunos casos) (Poulson, 1963; Peck, 1973; Turk, *et al.*, 1996; Mejía-Ortíz *et al.*, 2006b; Iliffe & Bishop, 2007; White & Culver, 2012; Mejía-Ortíz *et al.*, 2013<sup>a</sup>; Gonzalez *et al.*, 2017), la disminución o ausencia de estructuras cuya función pierde razón en estos ambientes anquihalinos, tales como ojos y pigmentos (Vandel, 1960; Reddell, 1981; Abele & Felgenhauer, 1985; Iliffe, 1993; Jeffery, 2001; Mejía-Ortíz & Hartnoll, 2005; Klaus *et al.*, 2013; Gonzalez *et al.*, 2017) y el desarrollo de los órganos sensoriales. Con respecto adaptaciones fisiológicas se identifica la disminución de las tasas metabólicas y de consumo de oxígeno en organismos cavernícolas (Dickson & Franz, 1980; Culver, 1982; Culver *et al.*, 1995; Mejía-Ortíz & López-Mejía, 2005; Iliffe & Bishop, 2007; Havird *et al.*, 2014) y la retención de rasgos juveniles en la etapa adulta (paedomorfosis) (Brandon, 1971; Culver, 1982; Sket, 1996; Pomory *et al.*, 2011), entre otras.

De acuerdo a las características de las adaptaciones otra forma de categorizarlas es en un contexto evolutivo, dividiéndose así en progresivas y regresivas (Wilkins, 1992). Finalmente en este sentido es pertinente mencionar que en la literatura respectiva a organismos cavernícolas también se usa el término de troglomorfismo como sinónimo de adaptación morfológica en sentido amplio; estos términos se refieren a rasgos morfológicos que están presentes en organismos cavernícolas (relacionadas con el tipo de hábitat), pero cuyo valor adaptativo únicamente se especula (Christiansen, 1965; Culver & White, 2005; Carpenter, 2016).

Dada la escasez de alimento, las tramas alimenticias de los ecosistemas cavernícolas suelen ser simples, es decir que presentan pocos niveles tróficos. En relación con lo anterior, los organismos cavernícolas suelen ser polívoros (Álvarez *et al.*, 2000; Iliffe & Bishop, 2007) y en general, los depredadores son escasos (Culver *et al.*, 1995; Gibert & Deharveng, 2002). Finalmente cabe mencionar que las especies estigobias y troglobias presentan un alto grado de endemismo como resultado de las características geomorfológicas y la historia geológica de estos ecosistemas y su efecto sobre la fauna (Barr & Holsinger, 1985; Iliffe, 1993; Christman & Culver, 2001; Mejía-Ortíz *et al.*, 2008; Iliffe & Kornicker, 2009; Pérez-Moreno *et al.*, 2016), en este sentido se ha observado que muchas de las especies cavernícolas habitan únicamente una cueva o un grupo de cuevas conectadas entre sí (Culver *et al.*, 1995; Gibert & Deharveng, 2002).

## b. Equinodermos en ambientes cavernícolas

En cuanto a los equinodermos encontrados en cuevas se identifican al menos dos especies (*Ophioderma longicauda* y *Holothuria* sp.) de dos clases diferentes que habitan el tubo de lava Corona en las Islas Canarias (García-Valdecasas, 1985; Martínez-García *et al.*, 2009). En ambos casos los organismos de dichas especies fueron recolectados de una región de la cueva llamada Túnel de la Atlántida que presenta condiciones muy similares a las marinas y que de hecho tiene una conexión directa con el mar (Wilkins *et al.*, 2009); por lo anterior, aunado a que no se ha reportado ninguna característica relacionada con el ambiente cavernícola, es muy probable que se trate de especies estigoxenas o estigófilas. Un caso similar ocurre con los fósiles de ofiuroides encontrados en ambientes cavernícolas del triásico, en una formación en Polonia, aunque cabe destacar que en esa misma cueva se reportan crinoides troglobios que pudieron haber invadido dichos ambientes en respuesta a la alta depredación de la que eran objeto (Brom *et al.*, 2015).

Recientemente se reportaron por primera vez organismos de la clase Asteroidea y Echinoidea que habitan un sistema anquihalino en una serie de estudios realizados en el área de estudio de este trabajo y otras cuevas cercanas, en la isla de Cozumel (Mejía-Ortíz *et al.*, 2005; Mejía-Ortíz *et al.*, 2006a; Mejía-Ortíz *et al.*, 2007a; Solís-Marín & Laguarda-Figuera, 2007). En algunos de estos trabajos se reportan por primera vez rasgos que podrían indicar que se trata de especies adaptadas a la vida cavernícola, tales como la despigmentación en organismos del género *Asterinides* que habitan regiones de la cueva más alejadas de la conexión con el mar (Mejía-Ortíz *et al.*, 2006a; Mejía-Ortíz *et al.*, 2007a), así como la despigmentación en el pepino de mar *Euapta lappa*. Entre otros rasgos distintivos se ha reportado el incremento en talla en organismos de los géneros *Ophionereis* y *Asterinides* así como su presencia en densidades superiores a las de los organismos habitantes de regiones arrecifales (Solís-Marín & Laguarda-Figuera, 2007).

En 2010 se describió la primera especie de equinodermo endémica de un sistema anquihalino, la estrella de mar *Copidaster cavernicola* Solís-Marín & Laguarda Figueras, 2010, en la cual se ha reportado la elongación de los brazos y el desarrollo de estructuras asociadas a fotorecepción, entre otras (Solís-Marín & Laguarda Figueras, 2010; González, 2017). Por su parte, Pomory *et al.* (2011) describieron el primer género y especie de ofiuroides endémico de un ambiente cavernícola en Bahamas (*Amphicutis stygobita*),

describiendo señales de albinismo así como un patrón diferente en los apéndices ambulatorios (Pomory *et al.*, 2011).

Los organismos del género *Ophionereis* se reportaron desde 2007 en la cueva El Aerolito, encontrándose desde 40 m hasta 800 m al interior de la cueva y en gran abundancia y densidad (Mejía-Ortíz *et al.*, 2007a; Bribiesca, 2013; Calderón-Gutiérrez, 2017). Los organismos de este género se han reportado desde los 7 hasta los 15 m de profundidad en la cueva, en regiones con salinidades cercanas a las 37ppm, asociados al sedimento o sobre rocas. Solís-Marín y Laguarda-Figueras (2007) reportaron por primera vez la presencia de rasgos relacionados con el hábitat cavernícola en los organismos de dicho género y ya ha sido propuesto como uno de equinodermos estigobios de Cozumel (Mejía-Ortíz *et al.*, 2013b).

En los últimos cinco años una serie de trabajos han permitido incrementar el conocimiento sobre los equinodermos de las cuevas de Cozumel, con reportes de nuevos rasgos que podrían indicar troglomorfismo (González, 2017), registros importantes (Hernández-Díaz *et al.*, 2013; Márquez-Borrás *et al.*, 2016; Pineda-Enríquez *et al.*, 2017) así como aspectos ecológicos (Calderón-Gutiérrez & Sánchez-Ortiz, 2012; Calderón-Gutiérrez *et al.*, 2014; Calderón-Gutiérrez *et al.*, 2017) y de taxonomía molecular (Bribiesca-Contreras *et al.*, 2013).

Recientemente se describieron dos especies de ofiuroides en cuevas submarinas con características hiposalinas en Japón. En el caso de *Ophiozonella cavernalis*, se reporta como una especie endémica de cuevas (Okanishi & Fujita, 2018), aunque la información al respecto aún es escasa.

La fragilidad de la fauna habitante de ambientes cavernícolas y el creciente impacto sobre estos ecosistemas en la península de Yucatán, hacen urgente el conocimiento de la diversidad y biología de dicha fauna. Lo anterior adquiere especial relevancia en el caso de *Ophionereis* n. sp., ya que esta especie habita un sistema anquihalino único en el mundo y la propia especie presenta rasgos particulares dentro del phylum Echinodermata en cuanto a su morfología, ecología y comportamiento, lo cual la convierte en un modelo ideal para el estudio de la fauna anquihalina desde diversos enfoques. Es así que resulta perentorio generar conocimiento sobre las cuevas y la fauna que las habitan, a fin de contribuir a su protección y a optimizar el manejo de estas. Por todo lo anterior, el presente trabajo de investigación busca aportar información respectiva a las adaptaciones morfológicas a la vida en cuevas en *Ophionereis* n. sp.

## II. HIPÓTESIS

Dado que las condiciones ambientales del sistema anquihalino promueven el desarrollo de adaptaciones en los organismos que las habitan durante un largo periodo de tiempo, los organismos de *Ophionereis* n. sp. habitantes de la cueva El Aerolito presentarán señales de adaptaciones morfológicas regresivas y progresivas.

Una hipótesis alternativa indicaría que los organismos estudiados que habitan el interior de la cueva no presentarán adaptaciones morfológicas a la vida cavernícola.

## III. OBJETIVOS

### 1. General

- Identificar la existencia de adaptaciones morfológicas a la vida en cuevas en *Ophionereis* n. sp.

### 2. Específicos

- Observar diferencias en caracteres morfológicos de importancia taxonómica en organismos del género *Ophionereis* de distintos hábitats.
- Reconocer y comparar caracteres morfológicos relevantes para la identificación de adaptaciones a la vida en cuevas.
- Describir los pigmentos presentes en los organismos cavernícolas del género *Ophionereis*.
- Discutir la relación entre la morfología de los organismos y el hábitat en que se encuentran.

## IV. ÁREA DE ESTUDIO

La isla de Cozumel se encuentra en la costa nororiental del estado de Quintana Roo, entre los 20° 48'00'' y 20° 16'12'' N, y entre los 86° 43'48'' y 87° 01'48'' W. Su territorio tiene 45 km de largo y 17 km de ancho con un área aproximada de 482 km<sup>2</sup> (Orellana *et al.*, 2007; Palafox *et al.*, 2015). Presenta un clima ligeramente distinto al resto del estado de Quintana Roo, clasificado como cálido húmedo con una temperatura media anual de 26 a 28 °C, con una precipitación anual de 1504.3 mm (Pozo *et al.*, 2011).

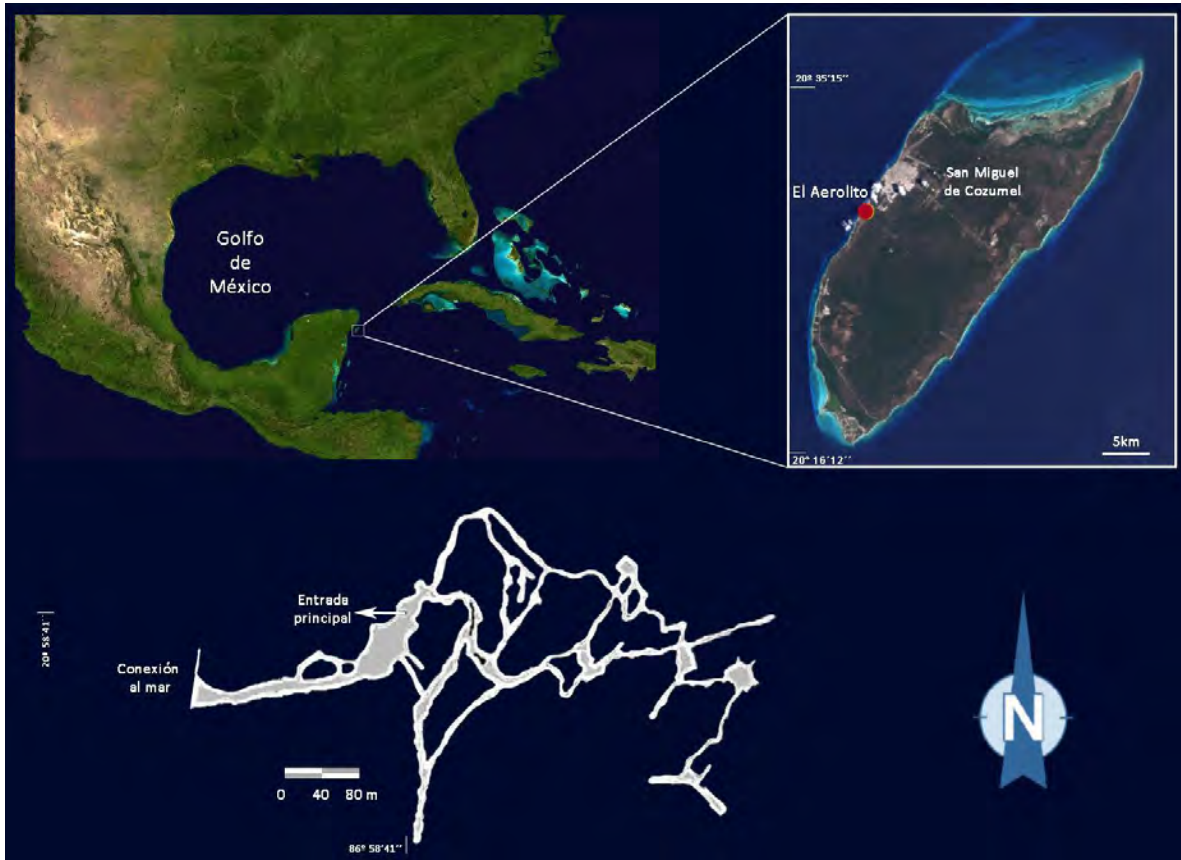


La isla de Cozumel no presenta cauces superficiales debido a sus propiedades geológicas. Se conocen más de 18 cenotes en la isla, de los cuales el cenote “El Aerolito” es uno de los más estudiados (Mejía *et al.*, 2007b). La condición insular de Cozumel provoca la presencia de un estrato de aguas halinas en la región inferior de todos los cuerpos explorados, por lo cual pueden ser considerados como sistemas anquihalinos (Yañez-Mendoza *et al.*, 2007).

#### *Cueva anquihalina El Aerolito*

Ubicada en el extremo este de la Isla de Cozumel (Fig. 7) esta cueva pertenece a un sistema (Sistema Paraíso) con alrededor de 18 km de longitud total (Mejía-Ortiz *et al.*, 2007b). Presenta una poza anquihalina o cenote (rodeada de manglar) de 71 por 21 m en la cual se encuentra la entrada principal al sistema (20° 27' 58.4" N, 86° 58' 41.2" O). La conexión con el mar Caribe se encuentra a 240 m de la entrada principal. Sus conductos fueron formados principalmente por la disolución de la roca caliza y consisten en pasajes laterales que impiden la incidencia de los rayos solares desde los 3 m de ingreso a la cueva por el cenote principal. Muestra formaciones de estalagmitas y estalactitas y también tiene columnas de la unión de estas dos formaciones. El sedimento es predominantemente limoso. Tiene una profundidad promedio de 12 m y una máxima de 27 m, con una haloclina a los 7 m. La salinidad oscila entre 15 y 37 ppt y se presentan bajas concentraciones de oxígeno disuelto (Mejía *et al.*, 2007a).

Esta cueva presenta una gran diversidad de especies, entre las cuales se encuentran: crustáceos, poliquetos, esponjas, moluscos, cnidarios y peces así como 23 especies de equinodermos de las clases Asteroidea, Echinoidea, Ophiuroidea y Holothuroidea, algunas de las cuales son endémicas (Yañez-Mendoza *et al.*, 2007; Bribiesca-Contreras *et al.*, 2013), mientras otras han sido propuestas como especies estigoxenas (González, 2017). Por lo anterior, el sistema anquihalino El Aerolito constituye una cueva única en el mundo, con la mayor diversidad y riqueza específica registrada (Calderón-Gutiérrez *et al.*, 2017).



**Figura 7.** Mapa del sistema anquihalino El Aerolito mostrando su localización (punto rojo) en la Isla de Cozumel (modificado de Mejía *et al.*, 2007a).

## V. MATERIAL Y MÉTODO

### 1. *Corroboración taxonómica*

La primera parte de este trabajo consistió en realizar un análisis general de los ejemplares con los cuales se trabajaría, esto involucra principalmente la corroboración taxonómica de los ejemplares seleccionados. En esta parte no fue necesaria la colecta de organismos ni ningún otro tipo de trabajo de campo, dado que los 105 ejemplares del género *Ophionereis* analizados ya se encontraban depositados en la Colección Nacional de Equinodermos “Dra. M. E. Caso Muñoz” del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) (Anexo 1). Estos especímenes fueron recolectados en cuatro localidades distintas, que corresponden a la región arrecifal de la Isla de Cozumel, Puerto Morelos y Akumal, así como del sistema anquihalino El Aerolito. Los organismos fueron muestreados mediante buceo autónomo

SCUBA en el periodo comprendido entre el 2011 y 2017 (Anexo 2). Para su fijación los organismos fueron previamente relajados con cloruro de magnesio ( $MgCl_2$ ) y finalmente fijados en etanol al 70%; en algunos casos los ejemplares se conservaron en seco, para lo cual simplemente fueron deshidratados a temperatura ambiente. Los organismos arrecifales utilizados en este trabajo fueron recolectados en regiones someras de no más de 12 m en arrecifes cercanos al área de estudio (2-45 km). Se corroboró su identificación mediante el uso de diversas guías y claves, así como la descripción original de la especie *Ophionereis reticulata* (Say 1825). Se realizó en primera instancia una comparación de la morfología externa a fin de identificar la variación según el hábitat del cual fueron tomados los organismos (cavernícola o arrecifal) con especial atención en los caracteres de importancia taxonómica para ofiuroides tales como: forma de los escudos orales, radiales y placas dorsales, entre otros; para lo anterior se observó cada uno de los especímenes en un microscopio estereoscópico.

## 2. Reconocimiento de caracteres a utilizar

Considerando la información existente respectiva a las adaptaciones morfológicas presentes en organismos que habitan sistemas cavernícolas y en particular, sistemas anquihalinos (ver sección *Fauna cavernícola acuática*), se procedió a definir los caracteres morfológicos sobre los cuales se enfocaría este trabajo. Dado que no existen trabajos de este tipo realizados en equinodermos y que de hecho existen muy pocos registros (y por ende estudios) de este grupo en sistemas cavernícolas, fue necesario identificar las estructuras análogas de las estrellas quebradizas a aquellas que usualmente presentan adaptaciones en otros grupos y que representan caracteres relevantes para obtener información sobre el tipo de organismo cavernícola del que se trate (estigobio, estigófilo o estigoxeno).

Una vez definidos los caracteres mencionados en el párrafo anterior, se procedió a hacer la comparación entre los organismos de las distintas localidades; dichos caracteres se mencionan a continuación, así como los aspectos tomados en cuenta para cada uno de ellos.

### 3. Comparación de caracteres morfológicos

#### a. Análisis morfométricos

Se consideraron los brazos de los ejemplares, de los cuales se obtuvo la longitud total, tomando en cuenta para ello la distancia entre la parte proximal del primer segmento hasta la parte distal del último segmento (Fig. 8); estas mediciones fueron realizadas con un Vernier digital TRUPER CALDI-6MP (Resolución 0.01 mm). Los brazos de estos organismos suelen ser utilizados como señuelo para escapar de depredadores por lo que pierden secciones de los mismos (autotomía), que posteriormente emergen de la periferia del disco al ser regenerados. Lo anterior perjudicaría cualquier interpretación sobre la longitud de los brazos, por lo cual, se omitieron aquellos brazos que presentaban rasgos de regeneración; esto fue posible debido a que este proceso deja una clara marca o cicatriz en los organismos, así como un cambio en la pigmentación (perceptible incluso en ejemplares fijados en etanol) (Yokoyama & Amaral, 2010). Aprovechando las cicatrices de regeneración mencionadas, se contabilizaron el número de brazos en regeneración de todos los ejemplares utilizados, a fin de obtener un porcentaje de brazos y organismos con estos rasgos.

También se consideraron los podios ambulacrales, de los cuales se obtuvo la longitud. Para realizar esta medición se consideraron únicamente aquellos ejemplares que fueron relajados antes de su fijación, ya que aquellos que se fijaron directamente presentan podios contraídos; las mediciones de estas estructuras se realizaron a partir de fotografías obtenidas con microscopia multifocal con un microscopio Zeiss Axio Zoom V16, con ayuda del software ZEN 2 PRO. Las imágenes fueron analizadas con ayuda del software Adobe Photoshop CC, con ayuda del cual se obtuvieron las mediciones de los podios. Se consideraron los podios bucales así como aquellos presentes en la parte proximal, media y distal de los brazos de los organismos; las mediciones se realizaron desde la parte en la que se encuentran expuestos los podios hasta la punta de los mismos. Se obtuvo la longitud de al menos cuatro podios de cada organismo en el caso de los podios bucales; para el resto de los podios se consideraron al menos tres podios de tres brazos distintos, para así obtener un promedio de largo de podios de cada organismo de cada región, datos que fueron analizados como se indica a continuación.

Tanto los datos de longitud de brazos como longitud de podios ambulacrales fueron estandarizados con el diámetro, mediante la obtención una relación entre ambas

medidas. El diámetro del disco se calculó de acuerdo al criterio de Stöhr *et al.* (2012), considerando desde el borde distal de los escudos radiales hasta el borde del interrradio opuesto.

Se realizaron análisis estadísticos (ANOVA de una vía y prueba post hoc de Tukey para variables significativas) con los datos morfométricos de brazos y podios ambulacrales para evaluar si existían diferencias entre los organismos que fueron recolectados en el área de estudio y aquellos que provienen de ambientes arrecifales; dichos análisis fueron realizados en el software STATISTICA.

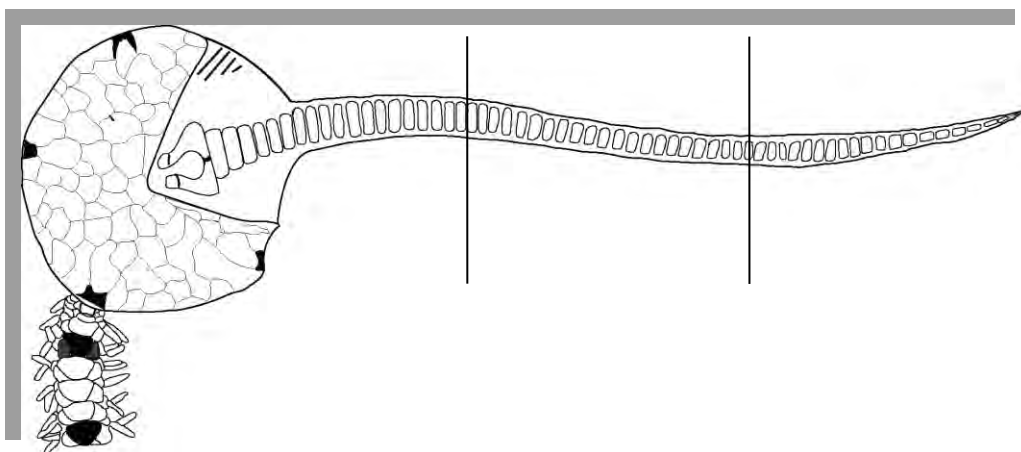
#### b. Morfología interna

Las placas que integran los brazos y el aparato bucal también fueron considerados en la comparación entre los organismos de las distintas localidades, para ello se dividieron los brazos en tres porciones iguales (proximal, media y distal) (Fig. 8) (Munday, 1993; Yokoyama & Amaral, 2010); se consideraron estas tres porciones ya que los brazos de estos organismos crecen desde la parte distal hacia el disco por lo que las placas distales (usualmente más largas) están menos desarrolladas que las proximales (Stöhr, 2005). A fin de observar la variación a lo largo del brazo, se extrajeron un par de segmentos de cada porción: proximal (no incorporado al disco), media y distal, de los cuales se aislaron las placas que los integran para su observación en microscopia electrónica de barrido (MEB). Asimismo, se evaluó la variación entre organismos de distintas tallas, por lo que se obtuvieron placas de ejemplares chicos, medianos y grandes. Se corroboró que los ejemplares medianos y grandes correspondieran a organismos maduros sexualmente, esto se realizó mediante el registro de presencia o ausencia de gónadas. Mediante la realización de una prueba piloto se definieron las particularidades de esta sección del método. Para aislar las placas calcáreas se utilizó una solución de hipoclorito de sodio al 5% (NaClO), con lo cual se eliminó el tejido blando. En general, la desintegración del tejido blando del brazo se completó dentro de las primeras dos horas tras haberlo sumergido en la solución, aunque esto varió según el tamaño del ejemplar, la sección a la que perteneciera el segmento y la forma en la que el ejemplar estuviera conservado. Las placas desarticuladas fueron enjuagadas primero en agua corriente y posteriormente en agua MilliQ, cada lavado se repitió tres veces. Finalmente se realizaron tres lavados con alcohol absoluto para remover cualquier resto de cloro y prevenir la formación de precipitados en las placas. Después de enjuagarlas, las placas se dejaron secar a

temperatura ambiente protegiendo las muestras para evitar su contaminación, a continuación se realizó el montaje en etiquetas de carbón, previamente colocadas en porta-muestras de aluminio (Electron Microscopy Sciences, IACSA) para examinarlas en MEB en un JEOL JSM-6360 LV SEM (ICML, UNAM) y en un Hitachi SU1510 (Instituto de Biología, UNAM). Todas las placas fueron colocadas en la misma posición en la que se encuentran en los organismos, para obtener las imágenes de la cara externa de las mismas; se prestó especial atención en colocar las placas de manera completamente horizontal para evitar obtener análisis erróneos debidos al ángulo con el que las placas fueran fotografiadas.

Se obtuvieron fotografías de las placas dorsal, ventral, lateral, así como de escamas tentaculares, espinas y placas accesorias (todas estas placas forman parte de los brazos de estos organismos como ya se ha mencionado); en el caso de las placas laterales y dorsales se realizaron fotografías adicionales: de la placa lateral se obtuvieron imágenes de una placa izquierda y una derecha en vista horizontal así como una en vista lateral de la placa derecha a fin de distinguir la articulación de las espinas; también se obtuvieron fotografías de la cara interna de estas placas. En lo que respecta a las placas dorsales se realizó un acercamiento a 700x en la región central de las mismas para observar con mayor detalle la estructura y entramado del estereoma; se prestó especial atención en las estructuras similares a las reportadas en otras especies como trabéculas periféricas expandidas, cuya función se asocia al sistema fotoreceptor en ofiuroideos y que de aquí en más se nombrarán microlentes en el presente trabajo. De esta forma se consideraron seis placas, de tres regiones del brazo, de tres organismos de distintas tallas para cada una de las cuatro localidades (Anexo 3).

En el caso de las placas que integran el aparato bucal se realizó el mismo método utilizado para las placas de los brazos, con lo cual se obtuvieron las fotografías de los dientes, escamas del disco, placas orales, placas dentales así como de escudos orales, adorales y radiales; en todos los casos se obtuvieron fotografías de la cara interna y externa de organismos cavernícolas y arrecifales.



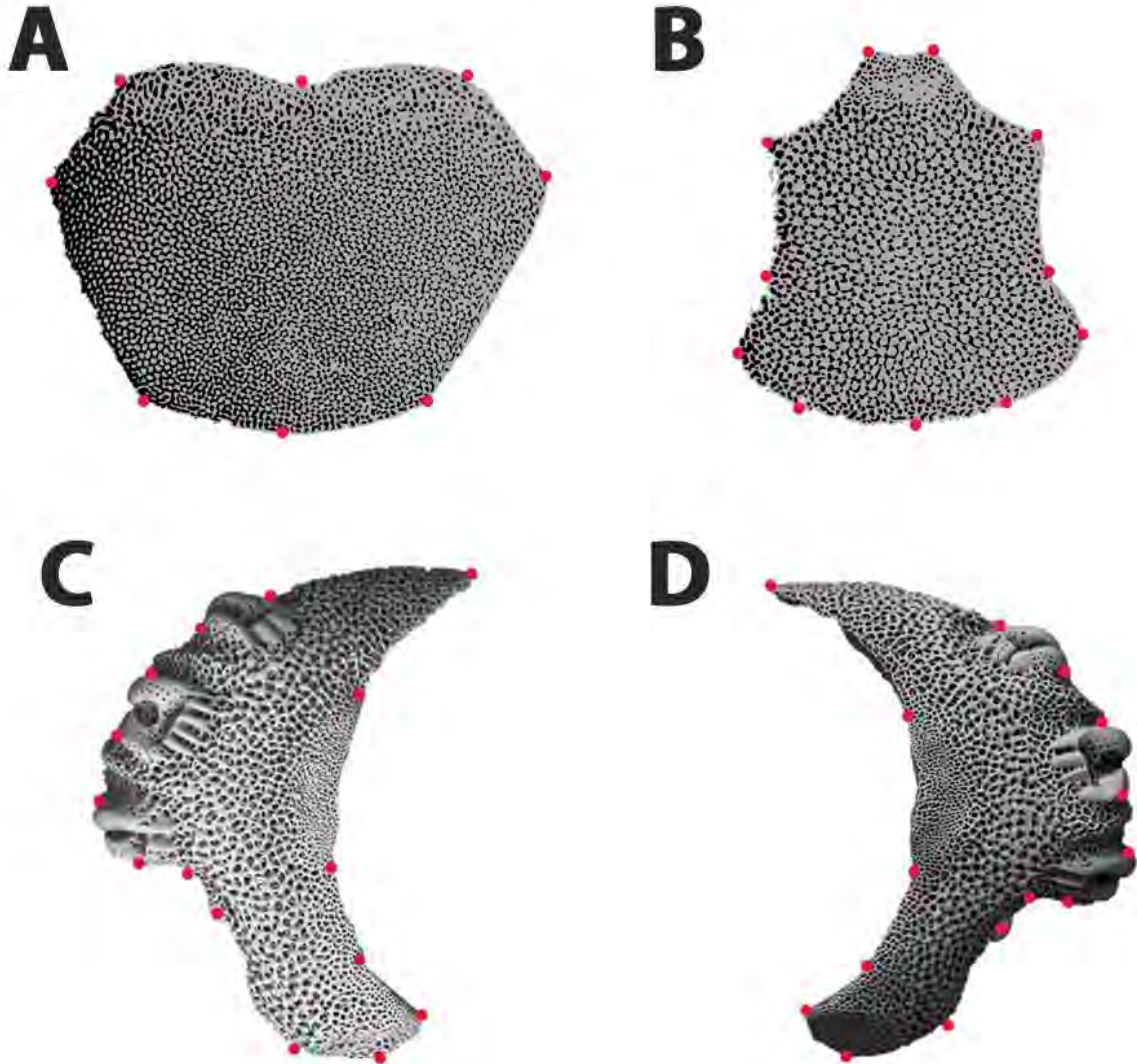
**Figura 8.** Representación esquemática de un organismo del género *Ophionereis* indicando el acomodo de los segmentos. Las líneas indican la división de los brazos en regiones proximal, media y distal (de izquierda a derecha).

### c. Comparación de microestructuras

Para realizar la comparación de las placas dorsales, laterales (vista horizontal) y ventrales, se utilizaron análisis de morfometría geométrica (MG); para esto, en primera instancia, se colocaron *Landmarks* (LM) de acuerdo al protocolo definido para cada placa en el complejo de software tps en cada una de las fotografías obtenidas previamente (Fig. 9); las imágenes se agruparon en archivos .tps mediante el software tpsUtil v. 1.74 (Rohlf, 2008) y los LM se digitalizaron con el software tpsDIG v. 2.30 (Rohlf, 2008). En el caso de las placas ventrales y laterales se colocaron abanicos de referencia en el software MakeFan8 para colocar los LM en los contornos correspondientes. Se realizaron análisis de estadística univariada (Procrustes ANOVA) y multivariada (MANOVA y análisis de variación canónica (CVA)) a fin de evaluar diferencias acorde a tres aspectos: la variación serial de los brazos (regiones proximal, media y distal de un mismo ejemplar/brazo), la variación por ontogenia (ejemplares de distintas tallas, ~6 mm, ~12 mm y +13 mm) y la variación relacionada con el hábitat de los organismos (arrecifal o cavernícola). Se realizaron tanto ANOVA como MANOVA ya que aunque el análisis de Procrustes ANOVA permite realizar la prueba de hipótesis, este asume variación isotrópica en la configuración de LM, estableciendo la significancia estadística de los efectos con una prueba paramétrica F de Goodall's y un valor permutacional de p; mientras que el modelo no isotrópico de MANOVA no está limitado por dicho supuesto (Klingenberg *et al.*, 2002).

Para evaluar la significancia del CVA se realizaron pruebas de permutaciones de distancias de a pares (10 000 iteraciones). Para los análisis estadísticos se utilizó el

software MorphoJ v. 2.0 (Klingenberg, 2011), para lo cual se realizó en primer lugar un ajuste generalizado de Procrustes (GPA, Rohlf & Slice, 1990) a fin de eliminar los efectos de traslación, rotación y escala.



**Figura 9.** Protocolo de *Landmarks* utilizado para cada placa. A. Dorsal; B. Ventral; C. Lateral izquierda; D. Lateral derecha. Los puntos rojos indican los LM.

En el caso de las placas dorsales se realizó adicionalmente un análisis de densidad de microlentes con ayuda de las fotografías obtenidas a un acercamiento de 700x de dichas placas. Para lo anterior se calculó la densidad de dichas estructuras y adicionalmente se compararon las imágenes obtenidas.

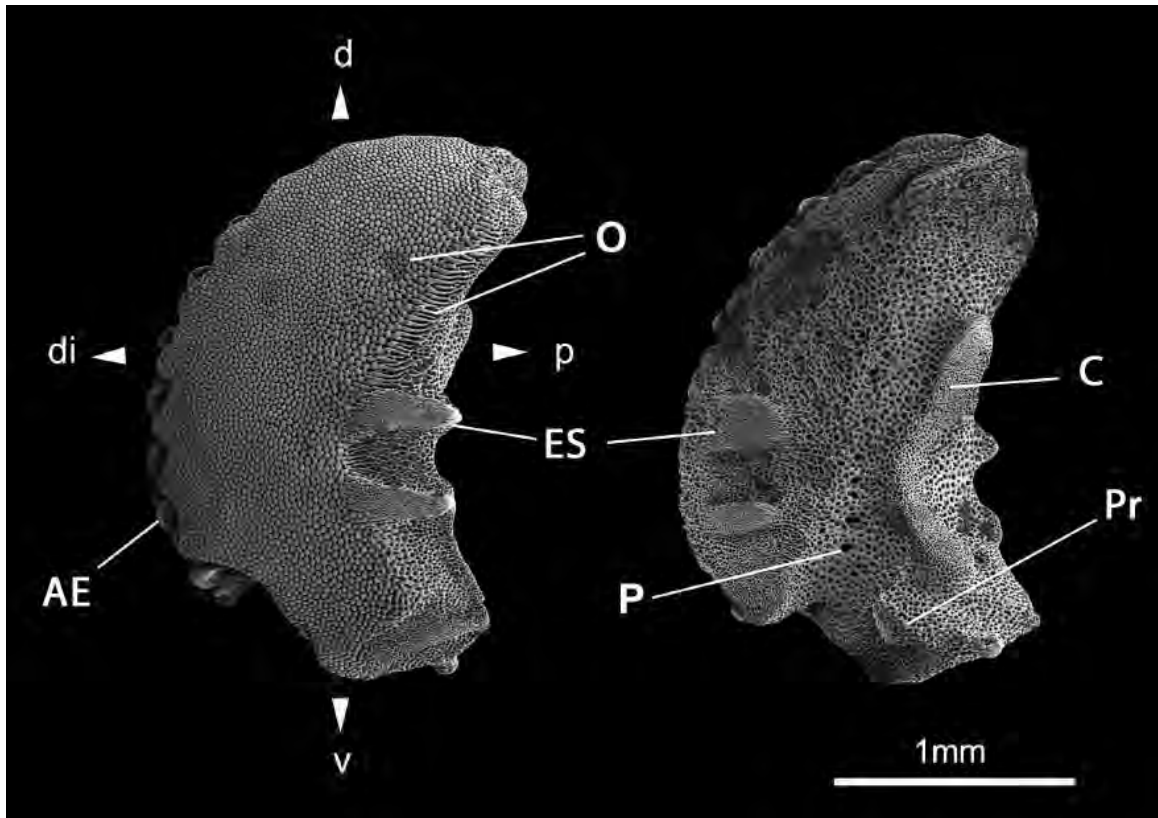
Debido a la forma de las espinas, escamas tentaculares y placas laterales (en vista lateral), estos elementos calcáreos no fueron analizados con MG, sin embargo se



realizó una comparación morfológica debido a su importancia en la alimentación de los organismos (escamas y espinas) así como a su importancia taxonómica (inserción de espinas en placas laterales). En lo respectivo a las placas del aparato bucal se realizaron también comparaciones morfológicas de cada una de las estructuras entre ejemplares de ambientes arrecifales y cavernícolas.

Para realizar la comparación de las placas laterales con otros caracteres además de la forma general de las mismas (comparada con MG) se tomaron en cuenta los caracteres ilustrados en la figura 10 y descritos a continuación:

- Ornamentación (O) del estereoma en la región interna y externa de la placa.
- Disposición y forma de las espuelas (ES) en el borde proximal, mismas que cumplen una función importante en la articulación con placas adyacentes.
- Articulación con espinas (AE) según su posición, número, tamaño y arreglo (continuas o separadas).
- Forma y arreglo de crestas (C) y protuberancias (Pr) en la cara interna de la placa (región que se articula con la vértebra y/u otras placas).
- Desarrollo, posición y arreglo de perforaciones (P) en la cara interna de las placas (relacionadas con inervación de las placas).



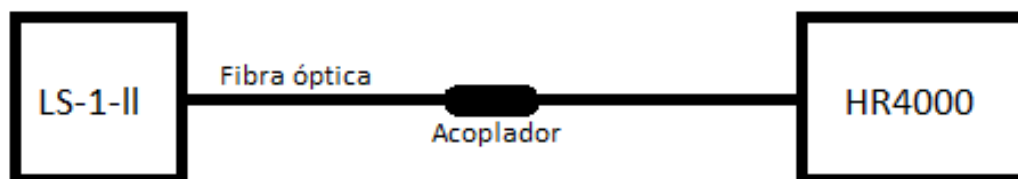
**Figura 10.** Placas laterales proximales de los brazos de *Ophioderma* sp. en su vista externa (izquierda) e interna (derecha). Se muestran las orientaciones (d: dorsal, p: proximal, v: ventral, di: distal) y los caracteres (Pr: protuberancia, P: perforación, C: cresta, O: ornamentación del estereoma, ES: espuelas, AE: articulación con espina) utilizados en este estudio (modificada de Thuy & Stöhr, 2011).

Los caracteres citados arriba fueron tomados y modificados (acorde a las características de los organismos utilizados en este trabajo) de otros estudios enfocados en la variación de las placas laterales de los brazos así como de su caracter informativo para estudios taxonómicos (Martynov, 2010; Thuy & Stöhr, 2011).

#### d. Pruebas ópticas

Adicionalmente, a fin de indagar sobre las propiedades ópticas de las placas dorsales en relación con la estructura de las mismas, se realizó una colaboración con el Instituto de Investigaciones Materiales (IIM), UNAM. Para lo anterior se aislaron placas dorsales de los brazos mediante el procedimiento previamente descrito; a continuación se colocó una placa sobre una fibra óptica de 50  $\mu\text{m}$  de manera que el haz de luz incidiera completamente sobre la placa. Con ayuda de un acoplador se unió dicha fibra óptica con

otra más de 100  $\mu\text{m}$ . Las fibras fueron colocadas de manera que el haz de luz atravesara la placa y llegara a la otra fibra minimizando la pérdida (Fig. 11). Se realizaron una serie de pruebas a fin de obtener las lecturas de todas las posiciones posibles repitiendo cada posición con tres placas diferentes y se obtuvo el promedio de cada posición. Se utilizó una fuente de luz y un espectrofotómetro Ocean Optics; los datos fueron promediados, suavizados, normalizados y analizados en el software Origin Pro 9.1.



**Figura 11.** Arreglo del experimento para las pruebas ópticas sobre placas dorsales.  
Fuente de luz blanca: LS-1-II; espectrofotómetro: HR4000.

#### 4. Caracterización de pigmentos

De manera descriptiva se realizó una estancia en la Unidad académica Cozumel de la Universidad de Quintana Roo para realizar la caracterización de pigmentos presentes en los organismos de *Ophionereis* habitantes del sistema anquihalino El Aerolito. Para lo anterior, se utilizaron seis ejemplares de *Ophionereis* n. sp. a fin de determinar la cantidad y tipo de pigmentos presentes en cuatro regiones de los organismos, 1) mitad dorsal de los brazos en su parte proximal, 2) mitad ventral de los brazos en su parte proximal, 3) región distal de los brazos y 4) superficie dorsal del disco. El método utilizado (propuesto originalmente por Needham & Brunet, 1957) asume que los carotenoides pueden ser extraídos mediante la trituration del tejido sumergido en acetona. Se realizó una primera trituration después de haber realizado la disección de los ejemplares con las muestras en tubos de ensaye cubiertos con papel aluminio; una segunda trituration se llevó al cabo 24 horas después. Transcurridas 48 horas de la primera trituration las muestras fueron centrifugadas a 150 rpm por 5 minutos. A continuación se determinó la absorbancia con un Thermo Spectronic Genesys 20 ( $\pm 0.001$  abs) de cada una de las muestras para las longitudes de onda comprendidas entre los 360nm y los 700nm. Finalmente se obtuvieron

las curvas de absorbancia para cada una de las regiones y se comparó con la información existente en la literatura respectiva a pigmentos en equinodermos y sus características ópticas, con lo cual se obtuvo una aproximación sobre el tipo de pigmentos y su posible origen.

### 5. Integración de resultados

Finalmente, se integraron todos los resultados a fin de obtener información sobre la posible adaptación de los organismos del género *Ophionereis* a la vida cavernícola mediante el análisis y discusión del impacto del hábitat en la morfología de los organismos.

## VI.RESULTADOS

Después de analizar los ejemplares utilizados en este trabajo (n= 105) se corroboró que los especímenes provenientes de ambientes arrecifales (Cozumel, Puerto Morelos y Akumal) corresponden a la especie *Ophionereis reticulata* (Say, 1825). Se encontraron al menos dos morfos en los organismos revisados provenientes del sistema anquihalino El Aerolito. El primero de ellos (*Ophionereis* n. sp. sentido estricto) coincide con la especie reportada por Bribiesca-Contreras *et al.* (2013), propuesta como una nueva especie al considerar caracteres moleculares y morfológicos (mismos que se corroboran en este trabajo); por otra parte, se observó otro morfo con características muy similares a *O. reticulata*, provenientes del sistema anquihalino, sin que cumplieran con las características suficientes para afirmar que se trata de dicha especie, por lo cual se identificaron en este trabajo como *Ophionereis* cf. *reticulata*. Debido a que dicha distinción morfológica no es tan evidente y que acorde a los análisis moleculares del trabajo de Bribiesca-Contreras *et al.* (2013), no existen caracteres diagnósticos suficientes que permitan establecer a estos dos morfos como especies diferentes, todos los ejemplares provenientes del sistema anquihalino se consideraron dentro del mismo grupo (*Ophionereis* n. sp. sentido amplio) al realizar los análisis de este estudio.

## 1. Sistemática

A continuación se presenta la clasificación de las especies revisadas en este trabajo de investigación.

**Phylum** Echinodermata Bruguière, 1791

**Clase** Ophiuroidea Gray, 1840

**Orden** Ophiurida J. Müller & Troschel, 1840

**Familia** Ophionereididae Ljungman, 1867

**Género** *Ophionereis* Lütken, 1859

*Ophionereis reticulata* (Say, 1825)

*Ophionereis* n. sp.

*Ophionereis* cf. *reticulata*

*Ophionereis* n. sp.

(Fig. 12)

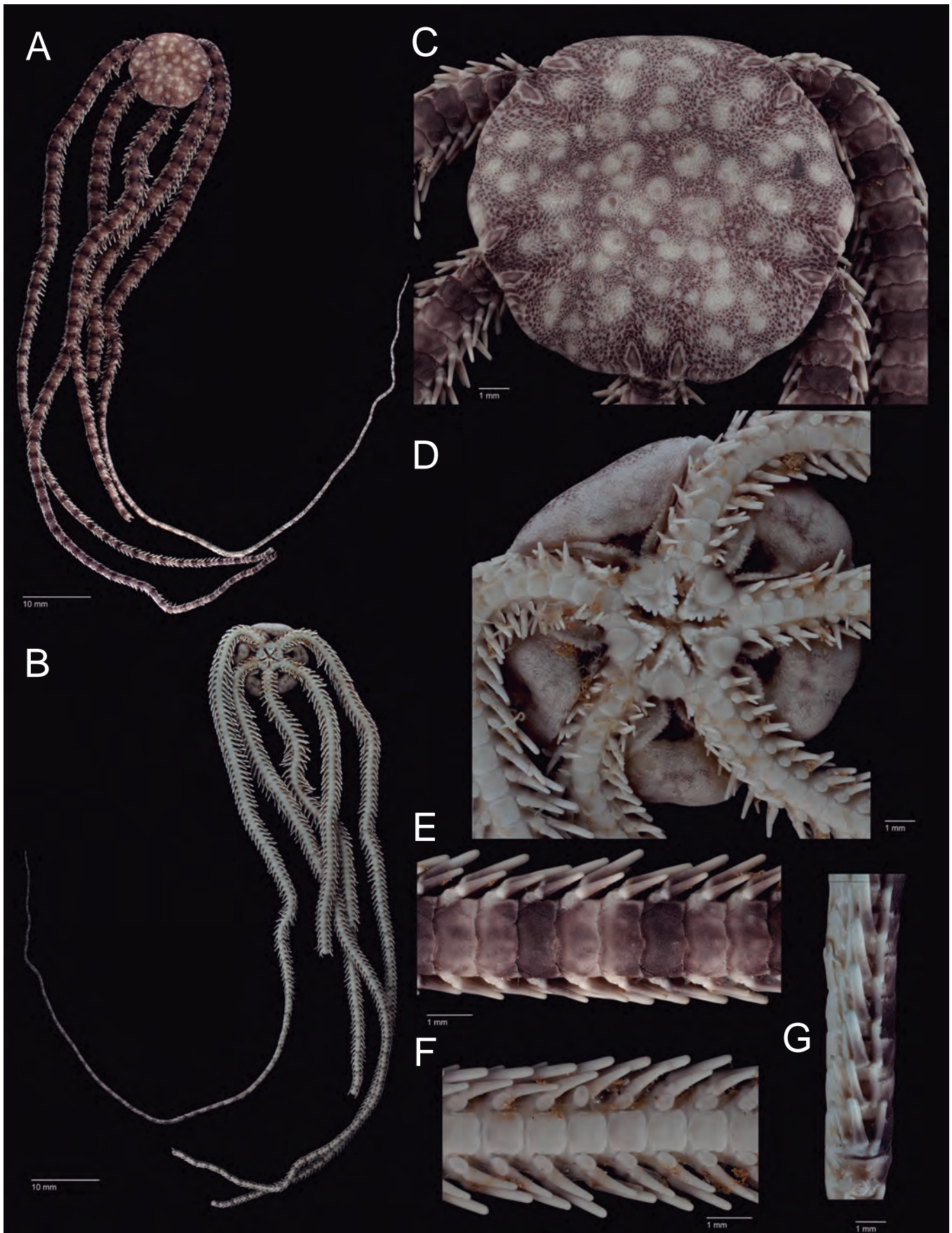
Descripción: UNAM-ICML-12635, COZ019; diámetro del disco: 11.31 mm. Borde del disco ligeramente pentagonal, con cinco brazos largos y delgados. Superficie dorsal del disco cubierta por escamas pequeñas, aplanadas y redondeadas que se superponen entre sí. Placas primarias evidentes, así como algunas secundarias (particularmente en organismos secos). Escamas del disco más grandes hacia el borde del mismo y entre los escudos radiales; una fila de cinco escamas más largas que el resto en el margen del disco, en cada región interr radial. Escudos radiales pequeños, cuya región adradial se encuentra aplanada, con la parte abradial ligeramente convexa, ángulo proximal puntiagudo y ángulo distal redondeado, casi tres veces más largos que anchos, separados radialmente por series de cinco a siete escamas más grandes que las del disco.

Superficie ventral del disco cubierta con escamas similares a las descritas para la superficie dorsal; aberturas genitales bordeadas por gránulos cónicos, redondeados y cortos, sin formar una serie, en vez de lo cual están en parches. Escudos orales romboidales, casi tan largos como anchos con lados proximales más largos que los distales; ángulo proximal agudo, ángulo distal y ángulos laterales redondeados; madreporita con pequeñas perforaciones a lo largo del borde distal. Escudos adorales separados por los escudos orales, por lo que no alcanzan a tocarse entre sí

proximalmente, aproximadamente triangulares, más anchos distalmente. Placas orales visibles, cada una con cuatro o cinco papilas orales además de una papila bucal; la papila oral más distal más larga que el resto, con forma de espina, las siguientes proximalmente son cuadrangulares o ligeramente espatuladas y la más proximal cuadrangular, siendo la más pequeña.

Placas dorsales de los brazos casi el doble de anchas que largas, con forma hexagonal, aquellas de la región distal con forma de abanico y más largas que anchas; cada placa con una cresta en la parte media del eje longitudinal; borde distal convexo, más puntiagudo hacia el centro, borde proximal cubierto por la placa precedente, bordes laterales-proximales rectos al igual que los laterales-distales los cuales están contiguos a las placas accesorias. Placas accesorias dorsales proximales casi de la mitad de largo que un segmento, haciéndose más pequeñas hacia los segmentos distales hasta desaparecer; aproximadamente triangulares con un ángulo externo redondeado. Escamas del disco cubren los primeros dos segmentos del brazo en su cara dorsal. Primeras dos placas ventrales de los brazos con bordes distales redondeados, a partir de la tercera placa con forma cuadrangular; placas laterales separan a las placas ventrales de los brazos entre sí, la región central de las placas ventrales en su borde proximal en contacto con el borde distal de la placa previa, cada una de ellas con una pequeña proyección en la parte lateral (donde se ubican los podios ambulacrales); placas ventrales distales de los brazos con forma de abanico mucho más largas que anchas. Placas laterales pequeñas, más anchas que largas, proyectándose ligeramente hacia afuera con una cresta; separadas entre sí por tejido suave.

Tres espinas en cada segmento de los brazos, robustas en la base y haciéndose más delgadas mientras se alejan de esta, terminan en una punta roma, las dos primeras placas laterales (proximalmente) con solo dos espinas cada una; la espina de en medio es la más larga y robusta, casi tan larga como dos segmentos de los brazos; la espina ventral es tan larga como un segmento, ligeramente más puntiaguda que la de en medio; la espina dorsal es la más pequeña y la más delgada con una punta más pronunciada que las otras dos espinas. Cada poro tentacular está protegido por una escama tentacular con forma ovoidal, ésta es larga, redondeada y ligeramente más larga que ancha, unida a la placa lateral; hay una pequeña placa muy delgada en la región central externa de la placa ventral, cubierta por esta última.



**Figura 12.** *Ophionereis* n. sp. A. vista dorsal; B. vista ventral; C. región aboral del disco; D. vista oral del disco; E. Placas dorsales de los brazos; F. Placas ventrales de los brazos; G. Placas laterales de los brazos.

### a. Comparación de morfología externa

Las diferencias observadas en la morfología externa entre organismos provenientes de las tres localidades arrecifales y el sistema anquihalino permitieron distinguir claramente tres morfos con características distintas; algunas de las cuales se describen a continuación.

- El patrón de coloración del disco de los organismos de *Ophionereis reticulata* se compone de un reticulado color café oscuro muy característico (que da nombre a la especie) en la superficie dorsal, grisácea y pálida; el patrón de coloración de los organismos que habitan el sistema anquihalino (*O. n. sp.* y *O. cf. reticulata*) carece del reticulado o bien este se encuentra menos definido en la mayoría de los ejemplares.
- La región ventral de los ejemplares es amarillenta en *O. reticulata* y totalmente blanca en los organismos cavernícolas. Esto se traduce en que los organismos de *Ophionereis n. sp.* presentan tejido translucido en la región de las gónadas, lo cual permite ver dichas estructuras.
- Los brazos de los ejemplares arrecifales presentan un patrón de bandeo integrado por bandas de color café oscuro sobre un fondo café claro y/o amarillento. Por su parte, los organismos que habitan el sistema anquihalino presentan el mismo patrón en la región más proximal. Sin embargo, en la región media y distal de los brazos se presenta una coloración azul sin perder el patrón de bandeo. En este sentido es importante agregar que a pesar de que todos los organismos revisados en este trabajo presentan un patrón bandeado en los brazos, en los ejemplares cavernícolas las regiones oscuras abarcan dos segmentos en los cuales las placas dorsales, dorsales accesorias, laterales y espinas presentan al menos una región con esta coloración; mientras que en los organismos arrecifales únicamente un segmento presenta la coloración oscura y las placas involucradas son dorsales y dorsales accesorias, rara vez las laterales. Finalmente, en este sentido se debe mencionar que las bandas oscuras de los brazos se presentan hasta cada ocho segmentos (con coloración clara) en ejemplares arrecifales y de tres a cinco segmentos en organismos del sistema anquihalino (detalles en Anexo 4).
- Los ejemplares cavernícolas presentan brazos notablemente más largos (este aspecto será descrito con mayor detalle más adelante).



- Placas dorsales de los brazos con forma hexagonal en organismos cavernícolas y semitrapecios en ejemplares de *O. reticulata* (este aspecto será analizado más adelante con mayor detalle).
- La forma de los escudos radiales es similar en todos los organismos revisados, con la particularidad de que ambos lados (adradial y abradial) son planos en los organismos arrecifales y en *O. cf. reticulata* mientras que en *Ophionereis* n. sp. presentan la parte abradial convexa.
- La forma de los escudos orales, presenta un borde proximal redondeado en los organismos arrecifales y en aquellos que fueron identificados como *O. cf. reticulata* provenientes del sistema anquihalino, por su parte los organismos cavernícolas identificados como *Ophionereis* n. sp. presentan ese mismo borde con la parte central que termina en punta.
- Los escudos adorales tienen forma de gota en *O. reticulata* y *Ophionereis cf. reticulata*, pero en la especie cavernícola estos son triangulares con el borde proximal recto. Además se encuentran completamente separados por los escudos orales en el caso de *O. reticulata* mientras que en los organismos cavernícolas los escudos adorales llegan a tocarse entre sí.
- La placa central es conspicua en ejemplares cavernícolas. En organismos arrecifales no es discernible, salvo en ejemplares juveniles.
- Las escamas de la superficie dorsal del disco son de mayor tamaño en los organismos cavernícolas (200 - 400  $\mu\text{m}$  de diámetro) en comparación con las de los ejemplares arrecifales (60–200  $\mu\text{m}$ ), especialmente en ejemplares de talla grande. El acomodo de dichas escamas es similar en todos los organismos, aunque el tamaño provoca que en los ejemplares cavernícolas las escamas se vean más superpuestas entre sí.
- Las papilas genitales no se observaron en ningún ejemplar de *O. reticulata* ni *O. cf. reticulata* revisado. Sin embargo si están presentes en la mayoría de los organismos de *Ophionereis* n. sp.
- Espinas dorsal y ventral de los brazos con mayor variación en ejemplares cavernícolas, en organismos arrecifales prácticamente iguales en cuanto a longitud, grosor y terminación de las mismas. Las espinas de los organismos arrecifales son en general más largas, especialmente la espina media, la cual

es robusta en ejemplares cavernícolas en comparación con los organismos arrecifales.

## 2. Reconocimiento y comparación de caracteres

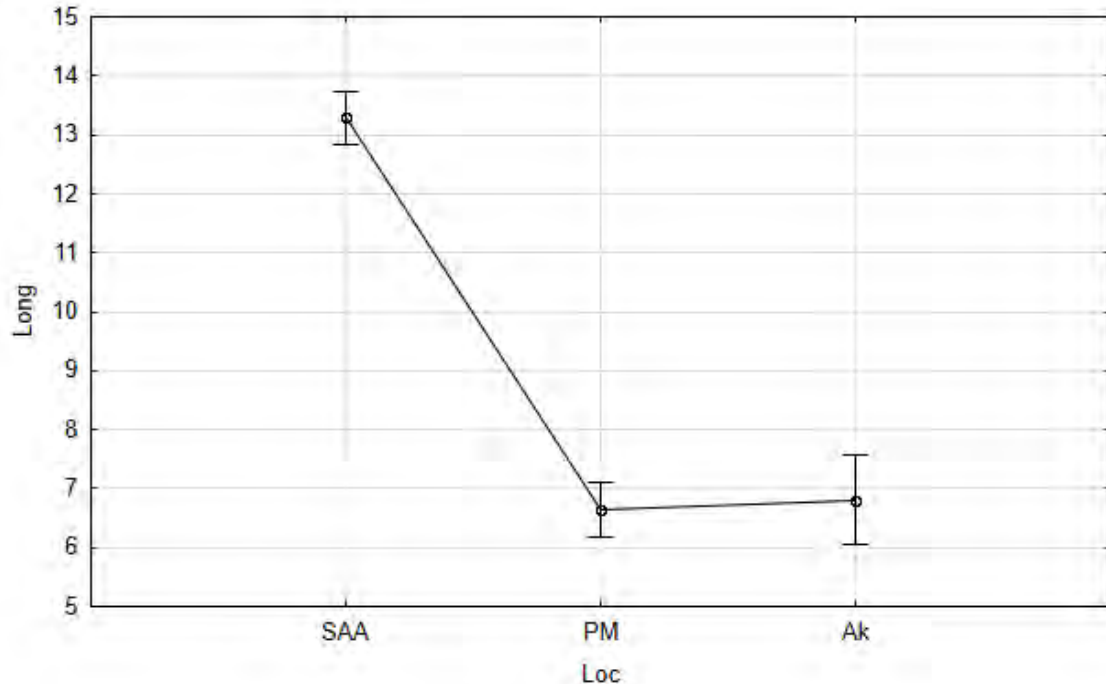
### a. Análisis morfométricos

De manera general se observó que la relación longitud de brazos/diámetro del disco oscila en los organismos de *Ophionereis reticulata* entre 5:1 y 9:1. Por su parte los ejemplares de *Ophionereis* n. sp. (sentido amplio de aquí en adelante) presentan relaciones entre 9:1 y hasta 20:1 (Tabla 1).

**Tabla 1.** Relación obtenida de dividir  $\frac{\text{Longitud de brazo}}{\text{Diámetro del disco}}$  para cada localidad. Localidad cavernícola (\*).

Localidad	Mínimo	Máximo
Puerto Morelos	5.34	8.63
Akumal	5.86	8.79
Cozumel	8.16	8.50
Sistema anquihalino*	9.04	20.09

Existen diferencias significativas en la longitud de los brazos en relación con el diámetro del disco según la localidad en la que fueron recolectados los organismos (ANOVA,  $F_{2, 103} = 241.15$ ;  $p < 0.05$ ). Al realizar las comparaciones post hoc con la prueba de Tukey HSD, observamos que el promedio de longitud es significativamente mayor en los organismos muestreados en el sistema anquihalino El Aerolito que en los provenientes de las otras dos localidades. Sin embargo, los ejemplares de Akumal no difirieron significativamente de aquellos recolectados en la región arrecifal de Puerto Morelos (Fig. 13) (Detalles en Anexo 5). De esta forma obtuvimos que los organismos cavernícolas presentan brazos con longitudes de 13.2 veces el diámetro del disco, en promedio. Al contrastar con la media de longitud de brazos de los organismos de Akumal y Puerto Morelos, que oscila valores de 6.6 veces el diámetro del disco, se identifican las diferencias.



**Figura 13.** Media de longitud de brazos en relación con la talla (Long) de ejemplares de *Ophionereis* spp. al considerar tres localidades (Loc): Sistema anquihalino El Aerolito (SAA); Puerto Morelos (PM); Akumal (Ak). (n = 45 excepto Ak n = 16). Barras verticales denotan error estándar.

Al obtener las mediciones de diámetro del disco de todos los ejemplares, a fin de estandarizar los datos de longitud de los brazos, se observó una clara tendencia en los organismos cavernícolas a presentar diámetros de disco más grandes. Por lo anterior, se procedió a realizar análisis estadísticos con dichos datos, considerando únicamente organismos adultos, acorde con el criterio detallado en Yokoyama & Amaral (2011). Lo anterior nos permitió identificar que hay diferencias significativas en el diámetro del disco según la localidad de la cual fueron obtenidos los organismos, acorde con el análisis estadístico ( $F_{1, 80} = 4.8172$ ;  $p < 0.05$ ), por lo que los ejemplares cavernícolas presentan los mayores diámetros de disco (Detalles en Anexo 6).

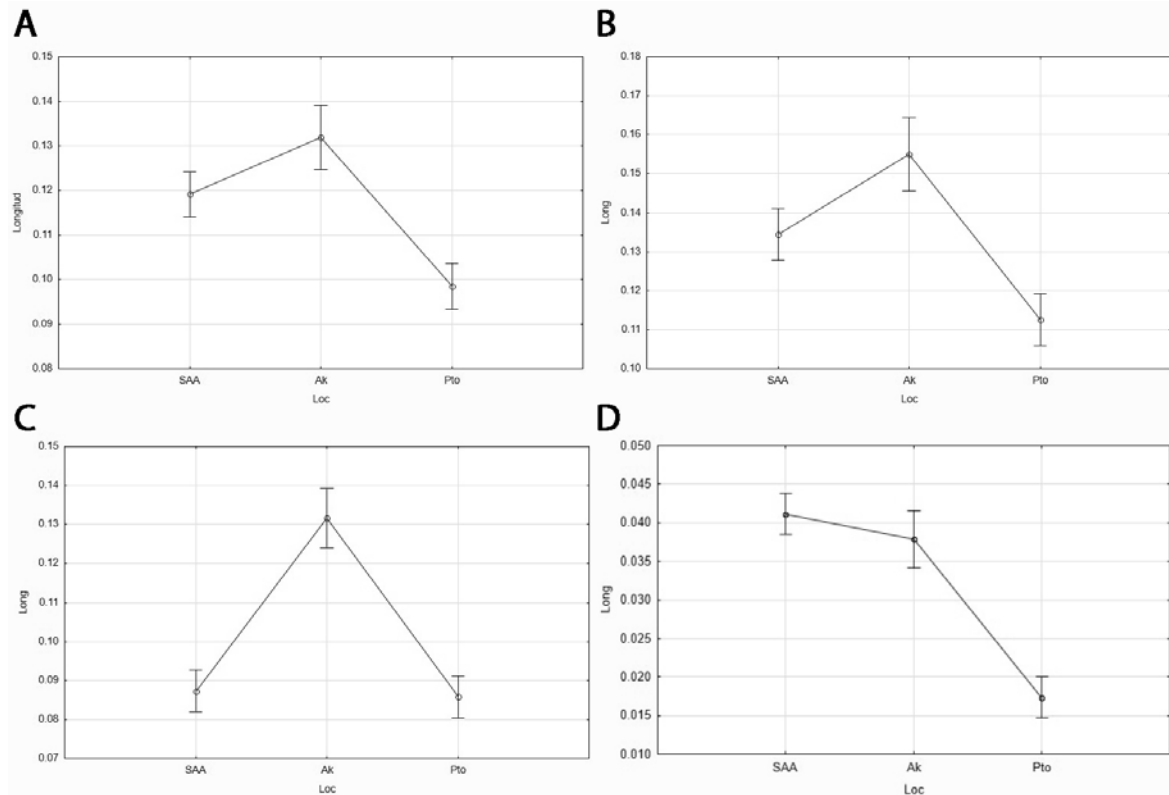
En lo que respecta a los podios ambulacrales se obtuvieron un total de 366 fotografías de microscopía multifocal, de las cuales se obtuvieron las medidas previamente descritas.

Para el caso de los podios bucales se obtuvo que los organismos provenientes de Akumal y de la cueva El Aerolito presentan podios más largos que los de los organismos provenientes de la región arrecifal de Puerto Morelos ( $F_{2, 47} = 8.2782$ ;  $p < 0.05$ ), en este

caso no se observaron diferencias significativas en la longitud de los podios bucales de organismos recolectados en las dos primeras localidades. Exactamente la misma situación se presenta al analizar la longitud estandarizada de los podios de la región proximal de los brazos, los ejemplares de Puerto Morelos presentan los podios más cortos ( $F_{2,47} = 7.1980$ ;  $p < 0.05$ ).

En los podios de la región media de los brazos se presenta un patrón distinto, ya que los organismos muestreados en Akumal son los que presentan los podios más largos ( $F_{2,47} = 13.966$ ;  $p < 0.05$ ); mientras que entre organismos de Puerto Morelos y cavernícolas no hay diferencias significativas.

Por último, los podios de la región distal de los brazos presentan el mismo patrón que los podios bucales al comparar la longitud de los organismos recolectados en las distintas localidades. Nuevamente son los organismos muestreados en el sistema anquihalino y en la región de Akumal los que presentan los podios más largos ( $F_{2,47} = 22.438$ ;  $p < 0.05$ ) (Fig. 14) (Detalles en Anexo 7).



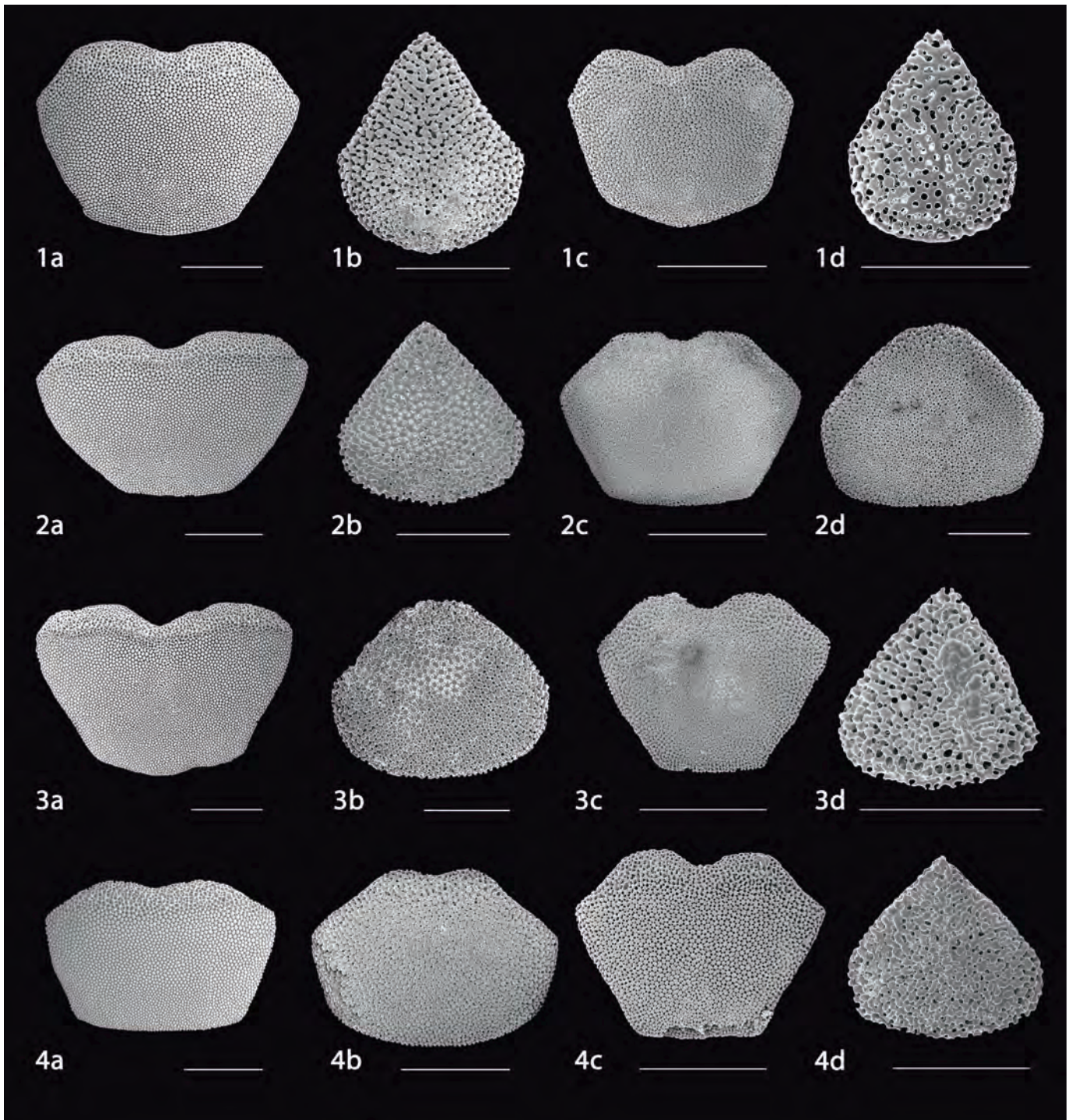
**Figura 14.** Diferencias en la longitud estandarizada de podios bucales (A), proximales (B), medios (C) y distales (D) de *Ophionereis* spp. al considerar tres localidades (Loc): Sistema anquihalino El Arolito (SAA); Puerto Morelos (PM); Akumal (Ak). Barras verticales denotan error estándar.

Al analizar aspectos cualitativos de los podios no se identificaron diferencias en la forma ni en el color de los podios bucales, proximales, medios ni distales al comparar dichas estructuras entre organismos de distintas localidades. Cabe destacar que los ejemplares de todas las localidades presentan el mismo patrón en lo que se refiere a la longitud al comparar los podios de distintas regiones: los podios más largos son los de la región proximal de los brazos y le siguen en orden descendente los podios bucales, medios y distales.

Se obtuvo el número de brazos con cicatrices de regeneración, con lo cual se observó que en el caso de los organismos de *Ophionereis* n. sp. (n=46) un 32% de los ejemplares presentaban dichas marcas, que corresponde con un 14% de los brazos en regeneración (n=196). En el caso de los ejemplares de localidades arrecifales (Cozumel, Akumal y Puerto Morelos), un 70% presentaban marcas de regeneración en al menos uno de los brazos (n=51); en el caso de los brazos (n=213) un 35% de estos estaban en proceso de regeneración cuando los organismos fueron recolectados.

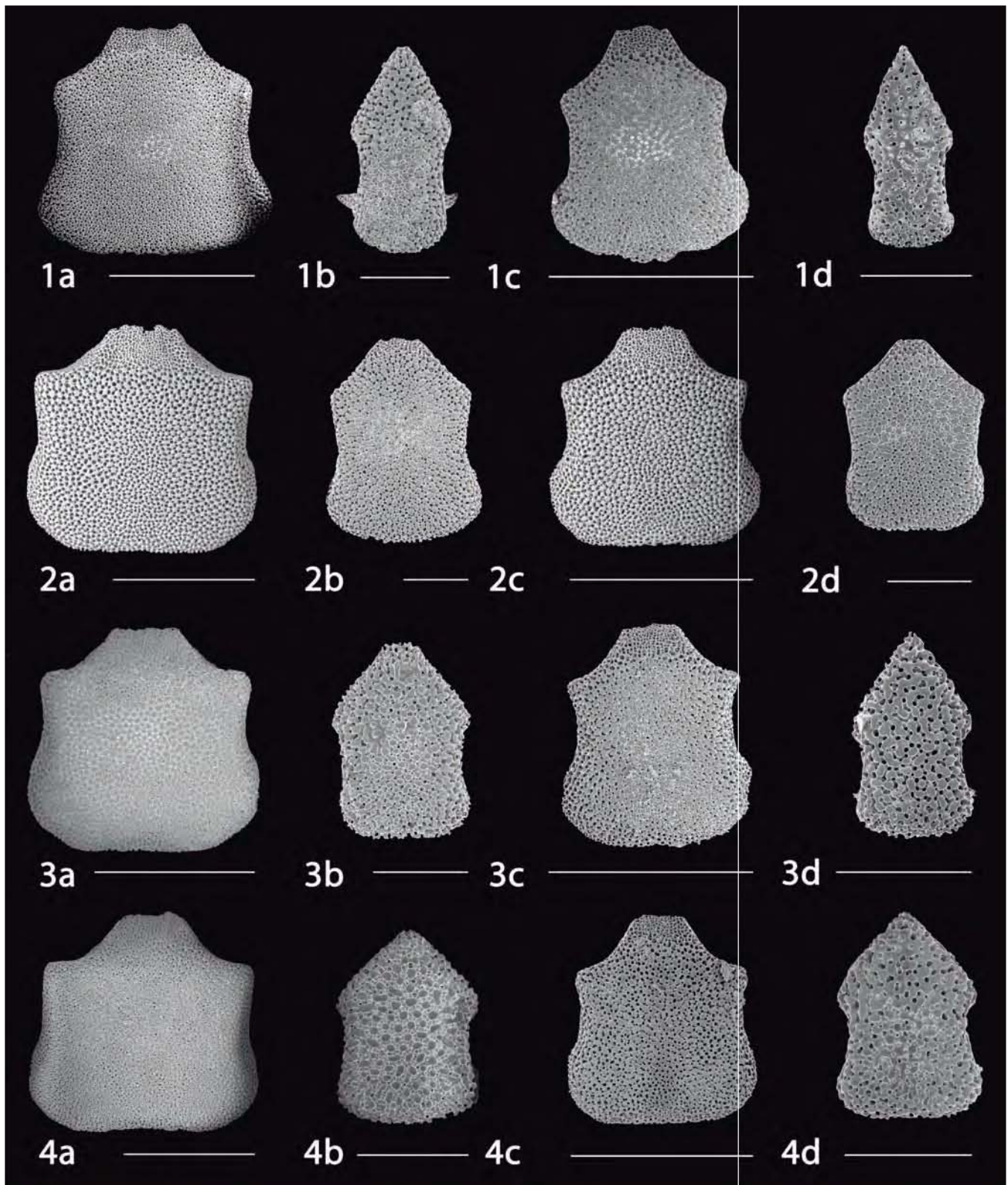
#### b. Morfología interna

Se obtuvieron un total de 568 fotografías de MEB correspondientes a las distintas microestructuras mencionadas previamente (Anexo 3); en lo que respecta a las placas que integran los brazos de los organismos se observa una clara variación serial, misma que de manera general, sigue el mismo patrón en los organismos sin importar la localidad de la que fueron obtenidos. Este patrón consiste en que las placas dorsales y ventrales disminuyen su ancho en proporción al largo de las mismas, desde la región proximal y hacia la región distal (Figs. 15-16).



**Figura 15.** Placas dorsales de los brazos de *Ophionereis* n. sp. (1, sistema anquihalino El Aerolito) y *O. reticulata* de tres localidades arrecifales (2, Cozumel; 3, Akumal; 4, Puerto Morelos) considerando placas de organismos desarrollados ( $dd \geq 12.5$  mm) tanto proximales (a) como distales (b) y placas de organismos juveniles ( $dd=6$  mm) de la región proximal (c) y distal (d). Barras de escala 400  $\mu$ m proximales y 200  $\mu$ m distales; dd: diámetro del disco.



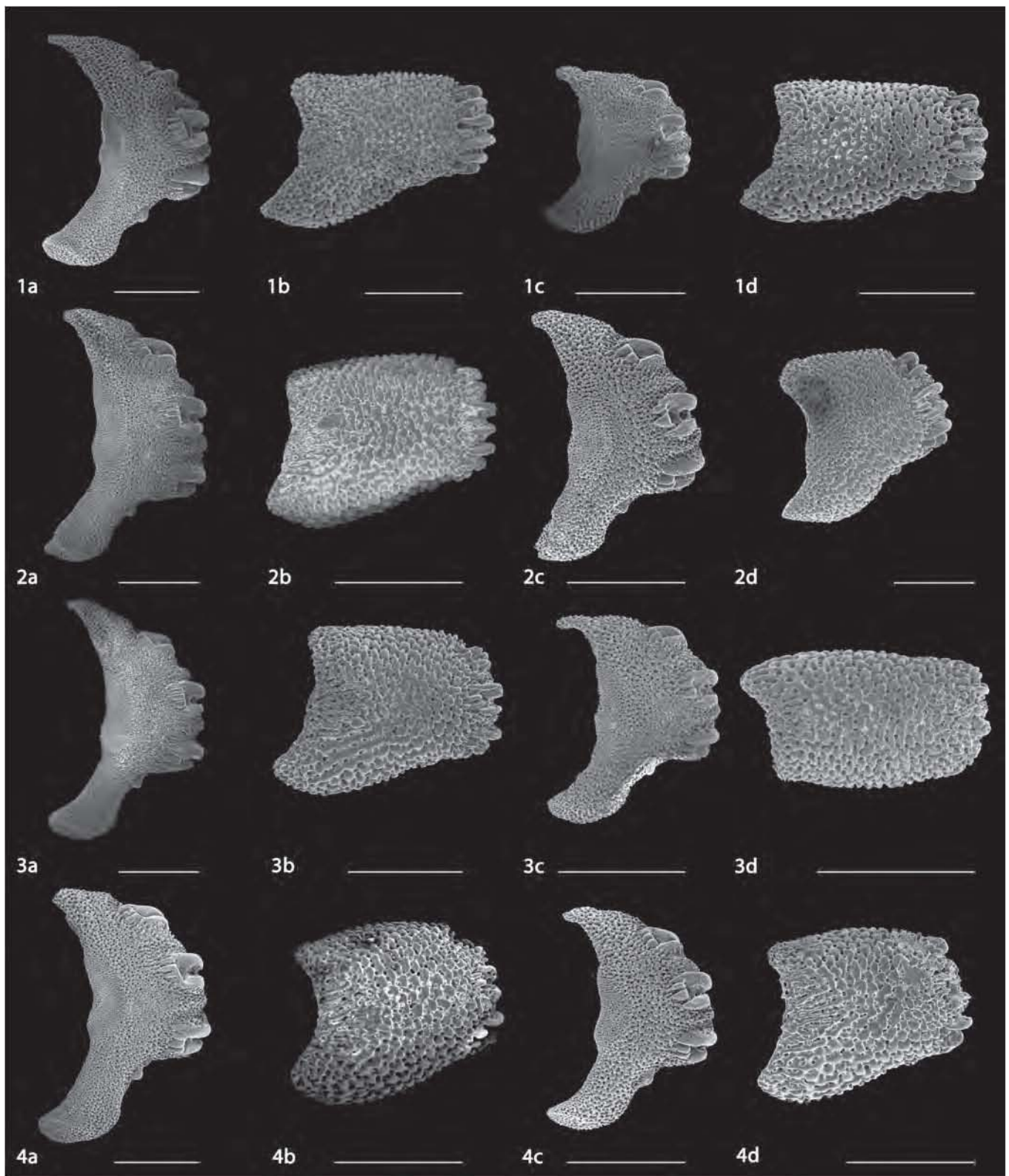


**Figura 16.** Placas ventrales de los brazos de *Ophionereis* n. sp. (1, sistema anquihalino El Aerolito) y *O. reticulata* de tres localidades arrecifales (2, Cozumel; 3, Akumal; 4, Puerto Morelos) considerando placas de organismos desarrollados ( $dd \geq 12.5$  mm) tanto proximales (a) como distales (b) y placas de organismos juveniles ( $dd=6$  mm) de la región proximal (c) y distal (d). Barras de escala  $500 \mu\text{m}$  proximales y  $200 \mu\text{m}$  distales; dd: diámetro del disco.

Por su parte, las placas laterales son más largas en el sentido proximal-distal hacia la región distal de los brazos y la región dorso-ventral disminuye (Fig. 17). Lo anterior genera un cambio evidente en la forma de las placas dorsales, ventrales y laterales de los brazos; este cambio en la forma se observa de manera menos conspicua en la variación asociada con la talla de los organismos, en cuyo caso las placas sufren un cambio que sigue el mismo patrón mencionado, siendo las placas de organismos juveniles análogas a las placas distales de los brazos.

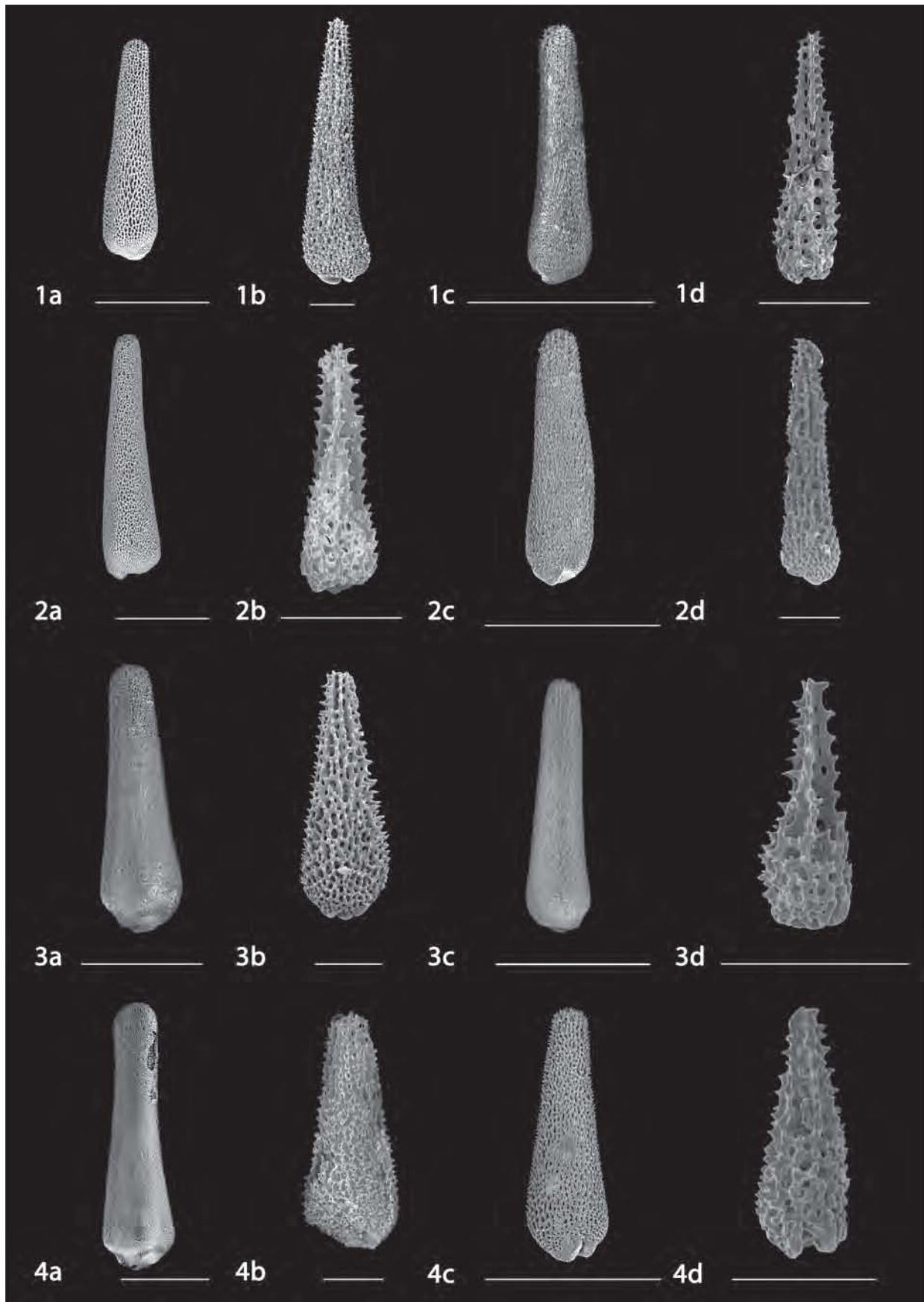
En lo que concierne al estereoma de las placas dorsales, ventrales y laterales se observa que, en general, son más porosas hacia la parte distal y presentan un patrón menos uniforme hacia dicha región. Sin embargo, en este caso también se observa esta diferencia entre los organismos arrecifales y los organismos cavernícolas, ya que estos últimos presentan el patrón poroso y poco uniforme. Lo anterior se presenta tanto en organismos juveniles como adultos y es más evidente en las placas obtenidas de la región distal de los brazos.





**Figura 17.** Placas laterales de los brazos de *Ophionereis* n. sp. (1, sistema anquihalino El Aerolito) y *O. reticulata* de tres localidades arrecifales (2, Cozumel; 3, Akumal; 4, Puerto Morelos) considerando placas de organismos desarrollados ( $dd \geq 12.5$  mm) tanto proximales (a) como distales (b) y placas de organismos juveniles ( $dd=6$  mm) de la región proximal (c) y distal (d). Barras de escala 400  $\mu$ m proximales y 200  $\mu$ m distales; dd: diámetro del disco.

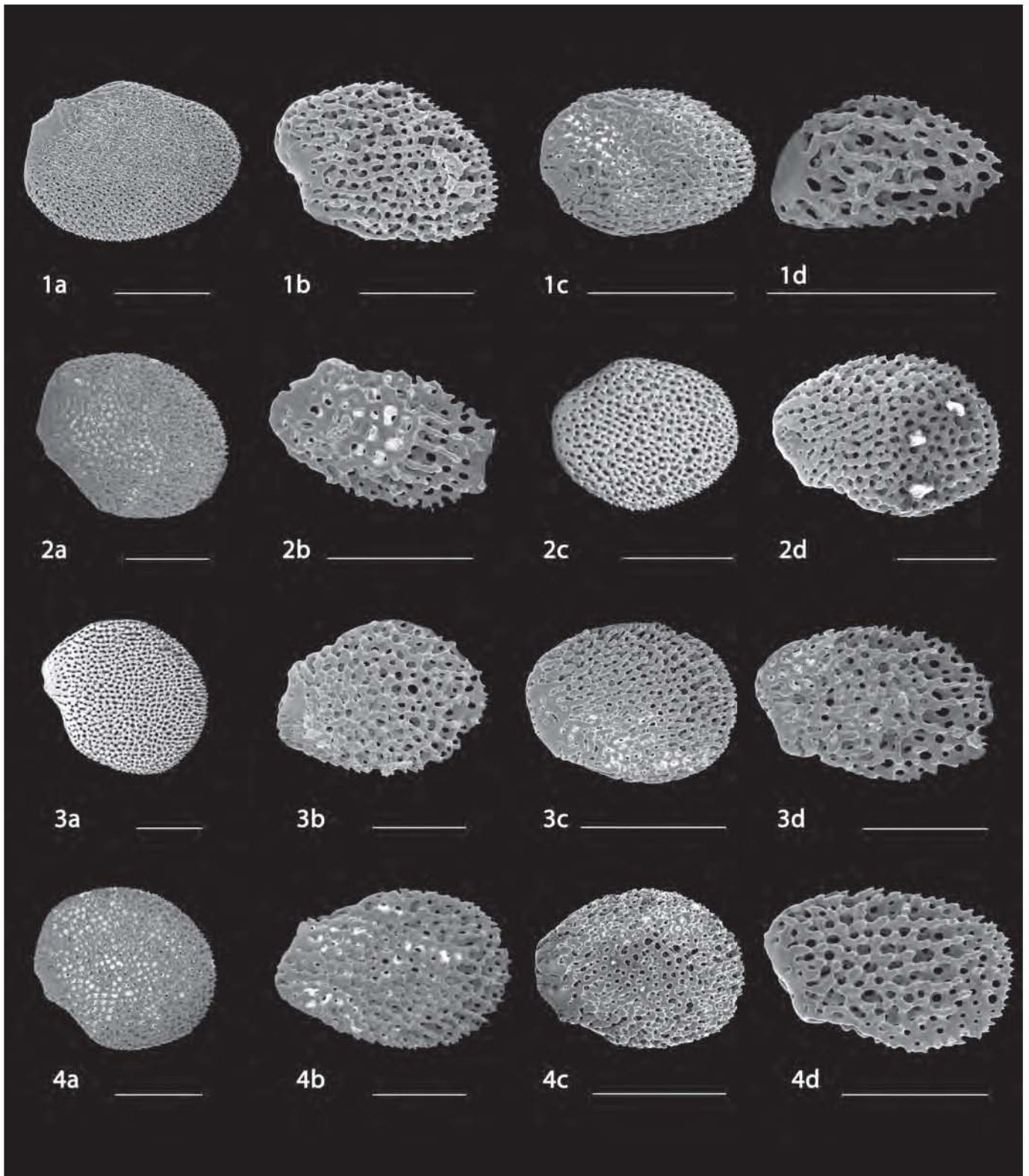
En el caso de las espinas de los brazos no se presenta el cambio en las proporciones según la región del brazo de la cual fue obtenida la espina. Sin embargo, si hay un cambio en la región distal de dichas estructuras, ya que éstas son más delgadas hacia esa porción en los organismos cavernícolas; lo cual es especialmente evidente hacia la región proximal de los brazos de organismos juveniles y adultos. Otra diferencia es que las estructuras obtenidas de la región distal (sin importar la localidad) presentan un borde aserrado a diferencia de aquellas obtenidas de la parte proximal con borde prácticamente liso. Este patrón se observa también en relación con la distancia a la cual fueron muestreados los organismos con respecto al sistema anquihalino; es decir, que los organismos cavernícolas presentan las espinas con bordes más aserrados, algo que disminuye en los organismos de la región arrecifal de Cozumel hasta convertirse en espinas prácticamente lisas en los organismos de Akumal y Puerto Morelos (Fig. 18). Este cambio en el borde las espinas es más claro al comparar organismos adultos, ya que en los juveniles son más comunes los bordes aserrados.



**Figura 18.** Espinas de los brazos de *Ophionereis* n. sp. (1, sistema anquihalino El Aerolito) y *O. reticulata* de tres localidades arrecifales (2, Cozumel; 3, Akumal; 4, Puerto Morelos) considerando placas de organismos desarrollados ( $dd \geq 12.5$  mm) tanto proximales (a) como distales (b) y placas de organismos juveniles ( $dd = 6$  mm) de la región proximal (c) y distal (d). Barras de escala 500  $\mu$ m proximales y 100  $\mu$ m distales; dd: diámetro del disco.

Las escamas tentaculares presentan estereoma menos desarrollado en la región distal a tal grado que resulta complicada la obtención de estas estructuras calcáreas dado su tamaño tan pequeño y alta fragilidad. Estas estructuras se vuelven más largas hacia la parte distal, con forma de ala en comparación con la forma semicircular de las escamas tentaculares proximales. Lo anterior se acentúa en organismos de tallas superiores a los 12 mm de diámetro de disco. Este alargamiento se traduce en el desacomodo del estereoma superficial en las escamas tentaculares de la región distal de los brazos que deja expuesta la región interna del estereoma debido a la presencia de poros más grandes. Si bien en todas las escamas tentaculares fotografiadas se observa un borde distal aserrado, los dientes que forman este patrón son más grandes en los organismos de la Isla de Cozumel (tanto arrecifales como cavernícolas); también los ejemplares de estas dos localidades presentan una forma más alargada que las de los organismos de Akumal y Puerto Morelos (Fig. 19).





**Figura 19.** Escamas tentaculares de los brazos de *Ophionereis* n. sp. del área de estudio (1, sistema anquihalino El Aerolito) y *O. reticulata* de tres localidades arrecifales (2, Cozumel; 3, Akumal; 4, Puerto Morelos) considerando placas de organismos desarrollados ( $dd \geq 12.5$  mm) tanto proximales (a) como distales (b) y placas de organismos juveniles ( $dd=6$  mm) de la región proximal (c) y distal (d). Barras de escala 200  $\mu$ m proximales y 100  $\mu$ m distales; dd: diámetro del disco.

Las placas dorsales accesorias de todos los organismos analizados presentan forma de "D". El estereoma de estas placas es muy similar al de las placas dorsales; sobre el cual se ahondará más adelante en este trabajo.

Las placas del aparato bucal presentan una estructura similar en los ejemplares arrecifales y cavernícolas. Sin embargo, las placas de los organismos cavernícolas son más porosas. Una de las placas que presentan más diferencias en cuanto a la porosidad son las placas dentales (Fig. 20L-M, Fig. 21L-M), aunque la forma general de las dichas placas y de sus perforaciones es muy similar en organismos cavernícolas y arrecifales; algo similar ocurre con los escudos radiales, los cuales son más porosos en *Ophionereis* n. sp. pero con similar forma tanto en organismos arrecifales como cavernícolas (Fig. 20J-K, Fig. 21J-K). El caso contrario ocurre con las placas orales, las cuales a pesar de presentar pequeñas variaciones, tienen porosidad y forma muy similares en organismos de los distintos hábitats.

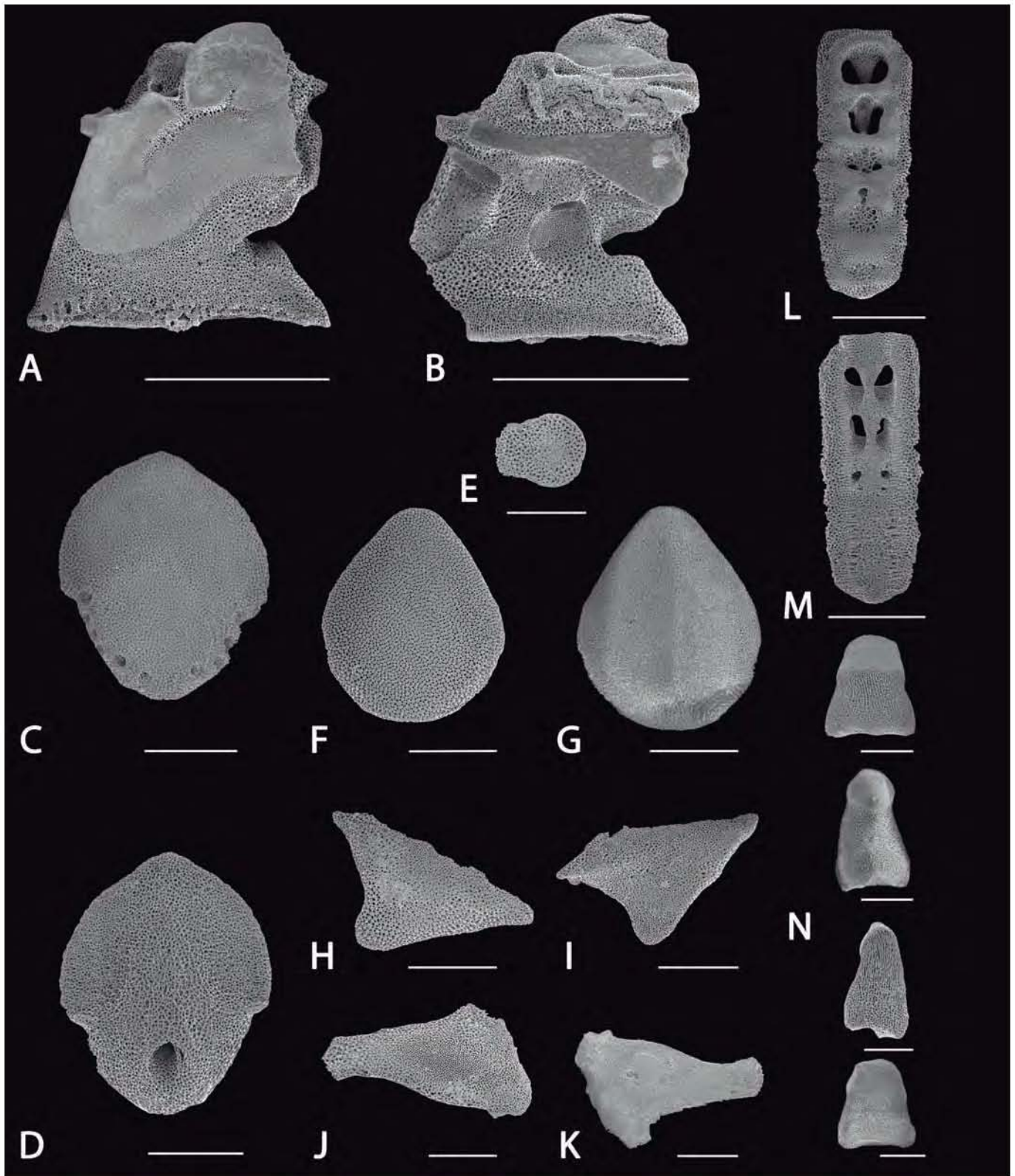
Los dientes presentan una gran variación de forma tanto en organismos arrecifales como cavernícolas, esta variación se presenta tanto en un mismo ejemplar como en distintos organismos de la misma especie. Sin embargo, en lo que se refiere al estereoma, se observa una diferencia relacionada con el hábitat de los organismos: los ejemplares arrecifales presentan siempre dientes compuestos (una región fenestrada y otra con calcita no perforada), mientras que los organismos cavernícolas presentan tanto dientes compuestos como uniformes (completamente fenestrados) (Fig. 20N; Fig. 21N).

Las imágenes de MEB permiten observar con mayor detalle algunas de las diferencias observadas en microestructuras en su posición natural previa desarticulación, tales como las diferencias en forma de escudos orales y adorales, así como el tamaño y forma de las escamas del disco en la región central. Adicionalmente a lo mencionado en la sección de Comparación de morfología externa se observaron diferencias en el estereoma de los escudos orales en su región externa, presentándose en *Ophionereis reticulata* un patrón uniforme de poros y trabéculas, contrastante con un patrón no uniforme en organismos cavernícolas (Fig. 20F-G; Fig. 21F-G).

Tanto los organismos cavernícolas como arrecifales presentan una madreporita que se encuentra en el escudo oral, en el interrradio CD; dichas estructuras son ligeramente más grandes que los escudos orales. Asimismo la madreporita se distingue de los escudos orales por presentar una serie de poros en el borde de la mitad más distal; en esta misma región la madreporita se vuelve más estrecha. Al comparar la madreporita

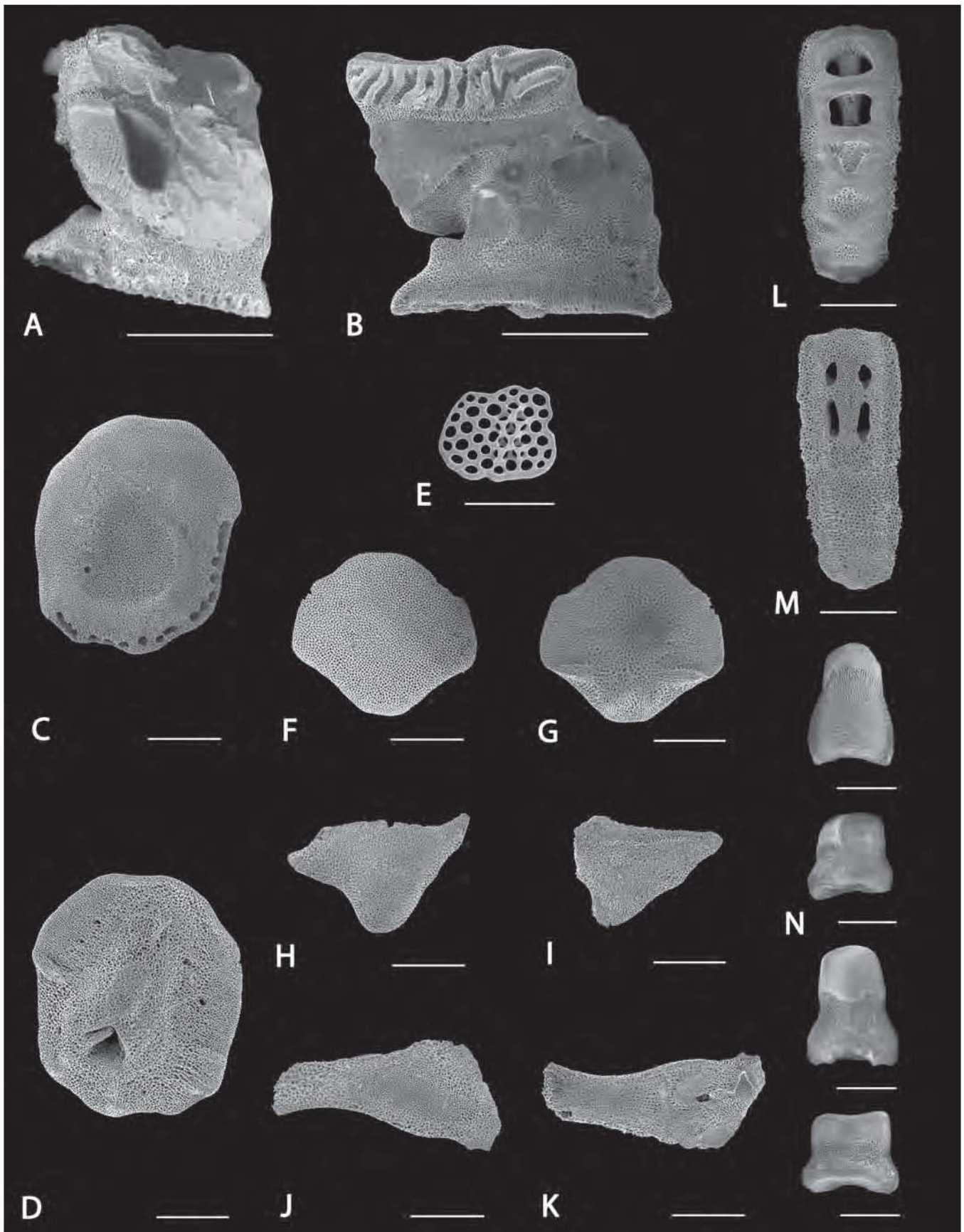
de organismos arrecifales y cavernícolas se observa que, al ser similares en forma a los escudos orales (dada la diferencia mencionada en estas estructuras entre las dos especies analizadas), los organismos arrecifales presentan una madreporita parcialmente redondas, mientras que en los ejemplares cavernícolas estas presentan forma de bellota. También se observa un mayor número de poros en el borde distal de la región aboral de la madreporita de *Ophionereis reticulata* (alrededor de 17 poros) en comparación con los organismos recolectados en el sistema anquihalino El Aerolito que presentan entre ocho y diez poros. Además, la madreporita de los organismos arrecifales presenta un área redondeada deprimida en el centro de dicha estructura, con un poro del lado del radio D; por su parte la madreporita de *Ophionereis* n. sp. carece de esa área y no presenta ningún poro en la región central.

Finalmente, la región interna de la madreporita es muy similar en organismos cavernícolas y arrecifales, ya que presenta una perforación en la región centrodial (Fig. 20D; Fig. 21D). Cabe mencionar que todas las placas mencionadas en esta sección presentan un tamaño ligeramente mayor en *Ophionereis reticulata* en comparación con *Ophionereis* n. sp. de similar talla, aunque estas diferencias son imperceptibles a simple vista.



**Figura 20.** Microestructuras de *Ophionereis* n. sp. A. Placa oral (ab); B. Placa oral (ad); C. Madreporita (dor); D. Madreporita (vent); E. Escama del disco; F. Escudo oral (dor); G. Escudo oral (vent); H. Escudo adoral (dor); I. Escudo adoral (vent); J. Escudo radial (dor); K. Escudo radial (vent); L. Placa dental (ex); M. Placa dental (int); N. Dientes. ab: abradial; ad: adradial; ex: externa; int: interna; dor: dorsal; ven: ventral. Barras de escala, 1 mm (A, B), 500 µm (C, D, F, G, H, I, J, K, L, M), 300 µm (E, N).





**Figura 21.** Microestructuras de *Ophionereis reticulata*. A. Placa oral (ab); B. Placa oral (ad); C. Madreporita (dor); D. Madreporita (vent); E. Escama del disco; F. Escudo oral (dor); G. Escudo oral (vent); H. Escudo adoral (dor); I. Escudo adoral (vent); J. Escudo radial (dor); K. Escudo radial (vent); L Placa dental (ex); M. Placa dental (int); N. Dientes. ab: abradial; ad: adradial; ex: externa; int: interna; dor: dorsal; ven: ventral. Barras de escala, 1 mm (A, B), 500  $\mu$ m (C, D, F, G, H, I, J, K), 400  $\mu$ m (N), 100  $\mu$ m (E).

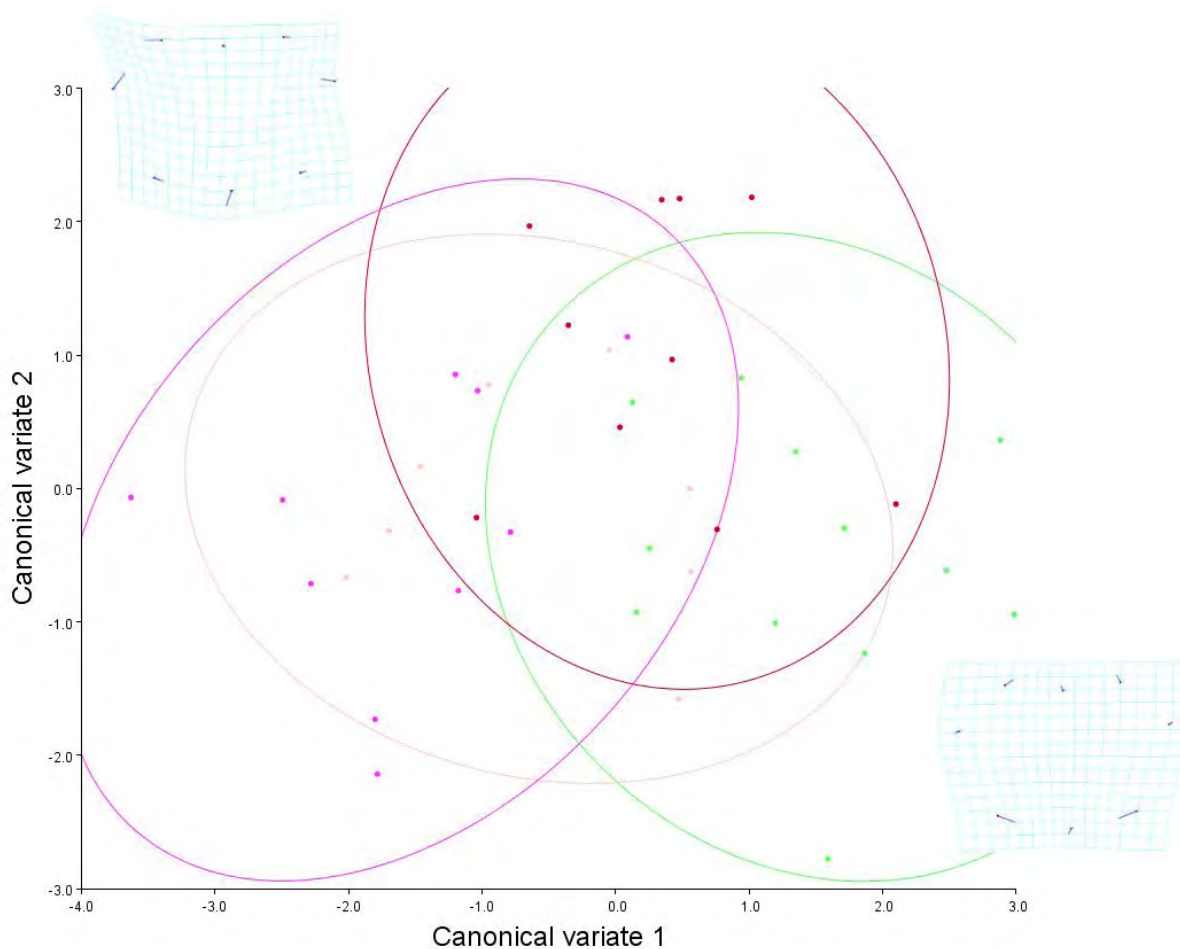
## i. Morfometría geométrica

### *Placas dorsales*

En el caso de las placas dorsales que integran los brazos de los organismos de *Ophionereis* spp. el análisis de variación canónica (CVA) mostró diferencias significativas ( $p < 0.05$ ), acorde con los valores obtenidos por la prueba de permutaciones con las distancias de Mahalanobis, al comparar entre las placas de organismos de distintas localidades. En particular se observaron diferencias entre sistema los organismos de la cueva El Aerolito y del resto de localidades, que corresponden a localidades arrecifales (Tabla 2). El gráfico de la distribución de los scores contra las variables canónicas 1 y 2 se presenta en la figura 22, se muestran las elipses que agrupan de acuerdo a la variación en forma. En este gráfico se observa que todos los grupos se superponen en al menos una región. No obstante, de manera general, se pueden observar los individuos agrupados según su localidad; en el caso de Puerto Morelos y Sistema anquihalino El Aerolito la distribución de los puntos no se superpone, lo que coincide con la mayor distancia de Mahalanobis entre todas las combinaciones posibles. La primera variable canónica (CV1) representa el 70.945% de la variación mientras que el CV2, el 19.653% (Tabla 3).

**Tabla 2.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) de placas dorsales, al comparar entre localidades. Pto= Puerto Morelos; Ak= Akumal; Coz= Cozumel; SAA: sistema anquihalino El Aerolito.

<b>Distancia de Mahalanobis</b>			
	<b>Ak</b>	<b>Coz</b>	<b>Pto</b>
<b>Coz</b>	0.1925(1.7554)	-	-
<b>Pto</b>	<0.05(2.3746)	0.4634(1.6105)	-
<b>SAA</b>	<0.05(1.9394)	<0.05(2.2783)	<0.05(3.0919)



**Figura 22.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas dorsales de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas localidades: **Puerto Morelos**, **Akumal**, **Cozumel** y **sistema anquihalino El Aerolito**. Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

**Tabla 3.** Variación de los tres ejes de variación canónica entre grupos de placas dorsales para el criterio por localidad.

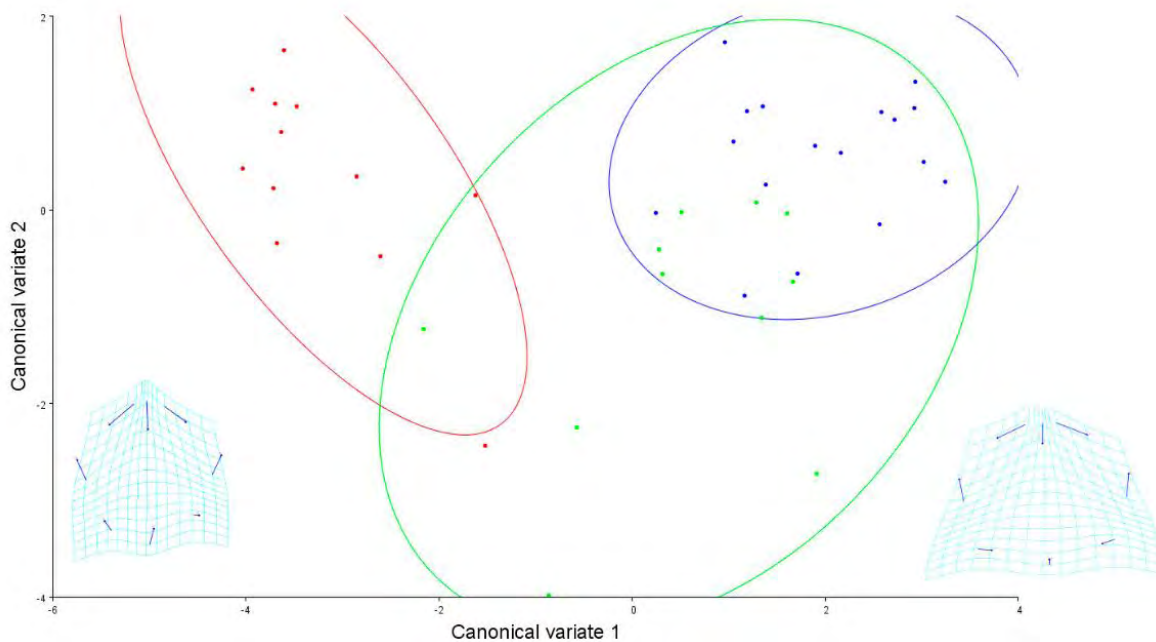
	<b>Eigenvalores</b>	<b>% Varianza</b>	<b>% Acumulado</b>
<b>1</b>	1.5345	70.945	70.945
<b>2</b>	0.4250	19.653	90.598
<b>3</b>	0.2033	9.402	100.00

Para la variación serial, tanto el Procrustes ANOVA ( $F_{2, 37} = 29.13$ ;  $p < 0.05$ ) como el CVA mostraron diferencias significativas al comparar entre placas dorsales de distintas regiones del brazo. Lo anterior fue confirmado por la prueba de MANOVA (Traza de

Pillai's = 1.21;  $p < 0.05$ ) (Anexo 8). En este caso las distancias de Mahalanobis indican que hay diferencias entre todas las combinaciones posibles (Tabla 4). Por su parte las elipses agrupan perfectamente a las placas de las tres regiones evaluadas (Fig. 23), superponiéndose únicamente las placas más similares, las proximales y las medias. El primer eje discriminó perfectamente a las placas distales de las proximales, mientras que el segundo eje no permite discernir entre grupos (Tabla 5).

**Tabla 4.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) para placas dorsales acorde con el criterio de región del brazo de la cual fue obtenida la placa. D=distal; M=medio; P=proximal.

Distancia de Mahalanobis		
	D	M
M	<0.05(3.976)	-
P	<0.05(5.1498)	<0.05(2.277)



**Figura 23.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas dorsales de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas regiones de los brazos: **distal**, **media** y **proximal** Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

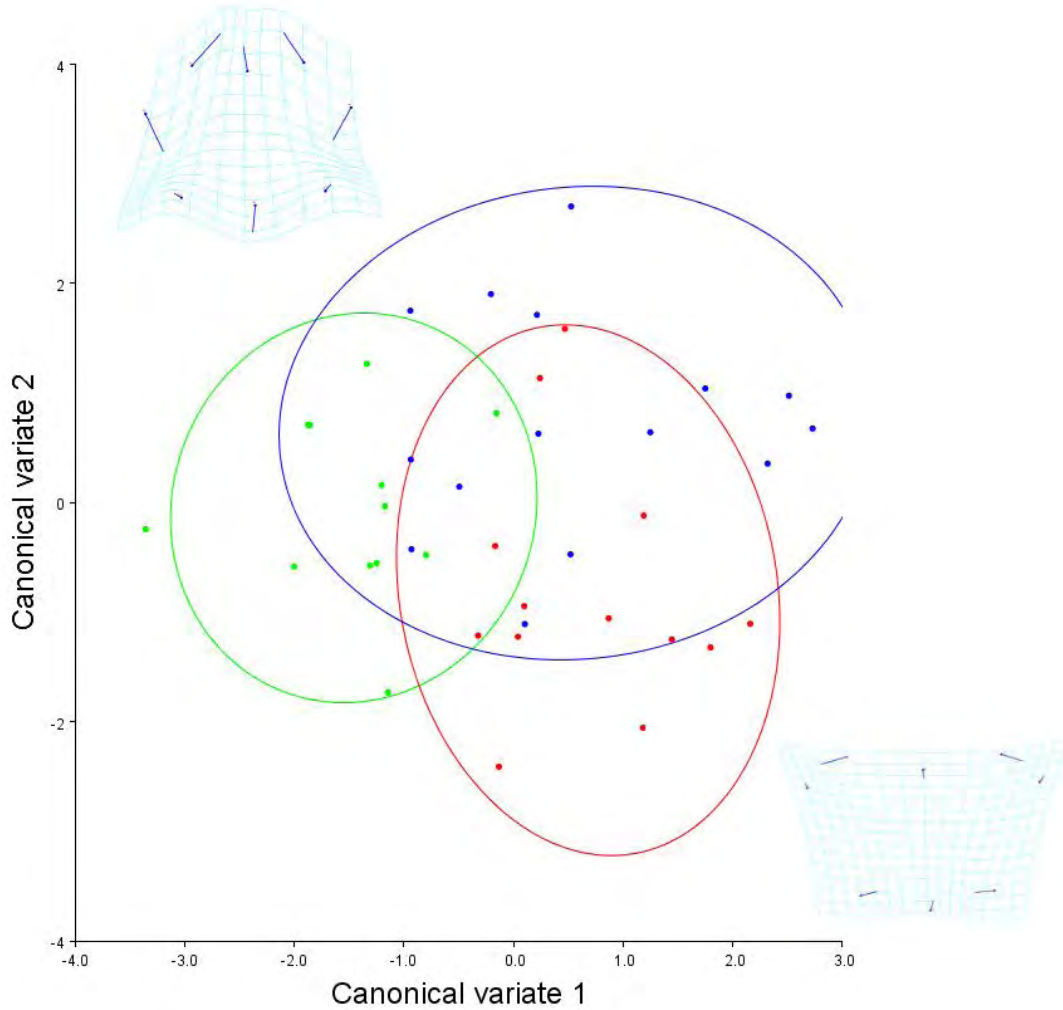
**Tabla 5.** Variación de los ejes de variación canónica entre grupos al considerar región del brazo de la que fue obtenida la placa dorsal.

	<i>Eigenvalores</i>	<i>% Varianza</i>	<i>% Acumulado</i>
<b>1</b>	5.1264	89.614	89.614
<b>2</b>	0.5941	10.386	100.00

Finalmente, en lo que respecta a las placas dorsales, al evaluar la variación por talla mediante CVA y Procrustes ANOVA se obtuvo que existen diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) al comparar entre placas de organismos de distintas tallas. Las distancias de Mahalanobis muestran como resultado que las placas de organismos de talla grande difieren con las de talla chica y mediana, mientras que estas últimas dos no difieren entre sí (Tabla 6). Las elipses agrupan muy bien a los organismos de distintas tallas, aunque existe una superposición entre los tres grupos (Fig. 24). El primer eje permite distinguir claramente a los organismos de talla grande, pero agrupa a los de talla chica y mediana (Tabla 7).

**Tabla 6.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) obtenida para placas dorsales de organismos de distintas tallas. C= Chico; M= Mediano; G= Grande.

<b>Distancia de Mahalanobis</b>		
	<b>C</b>	<b>G</b>
<b>G</b>	<0.05(2.2663)	-
<b>M</b>	0.1701(1.5297)	<0.05(2.1736)



**Figura 24.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas dorsales de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas tallas: chico, grande y mediano. Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

**Tabla 7.** Variación de los ejes de variación canónica entre grupos según talla de organismo de la que se obtuvieron las placas dorsales.

	<i>Eigenvalores</i>	<i>% Varianza</i>	<i>% Acumulado</i>
<b>1</b>	0.9850	69.160	69.160
<b>2</b>	0.4392	30.840	100.00

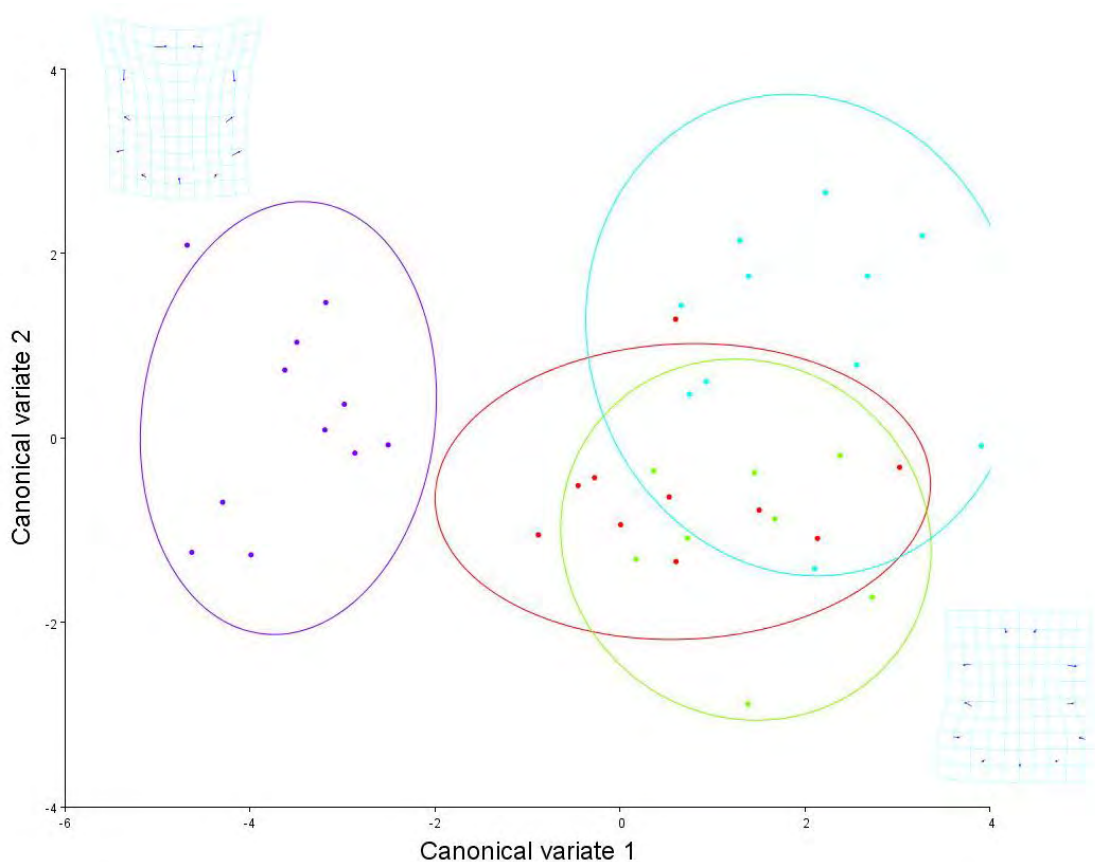
### Placas ventrales

El análisis de CVA realizado con las placas ventrales de los brazos de *Ophionereis* spp. al comparar entre organismos de distintas localidades indicó que hay diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) en la forma de las placas según dicho criterio. Al observar los valores de  $p$  obtenidos de las pruebas de permutaciones a partir de las distancias de Mahalanobis se observa que las placas de organismos muestreados en el sistema anquihalino El Aerolito difieren de las obtenidas en las restantes localidades. Por su parte, las placas de organismos de Cozumel y de Akumal no difieren entre sí, pero si lo hacen al compararlas con las de organismos de Puerto Morelos (Tabla 8). Al graficar la distribución de los scores contra las variables canónicas 1 y 2 observamos que las elipses delimitan perfectamente los grupos acorde con las diferencias estadísticas obtenidas en el análisis (Fig. 25). La primera variable canónica (CV1) representa el 82.106% de la variación mientras que el CV2, el 11.022% (Tabla 9).

**Tabla 8.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) de placas ventrales, al comparar entre localidades. Pto= Puerto Morelos; Ak= Akumal; Coz= Cozumel; SAA: sistema anquihalino El Aerolito.

Distancia de Mahalanobis			
	Ak	Coz	Pto
Coz	0.2714(2.0905)	-	-
Pto	<0.05(2.4284)	<0.05(2.4280)	-
SAA	<0.05(4.4922)	<0.05(5.1744)	<0.05(5.6392)





**Figura 25.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas ventrales de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas localidades: Puerto Morelos, Akumal, Cozumel y sistema anquihalino El Aerolito. Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

**Tabla 9.** Variación de los ejes de variación canónica entre grupos de placas ventrales para el criterio por localidad.

	<b><i>Eigenvalores</i></b>	<b><i>% Varianza</i></b>	<b><i>% Acumulado</i></b>
<b>1</b>	5.6680	82.106	82.106
<b>2</b>	0.7608	11.022	93.128
<b>3</b>	0.4744	6.872	100.00

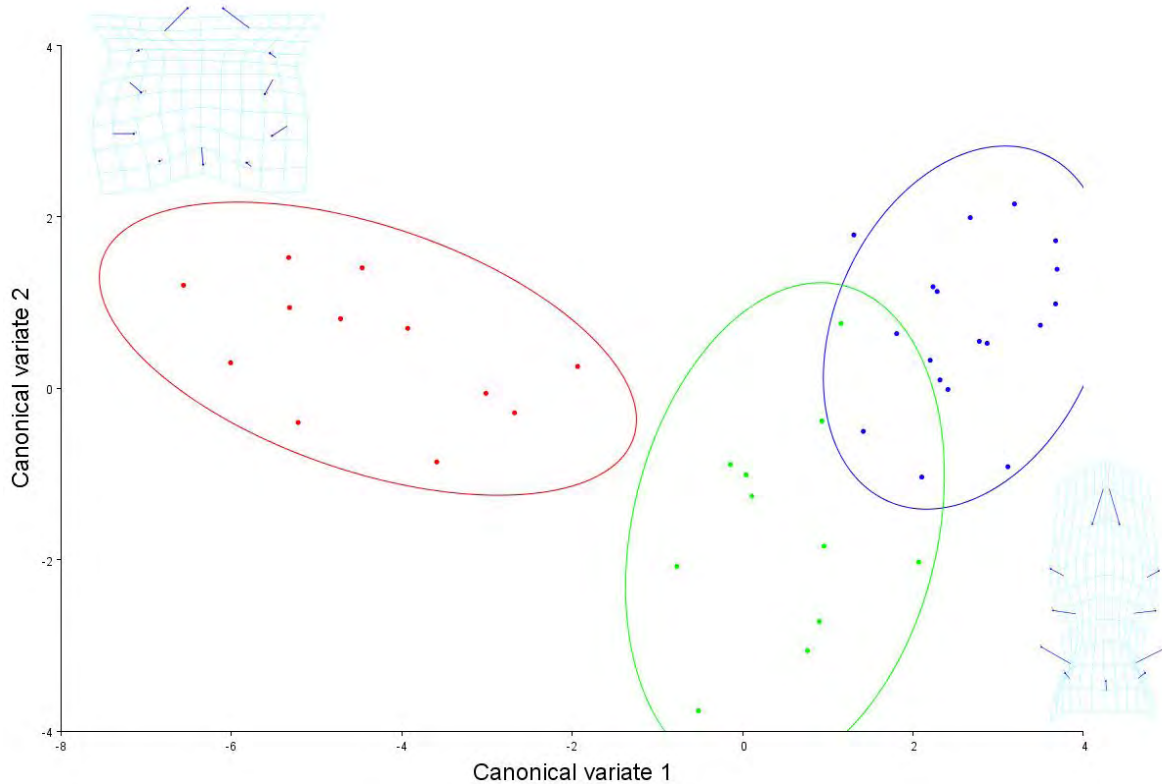
Al considerar la variación serial de las placas ventrales de los brazos, tanto el Procrustes ANOVA ( $F_{2, 37} = 31.26$ ;  $p < 0.05$ ) como el CVA mostraron diferencias significativas al comparar entre placas dorsales de distintas regiones del brazo. Lo anterior fue confirmado por la prueba de MANOVA (Traza de Pillai's = 1.43;  $p < 0.05$ )



(Anexo 9). En este caso los valores de  $p$  obtenidos de las distancias de Mahalanobis por permutación indican que hay diferencias entre todas las combinaciones posibles (Tabla 10). El gráfico del CVA permite observar una clara separación entre las placas distales y el resto, mientras que las elipses de las placas proximales y de la región media del brazo se superponen ligeramente (Fig. 26). El primer eje discrimina perfectamente a las placas distales de las proximales, mientras que el segundo eje no permite discernir entre grupos, lo cual coincide con sus valores explicativos (Tabla 11).

**Tabla 10.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) para placas ventrales, se tomó como criterio la región del brazo de la cual fue obtenida la placa. D=distal; M=medio; P=proximal.

<b>Distancia de Mahalanobis</b>		
	<b>D</b>	<b>M</b>
<b>M</b>	<0.05(5.3133)	-
<b>P</b>	<0.05(6.9352)	<0.05(3.1370)



**Figura 26.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas ventrales de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas regiones de los brazos: **distal**, **media** y **proximal**. Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

**Tabla 11.** Variación de los ejes de variación canónica entre grupos al considerar la región del brazo de la que fue obtenida la placa ventral.

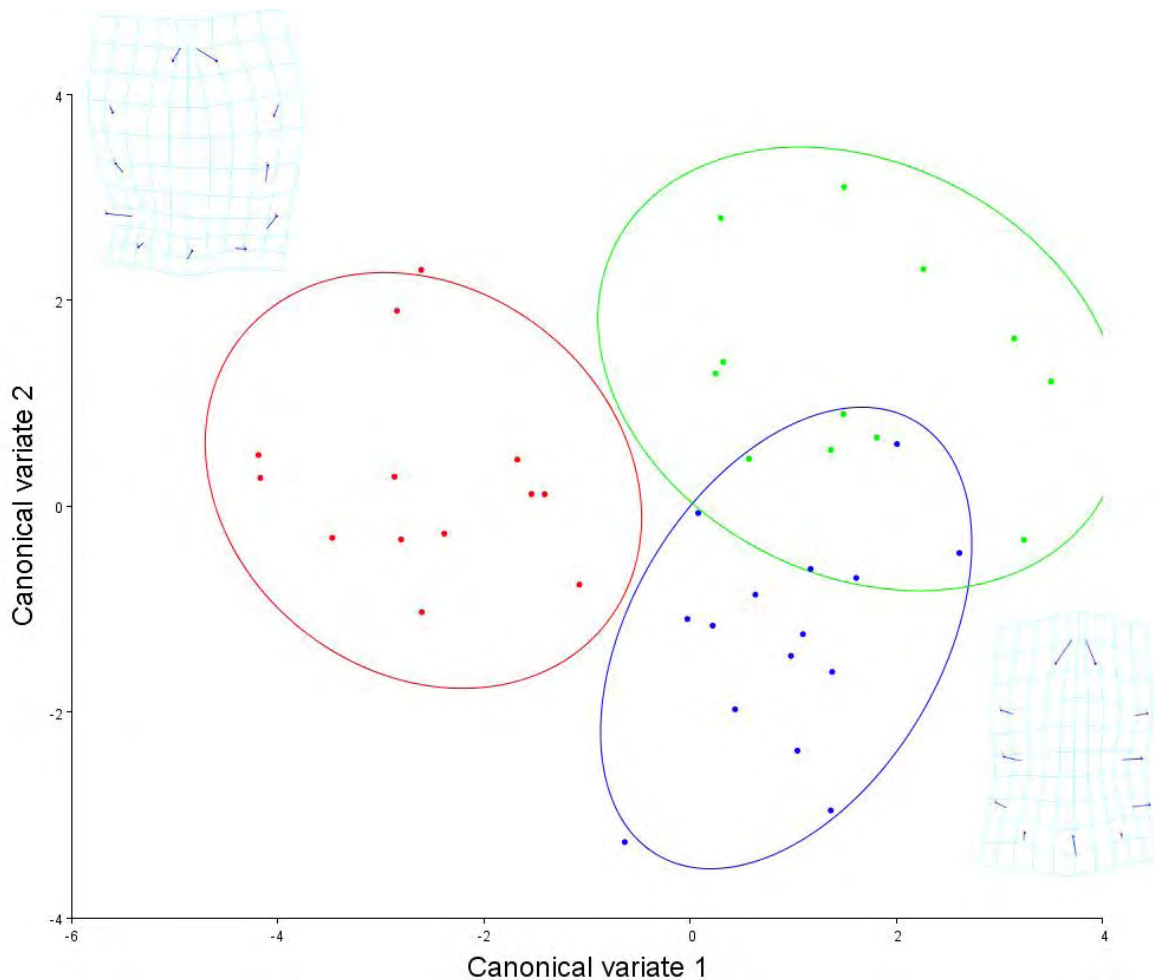
	<b>Eigenvalores</b>	<b>% Varianza</b>	<b>% Acumulado</b>
<b>1</b>	9.2744	89.255	89.255
<b>2</b>	1.1165	10.745	100.00

Al evaluar la variación en la forma de las placas ventrales asociada a la talla de los organismos obtuvimos que tanto el CVA como el Procrustes ANOVA ( $F_{2,37} = 5.49$ ;  $p < 0.05$ ) indican diferencias significativas; lo anterior se corroboró con el MANOVA (Traza de Pillai's = 1.34;  $p < 0.05$ ) (Anexo 10). Acorde con los valores de  $p$  obtenidos a partir de las pruebas de permutación de las distancias de Mahalanobis hay diferencias significativas entre todas las combinaciones de tallas, la interacción entre placas ventrales de organismos de talla grande con aquellas de organismos de talla chica presenta la mayor

distancia (Tabla 12). Las elipses agrupan muy bien a los organismos de distintas tallas, y separan por completo aquellos de talla chica y con un área superpuesta entre tallas mediana y grande (Fig. 27), especialmente en lo que se refiere al primer eje (Tabla 13).

**Tabla 12.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) obtenida para placas ventrales de organismos de distintas tallas. C= Chico; M= Mediano; G= Grande.

<b>Distancia de Mahalanobis</b>		
	<b>C</b>	<b>G</b>
<b>G</b>	<0.05(4.3702)	-
<b>M</b>	<0.05(3.8380)	<0.05(2.7086)



**Figura 27.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas ventrales de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas tallas: **chico**, **grande** y **mediano**. Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

**Tabla 13.** Variación de los ejes de variación canónica entre grupos según talla de organismo de la que se obtuvieron las placas ventrales.

	<b><i>Eigenvalores</i></b>	<b><i>% Varianza</i></b>	<b><i>% Acumulado</i></b>
<b>1</b>	3.5839	73.954	73.954
<b>2</b>	1.2622	26.046	100.00

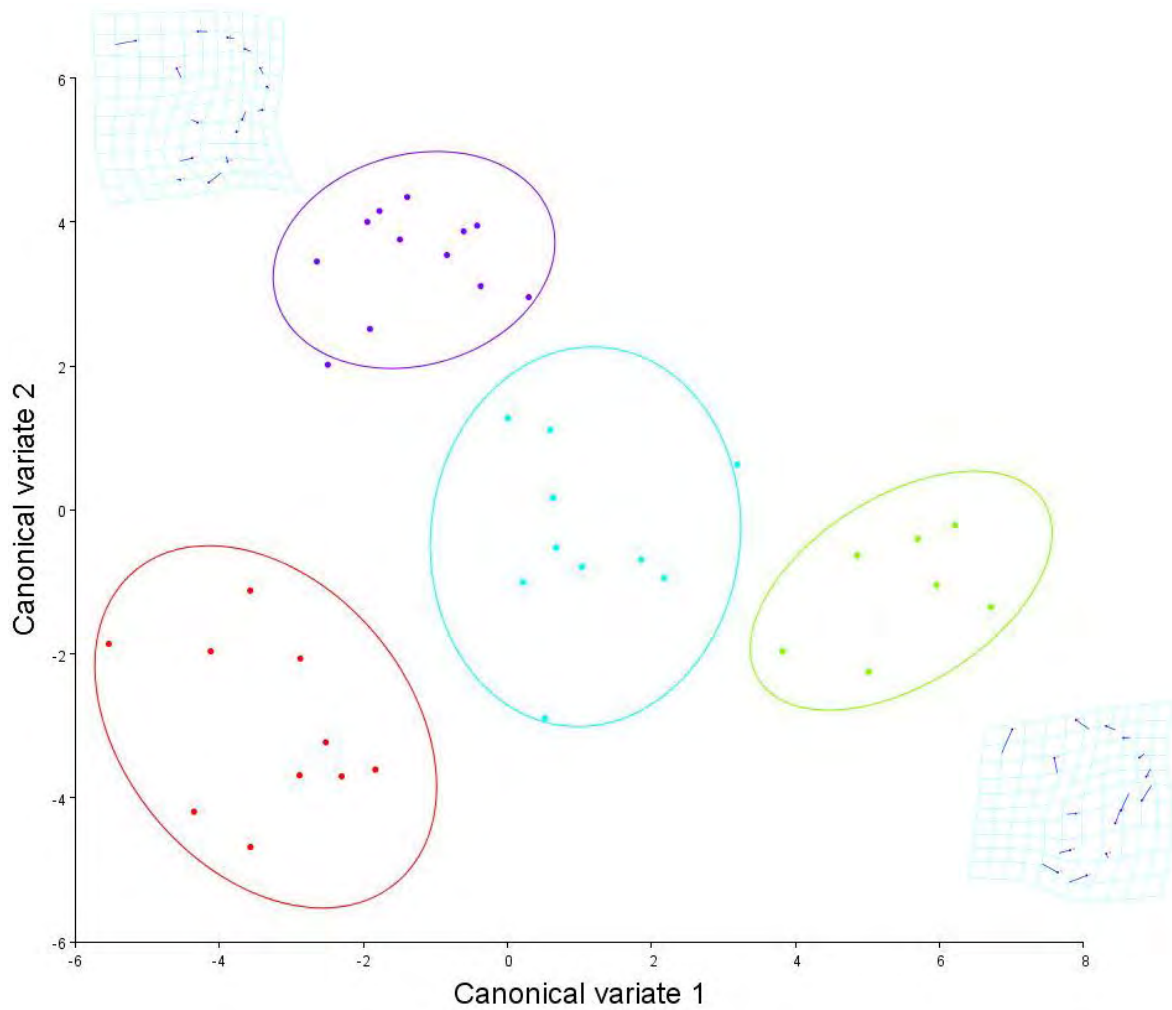
*Placas laterales derechas*

Al analizar la forma de las placas laterales derechas que integran los brazos de los organismos de *Ophionereis* spp. al considerar como criterio de comparación la localidad

en la que fueron recolectados los organismos, el análisis de variación canónica indicó que existen diferencias significativas ( $p < 0.05$ ). Los valores de  $p$  obtenidos de las pruebas de permutaciones a partir de las distancias de Mahalanobis indican que las placas difieren en forma al comparar entre cada una de las localidades consideradas (Tabla 14). El gráfico de la distribución de los scores contra las variables canónicas 1 y 2 muestra como grupos separados a cada una de las localidades, lo cual confirma los resultados previamente descritos (Fig. 28). La discriminación de los grupos se presenta principalmente en el primer eje, aunque las placas correspondientes al sistema anquihalino El Aerolito, también se separan en el segundo eje, el cual también tiene un porcentaje considerable de discriminación (Tabla 15).

**Tabla 14.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) de placas laterales derechas, al comparar entre localidades. Pto= Puerto Morelos; Ak= Akumal; Coz= Cozumel; SAA: sistema anquihalino El Aerolito.

<b>Distancia de Mahalanobis</b>			
	<b>Ak</b>	<b>Coz</b>	<b>Pto</b>
<b>Coz</b>	<0.05(9.0644)	-	-
<b>Pto</b>	<0.05(5.9022)	<0.05(5.7202)	-
<b>SAA</b>	<0.05(6.8021)	<0.05(8.2300)	<0.05(5.2817)



**Figura 28.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas laterales derechas de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas localidades: Puerto Morelos, Akumal, Cozumel y sistema anquihalino El Aerolito. Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

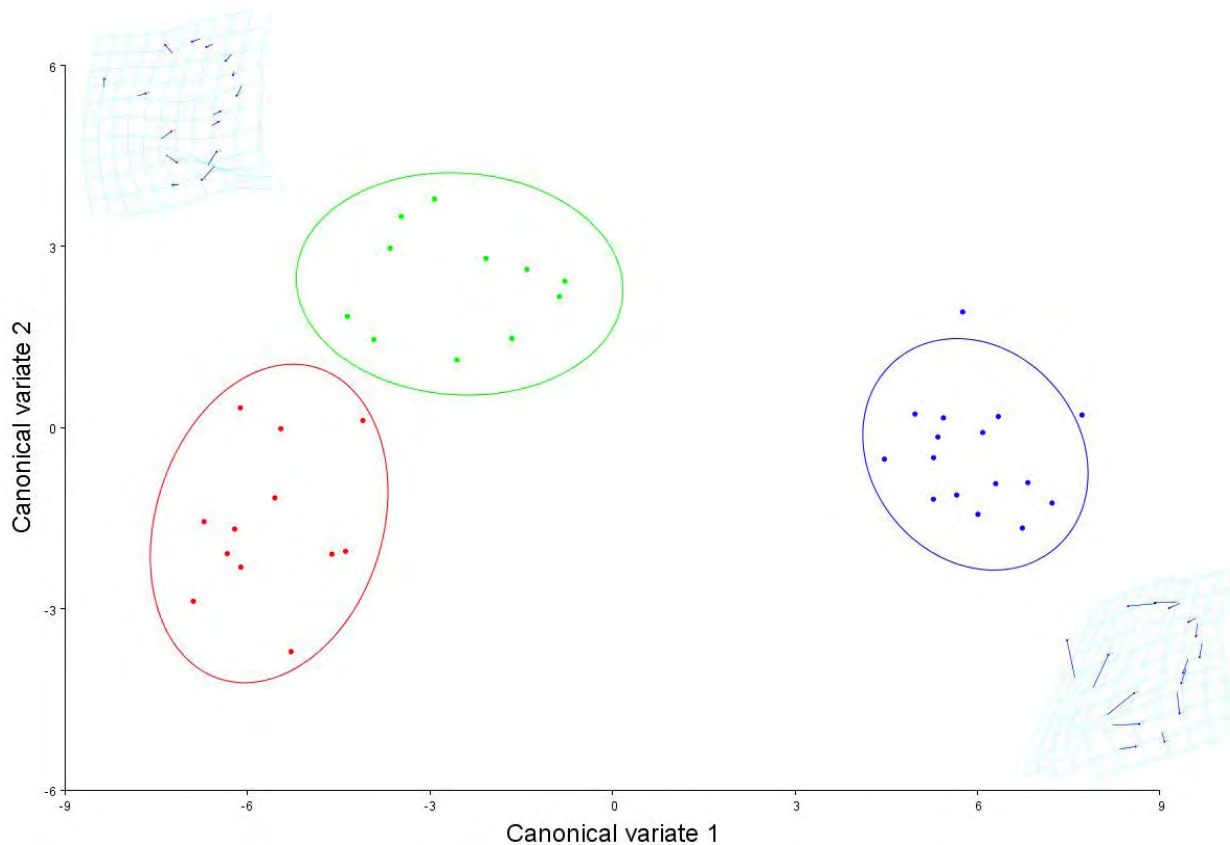
**Tabla 15.** Variación de los tres ejes de variación canónica entre grupos de placas laterales derechas para el criterio por localidad.

	<b>Eigenvalores</b>	<b>% Varianza</b>	<b>% Acumulado</b>
<b>1</b>	10.1352	52.976	52.976
<b>2</b>	7.0114	36.648	89.625
<b>3</b>	1.9849	10.375	100.00

En lo que se refiere a la variación asociada a la región del brazo de la cual fue obtenida la placa lateral tanto el Procrustes ANOVA ( $F_{2, 36} = 13.92$ ;  $p < 0.05$ ) como el CVA indicaron diferencias significativas. Lo anterior fue confirmado por la prueba de MANOVA (Traza de Pillai's = 1.69;  $p < 0.05$ ) (Anexo 11). Los valores de  $p$  obtenidos de las distancias de Mahalanobis por permutación indican que hay diferencias entre todas las combinaciones posibles (Tabla 16). El gráfico del CVA permite observar una clara separación entre las placas proximales y el resto, mientras que las elipses de las placas distales y de la región media del brazo se superponen ligeramente (Fig. 29), lo anterior referente al primer eje, acorde con su porcentaje explicativo (Tabla 17).

**Tabla 16.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) para placas laterales derechas según el criterio de la región del brazo de la cual fue obtenida la placa. D=distal; M=medio; P=proximal.

<b>Distancia de Mahalanobis</b>		
	<b>D</b>	<b>M</b>
<b>M</b>	<0.05(5.0560)	-
<b>P</b>	<0.05(11.6716)	<0.05(8.9401)



**Figura 29.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas laterales derechas de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas regiones de los brazos: **distal**, **media** y **proximal** Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

**Tabla 17.** Variación de los ejes de variación canónica entre grupos al considerar región del brazo de la que fue obtenida la placa lateral derecha.

	<b>Eigenvalores</b>	<b>% Varianza</b>	<b>% Acumulado</b>
<b>1</b>	28.3922	91.436	91.436
<b>2</b>	2.6593	8.564	100.00

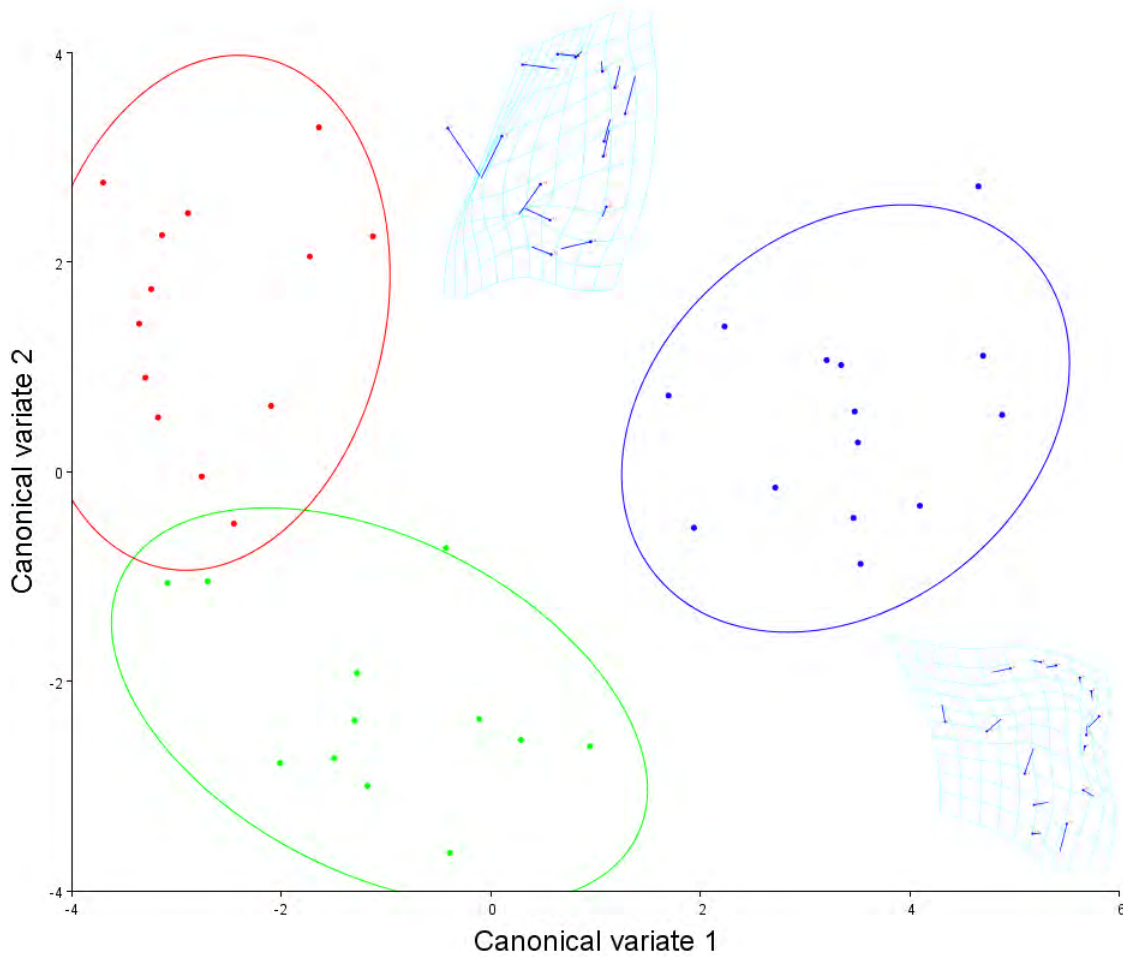
Finalmente, en lo que se refiere a las placas laterales derechas que integran los brazos, tomando en cuenta la talla de los organismos de los cuales fueron obtenidas las placas se obtuvo que existen diferencias significativas acorde con el Procrustes ANOVA ( $F_{2,36} = 6.65$ ;  $p < 0.05$ ) así como el CVA; lo anterior se corroboró con el MANOVA (Traza de Pillai's = 1.60;  $p < 0.05$ ) (Anexo 12). Los valores de  $p$  obtenidos a partir de las pruebas de



permutación de las distancias de Mahalanobis mostraron diferencias significativas entre todas las combinaciones de tallas (Tabla 18). Las elipses agrupan muy bien a los organismos de distintas tallas y separan por completo aquellos de talla mediana (Fig. 30) en el primer eje canónico (Tabla 19).

**Tabla 18.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) obtenida para placas laterales derechas de organismos de distintas tallas. C= Chico; M= Mediano; G= Grande.

<b>Distancia de Mahalanobis</b>		
	<b>C</b>	<b>G</b>
<b>G</b>	<0.05(4.0804)	-
<b>M</b>	<0.05(6.1362)	<0.05(5.2286)



**Figura 30.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas laterales derechas de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas tallas: **chico**, **grande** y **mediano**. Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

**Tabla 19.** Variación de los ejes de variación canónica entre grupos según talla de organismo de la que se obtuvieron las placas laterales derechas.

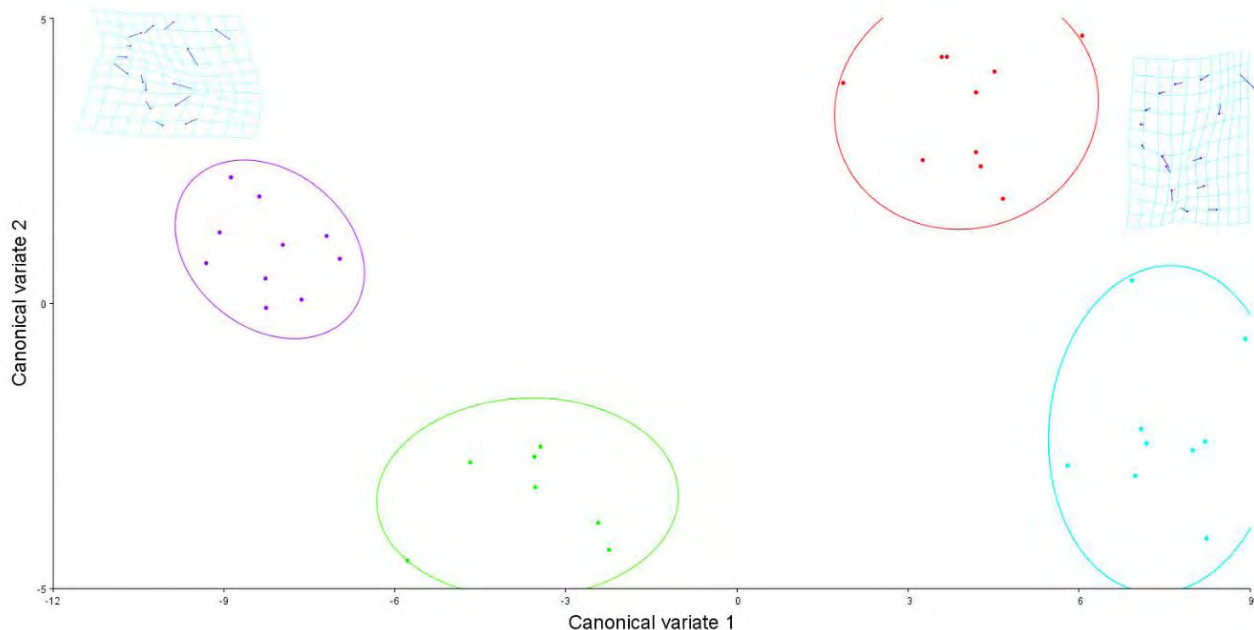
	<b>Eigenvalores</b>	<b>% Varianza</b>	<b>% Acumulado</b>
<b>1</b>	7.4044	74.029	74.029
<b>2</b>	2.5976	25.971	100.00

### *Placas laterales izquierdas*

Por último, en lo que se refiere a análisis de morfometría geométrica, las placas laterales izquierdas de los brazos de *Ophionereis* spp. difieren entre sí al tomar como criterio la localidad de la cual fueron obtenidas, esto acorde con el análisis de variación canónica realizado. Las pruebas de permutaciones a partir de las distancias de Mahalanobis indican a través de los valores de  $p$  obtenidos, que existen diferencias significativas entre todas las localidades (Tabla 20), agrupándose al graficar la distribución de los scores contra las variables canónicas 1 y 2 mediante las elipses generadas (Fig. 31); lo anterior al tomar en cuenta el eje de mayor variación (Tabla 21).

**Tabla 20.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) de placas laterales izquierdas, al comparar entre localidades. Pto= Puerto Morelos; Ak= Akumal; Coz= Cozumel; SAA: sistema anquihalino El Aerolito.

<b>Distancia de Mahalanobis</b>			
	<b>Ak</b>	<b>Coz</b>	<b>Pto</b>
<b>Coz</b>	<0.05(10.3832)	-	-
<b>Pto</b>	<0.05(7.1780)	<0.05(11.9161)	-
<b>SAA</b>	<0.05(12.7582)	<0.05(7.4097)	<0.05(15.9916)



**Figura 31.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas laterales izquierdas de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas localidades: **Puerto Morelos**, **Akumal**, **Cozumel** y **sistema anquihalino El Aerolito**. Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

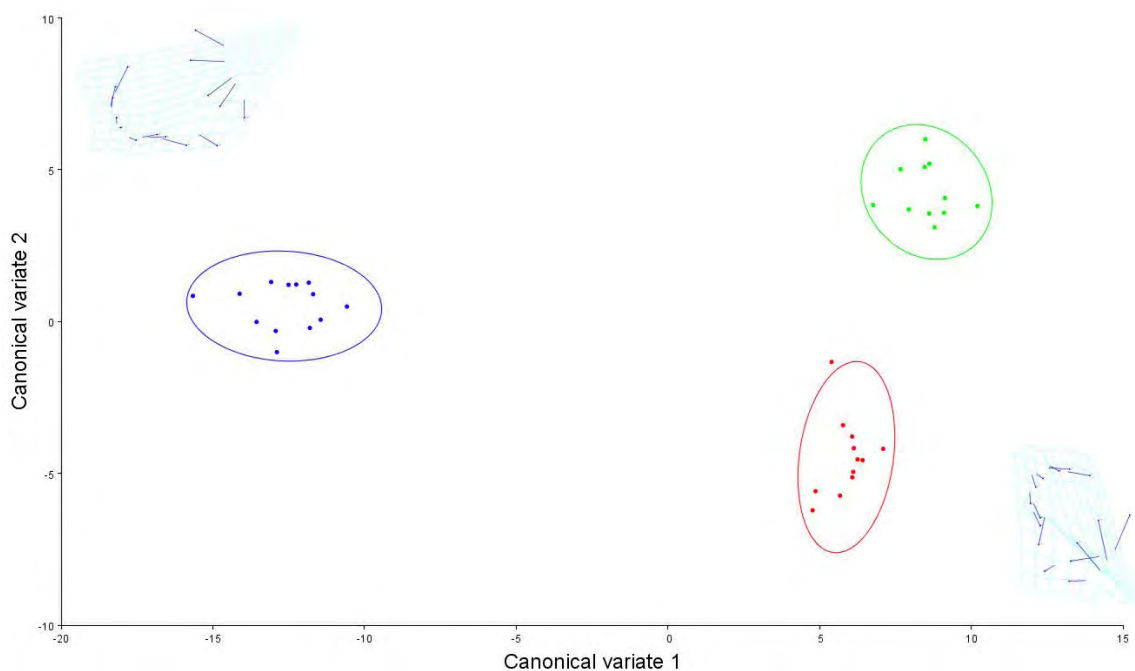
**Tabla 21.** Variación de los tres ejes de variación canónica entre grupos de placas laterales izquierdas para el criterio de localidad.

	<b>Eigenvalores</b>	<b>% Varianza</b>	<b>% Acumulado</b>
<b>1</b>	44.7471	80.212	80.212
<b>2</b>	7.9014	14.164	94.376
<b>3</b>	3.1375	5.624	100.00

La variación de las placas laterales izquierdas asociada a la región del brazo de la cual fueron obtenidas es significativa acorde al Procrustes ANOVA ( $F_{2, 33} = 21.56$ ;  $p < 0.05$ ), al análisis de variación canónica (CVA) y confirmado por la prueba de MANOVA (Traza de Pillai's = 1.92;  $p < 0.05$ ) (Anexo 13). Al analizar los valores de  $p$  obtenidos de las distancias de Mahalanobis por permutación, se obtuvo que hay diferencias entre todas las regiones del brazo consideradas (Tabla 22). Lo anterior se corrobora en el gráfico del CVA, en donde las elipses generadas separan a los grupos definidos a priori (Fig. 32), al considerar los dos ejes (Tabla 23).

**Tabla 22.** Valores p a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) para placas laterales izquierdas al considerar el criterio de la región del brazo de la cual fue obtenida la placa. D=distal; M=medio; P=proximal.

Distancia de Mahalanobis		
	D	M
M	<0.05(9.1256)	-
P	<0.05(19.1886)	<0.05(21.4989)



**Figura 32.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas laterales izquierdas de organismos de *Ophionereis* spp. de distintas regiones de los brazos: **distal**, **media** y **proximal** Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

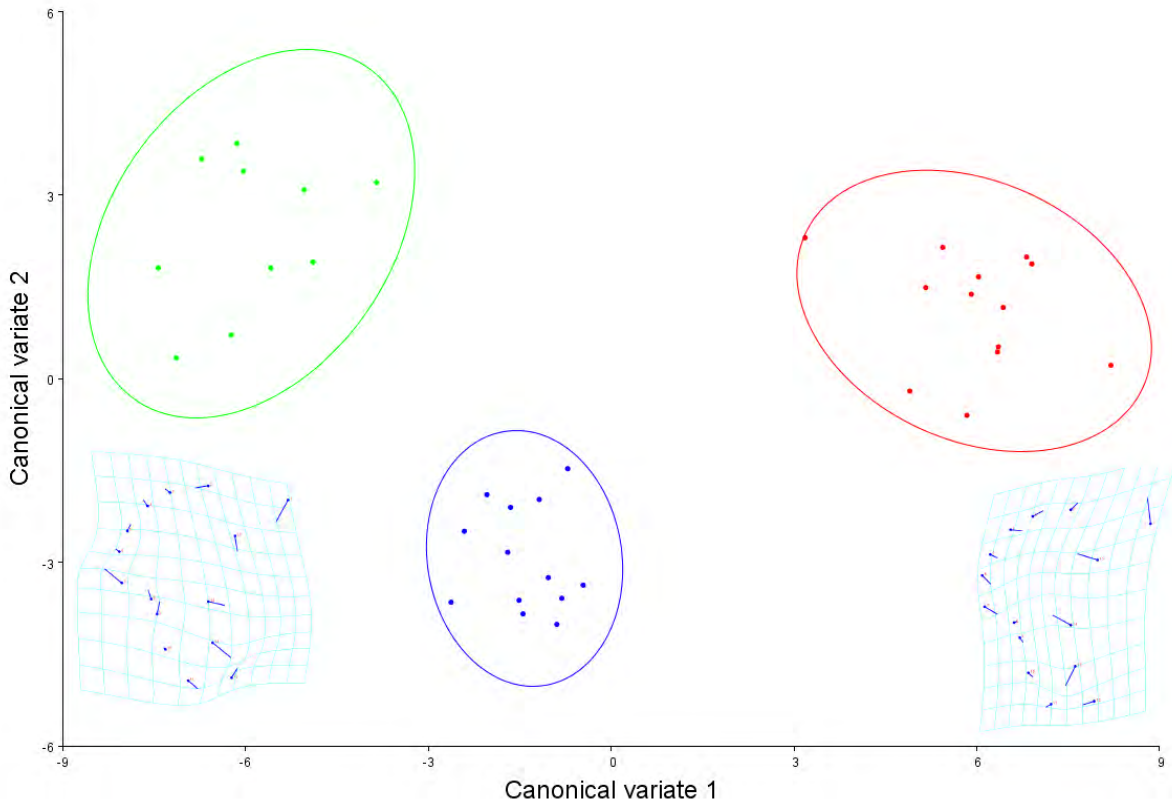
**Tabla 23.** Variación de los ejes de variación canónica entre grupos al considerar región del brazo de la que fue obtenida la placa lateral izquierda.

	Eigenvalores	% Varianza	% Acumulado
<b>1</b>	99.8030	88.135	88.135
<b>2</b>	13.4353	11.865	100.00

Al evaluar la variación en la forma de las placas laterales izquierdas asociada a la talla de los organismos obtuvimos que tanto el CVA como el Procrustes ANOVA ( $F_{2, 33} = 4.30$ ;  $p < 0.05$ ) indican diferencias significativas; lo anterior se corroboró con el MANOVA (Traza de Pillai's = 1.81;  $p < 0.05$ ) (Anexo 14). Acorde con los valores de  $p$  obtenidos a partir de las pruebas de permutación de las distancias de Mahalanobis hay diferencias significativas entre todas las combinaciones de tallas, presentando la mayor distancia la interacción entre placas de organismos de talla grande con aquellas de organismos de talla chica (Tabla 24). Las elipses agrupan muy bien a los organismos de distintas tallas (Fig. 33), especialmente en lo que se refiere al primer eje (Tabla 25).

**Tabla 24.** Valores  $p$  a partir de test de permutación (10000 rondas) basado en la distancia de Mahalanobis (distancia entre paréntesis) obtenida para placas laterales izquierdas de organismos de distintas tallas. C= Chico; M= Mediano; G= Grande.

<b>Distancia de Mahalanobis</b>		
	<b>C</b>	<b>G</b>
<b>G</b>	<0.05(11.9375)	-
<b>M</b>	<0.05(8.4170)	<0.05(6.9448)



**Figura 33.** Análisis discriminante de las variables morfológicas entre placas laterales izquierdas de organismos de *Ophioneis* spp. de distintas tallas: chico, grande y mediano. Elipses al 90% de confianza y gradillas de deformación para cada eje con vectores de cambio.

**Tabla 25.** Variación de los ejes de variación canónica entre grupos según talla de organismo de la que se obtuvieron las placas laterales izquierdas.

	Eigenvalores	% Varianza	% Acumulado
1	25.3792	82.001	82.001
2	5.5706	17.999	100.00

## ii. Microlentes

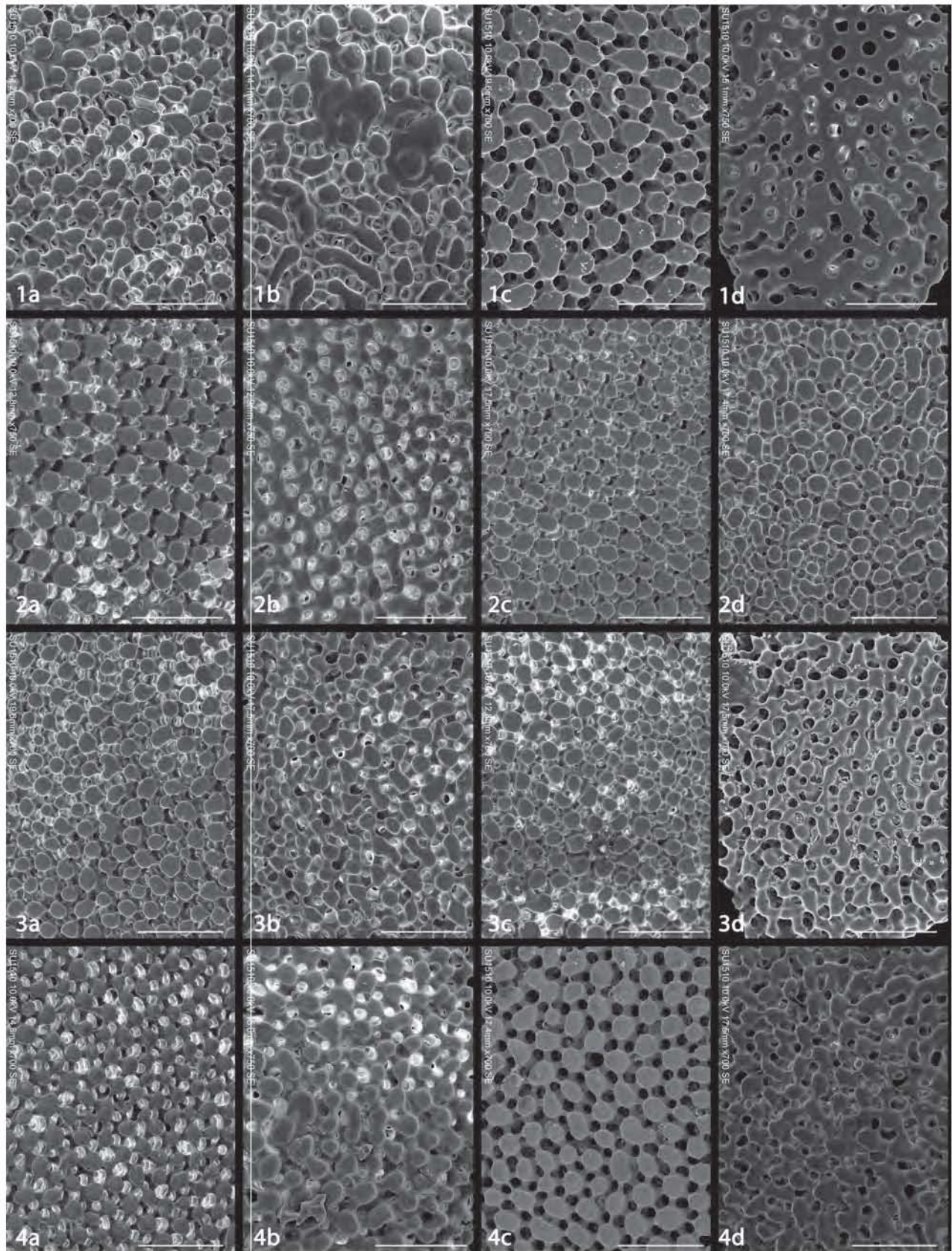
La observación de las placas dorsales que integran los brazos de los organismos permitió identificar que de manera general, el estereoma de las placas dorsales en su región central es similar en todos los organismos analizados en este trabajo. Se presentan estructuras previamente reportadas como trabéculas periféricas expandidas, mismas que consisten en estructuras circulares que sobresalen en la superficie dorsal del estereoma

que integra dichas placas. Estas trabéculas o microlentes se distribuyen de manera relativamente uniforme en la región central de las placas y se encuentran rodeadas por poros que conducen a la región interna del estereoma de la placa. Dentro de las diferencias observadas al realizar la comparación de la estructura del estereoma se encontró que en las placas obtenidas de los ejemplares cavernícolas de *Ophionereis* n. sp. se presentan microlentes aglomerados entre sí en algunas zonas de la placa. Lo anterior se presenta tanto en placas proximales como distales de organismos cavernícolas, y en menor medida en las placas distales de organismos provenientes de las tres localidades arrecifales (Fig. 34).

Al analizar cuantitativamente las estructuras que componen la superficie de las placas dorsales de los brazos se obtuvo de manera invariable que las placas de organismos cavernícolas presentan una menor densidad de microlentes, sin importar la región del brazo de la cual provenga la placa, ni la talla del organismo del cual se obtuvo. Asimismo, lo anterior se relaciona con el tamaño de los microlentes, los cuales presentan un mayor tamaño en las placas de organismos recolectados en el sistema anquihalino El Aerolito (detalles en Anexo 15).

Todas las placas obtenidas de organismos juveniles (proximales, media y distales) presentan el siguiente patrón: aquellas placas de organismos muestreados en la región arrecifal de Akumal presentan la mayor densidad de microlentes (entre cuatro mil setecientos y seis mil quinientos microlentes por milímetro cuadrado), superando ligeramente a los organismos de la región arrecifal de Cozumel (4200-5750 microlentes/mm<sup>2</sup>) que a su vez supera en densidad de microlentes a los organismos de Puerto Morelos (3300-4300 microlentes/mm<sup>2</sup>).





**Figura 34.** Acercamiento de la cara externa de las placas dorsales de los brazos de *Ophonereis* n. sp. (1, sistema anquihalino El Aerolito) y *O. reticulata* de tres localidades arrecifales (2, Cozumel; 3, Akumal; 4, Puerto Morelos) considerando placas de organismos desarrollados ( $dd \geq 12.5$  mm) tanto proximales (a) como distales (b) y placas de organismos juveniles ( $dd=6$  mm) de la región proximal (c) y distal (d). Barras de escala  $50 \mu\text{m}$ ; dd: diámetro del disco.

Por su parte, las placas de organismos de Puerto Morelos superan en densidad de microlentes a las de organismos cavernícolas juveniles (2328-2500 microlentes/mm<sup>2</sup>) por casi el doble en algunos casos. A su vez y como se mencionó anteriormente, el tamaño de los microlentes presenta un orden inverso en el que aquellos de las placas de organismos cavernícolas son los más grandes y los más pequeños son los que se encuentran en placas de ejemplares de Akumal. Finalmente en este sentido cabe mencionar que la cantidad de poros alrededor de cada microlente varía ampliamente al comparar entre placas de distintas regiones del brazo y entre localidades. No obstante, en general se observa que los microlentes de placas obtenidas de organismos cavernícolas están rodeados por un mayor número de poros que los microlentes de placas de organismos arrecifales; además de que estos poros presentan un mayor tamaño en organismos cavernícolas.

Al analizar las placas obtenidas de organismos maduros se observa un patrón ligeramente distinto al mencionado para organismos juveniles. En este caso nuevamente los organismos cavernícolas presentan las densidades menores de microlentes, superadas por las placas de organismos de la región de Cozumel, Akumal y Puerto Morelos, en ese orden. Nuevamente esta tendencia se mantiene en sentido contrario al considerar el tamaño de los microlentes, siendo los más pequeños los de las placas de organismos de Puerto Morelos. En este caso y de manera consistente para las placas proximales, medias y distales se observa un mayor tamaño y cantidad de poros que rodean los microlentes en los organismos cavernícolas seguidos en orden descendente por aquellos de la región arrecifal de Akumal, Cozumel y Puerto Morelos.

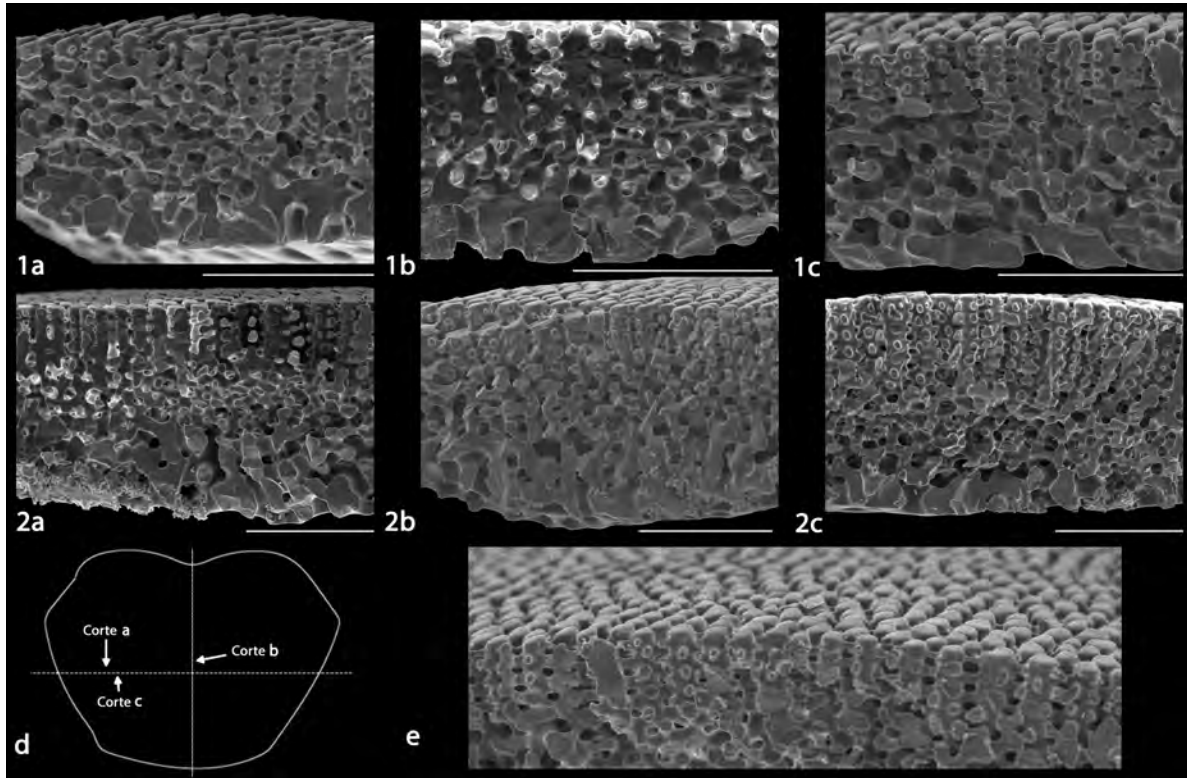
En cuanto a la variación por talla se observa que entre mayor sea ésta última, la densidad de microlentes es menor y el tamaño de dichas estructuras incrementa. El número de poros se mantiene constante con una ligera tendencia a aumentar en organismos de mayor talla. El tamaño de los poros es variable con respecto a la talla de los organismos por lo cual fue imposible identificar una tendencia clara. En organismos cavernícolas; la variación en el tamaño de los microlentes responde al mismo patrón general (aumentar de tamaño conforme la talla del organismo es mayor); no obstante la variación es amplia en este carácter y se presentan otros patrones como incremento y disminución hacia organismos de mayor talla. La cantidad de poros que rodean los microlentes de las placas dorsales de los brazos de organismos del sistema anquihalino

no varía con respecto a la talla, pero el tamaño de estos disminuye conforme aumenta la talla de los organismos.

Por último y en lo que se refiere a la variación serial, conforme pasamos de las placas proximales a las distales la densidad de microlentes disminuye en términos generales. Sin embargo las placas de organismos de talla mediana tienden a variar en sentido contrario, sin afectar de manera general el patrón mencionado. Por su parte, el tamaño de los microlentes presenta un incremento hacia las placas de la región distal. En este último caso nuevamente hay una variación en la tendencia en organismos de talla mediana. El número de poros es relativamente constante al igual que el tamaño de estos. Aunque puede observarse una ligera tendencia al incremento en número y tamaño de poros hacia la región distal.

Otro aspecto importante de mencionar, es que además de las diferencias mencionadas en la superficie de las placas dorsales de los brazos de los organismos de *Ophionereis* spp. también se observan diferencias al analizar la región interna de dichas placas. De manera general se observa que las placas presentan dos secciones: la primera de ellas definida por la región ventral o interna de las placas, misma que se caracteriza por estereoma menos poroso y poco uniforme. Por su parte, la sección correspondiente a la superficie dorsal o externa de las placas dorsales, presenta un patrón mucho más uniforme en el que el estereoma se alinea con los microlentes, mismos que se corrobora, tienen una superficie prominente que sobresale del resto de la superficie de la placa. Este patrón es mucho más definido y claro en las placas de organismos arrecifales, en los cuales se observa claramente la transición de una sección a la otra. Mientras tanto, los organismos cavernícolas presentan placas con patrones más homogéneos, en donde la sección de los microlentes es prácticamente imperceptible, lo que constituye un estereoma desorganizado desde la región ventral de las placas hasta la cara que se encuentra expuesta en los organismos (Fig. 35). Es importante recalcar que los microlentes presentan una elevación con respecto al relieve de las conexiones del estereoma alrededor de los poros (Fig. 35e).

Las placas dorsales accesorias de los brazos presentan el mismo patrón que las placas dorsales de los brazos al analizar el estereoma superficial de dichas placas; con la particularidad que en las placas accesorias los poros son más grandes y abundantes en placas de todas las regiones y de todas las localidades.



**Figura 35.** Cortes transversales de las placas dorsales de los brazos de *Ophionereis* n. sp. (1, sistema anquihalino El Aerolito) y *O. reticulata* de una localidad arrecifal (2, Puerto Morelos) al considerar placas proximales de organismos desarrollados ( $dd \approx 13.5$  mm). Se consideran tres cortes a distintos niveles de la placa (a, b, c) indicados en el esquema (d). Microlentes en su vista lateral, e. Barras de escala 100  $\mu$ m; dd: diámetro del disco.

### iii. Placas laterales

Al realizar la comparación de las placas laterales según los caracteres de importancia taxonómica particulares de estas estructuras se obtuvo la información descrita a continuación.

En el caso de la ornamentación del estereoma en la región externa de las placas se observa que existen distintos patrones según el área de la placa, con un enmallado más fino hacia la región proximal (especialmente en la región media y hacia la porción ventral) y alrededor de las articulaciones con las espinas; esto es también visible en organismos juveniles y en placas distales, aunque suele ser menos evidente el cambio en estos últimos (Fig. 36). Por su parte la región central de las placas presenta estriación menos fina que forma en algunos casos tubérculos en la región media, mientras que en las regiones del borde dorsal y ventral estos no se presentan. Los tubérculos presentan un mayor tamaño en los organismos arrecifales, lo cual en algunas regiones provoca la

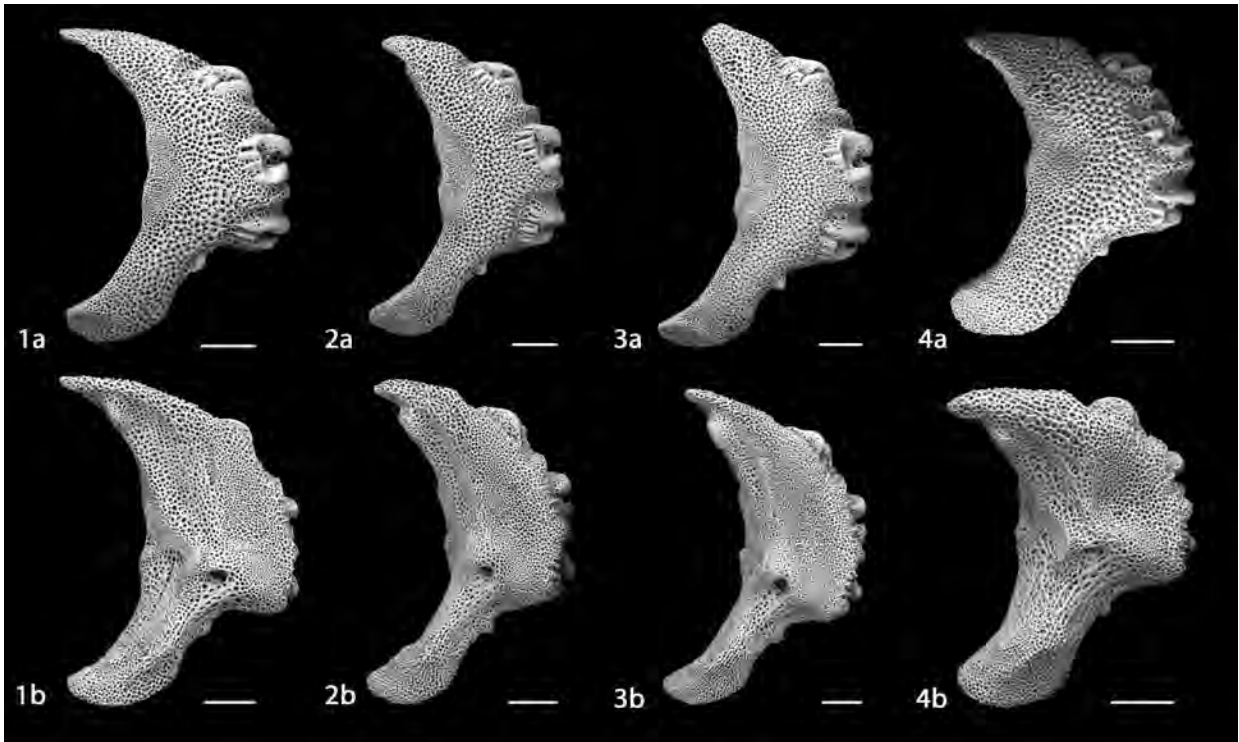
unión de estos, minimizando o incluso eliminando la malla fina que los unía, este patrón es más claro en los organismos de Puerto Morelos. Por su parte, los organismos cavernícolas presentan tubérculos de menor tamaño hacia los extremos dorsal y ventral, que alcanzan su mayor tamaño en la región media; a pesar de no ser tan grandes como los tubérculos de los organismos arrecifales, estas estructuras se unen entre sí en algunos casos.

La región proximal central con enmallado fino presenta un área mayor en los organismos de Puerto Morelos y decrece gradualmente en los organismos de la región arrecifal de Cozumel, Akumal y del sistema anquihalino, en ese orden; esa misma área presenta poros notablemente más grandes en los organismos provenientes de Puerto Morelos en comparación con los organismos de Akumal y especialmente con los del sistema anquihalino, en los cuales la cantidad de estereoma en el enmallado minimiza el espacio ocupado por los poros (Fig. 36a). Las espuelas no son discernibles ni en la parte interna ni en la externa de ninguna placa lateral.

La ornamentación de la región interna de las placas laterales es parcialmente uniforme; presenta estriaciones continuas y carece de tubérculos. Se presenta una sola perforación bien diferenciada, alrededor de la cual el estereoma presenta una menor porosidad desde la perforación y hacia la parte ventral de la placa. Asimismo se observa que el estereoma es menos poroso en la mitad distal por encima de la perforación. Esta área más densa coincide con la región entre las dos crestas presentes en todas las placas, mismas que corren paralelamente en dirección dorsal-proximal a ventral-proximal. La distancia entre ambas crestas es notablemente mayor en las placas de organismos cavernícolas al compararlas con aquellas obtenidas de organismos arrecifales. Lo anterior se traduce en que los organismos cavernícolas presentan una mayor superficie cubierta por estereoma denso en la región que se encuentra entre ambas crestas.

Se distinguen tres protuberancias en la región interna de las placas laterales, dos en el extremo medio-proximal y una más cercana a la única perforación. Al comparar las protuberancias entre organismos de las distintas localidades no se observan diferencias en la forma y el arreglo de las mismas, ya que todas presentan estereoma denso con poros escasos y pequeños (Fig. 36).

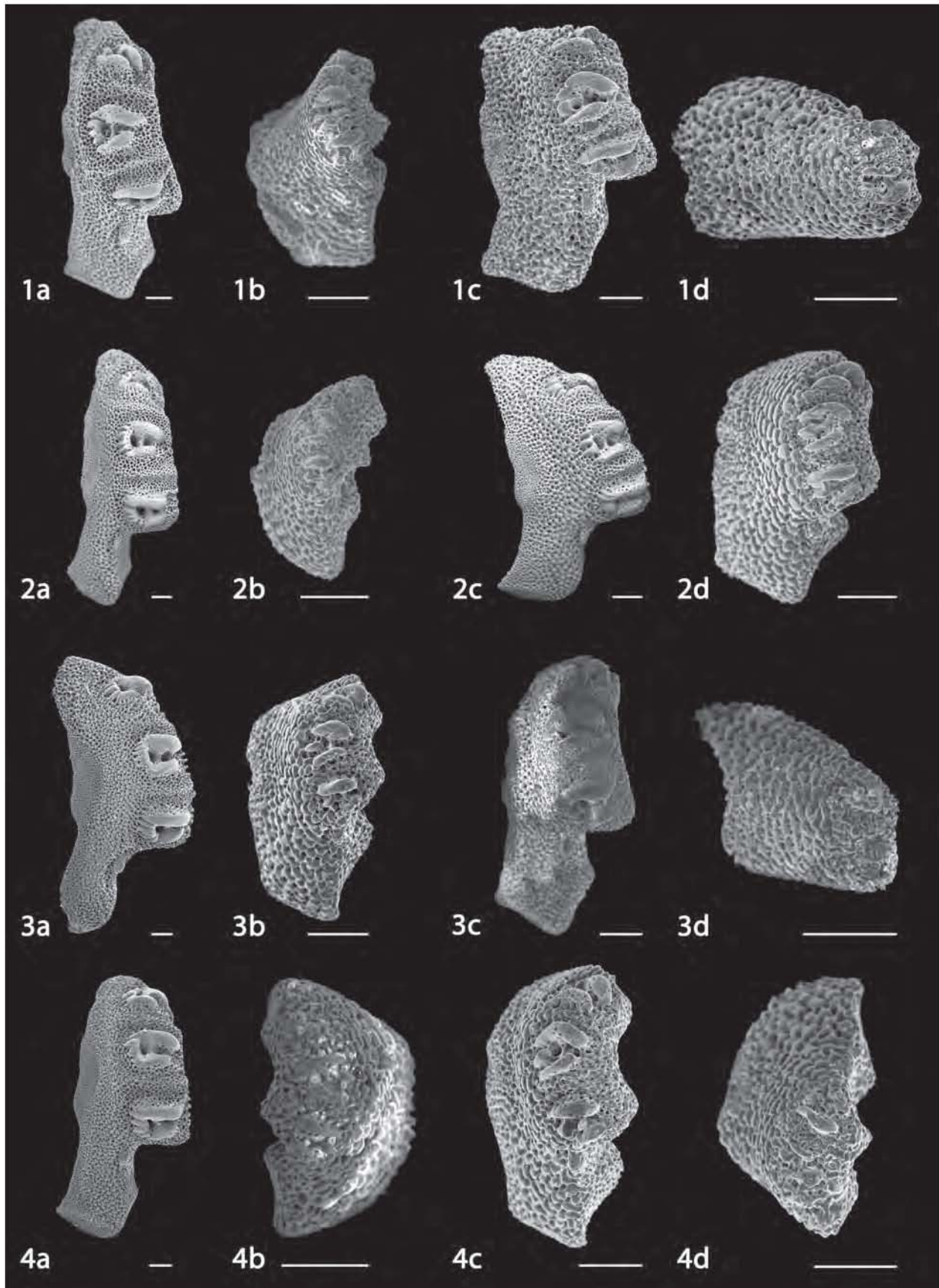




**Figura 36.** Placas laterales de los brazos de *Ophionereis* n. sp. (1, sistema anquihalino El Aerolito) y *O. reticulata* de tres localidades arrecifales (2: Cozumel; 3, Akumal; 4, Puerto Morelos) en su cara externa (a) e interna (b). Barras de escala 200  $\mu$ m.

Las placas laterales de todos los organismos analizados presentan tres articulaciones (con espinas) horizontales, ubicadas en el borde distal, muy similares en tamaño y forma entre sí. Aunque las articulaciones se encuentran en el borde distal, no existe un surco que las contenga (como ocurre en otros grupos de ofiuroides), por lo que estas son visibles en la mayoría de los casos al observar la placa en su vista perpendicular externa. Entre cada una de las articulaciones se presenta una cresta, notable únicamente por la elevación y no por un cambio en la ornamentación del estereoma; dichas crestas son especialmente conspicuas en placas laterales proximales de los brazos tanto de organismos juveniles como adultos y son imperceptibles en las placas distales. La distancia entre cada una de las articulaciones es similar en todas las placas observadas. Cada articulación presenta dos aberturas similares en tamaño, una proximal (por la que pasa un músculo) y una distal (por la que pasa un nervio [Byrne, 1994; Wilkie, 2016]). Ambas aberturas se encuentran rodeadas por estereoma denso que forma crestas en forma de herradura con el borde proximal cerrado que forma una cresta especialmente pronunciada en esa región (Fig. 37).

Las articulaciones de las placas laterales con las espinas presentan una gran variación en el estereoma de las crestas sin que se distinga un patrón claro de acuerdo a la variación serial, la ontogenia o entre especies. Sin embargo, la cresta dorsal de las articulaciones presenta una forma más globosa en los organismos arrecifales y más estrecha en las placas laterales de los organismos del sistema anquihalino El Aerolito; asimismo, ese borde tiene forma curvada con una porción convexa hacia la parte dorsal en los organismos de la región arrecifal de Cozumel, Akumal y Puerto Morelos. En las placas de los organismos cavernícolas la región más proximal de la cresta dorsal presenta un patrón opuesto al de organismos arrecifales, es decir cóncavo. Otra notable diferencia entre las placas de organismos de distintos hábitats es la forma del borde que se encuentra en la región distal de la placa, en el cual se observa estereoma más compuesto y con mayor número de canales en los organismos arrecifales y menor cantidad de estereoma en los organismos cavernícolas. En este sentido cabe mencionar que se observa el mismo patrón según la talla de los organismos; los organismos juveniles presentan el estereoma más sencillo en comparación con los organismos maduros. La variación serial incluye el menor desarrollo de las articulaciones, lo cual dificulta y en algunas ocasiones hace imposible observar las tres articulaciones características de la familia Ophionereididae. El estereoma de las crestas que delimitan las articulaciones se vuelve más poroso hacia la región proximal de los brazos. No se observaron diferencias en el tamaño, forma y separación de las articulaciones según la talla o la posición de la placa en el brazo (proximal o distal). Las crestas que separan a las articulaciones entre sí, son más marcadas en los organismos de la región arrecifal de Cozumel en comparación con el resto (Fig. 37).



**Figura 37.** Placas laterales de los brazos de *Ophionereis* n. sp. (1, sistema anquihalino El Aerolito) y *O. reticulata* de tres localidades arrecifales (2, Cozumel; 3, Akumal; 4, Puerto Morelos) considerando placas de organismos desarrollados ( $dd \geq 12.5$  mm) tanto proximales (a) como distales (b) y placas de organismos juveniles ( $dd=6$  mm) de la región proximal (c) y distal (d). Todas las placas se encuentran en posición lateral a fin de mostrar las articulaciones con las espinas. Barras de escala 100  $\mu$ m; dd: diámetro del disco.

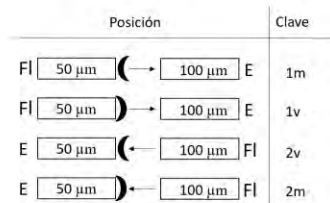
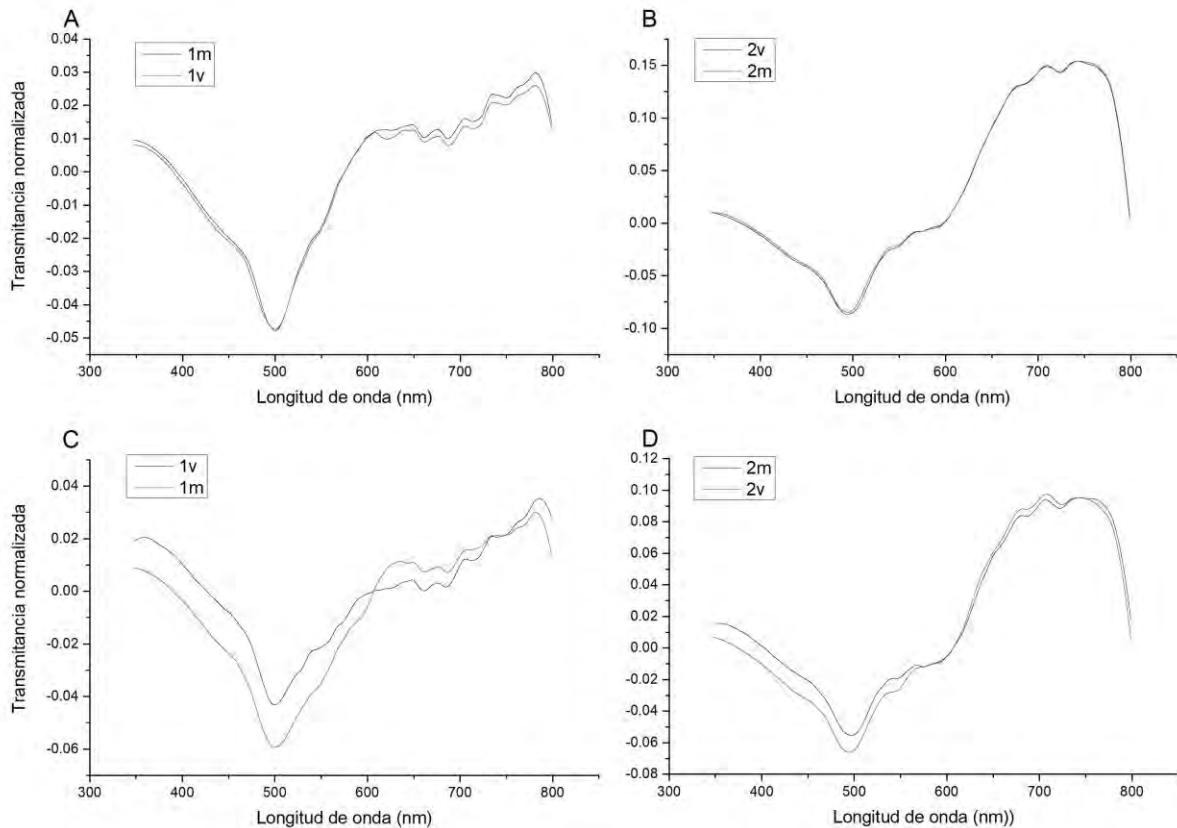


#### **iv. Características ópticas**

Se obtuvieron los valores de transmitancia para las placas dorsales de los organismos arrecifales y cavernícolas; en primera instancia se observa que en los organismos arrecifales no hay diferencia (o esta es mínima) en la transmitancia obtenida de las caras dorsal y ventral de la misma placa. Por su parte, en las placas de los organismos cavernícolas hay una mayor transmisión de luz desde los 350 y hasta los 600 nm, cuando esta incide en la región carente de microlentes (ventral); después de los 600nm el patrón se invierte, ya que la mayor transmitancia se presenta en la región con microlentes (dorsal). Lo anterior es consistente sin importar la posición del resto de los elementos (fuente de luz blanca y espectrofotómetro).

En segundo lugar se puede distinguir que el valor mínimo de transmitancia oscila los 500nm en todas las posiciones y en todos los organismos; no obstante, estos valores son ligeramente menores cuando la luz incide en la cara dorsal (con microlentes) de los organismos cavernícolas. En las longitudes desde los 600 y hacia los 780nm la absorbancia se mantiene baja en todos los casos.

Finalmente se observa que las placas de los organismos cavernícolas consistentemente transmiten menos luz que aquellas obtenidas de organismos arrecifales, aunque la diferencia es mínima (Fig. 38).



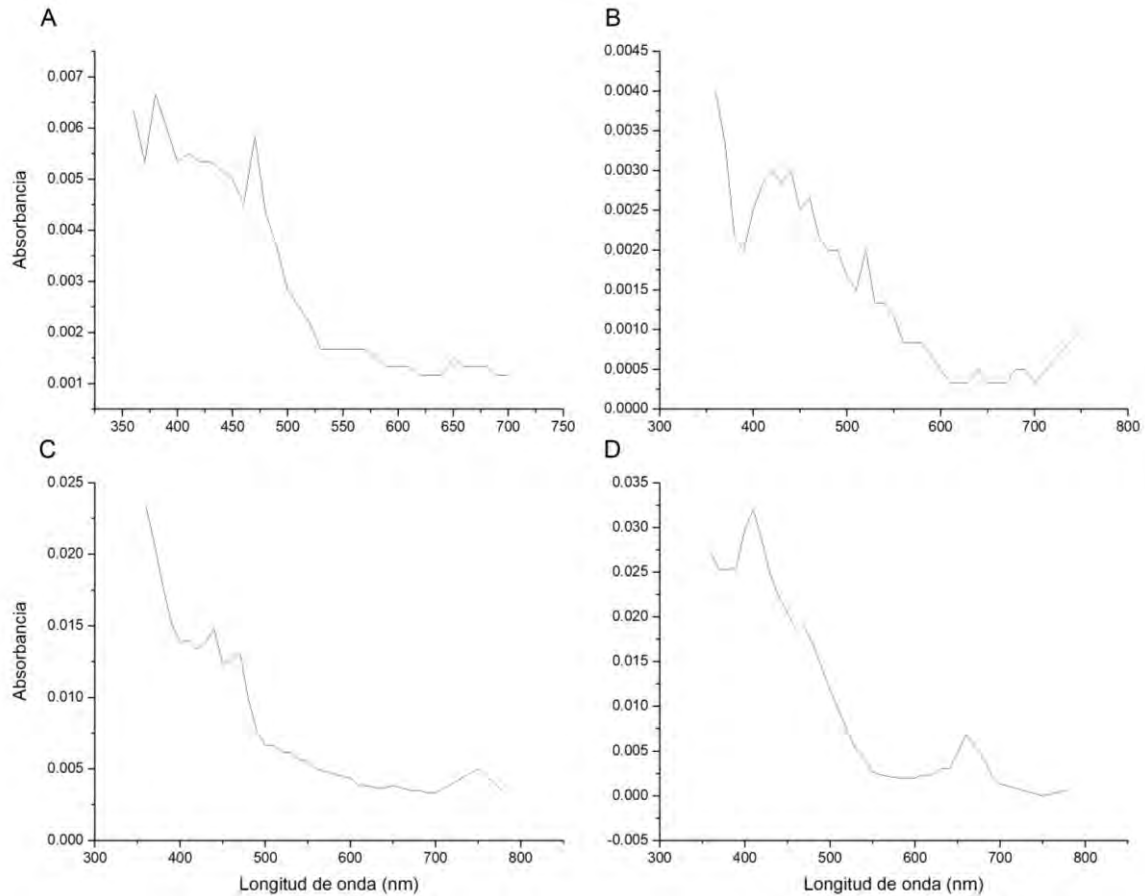
**Figura 38.** Análisis espectral de placas dorsales de organismos de *Ophionereis* spp. provenientes de ambientes arrecifales (A-B) y cavernícolas (C-D) al considerar todas las combinaciones posibles. FI: fuente de luz blanca. E: espectrofotómetro.

Cabe mencionar que aunque la distancia entre las muestras y las fibras se minimizó al máximo posible, las lecturas entre uno y otro acomodo fueron diferentes. Sin embargo los patrones se mantienen constantes sin importar esto, por lo cual los resultados son confiables.

### *3. Caracterización de pigmentos*

Las pruebas realizadas para caracterizar los pigmentos presentes en los organismos cavernícolas resultaron en la obtención de un espectro de absorbancia de pigmentos de la región dorsal proximal de los brazos, región ventral proximal de los brazo, región distal de los brazos y superficie dorsal del disco (Fig. 39).

Los pigmentos de la región dorsal obtenida de la parte proximal de los brazos muestra dos picos de absorbancia, el primero de ellos alrededor de los 380nm y el segundo ligeramente menor alrededor de los 470nm. Los valores más altos de absorbancia se obtuvieron en la superficie dorsal del disco y corresponden a un pico alrededor de los 410nm; en esta misma región se observa un pico un orden de magnitud más pequeño a los 660nm. La intensidad de ambas secciones de la región proximal del brazo es del mismo orden de magnitud que las de la región distal. Sin embargo en la región ventral se observan al menos tres picos de absorbancia, hacia los 360nm, otro no tan claro de los 420 a los 440nm y uno más alrededor de los 520nm. En la región distal de los brazos se observa dos regiones de mayor absorbancia, hacia los 360nm y entre los 440 y los 470nm.



**Figura 39.** Absorbancia obtenida para cada una de las regiones consideradas en ejemplares de *Ophioneis* n. sp. muestreados en el sistema anquihalino El Aerolito. A. Porción dorsal de la parte proximal del brazo; B. Porción ventral de la parte proximal del brazo; C. Región distal del brazo; D. Superficie dorsal del disco.

#### 4. Integración de resultados

En primera instancia, todos los resultados fueron discutidos por separado, acorde a la metodología descrita previamente y a los criterios utilizados para comparar los diversos aspectos considerados en el presente estudio (Tabla 26). Una vez hecho lo anterior obtuvimos una integración de todos los resultados, misma que se relacionó con el tipo de hábitat y que se presenta de manera detallada en la siguiente sección.

**Tabla 26.** Criterios considerados para las comparaciones realizadas en el presente trabajo de investigación. Se presentan también las opciones para cada criterio y los análisis en los que se utilizó cada uno de ellos.

<b>Criterio</b>	<b>Opciones consideradas</b>	<b>Comparación</b>
<b>Localidad</b>	El Aerolito, Cozumel, Akumal o Puerto Morelos	Morfología externa, análisis morfométricos, morfología interna
<b>Ecosistema</b>	Arrecifal o cavernícola	Morfología externa, análisis morfométricos, morfología interna, caracterización de pigmentos
<b>Región del brazo</b>	Proximal, media o distal	Morfología interna
<b>Etapa</b>	Juvenil o adulto	Morfología interna

## VII. DISCUSIÓN

### 1. *Morfología externa*

La comparación realizada entre organismos del género *Ophionereis* que habitan dos tipos de ecosistemas distintos (arrecifal y cavernícola) permitió distinguir las diferencias morfológicas externas más relevantes desde el punto de vista taxonómico, así como al considerar el tipo de hábitat en el que se encuentran los organismos.

Una de las diferencias que llama la atención es la presencia de un mayor número de placas pigmentadas de los brazos en los organismos cavernícolas, esto podría implicar que hay un mayor uso de pigmentos en los organismos cavernícolas, algo que *a priori* podría parecer contradictorio dadas las características de los organismos cavernícolas en general con respecto a la pigmentación. Además, cabe mencionar que el patrón de coloración de los brazos en este género ha sido utilizado como caracter taxonómico para distinguir entre *O. reticulata* y otras especies (Thomas, 1973; Pomory, 2007); lo anterior, sumado a los cambios de pigmentación en los brazos debidos a la migración continúa de cromatóforos (Hendler 1984a; Cobb, 1990), dota de gran relevancia los resultados obtenidos, evidenciando la necesidad de clarificar la variación de este rasgo y por tanto, entender su importancia a nivel taxonómico y ecológico. Estos resultados deben ser tomados con mesura ya que fueron obtenidos mediante la revisión de ejemplares preservados en alcohol, y se sabe que muchos pigmentos presentes en estos organismos se degradan con la aplicación de etanol (Fontaine, 1962; Hendler *et al.*, 1995).

En cuanto a las diferencias observadas en el patrón de coloración del disco, tanto en su parte oral como en la región aboral, es importante subrayar que se observan tanto en ejemplares fijados como en organismos vivos; en este caso las diferencias se ajustan a los resultados esperados al considerar que en la región oral de los organismos se presenta un evidente pérdida de pigmentos en los organismos cavernícolas. La región aboral de los organismos recolectados en el sistema anquihalino El Aerolito carecen en más de la mitad de los ejemplares revisados, del patrón reticulado que da nombre a la especie tipo del género. Considerando lo anterior, es probable que la ausencia de luz en el sistema anquihalino tenga algún efecto en la distribución y acomodo de los pigmentos en los organismos directa o indirectamente y que los pigmentos jueguen algún papel importante en la biología de los organismos arrecifales; esto se sustentaría por la menor

sensibilidad a la luz observada en organismos cavernícolas en comparación con sus congéneres arrecifales, lo cual podría responder al reacomodo de los pigmentos y su efecto sobre la sensibilidad de los organismos (Hendler 1984a; Cobb, 1990). Otro factor que puede afectar la presencia y distribución de pigmentos es el tipo de sustrato en el que habitan estos organismos (Hendler 1984a), lo cual también varía en los dos tipos de ecosistemas considerados en este trabajo (Hendler *et al.*, 1995; Mejía *et al.*, 2007a).

Algunos de los rasgos morfológicos que permiten distinguir de manera consistente entre organismos arrecifales y cavernícolas es la forma de los escudos radiales (este carácter es de relevancia taxonómica en muchos grupos de ofiuroides). Algo similar ocurre con la forma de los escudos orales, con la particularidad de que este carácter permite distinguir a los organismos de *Ophionereis* cf. *reticulata* de los de *Ophionereis* n. sp. muestreados dentro de la cueva. En este sentido, es preciso mencionar que existen publicaciones con imágenes que muestran organismos de *Ophionereis reticulata* con escudos orales con el borde proximal puntiagudo en organismos de Brasil y Panamá (Thomas, 1973; Gondim *et al.*, 2013). Dichos autores apuntan que la variación en esas poblaciones al considerar ese carácter es amplia. No obstante, en los más de cien ejemplares revisados en este trabajo, provenientes de cuatro localidades diferentes, no se observó tal variación independiente del tipo de hábitat. Por último en este sentido, cabe mencionar que Martynov (2010) describe a los escudos orales como un carácter utilizado para distinguir entre especies cercanas por lo cual nuevamente se observa que cada carácter puede tener mayor o menor relevancia taxonómica según el taxón y la población que se estudie.

La variación observada en los escudos adorales cobra relevancia al considerar que estas estructuras son modificaciones de placas laterales (Martynov, 2010); ya se ha mencionado la importancia de estas placas para la taxonomía del grupo lo cual podría indicar que acorde a su origen, las placas adorales también permiten distinguir entre especies diferentes. No existen trabajos que atribuyan tal importancia taxonómica a los escudos adorales, probablemente lo anterior sea resultado de la disparidad que existe en la cantidad de unas y otras estructuras en un organismo (cientos en el caso de las placas laterales y solo diez en el caso de los escudos adorales), razón por la cual las placas laterales son mucho más comunes de encontrar en organismos recolectados, fijados o fosilizados.

Observaciones previas hechas en estos organismos habían esbozado la posibilidad de diferencias en el arreglo de la madreporita de los organismos cavernícolas (Solís-Marín & Laguarda-Figuera, 2007). Al comparar la morfología externa de dichas estructuras sin incluir la técnica de MEB no se observó mayor diferencia que la forma y el tamaño de dichas estructuras. Sin embargo, al comparar la madreporita de fotografías obtenidas con MEB se identificaron más diferencias según el hábitat de los organismos. En este sentido cabe destacar que los organismos arrecifales presentan características muy similares a las reportadas para otras especies del género *Ophionereis* (Ezhova *et al.*, 2016) mientras que los organismos cavernícolas presentan algunas diferencias, especialmente en el número de poros presentes en el borde distal de la madreporita. Lo anterior confirma lo mencionado por Ezhova *et al.* (2016) respectivo al poco valor taxonómico de dichas estructuras y a su variación dependiente de factores ecológicos.

Las placas que integran la roseta centro-dorsal del disco no se observan en ejemplares adultos provenientes de las localidades arrecifales, únicamente son conspicuas en organismos juveniles. Lo anterior hace pensar que se trata de un carácter que se vuelve inconspicuo con el desarrollo del animal, algo que ha sido comprobado en otras especies de la clase (Pomory *et al.*, 2011; Martynov *et al.*, 2015); es por ello que resulta sorprendente que ese mismo carácter esté presente en todos los ejemplares habitantes del sistema anquihalino, sin importar su talla o estado de madurez. Ya se ha abordado sobre la existencia de procesos de paedomorfosis en organismos cavernícolas (Brandon, 1971; Culver, 1982; Culver *et al.*, 1995; Sket, 1996; Culver & Pipan, 2009) por lo cual se propone que procesos de este tipo se presenta en los organismos de *Ophionereis* n. sp. habitantes de la cueva El Aerolito. Otra explicación para este rasgo sería que los ejemplares analizados en este trabajo sean en realidad juveniles de alguna especie del género *Ophionereis*, algo que resulta improbable dada la cantidad de ejemplares utilizados, la talla tan grande de algunos de ellos así como el hecho de que la mayoría de los ejemplares presentan rasgos adultos tales como la presencia de gónadas, el tipo de placas presentes en los brazos, el número de segmentos y el patrón de escamas del disco (Martynov, 2010; Martynov *et al.*, 2015). Es pertinente agregar que dichas escamas se agregan alrededor de las placas de la roseta central durante el desarrollo de los organismos, con lo que disminuye la dominancia y tamaño relativo de las placas de la roseta central conforme el animal se acerca a la forma adulta (Pomory *et al.*, 2011). Por lo anterior llama la atención el hecho de que además de presentar una roseta



central conspicua (rasgo juvenil), los organismos cavernícolas presenten escamas en el disco más grandes que los organismos de ambientes arrecifales (rasgo adulto), ya que estos dos rasgos estarían relacionados dada la limitación de espacio en la superficie dorsal del disco por lo que es muy probable que el disco de los organismos cavernícolas presente un menor número de escamas en comparación con sus congéneres arrecifales, lo cual en conjunto con la presencia de la roseta central integra distintos tipos de disco según la especie de la que se trate.

Finalmente es importante mencionar que aunque se observaron diferencias en las papilas orales de los organismos dependiendo del hábitat, éstas no se detallaron ya que dichas estructuras son muy frágiles, por lo que muchos organismos conservados en colecciones carecen de ellas o se encuentran incompletas, lo cual las hace un carácter poco relevante en este sentido. Algo similar sucede con las papilas genitales, las cuales se encuentran en la mayoría de los ejemplares de *Ophionereis* n. sp.

## 2. Análisis morfológicos

En lo que se refiere a la longitud de los brazos, Tommasi (1970) menciona una relación máxima de longitud de brazos siete veces el diámetro del disco en *Ophionereis reticulata*, cifra cercana a la observada para los ejemplares de dicha especie considerados en este trabajo. Idénticas relaciones se reportan en otras especies cercanas tales como *O. vittata* con una relación 8:1 y *O. squamulosa* 8:1 y dicha relación es menor en *O. olivacea*, con valores alrededor de 5:1 (Bribiesca *et al.*, 2013); sumamente contrastante es la media de la relación de los organismos de *Ophionereis* n. sp. de 13:1 observada en este estudio, con valores de hasta 20:1. Si bien estadísticamente estas diferencias se presentan independientemente de la talla o estado de madurez de los organismos, cabe destacar que en aquellos ejemplares por debajo de los 9.5 mm de diámetro de disco la relación longitud/diámetro es similar entre organismos de distintas localidades. Sin embargo, al observar los valores de dicha relación en ejemplares mayores de 9.5 mm de diámetro de disco, es notable que la variación permite distinguir claramente los grupos formados por los organismos de cada una de las localidades, lo cual sugiere que la elongación de los brazos ocurriría una vez que los organismos alcanzan la madurez.

Al observar los resultados obtenidos de los análisis estadísticos, observamos que los organismos arrecifales de dos localidades distintas no difieren entre sí, pero que ambas lo hacen al compararlas con los organismos cavernícolas. Incluso si consideramos

a los organismos provenientes de la región arrecifal de la Isla de Cozumel el patrón es el mismo, en donde estos últimos presentan relaciones longitud/diámetro más cercanas a los organismos de Akumal y Puerto Morelos. Esto evidencia de manera cuantitativa el notable alargamiento de los brazos en los organismos cavernícolas al compararlo con sus congéneres arrecifales. Al integrar estos resultados con los datos obtenidos de número de segmentos por brazo, observamos que, en general, los organismos de *O. reticulata* presentan segmentos del mismo tamaño que los organismos habitantes del sistema anquihalino. Esto se traduce en un mayor número de segmentos que integran los brazos de los ejemplares de *Ophionereis* n. sp. independientemente de la talla. De esta forma observamos que organismos adultos cavernícolas presentan brazos de casi el doble de largo que sus contrapartes arrecifales, pero el número de segmentos es solo un cuarto mayor en los organismos cavernícolas. Al comparar brazos de la misma longitud también se observa que los organismos muestreados en el sistema anquihalino presentan invariablemente un mayor número de segmentos. Lo anterior nos permite inferir que la elongación de los brazos ocurre mediante el incremento de segmentos que integran los mismos y no mediante la elongación de estos últimos, lo cual implicaría un aumento en la longitud de las placas esqueléticas que conforman a cada segmento. Si además tomamos en cuenta que cada segmento presenta dos poros tentaculares, por los que salen dos podios ambulacrales, podemos concluir que la elongación de brazos de los organismos cavernícolas, mediante la adición de segmentos en comparación con los organismos arrecifales, implica a su vez un incremento en el número de podios ambulacrales. Esto adquiere una gran relevancia al indagar sobre el origen y la significancia de dicho cambio, ya que se sabe que la elongación de apéndices en organismos cavernícolas les puede conferir una mayor habilidad para buscar alimento o bien permitirles incrementar la superficie o número de órganos sensoriales asociados; lo cual aplicaría en este caso, dadas las funciones sensoriales y de intercambio gaseoso que los podios ambulacrales pueden desempeñar (Hajduk, 1992; Mejía-Ortiz *et al.*, 2013a; Zueva *et al.*, 2017).

Los ofiuroideos se caracterizan por poseer brazos largos, usualmente aquellos que alcanzan mayores tallas presentan los brazos más largos (tal es el caso de las estrellas canasta) (Stöhr *et al.*, 2012). Sin embargo, estas medidas no nos indican la longitud de brazos relativa, para lo cual se incluye la estandarización con la talla del organismo (usualmente diámetro de disco). En este sentido, dentro de la clase Ophiuroidea se observan grupos que presentan brazos dos veces más largos que el diámetro del disco

hasta aquellos cuyos brazos son veinte veces más largos que el diámetro del disco. Estas relaciones tan desiguales (20:1) únicamente se han reportado en organismos de la familia Ophiotrichidae y Amphiuridae (grupos caracterizado por brazos muy largos en relación con la talla) (Stöhr *et al.*, 2012), por lo cual la longitud de los brazos de *Ophionereis* n. sp., reportada en este trabajo de investigación, constituye el primer registro en su tipo dentro de la familia Ophionereididae y se trata de un hallazgo importante en el conocimiento de este grupo de animales.

Acorde con la descripción original de *Ophionereis reticulata* (Say, 1825) los organismos adultos de dicha especie presentan tallas que oscilan alrededor de los 11.4 mm de diámetro de disco; en estudios más recientes se reportan organismos de esa misma especie que alcanzan un máximo de 15 mm (Hendler *et al.*, 1995; Pomory, 2009; Yokoyama & Amaral, 2011). Los ejemplares arrecifales presentan diámetros de disco similares a los reportados para la especie, y se observa un máximo de 13.87 mm. Por su parte, los ejemplares muestreados en el ambiente cavernícola presentan tallas de hasta 17.14 mm. Esta discrepancia podría parecer insignificante, pero hay que considerar que se han realizado numerosos estudios sobre *Ophionereis reticulata*, muchos de los cuales incluyen medidas de diámetro del disco, y que han sido realizados a lo largo de todas las zonas de distribución de la especie. Por lo anterior, un incremento de más de 2 mm en dicha medida es importante tanto taxonómica como ecológicamente, dadas las características del ambiente en el cual fueron recolectados los organismos de *Ophionereis* n. sp. Además, dicha información contrasta con la reducción en tallas observada en otros organismos cavernícolas (Culver *et al.*, 1995; Culver & PIPAN, 2009; Carpenter, 2016).

Al respecto, se ha propuesto que en los ofiuroideos el mayor tamaño de disco está relacionado con la disponibilidad de alimento, así como con la densidad de la población (Blegvad, 1914; Gage, 1990b), algo que también se ha observado en otros grupos animales (Bishop & Iliffe, 2009). Este tipo de propuestas se aplican para organismos en donde depredadores visuales seleccionan a las presas de mayor talla, lo cual se considera una presión selectiva. Bajo esta premisa y tomando en cuenta que los organismos cavernícolas se encuentran en altas densidades dentro del sistema anquihalino El Aerolito (4.5 org/m<sup>2</sup>) (Calderón-Gutiérrez *et al.*, 2014), el incremento en talla podría explicarse dado que en un ecosistema cavernícola los depredadores visuales disminuyen o están ausentes (Gibert & Deharveng, 2002), restándole importancia a dicha presión selectiva (tan fuerte en ambientes arrecifales (Yokoyama & Amaral, 2011)) y

permitiendo que los organismos de mayores tallas sobrevivan. Esta explicación es contraria a lo que esperaríamos al analizar las condiciones fisicoquímicas del sistema anquihalino, en particular las bajas concentraciones de oxígeno disuelto, aspecto que usualmente se asocia con organismos que presentan tasas de consumo de oxígeno bajas y por tanto tallas menores en comparación con sus contrapartes arrecifales. Sin embargo, dicha explicación coincidiría también con modelos demográficos aplicados en otros ofiuroideos, en donde poblaciones densas (típicamente con organismos grandes de lento crecimiento) de ecosistemas estables son mantenidas con una estructura de edades estable por muchos años, encontrándose cerca de la capacidad de carga del hábitat (Gage, 1990b; Ravelo *et al.*, 2017).

De esta forma observamos que tanto la calidad y cantidad de alimento, como la depredación, afectan la talla y densidad de los organismos, interactuando entre sí de maneras distintas según su importancia en cada ecosistema. Lo anterior resulta en patrones distintos: 1) con poblaciones en bajas densidades de organismos de tallas pequeñas con patrones bajos de depredación como ocurre en *Amphicutis stygobita* (Pomory *et al.*, 2011; Carpenter, 2016) en contraste con 2) el patrón de poblaciones densas de organismos de grandes tallas con baja depredación, observado en *Ophionereis* n. sp.

Como ya se mencionó, la regeneración es un proceso común en los ofiuroideos, que da como resultado que muchos organismos presenten brazos en regeneración (Sides, 1987; Chinn, 2006); en la mayoría de esos casos la depredación no letal es la causa del daño, por lo cual la frecuencia de brazos en regeneración es usada como un estimador de la presión que ejerce la depredación (Sides, 1987; Sköld & Rosenberg, 1996; Clark *et al.*, 2007). Basado en lo anterior, los organismos de *Ophionereis* n. sp. analizados en este estudio, son objeto de baja presión de depredación, al presentar baja incidencia de daño natural a los brazos (32% de organismos; 14% de los brazos); lo que coincide con valores observados en *Amphicutis stygobita*, la otra especie de ofiuroideo estigobia (35% de organismos; 7% de brazos) (Carpenter, 2016). Sin embargo, al comparar dichos valores con los obtenidos de ejemplares de *Ophionereis reticulata* hay un gran contraste (70% de organismos; 35% de brazos), de forma que estos últimos presentan mucho mayor incidencia de brazos en regeneración. Estos valores altos en organismos arrecifales ya han sido reportados para distintas especies (44-99% de organismos; 25-85% de brazos) (Sides, 1987; Lawrence & Vasquez, 1996) y en particular

para poblaciones sudamericanas de *Ophionereis reticulata* (92% de organismos; 75% de brazos) (Yokoyama & Amaral, 2010). Esta información coincide con que los organismos del género *Ophionereis* presentan placas más calcificadas para evitar la depredación (Weber, 1969). Sin embargo los organismos cavernícolas presentan placas más porosas lo cual se podría traducir en una menor dureza de las placas (Lauer *et al.*, 2017) como respuesta a la disminución en la presión ejercida por los depredadores.

Los bajas tasas de depredación (inferidas por la frecuencia de brazos en regeneración), podrían estar relacionadas con dos conductas observadas en los organismos *in situ*: 1) los organismos de *Ophionereis* n. sp. son menos sensibles a la luz, lo cual se infiere dada su baja reacción a la luz, en comparación con la reacción de *Ophionereis reticulata* al exponerlos a la luz; a su vez, los organismos arrecifales presentan fototaxis negativa, por lo que se encuentran debajo de rocas o en grietas, protegidos de la luz (Drolet *et al.*, 2004), mientras que 2) los organismos cavernícolas se encuentran, en mayor medida, expuestos completamente en el sustrato. Ambas conductas coinciden con lo observado en *Amphicutis stygobita* y con el patrón de reducción de respuestas de escape propuesto para fauna cavernícola (Poulson & White, 1969; Pomory *et al.*, 2011; Carpenter, 2016).

Por todo lo anterior, resulta evidente la necesidad de mayor información que permita identificar las causas del incremento en tallas en organismos cavernícolas, considerando la plasticidad fenotípica de los equinodermos (Piersma & Drent, 2003) y las condiciones fisicoquímicas de los ambientes comparados, así como su impacto en la biología de los organismos, ya sea como ventaja evolutiva (Trontelj *et al.*, 2012) o bien como una consecuencia.

Un aspecto digno de mencionar con respecto a los datos de frecuencias de brazos en regeneración, es que los organismos cavernícolas presentan una clara diferenciación en los valores según la fecha en la que fueron recolectados. De esta forma, los organismos muestreados en el periodo comprendido entre 2006 y 2011 (Anexo 2), no presentan ni un solo brazo con signos de regeneración (n=19). Por su parte, un 55% de los organismos recolectados entre el 2016 y el 2017 presentan brazos en regeneración (n=27). Lo anterior podría responder a la autotomía como respuesta a condiciones estresantes, tales como cambios en las condiciones físico-químicas o por la presencia de contaminantes (Stöhr *et al.*, 2012). Desde hace más de diez años se ha reportado un crecimiento acelerado urbano en la Isla de Cozumel (Mejía *et al.*, 2007b). Además, en el área en la que se

encuentra la cueva El Aerolito recientemente se construyó el desarrollo turístico Marina Cozumel (Fig. 40) (misma que inició operaciones en el 2015). Lo anterior podría afectar a los habitantes del sistema anquihalino, por lo cual se sugiere la realización de estudios que evalúen el impacto urbano a la cueva y por tanto a los organismos que la habitan.



**Figura 40.** Imagen aérea de la región en la que se encuentra el sistema anquihalino El Aerolito. En la parte superior izquierda se observa la Marina Cozumel en construcción, la flecha indica la entrada al sistema anquihalino (Fotografía tomada por Micheil Gerrie).

Los ejemplares de *Ophioneis* n. sp. obtenidos de la cueva El Aerolito corresponden a diversas tallas, tanto de organismos juveniles como adultos, esto contrasta con la información de *Amphicutis stygobita* en donde la ausencia de organismos juveniles sugiere eventos de reproducción no frecuentes (Carpenter, 2016). En relación con lo anterior, las características de la población de *Ophioneis* n. sp. en cuanto a la estructura poblacional observadas en este estudio, constituyen el primer reporte para dicha especie, lo cual hace evidente la necesidad de mayor información para entender la dinámica poblacional de dicha especie.

Los podios ambulacrales siguen el mismo patrón al comparar entre organismos de distintas localidades, con excepción de aquellos que se encuentran en la región media de los brazos. Este patrón indica que los organismos de la cueva El Aerolito y de la región arrecifal de Akumal presentan los podios más largos. Lo anterior no es de sorprender dada la importancia de los podios en la alimentación de estos organismos.

Al observar más a detalle se ve que la media de los podios bucales es mayor en los organismos de Akumal seguida por los de la región arrecifal de Cozumel (no considerada en análisis estadísticos por baja *n*), cueva El Aerolito y Puerto Morelos; este patrón coincide con la distancia entre las distintas localidades, siendo los organismos de Puerto Morelos los más aislados en este sentido. Es importante recordar que estos podios desempeñan funciones de selección de alimento antes de la ingesta (Fontaine, 1965; Pentreath, 1970; Woodley, 1975) y que dada la polifagia de los organismos de *Ophionereis reticulata* (Stöhr *et al.*, 2012) dicha selección se vuelve especialmente relevante. La poca variación en la longitud de estos podios entre dos localidades arrecifales y una cavernícola podría indicar que no hay diferencias notables en la heterogeneidad del alimento en cuanto al tamaño de las partículas ingeridas. Por lo anterior poseer podios bucales más largos no implicaría una ventaja selectiva. En el caso de los podios proximales y medios de los brazos, acorde con las medias, los organismos de la cueva El Aerolito presentan podios más cortos que organismos de Akumal y Cozumel (región arrecifal); dado que estos podios suelen participar en el transporte de alimento hacia la boca, su baja especialización es común (Keogh & Keegan, 2006), por lo cual no es sorprendente que no presenten mayor cambio en un ambiente extremo como lo son los ecosistemas cavernícolas. El hecho de que los tres tipos de podios mencionados, sean más largos en organismos provenientes de la región arrecifal de Akumal podría deberse a la influencia de otro tipo de factores o procesos en esa región, tales como patrones de corrientes locales, productividad diferencial debida a la actividad humana entre otros (Sheinbaum *et al.*, 2002; Sanford & Kelly, 2011; Richards *et al.*, 2015).

Los podios distales representan un caso interesante, ya que las medias indican que los organismos con los podios más largos son aquellos que corresponden a *Ophionereis n. sp.*, seguidos por aquellos de Akumal y finalmente con menos de la mitad de la longitud de estos últimos se encuentran los podios de organismos de Puerto Morelos y de la región arrecifal de Cozumel. Esto es importante si consideramos el papel fundamental de estos podios en la alimentación detritívora y suspensívora (Warner, 1982),

lo cual sumado a la mayor cantidad de podios en organismos cavernícolas y a la potencial combinación de mecanismos de alimentación carnívora y micrófaga (Fontaine, 1965; Pearson & Gage, 1984; Harris *et al.*, 2009) les conferiría una ventaja al incrementar las probabilidades de obtener alimento de una u otra forma. El estudio de otras características de los podios, tales como su estructura, permitirá obtener información más precisa sobre la evolución de estos rasgos, al considerar otras funciones de estas estructuras, como el intercambio gaseoso y la mecanorecepcion (Hajduk, 1992).

Como ya se mencionó, los podios ambulacrales y los brazos guardan una estrecha relación, tanto funcional como evolutiva. Al comparar estos caracteres entre las dos especies de ofiuroideos estigobias (*Amphicutis stygobita* y *Ophionereis* n. sp.) se observan cambios notables relacionados con el hábitat cavernícola. Sin embargo, estos cambios presentan distintos patrones; los organismos de *A. stygobita* presentan podios más largos y brazos más cortos que sus congéneres arrecifales, mientras que los organismos de *Ophionereis* n. sp. tienen brazos más largos, que incrementan el número de podios por la adición de segmentos, pero estas estructuras presentan un tamaño similar que al de sus congéneres arrecifales; esto a su vez afecta la funcionalidad de dichas estructuras, por lo cual se observa que los organismos de *A. stygobita* utilizan los podios para desplazarse (como sucede en los organismos de la clase Asteroidea) (Pomory *et al.*, 2011), en contraste con *Ophionereis* n. sp. que utilizan los brazos para desplazarse. Por todo lo anterior parece evidente que los podios juegan un papel fundamental en los ofiuroideos habitantes de ecosistemas cavernícolas (dadas sus funciones sensoriales), lo cual provoca un cambio en esas estructuras y en otras más asociadas a ellas (como los brazos), siguiendo distintos patrones (posiblemente dependientes de las condiciones ambientales y biológicas de cada caso), lo cual ya ha sido observado en otros grupos animales (Iliffe & Bishop, 2007; White & Culver, 2012; Mejía *et al.*, 2013a). Finalmente, al respecto, cabe destacar que los únicos órganos sensoriales (además de la epidermis) de los ofiuroideos son los podios ambulacrales (que además pueden participar en el intercambio gaseoso) y las espinas (Brusca *et al.*, 2016), por lo cual el mayor número de estas estructuras observado en la especie cavernícola del género *Ophionereis* reportadas en este trabajo constituye un hallazgo interesante.



### 3. Morfología interna

La consistente variación serial observada en todas las placas que integran los brazos de los organismos del género *Ophionereis* analizados en este trabajo, confirma en primer lugar la importancia de los cambios morfológicos durante el desarrollo de dichas placas (Stöhr, 2005; Stöhr & Martynov, 2016); esto sucede sin importar la madurez de los organismos ni la localidad de la que provengan. Además, se corrobora la relación existente entre el desarrollo de las placas a lo largo del brazo y durante la ontogenia de los organismos, encontrándose una correspondencia entre las placas distales de organismos adultos y las placas de organismos juveniles. Esto es útil para identificar que, a diferencia de algunas estructuras calcáreas del disco de los organismos de *Ophionereis* n. sp., las placas calcáreas que integran los brazos no presentan rasgos paedomórficos relacionados con forma y tamaño, como se presentan en otras especies de ofiuroides (Martynov, 2010; Pomory *et al.*, 2011; Martynov *et al.*, 2015). La variación serial es clara tanto visual o cualitativamente como al realizar análisis cuantitativos (MG). Sin embargo, cabe mencionar que acorde con los análisis cuantitativos las placas de la región media del brazo pueden ser similares a las de la región proximal o distal. Lo anterior es entendible ya que se trata de placas en transición (de recientemente generadas a totalmente desarrolladas), por lo que, según el organismo y su crecimiento (y por tanto todos los factores que lo afectan), las placas de la región media son las menos informativas en este sentido.

En el caso del estereoma observamos que nuevamente el desarrollo de las placas refleja una estructura diferente a lo largo del brazo. Por ello, hacia la región distal de los brazos se observan estereomas menos desarrollados, lo cual se traduce en una mayor porosidad y una menor uniformidad en el arreglo superficial del estereoma de las placas que integran los brazos, lo cual corresponde análogamente con las placas de organismos juveniles que presentan patrones similares.

Las espinas constituyen un caso especial en cuanto a su variación a lo largo del brazo. A diferencia de las placas dorsal, ventral, lateral y de las escamas tentaculares, en las espinas no es tan evidente el cambio debido a la variación serial, presentándose únicamente una forma alargada y más delgada en las espinas distales. Sin embargo, en lo que se refiere al estereoma, estas estructuras calcáreas son las que presentan una mayor diferenciación a lo largo del brazo; las espinas distales son sumamente aserradas y

presentan regiones con ausencia de estereoma superficial. En este trabajo se resalta la importancia de las espinas de los brazos en la identificación de especies del género *Ophionereis*, al considerar su análisis a simple vista o mediante técnicas de MEB, lo cual ya ha sido utilizado para distinguir entre especies del género *Ophionereis* con morfología similar (Clark, 1953; Pomory, 2007).

Como ya se mencionó, hay una correspondencia entre la variación serial y la variación por ontogenia de las placas que integran los brazos de los organismos de *Ophionereis* spp. De esta forma observamos que los mismos cambios que se presentan hacia la parte distal de los brazos se pueden observar conforme disminuye la talla de los ejemplares. Sin embargo, en la variación por talla el cambio es mucho menos conspicuo, tanto cualitativamente como cuantitativamente (en lo que se refiere a la forma de las estructuras analizadas). Las placas distales son las que menos variación presentan según de la talla, lo cual se entiende al considerar que la variación serial y por talla siguen el mismo patrón general. Las placas que mayor cambio presentan según la talla son las placas laterales de los brazos, mientras que las placas dorsales son las que presentan el menor cambio. En lo que se refiere al estereoma, nuevamente son las espinas y las escamas tentaculares las que presentan el mayor cambio asociado a dicho criterio. Finalmente, se observa que los organismos de talla media no se distinguen muy bien del resto, agrupándose en algunos casos con aquellos de talla chica y en otros con los de talla grande; la respuesta a este patrón, nuevamente es que estos son organismos con características intermedias, por lo cual una serie de factores definen si la morfología es más similar a la de un organismo juvenil o a la de uno adulto.

La variación asociada a la localidad de la cual fueron muestreados los organismos presentó distintos patrones según la placa de la que se tratara. Tanto el análisis cuantitativo como el cualitativo de la forma de las placas dorsales indican que hay diferencias entre las placas dorsales de los organismos de las cuatro localidades. Esta variación incluye una forma de hexágono en *Ophionereis* n. sp. y de semitrapecios en *Ophionereis reticulata*. Acorde con los análisis cuantitativos, esta diferencia es más clara en placas dorsales de organismos adultos, lo cual tiene sentido ya que son justamente estas placas las de importancia taxonómica (Stöhr *et al.*, 2012). Lo anterior se corrobora al observar las gradillas de deformación, las cuales muestran que las diferencias estadísticas observadas responden al cambio en la forma mencionada. Llama la atención que aunque las placas medias y proximales de organismos arrecifales adultos presentan

la forma de semitrapecio, las mismas placas en los ejemplares juveniles presentan forma de hexágono, más similar a aquellas de organismos cavernícolas. Por lo anterior, es evidente que las placas dorsales que integran los brazos de los organismos habitantes de la cueva, presentan una forma observada únicamente en organismos juveniles de *O. reticulata*; por lo cual se trata de las únicas estructuras calcáreas de los brazos con posibles rasgos paedomórficos asociados a la forma de las placas, algo que ya se ha observado en especies paedomórficas de ofiuroides (Martynov, 2010).

En lo que respecta al estereoma, las placas dorsales de organismos cavernícolas presentan estereomas más porosos y menos uniformes que aquellas de organismos arrecifales, lo cual coincide con características que usualmente solo se observan en placas distales o de organismos juveniles de *O. reticulata*. Este mismo patrón se observa en el resto de las placas analizadas en este aspecto (placas ventrales, laterales, escamas tentaculares, espinas y dorsales accesorias), siendo siempre las estructuras calcáreas de organismos cavernícolas las más porosas. Esto adquiere relevancia al considerar que dicho patrón coincide con el observado en las estructuras de la región distal o bien de aquellas placas extraídas de organismos juveniles. Lo anterior ha sido relacionado con procesos paedomórficos (Stöhr & Martynov, 2016) relacionados con una deficiencia en la calcificación de los organismos, lo cual se ha observado en ofiuroides cavernícolas y se ha propuesto como una adaptación a la vida en cuevas o como una consecuencia de la carencia de recursos (Okazaki, 1956; Piersma & Drent, 2003; Pomory *et al.*, 2011; Iglesias-Prieto *et al.*, 2014). Al considerar que este patrón se repite en todas las placas calcáreas de organismos de *Ophionereis* n. sp., el valor adaptativo de la decalcificación cobra relevancia, ya que podría permitirles a los organismos cavernícolas incrementar la permeabilidad de su esqueleto, traduciéndose en una mayor eficiencia en el intercambio gaseoso, en la adquisición de alimento vía materia orgánica disuelta y en la optimización de quimio y mecanorecepción (Pomory *et al.*, 2011; Carpenter, 2016). Estos tres aspectos son importantes en ecosistemas cavernícolas y en particular en el sistema anquihalino El Aerolito dado sus bajas concentraciones de oxígeno (menores de 0.3 mg/l según Yañez-Mendoza *et al.*, 2007), por citar un ejemplo.

Otro aspecto importante es el impacto de la cantidad de luz disponible en los procesos de calcificación de organismos fijadores de carbonato de calcio (Colombo-Pallotta *et al.*, 2010), dado que los ambientes cavernícolas presentan como una de sus principales características la ausencia de luz. No obstante, es importante tener en cuenta

que la atribución, del cambio en la calcificación, a un solo factor (cuando múltiples factores covarían entre sí) es aventurada (Kleypas *et al.*, 2005; Iglesias-Prieto *et al.*, 2014).

En el caso de las placas ventrales, la distinción entre localidades es notable, acorde con los análisis de MG, pero no tan claros al evaluar cualitativamente. En este caso nuevamente obtenemos que las diferencias son más claras en placas de la región proximal de los brazos de organismos adultos, a tal grado que se distinguen por su forma a cada una de las localidades como grupos distintos. Acorde a los análisis cuantitativos las diferencias de las placas ventrales de organismos de distintas localidades, consisten en ligeros cambios en el ancho y en las curvaturas de los bordes. Lo anterior resalta la importancia del uso de técnicas adicionales para evaluar diferencia en forma, tales como la morfometría geométrica.

Las placas laterales constituyen un caso interesante, ya que permiten discriminar a los organismos de las cuatro localidades consideradas en este trabajo. Nuevamente las placas proximales de organismos adultos son las más informativas. En este sentido cabe agregar que al realizar los análisis cuantitativos con las fotografías de placas laterales izquierdas y derechas se obtuvieron datos que corresponden con los obtenidos por los análisis realizados para cada placa por separado. Esto está sustentado en que el ajuste de Procrustes realizado en los análisis de MG elimina la variación por efecto de la rotación (Rohlf & Slice, 1990), por lo que al colocar los LM en las placas laterales en el mismo orden se trata de estructuras comparables. Lo anterior nos permite aseverar que la  $n$  utilizada para cada una de las placas fue suficiente para mostrar las diferencias ajenas al error de muestreo. Además, estos análisis agruparon a las placas de cada localidad, colocando de manera más cercana a las localidades arrecifales y aislando a la localidad cavernícola; con esto se corrobora la importancia de las placas laterales en la diferenciación de grupos (Martynov, 2010; Thuy & Stöhr, 2011).

La diferencia en el estereoma según la localidad se corroboró con los resultados obtenidos de la comparación cualitativa de las placas laterales, al presentarse estereomas con mayor porosidad en los organismos cavernícolas; en este caso, dicho cambio se traduce en la disminución en el tamaño de los tubérculos de la región externa de dichas placas y en la menor densidad de estereoma de las crestas que delimitan las aberturas de la inserción con las espinas. Además, estas placas presentan otros cambios en el estereoma (mayor área de enmallado fino proximal y mayor cantidad de estereoma denso

entre crestas de región la interna en organismos cavernícolas) que podrían estar relacionados con distintos grados de interacción mecánica entre las placas laterales y el resto de estructuras calcáreas que integran cada segmento, lo cual ha sido objeto de estudio en otras especies (LeClair, 1995; LeClair & LaBarbera, 1997). Finalmente, las diferencias observadas en la articulación de las espinas con las placas laterales, acorde al criterio de localidad (de que sitio provienen los ejemplares), coinciden con lo observado en el resto de estas placas y corroboran su carácter informativo desde un enfoque taxonómico. Las espinas a su vez, presentan el estereoma menos desarrollado en organismos cavernícolas, con un borde más aserrado que podría relacionarse con una mayor capacidad para atrapar partículas suspendidas en el agua.

Por último, en lo que se refiere a la variación de las placas que integran los brazos de los organismos analizados en este trabajo, se repitieron los análisis de MG incluyendo las placas de *Ophionereis fusca* Brock, 1888, una especie del mismo género, pero con características notablemente diferentes. Dicha especie se distribuye principalmente en la región del Indo-Pacífico. Estos análisis separaron en todos los casos a los organismos de *O. fusca* del resto, a distancias fenéticas mayores que las que separan al resto de los organismos del género *Ophionereis* considerados (en lo que se refiere a la morfología de las placas). Sin embargo, al realizar los análisis acorde al criterio de región del brazo y talla de organismos de los cuales fueron obtenidas las placas, las estructuras de *O. fusca*, se agruparon con el resto, dependiendo del criterio utilizado. Lo anterior dota de confiabilidad a los análisis realizados en este trabajo, y confirma la importancia de algunas estructuras calcáreas que integran los brazos de los ofiuroides, al comparar especies o grupos de organismos de distintos ecosistemas. Además, se confirma la gran utilidad de los análisis de morfometría geométrica como una herramienta complementaria en estudios sobre equinodermos.

Cabe mencionar que los análisis de MG realizados con las placas que integran los brazos de los organismos de distintas localidades permitieron confirmar la importancia de estudiar placas de regiones proximales en organismos adultos al realizar trabajos taxonómicos, ya que estas estructuras son más informativas en este sentido. Lo anterior es evidente en las placas laterales, en las cuales las articulaciones de las espinas (que constituyen un carácter taxonómico importante) son difícilmente distinguibles en placas de la región distal o de organismos juveniles.

Al analizar el aparato bucal observamos que se repiten algunos de los patrones observados en microestructuras de los brazos, tales como mayor porosidad en algunas placas de organismos de *Ophionereis* n. sp.

La obtención de fotografías de microscopía electrónica de barrido permitió identificar que los escudos radiales son estructuras particulares en los organismos del género *Ophionereis*. Como ya se mencionó hay diferencias consistentes entre los escudos radiales de organismos cavernícolas y arrecifales, al compararlos en su morfología externa. Sin embargo, al aislar estas estructuras se observa que su forma es muy similar entre organismos de ambas especies; la más clara diferencia entre estos es la mayor porosidad de los escudos radiales de organismos cavernícolas. Lo anterior se debe al hecho de que estas estructuras están cubiertas en gran parte por las escamas que cubren el disco, por lo que la diferencia en forma observada al analizar la morfología externa no es más que el resultado de la cantidad y distribución de escamas que cubren estas estructuras (Stöhr, 2011). En relación con lo anterior se observa en las fotografías de MEB la región que está expuesta, ya que presenta estereoma distinto. Por tanto, se concluye que este carácter debe ser considerado con precaución, ya que las escamas son estructuras pequeñas que pueden desprenderse en especímenes depositados en colecciones, lo cual podría provocar errores en su corroboración taxonómica al menos en el caso de ejemplares de dicho género, ya que en otros grupos de la clase Ophiuroidea se presentan escudos completamente expuestos (Stöhr & Muths, 2010; Stöhr *et al.*, 2012; Stöhr & Alme, 2015).

Las diferencias observadas en los dientes al comparar organismos de *Ophionereis* n. sp. y *Ophionereis reticulata* son interesantes. En primer lugar, hay una gran variación en la forma y tamaño de dichas estructuras en ambas especies lo cual coincide con variación reportada para estas estructuras en otras especies de la clase (Martynov, 2010; Brogger *et al.*, 2015; Salgado, 2016). Sin embargo, en lo que se refiere a las diferencias observadas en los patrones de estereoma, el patrón compuesto observado en los dientes de ejemplares de *Ophionereis reticulata* coincide con el patrón observado para especies emparentadas del mismo género (Medeiros-Bergen, 1996). Por su parte, los organismos cavernícolas presentan (además del patrón observado en *O. reticulata*) un patrón uniforme del estereoma, asociado usualmente a organismos con hábitos alimenticios carnívoros (Medeiros-Bergen, 1996; Brogger *et al.*, 2015). Esta distinción adquiere especial relevancia al retomar la distinta disponibilidad de alimento en ambientes

arrecifales y cavernícolas, en respuesta a lo cual los organismos de *Ophionereis* n. sp. responderían al presentar una mayor flexibilidad en cuanto a sus hábitos alimenticios, resaltando la importancia de sus hábitos polífagos mediante la modificación de estructuras involucradas con la alimentación tales como los dientes. Lo anterior coincidiría con la hipótesis que propone que los equinodermos son organismos generalistas en cuanto a su alimentación, ya que definen su dieta en virtud de la disponibilidad y no por una preferencia alimentaria predeterminada (Pearson & Gage, 1984; Birkeland, 1989).

En el caso particular del sistema anquihalino El Aerolito aún se requiere la obtención de información respectiva a la cantidad de alimento disponible. No obstante, ya existe información que permite inferir que a pesar de presentar un cenote con abundante materia orgánica (manglar) (Mejía-Ortíz *et al.*, 2007a; Frontana-Uribe & Solís-Weiss; 2009), el flujo de ésta hacia el interior de la cueva es bajo, y por tanto el flujo de alimento alóctono hacia la región más profunda de la cueva (Yañez-Mendoza *et al.*, 2007). En este sentido el mayor flujo de materia orgánica particulada desde el cenote se presentaría en época de lluvias (Culver *et al.*, 1995; Alcocer *et al.*, 1999); por lo cual la materia orgánica podría ser de origen autóctono (generada dentro de la cueva), dadas las condiciones físico-químicas de la cueva (bajas concentraciones de oxígeno principalmente) (Alcocer *et al.*, 1999; Yañez-Mendoza *et al.*, 2007).

Como ya se mencionó, la aglomeración de microlentes observada se relaciona con una menor densidad pero mayor tamaño de microlentes. De esta forma observamos que las placas dorsales de organismos cavernícolas presentan aglomeración más pronunciada de microlentes, lo cual se traduce en una menor densidad y mayor tamaño de dichas estructuras. A su vez, el aglomeramiento e incremento en tamaño de microlentes en organismos cavernícolas genera un aumento en el número de poros que los rodean. Algunos de los poros se unen entre sí, lo que incrementa el diámetro máximo de estos en organismos de *Ophionereis* n. sp. Si bien los datos obtenidos de los microlentes no fueron sometidos a análisis estadísticos, se observan patrones generalizados en donde placas de organismos arrecifales de las tres localidades varían muy ligeramente en su densidad y tamaño de microlentes. Sin embargo, al comparar dichas placas con las de ejemplares de ambientes cavernícolas, el orden de magnitud de dichos datos cambia completamente, lo cual indica que *Ophionereis* n. sp. presenta patrones notablemente distintos a los de *Ophionereis reticulata*, en cuanto a la densidad y tamaño de microlentes se refiere.

Las diferencias observadas en la región central de las placas dorsales con respecto a los microlentes, coinciden en primera instancia con los resultados obtenidos al analizar las placas que integran los brazos de los organismos de *Ophionereis* spp.; es decir que todas las placas dorsales de los organismos cavernícolas presentan microlentes aglomerados, mientras que en los organismos de localidades arrecifales únicamente las placas dorsales de la región distal de los brazos presentan esa característica. Sin embargo, en este caso no se repite el patrón observado en placas dorsales de ejemplares arrecifales juveniles, aunque si se observa una reducción en la densidad de microlentes (así como un incremento en su tamaño) conforme el organismo incrementa en talla, lo que sugiere que los organismos desarrollan el estereoma superficial de las placas dorsales una vez que alcanzan ciertas tallas, lo que incrementa el espacio y por tanto el tamaño de los microlentes. A su vez, el hecho de que en organismos cavernícolas el cambio en el tamaño y densidad de microlentes no sea tan claro conforme incrementa la talla, responde a que los microlentes aglomerados en placas recién generadas no se separan al alcanzar la etapa adulta, lo cual sí sucede en organismos arrecifales. Esto último indicaría que los organismos del sistema anquihalino no invierten recursos en organizar el estereoma, sino que este permanece tal cual se presenta cuando se genera un nuevo segmento. Considerando que las cuevas suelen presentar baja energía y la luz está ausente (Iliffe & Bishop, 2007), aunado a que los microlentes forman parte del sistema fotorreceptor de los ofiuroides (Hendler, 1987), el hecho de no invertir recursos en el cambio del estereoma conferiría a los organismos cavernícolas una ventaja al economizar energía (Culver *et al.*, 1995; Klaus *et al.*, 2013), algo que ya ha sido propuesto para ofiuroides de mar profundo (Hendler, 2004). Lo anterior es reforzado por la presencia del mismo patrón en el estereoma interno de las placas, presentándose rasgos de placas no desarrolladas en organismos de *Ophionereis* n. sp., mientras los organismos arrecifales presentan una región del estereoma muy uniforme, correspondiente a la porción de la placa en la que se encuentran los microlentes. Esto tiene especial relevancia ya que el estereoma interno permite la migración de los cromatóforos que regulan la intensidad de luz que incide sobre los paquetes nerviosos del sistema fotorreceptor (Hendler, 1987; Sumner-Rooney *et al.*, 2018), por lo cual un estereoma bien definido y alineado con los microlentes (como en los organismos arrecifales) permitiría un funcionamiento más eficiente de los cromatóforos.



Dado que los organismos de *Ophionereis reticulata* habitan ecosistemas influenciados por la radiación solar y que estos animales presentan fototaxis negativa (importante para evitar depredación), es entendible que estructuras relacionadas con dicha fototaxis presenten un mayor desarrollo que en los organismos cavernícolas, lo cual se podría relacionar con su mayor sensibilidad a la luz en comparación con sus congéneres cavernícolas (reportado en el presente estudio, p. 108). Es así que el estereoma de las placas dorsales de organismos de *Ophionereis* n. sp. habitantes del sistema anquihalino El Aerolito presentan patrones más semejantes a los de especies con poca o nula sensibilidad a la luz que a los que presentan un sistema fotoreceptor (Hendler, 1987); mientras que el patrón de aglomeración de microlentes coincide con el observado en especies de ofiuroides bioluminiscentes (Deheyn *et al.*, 2015). Debido a que este trabajo se enfocó en las características morfológicas, no se evaluaron aspectos relacionados con los paquetes nerviosos que participan en el funcionamiento del sistema fotoreceptor. Sin embargo sería interesante el estudio de estas estructuras, ya que si dicho sistema pierde su función en los organismos de *Ophionereis* n. sp., los paquetes nerviosos podrían adquirir otras funciones relacionadas con otros tipos de receptores, algo que se ha propuesto para grupos de crustáceos cavernícolas (Mejía & Hartnoll, 2006c).

No se puede descartar que las diferencias observadas en el patrón de microlentes, entre organismos arrecifales y cavernícolas del género *Ophionereis*, sean producto de una adaptación estructural a la actividad de los cromatóforos. Como ya se mencionó existe una propuesta alternativa que indica que las trabéculas periféricas expandidas no forman parte del sistema fotoreceptor de los ofiuroides (Sumner-Rooney *et al.*, 2018). Aun con dicha propuesta, las diferencias observadas en la distribución y densidad de microlentes son un hallazgo relevante, ante la función de los cromatóforos en la sensibilidad del sistema fotoreceptor. De ser este el caso, los microlentes tendrían una función secundaria en el sistema fotoreceptor, lo que afectaría de manera directa la actividad de los cromatóforos, pero no por el enfoque de la luz hacia las estructuras fotosensibles (Sumner-Rooney *et al.*, 2018).

#### ***4. Propiedades ópticas***

Los análisis de transmitancia espectral de las placas dorsales de los brazos de organismos del género *Ophionereis* permiten observar dos aspectos generalizados. El

primero consiste en la menor transmitancia (alta absorbancia), observada hacia los 500nm; misma que se presenta en placas de organismos arrecifales y cavernícolas sin importar el lado de la placa sobre el cual incida la luz. Dicho pico coincide con la región del espectro de los verdes-azules y que de hecho es considerado el principal activador de la fototaxis negativa, dado que a longitudes de onda cercanas a los 500nm se presenta el pico de absorbancia de la única opsina visual caracterizada para ofiuroideos y equinoideos (Delroisse *et al.*, 2016). Como resultado de lo anterior se puede inferir que el esqueleto calcáreo de los organismos cavernícolas presenta (al igual que los organismos de *Ophionereis reticulata*) propiedades ópticas relacionadas con la evolución de un rasgo tan importante y generalizado en los ofiuroideos, como es la fototaxis negativa (Hendler, 1984a). De esta forma, la luz correspondiente a esas longitudes de onda se absorbe eficientemente, lo cual permite la activación de una respuesta anti depredación de los organismos. Por otro lado observamos que en todas las placas analizadas y en cualquier acomodo del sistema luz/espectrofotómetro/placa, hay una alta transmitancia entre los 600 y los 780nm. En este caso, dado que la luz correspondiente a esas longitudes de onda es atenuada en los primeros 10-20 cm de profundidad en el mar, es entendible que los organismos no presenten absorbancia diferenciada a longitudes de onda a las que difícilmente se ven expuestos, por lo cual muchos organismos presentan este tipo transmitancia entre esas longitudes de onda (Deheyn *et al.*, 2015).

El hecho de que las placas dorsales de los organismos cavernícolas presenten una transmitancia diferencial (dependiendo de si la luz incide sobre la región con microlentes o no) y en los organismos arrecifales esto no ocurra, resulta paradójico, ya que acorde con la estructura observada en las placas sería razonable pensar que los organismos arrecifales presenten microlentes funcionales que transmitan la luz de manera más eficiente hacia el interior del estereoma. Una de las posibles explicaciones a este fenómeno involucra fenómenos de bioluminiscencia observada en organismos del género *Ophionereis* (Mallefet *et al.*, 2008), así como la transmitancia diferencial asociada a este tipo de fenómenos; de forma que organismos bioluminiscentes presentan transmitancias mayores en longitudes de onda correspondientes a aquellas generadas mediante este proceso (Deheyn *et al.*, 2015). Considerando lo anterior, es posible que los organismos de *Ophionereis reticulata* presenten bioluminiscencia y fotorecepción, por lo que la trasmisión de luz en ambos sentidos (tanto desde el interior del estereoma como hacia el interior de este) es igualmente importante, lo que genera patrones de transmitancia no diferencial.

Por otro lado, los organismos cavernícolas y su correspondiente aglomeración de microlentes provocarían que la transmitancia sea menor cuando la luz incide sobre la parte dorsal de las placas, sugiriendo una importancia diferente entre procesos de fotorecepción y bioluminiscencia en un ambiente carente de luz como se ha propuesto previamente en otros ofiuroideos (Deheyn *et al.*, 2000; Johnsen *et al.*, 2012; Delroisse *et al.*, 2017). En cualquier caso resulta interesante que las diferencias observadas en la morfología de las placas calcáreas tiene una significancia en la transmitancia de estas.

Cabe mencionar que todos los patrones de transmitancia/absorbancia mencionados en el párrafo anterior se deben exclusivamente a la estructura de las placas dorsales. Lo anterior se puede inferir ya que al comparar el gráfico de transmitancia de las placas con el de la calcita pura ( $\text{CaCO}_3$ ) (Heath & Sacher, 1966; CRYSTRAN, 2016), se observa que esta última no presenta variaciones en la transmitancia a lo largo de todo el espectro electromagnético. Lo anterior resalta la importancia de la estructura de las placas que integran el esqueleto de los equinodermos, tal como se ha propuesto para otros aspectos tales como su inusual dureza o su capacidad de polarizar la luz (Weber, 1969; Johnsen, 1994), entre otros. Por lo anterior, reconocer los diversos factores que afectan la calcificación de estos organismos permitiría entender mejor los procesos involucrados en ecosistemas distintos como lo son el cavernícola y arrecifal, lo cual a su vez ayudaría a entender como cada factor ambiental tiene un impacto en el esqueleto de los ofiuroideos y por ende en los procesos relacionados con dichas estructuras (Kleypas *et al.*, 2005; Colombo-Pallotta *et al.*, 2010).

## 5. Caracterización de pigmentos

Se ha propuesto que el principal factor ecológico que influencia la pigmentación de los organismos es la alimentación (Fox & Scheer, 1941; Maoka, 2011). Los resultados obtenidos en este trabajo permiten identificar algunos aspectos interesantes, tales como la presencia de enteroclorofilas (661-663nm) en la superficie dorsal del disco. Este tipo de pigmentos son producidos por organismos fotosintéticos tales como aquellos que integran el fitoplancton y las plantas (Kornprobst *et al.*, 1998), y se han encontrado en equinodermos que se alimentan de este tipo de organismos (directamente o mediante detritos) (Fox, 1950; Fontaine, 1962; Kennedy, 1979), asociados particularmente a estructuras involucradas en la alimentación (Fox & Scheer, 1941). Lo anterior indicaría que los organismos cavernícolas del género *Ophionereis* ingieren organismos productores

de este tipo de pigmentos, lo cual es llamativo dada la ausencia de luz dentro del sistema anquihalino; por lo cual la presencia de estos pigmentos respondería al ingreso de materia mediante la conexión con el cenote o con el mar. Además, estos pigmentos se encuentran únicamente en la superficie dorsal del disco y en bajas cantidades, lo cual podría indicar que estos pigmentos son ingeridos por los organismos de la cueva de manera indirecta (Fox & Scheer, 1941; Maoka, 2011).

Los pigmentos mejor representados en todas las secciones del cuerpo analizadas son las xantofilas (460-475nm), mismas que coinciden con los azules del espectro de luz visible. Estos pigmentos son muy comunes en ofiuroideos (Fox & Scheer, 1941; Kornprobst *et al.*, 1998), aunque se encuentran presentes en otros grupos de invertebrados (Fox, 1950; Kennedy, 1979). Lo anterior responde a que los organismos marinos se ven expuestos principalmente a esas longitudes de onda. Al tomar en cuenta la ausencia de luz en la cueva habría dos posibilidades, que los organismos se encuentren en un proceso de reducción de pigmentos o bien que estos formen parte de los animales independientemente del hábitat en el que se encuentren. También se debe mencionar que se ha reportado bioluminiscencia en especies arrecifales del género *Ophionereis*, y que la luz emitida por estos organismos es verde, lo cual corresponde a los 450-550nm; no se puede descartar que los organismos cavernícolas presenten pigmentos sensibles a luz proveniente de este tipo de procesos. Se debe tener en cuenta que estos resultados son únicamente descriptivos, por lo que antes de sacar cualquier conclusión al respecto se deben considerar los numerosos factores ecológicos y fisiológicos que influyen la pigmentación de los animales.

Los pigmentos observados corresponden con los reportados para organismos de la clase Ophiuroidea, mientras que otros pigmentos con picos de absorbancia desde los 480 hasta los 520nm (Fox & Scheer, 1941) reportados únicamente en otras clases se encuentran ausentes en los organismos de *Ophionereis* n. sp.

Uno de los aspectos más sobresalientes de los resultados obtenidos en este trabajo es que cada sección del cuerpo analizada presenta picos de absorbancia distintos, algo que con este tipo de análisis únicamente había sido reportado para organismos de la clase Echinodea (Binyon, 1972). Además de estas diferencias también existe una notable variación en las magnitudes de absorbancia obtenidas para una y otra región del cuerpo de los ejemplares analizados, lo cual puede ser resultado de las condiciones de oscuridad

de la cueva y su impacto en la evolución de los organismos en aspectos relacionados con pigmentación (Jeffery, 2001; Mejía-Ortiz & Hartnoll, 2005).

## 6. Adaptaciones

Los organismos cavernícolas presentan una serie de rasgos morfológicos que los caracterizan y que son considerados adaptaciones a la vida en cuevas (Culver & White, 2005). Algunos de estos caracteres pueden ser derivados de ajustes realizados para otro tipo de ambiente que les permiten la colonización de ambientes cavernícolas o bien de eventos fortuitos que resultan en la capacidad de ampliar su nicho (Barr & Hoslinger, 1985; Culver *et al.*, 1995; Gibert & Harvend, 2002). En la práctica resulta complicado distinguir a que proceso responde cada carácter observado en los organismos cavernícolas por lo cual usualmente se habla de adaptaciones en un sentido amplio (Carpenter, 2016), considerando entonces como tales a aquellos caracteres que les permiten sobrevivir bajo las condiciones particulares de estos ecosistemas (Culver *et al.*, 1995; Pérez-Moreno *et al.*, 2016).

La similitud entre los organismos cavernícolas y sus congéneres arrecifales sobre los cuales se realizó este trabajo, así como la afinidad entre los mismos (a nivel de género) dota de fiabilidad a las inferencias realizadas a partir de los resultados obtenidos aquí (Culver, 1982; Sanford & Kelly, 2011; Klaus *et al.*, 2013). No obstante, es claro que los organismos no funcionan como la suma de las partes si no como un sistema complejo, algo que es importante considerar al tomar en cuenta las conclusiones derivadas del presente estudio.

Integrando todo lo expuesto en el presente estudio, consideramos que en los organismos de *Ophionereis* n. sp. se presentan adaptaciones morfológicas a la vida cavernícola, incluyendo adaptaciones progresivas y regresivas. Esto no necesariamente significa que se trata de una especie estigobia, ya que son dos conceptos relacionados pero no ligados (Pipan & Culver, 2009). Sin embargo los resultados obtenidos en el presente estudio constituyen un avance en el conocimiento de los organismos que habitan la cueva El Aerolito y junto con la abundancia y densidad de estos organismos en la cueva (Culver, 1970; Calderón *et al.*, 2017), sugieren que se trata de una especie estigobia, que habita de manera permanente el sistema anquihalino El Aerolito.

Dentro de las adaptaciones progresivas se identifican el incremento en la longitud de los brazos, mediante la adición de segmentos. Probablemente dicha elongación sea

resultado del desarrollo de órganos sensoriales, que corresponde al aumento en el número de podios ambulacrales y espinas en los brazos. La adición de segmentos a su vez, sugiere que hay una alta disponibilidad de carbonatos, que permite la generación de estructuras calcáreas en los organismos. Además se presenta un incremento en la talla de los organismos, como posible respuesta a la disminución de presiones selectivas en organismos de talla grande, debido a la disminución en los procesos de depredación; o bien dada la ventaja que puede conferir una mayor talla en aspectos relacionados con la demanda energética y fecundidad (Trontelj *et al.*, 2012). Por otra parte, los organismos cavernícolas presentan una elongación de los podios distales, lo cual les conferiría una mayor habilidad tanto en mecanorecepción como para la alimentación macrófaga. A su vez, los organismos cavernícolas presentan un incremento en el tipo de dientes (uniforme y compuesto), lo cual se relaciona a una habilidad para procesar alimento obtenido mediante mecanismos micrófagos (detritívoro o suspensívoro) o carnívoros; esto magnifica la polifagia presente en los ofiuroideos de forma general y en los organismos del género *Ophionereis* de manera particular (Fontaine, 1965; Pearson & Gage, 1984; Harris *et al.*, 2009; Stöhr *et al.*, 2012).

Las adaptaciones regresivas incluyen patrones de despigmentación en la región ventral de los organismos y regiones con tejido translucido, lo cual ha sido propuesto como una respuesta ante la ausencia de luz en las cuevas (Maurice & Bloomfield, 2012). También se observa una menor sensibilidad a la luz y/o menor respuesta a los estímulos lumínicos, así como una disminución en la densidad de microlentes y en la organización del estereoma asociado al sistema fotoreceptor, sea como estructuras que enfocan la luz o bien como adaptaciones estructurales que maximizan la función de los cromatóforos (Sumner-Rooney *et al.*, 2018). Adicionalmente, se observa un reacomodo y probable disminución en los pigmentos de la región dorsal del disco y de los brazos, lo anterior en respuesta al cambio en la incidencia de radiación solar y la disponibilidad de recursos alimenticios dentro de la cueva; estas características también influyen en el estereoma asociado al sistema fotoreceptor y por tanto en su transmitancia. En este sentido, puede que los patrones observados con los pigmentos no sean tan claros debido a que este tipo de rasgos evolucionan como resultado de mutaciones neutras y no de selección direccional (Protas *et al.*, 2007; Klaus *et al.*, 2013).

Uno de los descubrimientos más relevantes del presente estudio es la presencia de rasgos paedomórficos en los organismos cavernícolas, tanto en el estereoma de las

placas calcáreas de los brazos, el aparato bucal y la superficie dorsal del disco (roseta central), como en la forma de las placas dorsales de los brazos, éstas últimas de gran importancia taxonómica. Dichos rasgos paedomórficos constituirían una adaptación a la vida en cuevas dada la mayor permeabilidad que dichas características implican, permitiéndoles a los organismos adquirir nutrientes mediante la captación de materia orgánica disuelta o bien incrementando la eficiencia de procesos de mecano y quimiorrecepción, así como de intercambio gaseoso. Lo anterior constituye el primer registro de una especie con rasgos paedomórficos de la familia Ophionereididae (Stöhr & Martynov, 2016).

Probablemente uno de los factores ambientales que ejercen una mayor presión sobre los organismos del sistema anquihalino El Aerolito, sea la baja concentración de oxígeno disuelto, lo cual ya ha sido propuesto para sistemas acuáticos subterráneos (Humphreys, 2008). En respuesta a lo anterior los organismos de *Ophionereis* n. sp. presentan placas porosas y un mayor número de podios, lo cual les conferiría una ventaja en la eficiencia del intercambio gaseoso; esto podría estar asociado a una tolerancia a bajas concentraciones de oxígeno, algo observado en algunas especies de ofiuroideos (Vistisen & Vismann, 1997).

El hecho de que menos de 20 especies de la clase Ophiuroidea hayan sido encontradas en ambientes cavernícolas (Calderón *et al.*, 2017) resulta sorprendente, al considerar que dentro de esta clase hay más de 2000 especies con gran variedad de hábitats y generalmente fotonegativos (Stöhr *et al.*, 2012). Lo anterior puede ser respuesta a una falta de muestreo de ambientes bénticos cavernícolas, dada la peligrosidad que implica el levantamiento de sedimentos para la práctica del espeleobuceo.

La fototaxis negativa constituye uno de los ejemplos de preadaptaciones a la vida cavernícola dentro de la clase Ophiuroidea; que como proponen Barr & Holsinger (1985), agilizan o facilitan la colonización de ambientes cavernícolas por parte de organismos que habitan ambientes con características similares a ellas, convirtiéndolo así en un linaje con la capacidad de invadir las cuevas (Gibert & Harvend, 2002). Otros ejemplos de preadaptaciones a la vida cavernícola en ofiuroideos son la alta supervivencia a periodos largos de inanición (Warden *et al.*, 1940; Piersma & Drent, 2003), la capacidad de sustentarse como organismos polífagos (Harris *et al.*, 2009), su plasticidad ante cambios en la salinidad (Talbot & Lawrence, 2002) y concentraciones de oxígeno (Vistisen &

Vismann, 1997) (aspectos especialmente relevantes en la cueva, dado su carácter anquihalino y su baja concentración de oxígeno disuelto). En el caso particular del género *Ophionereis*, la variedad de tipos de desarrollo (Selvakumaraswamy & Byrne, 2004; Yokoyama *et al.*, 2008) podría ser considerada una preadaptación a la vida cavernícola, dado que este rasgo les permitiría incrementar su dispersión a fin de colonizar el sistema anquihalino a aquellas larvas de vida relativamente larga (Richards *et al.*, 2015), y a su vez la presencia de larvas lecitotróficas con huevos de mayor tamaño coincide con las características propuestas para organismos cavernícolas (Culver *et al.*, 1995). A su vez este aspecto podría explicar la limitación en la colonización de equinodermos de ecosistemas cavernícolas, dado que factores tales como las corrientes marinas, la probabilidad de encontrar un sustrato adecuado para su asentamiento y la dispersión (ecológicamente relevante) limitada (ya que las cuevas están aisladas salvo por conexiones con mar), afectan la colonización y aislamiento de poblaciones de este grupo animal (Cowen *et al.*, 2006).

Especial atención merecen las corrientes costeras y recirculatorias asociadas a la región de Cozumel, las cuales podrían provocar la diferenciación entre los organismos de las distintas localidades arrecifales evaluadas en este trabajo de investigación, por el aislamiento de las poblaciones, como ya se ha estudiado en especies de equinodermos (Richards *et al.*, 2015). Retomando el tema de la colonización y al considerar los distintos modelos de origen evolutivo de las especies cavernícolas (Ilfie & Bishop, 2007), resulta probable (dada la biología de los organismos de *Ophionereis* n. sp. y sus congéneres arrecifales), que esta se haya dado mediante una migración activa por parte de organismos halinotolerantes con preadaptaciones a la vida en cuevas, por una dispersión pasiva durante la fase larvaria, o bien por eventos de regresión marina que aislaron a linajes superficiales (Ilfie & Kornicker, 2009).

Como resultado de los rasgos troglomórficos de los organismos cavernícolas del género *Ophionereis* analizados en este trabajo, así como por su distinción mediante el análisis de los diversos caracteres morfológicos de importancia taxonómica, se propone que se trata de una especie nueva para la ciencia, confirmándose con la distinción a nivel molecular propuesta por Bribiesca-Contreras *et al.* (2013); por lo anterior se trata de un ejemplo más de la especiación promovida por la selección divergente, proceso común en ecosistemas cavernícolas (Klaus *et al.*, 2013).



Finalmente, cabe destacar que los organismos recolectados en la cueva pertenecientes al género *Ophionereis*, corresponden en su totalidad a la especie reportada en este trabajo como *Ophionereis* n. sp., de acuerdo con los caracteres morfológicos (analizados el presente estudio) y moleculares (Bribiesca-Contreras *et al.*, 2013). Lo anterior contrasta con las especies del género *Copidaster*, las cuales se encuentran cohabitando en el sistema anquihalino El Aerolito; tanto la especie endémica (*C. cavernícola*) como su congénere arrecifal (*C. lymani*), acorde con lo reportado por Bribiesca-Contreras *et al.* (2013) y González (2017).

Factores como: la distribución restringida de *Ophionereis* n. sp. en el sistema anquihalino El Aerolito, la riqueza específica de ofiuroides y en general de equinodermos en esta cueva (lo cual se traduce en que el 85% de las especies de ofiuroides habitantes de sistemas cavernícolas en el mundo se encuentran en El Aerolito), el actual desarrollo urbano de la Isla de Cozumel y el impacto del desarrollo turístico Marina Cozumel en una zona adyacente a la cueva, resaltan la importancia y urgencia de implementar medidas que coadyuven a la protección y manejo sustentable de la fauna y los recursos del sistema anquihalino El Aerolito. La cueva El Aerolito es única en el mundo, representando el ecosistema en el que se encuentra el 60% de la fauna conocida hasta hoy de cuevas anquihalinas de México, así como grupos rara vez reportados en este tipo de ambientes (Calderon *et al.*, 2017). Además, en esta cueva se presenta el único caso en una cueva mexicana en el cual el grupo dominante (en cuanto a densidad poblacional) corresponde a organismos que no sean peces o crustáceos (Álvarez *et al.*, 2015) y también posee algunos de los invertebrados más grandes encontrados en cualquier cueva del mundo (Sket, 1996). Lo anterior adquiere mayor relevancia en el contexto de la natural vulnerabilidad de las cuevas y la fauna que los habita, como se ha resaltado en numerosos estudios (Sket, 1999; Álvarez *et al.*, 2000; Mejía-Ortiz *et al.*, 2007b; Iliffe & Bishop, 2009; Culver & Pipan, 2009; Mercado-Salas *et al.*, 2013). En este sentido cabe destacar que en la península de Yucatán se distinguen alrededor de 60 áreas naturales protegidas, de las cuales únicamente una se ubica en la Isla de Cozumel y se encuentra restringida a la región arrecifal de la isla, por lo cual en el programa no se menciona nada sobre la fauna estigobia (Mercado-Salas *et al.*, 2013). A fin de lograr la protección de organismos estigobios se debe incluir a este tipo de organismos en la planeación para la creación y desarrollo de áreas naturales protegidas, lo cual permitirá su inclusión en programas de conservación y protección (Mercado-Salas *et al.*, 2013). Asimismo, es

recomendable la evaluación de las especies de equinodermos habitantes del sistema anquihalino El Aerolito, a fin de incluirlas en las normas oficiales para su protección.

## VIII. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS A FUTURO

El presente trabajo constituye una contribución importante al conocimiento de la taxonomía dentro del género *Ophionereis*, ya que aporta información sobre las microestructuras de *Ophionereis* n. sp. y *O. reticulata*, así como fotografías obtenidas mediante MEB, mismas que hasta ahora no habían sido publicadas. Además, se trata del primer estudio exhaustivo sobre las adaptaciones a la vida cavernícola de un equinodermo.

En concordancia con los objetivos planteados en este estudio y considerando los resultados obtenidos, concluimos que:

1. Los organismos de *Ophionereis* n. sp. presentan adaptaciones morfológicas a la vida cavernícola en el sistema anquihalino, esto quiere decir que son animales troglomórficos sin que esto sea una señal inequívoca de que se trata de una especie estigobia. Por lo anterior se confirma la hipótesis planteada al inicio de esta investigación.
2. Las diferencias morfológicas observadas entre *Ophionereis* n. sp. y *O. reticulata* corroboran su distinción como especies diferentes, propuesto previamente en otros estudios.
3. Los caracteres utilizados en el presente estudio para realizar la comparación entre organismos de distintos hábitats (arrecifal y cavernícola) constituyen caracteres relevantes para la identificación de adaptaciones a la vida cavernícola en ofiuroides, en concordancia con trabajos realizados en otros grupos animales.
4. La información obtenida en este trabajo, respectiva a la caracterización de los pigmentos presentes en el cuerpo de los organismos de *Ophionereis* n. sp., funge como punto de partida para el estudio de pigmentos en equinodermos cavernícolas.
5. Existe una estrecha relación entre la morfología de los organismos del género *Ophionereis*, estudiados en el presente estudio, y el tipo de hábitat en el que se encuentran, derivando en diferencias suficientes para distinguirlos como especies diferentes.

Adicionalmente Se reporta la primera especie de la familia Ophionereididae con longitudes relativas de los brazos alrededor de 20:1, convirtiéndose en la tercera familia dentro de la clase Ophiuroidea con dichas relaciones tan desiguales. De similar forma, la información recabada en este trabajo constituye el primer registro de rasgos paedomórficos dentro de la familia.

El someter a prueba el supuesto de que los organismos cavernícolas se encuentran a una presión selectiva dada por la escasez de alimento permitirá confirmar muchos de los resultados obtenidos en este estudio. Por ello, se sugiere como el paso inmediato a fin de consolidar el conocimiento correspondiente a las adaptaciones morfológicas de los organismos de *Ophionereis* n. sp. Esto puede complementarse además con la investigación respectiva al tipo de alimentación de los organismos, para lo cual el estudio de contenidos estomacales así como el conocimiento de las tramas tróficas en la cueva El Aerolito resultan pertinentes.

Por otro lado, se propone indagar sobre las tasas metabólicas de los organismos cavernícolas, mediante el uso de metodologías comunes en ofiuroides (regeneración de brazos, consumo de oxígeno). Entre los aspectos fisiológicos correspondería, en estudios posteriores, revisar el funcionamiento del sistema fotoreceptor y la caracterización de paquetes nerviosos y cromatóforos, así como aspectos reproductivos usualmente distintos en organismos cavernícolas, tales como tamaño de huevo, cantidad de vitelo, duración de ciclos de vida, estructuras poblacionales, tasas de crecimiento, ritmos circadianos así como conductas relacionadas con la sensibilidad a la luz, la territorialidad o respuesta a la depredación.

Los resultados obtenidos en este trabajo abarcan casi en su totalidad los rasgos que podrían ser sujetos de adaptaciones morfológicas, por lo que queda pendiente el análisis de otro tipo de adaptaciones y su interacción con las morfológicas reportadas por este trabajo a fin de confirmarlas.

## IX. BIBLIOGRAFÍA

- Abele, L. G., & Felgenhauer, B. E. 1985. Observations on the ecology and feeding behavior of the anchialine shrimp *Procaris ascensionis*. *Journal of Crustacean Biology*, 5(1): 15-24.
- Aizenberg, J., Tkachenko, A., Weiner, S., Addadi, L., & Hendler, G. 2001. Calcitic microlenses array as a part of the photoreceptor system in brittlestars. *Nature*, 412: 819-822.
- Alcocer, J., Lugo, A., Sánchez, M. R., & Escobar, E. 1999. Bacterioplankton from cenotes and anchialine caves of Quintana Roo, Yucatan Peninsula, Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 47: 73-86.
- Alvarado, J. J., & Solís-Marín, F. A. 2013. Echinoderm Research and Diversity in Latin America. Springer-Verlag, 654p.
- Álvarez, F., Escobar-Briones, E., & Alcocer, J. 2000. Sistemas anquihalinos en México. *Ciencia y Desarrollo*, XXVI, 155: 36-45.
- Álvarez, F., Iliffe, T. M., Benitez, S., Brankovits, D., & Villalobos, J. L. 2015. New records of anchialine fauna from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Checklist*, 11(1): 1505.
- Aronson, R. B., & Harms, C. A. 1985. Ophiuroids in a Bahamian saltwater lake: The ecology of a Paleozoic-like community. *Ecology*, 66, 1472–1483.
- Badyaev, A. V., Potticary, A. L., Morrison, E. S. 2017. Most colorful example of genetic assimilation? Exploring the evolutionary destiny of recurrent phenotypic accommodation. *The American Naturalist*, 190 (2): 000-000.
- Bamford, D. 1982. Epithelial absorption. En: M. Jangoux, & J. M. Lawrence (Eds.), *Echinoderm nutrition*. Rotterdam, Netherlands. A. A. Balkema, pp 317-330.
- Barr Jr, T. C., & Holsinger, J. R. 1985. Speciation in cave faunas. *Annual Review Ecology and Systematics*, 16: 313-337.
- Beddows, P. A. 2003. Cave Hydrology of the Caribbean Yucatan Coast. *AMS Bulletin*, 11: 1-96.
- Beddows, P., Blanchon, P., Escobar, E., & Torres-Talamante, O. 2007. Los cenotes de la península de Yucatán. *Arqueología Mexicana*, 14(83): 32-35.
- Berglund, J. 2014. Searching for Life in Mexico's Undewater Caves. *Discover*, *july-august issue*.
- Binyon, J., 1972. *Physiology of Echinoderms*. Pergamon, Oxford, 264p.
- Birkeland, C. 1988. The influence of echinoderms on coral-reef communities. *Echinoderm studies*, 3: 1-79.

- Birkeland, C. 1989. The faustian traits of the crown-of-thorns-starfish. *American Scientist*, 77: 154-163.
- Bishop, R. E., & Iliffe, T. M. 2009. Metabolic rates of stygobiontic invertebrates from the Túnel de la Atlántida, Lanzarote. *Marine Biodiversity*, 39: 189-194.
- Bishop, R. E., Humphreys, W. F., Cukrov, N., Žic, V., Boxshall, G. A., Cukrov, M., Iliffe, T. M., Kršinic, F., Moore, W. S., Pohlman, J. W., & Sket, B. 2015. "Anchialine" redefined as a subterranean estuary in a crevicular or cavernous geological setting. *Journal of Crustacean Biology*, 35(4): 511-514.
- Blegvad, H. 1914. Food and condition of nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. *Rev Dan Bio Sta*, 22: 41-78.
- Boolootian, R. A. 1966. *Physiology of Echinoderms*. Wiley-Interscience, New York, pp. 359-378.
- Botosaneanu, L. 1986. *Stygofauna Mundi*. Brill, Leiden, 740p.
- Brandon, R. A. 1971. Correlation of Seasonal Abundance with Feeding and Reproductive Activity in the Grotto Salamander (*Typhlotriton spelaeus*). *The American Midland Naturalist*, 86 (1): 93-100.
- Brankovits, D., Pohlman, J. W., Niemann, H., Leigh, M. B., Leewis, M. C., Becker, K. W., Iliffe, T. M., Alvarez, F., Lehmann, M. F., & Phillips, B. 2017. Methane-and dissolved organic carbon-fueled microbial loop supports a tropical subterranean estuary ecosystem. *Nature communications*, 8(1), 1835.
- Bribiesca-Contreras, G., Solís-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., & Zaldivar, R. A. 2013. Identification of echinoderms (Echinodermata) from an anchialine cave in Cozumel Island, Mexico, using DNA barcodes. *Molecular Ecology Resources*, 13(6): 1137-1145.
- Bribiesca, C. G. 2013. *Reconocimiento de las especies de equinodermos (Echinodermata) habitantes de la cueva anquihalina 'Aerolito' de Paraíso', Isla Cozumel, Quintana Roo* (Tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, pp 186-195.
- Bribiesca-Contreras, G., Verbruggen, H., Hugall, A. F., & O'Hara, T. D. 2017. The importance of offshore origination revealed through ophiuroid phylogenomics. *Proceedings Royal Society B*. 284: 20170160.
- Brogger, M. I., Martinez, M. I., Cadierno, M. P., & Penchaszadeh, P. E. 2015. Tooth microstructure and feeding biology of the brittle star *Ophioplocus januarii* (Echinodermata: Ophiuroidea) from northern Patagonia, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 63 (2): 353-360.
- Brom, K. R., Brachaniec, T., & Salamon, M. A. 2015. Troglomorphism in the middle Triassic crinoids from Poland. *Science of Nature*, 102(60): 1-5.

- Brusca, R. C., & Brusca G. J. 2003. *Invertebrates*. Sinauer, Sunderland, pp 801-834.
- Brusca, R. C., Moore, W., & Shuster, S. M. 2016. *Invertebrates*. Sinauer, Sunderland, pp 967-1005.
- Byrne, M. 1994. Ophiuroidea. En: Harrison F. W., Chia, F. S. (Eds.). *Microscopic anatomy of invertebrates. Volume 14: Echinodermata*. Wiley-Liss, New York, pp. 247—343.
- Calderón-Gutiérrez, F., & Sánchez-Ortiz, C. A. 2012. Ecological base line establishment in the El Aerolito anchialine system. *Natura Croatica*, 21(1): 21-24.
- Calderón-Gutiérrez, F., Solís-Marín, F. A., & Sánchez-Ortiz, C. A. 2014. Anchialine ecosystem El Aerolito (Cozumel, Mexico): paradise of cave dweller echinoderms. En: E. Whitmore (Ed.) *Echinoderms: ecology, habitats and reproductive biology*, Nova Publishers, New York, pp. 167-181.
- Calderón-Gutiérrez, F., Solís-Marín, F. A., Gómez, P., Sánchez, C., Hernández-Alcántara, P., Álvarez-Noguera, F., & Yañez-Mendoza, G. 2017. Mexican anchialine fauna – With emphasis in the high biodiversity cave El Aerolito. *Regional Studies in Marine Science*, 9: 43-55.
- Carpenter, J. H. 2016. Observations on the biology and behavior of *Amphicutis stygobita*, a rare cave brittle star (Echinodermata: Ophiuroidea) from Bernier Cave, San Salvador Island, Bahamas. En: R. Erdman & R. Morrison (Eds.) *Proceedings of the fifteenth symposium on the natural history of the Bahamas*, A & A Printing, Bahamas, pp. 31-44.
- Chinn, S. 2006. Habitat distribution and comparison of brittle star (Echinodermata: Ophiuroidea) arm regeneration on Moorea, French Polynesia. *Water Resources center Archives*. Disponible en <https://escholarship.org/content/qt9jrm2351g/qt9jrm2351g.pdf>.
- Christiansen, K. A. 1965. Behaviour and form in the evolution of cave Collembola. *Evolution*, 19: 529-532.
- Christman, M. C., & Culver, D. C. 2001. The relationship between cave biodiversity and available habitat. *Journal of Biogeography*, 28: 367-380.
- Clark, M. S., Dupont, S., Rossetti, H., Burns, G., Thorndyke, M. C., & Peck, L. S. 2007. Delayed arm regeneration in the Antarctic brittle star *Ophionotus victoriae*. *Aquatic Biology*, 1: 45-53.
- Clark, M. A. 1953. A revision of the genus *Ophionereis* (Echinodermata, Ophiuroidea). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 123: 65-94.
- Cobb, J. L. S. 1990. Neurophysiological characterization of the photoreceptor system in a brittlestar, *Ophiocoma wendtii* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Comparative biochemistry and Physiology*, 97(3): 329-333.
- Collins, S. V., Reinhardt, E. G., Werner, C. L., Le Maillot, C., Devos, F., & Rissolo, D. 2015. Late Holocene mangrove development and onset of sedimentation in the Yax Chen

- cave system (Ox Bel Ha) Yucatan, Mexico: Implications for using cave sediments as a sea-level indicator. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 438: 124-134.
- Colombo-Pallotta, M. F., Rodríguez-Román, A., Iglesias-Prieto, R. 2010. Calcification in bleached and unbleached *Montastraea faveolata*: evaluating the role of oxygen and glicerol. *Coral Reefs*, 29: 899-907.
  - Cowen, R. K., Paris, C. B., & Srinivasan, A. 2006. Scaling of connectivity in marine populations. *Science*, 311(5760): 522-527.
  - Creaser, E. P. 1936. Crustaceans from Yucatan. *Washington: Carnegie Institution of Washington*, 457: 117-132.
  - Crystran LTD. 2016. The Crystran handbook of infra-red and ultra-violet optical materials. Chard Print, New Milton. Disponible en <https://www.crystran.co.uk/optical-materials/calcite-caco3>
  - Culver, D. C. 1970. Analysis of simple cave communities I. Caves as islands. *Evolution*, 24(2): 463-474.
  - Culver, D. C. 1982. *Cave life: evolution and ecology*. Harvard Univesity Press, Massachusetts, pp 8-36.
  - Culver, D. C., & Holsinger, J. R. 1992. How many species of troglobites are there? *National Speleological Society Bulletin*, 54: 79-80.
  - Culver, D. C., Kane, T. C., & Fong, D. W. 1995. *Adaptation and Natural Selection in Caves*. Harvard University Press, UK, pp 4-68.
  - Culver, D. C., & White, W. B. 2005. *Encyclopedia of caves*. Elsevier, UK, pp 1-38.
  - Culver, D. C., & Pipan, T. 2009. *The biology of caves and other subterranean habitats*. Oxford University Press, United Kingdom, 256p.
  - Curtis, H., Barnes, N. S., Schnek, A., & Massarini, A. 2008. *Biología. Panamericana, México*, pp 576-579.
  - Deheyn, D., Mallefet, J., & Jangoux, M. 2000. Evidence of seasonal variation of bioluminescence of *Amphipholis squamata* (Ophiuroidea: Echinodermata): effects of environmental factors. *Journal of Experimental Biology and Ecology*
  - Deheyn, D. D., Allen, M. C., & De Meulenaere, E. 2015. On the biophotonic properties of brittlestar ossicles. *SPIE OPTO 9360, Organic Photonic Materials and Devices XVII*.
  - Delroisse, J., Ullrich-Lüter, E., Ortega-Martinez, O., Dupont, S., Arnone, M., Mallefet, J., & Flammang, P. 2014. High opsin diversity in a non-visual infaunal brittle star. *BMC Genomics*, 15 (1035): 1471-2164.

- Delroisse, J., Mallefet, J., & Flammang, P. 2016. De Novo adult transcriptomes of two European Brittle Stars: spotlight on Opsin-based photoreception. *PLoS ONE* 11 (4): e0152988.
- Delroisse, J., Ullrich-Lüter, E., Blaue, S., Eeckhaut, I., Flammang, P., Mallefet, J. 2017. Fine structure of the luminous spines and luciferase detection in the brittle star *Amphiura filiformis*. *Zoologischer Anzeiger*, 269: 1-12.
- Dickson, G. W., & Franz, R. 1980. Respiration rates, ATP turnover and adenylate energy charge in excised gills of surface and cave crayfish. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 65(4): 375-379.
- Donnay, G., & Pawson, D. L. 1969. X-ray diffraction studies of echinoderm plates. *Science*, 166(3909): 1147-1150.
- Drolet, D., Himmelman, J. H., & Rochette, R. 2004. Effect of light and substratum complexity on microhabitat selection and activity of the ophiuroid *Ophiopholis aculeate*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 313: 139-154.
- Ezhova, O., Malakhov, B. B., & Martynov, A. B. 2016. Madreporites of Ophiuroidea: Are they phylogenetically informative? *Zoomorphology*, 135(3): 333-350.
- Ferguson, J. C. 1982. Nutrient translocation. En: M. Jangoux, & J. M. Lawrence (Eds.). *Echinoderm nutrition*. Balkema, Rotterdam, 373-394.
- Field, M. S. 2002. *A Lexicon of cave and karst terminology with special reference to environmental karst hydrology*. Karst Waters Institute, Washington, 221p.
- Fontaine, A. R. 1962. The colours of *Ophiocomina nigra* (Abildgaard). *Journal of Marine Biology Association U.K.* 42: 1-8.
- Fontaine, A. R., 1965. The feeding mechanisms of the ophiuroid *Ophiocomina nigra*. *Journal of Marine Biology Association*, 45: 373-385.
- Ford, D., & Williams, P. 2007. *Karst Hydrology & Geomorphology: Great Britain*. John Wiley & Sons Ltd. 578 p.
- Fox, D. L., & Scheer, B. T. 1941. Comparative studies of the pigments of some Pacific coast echinoderms. *Biological Bulletin*, 80(3): 441-455.
- Fox, D. L. 1950. Comparative metabolism of organic detritus by inshore animals. *Ecology*, 31(1): 100-108.
- Frontana-Urbe, S. C., & Solís-Weiss, V. 2009. First records of polychaetous annelids from cenote Aerolito (sinkhole and anchialine cave) in Cozumel Island, Mexico. *Journal of Cave and Karst Studies*, 73(1): 1-10.
- Gage, J. D. 1990a. Skeletal growth markers in the Deep-sea brittle stars *Ophiura ljunmani* and *Ophiomusium lymani*. *Marine Biology*, 104: 427-435.



- Gage, J. D. 1990b. Skeletal growth bands in brittle stars: microstructure and significance as age markers. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 70: 209-224.
- García-Valdecasas, H. A. 1985. Estudio faunístico de la cueva submarina "Túnel de la Atlántida", Jameos del Agua, Lanzarote. *Instituto Nacional para la Conservación de la Naturaleza*, 27: 1-58.
- Garm, A., & Nilsson, D. 2014. Visual navigation in starfish: first evidence for the use of vision and eyes in starfish. *Proceedings of the Royal Society B*, 281: 20133011.
- Garm, A. 2017. Sensory biology of starfish-with emphasis on recent discoveries in their visual ecology. *Integrative and Comparative Biology*, 57(5): 1082-1092.
- Gibert, J., Stanford, J. A., Dole-Olivier, M. J., & Ward, J. V. 1994. Basic attributes of groundwater ecosystems and prospects for research. En: J. Gibert, D. A. Danielopol & J. A. Stanford (Eds.), *Groundwater ecology*. Academic Press, San Diego, pp7-40.
- Gibert, J., & Deharveng, L. 2002. Subterranean ecosystems: a truncated functional biodiversity. *BioScience*, 52(6): 473-481.
- Ginés, A., & Ginés, J. 1992. Karst phenomena and biospeleological environments. En: A. Camacho (Ed.). *Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales*. CSIC, España, pp. 30-56.
- Gondim, A. I., Alonso, C., Dias, T. L. P., Manso, C. L. C., & Christoffersen, M. L. 2013. A taxonomic guide to the brittle-stars (Echinodermata, Ophiuroidea) from the State of Paraíba continental shelf, Northeastern Brazil. *Zookeys*, 307: 45-96.
- González, M. M. R. 2017. *Comparación morfológico-taxonomica entre las especies de asteroideos (Echinodermata: Asteroidea) del sistema anquihalino "El Aerolito" de la Isla Cozumel con las respectivas especies y congéneres de las zonas costeras adyacentes* (Tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, pp 74-80.
- Gonzalez, B. C., Worsaae, K., Fontaneto, D., & Martínez, A. 2017. Anophthalmia and elongation of body appendages in cave scale worms (Annelida: Aphroditiformia). *Zoologica Scripta*, 1-16.
- Gorzelak, P., Salamon, M. A., Lach, R., Loba, M., & Ferré, B. 2014. Microlens arrays in the complex visual system of Cretaceous echinoderms. *Nature communications*, 5: 3576.
- Gorzelak, P., Rahman, I. A., Zamora, S., Gąsiński, A., Trzciński, J., Brachaniec, T., & Salamon, M. A. 2017. Towards a better understanding of the origins of microlens arrays in Mesozoic ophiuroids and asteroids. *Evolutionary Biology*, 1-8.
- Hajduk, S. L. 1992. Ultrastructure of the tube-foot of an ophiuroid echinoderm, *Hemipholis elongata*. *Tissue and Cell*, 24 (1): 111-120.

- Hall, F. G. 1936. Physical and chemical survey of cenotes of Yucatan. Carnegie Institute of Washington Publications, 457: 5-16.
- Harris, J. L., MacIsaac, K., Gilinson, K. D., & Kenchington, E. L. 2009. Feeding biology of *Ophiura sarsii* Lütken, 1855 on Banquereau Bank and the effects of fishing. *Marine Biology*, 156: 1891-1902.
- Havird, J. C., Vaught, R. C., Weeks, J. R., Fujita, Y., Hidaka, M., Santos, S. R., & Henry, R. P. 2014. Taking their breath away: metabolic responses to low-oxygen levels in anchialine shrimps (Crustacea: Atyidae and Alpheidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology*, 178: 109-120.
- Heath, D. F., & Sacher, P. A. 1966. Effects of a stimulated high-energy space environment on the ultraviolet transmittance of optical materials between 1050 Å and 3000. *Applied Optics*, 5(6): 937-943.
- Hendler, G. 1984a. Brittlestar color-change and phototaxis (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiocomidae). *Marine Ecology*, 5: 379-401.
- Hendler, G. 1984b. The association of *Ophiothrix lineata* and *Callyspongia vaginalis*: A brittlestar-sponge cleaning symbiosis? *Marine Ecology*, 5: 9-27.
- Hendler, G. 1987. Fine structure of the dorsal arm plate of *Ophiocoma wendtii*: Evidence for a photoreceptor system (Echinodermata, Ophiuroidea). *Zoomorphology*, 107: 261-272.
- Hendler, G., Miller, J. E., Pawson, D. L., & Kier, P. M. 1995. *Sea stars, sea urchins, and allies: echinoderms of Florida and the Caribbean*. Smithsonian Institution, Washington, 390p.
- Hendler, G. 2004. An echinoderm's eye view of photoreception and vision. En: T. Heinzeler & J. H. Nebelsick (Eds.) *Echinoderms: München*. A. A. Balkema, Leiden, pp. 339-349.
- Hernández-Díaz, Y. Q., Solís-Marín, F. A., Simões, N., & Sanvicente-Añorve, L. 2013. First record of *Ophioderma ensiferum* (Echinodermata: Ophiuroidea) from the southeastern continental shelf of the Gulf of Mexico and from an anchialine cave. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 84: 676-681.
- Hickman, C. P., Roberts, L. S., Keen, S. L., Larson, A., L'Anson, H., & Eisenhour, D. J. 2008. *Integrated Principles of Zoology*. McGraw Hill, New York, pp 472-490.
- Holthius, L. B. 1973. Caridean shrimps found in landlocked saltwater pools at four Indo-West Pacific localities (Sinai Peninsula, Funafuti Atoll, Maui, and Hawaiian Islands), with the description of one new genus and four new species. *Zoologische Verhandelingen*, 128: 1-48.
- Hubbs, C. L. 1938. Fishes from the caves of Yucatan. *Washington: Carnegie Institution of Washington*, 491: 261-295.

- Humphreys, W. F. 2008. Hydrogeology and groundwater ecology: Does each inform the other? *Hydrogeology Journal*, 17 (1): 5-21.
- Iglesias-Prieto, R., Galindo-Martínez, C. T., Enríquez, S., & Carricart-Ganivet, J. P. 2014. Attributing reductions in coral calcification to the saturation state of aragonite, comments on the effects of persistent natural acidification. *PNAS*, 111 (3): E300-E301.
- Iliffe, T. M. 1993. Fauna troglobia acuática de la Península de Yucatán. En: S. I. Salazar-Vallejo & N. E. González (Eds.). *Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO y CIQRO, México, pp. 673-686.
- Iliffe, T. M., & R. E. Bishop. 2007. Adaptations to life in marine caves. En: *Fisheries and Aquaculture. Encyclopedia of Life Support Systems*, desarrollada bajo el auspicio de la UNESCO, Eolss Publishers, United Kingdom, 26p.
- Iliffe, T. M., & L. S. Kornicker. 2009. Worldwide diving discoveries of living fossil animals from the depths of anchialine and marine caves. *Smithsonian Contributions to the Marine Research*, 38: 269-280.
- Jangoux, M., & Lawrence, J. M. 1987. *Echinoderms studies 2*. CRC-Press, United States of America, pp. 235-237.
- Jeffery, W. R. 2001. Cavefish as a model system in evolutionary developmental biology. *Developmental Biology*, 231: 1–12.
- Johnsen, S. 1994. Extraocular sensitivity to polarized light in an echinoderm. *Journal of Experimental Biology*, 195: 281-291.
- Johnsen, S. 1997. Identification and localization of a possible rhodopsin in the echinoderms *Asterias forbesi* (Asteroidea) and *Ophioderma brevispinum* (Ophiuroidea). *The Biological Bulletin*, 193 (1): 97-105.
- Johnsen, S., Frank, T. M., Haddock, S. H., Widder, E. A., & Messing, C. G. 2012. Light and vision in the deep-sea benthos: I. Bioluminescence at 500-1000 m depth in the Bahamian Islands. *The Journal of Experimental Biology*, 215: 3335-3343.
- Kennedy, G. Y. 1979. Pigments of marine invertebrates. *Advances in Marine Biology*, 16:309-381.
- Keogh, J. K., & Keegan, B. F. 2006. Ultrastructure of the podia of *Amphiura chiajei* and *Amphiura filiformis* and their role in feeding. *Journal of Marine Biology*, 86: 817-822.
- Klaus, S., Mendoza, J. C. E., Liew, J. H., Plath, M., Meier, R., & Yeo, D. C. J. 2013. Rapid evolution of troglomorphic characters suggests selection rather than neutral mutation as a driver of eye reduction in cave crabs. *Biology letters*, 9: 20121098.
- Kleypas, J. A., Buddemeier, R. W., Eakin, C. M., Gattuso, J. O., Guinotte, J., Hoegh-Guldberg, O., Iglesias-Prieto, R., Jokiel, P. L., Langdon, C., Skirving, W., & Strong, A.

- E. 2005. Comment on "Coral reef calcification and climate change: The effect of ocean warming, *Geophysical Research Letters*, 32: L08601.
- Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357.
  - Klingenberg, C. P., Barluenga, M., Meyer, A. 2002. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*, 50: 1909-1920.
  - Kokorin, A. I., Mirantsev, G. V., & Rozhnov, S. V. 2014. General features of echinoderm skeleton formation. *Paleontological Journal*, 48(14): 1532-1539.
  - Kornprobst, J. M., Sallenave, C., & Barnathan, G. 1998. Sulfated compounds from marine organisms. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 119 (1):1-51.
  - Lauer, C., Grun, T. B., Zutterkirch, I., Jemmali, R., Nebelsick, J. H., & Nickel, K. G. 2017. Morphology and porosity of the spines of the sea urchin *Heterocentrotus mamillatus* and their implications on the mechanical performance. *Zoomorphology*, 1-16.
  - Lavrado, H. P., & Ignacio, B. L. (Eds.) 2006. Biodiversidade bentônica da costa central da Zona Econômica Exclusiva brasileira. Museu Nacional (Série Livros; 18), Rio de Janeiro, 389 p.
  - Lawrence, J. M., & Vasquez, J. 1996. The effect of sublethal predation on the biology of echinoderms. *Oceanological Acta*, 19: 431-440.
  - LeClair, E. E. 1995. Microstructural roughness of skeletal calcite in ophiuroid vertebral ossicles evidence of wear? *Tissue & Cell*, 27(5): 539-543.
  - LeClair, E. E., & LaBarbera, M. C. 1997. An in vivo comparative study of intersegmental flexibility in the ophiuroid arm. *Biology Bulletin*, 193: 77-89.
  - Lyman, T. 1882. Ophiuroidea. *Rev Sci Res*, "Challenger" Zool., 5:1-386.
  - Mallefet, J., Renard, J. J., & O'Hara, T. 2008. Nervous control of luminescence in *Ophionereis schayeri* (Ophiuroidea: Echinodermata)? *Luminescence*, 23: 59-114.
  - Maoka, T. 2011. Carotenoids in marine animals. *Marine drugs*, 9: 278-293.
  - Márquez-Borrás, F., Solís-Marín, F. A., Bribiesca-Contreras, G., & Laguarda-Figueroa, A. 2016. First record of *Ophiura ljunghmani* (Echinodermata: Ophiuroidea) from an anchialine cave in the Mexican Caribbean. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87: 1127-1130.
  - Martínez-García, A., Palmero, A. M., Brito, M. C., Núñez, J., & Worsaae, K. 2009. Anchialine fauna of the Corona lava tube (Lanzarote, Canary Islands): diversity, endemism and distribution. *Marine Biodiversity*, 39, 169–182.
  - Martynov, A. 2010. Reassessment of the classification of the Ophiuroidea (Echinodermata), based on morphological characters. I. General character evaluation and delineation of the families Ophiomyxidae and Ophiacanthidae. *Zootaxa*, 2697: 1-154.

- Martynov, A., Ishida, Y., Irimura, S., Tajiri, R., O'Hara, T., & Fujita, T. 2015. When ontogeny matters: a new Japanese species of brittle star illustrates the importance of considering both adult and juvenile characters in taxonomic practice. *PLoS ONE* 10 (10): e0139463. doi:10.1371/journal.pone.0139463.
- Maurice, L., & Bloomfield, J. Stygobiotic invertebrates in groundwater – a review from an hydrogeological perspective. *Freshwater Reviews*, 5: 51-71.
- May, R. M. 1925. Les réactions sensorielles d'une ophiure (*Ophionereis reticulata*, Say). *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, 59: 372-402.
- Medeiros-Bergen, D. E. 1996. On the stereom microstructure of ophiuroid teeth. *Ophelia*, 45 (3): 211-222.
- Mejía-Ortíz, L. M., & Hartnoll, R. G. 2005. Modifications of eye structure and integumental pigment in two cave crayfish. *Journal of Crustacean Biology*, 25 (3): 480-487.
- Mejía-Ortíz, L. M., & López-Mejía, M. 2005. Are there adaptation levels to cave life in crayfish? *Journal of Crustacean Biology*, 25(4): 593-597.
- Mejía-Ortíz, L. M., López-Mejía, M., Yañez, G., Hartnoll, R. G. 2005. The biodiversity in three cenotes from Cozumel Island. *Hellenic Speleological Society, 14<sup>th</sup> International Congress of Speleology*, 1-2.
- Mejía-Ortíz, L. M., Yañez, G., & López, M. M. 2006a. Fauna of five anchialine caves in Cozumel Island, México. *National Association for Cave Diving Journal*, 39(1): 11-15.
- Mejía-Ortíz, L. M., Hartnoll, R. G., & López-Mejía, M. 2006b. Progressive troglomorphism of ambulatory and sensory appendages in three Mexican cave decapods. *Journal of Natural History*, 1-10.
- Mejía-Ortíz, L. M., & Hartnoll, R. G. 2006c. A new use for useless eyes in cave crustaceans. *Crustaceana*, 79(5): 593-600.
- Mejía-Ortíz, L. M., Yañez, G., & López-Mejía, M. 2007a. Echinoderms in an anchialine cave in Mexico. *Marine Ecology*, 28(1): 31-34.
- Mejía-Ortíz, L. M., Yañez, G., López-Mejía, M., & Zarza-González, E. 2007b. Cenotes (anchialine caves) on Cozumel Island, Quintana Roo, Mexico. *Journal of Cave and Karst Studies*, 69(29): 000-000.
- Mejía-Ortíz, L. M., Zarza, E., & López, M. 2008. *Barbouria yanezi* sp. nov. A New Species of Cave Shrimp (Decapoda, Barbouriidae) from Cozumel Island, México. *Crustaceana*, 81(6): 663-672.
- Mejía-Ortíz, L. M. 2010. Pautas de comportamiento alimentario y adaptaciones progresivas en los apéndices auxiliares en *Agosticaris bozanici* y *Barbouria yanezi* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Agosticarididae, Hyppolitidae). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, S193-S201.

- Mejía-Ortíz, L. M., López-Mejía, M., Pakes, J., Hartnoll, R., & Zarza-González, E. 2013a. Morphological adaptations to anchialine species of five shrimp species (*Barbouria yanezi*, *Agostocaris bozanici*, *Procaris mexicana* *Calliasmata nohochi* & *Typhlatya pearsei*). *Crustaceana*, 86(5): 578-593.
- Mejía-Ortíz L. M., López-Mejía, M., Bribiesca-Contreras, G., Solís-Marín, F. A., & Yañez, G. 2013b. La faune anchialine de l'île de Cozumel. En: C. Thomas (Ed.). *Les grottes du Yucatan. No 2. Ile de Cozumel*, pp. 140-155.
- Mercado-Salas, N. F., Morales-Vela, B., Suárez-Morales, E., & Iliffe, T. M. 2013. Conservation status of the inland aquatic crustaceans in the Yucatan Peninsula, Mexico: shortcomings of a protection strategy. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 23(6): 939-951.
- Millot, N. 1953. A remarkable association between *Ophionereis reticulata* (Say) and *Harmothoe lunulata* (Delle Chiaje). *Bulletin of marine Science of the Gulf and Caribbean* 3:96-99.
- Millot, N. 1975. The photosensitivity of echinoids. *Advances in Marine Biology*, 13, 1-52.
- Moore, A., & Cobb, J. L. S. 1985. Neurophysiological studies on photic response in *Ophiura*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 80 (1), 11-16.
- Morin, J. G. 1988. Piscivorous behavior and activity patterns in the tropical ophiuroid *Ophiarachna incrassate* (Ophiuroidea: Ophiidermatidae). En: R. D. Burke, P. V. Mladenov, P. Lambert, & R. L. Parsley (Eds.). *Echinoderm Biology*. Balkema, Rotterdam, pp. 401-417.
- Mortensen, T. 1927. Handbook of the echinoderms of the British Isles. Oxford University Press, London.
- Munday, B. W. 1993. Field survey of the occurrence and significance of regeneration in *Amphiura chiajei* (Echinodermata: Ophiuroidea) from Killary Harbor, west coast of Ireland. *Marine Biology*, 115, 661-668.
- Murakami, S. 1963. The dental and oral plates of Ophiuroidea. *Transactions and Proceedings of the Royal Society of New Zealand*, 4: 1-47.
- Muus, K. 1981. Density and growth of juvenile *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea) in the Øresund. *Ophelia*, 20(2): 153-168.
- Needham, A. E., & Brunet, P. C. J. 1957. The integumental pigment of *Asellus*. *Experimentia*, 8(5): 207-209.
- Nichols, D. 1971. The water-vascular system in living and fossil echinoderms. *Palaeontology*, 15: 519-538.
- O'Hara, T. D., & Byrne, M. 2017. *Australian echinoderms: biology, ecology and evolution*. CSIRO Publishing, Melbourne, p. 17.

- Okanishi, M., & Fujita, Y. 2018. First finding of anchialine and submarine cave dwelling brittle stars from the Pacific Ocean, with descriptions of new species of *Ophiolepis* and *Ophiozonella* (Echinodermata: Ophiuroidea: Amphilepididae). *Zootaxa*, 4377 (1): 001-020.
- Okazaki, K. 1956. Skeleton formation of sea urchin larvae. I. Effect of Ca concentration of the medium. *Biological Bulletin*, 110 (3): 320-333.
- Olson, M. E., & Arroyo-Santos, A. 2015. How to study adaptation (and why to do it that way). *The Quarterly Review of Biology*, 90 (2): 167-191.
- Orellana, R., Nava, F., & Espadas, C. 2007. El clima de Cozumel y la Riviera Maya. En: L. M. Mejía-Ortíz (Ed.). *Biodiversidad acuática de la isla de Cozumel*. Universidad de Quintana Roo – Plaza Valdez, Mexico, 422p.
- Palafox, M. A., Aguilar, A. A., & Anaya, O. J. S. 2015. Cozumel y la transformación de su paisaje por el turismo de cruceros. *Revista de Ciencias Sociales*, 149:103-115.
- Pawson, D. L. 2007. Phylum Echinodermata. *Zootaxa*, 1668: 749–764.
- Pawson, D. L., Vance, D. J., Messing, C. G., Solís-Marín, F. A., & Mah, C. L. 2009. Echinodermata of the Gulf of Mexico. En: D. L. Felder, & D. K. Camp (Eds.) *Gulf of Mexico: origin, waters, and biota. Vol. 1, Biodiversity*. Texas A&M University Press, College Station, 1177-1204.
- Pearse, A. S. 1936. Fauna of the caves of Yucatan. *Washington: Carnegie Institution of Washington*, 457: 1-116.
- Pearson, M., & Gage, J. D. 1984. Diets of some deep-sea brittle stars in the Rockall Trough. *Marine Biology*, 82(3): 247-258.
- Peck, S. B. 1973. A systematic revision and the evolutionary biology of the *Ptomaphagus* (Adelops) beetles of North America (Coleoptera; Leiodidae; Catopinae), with emphasis on cave-inhabiting species. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 145 (2): 29-162.
- Penn, G. S. 2015. *The Cenotes of the Riviera Maya*. 2016. Page Publishing, 640p.
- Pentreath, R. J. 1970. Feeding mechanisms and the functional morphology of podia and spines in some New Zealand ophiuroids (Echinodermata). *Journal of Zoology*, 161: 395-429.
- Pérez-Moreno, J. L., Iliffe, T. M., & Bracken-Grisfom, H. D. 2016. Life in the underworld: anchialine cave biology in the era of speleogenomics. *International Journal of Speleology*, 45(2): 149-170.
- Petie, R., Garms, A., & Hall, M. R. 2016. Crown-of-thorns starfish have true image forming vision. *Frontiers in zoology*, 13(1): 1-10.

- Piersma, T., & Drent, J. 2003. Phenotypic flexibility and the evolution of organismal design. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 18(5): 228-233.
- Pineda, E. T. 2013. *Filogenia del género Ophiolepis Müller & Troschel, 1840 (Ophiuroidea: Ophiolepididae) inferida por caracteres morfológicos* (Tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, pp 2.
- Pineda-Enríquez, T., Bribiesca-Contreras, G., Solís-Marín, F. A., Laguarda-Figueras, A., O'Hara, T. 2017. New species of the genus *Ophiolepis* Müller & Troschel, 1840 (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiolepididae). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1-17.
- Pipan, T., & Culver, D. C. 2012. Convergence and divergence in the subterranean realm: a reassessment. *Biological Journal of the Linnean Society*, 107: 1-14.
- Pohlman, J. W. 2011. The biogeochemistry of anchialine caves: progress and possibilities. *Hydrobiologia*, 677: 33-51.
- Pomory, C. M. 2007. Key to the common shallow-water brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Caribbean Journal of Science*, 10: 1-42.
- Pomory, C. M., Carpenter, J. H., & Winter, J. H. 2011. *Amphicutis stygobita*, a new genus and new species of brittle star (Echinodermata: Ophiuroidea: Ophiurida: Amphilepididae) found in Bernier Cave, an anchialine cave on San Salvador Island, Bahamas. *Zootaxa*, 3133: 50-68.
- Por, F. D. 2007. Ophel: a groundwater biome based on chemoautotrophic resources. The global significance of the Ayyalon cave finds, Israel. *Hydrobiologia*, 592, 1-10.
- Poulson, T. L. 1963. Cave Adaptation in Amblyopsid Fishes. *The American Midland Naturalist*, 70 (2): 257-290.
- Poulson, T. L., White, W. B. 1969. The cave environment: Limestone caves provide unique natural laboratories for studying biological and geological processes. *Science*, 165(3897): 971-981.
- Pozo, C., Armijo, C. N., & Calmé, S. 2011. *Riqueza biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación, tomo I*. ECOSUR, CONABIO, GEQ y PPD. Mexico, 81p.
- Protas, M., Conrad, M., Gross, J. B., Tabin, C., & Borowsky, R. 2007. Regressive evolution in the Mexican cave tetra, *Astyanax mexicanus*. *Current Biology*, 17, 452-454.
- Racovitza, E. G. 1907. Essai sur les problèmes biospéologiques. Facsimile of the original publication, Essay on biospeleological problems: French, English, Romanian, translated by D. C. Culver & O. Moldovan (2006). Institut de Speologie "Emil Racovitza, Romania"



- Ravelo, A. M., Konar, B., Bluhm, B., & Iken, K. 2017. Growth and production of the brittle stars *Ophiura sarsii* and *Ophiocten sericeum* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Continental Shelf Research*, 139: 9-20.
- Reddell, J. R. 1981. A review of the cavernicole fauna of Mexico, Guatemala, and Belize. *Texas Memorial Museum Bulletin*, 27: 327p.
- Richards, V. P., DeBiase, M. B., & Shivji, M. S. 2015. Genetic evidence supports larval retention in the western Caribbean for an invertebrate with high dispersal capability (*Ophiothrix suensonii*: Echinodermata, Ophiuroidea). *Coral Reefs*, 34: 313-325.
- Rintelen, K., Page, T. J., Cai, Y., Wowor, D., Wessel, A., Stelbrink, B., Iliffe, T., & Rintelen, T. 2010. Colonization and subterranean speciation in atyid freshwater shrimps from Maros karst, Sulawesi. 20<sup>th</sup> International Conference on Subterranean Biology Abstract Book, pp. 64.
- Rioja, E. 1956. Los elementos de origen marino de la fauna cavernícola. *Scientia*, 1-6.
- Rohlf, F. J. 2008. tpsDig software, ver. 2.30. Computer program and documentation. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. Disponible en <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Rohlf, F. J., & Slice, D. E. 1990. Extensions of Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39, 40-59.
- Salazar-Vallejo, S. I., Zurita, J. C., González, N. E., Pérez-Castillo, F., & Gamboa, H. C. 1993. Areas costeras protegidas de Quintana Roo. 687-708. En: Salazar-Vallejo S. I., & González, N. E. (Eds.) *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO y CIQRO, México, pp. 867.
- Salgado, O. N. 2016. *Variaciones morfológicas en Ophiactis savignyi (Müller & Troschel, 1842) (Ophiuroidea: Ophiactidae)* (Tesis de maestría). Universidad Nacional Autónoma de México, 79p.
- Sanford, E., & Kelly, M. W. 2011. Local adaptation in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*, 3: 509-535.
- Salvini-Plawen, L. V., & Mayr, E. 1977. On the evolution of photoreceptors and eyes. *Evolutionary Biology*, 10: 207-263.
- Sarbu, S. M., Kane, T. C., & Kinkle, B. K. 1996. A chemoautotrophically based cave ecosystem. *Science*, 272: 1953-1955.
- Say, T. 1825. On the species of the Linnean genus *Asterias*, inhabiting the coast of the United States. *Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, Vol. V (1): 148.
- Selvakumaraswamy, P., & Byrne, M. 2004. Metamorphosis and developmental evolution in *Ophionereis* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Marine Biology*, 145: 87-99.

- Sheinbaum, J., Candela, J., Badan, A., Ochoa, J. 2002. Flow structure and transport in the Yucatan Channel. *Geophysical Research Letters*, 29 (3): 1040.
- Sides, E. M. 1987. An experimental study of the use of arm regeneration in estimating rates of sublethal injury on brittle-stars. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 106: 1-16.
- Sket, B. 1996. The ecology of anchihaline caves. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 221–225.
- Sket, B. 1999. The nature of biodiversity in hypogean water and how it is endangered. *Biodiversity and Conservation*, 8: 1319-1338.
- Sköld, M., & Rosenberg, R. 1996. Arm regeneration frequency in eight species of Ophiuroidea (Echinodermata) from European sea areas. *Journal of Sea Research*, 35: 353-361.
- Smith, J. E. 1937. The structure and function of the tube feet in certain echinoderms. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1: 345-357.
- Solís-Marín, F. A., & Laguarda-Figueras, A. 2007. Equinodermos. En: L. M. Mejía-Ortíz, (Ed.). *Biodiversidad acuática de la isla de Cozumel*. Universidad de Quintana Roo – Plaza Valdez, Mexico, 422p.
- Solís-Marín, F. A., & Laguarda-Figueras, A. 2010. A new species of starfish (Echinodermata: Asteroidea) from an anchialine cave in the Mexican Caribbean. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81:663-668.
- Stinnesbeck, W., Frey, E., Zell, P., Avilés, J., Hering, F., Frank, N., Arps, J., Geenen, A., Gerscher, J., Isenbeck-Schröter, M., Ritter, S., Stinnesbeck, S., Aceves, N. E., Fito, D. V., González, G. A., & Deininger, M. 2018. Hells Bells Unique spelethems from the Yucatán Peninsula, Mexico, generated under highly specific subaquatic conditions. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 489: 209-229.
- Stock, J. H., Iliffe, T. M & Williams, D. 1986. The concept “anchialine” reconsidered. *Stygologia*, 2: 90-92.
- Stöhr, S. 2005. Who’s who among baby brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea): postmetamorphic development of some North Atlantic forms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 143, 543-576.
- Stöhr, S., & Muths, D. 2010. Morphological diagnosis of the two genetic lineages of *Acrocnida brachiata* (Echinodermata: Ophiuroidea), with description of a new species. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(4): 831-843.
- Stöhr, S. 2011. New records and new species of Ophiuroidea (Echinodermata) from Lofou, Loyalty Islands, New Caledonia. *Zootaxa*, 3089: 1-50.

- Stöhr, S., O'Hara, T. D., & Thuy, B. 2012. Global diversity of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). *PLoS ONE*, 7(3): e31940.doi:10.1371/journal.pone.0031940.
- Stöhr, S., & Alme, O. 2015. Sometimes two arms are enough - an unusual life-stage in brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea).
- Stöhr, S., & Martynov, A. 2016. Paedomorphosis as an evolutionary driving force: insights from deep-sea brittlestars. *PLoS ONE*, 11: e0164562. doi:10.1371/journal.pone.0164562
- Stöhr, S.; O'Hara, T., & Thuy, B. (Eds) (2017). World Ophiuroidea database. Accessed at <http://www.marinespecies.org/ophiuroidea> on 2017-11-16.
- Stubbs, T. R. 1982. The neurophysiology of photosensitivity in ophiuroids. En: J. M. Lawrence (Ed.). Proceedings of the International Echinoderm Conference, Tampa Bay. Balkema, Rotterdam: 403-408.
- Sumner-Rooney, L., Rahman, I. A., Sigwart, J. D., & Ullrich-Lüter, E. 2018. Whole body photoreceptor networks are independent of 'lenses' in brittle stars. *Proceedings of Royal Society B*, 285: 20172590.
- Talbot, T. D., & Lawrence, J. M. 2002. The effect of salinity on respiration, excretion, regeneration and production in *Ophiophragmus filigraneus* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 275: 1-14.
- Thomas, L. P. 1973. Western Atlantic brittlestars of the genus *Ophionereis*. *Bulletin of Marine Science*, 23(3): 585-599.
- Thomas, M. L. H., Logan, A., Eakins, K. E., & Mathers, S. M. 1992. Biotic characteristics of the anchialine ponds of Bermuda. *Bulletin of Marine Science*, 50, 133–157.
- Thuy, B., & Stöhr, S. 2011. Lateral arm plate morphology in brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) new perspectives for ophiuroid micropaleontology and classification. *Zootaxa*, 3013: 1-47.
- Tommasi, L. R. 1970. Os Ophiuroideos Recentes do Brasil e de Regioes Vizinhas. *Controes Instituto Oceanografico Universidade de Sao. Paulo. Sér. Ocean. Biol.* 20: 1-46.
- Trontelj, P., Blejec, A., & Fiser, C. 2012. Ecomorphological convergence of cave communities. *Evolution*, 66(12): 3852-3865.
- Turk, S., Sket, B., Sarbu, S. 1996. Comparison between some epigeal and hypogeal populations of *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda: Asellidae). *Hydrobiologia*, 337: 161-170.
- Turner, R. L., & Meyer, C. E. 1980. Salinity tolerance of the brackish-water echinoderm *Ophiophragmus filigraneus* (Ophiuroidea). *Marine Ecology*, 2: 249-256.
- Ullrich-Lüter, E. M., D'Aniello, S., & Arnone, M. I. 2013. C-opsin expressing photoreceptors in echinoderms. *Integrative and Comparative Biology*, 53 (1)-27-38.

- Vandel, A. 1960. Les espèces d'Androniscus Verhoeff 1908 appartenant au sous-genre Dentigeroniscus Arcangeli 1940 (crustacés; isopodes terrestres). *Annales de Spéléologie*, 15: 553-584.
- Vinogradova, E., Ruíz-Zepeda, F., Plascencia-Villa, G., & José-Yacamán, M. 2016. Calcitic microlens arrays in *Archaster typicus*: microstructural evidence for an advanced photoreception system in modern starfish. *Zoomorphology*, 135: 83-87.
- Vistisen, B., & Vismann, B. 1997. Tolerance to low oxygen and sulfide in *Amphiura filiformis* and *Ophiura albida* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Marine Biology*, 128: 241-246.
- Warden, C. J., Jenkins, T. N., & Warner, L. H. 1940. Comparative physiology. USA, Ronald Press.
- Warner, G. 1982. En: M. Jangoux, & J. M. Lawrence (Eds.). *Echinoderm nutrition*. Balkema, Rotterdam, pp 161-182.
- Weber, J. N. 1969. The incorporation of magnesium into the skeletal calcites of echinoderms. *American Journal of Science*, 267: 537-566.
- White, W. B., & Culver, D. C. 2012. *Encyclopedia of caves*. Elsevier, UK, 946p.
- Wilkens, H. 1992. Neutral mutations and evolutionary progress. En: A. I. Camacho (Ed.) *The natural history of biospeleology*. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, pp. 402-422.
- Wilkens, H., Iliffe, T. M., Oromí, P., Martínez, A., Tysall, T. N., & Koenemann, S. 2009. The Corona lava tube, Lanzarote: geology, habitat diversity and biogeography. *Marine Biodiversity*, 39: 155-167.
- Wilkie, I. C. 2016. Functional morphology of the arm spine joint and adjacent structures of the brittlestar *Ophiocomina nigra* (Echinodermata: Ophiuroidea). *PLoS ONE*, 11(12): e0167533.doi:10.1371/journal.pone.0167533
- Woodley, J. D. 1967. Problems in the ophiuroid water-vascular system. *Symposia of the Zoological Society of London*, 20: 75-104.
- Woodley, J. D. 1975. The behaviour of some amphiuroid brittle-stars. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 18: 29-46.
- Woolley, S. N. C., Tittensor, D. P., Dunstan, P. K., Guillera-Aroita, G., Lahoz-Monfort, J. J., Wintle, B. A., Worm, B., & O'Hara, T. D. O. 2016. Deep-sea diversity patterns are shaped by energy availability. *Nature*, 533: 393-399.
- Yañez-Mendoza, G., Zarza, G. E., & Mejía-Ortiz, L. M. 2007. Sistemas Anquihalinos. En: L. M. Mejía-Ortiz (Ed.). *Biodiversidad acuática de la isla de Cozumel*. Universidad de Quintana Roo-CONABIO, México, pp. 33-54.

- Yokoyama, L. Q., & Amaral, A. C. Z. 2008. The diet of *Ophionereis reticulata* (Echinodermata: Ophiuroidea) in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25(3): 576-578.
- Yokoyama, L. Q., Duarte, L. F. L., & Amaral, A. C. Z. 2008. Reproductive cycle of *Ophionereis reticulata* (Ophiuroidea, Echinodermata) on the southeast coast of Brazil. *Invertebrate Reproduction and Development*, 51 (2): 111-118.
- Yokoyama, L. Q., & Amaral, A. C. Z. 2010. Arm regeneration in two populations of *Ophionereis reticulata* (Echinodermata, Ophiuroidea). *Iheringia. Série Zoologia*, 100(2): 307-314.
- Yokoyama, L. Q., & Amaral, A. C. Z. 2011. Recruitment and growth variation of *Ophionereis reticulata* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Invertebrate Reproduction & Development*, 55 (2): 73-81.
- Zhang, Z. 2011. Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. *Zootaxa*, 3148: 1-237.
- Zueva, O., Khoury, M., Heinzeller, T., Mashanova, D., & Mashanov, V. 2017. The complex simplicity of the brittle star nervous system. *BioRxiv*, 194316.

## x. ANEXOS

### Anexo 1. Listado de ejemplares revisados

Espece	No. De catálogo	No. De Ejemplares	Localidad	Condición
<i>Ophionereis</i> <i>n. sp.</i>	UNAM- ICML 12638	4	Sistema Anquihalino El Aerolito, Cozumel, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 12634	1	Sistema Anquihalino El Aerolito, Cozumel, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 12636	7	Sistema Anquihalino El Aerolito, Cozumel, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 12635	1	Sistema Anquihalino El Aerolito, Cozumel, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 12639	5	Sistema Anquihalino El Aerolito, Cozumel, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 12637	1	Sistema Anquihalino El Aerolito, Cozumel, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 12640	20	Sistema Anquihalino El Aerolito, Cozumel, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 12641	7	Sistema Anquihalino El Aerolito, Cozumel, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 3.8.70	1	Playa Sunset, Cozumel, Quintana Roo.	Seco
<i>Ophionereis</i> <i>reticulata</i>	UNAM- ICML 3.8.98	1	Playa Sunset, Cozumel, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 11006	4	Bahía Akumal, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 11023	6	Bahía Akumal, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 11081	1	Bahía Akumal, Quintana Roo.	Alcohol
	UNAM- ICML 12581	2	Frente a Xpu-Ha, Akumal, Quintana Roo.	Alcohol

UNAM- ICML 12592	2	Cueva del Tiburón, Akumal, Quintana Roo	Alcohol
UNAM- ICML 12565	1	Oeste de la Boya, Akumal, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.58	1	Punta Pentempich, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.89	1	Jardines (Bajos), Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.19	1	Punta Caracol, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.63	1	Muelle de Cubos, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Seco
UNAM- ICML 3.8.59	1	Punta Nizuc, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Seco
UNAM- ICML 3.8.51	2	Arrecife, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Seco
UNAM- ICML 3.8.42	1	Astillero Rodman, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Seco
UNAM- ICML 3.8.35	2	Frente a Rodman, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Seco
UNAM- ICML 3.8.39	1	Frente a Hotel Caribe Reef Maya, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Seco
UNAM- ICML 3.8.55	4	Muelle de Cubos, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Seco
UNAM- ICML 3.8.62	3	Punta Caracol, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Seco
UNAM- ICML 3.8.47	2	ICML y Rodman, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Seco
UNAM- ICML 3.8.54	3	Muelle Cubos, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.56	3	Bocana Chico, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol

UNAM- CML 3.8.88	3	Jardines, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.87	6	Estación ICML, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.57	1	Punta Pentempich, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.7	1	Punta Pelicano, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.20	1	El Canal, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.33	1	ICML, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.34	1	Frente al Astillero Rodman, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.18	1	Playa Paraíso, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.22	1	Frente a Pelicanos, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.21	1	Frente a Pelicanos, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Alcohol
UNAM- ICML 3.8.53	2	Punta Maroma, Puerto Morelos, Quintana Roo.	Seco



Anexo 2. Detalles de muestreos en los que se obtuvieron los organismos utilizados en el presente estudio.

Localidad	Fecha	Coordenadas	Profundidad
<b>Puerto Morelos</b>	Febrero 1995	20° 51'50.1'' N 86° 51'30.9'' O	2-4 m
<b>Puerto Morelos</b>	Mayo 1996	20° 50'40.5'' N 86° 52'32.6'' O	2-5 m
<b>Puerto Morelos</b>	Mayo 1997	20° 52'25'' N 86° 51'06.2'' O	2-3 m
<b>Puerto Morelos</b>	Agosto 1999	20° 50'35'' N 86° 52'06.0'' O	4-6 m
<b>Puerto Morelos</b>	Abril 2000	20° 49'46.3'' N 86° 53'18.5'' O	1.5 m
<b>Puerto Morelos</b>	Agosto 2009	20° 51'15.14'' N 86° 51'54.67'' O	8 m
<b>Akumal</b>	Mayo 2012	20° 23'44.3'' N 87° 18'45.2'' O	1 -11 m
<b>Akumal</b>	Junio 2015	20° 24'22.7'' N 87° 18'02.28'' O	6-12 m
<b>Isla Cozumel</b>	Febrero 2006	20° 27'58.14'' N 86° 58'40.8'' O	12 m
<b>Isla Cozumel</b>	Julio 2011	20° 29'8.22'' N 86° 58'12.72'' O	3.3 m
<b>Sistema anquihalino El Aerolito</b>	Febrero 2006	20° 27' 57.1'' N 86° 58' 41.76'' O	8 m
<b>Sistema anquihalino El Aerolito</b>	Julio 2011	20° 27' 57.1'' N 86° 58' 41.76'' O	11-12 m
<b>Sistema anquihalino El Aerolito</b>	Febrero, 2016	20° 27' 57.1'' N 86° 58' 41.76'' O	9 m
<b>Sistema anquihalino El Aerolito</b>	Febrero, 2017	20° 27' 57.1'' N 86° 58' 41.76'' O	6-8 m

Anexo 3. Ejemplares de los cuales se obtuvieron las placas para MEB.

Localidad	No. De catálogo	Diámetro (mm)
<b>Sistema anquihalino El Aerolito</b>	UNAM-ICML 12639	5.88
<b>Sistema anquihalino El Aerolito</b>	UNAM-ICML 12640	12.23
<b>Sistema anquihalino El Aerolito</b>	UNAM-ICML 12636	13.53
<b>Cozumel</b>	UNAM-ICML 3.8.70	6.84
<b>Cozumel</b>	UNAM-ICML 3.8.98	12.01
<b>Akumal</b>	UNAM-ICML 11023	6.00
<b>Akumal</b>	UNAM-ICML 11023	12.41
<b>Akumal</b>	UNAM-ICML 11006	13.50
<b>Puerto Morelos</b>	UNAM-ICML 3.8.55	6.53
<b>Puerto Morelos</b>	UNAM-ICML 3.8.55	12.27
<b>Puerto Morelos</b>	UNAM-ICML 3.8.35	13.59

Anexo 4. Datos respectivos a número de segmentos y coloración de los brazos en relación con el hábitat y la talla; D, dorsal; Acc, dorsal accesoria; L, lateral; E, espina; ? indica que son placas únicas en todos los brazos.

Localidad	Diámetro del disco (mm)	No. De segmentos	Longitud segmento	No. De placas pintadas	Intervalo entre bandas	Tipo de placas
Cueva ( <i>Ophionereis</i> n. sp.)	17.02	290	0.8365	1-2	3-5	D, Acc, L
Cueva (O. n. sp.)	13.53	271	0.7232	1-2	3-5	D, Acc, L, E
Cueva (O. n. sp.)	8.11	159	0.6408	1-2	3-5	D, Acc
Cueva (O. n. sp.)	10.19	216	0.6723	1-2	3-4	D, Acc, L, E
Cozumel (O. <i>reticulata</i> )	12.01	170	0.6439	1	3-6	D, Acc, L?
Akumal (O. <i>reticulata</i> )	13.5	151	0.6509	1-2	3-5	D, Acc, L?
Akumal (O. <i>reticulata</i> )	9.2	146	0.5136	1-2	4-8	D, Acc, L?
Akumal (O. <i>reticulata</i> )	8	136	0.5154	1	3-5	D, Acc, L
Pto. Morelos (O. <i>reticulata</i> )	10	133	0.5022	1-2	3-7	D, Acc, L
Pto. Morelos (O. <i>reticulata</i> )	8.2	132	0.4916	1	3-5	D, Acc, L?
Pto. Morelos (O. <i>reticulata</i> )	13.73	207	0.6486	1	4-7	D, Acc

Anexo 5. Estadística descriptiva para medidas de longitud de brazos estandarizadas en ejemplares de *Ophionereis* spp.

Población	Media	Desviación estándar	Error estándar	Intervalo de confianza para la media al 95%		N
				Límite inferior	Límite superior	
<b>Puerto Morelos</b>	6.6417	0.7131	0.1063	6.4275	6.8560	45
<b>Akumal</b>	6.7999	0.8512	0.2128	6.3463	7.2535	16
<b>El Aerolito</b>	13.2914	2.1758	0.3243	12.6377	13.9651	45

Anexo 6. Estadística descriptiva para medidas de diámetro (mm) de disco sin considerar organismos juveniles.

Población	Media	Desviación estándar	Error estándar	Intervalo de confianza para la media al 95%		N
				Límite inferior	Límite superior	
<b>Puerto Morelos</b>	10.7770	1.9326	0.3138	10.1524	11.4015	40
<b>El Aerolito</b>	11.7395	2.0335	0.3062	11.1299	12.3490	42

Anexo 7. Estadística descriptiva para medidas de longitud de podios ( $\mu\text{m}$ ) estandarizadas en ejemplares de *Ophionereis* spp.

Podios	Población	Media	Desviación estándar	Error estándar	Intervalo de confianza para la media al 95%		N
					Límite inferior	Límite superior	
Bucales	<b>Puerto Morelos</b>	0.0984	0.0183	0.0041	0.0898	0.1316	20
Bucales	<b>Akumal</b>	0.1319	0.0214	0.0067	0.1166	0.1472	10
Bucales	<b>El Aerolito</b>	0.1191	0.0268	0.060	0.1065	13.9651	20
Proximal es	<b>Puerto Morelos</b>	0.1125	0.0309	0.0069	0.0980	0.1270	20
Proximal es	<b>Akumal</b>	0.1549	0.0271	0.0085	0.1354	0.1743	10
Proximal es	<b>El Aerolito</b>	0.1343	0.0295	0.0065	0.1205	0.1481	20
Medios	<b>Puerto Morelos</b>	0.0857	0.0178	0.0039	0.0774	0.0941	20
Medios	<b>Akumal</b>	0.1315	0.0269	0.0085	0.1122	0.1508	10
Medios	<b>El Aerolito</b>	0.0872	0.0278	0.0062	0.0742	0.1003	20
Distales	<b>Puerto Morelos</b>	0.0173	0.0055	0.0012	0.0147	0.0199	20
Distales	<b>Akumal</b>	0.0378	0.0182	0.0057	0.0248	0.0509	10
Distales	<b>El Aerolito</b>	0.0411	0.0124	0.0027	0.0352	0.0469	20

Anexo 8. Resultados de Procrustes ANOVA y MANOVA realizados con las placas dorsales, con la región del brazo como covariable.

Procrustes ANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P		
Individual	4790805.3867	2395402.6938	2	29.13	<0.05		
Residual	3042301.0343	82224.3522	37	-	-		
MANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P	Traza de Pillai	P
Individual	1.3224	0.0551	24	37.55	<0.05	1.21	<0.05
Residual	0.6515	0.0014	444	-	-	-	-

Anexo 9. Resultados de Procrustes MANOVA realizados con las placas ventrales, con la región del brazo de la que fue obtenida la placa como covariable.

Procrustes ANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P		
Individual	3011750.9062	1505875.453125	2	31.26	<0.05		
Residual	1782388.7716	48172.669504	37	-	-		
MANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P	Traza de Pillai	P
Individual	0.2349	0.0065	36	9.31	<0.05	1.43	<0.05
Residual	0.4666	0.0007	666	-	-	-	-

Anexo 10. Resultados de Procrustes MANOVA realizados con las placas ventrales, con la talla del organismo de la que fue obtenida la placa como covariable.

Procrustes ANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P		
Individual	1097761.7133	548880.8566	2	5.49	<0.05		
Residual	3696377.9645	99902.1071	37	-	-		
MANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P	Traza de Pillai	P
Individual	0.0755	0.0020	36	2.23	<0.05	1.34	<0.05
Residual	0.6260	0.0009	666	-	-	-	-

Anexo 11. Resultados de Procrustes MANOVA realizados con las placas laterales derechas, con la región del brazo de la que fue obtenida la placa como covariable.

Procrustes ANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P		
Individual	4426018.4232	2213009.2116	2	13.92	<0.05		
Residual	5723099.8620	158974.9961	36	-	-		
MANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P	Traza de Pillai	P
Individual	1.1010	0.0211	52	29.92	<0.05	1.69	<0.05
Residual	0.6623	0.0007	936	-	-	-	-

Anexo 12. Resultados de Procrustes MANOVA realizados con las placas laterales derechas, con la talla del organismo de la que fue obtenida la placa como covariable.

Procrustes ANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P		
Individual	2736615.3938	1368307.6969	2	6.65	<0.05		
Residual	7412502.8913	205902.8580	36	-	-		
MANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P	Traza de Pillai	P
Individual	0.2411	0.0046	52	2.85	<0.05	1.60	<0.05
Residual	1.5221	0.0016	936	-	-	-	-

Anexo 13. Resultados de Procrustes MANOVA realizados con las placas laterales izquierdas, con la región del brazo de la que fue obtenida la placa como covariable.

Procrustes ANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P		
Individual	3711483.1640	1855741.5820	2	21.56	<0.05		
Residual	2840207.9243	86066.9067	33	-	-		
MANOVA							
Efecto	SC	MC	gl	F	P	Traza de Pillai	P
Individual	0.9550	0.0183	52	25.97	<0.05	1.92	<0.05
Residual	0.6067	0.0007	858	-	-	-	-

Anexo 14. Resultados de Procrustes MANOVA realizados con las placas laterales izquierdas, con la talla del organismo de la que fue obtenida la placa como covariable.

<b>Procrustes ANOVA</b>							
Efecto	SC	MC	gl	F	P		
Individual	1355607.0714	677803.5357	2	4.309	<0.05		
Residual	5196084.0168	157457.0914	33	-	-		
<b>MANOVA</b>							
Efecto	SC	MC	gl	F	P	Traza de Pillai	P
Individual	0.0919	0.0017	52	1.03	<0.05	1.81	<0.05
Residual	1.4697	0.0017	858	-	-	-	-



Anexo 15. Datos correspondientes a análisis cuantitativo de región central de placas dorsales de los brazos de organismos del área de estudio (SAA) y tres localidades arrecifales (COZ: Cozumel; Ak: Akumal; Pto: Puerto Morelos). P, proximal; M, media; D, distal. \* Considerando ancho máximo de la placa. \*\* calculada teóricamente asumiendo que microlentes y poros son del mismo tamaño.

Localidad	Región del brazo	Diámetro de disco (mm)	No. microlentes	Área (µm)	Densidad (microlentes/mm <sup>2</sup> )	Densidad normalizada con dd *	Tamaño de placa (mm)	No. poros	Diámetro poros (µm)	Área de un microlente **
SAA	P	5.88	40	16337.8292	2448.3056	416.3785	0.826	5-8	5-15	81.6891
SAA	M	5.88	55	24103.7591	2281.8017	388.0615	0.678	5-9	6-16	73.0416
SAA	D	5.88	39	16792.3028	2322.4926	394.9817	0.204	4-6	5-12	86.1143
SAA	P	12.23	56	15466.8785	3620.6400	296.0457	1.215	5-7	6-10	55.2388
SAA	M	12.23	56	21422.0982	2614.1230	213.7467	1.209	5-8	6-14	76.5074
SAA	D	12.23	55	23287.7464	2361.7570	193.1117	0.77	5-12	5-9	65.1405
SAA	P	13.53	62	18196.9405	3407.1661	251.8230	1.291	5-8	5-9	58.6998
SAA	M	13.53	84	22395.3738	3750.7746	277.2191	0.819	5-10	5-10	44.4352
SAA	D	13.53	40	17443.3810	2293.1334	169.4851	0.33	5-6	4-7	87.2169
COZ	P	6.84	128	19527.0184	6555.0201	958.3362	0.639	5-6	3-8	30.5109
COZ	M	6.84	81	17871.4264	4532.3746	662.6278	0.818	5-6	4-8	44.1269
COZ	D	6.84	109	22666.1450	4808.9341	703.0605	0.543	5-7	4-6	41.5892
COZ	P	12.01	73	14980.8692	4872.8814	405.7353	1.23	4-6	4-9	45.6038
COZ	M	12.01	63	21255.6199	2963.9220	246.7878	1.138	6-7	6-12	67.4781
COZ	D	12.01	63	15056.9780	4184.1065	348.3852	0.327	5-7	4-8	47.7999
Ak	P	6	125	19132.3976	6533.4205	1088.9034	0.732	4-6	4-7	34.0131
Ak	M	6	93	22023.6686	4222.7297	703.7882	0.639	5-8	4-10	47.3627
Ak	D	6	77	16387.2019	4698.7887	783.1314	0.218	4-7	6-8	42.5641
Ak	P	12.4	127	21401.6822	5934.1129	478.5574	1.145	5-7	5-8	33.7034
Ak	M	12.4	72	20425.2921	3525.0413	284.2775	1.022	5-8	4-8	56.7369
Ak	D	12.4	91	20109.1495	4525.3032	364.9438	0.375	4-7	5-8	44.1959
Ak	P	13.5	72	17951.9389	4010.7088	297.0895	1.432	4-7	6-11	49.8664
Ak	M	13.5	76	21919.7320	3467.1956	256.8293	1.5	5-7	4-8	57.6835
Ak	D	13.5	71	22905.4379	3099.7006	229.6074	0.504	5-7	5-9	64.5223
Pto	P	6.5	69	19004.3522	3630.7472	558.5765	0.788	5-7	6-9	55.0850
Pto	M	6.5	80	18865.5462	4240.5345	652.3899	0.553	5-7	6-11	47.1638
Pto	D	6.5	97	20455.2789	4742.0521	729.5464	0.286	4-6	5-9	46.8620
Pto	P	12.2	127	21090.0242	6021.8043	493.5905	1.238	4-6	5-11	36.9029
Pto	M	12.2	82	19732.6030	4155.5591	340.6196	1.143	5-7	7-13	48.1283
Pto	D	12.2	76	16418.6424	4628.8845	379.4167	0.329	5-7	4-8	43.2069
Pto	P	13.5	73	17196.4399	4245.0646	314.4492	1.492	5-7	4-10	47.1135
Pto	M	13.5	65	18065.1621	3598.0856	266.5248	1.197	5-7	5-8	55.5851
Pto	D	13.5	55	16870.8298	3260.0648	241.4862	0.678	5-7	4-8	61.3484