



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

**ESTRUCTURA TRÓFICA Y RUTA DE TRANSFERENCIA DEL  
CARBONO EN LA MACROFAUNA ASOCIADA A LOS SISTEMAS  
HIDROTERMALES DEL SUR DEL GOLFO DE CALIFORNIA  
(PESCADERO Y DORSAL DE ALARCÓN)**

**TESIS**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
DOCTORA EN CIENCIAS  
(BIOLOGÍA MARINA)**

**PRESENTA:**

**DIANA LETICIA SALCEDO OROPEZA**

**TUTOR PRINCIPAL:**

**DR. LUIS ARTURO SOTO GONZÁLEZ (ICMYL)**

**COMITÉ TUTOR:**

**DRA. ROSA MARÍA PROL LEDESMA (IGF)**

**DRA. MARÍA GUADALUPE PONCE VÉLEZ (ICMYL)**

**DR. MARTÍN FEDERICO SOTO JIMÉNEZ (ICMYL, MAZATLÁN)**

**DRA. VIVIANNE SOLÍS-WEISS (ICMYL, PUERTO MORELOS)**

**MÉXICO, CDMX, ENERO 2020**



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



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

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

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

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



**ESTRUCTURA TRÓFICA Y RUTA DE TRANSFERENCIA DEL  
CARBONO EN LA MACROFAUNA ASOCIADA A LOS SISTEMAS  
HIDROTERMALES DEL SUR DEL GOLFO DE CALIFORNIA  
(PESCADERO Y DORSAL DE ALARCÓN)**

**TESIS**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:  
**DOCTORA EN CIENCIAS**  
(BIOLOGÍA MARINA)

PRESENTA:  
**DIANA LETICIA SALCEDO OROPEZA**

**TUTOR PRINCIPAL:**  
DR. LUIS ARTURO SOTO GONZÁLEZ (ICMYL)

**COMITÉ TUTOR:**  
DRA. ROSA MARÍA PROL LEDESMA (IGF)  
DRA. MARÍA GUADALUPE PONCE VÉLEZ (ICMYL)  
DR. MARTÍN FEDERICO SOTO JIMÉNEZ (ICMYL, MAZATLÁN)  
DRA. VIVIANNE SOLÍS-WEISS (ICMYL, PUERTO MORELOS)

**MÉXICO, CDMX, ENERO 2020**

## **AGRADECIMIENTOS**

Mi más profundo agradecimiento al Dr. Luis A. Soto, por brindarme la oportunidad de colaborar con él, por impulsarme a incursionar en nuevas líneas de investigación, por cederme un espacio y proveerme de todo lo necesario para llevar a cabo este proyecto de investigación de manera exitosa. Por transmitirme sus conocimientos, principios y valores, por sus consejos y recomendaciones profesionales, por sus críticas constructivas, y por las múltiples oportunidades de crecimiento académico y profesional que me otorgó. Pero sobre todo, agradezco la confianza que depositó en mí, en mis capacidades y habilidades, su amistad, su paciencia y su apoyo incondicional durante todo este tiempo.

Al Dr. Robert Vrijenhoek, por la invitación a la expedición oceanográfica de la cual se derivó este proyecto, por su apoyo con la obtención de las muestras biológicas, imágenes, videos, mapas y datos físico-químicos. Por su invaluable apoyo para la realización de dos estancias de investigación en el Monterey Bay Aquarium Research Institute (MBARI), por transmitirme sus conocimientos sobre las ventilas hidrotermales, y por sus acertados comentarios que contribuyeron a enriquecer y mejorar los manuscritos derivados de esta investigación. Por confiar en mí, y sobre todos por su amabilidad, hospitalidad y amistad.

A los miembros de mi Jurado Doctoral: Dra. Rosa María Prol, Dra. Guadalupe Ponce, Dra. Vivianne Solís-Weiss y Dr. Martín Soto, por sus valiosos comentarios y recomendaciones emitidas a lo largo de todo el Doctorado, por el tiempo dedicado a revisar mi documento de tesis, por sus comentarios que enriquecieron considerablemente este trabajo, por su apoyo y comprensión para acelerar este proceso y culminar esta etapa de mi vida profesional a tiempo.

Al Dr. Alejandro Estradas, por las recomendaciones académicas emitidas durante la realización de este proyecto, por las interesantes discusiones suscitadas alrededor del mismo, por su apoyo, sus consejos y su amistad.

A la M. en C. Mariana Tapia, por orientarme y ayudarme en el procesamiento de las muestras biológicas para su posterior análisis isotópico. Por las conversaciones de retroalimentación que se suscitaron en varias ocasiones, por su apoyo, sus consejos y especialmente por su amistad.

Al Dr. Armstrong Altrim y al Dr. Estuardo López por facilitarme el acceso a las instalaciones, equipo y material a su cargo, para llevar a cabo el procesamiento de las muestras biológicas analizadas en este proyecto de investigación.

A mi madre, por su apoyo incondicional, por su comprensión y paciencia, por animarme en los momentos difíciles, por ser un ejemplo de perseverancia y fortaleza para mí, por sus acertados consejos, por su apoyo y su amor incondicional.

A Alberto, por estar presente siempre, incluso a la distancia. Por su apoyo incondicional durante gran parte de este proceso y por su ayuda para la realización de mis viajes académicos. Por escucharme siempre y apoyarme en momentos difíciles, por halagar y celebrar mis méritos académicos y profesionales conmigo, por impulsarme a creer en mi potencial, a ser una mejor investigadora y persona, y sobre todo por su amor.

A mi padre, a mis hermanos y a mis sobrinos por apoyarme durante la realización de este proyecto, por hacer ameno todo este tiempo, por escucharme y aconsejarme en mis momentos más difíciles, por su amor y amistad.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada durante la realización de esta investigación doctoral.

# CONTENIDO

<b>1. RESUMEN</b> .....	1
<b>2. ABSTRACT</b> .....	2
<b>3. INTRODUCCIÓN</b> .....	3
<b>4. ANTECEDENTES</b> .....	6
<b>5. JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA</b> .....	8
<b>6. OBJETIVOS</b> .....	9
6.1. Objetivo general.....	9
6.2. Objetivos particulares.....	9
<b>7. ÁREA DE ESTUDIO</b> .....	10
<b>8. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	12
8.1. Obtención del material biológico y sedimentario.....	12
8.2. Análisis de isotopía estable (AIE).....	14
8.2.1. Macrofauna bentónica.....	14
8.2.2. Sedimentos superficiales.....	15
8.3. Análisis de datos.....	15
<b>9. RESULTADOS</b> .....	16
9.1. Cuenca de Pescadero y Falla Transformante de Pescadero.....	16
9.1.1. Estructura de la macrofauna bentónica.....	16
9.1.2. Proporciones isotópicas de la macrofauna bentónica.....	18
9.1.3. Estructura de la trama trófica.....	22
9.1.4. Proporciones isotópicas de los sedimentos superficiales.....	24
9.2. Dorsal de Alarcón.....	25
9.2.1. Estructura de la macrofauna bentónica.....	25
9.2.2. Proporciones isotópicas de la macrofauna bentónica.....	26
9.2.3. Estructura de la trama trófica.....	29
9.2.4. Proporciones isotópicas de los sedimentos superficiales.....	31
9.3. Comparación entre localidades.....	32
<b>10. DISCUSIÓN</b> .....	33
10.1. Cuenca de Pescadero y Falla Transformante de Pescadero.....	33
10.1.1. Estructura trófica de la macrofauna bentónica.....	33
10.1.1.1. Proporciones isotópicas de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ).....	33
10.1.1.2. Proporciones isotópicas de nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	39
10.1.1.3. Proporciones isotópicas de azufre ( $\delta^{34}\text{S}$ ).....	44
10.1.2. Proporciones isotópicas de los sedimentos superficiales.....	48
10.2. Dorsal de Alarcón.....	50
10.2.1. Estructura trófica de la macrofauna bentónica.....	50
10.2.1.1. Proporciones isotópicas de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ).....	50
10.2.1.2. Proporciones isotópicas de nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ).....	53
10.2.1.3. Proporciones isotópicas de azufre ( $\delta^{34}\text{S}$ ).....	55
10.2.2. Proporciones isotópicas de los sedimentos superficiales.....	56
10.3. Comparación entre localidades.....	57
<b>11. CONCLUSIONES</b> .....	62
<b>12. REFERENCIAS</b> .....	64

## 1. RESUMEN

En el año 2015, fueron explorados por primera vez sistemas hidrotermales descubiertos en la Cuenca de Pescadero (CP), en la Falla Transformante de Pescadero (FTP) y en la Dorsal de Alarcón (DA), localizados en la boca del Golfo de California. Se analizó la trama trófica de la macrofauna de cada localidad utilizando isótopos estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ), nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) y azufre ( $\delta^{34}\text{S}$ ), así como la composición isotópica de los sedimentos superficiales. En CP y FTP, el  $\delta^{13}\text{C}$  varió entre -40.8 y -12.1‰, revelando la asimilación de carbono fijado a través del ciclo de los ácidos tricarbóxicos (rTCA) y del ciclo de Calvin-Benson-Bassham (CBB). El  $\delta^{15}\text{N}$  fluctuó entre -36.2 y 15.1‰, y correspondió a cinco gremios tróficos, tres de consumidores primarios (portadores de simbioses, filtradores y bacterívoros), y dos de secundarios (carroñeros/detrívoros y depredadores). El  $\delta^{34}\text{S}$  varió entre -36.2 y 15.1‰, indicó la asimilación de sulfuros de origen magmático, permitió la exclusión de organismos metanotróficos y la detección de materia orgánica (MO) fotosintética en la fauna abisal. En las ventilas de alta temperatura de CP predominó el gusano siboglínido portador de simbioses *Oasisia* aff *alvinae*. En las ventilas de baja temperatura de FTP sólo se analizaron especies portadoras de simbioses, entre las que dominaron los siboglínidos *Lamellibrachia barhami* y *Escarpia spicata*. En FTP se registraron los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  más empobrecidos, atribuidos a la asimilación de sulfuros biogénicos. Los sedimentos de CP y FTP presentaron un intervalo de  $\delta^{13}\text{C}$  de -23.3 a -20.8‰ (correspondiente a la MO de la zona y a hidrocarburos), de  $\delta^{15}\text{N}$  de 6.4 a 8.4‰ (valores de nitratos) y de  $\delta^{34}\text{S}$  de -26.3 a 44‰ (sulfuros biogénicos y de minerales de sulfuros). En DA, el  $\delta^{13}\text{C}$  fluctuó entre -36 y -8‰, reflejo de la fijación de carbono a través de los ciclos CBB y rTCA. El  $\delta^{15}\text{N}$  varió entre -7.9 y 18‰, permitiendo la distinción de los mismos gremios tróficos identificados en CP. El  $\delta^{34}\text{S}$  fluctuó entre -14.5 y 15.6‰, sugiriendo la asimilación de sulfuros magmáticos y de MO fotosintética en la fauna abisal. Esta localidad fue dominada por el siboglínido portador de simbioses *Riftia pachyptila*. Los sedimentos de DA presentaron un  $\delta^{13}\text{C}$  de -23.5‰ (MO de la zona), y un  $\delta^{15}\text{N}$  de 4.4‰ (cercano al amonio de sistemas hidrotermales). Entre localidades varió la proporción de fuentes de carbono (rTCA y CBB), así como las fuentes de azufre, lo cual está aparentemente dirigido por el gradiente térmico y por la composición de los fluidos de cada localidad. Los portadores de simbioses juegan un papel estructural muy importante, mientras que la depredación no es una interacción relevante para la delimitación de la estructura de estas comunidades. A través de los análisis isotópicos también se infirió la posible existencia de una relación simbiótica entre anémonas actiniarias y bacterias tioróticas.

## 2. ABSTRACT

In 2015, hydrothermal systems from Pescadero Basin (PB), the neighboring Pescadero Transform Fault (PTF) and Alarcón Rise (AR), located at the mouth of the Gulf of California, were explored for the first time. The trophic structure of the benthic macrofauna of each locality was analyzed using stable isotopes of carbon ( $\delta^{13}\text{C}$ ), nitrogen ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and sulfur ( $\delta^{34}\text{S}$ ). The isotopic composition of surface sediments was also analyzed. In PB and PTF, the  $\delta^{13}\text{C}$  varied between -40.8 and -12.1‰, revealing the assimilation of carbon fixed through the tricarboxylic acid (rTCA) cycle and the Calvin-Benson-Bassham cycle (CBB). The  $\delta^{15}\text{N}$  fluctuated between -36.2 and 15.1‰, and corresponded to five trophic guilds, three of primary consumers (symbiont-bearing, filter feeders and bacterivores), and two of secondary consumers (scavengers/detritivores and predators). The  $\delta^{34}\text{S}$  varied between -36.2 and 15.1‰, indicating the assimilation of sulfides of magmatic origin, allowing the exclusion of methanotrophic organisms and the detection of photosynthetic organic matter (OM) in the abyssal fauna. In the PB high-temperature vents, the symbiont-bearing siboglinid worm *Oasisia* aff *alvinae* predominated. In the low-temperature vents of PTF, only symbiont-bearings were analyzed, the siboglinids *Lamellibrachia barhami* and *Escarpia spicata* dominated. The most depleted  $\delta^{34}\text{S}$  values were recorded in PTF, corresponding to the assimilation of sulfides of biogenic origin. The sediments of PB and PTF had a  $\delta^{13}\text{C}$  range from -23.3 to -20.8‰ (corresponding to the OM of the zone and to hydrocarbons), of  $\delta^{15}\text{N}$  from 6.4 to 8.4‰ (nitrate values) and of  $\delta^{34}\text{S}$  of -26.3 to 44‰ (biogenic sulphides and sulphide minerals). In AR,  $\delta^{13}\text{C}$  fluctuated between -36 and -8‰, reflecting carbon fixation through the CBB and rTCA cycles. The  $\delta^{15}\text{N}$  varied between -7.9 and 18‰, allowing the distinction of the same trophic guilds identified in PB. The  $\delta^{34}\text{S}$  varied between -14.5 and 15.6‰, suggesting the assimilation of magmatic sulfides and photosynthetic OM in the abyssal fauna. This locality was dominated by the symbiont-bearing siboglinid *Riftia pachyptila*. The sediments of AR presented a  $\delta^{13}\text{C}$  value of -23.5‰ (OM of the zone), and a  $\delta^{15}\text{N}$  of 4.4 ‰ (close to the local ammonium of hydrothermal vents). The proportion of carbon sources (rTCA and CBB) varied between locations, as well as the sulfur sources, which is apparently driven by the thermal gradient and the composition of the fluids of each locality. Symbiont-bearings play a very important structural role, while predation is not a relevant interaction for the delimitation of the structure of these communities. The possible existence of a symbiotic relationship between actiniarid anemones and thiotrophic bacteria was also inferred through the isotopic analyzes.



### 3. INTRODUCCIÓN

En contraste con el homogéneo y estable ambiente de mar profundo, las ventilas hidrotermales son sistemas relativamente efímeros que se encuentran en constante cambio (Hessler y Kaharl, 1995). Estos ambientes fueron descubiertos en la década de los setenta a 2,500 m de profundidad en la Falla de Galápagos y constituyen un ejemplo de ecosistemas alternativos soportados por una producción primaria quimiosintética (Jannasch y Mottl, 1985). Son los consorcios bacterianos que ahí habitan los responsables de sintetizar compuestos orgánicos a partir de CO<sub>2</sub>, utilizando como fuente de energía la oxidación química (Grassle, 1986).

Una ventila hidrotermal se forma a partir de la interacción entre una fuente de calor, un cuerpo rocoso permeable y un fluido, donde se establece una celda convectiva que consta de un sistema de recarga, circulación y descarga (Soto y Estradas, 2013). Los fluidos hidrotermales que emanan de grietas, cavidades y chimeneas en el fondo marino son el resultado de la circulación del agua de mar profundo dentro de basaltos porosos, que reacciona a altas temperaturas con las rocas de las cámaras magmáticas localizadas a lo largo de las cordilleras donde se forma nuevo fondo marino (Grassle, 1986). Estos fluidos son capaces de soportar numerosas y diversas comunidades bacterianas capaces de obtener energía a partir de compuestos reducidos como el sulfuro de hidrógeno (Grassle, 1986).

La mayoría de las ventilas hidrotermales están distribuidas en los océanos Pacífico y Atlántico, aunque también se han observado en el Océano Índico y en el Mar Rojo. Estos ecosistemas se encuentran en un amplio intervalo de profundidades, desde ambientes intermareales hasta zonas abisales. Tarasov *et al.* (2005) plantearon una clasificación de los sistemas hidrotermales considerando los parámetros ambientales y la estructura, composición y distribución de los taxones que componen las comunidades. Esta clasificación divide a los sistemas hidrotermales en dos grupos: someros (<200 m de profundidad) y profundos (>200 m de profundidad). Los sistemas hidrotermales de la Cuenca de Pescadero, de la Falla Transformante de Pescadero y de la Dorsal de Alarcón analizados en este estudio pertenecen a este último grupo, ya que se encuentran aproximadamente a 3,800, 2,400 y 2,200 m de profundidad, respectivamente (Goffredi *et al.*, 2017).

A pesar de la base quimiosintética de las ventilas hidrotermales, su estructura trófica es comparable de muchas maneras con las cadenas alimenticias de ecosistemas someros (Van Dover, 2000). Las ventilas soportan comunidades altamente productivas de bacterias quimioautótrofas de vida libre, invertebrados en simbiosis con bacterias, consumidores endémicos y fauna ocasional ajena a las ventilas (Bergquist *et al.*, 2007). De acuerdo con Tunnicliffe (1991), una red trófica básica de estos ambientes está integrada por: tres grupos de productores primarios (bacterias simbiontes, bacterias de vida libre incrustantes y bacterias de vida libre en suspensión); y cinco grupos de consumidores (organismos portadores de simbiontes, bacterívoros, suspensívoros, carroñeros/detrítívoros y depredadores). Asimismo, esta autora reconoce la existencia de cuatro rutas en el flujo energético: 1) energía exportada desde las ventilas hacia mar profundo 2) energía contenida en bacterias suspendidas en fluidos hidrotermales 3) energía contenida en material particulado y 4) energía transferida entre bacterias simbiontes y sus huéspedes. También se ha observado que fuentes alternativas de carbono son los hidrocarburos fósiles y el metano, en sitios en donde existen emanaciones naturales (Brooks *et al.*, 1987; Simoneit *et al.*, 1992; de la Lanza-Espino y Soto, 1999).

Recientemente se ha señalado la necesidad del estudio de las redes tróficas de estos hábitats para comprender la estructura de sus comunidades, la dinámica de estos ecosistemas y la transferencia de su producción hacia el mar profundo circundante (Van Dover, 2000; Soto, 2009; Bergquist *et al.*, 2007). Las relaciones funcionales entre los diferentes eslabones que componen la trama trófica pueden ser dilucidadas a través de la identificación de las fuentes de carbono orgánico que sostienen los ecosistemas hidrotermales y de la transferencia de energía entre ellos. Esto puede ser alcanzado con la ayuda de marcadores biológicos como los isótopos estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ), nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) (Soto, 2009) y azufre ( $\delta^{34}\text{S}$ ) (Van Audenhaege *et al.*, 2019). Las proporciones de estos isótopos pueden cambiar gradualmente en respuesta a posibles ajustes en la dieta (McCutchan *et al.*, 2003). El análisis de isótopos estables se ha convertido en una herramienta cada vez más utilizada y versátil para analizar la estructura y el funcionamiento de las cadenas tróficas, ya que estos incorporan información biológica y ambiental. Este enfoque utiliza las variaciones naturales en las relaciones isotópicas que son resultado de procesos físicos, químicos y biológicos que provocan fraccionamiento isotópico (Middelburg, 2014). La mayoría de estudios tróficos están basados en un enfoque dual, utilizando  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . No obstante, el uso

complementario de  $\delta^{34}\text{S}$  ha adquirido relevancia recientemente, y ha aportado evidencia sobre el posible papel de las especies portadoras de simbiontes de los sistemas hidrotermales en la nutrición de la fauna heterótrofa. El  $\delta^{13}\text{C}$  aporta información sobre las fuentes de carbón/energía en la base de la cadena trófica (Peterson y Fry, 1987; Post, 2002; Bouillon *et al.*, 2012). También provee información sobre las rutas metabólicas de fijación de carbono utilizadas por los organismos autótrofos. En los sistemas hidrotermales, las principales rutas de fijación de este compuesto son el Ciclo de Calvin-Benson-Basham (CBB) ( $\delta^{13}\text{C} < -22\text{‰}$ ) y el ciclo del ácido tricarbóxico inverso (rTCA) ( $\delta^{13}\text{C} > -16\text{‰}$ ) (Hügler y Sievert, 2011; Reid *et al.*, 2013). El  $\delta^{15}\text{N}$  se utiliza para estimar la posición trófica de los consumidores (Minagawa y Wada, 1984), ya que estos están típicamente enriquecidos alrededor de 2-4‰ en relación a su dieta (Deniro y Epstein, 1981). El  $\delta^{34}\text{S}$  en la fauna es útil para distinguir fuentes de azufre (Reid *et al.*, 2013).

Los estudios de trofodinámica en ventilas hidrotermales se han enfocado en el análisis de taxones específicos o en el muestreo oportunista de productores y consumidores de la macrofauna, con la finalidad de analizar patrones generales de la producción de las ventilas (Van Dover y Fry, 1989, 1994; Fisher *et al.*, 1994; Vereshchaka *et al.*, 2000).

Los sistemas hidrotermales de la Cuenca de Pescadero (CP), de la Falla Transformante de Pescadero (FTP) y de la Dorsal de Alarcón (DA) fueron identificados en 2012, pero fueron explorados por primera vez durante la primavera del 2015. Estos sistemas hidrotermales comparten ciertas características con otros descubiertos alrededor del mundo, pero los de la Cuenca de Pescadero son los de mayor profundidad reconocida hasta ahora. Esta investigación constituye una de las primeras exploraciones de estos sistemas desde una perspectiva biológica, ecológica y funcional, lo cual brinda una excelente oportunidad de compararlos con otros sistemas. Es importante analizar la estructura trófica de cada zona explorada, ya que los productores y los consumidores, así como sus proporciones, pueden variar entre tipos de hábitats, y a su vez, las condiciones en cada uno de ellos pueden variar dramáticamente en tiempo y espacio (Bergquist *et al.*, 2007).

El objetivo principal de esta investigación es analizar la fauna de ambas cuencas con un enfoque ecológico y funcional, con la finalidad de reconocer la trama trófica, la ruta de transferencia del

carbono y las condiciones o procesos ambientales que favorecen el establecimiento de estas comunidades hidrotermales. Adicionalmente, se plantea el reconocer los posibles contrastes entre el grado de complejidad faunística y las respectivas tramas tróficas entre las localidades exploradas, así como detectar si existen procesos distintos a los que se han observado en otros sistemas hidrotermales. A través del uso de isótopos estables de carbono, nitrógeno y azufre, se pretende identificar las fuentes potenciales de carbono disponibles para la fauna, los niveles tróficos que integran la cadena alimenticia de esos sistemas y las potenciales fuentes de azufre empleadas por la fauna.

#### 4. ANTECEDENTES

A lo largo de Golfo de California existe una serie de 10 cuencas alineadas de Norte a Sur hasta las Islas Mariás, cuya profundidad se incrementa en el mismo sentido (Lonsdale *et al.*, 1980; Lizarralde *et al.*, 2007). Una de las cuencas más estudiadas, por poseer al menos 7 sitios con actividad hidrotermal es la Cuenca de Guaymas, que ha sido objeto de una serie de investigaciones multidisciplinarias (Soto y Estradas, 2013). Dicha cuenca, localizada en el centro del golfo, ha sido explorada desde la década de los 80's, adoptando diversos enfoques: geoquímico (Lonsdale *et al.*, 1980; Simoneit *et al.*, 1992; von Damn *et al.*, 1985; de la Lanza-Espino y Soto, 1999), faunístico (Grassle, 1982 y 1985; Soto y Corona, 2007); toxicológico (Ruelas-Inzunza *et al.*, 2003). También se han abordado estudios sobre la ecología funcional de los organismos de esos ecosistemas, tales como la trama trófica de la fauna asociada a las ventilas hidrotermales a través del análisis de las firmas isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (Soto, 2009).

En otras cuencas del Golfo de California localizadas costa afuera se han realizado principalmente análisis geofísicos (Dorsey y Umhoefer, 2012). Los estudios que se han llevado a cabo en la Cuenca de Pescadero son muy escasos, y se relacionan principalmente con la historia geológica de la misma. González-Yajimovich *et al.* (2005) realizaron el registro de carbonatos del Holoceno preservados en las Cuencas de Pescadero y Alfonso; Barron y Bukry (2007) estudiaron la presencia de algunas especies de diatomeas y silicoflagelados para analizar variaciones estacionales en las cuencas de Guaymas, Carmen y Pescadero; Flores-Trujillo *et al.* (2009) analizaron el registro palinológico de *Gymnodium catenatum* durante los últimos 500 años en la

Cuenca de Pescadero; Tenorio (2013) analizó la variabilidad climática de la región oriental de la Cuenca de Pescadero durante los últimos 1,450 años. Recientemente, Rouse *et al.* (2016) describieron una nueva especie de *Xenoturbella* (Phylum Xenacoelomorpha) de la Cuenca de Pescadero, descubierta cerca de las ventilas hidrotermales exploradas en este estudio. Goffredi *et al.* (2017) hicieron la primera descripción sobre las condiciones ambientales de las ventilas de la Cuenca de Pescadero, de la Falla Transformante y de la Dorsal de Alarcón, realizaron un listado de la diversidad faunística y una descripción breve de la estructura comunitaria de cada sistema. Paduan *et al.* (2018) realizaron una descripción de las condiciones geológicas y geoquímicas de los sistemas hidrotermales de la Cuenca de Pescadero y de la Dorsal de Alarcón.

En la Dorsal de Alarcón los estudios también son escasos. La mayoría se ha enfocado en aspectos geológicos de la misma. Castillo *et al.* (2002) realizaron un análisis petrográfico de las lavas emergentes de la Dorsal de Alarcón, así como de su composición isotópica y de la presencia de metales pesados; Sutherland (2006) y Lizarralde *et al.* (2007) analizaron procesos de separación de la corteza continental en el Golfo de California e incluyeron información sobre la Dorsal de Alarcón. Goffredi *et al.* (2017) también describieron los sustratos, los fluidos y la fauna más conspicua que habita las ventilas hidrotermales de esta zona. Paduan *et al.* (2018) realizaron una descripción de las chimeneas, su composición y la de los fluidos emanados en este sistema.

Con respecto al análisis de las relaciones tróficas en sistemas hidrotermales, se han llevado a cabo estudios en los cuales se han evaluado las composiciones isotópicas de  $^{13}\text{C}$  y  $^{15}\text{N}$  de la fauna asociada a estos ecosistemas. En el Pacífico Oriental destacan los trabajos de Van Dover y Fry (1989) en la localidad de *Hanging Gardens*; Fisher *et al.* (1990) en diversos sistemas hidrotermales del Pacífico; Fisher *et al.* (1994) en la Dorsal de Galápagos; Southward *et al.* (1994) en la localidad de *Middle Valley*; Soto *et al.* (1996), Soto (2009) y Portail *et al.* (2016) en la Cuenca de Guaymas; y Bergquist *et al.* (2007) en la Dorsal de Juan de Fuca. Goffredi *et al.* (2017) aportaron un análisis preliminar de los valores isotópicos de C y N de algunos organismos de CP, FTP y DA. Pocos autores han utilizado las proporciones de los tres isótopos (C, N y S) para describir la estructura de la cadena alimenticia y las relaciones tróficas entre la fauna de sistemas hidrotermales. Entre ellos destacan los trabajos de Reid *et al.* (2013) en la Dorsal del

Este de Escocia, y de Van Audenhaege *et al.* (2019) en la Cuenca de Manus, Papúa Nueva Guinea.

## 5. JUSTIFICACIÓN E IMPORTANCIA

Los sistemas hidrotermales de la Cuenca de Pescadero (CP) y de la Dorsal de Alarcón (DA) fueron identificados en 2012 a través de datos de sonar de alta resolución registrados por un vehículo submarino autónomo. No obstante, fue hasta la primavera del 2015 que investigadores de MBARI los exploraron por primera vez y descubrieron los de la Falla Transformante de Pescadero (FTP). Las ventilas hidrotermales de CP tienen dos peculiaridades: a) son las más profundas que se han descubierto en el Océano Pacífico (>3,800 m) y b) son las únicas de este océano en las que emanan fluidos de alta temperatura (~300°C) ricos en minerales carbonatados y en hidrocarburos. Las chimeneas de esta localidad son diferentes a otras de la zona, ya que son edificadas mediante la precipitación de minerales carbonatados de color claro, en lugar de minerales oscuros de sulfuro. Los sistemas hidrotermales de CP y de DA se consideran como ventilas de alta temperatura (~300°C), mientras que los de FTP se consideran como ventilas de baja temperatura (~5°C).

La expedición oceanográfica *Vents and Seeps* en la que se obtuvo el material científico que se analizó en esta investigación fue la primera en explorar la fauna de las ventilas de las zonas mencionadas. El conocimiento derivado de la misma constituiría información pionera sobre la diversidad y funcionamiento de las comunidades asociadas a esos ecosistemas. Adicionalmente, debido a las características tan particulares de la Cuenca de Pescadero, se podrían revelar nuevas concepciones sobre lo que hasta ahora se sabe sobre la diversidad y la ecología funcional de las comunidades asociadas a ventilas hidrotermales.

Este estudio permitió generar conocimiento nuevo sobre: a) la biodiversidad de taxones identificados en la zona; b) los patrones espaciales de distribución faunística en relación a la complejidad del hábitat; c) relaciones tróficas y transferencia de energía en dichos sistemas hidrotermales.

Es oportuno señalar que el estudio aquí propuesto es parte de un convenio de colaboración científico entre MBARI y el ICMYL-UNAM. Parte de este convenio involucra el acceso al banco de datos ambientales recabados en la expedición, y el compartir la información que se obtenga de los análisis que se practiquen en los materiales obtenidos. Este estudio confronta los aspectos ecológicos y funcionales de la macrofauna bentónica asociada a los sistemas hidrotermales explorados, de manera que constituye un tópico distinto a los que han sido abordados por investigadores de MBARI. De hecho, esta investigación constituirá una aportación relevante para lograr un mejor entendimiento de estos ecosistemas recién explorados.

## **6. OBJETIVOS**

### **6.1. Objetivo general**

Caracterizar las relaciones funcionales (trama trófica) y analizar la ruta de transferencia del carbono orgánico entre los componentes más conspicuos de la macrofauna bentónica asociada a los sistemas hidrotermales de Pescadero (CP y FTP) y de la Dorsal de Alarcón (DA).

### **6.2. Objetivos particulares**

- Dilucidar las relaciones tróficas entre la macrofauna bentónica más conspicua de los sistemas hidrotermales de ambas localidades a través del análisis de sus firmas isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{34}\text{S}$ .
- Comparar la estructura de la macrofauna bentónica y las tramas tróficas observadas en Pescadero y en Alarcón. Compararlas con lo observado previamente en la Cuenca de Guaymas.
- Distinguir las principales fuentes de carbono que utiliza la macrofauna más conspicua en cada una de las localidades, con base en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los organismos y de los sedimentos superficiales.
- Analizar la ruta de transferencia del carbono orgánico entre los distintos niveles tróficos.
- Definir las posiciones tróficas de los componentes de la macrofauna bentónica a través de sus valores de  $\delta^{15}\text{N}$ .

- Utilizar los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  para determinar potenciales fuentes de azufre utilizadas por los organismos.
- Comparar los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  de los sedimentos superficiales recolectados en cada una de las áreas de estudio.

## 7. ÁREA DE ESTUDIO

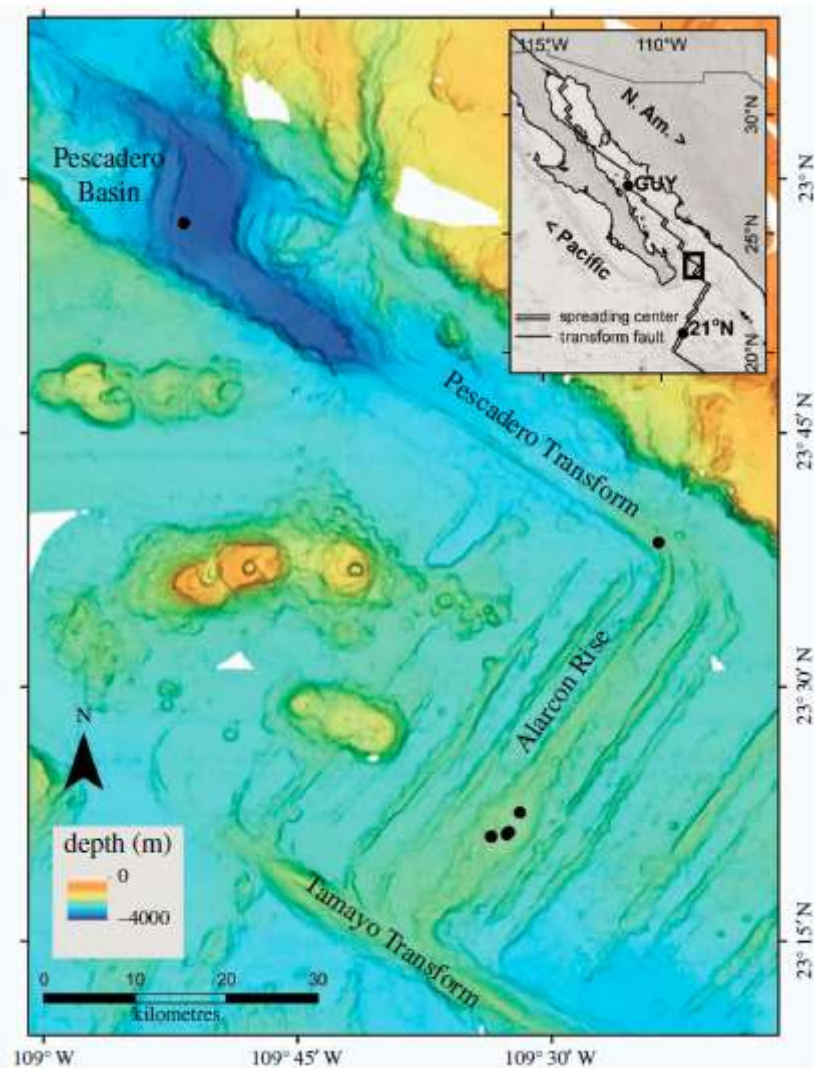
El Golfo de California está localizado al noreste del Océano Pacífico, entre 22°-32° de latitud Norte y 105°-107° de longitud Oeste. Es una cuenca estrecha y alargada, con una forma más o menos rectangular, con una extensión de aproximadamente 1,100 km y un ancho promedio de 150 km (Roden, 1958; Salas-de León *et al.*, 2003; Lluch-Cota *et al.*, 2007).

La topografía y la batimetría del golfo son resultado de la dinámica estructural ocurrida en los últimos 12 millones de años a través de una serie de procesos geológicos. Es una cuenca estructuralmente compleja donde se registra todo tipo de accidentes topográficos, pero destaca una serie de 10 cuencas alineadas de Norte a Sur hasta las Islas Marías, cuya batimetría se incrementa en el mismo sentido (Lonsdale *et al.*, 1980; Lizarralde *et al.*, 2007). Las cuencas de Pescadero, Alarcón y Farallón, localizadas en el sur del Golfo de California, son consideradas como centros de expansión del fondo oceánico (Sutherland, 2006; Lizarralde *et al.*, 2007).

La Cuenca de Pescadero se localiza en el sur del Golfo de California, entre los 24°15' de latitud N y 109°00' de longitud O, aproximadamente a 150 km al este de La Paz, Baja California (Fig. 1). Tiene una forma alargada y una longitud aproximada de 200 km. La posición y la profundidad de esta cuenca permiten el libre intercambio entre aguas del Océano Pacífico y del golfo (Castro *et al.*, 2000). Esta cuenca es producto de la tectónica transtensional en el borde de una placa (Nava-Sánchez *et al.*, 2001). Es una localidad donde se presentan altas tasas de depositación, lo que permite el establecimiento de secuencias sedimentarias con una resolución que va desde periodos interanuales hasta miles de años. Debido a la condición anóxica o subóxica del agua de fondo, las estructuras sedimentarias primarias aún se preservan (González-Yajimovich *et al.*, 2005).



Las características geológicas de la zona donde se encuentra CP han permitido la formación de sistemas hidrotermales, localizados a más de 3,800 m de profundidad, siendo los más profundos del Océano Pacífico conocidos hasta hoy. El campo de ventilas de esa localidad tiene una extensión de al menos 400 m y se encuentra a lo largo de una falla en el margen occidental de la cuenca. Estas ventilas son las únicas del Pacífico donde se emiten fluidos sobrecalentados ricos en minerales carbonatados y en hidrocarburos. Las chimeneas encontradas en esta localidad son enteramente de minerales de carbonato de color claro, y liberan fluidos con una temperatura que oscila entre 250 y 290°C. Esta zona soporta un grupo distinto de organismos, incluyendo gusanos poliquetos del género *Oasisia* (Goffredi *et al.*, 2017).



**Figura 1.** Localización de la Cuenca de Pescadero (Pescadero Basin), la Falla Transformante de Pescadero (Pescadero Transform) y la Dorsal de Alarcón (Alarcón Rise) en la boca del Golfo de California (tomado de Goffredi *et al.*, 2017).

La Falla Transformante de Pescadero se extiende por 60 km entre la Cuenca de Pescadero y la Dorsal de Alarcón (Fig. 1). Los sistemas hidrotermales conocidos de esta localidad se localizan al sureste a 23.64°N, a 2,400 m de profundidad. Constituyen sistemas hidrotermales de baja temperatura localizados en la periferia de una gruesa capa de sedimento desde donde surgen flujos de lava (Clague *et al.*, 2018). La temperatura medida de los fluidos emanados de las ventilas fue de 5°C, pero su composición química se desconoce. Estos sitios albergan comunidades quimiosintéticas dominadas por densas colonias de gusanos siboglínidos coexistentes de las especies *Escarpia spicata* y *Lamellibrachia barhami*. Los moluscos vesicómidos portadores de endosimbiontes de los géneros *Calyptogena* y *Archivesica* habitan los sedimentos circundantes (Goffredi *et al.*, 2017).

La Dorsal de Alarcón es una cuenca pequeña (~60 X 180 km) localizada al este de la punta de la Península de Baja California, en la confluencia entre el Golfo de California y el Océano Pacífico (Castillo *et al.*, 2002), aproximadamente a 160 km hacia el sur de la Cuenca de Pescadero (Fig. 1). Esta localidad se caracteriza por presentar chimeneas de sulfuros de color oscuro en áreas volcánicas activas de hasta 37 m de alto sobre el piso oceánico cubierto de lava. Estas chimeneas emiten fluidos extremadamente calientes (> 350°C), ricos en metales pesados y sulfuros. Cuando estos fluidos entran en contacto con agua de mar a una temperatura cercana a 2°C, estos minerales precipitan y forman fumarolas oscuras. Estas chimeneas están colonizadas por gusanos gigantes pertenecientes al género *Riftia* (Goffredi *et al.*, 2017).

## 8. MATERIALES Y MÉTODOS

### 8.1. Obtención del material biológico y sedimentario

La exploración de los sistemas hidrotermales localizados en la zona de estudio se llevó a cabo a bordo del BO *Western Flyer*, durante la campaña oceanográfica “*Vents and Seeps*”, a cargo del *Monterey Bay Aquarium Research Institute* (MBARI), realizada en el sur del Golfo de California del 17 al 25 de abril del 2015.

El material biológico y el sedimentario se obtuvieron directamente a través del vehículo de operación remota (VOR) *Doc Ricketts* (Fig. 2). Las muestras de los sistemas hidrotermales de CP se recolectaron en las inmersiones 750, 751 y 756; los de FTP en la inmersión 757 y los de la DA se obtuvieron en las inmersiones 752, 753 y 754.



**Figura 2.** Robot de operación remota *Doc Ricketts* utilizado para la exploración y toma de muestras de los sistemas hidrotermales aquí analizados.

La fauna fue muestreada de manera oportunista y aleatoria, tratando de elegir organismos pertenecientes a taxones distintos, con la finalidad de obtener ejemplares pertenecientes a diversos niveles de la trama trófica y con estrategias alimenticias distintas. En función del tamaño, forma y localización de los ejemplares muestreados, se utilizaron diferentes dispositivos para su recolección: brazo móvil, dispositivo de succión y pala o cucharilla (Fig. 3). Posteriormente, los organismos fueron depositados en las cámaras o contenedores del ROV.



**Figura 3.** Dispositivos de muestreo acoplados al ROV *Doc Ricketts* utilizados para la recolección de la fauna asociada a los sistemas hidrotermales aquí analizados.

Al finalizar la inmersión, los organismos se extrajeron de los contenedores, se realizó una identificación previa de algunos de ellos, se fotografiaron y etiquetaron, y se depositaron en bolsas de plástico que posteriormente fueron introducidas en un ultracongelador a aproximadamente  $-75^{\circ}\text{C}$ . El material biológico fue trasladado al Laboratorio de Ecología del Bentos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, donde fue almacenado a una temperatura similar.

También se tomaron muestras de sedimentos superficiales en varios puntos de ambas cuencas, haciendo uso de núcleos de inserción (*push cores*) manipulados con el brazo robótico del VOR. Debido a las características topográficas y sedimentarias de cada localidad, en CP fue posible recolectar 3 núcleos, en FTP 2, y sólo uno en DA.

## **8.2. Análisis de isotopía estable (AIE)**

### **8.2.1. Macrofauna bentónica**

Para el análisis de los isótopos estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ), nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) y azufre ( $\delta^{34}\text{S}$ ), los organismos se dejaron descongelar para su procesamiento. De CP y FTP se procesaron 1,283 organismos pertenecientes a 21 especies, y se obtuvo un total de 34 muestras. De DA se procesaron 545 especímenes pertenecientes a 19 especies, y se obtuvieron 25 muestras. Algunos organismos se procesaron completos, únicamente se les extirpó el intestino cuando fue posible. Los de menor tamaño se agruparon para obtener una cantidad mínima de muestra de peso seco requerida para los análisis isotópicos, mientras que los organismos de mayor tamaño fueron disectados para extraer diferentes tejidos: branquias, trofosoma, vestimento y opistosoma en gusanos siboglínidos, branquias, manto y pie en moluscos bivalvos, disco oral y columela en anémonas actiniarias y músculo en crustáceos. Una vez que los tejidos y los organismos fueron separados, se lavaron con agua destilada y se colocaron en cajas de Petri de vidrio. Las muestras fueron colocadas en una estufa a  $70^{\circ}\text{C}$  para su deshidratación; el tiempo que permanecieron en la estufa fue variable, dependiendo del tamaño de muestra, del tipo de tejido y del contenido de agua del mismo. El tejido de pez fue deshidratado a través de liofilización. Una vez que las muestras quedaron deshidratadas se molieron en un mortero de ágata hasta obtener un polvo

homogéneo y fino. El material resultante fue colocado en tubos de plástico Eppendorf y etiquetado. Las muestras fueron pesadas para obtener un mínimo de 4 mg peso seco de cada una de ellas, empacadas y enviadas al SIRFER (*Stable Isotope Ratio Facility for Environmental Research*), en la Universidad de Utah, para los análisis de isotopía. En el SIRFER, las muestras fueron analizadas utilizando un espectrómetro de masas Thermo Finnigan Delta Plus XL acoplado a un analizador elemental Carlo Erba EA (modelo 1005) via Conflo III. Los valores isotópicos fueron expresados en notación  $\delta$ . Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  fueron reportados con respecto al estándar internacional Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB), los de  $\delta^{15}\text{N}$  con respecto al nitrógeno atmosférico y los de  $\delta^{34}\text{S}$  con respecto al estándar Canyon Diablo Troilite (CDT). Los errores analíticos asociados a la determinación de los valores de  $^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  variaron entre 0.1‰ y 0.3‰.

### 8.2.2. Sedimentos superficiales

Se analizó un total de seis muestras de sedimentos superficiales: tres de CP, dos de FTP y una de DA. Las muestras fueron descongeladas y secadas a 60°C durante 24 horas. Fueron molidas y homogeneizadas hasta obtener un polvo fino, utilizando un mortero y un pistilo de ágata. Las muestras utilizadas para medir  $\delta^{13}\text{C}$  se acidificaron con HCl al 1N durante 24 horas para eliminar los carbonatos. Las fracciones empleadas para medir  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  no fueron sometidas a ningún pretratamiento. Las muestras fueron enviadas al SIRFER para su análisis isotópico. Se utilizaron los estándares internacionales de nitrógeno atmosférico para el  $^{15}\text{N}$ , VPDB (*Vienna Peedee Belemnite*) para el  $^{13}\text{C}$  y CDT (*Canyon Diablo Troilite*) para el  $^{34}\text{S}$ . Los errores analíticos asociados a la determinación de los valores de  $^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  variaron entre 0.1‰ y 0.3‰.

### 8.3. Análisis de datos

Una vez obtenidos los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  de la macrofauna bentónica, se calcularon las medias y las desviaciones estándar por especie y por tejido, en los casos en los que se analizaron varios ejemplares. Se realizaron gráficos de dispersión con los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  contra los de  $\delta^{15}\text{N}$ , y con los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  contra los de  $\delta^{34}\text{S}$  para analizar la estructura trófica de las localidades por separado: Pescadero (CP y FTP) y Dorsal de Alarcón (DA).

Para visualizar de manera gráfica las relaciones entre los organismos, basadas en sus valores isotópicos, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), utilizando el programa PRIMER v6 y PERMANOVA+ (PRIMER-e, Ltd. Plymouth, R.U.). Este análisis partió de la matriz de los valores isotópicos sin ningún pretratamiento. El análisis de componentes principales (ACP) es un método de ordenación multivariado donde las muestras, representadas por puntos en un espacio multidimensional, son proyectadas en un gráfico de dos o tres dimensiones que absorben la mayor variación total del conjunto de muestras (Clarke y Gorley 2006). El propósito de esos ejes, o componentes principales (CP's), es capturar la mayor variación posible en el espacio original, y la variación que esos ejes representan se expresa en términos porcentuales (Quinn y Keough 2002; Clarke y Gorley, 2006). Inicialmente se realizó para cada localidad por separado, después se hizo integrando los datos de ambas.

Las especies fueron asignadas a grupos tróficos con base en la literatura, su morfología, su historia de vida y sus valores isotópicos. Para especies con dietas desconocidas, la asignación de grupos tróficos fue determinada tomando en cuenta la información disponible de otras especies pertenecientes a la misma familia, así como sus valores isotópicos. De esta manera, se construyeron diagramas de las tramas tróficas de cada una de las localidades, tomando como base los propuestos por Tunnicliffe (1991) y Portail *et al.* (2016).

## **9. RESULTADOS**

### **9.1. Cuenca de Pescadero y Falla Transformante de Pescadero**

#### **9.1.1. Estructura de la macrofauna bentónica**

En CP se observaron ventilas hidrotermales de alta temperatura, activas, con una altura de entre 15 y 50 m, de color blanco, formadas por la precipitación de calcita, con emisiones de fluidos ricos en hidrocarburos aromáticos, hidrógeno, metano y sulfuro de hidrógeno (Goffredi *et al.*, 2017). Por otro lado, en FTP se encontraron ventilas hidrotermales de baja temperatura. Al tener pocas muestras de FTP se decidió abordar los resultados y la discusión de ambas localidades en la misma sección.

En CP predominó el gusano siboglínido *Oasisia* aff *alvinae*, en coexistencia con pocos individuos de *Riftia pachyptila*, ambas especies portadoras de bacterias endosimbiontes. Estos organismos habitan estructuras carbonatadas caracterizadas por su color blanco, cercanas a las emanaciones de fluidos hidrotermales, por lo que se puede asumir una estrecha dependencia hacia los mismos. Además de dichas especies fundamentales, entre los tubos de *O. aff alvinae* se pudieron reconocer otros anélidos poliquetos pertenecientes a las familias Dorvilleidae, Polynoidae, Amphinomidae, Nereididae y Alvinellidae, que fueron particularmente abundantes.

Numerosas anémonas habitan entre los tubos de los siboglínidos, pertenecientes por lo menos a dos especies distintas. En la base de las estructuras carbonatadas o ventilas y en sus adyacencias, las emisiones hidrotermales difusas soportan como especies fundamentales a los bivalvos vesicómidos portadores de endosimbiontes pertenecientes al género *Archivesica*. También se observó un ensamble conspicuo de actiniarias asociadas a los campos de vesicómidos, al menos dos especies o morfotipos de anémonas fueron detectados sobre o entre las conchas de estos bivalvos. Adicionalmente, fueron observados en menor abundancia cangrejos del género *Bythograea* y la especie de galateido *Munidopsis scotti*.

En FTP, los principales sustratos adyacentes a las emanaciones fueron pequeñas rocas basálticas y sedimentos arenosos. Las especies fundamentales de este sitio son los gusanos siboglínidos *Lamellibrachia barhami* y *Escarpia spicata*, especialmente distribuidos en parches donde ambas especies coexisten, con una marcada dominancia numérica de *L. barhami*. También se observaron otros poliquetos de las familias Amphinomidae, Serpulidae y Polynoidae.

Entre los parches de siboglínidos se encontraron extensiones de sedimentos arenosos, en cuyas cercanías hay campos de vesicómidos constituidos por organismos de la especie *Calyptogena costaricana*. La estructura comunitaria de estas ventilas es aparentemente menos compleja que la descrita para CP, ya que la colonización está restringida a la superficie de los gusanos tubícolas.

### 9.1.2. Proporciones isotópicas de la macrofauna bentónica

Dentro de los ensambles de organismos mencionados, se examinaron los valores isotópicos de los más conspicuos de ambos sitios, con la finalidad de hacer un análisis global de la trama trófica y de la ruta de transferencia del carbono. Se analizaron 34 muestras correspondientes a distintos tejidos de 21 especies (Tabla 1), extraídos de 1,283 organismos.

Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en la macrofauna variaron entre -40.8 y -12.1‰ (valores individuales o por tejido). Los más empobrecidos correspondieron al molusco vesicómido *C. costaricana* de FTP (Tabla 1). En contraste, los más enriquecidos fueron detectados en los gusanos siboglínidos *O. aff. alvinae* y *R. pachyptila*, observados en los sistemas hidrotermales de CP (Tabla 1). El intervalo observado en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  indica la existencia de una compleja variedad de fuentes de carbono orgánico disponibles para el consumo de los organismos de las ventilas.

Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  fluctuaron entre -12.5 y 18.3‰. Los más empobrecidos fueron registrados en *C. costaricana*, mientras que los más enriquecidos correspondieron a la anémona epibionte *Actiniaria* sp. 3 y a una especie de *Zoantharia* no identificada (Tabla 1). El valor más enriquecido correspondió a *Actiniaria* sp. 3 (18.3‰), un organismo que no habita las ventilas hidrotermales, sino que forma parte de la fauna abisal (FA) de los sedimentos circundantes. El intervalo detectado en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  reveló la existencia de una trama trófica con al menos dos niveles y cinco gremios tróficos (Fig. 4).

Los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  fluctuaron entre -36.2 y 15.1‰. Los más empobrecidos se observaron en los gusanos siboglínidos *L. barhami* y *E. spicata*, ambas especies recolectadas en FTP (Tabla 1). El valor más enriquecido se observó en *Actiniaria* sp. 3, muestreada en los sedimentos circundantes a las colonias de *L. barhami* y *E. spicata* (Fig. 4).

Con respecto a las firmas isotópicas observadas en los distintos tejidos de algunas especies, se detectaron algunas tendencias. En los gusanos siboglínidos *R. pachyptila*, *L. barhami* y *E. spicata* se observó que los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  siempre fueron más enriquecidos en el trofosoma, la estructura portadora de las bacterias simbiotas. Las otras estructuras tuvieron valores muy similares entre



sí. Con respecto a los otros isótopos, se detectó que en *R. pachyptila* y en *L. barhami* los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  fueron más enriquecidos y los de  $\delta^{15}\text{N}$  más empobrecidos en el trofosoma, en comparación con otros tejidos, donde los valores variaron en menor proporción. En *E. spicata* el comportamiento de estos dos isótopos fue opuesto.

En las dos especies de moluscos vesicómidos se observó que de manera general los valores de todos los isótopos fueron más empobrecidos en las branquias, órganos donde se encuentran las bacterias simbiotas. Con respecto a las anémonas, en todas las especies se detectaron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más empobrecidos en el disco oral que en el resto del cuerpo. Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  y de  $\delta^{34}\text{S}$  no presentaron ningún patrón de variación consistente entre tejidos, o presentaron variaciones menores.

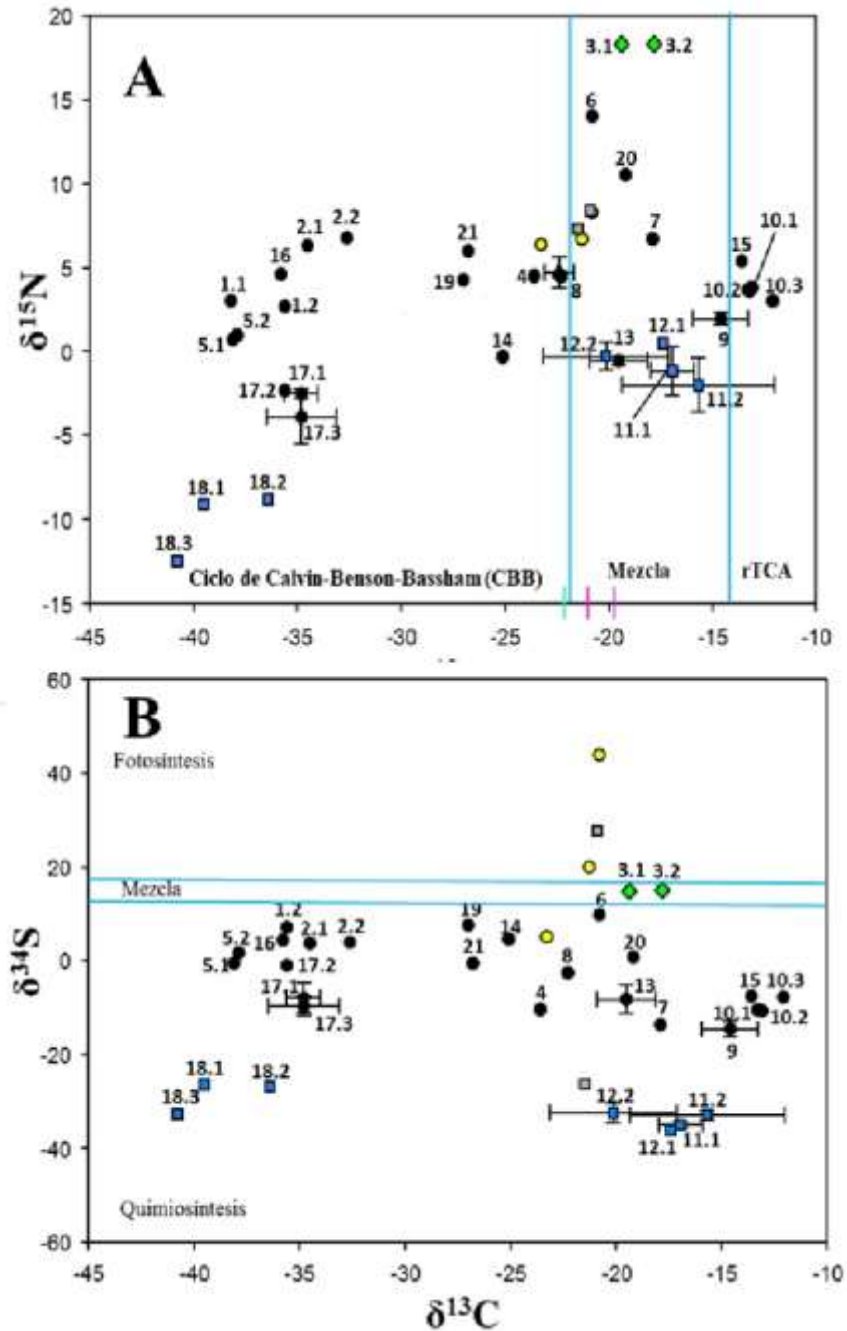
El intervalo de  $\delta^{13}\text{C}$  indica la existencia de una amplia variedad de fuentes de carbono orgánico (CO), aunque su identificación es compleja. Los resultados revelaron que la fauna estudiada asimila carbono orgánico fijado a través de dos rutas metabólicas: el ciclo de Calvin-Benson-Bassham (CBB) ( $\delta^{13}\text{C} < -22\text{‰}$ ) y el ciclo de los ácidos tricarbónicos (rTCA) ( $\delta^{13}\text{C} > -16\text{‰}$ ) (Fig. 4). Cerca del 50% de las especies analizadas depende de CO fijado a través del ciclo CBB, mientras que sólo dos especies (9%) asimilan el CO derivado del ciclo rTCA. El resto de los organismos consume fuentes de carbono mixtas (Fig. 4A).

La gráfica de  $\delta^{13}\text{C}$  vs.  $\delta^{15}\text{N}$  muestra patrones similares a los detectados en otros sistemas hidrotermales: portadores de simbiotas con los valores más empobrecidos de ambos isótopos, mientras que el depredador tope *M. scotti* presentó el valor más enriquecido de  $\delta^{15}\text{N}$ , siendo sobrepasado únicamente por *Zoantharia* sp. y por *Actiniaria* sp. 3 (Fig. 4A).

La gráfica de  $\delta^{13}\text{C}$  vs.  $\delta^{34}\text{S}$  mostró que la mayoría de los organismos consume azufre de origen quimiosintético, con excepción de *Actiniaria* sp. 3, que consume una mezcla de fuentes quimiosintéticas y fotosintéticas, con valores de  $\delta^{34}\text{S}$  comprendidos entre 10‰ y 16‰ (Fig. 4B). Los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  más empobrecidos correspondieron a la fauna de FTP. En ambos biplots, la fauna abisal (FA) que no pertenece a las ventilas hidrotermales aparecen en el extremo superior, con valores enriquecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  (Fig. 4).

**Tabla 1.** Valores promedio ( $\pm$ SD) e individuales de  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  de la fauna de la Cuenca de Pescadero y de la Falla Transformante de Pescadero\*. N=número de individuos. \*\*especímenes pequeños que fueron agrupados antes de los análisis isotópicos.

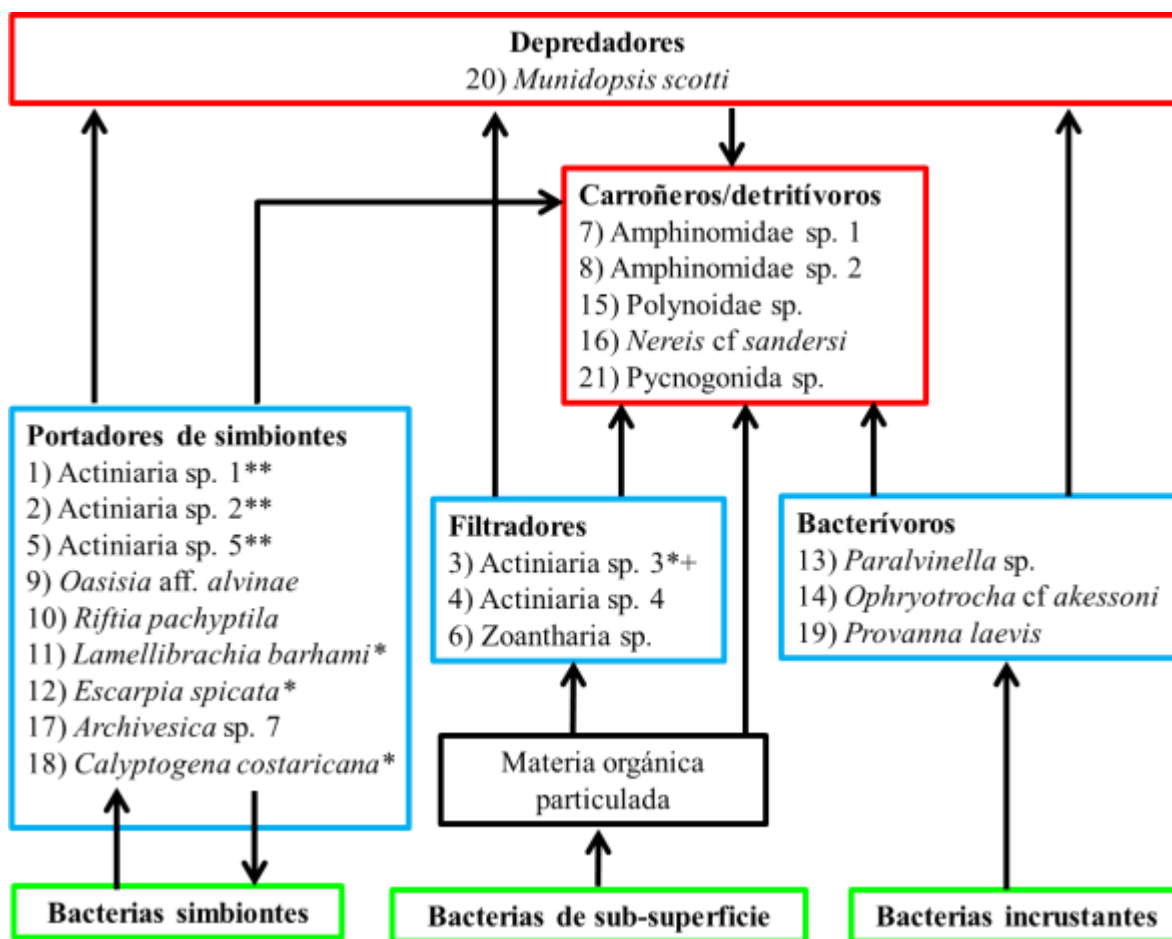
Taxón	ID	Tejido	Grupo trófico	N	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	$\delta^{34}\text{S}\text{‰}$
<b>CNIDARIA</b>							
Actiniaria sp. 1 (CP)	1.1	disco oral	portador de simbiontes	1	-38.2	3.0	N/A
	1.2	columna		1	-35.6	2.7	7.1
Actiniaria sp. 2 (CP)	2.1	disco oral	portador de simbiontes	1	-34.5	6.3	3.7
	2.2	columna		1	-32.6	6.8	3.9
Actiniaria sp. 3 (FTP)	3.1	disco oral	filtrador	1	-19.4	<b>18.3</b>	14.9
	3.2	columna		1	-17.8	18.3	<b>15.1</b>
Actiniaria sp. 4 (CP)	4	completo	filtrador	6**	-23.6	4.5	-10.4
Actiniaria sp. 5 (CP)	5.1	disco oral	portador de simbiontes	1	-38.1	0.7	-0.5
	5.2	columna		1	-37.9	1.0	1.7
Zoantharia sp. (CP)	6	completo	filtrador	26**	-20.8	14.0	9.8
<b>ANNELIDA</b>							
Amphinomidae sp. 1 (CP)	7	completo	carroñero/detrítivoro	1	-17.9	6.7	-13.6
Amphinomidae sp. 2 (CP)	8	completo	carroñero/detrítivoro	1	-22.3	4.5	-2.6
<i>Oasisia</i> aff. <i>alvinae</i> (CP)	9	completo	portador de simbiontes	6	-14.6 $\pm$ 1.33	1.97 $\pm$ 0.37	-14.55 $\pm$ 1.73
	10.1	branquias		1	-13.2	3.6	-10.5
<i>Riftia pachyptila</i> (CP)	10.2	vestimento	portador de simbiontes	1	-13.1	3.8	-10.6
	10.3	trofosoma		1	<b>-12.1</b>	3.0	-7.8
	10.4	opistosoma		1	-13.3	3.7	-10.5
<i>Lamellibrachia barhami</i> (FTP)	11.1	vestimento	portador de simbiontes	2	-16.95 $\pm$ 1.05	-1.15 $\pm$ 1.46	-35.07 $\pm$ 0.66
	11.2	trofosoma		2	-15.68 $\pm$ 3.67	-1.99 $\pm$ 1.62	-32.96 $\pm$ 1.02
<i>Escarpia spicata</i> (FTP)	12.1	vestimento	portador de simbiontes	1	-17.4	0.5	<b>-36.2</b>
	12.2	trofosoma		2	-20.13 $\pm$ 3.01	-0.28 $\pm$ 0.81	-32.44 $\pm$ 2.04
<i>Paralvinella</i> sp (CP)	13	completo	bacterívoro	11	-19.52 $\pm$ 1.39	-0.55 $\pm$ 0.28	-8.61 $\pm$ 3.09
<i>Ophryotrocha</i> cf. <i>akessoni</i> (CP)	14	completo	bacterívoro	1100**	-25.1	-0.3	4.6
Polynoidae sp. (CP)	15	completo	carroñero/detrítivoro	2**	-13.6	5.4	-7.6
<i>Nereis</i> cf. <i>sandersi</i> (CP)	16	completo	carroñero/detrítivoro	1	-35.8	4.6	4.4
<b>MOLLUSCA</b>							
<i>Archivesica</i> sp. 7 (CP)	17.1	pie	portador de simbiontes	2	-34.8 $\pm$ 0.8	-2.5 $\pm$ 0.3	-7.9 $\pm$ 3.2
	17.2	manto		1	-35.6	-2.3	-0.9
	17.3	branquias		2	-34.8 $\pm$ 1.69	-3.9 $\pm$ 1.62	-9.7 $\pm$ 2.01
<i>Calyplogena costaricana</i> (FTP)	18.1	pie	portador de simbiontes	1	-39.5	-9.1	-26.4
	18.2	manto		1	-36.4	-8.8	-26.8
<i>Provanna laevis</i> (CP)	18.3	branquias	bacterívoro	1	<b>-40.8</b>	<b>-12.5</b>	-32.7
	19	completo		100**	-27.0	4.3	7.6
<b>CRUSTACEA</b>							
<i>Munidopsis scotti</i> (CP)	20	músculo	depredador	1	-19.2	10.5	0.8
<b>PYCNOGONIDA</b>							
Pycnogonida sp. (CP)	21	completo	carroñero/detrítivoro	1	-26.8	6.0	-0.6



**Figura 4.** Gráfico de dispersión de valores promedio ( $\pm$ SD) e individuales de la macrofauna bentónica y de los sedimentos superficiales de la Cuenca de Pescadero y de la Falla Transformante de Pescadero. A)  $\delta^{13}\text{C}$  vs.  $\delta^{15}\text{N}$ . Las líneas verticales representan intervalos correspondientes a la asimilación de carbono orgánico derivado del ciclo CBB (<-22‰) (izquierda), del ciclo rTCA (>-16‰) (derecha) y de una mezcla de ambas fuentes (>-22‰ y <-16‰) (Reid *et al.*, 2013). B)  $\delta^{13}\text{C}$  vs.  $\delta^{34}\text{S}$ . Las líneas horizontales representan intervalos correspondientes a los valores isotópicos de azufre de fuentes quimiosintéticas (<11‰) (abajo), fotosintéticas (>16‰) (arriba) y a la mezcla de ambas (>11‰ y <16‰) (Reid *et al.*, 2013). ● Fauna de CP. ■ Fauna de FTP. ◆ Fauna abisal. ● Sedimentos de la CP. □ Sedimentos de FTP. Números ID indicados en la Tabla 1.

### 9.1.3. Estructura de la trama trófica

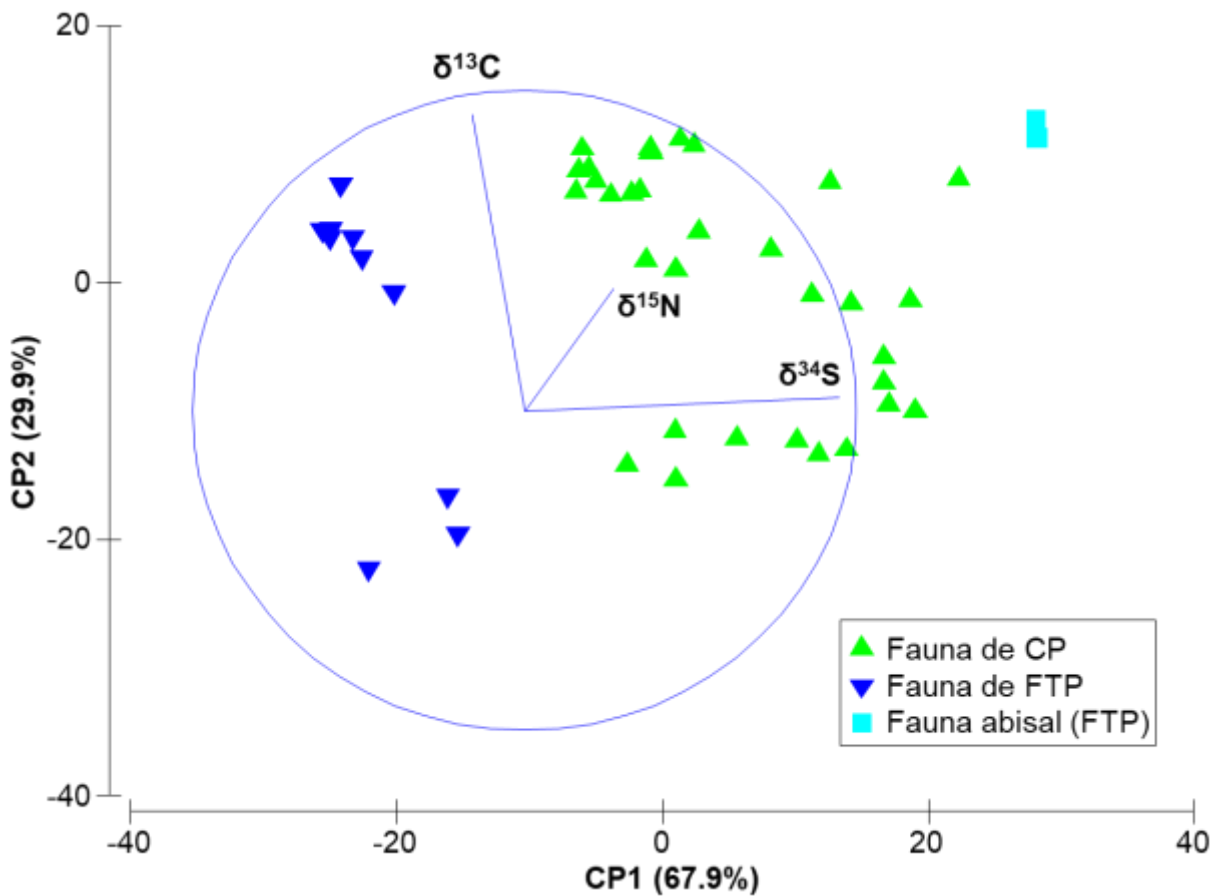
Entre las especies analizadas de FTP, sólo se identificaron consumidores primarios dentro del grupo de los portadores de simbiontes: *C. costaricana*, *E. spicata* y *L. barhami*. En la periferia de FTP, sólo *Actiniaria* sp. 3 fue identificada (Fig. 5).



**Figura 5.** Diagrama de la estructura trófica de la Cuenca de Pescadero (CP) y de la Falla Transformante de Pescadero (FTP). Color verde: productores primarios. Color azul: consumidores primarios. Color rojo: consumidores secundarios. \* Especies de FTP. \*\*Especies cuyo grupo trófico no está confirmado. + Fauna abisal. Números ID indicados en la Tabla 1.

En las ventilas de CP, se reconoció una trama trófica más compleja con dos niveles tróficos: consumidores primarios y secundarios. Entre los consumidores primarios, se identificaron tres gremios tróficos: 1) portadores de simbiontes, 2) filtradores y 3) bacterívoros. El primer grupo incluyó 9 especies y fue dominante tanto en riqueza de especies como en biomasa. *Actiniaria* sp.

1, sp. 2 y sp. 5 fueron asignados a este grupo considerando sus valores isotópicos. El segundo grupo fue conformado por dos especies, Actiniaria sp. 4 y Zoantharia sp., aunque la última presentó un valor de  $\delta^{15}\text{N}$  anormalmente alto. El tercer gremio incluyó anélidos poliquetos y un molusco (Fig. 5). Dentro de los consumidores secundarios se identificaron dos grupos, 1) carroñeros/detrítívoros y 2) depredadores. El primer gremio incluyó principalmente poliquetos y a Pycnogonida sp., mientras que en el segundo sólo se ubicó al galateido *M. scotti*, presente en bajas densidades.



**Figura 6.** Gráfico ACP realizado con todos los organismos de Pescadero. CP1 y CP2 acumularon el 97.8% de la variación.

El análisis de componentes principales (ACP) realizado con las muestras de CP y FTP indicó que el 97.8% de la variación es explicada por los dos primeros componentes del modelo. El primero explicó el 69.2%, y está determinado por los valores de  $\delta^{34}\text{S}$ , variable que tiene una correlación de 0.94 con el CP1 (Fig. 6). El segundo eje explicó el 28.6% de la variación, y está determinado

por los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (correlación de 0.92). La ordenación gráfica de los organismos observada a través del ACP (tomando en cuenta el primer componente), mostró una clara separación entre la fauna abisal (FA), los habitantes de ventilas hidrotermales de alta temperatura (CP) y los de ventilas de baja temperatura (FTP), determinada principalmente por variaciones en los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  (Fig. 6). La FA presentó los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  más enriquecidos (14.9 a 15.1‰), seguida por los habitantes de CP (-16.6 a 9.8‰, valores individuales) y por los de FTP (-36.2 a -26.4‰), con los valores más empobrecidos (Fig. 6).

#### 9.1.4. Valores isotópicos de los sedimentos superficiales

Se analizaron los valores isotópicos de cinco muestras de sedimentos: tres de CP y dos de FTP. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  fluctuaron entre -23.3 y -20.8‰, mientras que los de  $\delta^{15}\text{N}$  oscilaron entre 6.4 y 8.4‰ (Tabla 2). Los valores más empobrecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  y de  $\delta^{15}\text{N}$  se observaron en CP (Fig. 4A). Los valores de  $\delta^{32}\text{S}$  fueron los más variables, presentando un intervalo de -26.3 a 44‰ (Fig. 4B). El valor más empobrecido se observó en FTP, en una muestra con un tapete bacteriano blanquecino adherido a la superficie, mientras que el más enriquecido se detectó en CP (Tabla 2).

**Tabla 2.** Valores isotópicos de los sedimentos superficiales recolectados en CP y FTP. \*Presencia de tapete bacteriano.

Localidad	Núcleo ID	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	$\delta^{34}\text{S}$ (‰)
Cuenca de Pescadero	72-A	-23.3	6.4	5.0
Cuenca de Pescadero	43-B	-21.3	6.7	20.1
Cuenca de Pescadero	74-A	-20.8	8.3	44.0
Falla Transformante de Pescadero	72-B	-20.9	8.4	27.7
Falla Transformante de Pescadero*	48-B	-21.5	7.3	-26.3

## 9.2. Dorsal de Alarcón

### 9.2.1. Estructura de la macrofauna bentónica

En la Dorsal de Alarcón existen sistemas con actividad hidrotermal intensa, caracterizados por la heterogeneidad de sustratos para distintos ensambles faunísticos; desde altas edificaciones de hasta 33 m de alto, formadas por la precipitación de sulfuros polimetálicos, hasta sedimentos con

emanaciones difusas y rocas basálticas (Goffredi *et al.*, 2017). Esto se refleja en la complejidad faunística y en la amplia diversidad de organismos de este sitio.

Esta localidad alberga densas colonias de *R. pachyptila* como especie fundamental, y abundantes poliquetos termofílicos (como *Alvinella pompejana*, *Alvinella caudata* y *Hesiolyra bergi*) localizados cerca de los orificios de las chimeneas y expuestos directamente a los fluidos hidrotermales (Goffredi *et al.*, 2017). La trama trófica de la Dorsal de Alarcón establecida alrededor de altos edificios de sulfuros incluye poblaciones conspicuas de heterótrofos como el cangrejo *Bythograea thermydron* y dos especies de galateidos (*Munidopsis recta* y *M. lentigo*). En esta trama trófica, el pez *Thermarces cerberus*, considerado como un depredador de *R. pachyptila* representa un potencial exportador de biomasa quimiosintética hacia el ambiente abisal circundante. Un papel similar puede ser asignado al carideo *Lebbeus* sp. Sobre los sustratos rocosos se establecen densas colonias de actiniarias y vesicómidos de la especie *Calypptogena magnifica* (Goffredi *et al.*, 2017).

### 9.2.2. Proporciones isotópicas de la macrofauna bentónica

Se analizaron 25 muestras correspondientes a distintos tejidos de 19 especies, extraídos de 545 organismos (Tabla 3). Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  fluctuaron entre -36 y -8.1‰ (valores individuales). El vesicómido *C. magnifica* presentó los más empobrecidos en sus diversos tejidos, mientras que los más enriquecidos fueron observados en los poliquetos *A. pompejana* y *R. pachyptila* (Tabla 3). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  oscilaron entre -7.9 y 18‰ (valores individuales); los más empobrecidos correspondieron a *C. magnifica* y los más enriquecidos a la esponja *Caulophacus cyanae*, al holoturoideo Synallactidae sp. y al pez *T. cerberus* (Tabla 3).

Los valores individuales de  $\delta^{34}\text{S}$  fluctuaron entre -14.5 y 15.6‰ (Tabla 3). Los más empobrecidos se detectaron en el molusco *C. magnifica*, mientras que los más enriquecidos se registraron en Synallactidae sp., integrante de la fauna abisal (recolectado aproximadamente a 40 m de la ventila más cercana), y en los gusanos *A. caudata* y *A. pompejana*.

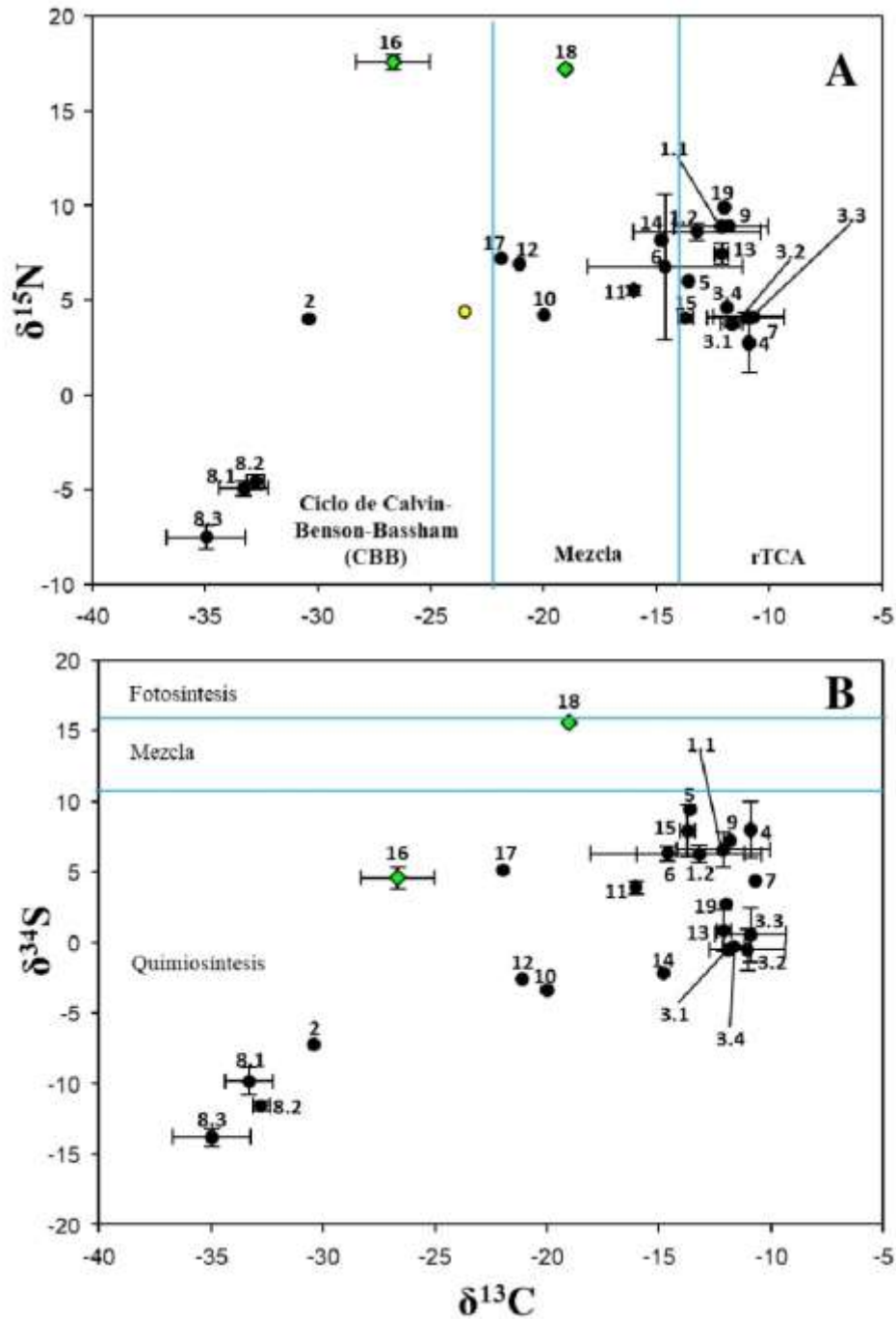
**Tabla 3.** Valores promedio ( $\pm$ SD) e individuales de  $\delta^{13}\text{C}$ ,  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  de la fauna de la Dorsal de Alarcón. N=número de individuos. \*\*Especímenes pequeños que fueron agrupados antes de los análisis isotópicos.

Taxón	ID	Tejido	Gremio trófico	N	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	$\delta^{34}\text{S}\text{‰}$
<b>CNIDARIA</b>							
Actiniaria sp. 1	1.1	columna	filtrador	2	$-12.14 \pm 2.09$	$8.89 \pm 0.06$	$6.56 \pm 1.25$
	1.2	disco oral		2	$-13.21 \pm 2.81$	$8.61 \pm 0.45$	$6.27 \pm 0.61$
Actiniaria sp. 2	2	completo	filtrador	1	-30.4	4.0	-7.2
<b>ANNELIDA</b>							
<i>Riftia pachyptila</i>	3.1	branquias	portador de simbioses	5	$-11.67 \pm 0.49$	$3.75 \pm 0.19$	$-0.32 \pm 0.90$
	3.2	vestimento		5	$-11.05 \pm 1.69$	$4.07 \pm 0.30$	$-0.52 \pm 1.47$
	3.3	trofosoma		5	$-10.91 \pm 1.58$	$4.13 \pm 0.19$	$0.55 \pm 1.90$
	3.4	opistosoma		1	-11.9	4.6	-0.5
<i>Alvinella pompejana</i>	4	completo	bacterívoro	3	$-10.91 \pm 0.08$	$2.73 \pm 1.59$	$7.97 \pm 2.00$
<i>Alvinella caudata</i>	5	completo	bacterívoro	1	-13.6	6.0	9.4
<i>Nereis</i> sp.	6	completo	carroñero/detrítivo	2	$-14.62 \pm 3.44$	$6.75 \pm 3.83$	$6.31 \pm 0.52$
<i>Hesiolyra bergi</i>	7	completo	carroñero/detrítivo	1	-10.7	4.1	4.4
<b>MOLLUSCA</b>							
<i>Calyptogena magnifica</i>	8.1	pie (músculo)	filtrador	4	$-33.29 \pm 1.07$	$-4.94 \pm 0.39$	$-9.83 \pm 0.99$
	8.2	manto		4	$-32.76 \pm 0.37$	$-4.58 \pm 0.40$	$-11.60 \pm 0.34$
	8.3	branquias		4	$-34.95 \pm 1.73$	$-7.53 \pm 0.62$	$-13.81 \pm 0.65$
<i>Nodopelta</i> sp.	9	completo	carroñero/detrítivo	10**	-11.8	8.9	7.2
<i>Euleptopsis vítrea</i>	10	completo	bacterívoro	24**	-20.0	4.2	-3.4
<i>Lepetodrilus guaymasensis</i>	11	completo	bacterívoro	255	$-16.02 \pm 0.03$	$5.51 \pm 0.22$	$3.89 \pm 0.46$
Gasterópodos	12	completo	bacterívoro	4**	-21.2	6.9	-2.6
<b>CRUSTACEA</b>							
<i>Bythograea therydron</i>	13	músculo	carroñero/detrítivo	4	$-12.11 \pm 0.30$	$7.43 \pm 0.53$	$0.80 \pm 1.47$
<i>Lebbeus</i> sp.	14	completo	carroñero/detrítivo	1	-14.8	8.2	-2.2
Anfípodos	15	completo	filtrador	200	$-13.73 \pm 0.33$	$4.05 \pm 0.24$	$7.90 \pm 1.87$
<b>PORIFERA</b>							
<i>Caulophacus cyanae</i>	16	completo	filtrador	3	$-26.66 \pm 1.63$	$17.58 \pm 0.39$	$4.57 \pm 0.74$
<b>ECHIURA</b>							
Echiuridae sp.	17	completo	carroñero/detrítivo	2**	-21.9	7.2	5.1
<b>ECHINODERMATA</b>							
Synallactidae sp.	18	completo	carroñero/detrítivo	1	-19.0	17.2	15.6
<b>VERTEBRATA</b>							
<i>Thermarces cerberus</i>	19	músculo	depredador	1	-12.0	9.9	2.7



El análisis de los tejidos de *R. pachyptila* reveló que los tres isótopos fueron más enriquecidos en el trofosoma, estructura portadora de las bacterias endosimbiontes. En el vesicómido *C. magnifica* se observó que todos los isótopos fueron más empobrecidos en las branquias, estructuras donde se encuentran los endosimbiontes. En las anémonas analizadas se detectaron valores de los tres isótopos ligeramente más empobrecidos en el disco oral que en la columna.

Alrededor del 50% de las especies de esta localidad presentó valores de  $\delta^{13}\text{C} > -16\text{‰}$ , correspondientes a la asimilación de carbono orgánico fijado a través del ciclo rTCA (Fig. 7A). Entre ellos se encontraron los poliquetos *R. pachyptila*, *A. pompejana*, *A. caudata*, *H. bergi*, los crustáceos *B. therydron* y los anfípodos no identificados, los moluscos *Nodopelta* sp., la anémona *Actiniaria* sp. 1 y el pez *T. cerberus* (Fig. 7A). Este grupo incluyó especies pertenecientes a los cinco gremios tróficos identificados (Fig. 8). El siboglínido *R. pachyptila* tuvo el valor de  $\delta^{13}\text{C}$  más enriquecido, y sus endosimbiontes alternan entre los ciclos CBB y rTCA, aunque en esta localidad tienen una preferencia por la segunda ruta metabólica. El 37% de la fauna mostró valores de  $\delta^{13}\text{C} < -22\text{‰}$ , lo cual sugiere que se alimentan de CO derivado del ciclo CBB. Este grupo incluyó a *Actiniaria* sp. 2, *C. magnifica* y *C. cyanae* (Fig. 7A). El resto de los organismos, cuyo  $\delta^{13}\text{C}$  está comprendido entre -16 y -22‰, asimila fuentes mixtas de CO derivadas de ambos ciclos, y potencialmente incluye en su dieta comunidades heterogéneas de bacterias de vida libre y pequeños metazoarios. En este grupo se encontraron bacterívoros (*E. vitrea*, *L. guaymasensis* y gasterópodos no identificados) y carroñeros/detrítívoros (*Nereis* sp., *Lebbeus* sp., Echiuridae sp. y Synallactidae sp.).



**Figura 7.** Gráfico de dispersión de valores promedio ( $\pm$ SD) e individuales de la macrofauna bentónica y de los sedimentos superficiales de la Dorsal de Alarcón. A)  $\delta^{13}\text{C}$  vs.  $\delta^{15}\text{N}$ . Las líneas verticales representan intervalos correspondientes a la asimilación de carbono orgánico derivado del ciclo CBB ( $< -22\text{‰}$ ) (izquierda), del ciclo rTCA ( $> -16\text{‰}$ ) (derecha) y de una mezcla de ambas fuentes ( $> -22\text{‰}$  y  $< -16\text{‰}$ ) (Reid *et al.*, 2013) B)  $\delta^{13}\text{C}$  vs.  $\delta^{34}\text{S}$ . Las líneas horizontales representan intervalos correspondientes a los valores isotópicos de azufre de fuentes quimiosintéticas ( $< 11\text{‰}$ ) (abajo), fotosintéticas ( $> 16\text{‰}$ ) (arriba) y a la mezcla de ambas ( $> 11\text{‰}$  y  $< 16\text{‰}$ ) (Reid *et al.*, 2013). ● Fauna de las ventilas. ◆ Fauna abisal. ● Sedimentos. Números ID indicados en la Tabla 3.

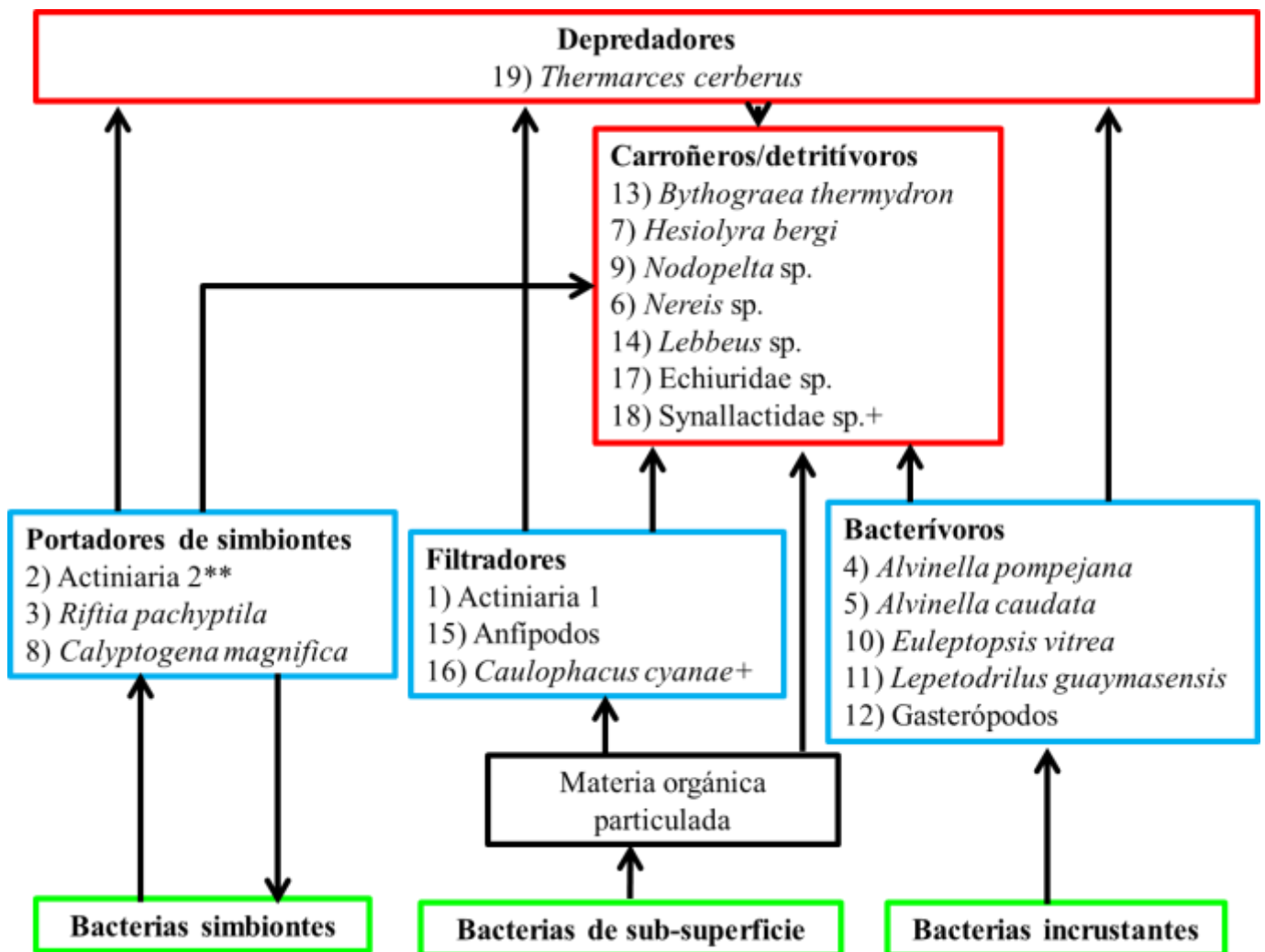
De manera similar a lo observado en la Cuenca de Pescadero y en la Falla Transformante de Pescadero, el gráfico de  $\delta^{13}\text{C}$  vs.  $\delta^{15}\text{N}$  de la Dorsal de Alarcón mostró que el vesicómido portador de endosimbiontes *C. magnifica* presentó los valores más empobrecidos de ambos isótopos ( $\delta^{13}\text{C} = -34.95 \pm 1.73\text{‰}$ ;  $\delta^{15}\text{N} = -7.53 \pm 0.62\text{‰}$ ), mientras que el depredador *T. cerberus* presentó el más enriquecido de  $\delta^{15}\text{N}$  (9.9‰), sólo sobrepasado por los organismos de la fauna abisal (Fig. 7). El gráfico de  $\delta^{13}\text{C}$  vs.  $\delta^{34}\text{S}$  mostró que la mayoría de los organismos consume azufre de origen quimiosintético, con excepción del pepino de mar Synallactidae sp., que forma parte de la fauna abisal circundante, y que consume una mezcla de fuentes de origen quimiosintético ( $\delta^{34}\text{S} \leq 10\text{‰}$ ) y fotosintético ( $\delta^{34}\text{S} > 16\text{‰}$ ). Ninguno de los organismos analizados consume exclusivamente MO fotosintética.

### 9.2.3. Estructura de la trama trófica

En las ventilas de DA también se reconoció una trama trófica con dos niveles: consumidores primarios y secundarios. Entre los consumidores primarios se identificaron tres gremios: 1) portadores de simbiontes, 2) filtradores y 3) bacterívoros. El primer grupo incluyó a *Actiniaria* sp. 2, al vesicómido *C. magnifica* y al siboglínido *R. pachyptila*, siendo esta última la especie dominante en biomasa y abundancia. Dentro de los filtradores se encontraron *Actiniaria* sp. 1, los anfípodos y la esponja *C. cyanae*. Las dos especies de alvinélidos y otros moluscos (*E. vitrea*, *L. guaymasensis* y los gasterópodos no identificados) se ubicaron en el gremio de los bacterívoros (Fig. 8). Entre los consumidores secundarios se reconocieron dos grupos; 1) carroñeros/detrítivos y 2) depredadores, dentro del cual sólo el pez *T. cerberus* fue reconocido.

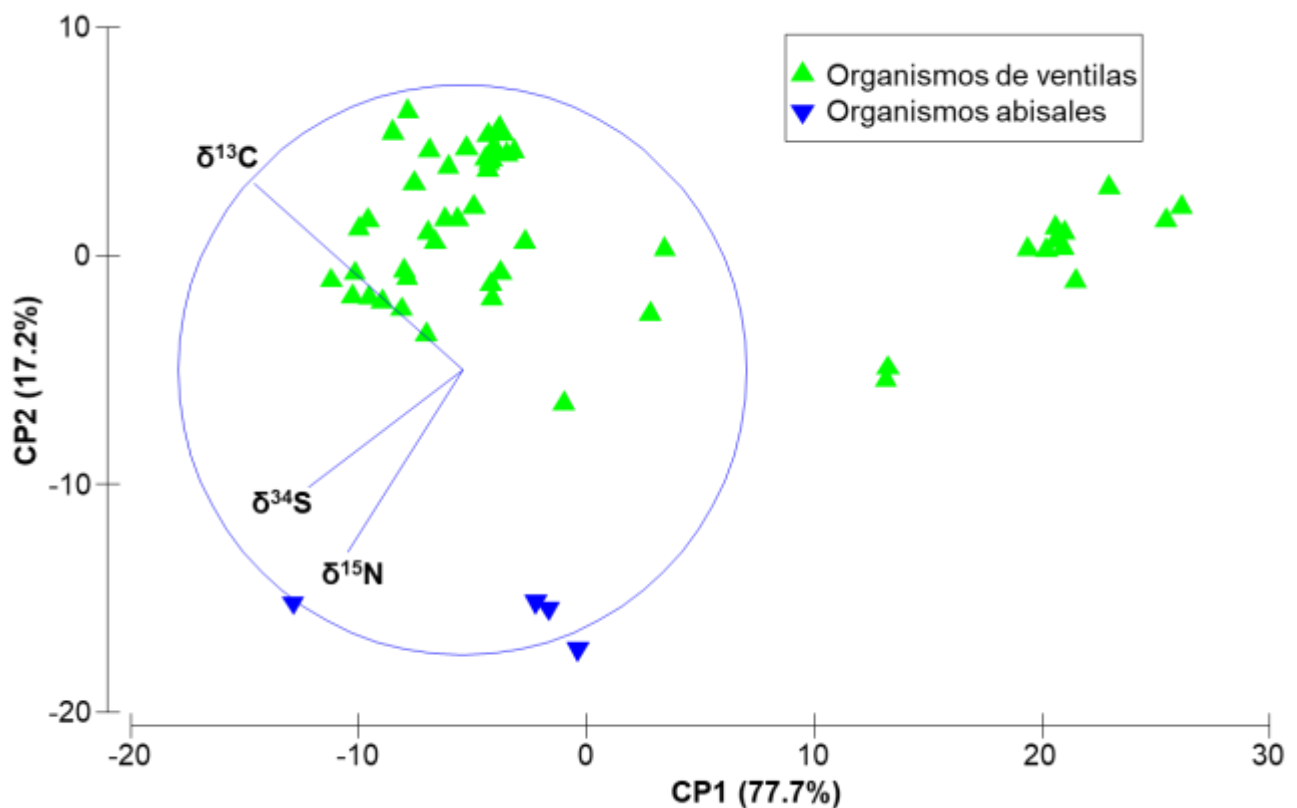
El grupo trófico de los carroñeros/detrítivos fue representado por un número importante de especies, incluyendo a *B. thermydron*, *Nodopelta* sp., *Nereis* sp., Echuiridae sp, *Lebbeus* sp. y *H. bergi*, aunque en bajas densidades. El cangrejo bitogréido *B. thermydron* fue observado alimentándose directamente de *R. pachyptila*. Daños a los gusanos tubícolas causados por los brazos robóticos del sumergible provocaron la liberación de sangre, lo cual fue inmediatamente seguido por un frenesí alimenticio por parte de estos cangrejos. Por lo tanto, se asume que se trata de una especie carroñera que se alimenta primordialmente de este gusano siboglínido. Esta interpretación se sustenta en la ausencia de *B. thermydron* de las ventilas de CP, donde *R.*

*pachyptila* es raro y *O. aff alvinae* es dominante. La especie *H. bergi* es un poliqueto de la familia Hesionidae, que por sus características morfológicas (desarrollo de sus mandíbulas) es comúnmente conocido como carroñero o depredador. Se observó principalmente entre las cavidades ocupadas por alvinélidos. Por otro lado, de manera contraria a lo esperado, se observó que *Actiniaria* sp. 1 tiene valores muy enriquecidos de  $\delta^{15}\text{N}$ , cercanos a los de algunos depredadores, pero es considerado como un organismo filtrador. En el grupo de los depredadores se incluyó únicamente al pez *T. cerberus*, que presentó uno de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más altos.



**Figura 8.** Diagrama de la estructura trófica de las ventilas de la Dorsal de Alarcón. Color verde: productores primarios. Color azul: consumidores primarios. Color rojo: consumidores secundarios. \*\*Especies cuyo grupo trófico no está confirmado. + Fauna abisal. Números ID indicados en la Tabla 3.

El análisis de componentes principales (ACP) realizado con las muestras de la Dorsal de Alarcón indicó que el 94.8% de la variación fue explicada por los dos primeros componentes del modelo. El CP1 explicó el 77.7% de la variación, y el CP2 el 17.2% (Fig. 9). Ambos ejes están altamente correlacionados con los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ , con valores de -0.73 con el primero y de 0.65 con el segundo. A través de la ordenación gráfica determinada por el ACP, se observó una separación con base en el CP2 entre los habitantes de las ventilas y los organismos abisales. Este último grupo presentó los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más enriquecidos (de 17.2 a 18‰, valores individuales) (Fig. 9).



**Figura 9.** Gráfico ACP incluyendo a todos los organismos muestreados en la Dorsal de Alarcón. CP1 y CP2 acumularon el 94.8% de la variación.

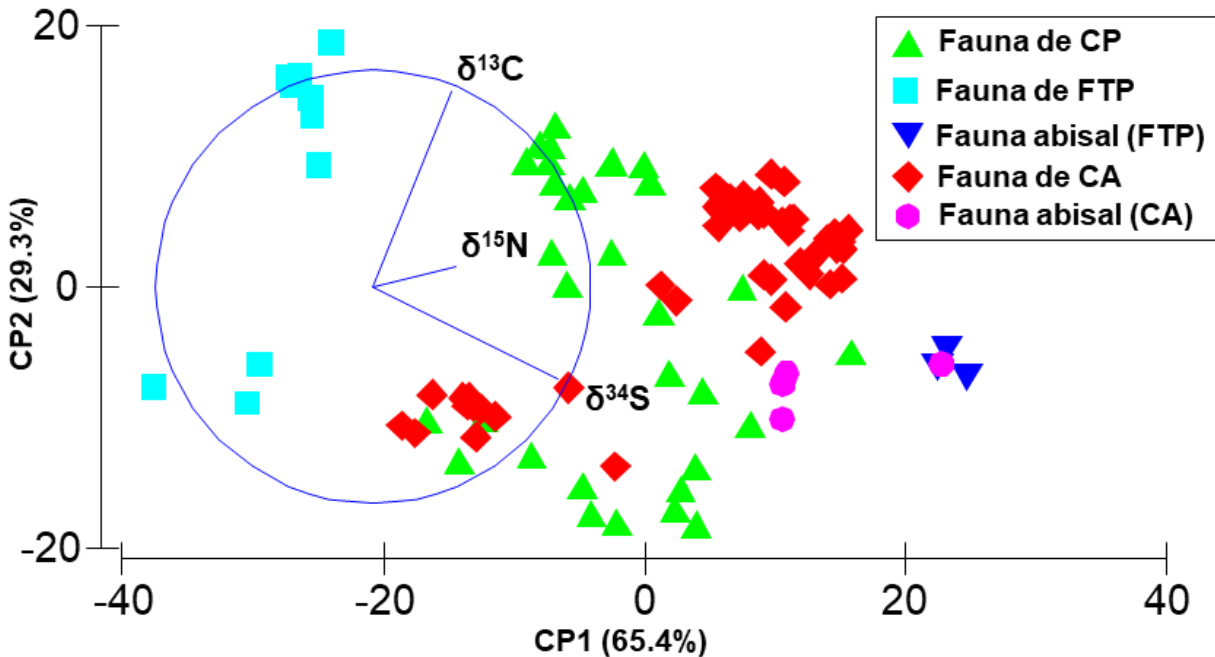
#### 9.2.4. Proporciones isotópicas de los sedimentos superficiales

La Dorsal de Alarcón está dominada por rocas basálticas jóvenes, típicas de centros de dispersión meso-oceánicos, por lo que los sedimentos son escasos, únicamente se obtuvo una muestra. El

valor de  $\delta^{13}\text{C}$  fue de -23.5‰, y fue similar a los observados en la Cuenca de Pescadero, mientras que el de  $\delta^{15}\text{N}$  fue de 4.4‰, y fue más empobrecido que los de dicha localidad (Tabla 2). La muestra obtenida contenía un alto porcentaje de azufre (31.3%), lo cual la colocó fuera del rango de calibración del instrumento, y resultó en un  $\delta^{34}\text{S}$  anómalo.

### 9.3. Comparación entre localidades

El análisis de componentes principales (ACP) realizado con todos los organismos de los tres sitios de muestreo (CP, FTP y DA) indicó que el 94.7% de la variación fue explicada por los dos primeros componentes del modelo. El CP1 explicó el 65.4% de la variación, y presentó una correlación de 0.85 con los valores de  $\delta^{34}\text{S}$ . El CP2 explicó el 29.3% de la variación, y presentó una correlación de 0.90 con los valores de  $\delta^{13}\text{C}$ . En la ordenación gráfica de los organismos generada en el ACP se observó una tendencia a lo largo del eje 1, en la que la fauna de FTP se separó claramente del resto al presentar los valores más empobrecidos de  $\delta^{34}\text{S}$  (-36.2 a -26.4‰) (Fig. 10). En el otro extremo se ubicó la fauna abisal (FA) que fue recolectada en los sedimentos adyacentes de PTF (*Actiniaria* sp. 3) y de DA (*Synallactidae* sp.). Ambas especies se distinguieron por tener los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  más enriquecidos (entre 14.9 y 15.6‰) (Tablas 1 y 2). La esponja *C. cyanae* de DA, también perteneciente a la FA, tuvo valores de  $\delta^{34}\text{S}$  que se sobrelapan con los de la fauna de ventilas de ambas localidades, lo que refleja su dependencia de la materia orgánica quimiosintética exportada de las ventilas. Los organismos de los sistemas hidrotermales de CP y DA presentaron valores isotópicos similares y se sobrelapan. Los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  determinaron las principales diferencias entre los organismos de las distintas zonas muestreadas, indicando que existe una amplia variedad de fuentes de azufre, o que existen fuentes de azufre con valores isotópicos muy distintos.



**Figura 10.** Gráfico ACP incluyendo todos los organismos muestreados en los tres sitios de muestreo (CP, FTP y DA). CP1 y CP2 acumularon el 94.7% de la variación.

## 10. DISCUSIÓN

### 10.1. Cuenca de Pescadero y Falla Transformante de Pescadero

#### 10.1.1. Estructura trófica de la macrofauna bentónica

##### 10.1.1.1. Proporciones isotópicas de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ )

Los valores isotópicos de los consumidores de sistemas hidrotermales son el producto de los siguientes factores: 1) tipo y valor isotópico del sustrato inorgánico que utilicen los organismos quimioautótrofos; 2) procesos de fraccionamiento que ocurren durante reacciones metabólicas que involucran sustratos inorgánicos para formar compuestos orgánicos (ciclo de Calvin-Benson-Bassham (CBB) o el ciclo de los ácidos tricarbóxicos (rTCA) y que son llevados a cabo por quimioautótrofos, 3) interacciones tróficas entre consumidores (Reid *et al.*, 2013).

El ciclo biológico del carbono orgánico en ventilas hidrotermales es complejo, ya que existen múltiples sustratos disponibles para su fijación: CO<sub>2</sub>, CH<sub>4</sub>, CO, hidrocarburos líquidos, etc. Debido a lo anterior, existe una amplia variabilidad espacial en los valores de δ<sup>13</sup>C del sustrato para los productores primarios microbianos asociados con distintas vías de fijación del carbono, y por la posible incorporación de carbono orgánico derivado de la fotosíntesis como materia orgánica particulada o disuelta. Por lo tanto, mezclas isotópicas complejas provenientes de fuentes de alimentación diversas están disponibles para las especies que habitan las ventilas hidrotermales (Reid *et al.*, 2013).

La contribución relativa de distintas fuentes de carbono orgánico y la complejidad de las redes tróficas de las ventilas hidrotermales varía globalmente dependiendo de las especies presentes, del sustrato geológico y de la química de los fluidos (Levin *et al.*, 2009). Una severa limitante en estudios de trofodinámica es la identificación de las firmas isotópicas de las fuentes potenciales de carbono orgánico. La complejidad de los sistemas hidrotermales estudiados, asociada a las restricciones de muestreo, dificulta la determinación del flujo de carbono a través de la trama trófica. No obstante, se pueden hacer inferencias a partir de los valores de δ<sup>13</sup>C de los organismos analizados y a partir de datos registrados en la literatura en ecosistemas similares.

Las vías de fijación de carbono más importantes para los metazoarios que conforman las tramas tróficas de ventilas hidrotermales son: el Ciclo de Calvin-Benson-Bassham (CBB) y el ciclo de los ácidos tricarbóxicos (rTCA) (Reid *et al.*, 2013). La oxidación de metano (metanotrofia) es otro proceso de fijación de carbono en sitios donde hay CH<sub>4</sub> termogénico, biogénico o magmático.

El vesicómido *C. costaricana* de FTP presentó valores empobrecidos de δ<sup>13</sup>C (-40.8 a -36.4‰), (el inferior correspondió a las branquias), que se ubicaron dentro del intervalo de los del CH<sub>4</sub> registrado en sedimentos de la Cuenca de Guaymas (-79 a -37.9‰) (Welhan y Lupton, 1987; Kessler *et al.*, 2008). Inicialmente se pensó que este vesicómido utilizaba CH<sub>4</sub> como fuente de carbono (Goffredi *et al.*, 2017). No obstante, no se encontraron endosimbiontes metanotróficos en sus tejidos (R. Vrijenhoek 2018, comunicación personal). A pesar de la disponibilidad de metano como una fuente potencial de carbono en las ventilas de FTP, los organismos heterótrofos



de esta localidad no lo utilizan como fuente de energía. Es probable que únicamente los consorcios bacterianos utilicen el metano, produciendo carbono empobrecido que posteriormente es asimilado por metazoarios.

El vesicómido *Archivesica* sp. 7 (Goffredi *et al.*, 2017) de CP también presentó valores empobrecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  de entre -37.7 y -34.2‰ (valores individuales), con el menor registrado en las branquias. Estos valores empobrecidos son comunes entre bivalvos vesicómidos portadores de endosimbiontes tiotróficos (Mizota y Yamanaka, 2003). Este consumidor primario obtiene su energía a través de la oxidación de sulfuros realizada por sus endosimbiontes, que fijan el carbono a través del ciclo CBB. Los vesicómidos viven parcialmente enterrados, con el sifón posicionado hacia la interfase agua-sedimento, por lo que es posible que asimilen carbono inorgánico disuelto (CID) tanto del medio intersticial como de la columna de agua, lo cual se puede ver reflejado en sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (MacAvoy *et al.*, 2005). En los sistemas hidrotermales de la Cuenca de Guaymas se detectó un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  de 9.4‰ en el CID de la zona (Pearson *et al.*, 2005).

Las anémonas actiniarias son organismos filtradores que presumiblemente absorben materia orgánica particulada (MOP) y bacterias de vida libre en un sistema hidrotermal. No obstante, los análisis isotópicos realizados en *Actiniaria* sp. 1, sp. 2 y sp. 5 mostraron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  inusualmente empobrecidos (-32.6 a -38.1‰), cercanos a los de los vesicómidos. Estos valores difieren de los comúnmente registrados en filtradores de ventilas. El gremio trófico de estas actiniarias es incierto, pero con base en los resultados de los análisis isotópicos, se consideraron como portadores de endosimbiontes. En la Dorsal de Gorda se encontraron tres especies de anémonas con valores similares a los observados en este estudio. En dos especies recolectadas cerca de chimeneas se presentaron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  empobrecidos -24.7‰ ( $\delta^{15}\text{N} = 6.9‰$ ) y -16.2‰ ( $\delta^{15}\text{N} = 3.4‰$ ), respectivamente, mientras que en una especie muestreada en un campo de vesicómidos se observó un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  de -31.1 ( $\delta^{15}\text{N} = 2.1‰$ ) (Van Dover y Fry, 1994). Van Dover y Fry (1994) sólo argumentaron que los organismos filtradores consumían una fuente de carbono empobrecida distinta a la asimilada por los bacterívoros. Actualmente no hay registros de anémonas de sistemas hidrotermales en simbiosis con bacterias sulfo-oxidantes, pero esta estrategia trófica puede ser compatible con los valores individuales empobrecidos detectados en

este estudio (-38.2 a -32.6‰). No obstante, en los tejidos de la anémona intermareal *Anemonia viridis* se han identificado bacterias endosimbiontes sulfo-oxidantes como *Sulfurimonas*, *Helicobacter*, *Sulforovum* y *Sulfospirillum* (Schuett *et al.*, 2007), que también han sido encontradas en los sistemas hidrotermales de Okinawa y del noroeste del Océano Pacífico (Muller *et al.*, 2016). Considerando lo anterior, no se descarta una interacción de simbiosis con bacterias sulfo-oxidantes en las actiniarias estudiadas, aunque son necesarios más análisis para corroborar esta hipótesis. Es probable que estas anémonas hayan desarrollado ambas estrategias alimenticias, de manera similar a algunos bivalvos, considerando que algunas de ellas están directamente expuestas a fluidos difusos.

De acuerdo con Reid *et al.* (2013), consumidores de ventilas con valores de  $\delta^{13}\text{C}$  inferiores a -22‰ asimilan el carbono fijado a través del ciclo CBB, debido a que el fraccionamiento total asociado con la fijación de carbono inorgánico a orgánico para la RuBisCO forma 1 oscila entre -22 y -30‰. En el caso de CP y FTP, aquellos organismos que presentaron valores inferiores a -22‰ fueron ambas especies de vesicómidos, la mayoría de actiniarias recolectadas cerca de los campos de vesicómidos, tres especies de poliquetos pertenecientes a las familias Nereididae, Dorvilleidae y Amphinomidae, respectivamente, el gasterópodo *Provanna laevis* y el Pycnogonida sp.

El gusano gigante *R. pachyptila* presentó los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más enriquecidos, similares a los reportados para esa especie en la Cuenca de Guaymas (Soto, 2009). Organismos con valores de  $\delta^{13}\text{C} > -16\text{‰}$  tienden a asimilar el carbono de su dieta a través del ciclo rTCA, asumiendo un fraccionamiento neto de entre -2 y -14‰ entre el sustrato inorgánico y el producto orgánico catalizado por las enzimas involucradas en el ciclo rTCA (Reid *et al.*, 2013). Con valores localizados dentro de dicho intervalo se observaron los siguientes organismos: *R. pachyptila*, *O. aff. alvinae* y el poliqueto de la familia Polynoidae. Los macro-consumidores como estos, que además habitan las áreas más calientes de las ventilas hidrotermales, tienden a asimilar el carbono fijado de su dieta a través del ciclo rTCA.

Tanto *R. pachyptila* como *O. aff. alvinae* pueden tomar el CID ya sea a través de sus plumas (órganos vascularizados parecidos a branquias) o a través de su extremo posterior (opistosoma),

que podría estar profundamente enterrado en los sedimentos (Julian *et al.*, 1999; Freytag *et al.*, 2001). No obstante, por lo menos en lo que concierne a la especie *R. pachyptila* observada en la CP, no parece haber diferencias entre el CID que está tomando por ambos extremos, ya que las firmas isotópicas de las plumas o branquias (-13.2‰) y del opistosoma (-13.3‰) son muy similares.

Ninguna especie presentó valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más enriquecidos y muy pocas especies presentaron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  cercanos a *R. pachyptila* o a *O. aff. alvinae*, lo cual sugiere que no hay organismos especialistas que obtengan su alimento mayoritariamente de estos gusanos siboglínidos tubícolas. En este caso, estas especies fundamentales funcionan más como hábitat que como fuentes de alimento, como ha sido observado en otros sistemas hidrotermales de la Cordillera de Juan de Fuca (Lelièvre *et al.* 2018) y de la Dorsal Meso-Atlántica (De Busserolles *et al.* 2009). *O. aff. alvinae* es una especie fundadora que forma estructuras biogénicas tridimensionales que incrementan el número potencial de nichos ecológicos, constituyendo un sustrato secundario para la colonización de otras especies y un refugio contra la depredación y contra condiciones abióticas desfavorables (Lelièvre *et al.* 2018). Este siboglínido presentó densidades de hasta 2,400 individuos/m<sup>2</sup> en CP (Goffredi *et al.*, 2017). No obstante, el bajo grado de explotación de esta biomasa y potencial fuente de alimento sugiere que más que jugar un papel trófico, estos gusanos desempeñan primordialmente un papel estructural en este sistema hidrotermal.

Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  contenidos en el intervalo de -16 a -22‰ son indicadores de una mezcla de fuentes de carbono (Reid *et al.*, 2013). En CP y FTP se observaron los poliquetos *E. spicata*, *L. barhami*, *Paralvinella* sp. y una especie de Amphinomidae, los Zoantharia y Actiniaria sp. 3 (anémona epibionte que forma parte de la fauna abisal) y el crustáceo *M. scotti* incluidos en dicho intervalo. Estos organismos potencialmente consumen bacterias de vida libre o son depredadores o carroñeros que utilizan diversas rutas tróficas. En el caso de los organismos que consumen bacterias de vida libre, se puede asumir que se pueden estar alimentando de una mezcla heterogénea de consorcios bacterianos, cuyas vías de fijación de carbono pueden ser variadas (Reid *et al.*, 2013).

El Polynoidae sp. habita entre tubos de siboglínidos, pero aparentemente este carroñero/detrítivo no se alimenta de *R. pachyptila*, ya que tiene un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  más empobrecido (-13.6‰) que dicho siboglinido (-13.3 a -12.1‰). No obstante, este polinoide tiene un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  aproximadamente 1‰ enriquecido con respecto a *O. aff. alvinae*, indicando una potencial actividad depredadora sobre esta especie. La depredación de polinoides sobre gusanos tubícolas ha sido observada en otros sistemas hidrotermales como los de la Dorsal de Juan de Fuca (Lelièvre *et al.* 2018).

El poliqueto dorviléido *O. cf. akessoni* es abundante sobre la superficie de los tubos de *O. aff. alvinae*, y en ocasiones los cubre por completo. No obstante, su valor de  $\delta^{13}\text{C}$  fue más empobrecido (-25.1‰) que los de los siboglínidos (-15 a -13.8‰, valores individuales), lo cual descarta una acción depredadora sobre estos gusanos. Al parecer, únicamente los utilizan como sustrato para establecerse, y probablemente se alimentan de bacterias de vida libre o de materia orgánica adherida a los tubos, lo cual define a esta especie como un bacterívoro.

El gasterópodo *P. laevis* presentó un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  muy empobrecido (-27‰) que indica una posible simbiosis con bacterias quimiosintéticas o la dependencia de una comunidad microbiana de vida libre que asimila una fuente de carbono empobrecida. Hasta ahora no se ha registrado la presencia de endosimbiontes en esta especie, pero relaciones simbióticas similares han sido descritas en otras especies de la familia Provanidae (Windoffer y Giere, 1997; Lelièvre *et al.*, 2018).

En la Cuenca de Pescadero, las especies de gusanos tubícolas portadoras de simbiosis como *R. pachyptila* y *O. aff. alvinae* presentaron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más enriquecidos con respecto a los bivalvos vesicómidos también portadores de endosimbiontes, lo cual es consistente con patrones observados en comunidades de emanaciones de hidrocarburos y en ventilas hidrotermales (MacAvoy *et al.*, 2005). Como se mencionó previamente, esto se atribuye a que los simbiosis de ambos grupos utilizan distintas rutas para fijar el carbono, por lo cual ocurren fraccionamientos en proporciones disímiles. También están relacionados con la morfología y la fisiología de los organismos, lo cual resulta en diferencias en el abastecimiento y en el intercambio de carbono inorgánico disuelto (CID) (Fisher *et al.*, 1990; Robinson y Cavanaugh, 1995; Robinson *et al.*,

1998). Otra posibilidad es que ambos grupos de portadores de endosimbiontes asimilen CID con diferentes firmas isotópicas. Reid *et al.* (2013) registraron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  del CID de entre -4.7 y 1.5‰ en los sistemas hidrotermales de la Dorsal del Este de Escocia. No se cuenta con valores de CID de la zona de estudio.

Por otro lado, además del CID disponible en la columna de agua, el  $\text{CO}_2$  inorgánico puede ser producido por la oxidación del metano y por la degradación de materia orgánica en los sedimentos o en la interfase agua-sedimento (MacAvoy *et al.*, 2005), y puede constituir otra fuente de carbono, como podría estar ocurriendo en FTP.

#### 10.1.1.2. Proporciones isotópicas de nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ )

El nitrógeno es un elemento esencial para todos los organismos de las ventilas, pues funciona como un bloque para construir proteínas, pero también como una fuente potencial de energía. Generalmente se emiten altas concentraciones de  $\text{NH}_4^+$  en fluidos de altas temperaturas ( $\sim 350^\circ\text{C}$ ) y de  $\text{NO}_3^-$  en fluidos difusos de bajas temperaturas ( $< \sim 50^\circ\text{C}$ ), y funcionan como potenciales sustratos y fuentes de nitrógeno para las bacterias quimiolitotróficas (Butterfield *et al.*, 1997; Lam *et al.* 2004).

La amplia discriminación trófica en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (de 2 a 5‰) entre el consumidor y la dieta proporciona información sobre la posición trófica de un organismo en relación a un consumidor primario (Michener *et al.*, 2007). En el caso de organismos de ventilas hidrotermales, sus valores de  $\delta^{15}\text{N}$  pueden ser asociados a su origen o a procesos biogeoquímicos locales (Portail *et al.*, 2016). El valor de  $\delta^{15}\text{N}$  de un organismo refleja su fuente de nitrógeno y el mecanismo involucrado en su asimilación (Lee y Childress, 1994).

En los sistemas hidrotermales de Juan de Fuca se registró un valor promedio del  $\delta^{15}\text{N}$  del amonio emitido a través de las chimeneas de  $3.7 \pm 0.6\%$ . Por otro lado, se han registrado valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de  $5.6 \pm 0.2\%$  en los nitratos del Océano Pacífico profundo ( $\sim 2,100$  m) (Bourbonnais *et al.*, 2012). Asumiendo que no han ocurrido alteraciones secundarias debido a procesos microbianos o

térmicos, el  $\delta^{15}\text{N}$  del amonio en fluidos de altas temperaturas debe reflejar el valor de  $\delta^{15}\text{N}$  de la fuente original de nitrógeno (Bourbonnais *et al.*, 2012).

Los valores empobrecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  observados en productores o consumidores primarios de ventilas sugieren que el nitrógeno orgánico presente en estos tejidos ha sufrido relativamente pocas modificaciones biológicas y, por lo tanto, es de origen local más que de origen pelágico o sedimentario (Rau, 1981). Al parecer, la producción del nitrógeno orgánico encontrado en organismos de ventilas es precedida por la fijación de  $\text{N}_2$ . Poco fraccionamiento isotópico de este elemento ocurre durante la fijación del  $\text{N}_2$  y la subsecuente síntesis de nitrógeno orgánico (Wada *et al.*, 1975; Wada y Hattori, 1976). No obstante, otros autores mencionan que los valores empobrecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  de la fauna de ventilas hidrotermales es explicada por el fraccionamiento isotópico negativo derivado de la fijación biológica del nitrógeno (Kennicutt y Burke, 1995). Mehta y Baross (2006) aislaron el primer microorganismo, una arquea metanogénica, de ventilas hidrotermales que se ha reportado exhibe diazotrofia, es decir, es capaz de fijar nitrógeno, y lo hace a temperaturas de hasta  $92^\circ\text{C}$ . Si los organismos de ventilas utilizaran el nitrógeno orgánico sedimentario, que ha sido producido y biológicamente procesado en su deposición hacia el fondo del mar, en primera instancia se esperaría que excedieran los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  del plancton superficial del Océano Pacífico (5-10‰). También se esperaría que los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  fueran similares o superiores a los del nitrógeno orgánico sedimentario de mar profundo (5-13‰) (Rau, 1981).

De manera similar a lo observado con el  $\delta^{13}\text{C}$ , las proporciones isotópicas de nitrógeno más empobrecidas correspondieron a los vesicómidos *C. costaricana* de FTP y *Archivesica* sp. 7 de CP. Estos probablemente reflejen el efecto del fraccionamiento isotópico provocado por las enzimas de los endosimbiontes alojados en las branquias de estos organismos (Nelson y Fisher, 1995; Yorisue *et al.*, 2012). Valores empobrecidos también se observaron en los gusanos *E. spicata* y *L. barhami*. Un  $\delta^{15}\text{N}$  tan empobrecido en organismos marinos sólo se ha reportado en comunidades basadas en quimiosíntesis y en cianobacterias (Minagawa y Wada, 1984). Organismos portadores de bacterias endosimbiontes generalmente tienen un  $\delta^{15}\text{N}$  empobrecido que varía entre -13 y 5‰, en comparación con los de 5 a 15‰ observados en otros organismos marinos (Lee y Childress, 1996). Firmas isotópicas similares se han registrado en ventilas de

Galápagos (1.8 a 9.8‰) (Rau, 1981) y de Juan de Fuca, (-8.5 a 9.4‰) (Lelièvre *et al.* 2018) (o de ~-10‰ a 4‰) (Bourbonnais *et al.* 2012). Esto se atribuye a un fuerte fraccionamiento de los isótopos de nitrógeno durante la asimilación quimiosintética de amonio del suministro local de amonio empobrecido (Rau, 1981; Van Dover y Fry, 1994; Van Dover, 2000). Un considerable fraccionamiento isotópico del nitrógeno ocurre durante la asimilación de nitratos o de amonio y de la producción de biomasa por parte de bacterias y otros autótrofos bajo ciertas condiciones (Rau, 1981, tomado de otras citas). El amonio es la especie dominante de NID (nitrógeno inorgánico disuelto) bajo las condiciones altamente reductoras encontradas en fluidos de altas temperaturas (200 a 350°C) (Bourbonnais *et al.*, 2012).

Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de *R. pachyptila* (3 y 3.8‰) fueron similares a los registrados en la misma especie en los sitios Génesis, Parigo y Elsa en la Dorsal del Pacífico Oriental (de -2.9 a 5‰) (Lee y Childress, 1996). Aunque generalmente el amonio es la forma de nitrógeno fijado preferida tanto por los organismos fotosintéticos como por las bacterias (Dortch, 1990; Dugdale *et al.* 2007), las bacterias sulfo-oxidantes que viven en simbiosis con *R. pachyptila* asimilan exclusivamente nitratos, incluso bajo condiciones de saturación de amonio (Lee y Childress, 1994). Un alto fraccionamiento isotópico ocurre durante la asimilación de nitrato y de amonio y durante la producción de biomasa por parte de complejos bacterianos. Éste es un factor que provoca que los organismos de ventilas tengan valores empobrecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  (Rau, 1981).

Los gusanos *E. spicata* y *L. barhami* coexisten en densas colonias en las ventilas de FTP, y dada su cercana proximidad, se esperaría que utilizaran la misma fuente de nitrógeno. Por otro lado, análisis de la subunidad 16S de ARN ribosomal indicaron que ambos siboglínidos albergan la misma especie de bacteria endosimbionte (R. Vrijenhoek 2018, comunicación personal). No obstante, presentaron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  distintos, que sugieren que están utilizando diferentes especies químicas de nitrógeno ( $\text{NH}_4$ , NID o  $\text{NO}_3$ ), o que están discriminando de manera distinta después de la adquisición de este elemento (MacAvoy *et al.*, 2005).

Los gusanos *Paralvinella* sp. y *O. cf akessoni* presentaron valores negativos de  $\delta^{15}\text{N}$  cercanos a 0‰, y fueron considerados como bacterívoros. Sus valores empobrecidos pueden estar relacionados con una nutrición basada en un consorcio microbiano dependiente de fuentes de

nitrógeno locales. Ambas especies ocupan distintos nichos espaciales. *Paralvinella* sp. habita cavidades directamente expuestas a emanaciones difusas, mientras que *O. cf akessoni* se desplaza entre los tubos de *O. aff alvinae*, que también está en contacto cercano con las emanaciones, por lo que probablemente se alimentan de distintos consorcios microbianos que dependen directamente de los sulfuros descargados (Lee y Childress, 1996).

El Pycnogonida sp., ambas especies de Amphinomidae, el Polynoidae sp. y *N. sandersi* presentaron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  intermedios, propios de consumidores secundarios incluidos en el gremio de los carroñeros/detrítívoros. Estas especies ocupan distintos nichos espaciales, y probablemente se alimentan de pequeñas presas no analizadas en este estudio. La especie Polynoidae sp. presentó un enriquecimiento trófico de  $\delta^{15}\text{N}$  cercano a 3.5‰ con respecto a *O. aff alvinae*, por lo que este siboglínido puede constituir parte de su dieta, como también se observó a través del análisis de  $\delta^{13}\text{C}$ , cuyo enriquecimiento fue de aproximadamente 1‰.

Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más enriquecidos correspondieron a la especie Actiniaria sp. 3 (18.3‰), que forma parte de la fauna abisal. Actiniarias de la periferia de ventilas hidrotermales usualmente presentan valores positivos de  $\delta^{15}\text{N}$ , aunque aparentemente consumen productos derivados de la quimiosíntesis de manera ocasional (Fabri *et al.*, 2011). Organismos de las periferias usualmente tienen valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más enriquecidos que los de las ventilas (Fisher *et al.*, 1994; Soto, 2009). Soto (2009) registró valores de entre 14.5‰ y 17.9‰ en organismos que no son habitantes de los sistemas hidrotermales, pero que fueron recolectados cerca de las ventilas de la Cuenca de Guaymas.

Los valores enriquecidos del episimbionte Actiniaria sp. 3 corresponden a la asimilación de una mezcla de materia orgánica tanto de origen quimiosintético como fotosintético. Debido a su degradación en la columna de agua, esta materia orgánica se caracteriza por tener valores altos de  $\delta^{15}\text{N}$  en comparación con la producción primaria local de las ventilas, que está asociada con valores bajos o negativos característicos de fuentes locales de nitrógeno inorgánico (Conway *et al.* 1994). Las otras especies de Actiniaria tuvieron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  relativamente enriquecidos. Aunque las anémonas habitan usualmente las periferias de las ventilas, en CP fueron abundantes en las paredes de las chimeneas e incluso directamente expuestas a fluidos difusos. La especie de



Zoanthidae, localizada sobre carbonatos dispersos entre sedimentos con fluidos emergentes (Goffredi *et al.*, 2017), presentó un valor de  $\delta^{15}\text{N}$  de 14‰, anormalmente enriquecido para un organismo de ventilas hidrotermales. Este organismo es un filtrador, por lo que probablemente utiliza varias fuentes de nitrógeno ( $\text{NH}_4$ , NID y  $\text{NO}_3$ ).

El consumidor tope y, aparentemente único depredador, dentro de las comunidades de CP fue el galateido *Munidopsis scotti*, con un valor enriquecido de  $\delta^{15}\text{N}$  de 10.5‰. Por observaciones directas, se constató que este organismo se alimenta de *R. pachyptila*, cuyo valor isotópico promedio, considerando todos sus tejidos analizados, fue de 3.52‰. La comparación entre ambos valores indica que hay un enriquecimiento superior a 2-5‰, por lo que se asume que el galateido *M. scotti* no es un depredador especialista, sino que incluye varios tipos de presas en su dieta, no sólo *R. pachyptila*.

Establecer una línea base apropiada para el  $\delta^{15}\text{N}$  es problemático porque los consumidores con los valores más bajos de  $\delta^{15}\text{N}$  difieren entre zonas; además, los valores pueden ser confundidos por el uso de diferentes tejidos (músculo, organismos completos, etc.), y por la alta variabilidad en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  en potenciales fuentes de alimentación.

En el caso del isótopo de nitrógeno, nuevas técnicas adicionales a las que se han utilizado tradicionalmente, como el uso de análisis de compuestos específicos como los aminoácidos, podrían proveer información de mayor resolución sobre los compuestos orgánicos de nitrógeno asimilados por los organismos. Esto se debe a que los valores isotópicos de distintos aminoácidos registran información de la fuente trófica y basal (Chikaraishi *et al.*, 2009).

La abundancia de nitratos y de amonio en sistemas hidrotermales puede ser un factor que permita una alta productividad, y variaciones espaciales en su disponibilidad pueden afectar la distribución de estos organismos (Lee y Childress, 1994). Las capacidades fisiológicas con respecto a la incorporación de amonio y nitratos de organismos en simbiosis con bacterias, como bivalvos y *R. pachyptila* difieren y corresponden a la disponibilidad de amonio de nitratos en su ambiente (Lee y Childress, 1994).

### 10.1.1.3. Proporciones isotópicas de azufre ( $\delta^{34}\text{S}$ )

La interpretación de los valores isotópicos de azufre en sistemas naturales es complicada, debido a que existe una alta variedad de fuentes potenciales y múltiples procesos de fraccionamiento producidos por procesos químicos y biológicos (McCutchan *et al.*, 2003)

El azufre orgánico contenido en los tejidos de los metazoarios se deriva principalmente del azufre orgánico contenido en la dieta, aunque el azufre inorgánico del ambiente también contribuye al reservorio total de un organismo, y por lo tanto a su composición isotópica (McCutchan *et al.*, 2003). Aunque existe muy poco o nulo fraccionamiento durante la incorporación del azufre contenido en aminoácidos en los tejidos de los organismos, el fraccionamiento isotópico de este elemento puede ser considerable durante la oxidación del azufre orgánico y otros procesos (Mekhtiyeva *et al.*, 1976).

El origen del azufre en sistemas hidrotermales es doble: azufre magmático y sulfatos del agua de mar. Los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  del azufre en los sistemas hidrotermales están determinados por la mezcla de ambos componentes. Los valores de azufre basáltico suelen ser cercanos a 0‰ y de sulfuros riolíticos de 5‰. Los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  de los sulfuros de hidrógeno pueden variar entre +20 y -28‰ (Kim *et al.* 1989).

La mayoría de las especies de azufre en sistemas hidrotermales submarinos son los sulfatos y los sulfuros de hidrógeno. El isótopo ligero de azufre es favorecido en los sulfuros de azufre en comparación con los sulfatos, por lo que los sulfuros de hidrógeno volcánicos son significativamente empobrecidos en comparación con su fuente de azufre volcánico, debido al fraccionamiento isotópico durante los procesos hidrotermales (Kim *et al.* 1989). El factor de fraccionamiento experimental entre los sulfatos disueltos y los sulfuros a 300 y 400°C es de +20‰ (Sakai y Dickinson, 1978) y +15‰ (Kamada *et al.* 1980).

En este estudio no fue posible analizar los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  de los fluidos ni de los sulfuros que forman las chimeneas hidrotermales. Sin embargo, se han analizado dichos valores en otros sistemas hidrotermales con características similares. En las ventilas de la Dorsal del Pacífico

Oriental (21°), Fry *et al.* (1983) detectaron valores de  $\delta^{34}\text{S}$  de entre 1.3 y 4.1‰ en los sulfuros minerales derivados de las ventilas. Rouxel *et al.* (2008) analizaron campos hidrotermales de la misma área, pero aquellos localizados entre 9-10°N, y reportaron valores de entre 3.1 y 5.4‰ en los fluidos hidrotermales y de entre 1.5 y 3.7‰ en minerales de depósitos de sulfuros activos. De manera general, en sistemas hidrotermales se han registrado valores de  $\delta^{34}\text{S}$  de  $0 \pm 5\%$ , que corresponden a los valores del azufre reducido de los fluidos hidrotermales, mientras que en comunidades de infiltraciones frías se han encontrado valores de -20‰ o más empobrecidos, que corresponden a sulfuros de hidrógeno producido de manera biológica (Sakai *et al.*, 1987).

Los valores  $\delta^{34}\text{S}$  de la fauna de ventilas hidrotermales reflejan de manera cercana los valores isotópicos de los sulfuros emitidos a través de las ventilas y, por lo tanto, se pueden utilizar para identificar fuentes dominantes de azufre (magnético o biogénico) (Kim *et al.*, 1989), ya que hay un mínimo o nulo fraccionamiento durante la incorporación del azufre en los aminoácidos de los tejidos de los metazoarios (Mekhtiyeva *et al.*, 1976). Considerando los valores que usualmente han sido reportados en los sulfuros de otros sistemas hidrotermales, se asumió que los organismos con valores de  $\delta^{34}\text{S}$  positivos utilizan directamente los sulfuros emanados a través de las ventilas o se alimentan de consorcios bacterianos que asimilan dichos sulfuros. Entre estos organismos se incluyeron las especies *Actiniaria* sp. 1, *Actiniaria* sp. 2, *Actiniaria* sp. 5, *N. cf sandersi*, *O. cf akessoni*, y *P. laevis*. Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  empobrecidos de las tres especies de *Actiniaria*, así como sus valores enriquecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  y sus valores de  $\delta^{34}\text{S}$  cercanos a los de los sulfuros soportan la potencial relación simbiótica de estos organismos con bacterias sulfo-oxidantes.

Los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  aquí obtenidos permitieron la discriminación entre la fauna de CP y FTP. Las especies de FTP exhibieron los valores más empobrecidos,  $< -26.4\%$ , mientras que las de CP presentaron valores superiores a  $-14.55 \pm 1.73\%$ , más cercanos a los valores del azufre reducido de los fluidos propios de ventilas hidrotermales ( $0 \pm 5\%$ ) (Sakai y Dickson, 1978). Los valores empobrecidos de  $\delta^{34}\text{S}$  de la fauna de FTP ( $< -20\%$ ) corresponden a sulfuro de hidrógeno producidos de manera biológica (Sakai y Dickson, 1978).

El vesicómido de FTP, *C. costaricana*, presentó el valor más empobrecido. La adquisición de sulfuros por parte del bivalvo está limitada a la interfase agua-sedimento, o a unos cuantos centímetros de profundidad en los sedimentos. Estos valores más enriquecidos en los vesicómidos podrían ser consistentes con la adquisición de azufre a través de un reservorio de sulfatos empobrecidos por bacterias metanotróficas (MacAvoy *et al.*, 2005). En consecuencia, el azufre orgánico contenido en este bivalvo no es de origen magmático, y debe ser atribuido a sulfuro de hidrógeno producido por la reducción bacteriana de sulfatos en la interface agua/sedimentos. Tal reducción puede producir sulfuros con valores de entre -20 y -70‰ (Kim *et al.*, 1989). Adicionalmente, es importante considerar que el bivalvo es un organismo filtrador, por lo que los valores isotópicos de sus tejidos también podrían ser afectados por otras fuentes, como la materia orgánica particulada (Page *et al.*, 1990).

Los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  demostraron ser útiles para excluir la presencia de especies metanotróficas. El valor empobrecido de  $\delta^{13}\text{C}$  de *C. costaricana* (-40.8‰) parecía indicar que dicho vesicómido albergaba endosimbiontes metanotróficos. No obstante, especies metanotróficas presentan valores enriquecidos de  $\delta^{34}\text{S}$  de alrededor de 21‰ (Yamanaka *et al.*, 2015). *C. costaricana* presentó valores de  $\delta^{34}\text{S}$  mucho más empobrecidos, sugiriendo una estrategia trófica tiotrófica en lugar de metanotrófica. El análisis complementario de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{34}\text{S}$  contribuye a dilucidar la identificación de especies con dicha estrategia nutricional. Adicionalmente, como se mencionó antes, no se identificaron endosimbiontes metanotróficos en los tejidos de este vesicómido (R. Vrijenhoek 2018, comunicación personal).

Con respecto a los organismos que presentaron valores de  $\delta^{34}\text{S}$  inferiores a 0.8‰, se podría asumir que están utilizando fuentes variadas de azufre, no únicamente los sulfuros provenientes de las emanaciones. La presencia de bacterias endosimbiontes en algunos de estos organismos también puede hacer que su firma isotópica se vea reducida en los valores  $\delta^{34}\text{S}$  con respecto a los valores registrados en el ambiente.

Reid *et al.*, (2013) consideran que la evaluación de los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  puede ayudar con la distinción de fuentes de energía. La amplia diferencia en los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  entre los sulfatos del agua de mar y los sulfuros de las ventilas hidrotermales resulta en materia orgánica de origen

fotosintético (~16‰ a 19‰) y de origen quimiosintético (-9‰ a 10‰) con valores de  $\delta^{34}\text{S}$  distintivos (Erickson *et al.*, 2009).

En la localidad de Pescadero se determinó que no hay ningún organismo que dependa o se alimente estrictamente de fuentes de origen fotosintético. No obstante, valores de  $\delta^{34}\text{S}$  de 14.9‰ y 15.1‰ observados en los tejidos de *Actiniaria* sp. 3 indican que sí existe un aporte de materia orgánica derivada de la fotosíntesis. Dichos valores se encuentran en el intervalo de entre 10‰ y 16‰, que indican que hay una mezcla entre fuentes fotosintéticas epipelágicas y entre la producción quimiosintética de las ventilas (Reid *et al.* (2013). Productos fotosintéticos también contribuyen a las comunidades de ventilas (Yorisue *et al.*, 2012). Estudios isotópicos han revelado una significativa relación entre la fotosíntesis y algunas especies de camarones de mar profundo recolectados entre 500 y 3,700 m de profundidad (Gebruk *et al.*, 2000; Pond *et al.*, 1997; Van Dover, 2002, Stevens *et al.*, 2008). Se estima que del 5 al 10% de la materia orgánica producida en la zona fótica alcanza una profundidad de 2,000 a 3,000 m (Lalli y Parsons, 1997). Karl (1995) notó que los productos de la fotosíntesis juegan un papel importante en las comunidades de ventilas hidrotermales de mar profundo.

Cuando los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  no son suficientes para discriminar entre aportes de origen fotosintético y quimiosintético, valores muy empobrecidos de  $\delta^{34}\text{S}$  (relativos a los sulfatos del agua de mar ~20.3‰) pueden utilizarse para reconocer la asimilación de carbono orgánico de origen fotosintético en la dieta de los organismos (MacAvoy *et al.*, 2005). El análisis individual de los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  puede permitir la identificación de fuentes de carbono alóctonas (MacAvoy *et al.*, 2005), pero la interpretación puede ser confusa debido a que valores de  $\delta^{15}\text{N}$  enriquecidos pueden ser atribuidos a la presencia de más niveles tróficos en la zona. No obstante, el análisis conjunto de  $\delta^{34}\text{S}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  constituye una herramienta eficaz para detectar fuentes de origen fotosintético.

El resto de los organismos analizados presentó valores de  $\delta^{34}\text{S}$  correspondientes al uso de fuentes quimiosintéticas (-9‰ a 10‰). No obstante, la mayoría de ellos presentó valores mucho más empobrecidos. De acuerdo con Vetter and Fry (1998), valores muy empobrecidos de  $\delta^{34}\text{S}$  y la

presencia de azufre elemental parecen ser indicadores químicos útiles para distinguir una nutrición tiorófica.

Los valores empobrecidos de  $\delta^{34}\text{S}$ , junto con los altos contenidos de azufre detectados en los tejidos de algunos organismos (hasta 42.5% en branquias de *Archivesica* sp. 7, y hasta 16.6% en el trofosoma de *R. pachyptila*), indican que estos organismos albergan bacterias quimiosintéticas sulfo-oxidantes que viven dentro de esos órganos (Cary *et al.*, 1989; Sakai *et al.*, 1987). De acuerdo con Kim *et al.* (1989), los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  de estos organismos deben representar de manera cercana aquellos de los fluidos emanantes en cada sitio.

En el caso de los gusanos siboglínidos de FTP, se observó que ambas especies, *L. barhami* y *E. spicata*, presentaron valores de  $\delta^{34}\text{S}$  muy empobrecidos y similares, lo cual puede sugerir un aprovechamiento de la misma fuente de sulfuros. Sus valores empobrecidos también concuerdan con reportes previos del abastecimiento de sulfuros a través de las raíces o del opistosoma (Freitag *et al.*, 2001).

### 10.1.2. Proporciones isotópicas de los sedimentos superficiales

Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de los sedimentos presentaron poca variación y concuerdan con los reportados previamente para carbono orgánico de CP por Vazquez y Tems (2017) (-21.17 a -19.77‰). No obstante, se detectaron valores ligeramente más empobrecidos en CP de -23.3‰ (72-A) y -21.3‰ (43-B), aproximadamente a 70 y 100 m hacia el sur de una chimenea grande, respectivamente. Ambas muestras presentaron un intenso olor a hidrocarburos, lo cual es consistente con el valor de  $\delta^{13}\text{C}$  detectado y con valores registrados en petróleo crudo e hidrocarburos saturados de la Cuenca de Guaymas (-22.2‰) (Schoell *et al.*, 1990). Los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  del carbono orgánico y de hidrocarburos de la zona son muy cercanos y pueden ser confundidos, no obstante, el intenso olor a estos compuestos fue un factor relevante para detectar su presencia.

Contrario a lo esperado, en FTP no se detectaron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  cercanos al metano. Paduan *et al.* (2018) midieron valores de entre -31.4 y -28.6‰ en metano en la Dorsal de Alarcón. Estos

valores son considerablemente más enriquecidos que los que se han detectado en otras localidades. En la Cuenca de Guaymas se han reportado valores de entre -79 y -37.9‰ en metano contenido en los sedimentos superficiales (Welhan y Lupton, 1987; Kessler *et al.*, 2008). Tampoco se detectaron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  cercanos a los de calcita medidos en la Cuenca de Pescadero (-11.1 a -9.6‰) (Paduan *et al.*, 2018), ya que los sedimentos analizados no tenían una capa de carbonatos visible.

Los valores isotópicos de nitrógeno también presentaron variaciones pequeñas. Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  observados en dos muestras sedimentarias de CP (72-A=6.4 y 43-B=6.7‰) fueron muy similares al valor promedio de los nitratos presentes en la columna de agua en ambientes de mar profundo reportado por Bourbonnais *et al.* (2012) de  $6.4 \pm 0.2\%$ . Los mismos autores registraron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de  $5.6 \pm 0.2\%$  en los nitratos del Océano Pacífico profundo (~2,100 m). Ambos núcleos se muestrearon a aproximadamente a 70 y 80 m hacia el sur de una chimenea grande, respectivamente, con una distancia entre ellos de aproximadamente 10 m. Las otras tres muestras sedimentarias presentaron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más enriquecidos. Los núcleos 48-B y 74-A se muestrearon a distancias mayores de las ventilas hidrotermales, por lo que se podría asumir que tienen influencia del nitrógeno orgánico sedimentario producido biológicamente en aguas superficiales (el plancton superficial del Océano Pacífico tiene valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de entre 5 y 10‰) (Rau, 1981). Ninguno de los núcleos se obtuvo cerca de alguna ventila hidrotermal, por lo que no se observaron valores de  $\delta^{15}\text{N}$  más empobrecidos correspondientes a amonio de origen local. En los sistemas hidrotermales de Juan de Fuca se ha observado un valor promedio del  $\delta^{15}\text{N}$  del amonio emitido a través de las chimeneas de  $3.7 \pm 0.6\%$  (Bourbonnais *et al.*, 2012).

Los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  presentaron una variación considerablemente más alta que los otros isótopos (Tabla 2), lo cual indica la presencia de una amplia variedad de fuentes de azufre. El núcleo 48-B presentó el valor más empobrecido (-26.3‰), y se muestreó en la FTP a aproximadamente 90 m de las colonias de *E. spicata* y *L. barhami*. Fue la única muestra que presentó un tapete bacteriano en su superficie, por lo que su valor de  $\delta^{34}\text{S}$  es consistente con la producción de sulfuros de origen biológico. La muestra 72-A presentó un valor de 5‰, cercano a valores de 5.48 a 5.89‰ medidos en piritita de la Cuenca de Guaymas (Shanks y Niemitz, 1982). La muestra 43-B presentó un valor de 20.1‰, cercano a los valores reportados en anhidrita de la misma

localidad (16.59 a 25.2‰) (Shanks y Niemitz, 1982), mientras que la muestra 72-B mostró un valor de 27.7‰, cercano a los valores registrados en barita de la Cuenca de Guaymas (3.7 a 29.3‰) (Shanks y Niemitz, 1982). La presencia de estos tres minerales es consistente con lo observado por Paduan *et al.* (2018), ya que detectaron sulfuros y sulfatos, entre ellos la anhidrita, y en menores proporciones barita y pirita. Cabe mencionar que se registraron concentraciones de azufre inferiores a 2.5 wt% (incluyendo sulfuros y sulfatos), y no se observaron depósitos masivos de sulfuros o de óxidos de hierro. La mayoría de las muestras analizadas presentaron cantidades traza de sulfuros, y la pirrotina fue el sulfuro dominante (Paduan *et al.*, 2018). El núcleo 74-A fue recolectado aproximadamente a 150 m hacia el sur de una chimenea grande, y presentó un valor de  $\delta^{34}\text{S}$  anómalamente enriquecido de 44‰. De acuerdo con Bottrell y Raiswell (2000), los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  del  $\text{H}_2\text{S}$  producidos por la reducción de sulfatos pueden variar en un intervalo extremadamente amplio de entre -50 a 50‰.

## **10.2. Dorsal de Alarcón**

### **10.2.1. Estructura trófica de la macrofauna bentónica**

#### **10.2.1.1. Proporciones isotópicas de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ )**

De manera similar a lo observado en CP y FTP, el vesicómido *C. magnifica* presentó los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más empobrecidos (-32.4‰ a -36‰), con el menor en las branquias. Esta especie porta endosimbiontes sulfo-oxidantes en sus branquias hipertrofiadas (Fiala-Médioni y Métiver, 1986), que fijan el carbono a través del ciclo CBB ( $\delta^{13}\text{C} < -22\text{‰}$ ) (Reid *et al.*, 2013). Como se ha detectado en la Dorsal del Pacífico Oriental, *C. magnifica* se agrupa en grietas dentro de los basaltos para tener acceso a los fluidos hidrotermales diluidos que emanan de estas cavidades (Hessler *et al.*, 1985). La temperatura del agua indica la medida en la que los fluidos hidrotermales se han diluido en el agua de mar circundante y, por lo tanto, es una medida indirecta del contenido de sulfuros (Johnson *et al.*, 1988a).

Un intervalo amplio en el  $\delta^{13}\text{C}$  de los consumidores de ventilas hidrotermales sugiere la presencia de múltiples fuentes de carbono bacteriano isotópicamente distinto en el mismo sitio, y que puede



ser selectivamente consumido. Esta selectividad está correlacionada con las estrategias alimentarias: organismos filtradores consumen una fuente de carbono distinta a la que consumen los bacterívoros (Van Dover y Fry, 1994). En la Dorsal de Gorda, Van Dover y Fry (1994) encontraron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de entre -26.2 y -24.7‰ en anémonas filtradoras. En la Dorsal de Alarcón, la especie *Actiniaria* sp. 2 presentó un valor de  $\delta^{13}\text{C}$  anormalmente empobrecido (-30.4‰), que dista de los registrados en otras anémonas filtradoras de ventilas hidrotermales. Esto sugiere una potencial relación simbiótica entre esta anémona y bacterias sulfo-oxidantes. Como se mencionó previamente, esta interacción en particular no ha sido detectada en ventilas hidrotermales, pero sí hay registros de anémonas de zonas intermareales que portan bacterias sulfo-oxidantes (Schuett *et al.*, 2007), por lo cual no se puede descartar. Análisis de los tejidos de esta especie son necesarios para detectar la presencia de cualquier tipo de endosimbionte, pero considerando sus valores isotópicos, en este estudio se decidió asignar a *Actiniaria* sp. 2 al grupo de los portadores de simbioses.

La composición isotópica de carbono de la esponja *Caulophacus cyanae* (-26.66±1.63‰) y del holoturoideo *Synallactidae* sp. (-19‰), pertenecientes a la fauna abisal, se sobrelapa con la de los consumidores de las ventilas hidrotermales, por lo que los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  no son un buen discriminador entre ambas faunas. Un patrón similar fue observado en la Dorsal de Gorda (Van Dover y Fry, 1994). *C. cyanae* asimila carbono fijado a través del ciclo CBB, lo cual puede denotar una importante dependencia de la energía quimiosintética proveniente de las ventilas, mientras que *Synallactidae* sp. asimila una mezcla de carbono proveniente de ambos ciclos, CBB y rTCA. El flujo de carbono orgánico producido en las ventilas complementa las cadenas tróficas mucho más allá de los sistemas hidrotermales (Bell *et al.*, 2017).

De la misma manera que en la Cuenca de Pescadero, el siboglínido *R. pachyptila* presentó los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más enriquecidos (Tabla 3), correspondientes a la fijación del carbono a través del ciclo rTCA. La composición isotópica de carbono de esta especie en DA fue ligeramente más enriquecida que en CP (-13.3 a -12.1‰) y que en la Cuenca de Guaymas (-13.7±0.7‰) (Soto, 2009), pero cercana a la reportada en 21°N en la Dorsal del Pacífico Oriental (-11.7 a -11.3‰) (van Dover y Fry, 1989). La mayoría de la fauna analizada de la Dorsal de Alarcón consume carbono orgánico asimilado a través del ciclo rTCA. Entre los consumidores más termo-

tolerantes de ventilas que habitan las áreas más calientes se encuentran camarones rimicáridos, alvinélidos, siboglínidos y algunos gasterópodos, y tienden a asimilar carbono fijado a través del ciclo rTCA (Campbell *et al.*, 2003; Hügler y Sievert, 2011). En este estudio, especies termotolerantes directamente expuestas a los fluidos como *R. pachyptila* (-11.05±1.69‰ en el vestimento y -10.91±1.58‰ en el trofosoma), *A. pompejana* (-10.91±0.08‰), *A. caudata* (-13.6‰) y *H. bergi* (-10.7‰) se encontraron dentro de dicho grupo. Incluso presentaron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  cercanos a los que se registraron en las mismas especies en 21°N: *R. pachyptila* (-11.7 en el vestimento y -11.3‰ en el trofosoma), *A. pompejana* (-11.7‰) *A. caudata* (-12.8‰) y *H. bergi* (-10.7‰) (Van Dover y Fry, 1989).

*R. pachyptila* porta endosimbiontes del grupo de las gamaproteobacterias, cuyos estudios enzimáticos han revelado que tienen la capacidad de alternar entre los ciclos rTCA y CBB (Markert *et al.*, 2007). Estos siboglínidos fueron dominantes en DA, y lo son en otros sistemas hidrotermales del Océano Pacífico, lo cual implica que el ciclo rTCA contribuye significativamente a la producción primaria de estos ecosistemas (Hügler y Sievert, 2011). Epsilonproteobacterias también fijan el carbono a través del ciclo rTCA, y son miembros importantes de las comunidades epibióticas de poliquetos como *A. pompejana* (Goffredi, 2010), también encontrado en la Dorsal de Alarcón.

Como en otros sistemas hidrotermales, los consumidores primarios de esta localidad fueron dominados por organismos portadores de simbioses y por bacterívoros. Los organismos que consumen fuentes mixtas de carbono correspondieron principalmente a bacterívoros y a carroñeros/detrítívoros. La alta diversidad y biomasa de estos grupos tróficos enfatiza la importancia de los consorcios bacterianos en el establecimiento y mantenimiento de la estructura de esta trama trófica (Bergquist *et al.*, 2007). El gremio de los bacterívoros fue representado principalmente por las dos especies de *Alvinella*, además de *Nodopelta* sp., *E. vitrea*, *L. guaymasensis* y los gasterópodos no identificados. El amplio intervalo de  $\delta^{13}\text{C}$  en los bacterívoros (~10‰), junto con una alta variabilidad interespecífica en el espacio isotópico, sugiere la presencia de diversos consorcios bacterianos en el sistema, y una alta variabilidad en valores isotópicos de los taxa microbianos dominantes (Lelièvre *et al.*, 2018). Los consorcios bacterianos de vida libre de ventilas hidrotermales tienen una composición isotópica de carbono

heterogénea, que a su vez depende de variaciones en los microhábitats que ocupan (Van Dover y Fry, 1989).

#### 10.2.1.2. Proporciones isotópicas de nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ )

De manera similar a lo que se observó en CP y FTP, los valores más empobrecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  se detectaron en el vesicómido *C. magnifica*, seguido por *A. pompejana* y *R. pachyptila*. Las tres especies constituyen consumidores primarios en la base de la trama trófica de DA. Tanto *C. magnifica* como *R. pachyptila* son consumidores primarios que albergan bacterias endosimbiontes tiotróficas. *A. pompejana* es una especie bacterívora que posee bacterias epibiontes adheridas a su pared corporal y a sus setas, a diferencia de las otras dos especies que contienen endosimbiontes. Este poliqueto es una especie excepcionalmente termotolerante, que puede soportar un gradiente térmico de entre 20 y 81°C a lo largo de su cuerpo (Cary *et al.*, 1998), y que puede sobrevivir brevemente a temperaturas de hasta 105°C (Chevaldonné *et al.*, 1992). Los organismos de la especie *A. pompejana* ( $2.73\pm 1.59\text{‰}$ ) analizados de DA presentaron valores similares a los de la misma especie reportados por Van Dover y Fry (1989) en 21°C ( $4.7\text{‰}$ ).

Los valores más enriquecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  correspondieron a las especies pertenecientes a la fauna abisal de la zona, el holotúrido Synallactidae sp. ( $17.2\text{‰}$ ) y la esponja *C. cyanae* ( $17.58\pm 0.39\text{‰}$ ). Van Dover y Fry (1989) reportaron relaciones isotópicas de nitrógeno de entre 11.6 y 15.7‰ para la fauna abisal de los alrededores de las ventilas de 21°N, mientras que Soto (2009) registró valores que fluctuaron entre  $14.5\pm 1.9\text{‰}$  y  $17.9\pm 0.4\text{‰}$  para el mismo tipo de fauna de la periferia de la Cuenca de Guaymas. Synallactidae sp. es un organismo detritívoro que se alimenta de la materia orgánica sedimentaria y que fue capturado a poco más de 90 m de distancia de la chimenea hidrotermal más cercana, debido a lo cual su dependencia del ambiente hidrotermal es baja o nula. La esponja es un organismo filtrador, que se alimenta de la materia orgánica particulada de la columna de agua; se encontró a aproximadamente 40 m de distancia de una ventila hidrotermal pequeña, por lo que tampoco se considera estrictamente dependiente de la producción de las ventilas. No obstante, considerando sus valores isotópicos, no se descarta que ambas especies estén consumiendo una mezcla de materia orgánica derivada de fuentes fotosintéticas pelágicas y de materia orgánica exportada desde las ventilas (Reid *et al.*, 2013).

Con base en sus estructuras bucales, el poliqueto hesiónido *H. bergi* se conoce como un depredador. No obstante, no presentó un valor de  $\delta^{15}\text{N}$  particularmente enriquecido y no se observó una depredación activa hacia los otros gusanos, por lo que se fue asignado a la categoría trófica de carroñeros/detrítívoros. El organismo de esta especie analizado en este estudio presentó un valor de  $\delta^{15}\text{N}$  más empobrecido (4.1‰) que el estudiado en las ventilas de 21°N (7.3‰) (Van Dover y Fry, 1989), donde también fue considerado como un consumidor secundario. Esta especie fue encontrada entre las cavidades ocupadas por los alvinélidos. Es posible que esta especie tenga una dieta mixta en la que incluya restos de alvinélidos de la especie *A. pompejana* y consorcios bacterianos que, por su ubicación espacial, asimilan el carbono a través del ciclo rTCA. Por otro lado, contrario a lo esperado, Actiniaria sp. 1 presentó valores de  $\delta^{15}\text{N}$  anormalmente enriquecidos para una especie filtradora, por lo que también se podría considerar una relación simbiótica de esta especie con bacterias tioróticas.

Con valores medianamente enriquecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  se observó a otro grupo de consumidores primarios identificados como bacterívoros, integrado por *A. pompejana*, *A. caudata*, *E vitrea*, *L. guaymasensis* y los gasterópodos no identificados. Las dos especies de alvinélidos tuvieron valores de  $\delta^{13}\text{C}$  similares, pero diferentes  $\delta^{15}\text{N}$ , lo cual puede estar relacionado con la partición de fuentes de alimento y/o con la segregación espacial (Levesque *et al.*, 2003).

En orden descendente, los valores promedio más altos los presentaron las siguientes especies: *Nodopelta* sp. (8.9‰), Actiniaria 1 (8.75‰), *Lebbeus* sp. (8.2‰) y *B. thermydron* (7.43‰). Tanto *Lebbeus* sp. como *B. thermydron* son considerados como carroñeros/detrítívoros. *B. thermydron* fue observado directamente depredando sobre *R. pachyptila*, cuyo valor de  $\delta^{15}\text{N}$  promedio tomando en cuenta todos sus tejidos fue de 4.13‰, por lo que se asume que se alimenta casi estrictamente de esta especie. Actiniaria sp. 1 es un filtrador que aparentemente consume consorcios bacterianos con distintas firmas isotópicas, o una mezcla de materia orgánica proveniente de distintas fuentes.

El depredador tope de esta localidad fue el pez zoárcido *T. cerberus*, con el valor de  $\delta^{15}\text{N}$  más alto entre la fauna de las ventilas (9.9‰). Estos peces son depredadores especializados

comúnmente encontrados en hábitats ricos en sulfuros como ventilas hidrotermales, infiltraciones frías y esqueletos de ballenas (Desbruyères y Segonzac, 1997; Sibuet y Olu, 1998; Biscoito *et al.*, 2002), y son habitantes conspicuos de las ventilas de la Dorsal del Pacífico Oriental. Este pez se observó entre las comunidades de *R. pachyptila*, y su dieta parece consistir en una mezcla de especies con distintas firmas isotópicas, tales como *Nodopelta* sp (8.9‰), anfípodos (4.05‰) e incluso de *R. pachyptila* (4.13‰). Aunque no se vio directamente al pez depredando sobre estos gusanos siboglínidos, se han encontrado fragmentos de estos en su contenido estomacal (Sancho *et al.*, 2005).

### 10.2.1.3. Proporciones isotópicas de azufre ( $\delta^{34}\text{S}$ )

La mayoría de los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  de la fauna de DA fueron negativos o cercanos a cero, aunque no se observaron valores tan empobrecidos como en CP y FTP. Adicionalmente, el intervalo de  $\delta^{34}\text{S}$  fue menor que en las dos localidades de Pescadero, sugiriendo la existencia de fuentes de azufre más empobrecidas. El vesicómido *C. magnifica* presentó los valores más empobrecidos ( $-13.81 \pm 0.65\text{‰}$  en branquias) (Tabla 3), ya que se trata de un típico organismo que está en simbiosis con bacterias sulfo-oxidantes. No obstante, los registrados en este estudio fueron considerablemente más empobrecidos que los registrados en la misma especie por Fry *et al.* (1983) ( $-0.7\text{‰}$ ) en ventilas del Pacífico no especificadas.

Actiniaria sp. 2 también presentó valores de  $\delta^{34}\text{S}$  empobrecidos ( $-7.2\text{‰}$ ) y cercanos a los de *C. magnifica* ( $-13.81 \pm 0.65\text{‰}$  en branquias) (Tabla 3), lo cual puede sugerir que esta especie porta bacterias simbiotes oxidantes de sulfuros, de manera similar a los vesicómidos. Debido a la cercanía espacial de ambas especies, es posible que compartan fuentes de azufre, pero probablemente las diferencias en sus valores de  $\delta^{34}\text{S}$  se deban a procesos metabólicos distintos durante la asimilación del mismo.

En el resto de los organismos, con excepción del holotúrido, se registraron valores de entre -9 y 10‰, correspondientes a la asimilación de fuentes de azufre quimiosintéticas (Reid *et al.*, 2013). El holotúrido tuvo el valor más enriquecido (15.6‰), sugiriendo su dependencia de una mezcla de fuentes quimiosintéticas y fotosintéticas (Reid *et al.*, 2013). En el caso de la esponja *C.*

*cyanae*, inicialmente se asumió que consumía materia orgánica de origen fotosintético, tomando en cuenta su valor de  $\delta^{15}\text{N}$ . No obstante, su valor de  $\delta^{34}\text{S}$  fue inferior a 10‰, sugiriendo una fuerte dependencia quimiosintética, a pesar de que forma parte de la fauna abisal y fue recolectada a una distancia considerable de las emanaciones (>60 m). Esto fue corroborado por Paduan *et al.* (2018), ya que distinguieron que en la zona donde se recolectó esta especie el agua aún luce lechosa, por lo que la composición de los fluidos tiene una influencia importante en el área donde habita.

### 10.2.2. Proporciones isotópicas de los sedimentos superficiales

La única muestra de sedimento analizada de esta localidad se recolectó aproximadamente a 25 m de distancia de una chimenea pequeña. El valor de  $\delta^{13}\text{C}$  (-23.5‰) fue cercano a los observados en CP en las muestras con presencia de hidrocarburos. No obstante, en este núcleo no se detectó ningún olor correspondiente a dichos compuestos. Se podría asumir que la materia orgánica de esta localidad tiene valores más empobrecidos que los de la materia orgánica de CP. El valor de  $\delta^{15}\text{N}$  de los sedimentos (4.4‰) de esta localidad fue más empobrecido que los detectados en CP. Esta muestra se recolectó relativamente cerca de chimeneas grandes, en un pequeño parche de sedimentos localizado entre basaltos, por lo que se asume que su firma isotópica de nitrógeno corresponde a amonio de origen local emitido a través de las chimeneas. En los sistemas hidrotermales de Juan de Fuca se ha observado un valor promedio de  $3.7 \pm 0.6$ ‰ en el amonio emitido a través de las ventilas (Bourbonnais *et al.* 2012).

De acuerdo con Paduan *et al.* (2018), el contenido de azufre en muestras de la Dorsal de Alarcón osciló entre 19 y 52 wt%, que es mucho más elevado que el detectado en CP. Estas altas concentraciones de azufre pueden explicar el hecho de que el valor isotópico de la muestra no pudo ser medido en el espectrómetro de masas. Esta muestra se caracterizó por tener una apariencia brillante, como si tuviera una alta concentración de pirita. Cabe mencionar que en esta localidad se detectaron proporciones variables de pirrotina, marcasita, esfalerita, calcopirita, isocubarita, anhidrita y barita (Paduan *et al.*, 2018). Los sulfuros de la Dorsal de Alarcón son similares a los de otros depósitos hidrotermales de cordilleras meso-oceánicas (Paduan *et al.*, 2018).

### 10.3. Comparación entre localidades

Existen diferencias considerables en la composición faunística de CP, FTP y DA. En las ventilas de la CP, *Oasisia* aff. *alvinae* cubre las chimeneas con densidades de hasta 2,400 individuos/m<sup>2</sup>, mientras que en la DA dicha especie es poco abundante, y está ausente en FTP. En DA, *R. pachyptila* fue dominante, alcanzando un máximo de hasta 730 individuos/m<sup>2</sup> (Goffredi *et al.*, 2017). Las abundancias de vesicómidos en ambas localidades fueron similares, aunque las especies fueron distintas. Los alvinélidos fueron notablemente abundantes en DA. Los principales depredadores de cada localidad variaron considerablemente, los nereidos, peces y cangrejos estuvieron ausentes en Pescadero. En DA se encontraron campos densos de serpúlidos, ausentes en CP (Goffredi *et al.*, 2017).

En los sistemas hidrotermales de DA se han identificado alrededor de 43 especies, mientras que en los de CP se identificaron 27. En ventilas de baja temperatura de FTP sólo se identificaron 16 taxones. Técnicamente no fue posible muestrear la totalidad de las comunidades para los análisis tróficos realizados en este estudio, pero se obtuvo una importante representación de cada una de ellas. En CP se observaron las especies *Oasisia* aff. *alvinae*, *Munidopsis scotti*, *Peltoispira delicata*, *Provanna ios*, *Archivesica* sp. 7 y *Xenoturbella profunda* por primera vez dentro del Golfo de California (Goffredi *et al.*, 2017). En comparación, en la Cuenca de Guaymas se han identificado más de 60 especies. En los sistemas hidrotermales de esta zona dominan *R. pachyptila* y el vesicómido *Archivesica gigas*, mientras que en las infiltraciones de hidrocarburos predominan *E. spicata* y *L. barhami* (Portail *et al.*, 2016), de manera similar a lo que ocurre en las ventilas de FTP.

Los intervalos de los tres isótopos analizados fueron más amplios en CP y FTP que en la Dorsal de Alarcón, con una mayor variación en los valores de  $\delta^{34}\text{S}$ . La variabilidad en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  se atribuye a la presencia de bacterias en simbiosis con vesicómidos que asimilan sulfuros biogénicos en las ventilas de FTP, producidos por bacterias de vida libre que oxidan metano, generando valores de  $\delta^{13}\text{C}$  más empobrecidos, incluso cercanos a los de este compuesto. Diversos factores determinan la firma isotópica de organismos portadores de simbiosis. Un reservorio de carbono inorgánico disuelto (CID) que contenga proporciones relativamente altas de carbono

reciclado del metano puede importar una firma isotópica de  $\delta^{13}\text{C}$  empobrecida a los simbioses de la fauna que fijan carbono de este reservorio. Se ha observado que los vesicómidos sólo portan simbioses tiotróficos (sulfo-oxidantes) (Thurber *et al.*, 2010), pero los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  de *C. costaricana* de FTP (-36.4 a -40.8‰) sugieren la incorporación de carbono derivado del metano en sus tejidos, principalmente en las branquias (-40.8‰). Los valores más enriquecidos en ambas localidades fueron similares y correspondieron a organismos que fijan el carbono a través de ciclo rTCA, presentes de manera habitual en ventilas hidrotermales. En términos generales, la Cuenca de Pescadero es una localidad más compleja en cuanto a la disponibilidad de fuentes de carbono, nitrógeno y azufre. Esto se ve reflejado en la complejidad de la estructura de la comunidad de la macrofauna de la zona.

La única especie que se encontró tanto en las ventilas de CP como en las de DA fue *R pachyptila*, cuyos valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  fueron similares entre localidades, mientras que los de  $\delta^{34}\text{S}$  fueron considerablemente más empobrecidos en el organismo analizado de CP (-10.6 a -7.8‰). *R. pachyptila* de otras ventilas del Pacífico no especificadas presentó un intervalo entre -4.7 y -1.5‰ (Fry *et al.*, 1983). Soto (2009) registró en la misma especie de la Cuenca de Guaymas valores de  $\delta^{13}\text{C}$  similares (-13.7±0.7‰), pero de  $\delta^{15}\text{N}$  más empobrecidos (-0.01±0.7‰). Las formas isotópicas de carbono tan similares entre organismos de distintas localidades pueden indicar que están en simbiosis con la misma especie de bacteria. En el caso del nitrógeno y del azufre, parece que utilizan fuentes muy distintas dependiendo del lugar donde se encuentren.

La contribución relativa de las fuentes basales de las tramas tróficas de las localidades analizadas difiere, al igual que la composición de los fluidos. Los fluidos de la Cuenca de Pescadero presentaron una temperatura de 290°C y un pH de 6.3, mientras que los de la Dorsal de Alarcón mostraron una temperatura máxima de 359°C y un pH ácido de alrededor de 3.3 (Paduan *et al.*, 2018). El pH de los fluidos de Pescadero es cercano al medido en Guaymas (6). Los fluidos de Pescadero son similares a los de otros sistemas soportados por sedimentos como la depresión de Escanaba en la Dorsal Gorda, Middle Valley en Juan de Fuca, y más cercanamente a los de la Cuenca de Guaymas. El sur de la Cuenca de Pescadero está cubierto por una capa gruesa de sedimentos, y los fluidos hidrotermales tienen características que demuestran que han interactuado con los mismos, incluyendo el relativamente alto pH y el enriquecimiento en



elementos altamente solubles como B y álcalis. Las altas concentraciones de Li, Rb, Cs y B coinciden con las tendencias definidas por los fluidos influenciados por los fluidos de Escanaba y Guaymas (Paduan *et al.*, 2018). Las concentraciones de metales como Fe, Mn y Cu son menores a las de Alarcón, consistentes con el pH más alto y la temperatura más baja de los fluidos de Pescadero, aunque las concentraciones de Zn son similares a las de la Dorsal de Alarcón (Paduan *et al.*, 2018).

Los fluidos de la Cuenca de Pescadero son blancos, precipitan en su mayoría calcita y son escasos en sulfuros, mientras que las vigorosas chimeneas activas de Alarcón son negras, como en otros lugares de EPR, y los precipitados que emanan edifican chimeneas ricas en sulfuros de Fe-Zn-Cu. Los campos hidrotermales de DA están contruidos sobre flujos de lava, y la mayoría de las muestras tienen poco Pb (Paduan *et al.*, 2018).

Una diferencia importante entre los sistemas de Guaymas y la Cuenca de Pescadero es la relativa escasez de sulfuros depositados en el fondo del mar en la última localidad. Otra diferencia es que en CP no se observan burbujas de metano emanando desde el fondo, mientras que en Guaymas, su ocurrencia es común (Paull *et al.*, 2007). Aparte de Guaymas, el único sistema hidrotermal con chimeneas carbonatadas es el de Lost City, ubicado en la Dorsal Mesoatlántica (Kelley *et al.*, 2001). No obstante, los fluidos de CP no se parecen a los de Lost City en términos de temperatura, pH y composición (Paduan *et al.*, 2018).

En la Cuenca de Guaymas se ha observado que las concentraciones de sulfuro de hidrógeno y de metano a lo largo de los gradientes de flujo son algunos de los principales factores ambientales que contribuyen a la determinación de la estructura de las comunidades macrobentónicas de esa zona. Los gradientes térmicos, diferencias en las concentraciones de metales, entre otros, también modifican la estructura comunitaria de los productores primarios microbianos, pero en menor medida (Portail *et al.*, 2016). En las localidades analizadas en este estudio se observó algo similar, las distintas concentraciones de sulfuros, de hidrocarburos y de metales en los fluidos pueden propiciar diferencias en las fuentes de carbono y de azufre, y por lo tanto, las distintas estructuras comunitarias y tróficas de Pescadero y de la Dorsal de Alarcón.

El intervalo en los valores isotópicos de nitrógeno típicamente indica el número de grupos tróficos. En ambas comunidades analizadas en este estudio, así como en las de la Cuenca de Guaymas (Portail *et al.*, 2016), se observó que también refleja la presencia de múltiples fuentes de nitrógeno dentro de cada una de las localidades.

Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de las especies fueron variables en las localidades, y aparentemente reflejaron las variaciones en los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de las fuentes. El amonio, que es producido durante la degradación microbiana de materia orgánica es usualmente empobrecido en  $^{15}\text{N}$ . En la Cuenca de Guaymas, las concentraciones de amonio alcanzaron valores excepcionalmente altos, lo cual debe contribuir a los valores empobrecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  (Portail *et al.*, 2016). Es probable que en la Dorsal de Alarcón también haya altas concentraciones de amonio. Como se observó en la Cuenca de Guaymas, los resultados de este estudio reflejan que los productores primarios dependen primordialmente de fuentes de nitrógeno locales en lugar de los nitratos que se encuentran en la columna de agua, y que sus valores de  $\delta^{15}\text{N}$  pueden variar ampliamente junto con procesos biogeoquímicos locales entre y dentro de hábitats.

De manera similar a como se observó en Pescadero y en la Dorsal de Alarcón, se ha detectado que los sistemas hidrotermales de la Cuenca de Guaymas se ven beneficiados por la alta productividad de las aguas superficiales de la zona, donde se produce un flujo de carbono orgánico particulado de  $\sim 2,400 \text{ mg C.m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$  y una tasa de sedimentación de  $2.7 \text{ mm y}^{-1}$  (Portail *et al.*, 2016). Materia orgánica de origen fotosintético fue identificada como una fuente de energía menor en las redes tróficas de las ventilas y de las infiltraciones de Pescadero, de la Dorsal de Alarcón y de la Cuenca de Guaymas.

Los ciclos CBB y rTCA son las rutas de fijación de carbono predominantes en ventilas hidrotermales de mar profundo (Campbell *et al.*, 2006; Nakagawa y Takai, 2008; Sievert *et al.*, 2008). El ciclo CBB es la vía dominante en hábitats caracterizados por temperaturas  $< 20^\circ\text{C}$ , mientras que el ciclo rTCA predomina en temperaturas comprendidas entre  $20^\circ\text{C}$  y  $90^\circ\text{C}$  (Hügler y Sievert, 2011). Esto es congruente con lo encontrado en este estudio, ya que en la Cuenca de Pescadero (temperatura máxima de  $290^\circ\text{C}$ ), consumidores que asimilan el carbono fijado a través del ciclo CBB fueron dominantes. En la Dorsal de Alarcón, donde se detectaron temperaturas

superiores (360°C), predominó el consumo de carbono fijado a través del ciclo rTCA. En la Falla Transformante de Pescadero, las especies de siboglínidos presentaron valores intermedios que indican una mezcla de fuentes CBB y rTCA. En la Cuenca de Guaymas, se observó que los siboglínidos de infiltraciones utilizan el ciclo rTCA, proveyendo información adicional a hallazgos recientes que indican un relevante papel del ciclo rTCA en organismos de infiltraciones de hidrocarburos (Portail *et al.*, 2016). El ciclo rTCA se presenta en bacterias de los taxones Aquificales y Epsilonproteobacteria (Beh *et al.*, 1993; Hügler *et al.*, 2005; Takai *et al.*, 2005), que son importantes, incluso dominantes, en diversas comunidades hidrotermales (Reysenbach y Shock, 2002; Campbell *et al.*, 2006). Lo anterior sugiere que la diversidad específica de los consorcios microbianos de cada una de las localidades difiere considerablemente entre sí, lo cual está determinado por la temperatura y por la composición de los fluidos, ya que bacterias del grupo Epsilonproteobacteria, que fijan el carbono a través del ciclo rTCA, usualmente se encuentran en áreas con flujos intensos y condiciones más reductoras (Suzuki *et al.*, 2005; Schmidt *et al.*, 2008; Podowski *et al.*, 2009).

Los organismos portadores de simbioses que dominan la biomasa no contribuyen de manera significativa a la dieta de otros taxones, como fue revelado por sus firmas isotópicas. El mismo patrón fue observado en las comunidades hidrotermales de la Cuenca de Guaymas (Portail *et al.*, 2016).

Se identificaron varios depredadores, distintos entre localidades, entre los cuales, aquellos que se alimentan de presas específicas fueron raros. La mayoría de los depredadores dependen de varias presas, por lo que son generalistas más que especialistas. La fauna heterotrófica estuvo compuesta principalmente por detritívoros y bacterívoros. De acuerdo con Portail *et al.* (2016), algo similar ocurre en la Cuenca de Guaymas, y esto soporta la hipótesis de que las redes tróficas en ecosistemas quimiosintéticos no están organizadas a lo largo de lazos específicos entre depredadores-presas, sino a través de relaciones tróficas entre especies coexistentes. La depredación no parece jugar un papel significativo en la estructuración de las comunidades de ventilas e infiltraciones, ya que los depredadores son más bien raros y generalistas, la competencia debe impulsar la diversificación de nichos y jugar un papel significativo en la estructura y configuración de estos ecosistemas (Portail *et al.*, 2016).

El uso de modelos mixtos con datos isotópicos se ha incrementado recientemente para cuantificar la dieta de los consumidores dentro de una trama trófica. No obstante, su uso no fue posible en este estudio debido a la presencia de un alto número de fuentes potenciales, a la carencia de valores de  $\delta^{15}\text{N}$  de los productores quimiosintéticos y al desconocimiento de las presas de cada uno de los consumidores identificados.

## 11. CONCLUSIONES

A pesar de la proximidad espacial entre los sistemas hidrotermales de la Cuenca de Pescadero, la Falla Transformante de Pescadero y la Dorsal de Alarcón, sus características físicas, químicas y geológicas difieren considerablemente, lo cual se ve reflejado en la composición faunística y en la estructura trófica de los ensambles de cada una de las localidades. La estructura de la trama trófica de un ecosistema revela características funcionales de una comunidad faunística, así como las relaciones tróficas entre las especies, y por ende cómo es la transferencia de energía entre sus componentes. Los isótopos estables han demostrado ser una herramienta muy útil para dilucidar y describir relaciones tróficas. Utilizando las proporciones isotópicas de carbono fue posible distinguir las dos vías de fijación del carbono más comunes en sistemas hidrotermales, el ciclo CBB y el ciclo rTCA. Proporcionalmente, en cuanto a número de especies, en CP y FTP fue dominante el ciclo CBB, mientras que en DA predominó el ciclo rTCA. Ambos ciclos se llevan a cabo de manera eficiente bajo ciertas condiciones, el CBB a  $<20^{\circ}\text{C}$  y el rTCA entre  $20^{\circ}\text{C}$  y  $90^{\circ}\text{C}$ , por lo que los distintos regímenes de temperatura y la composición química de los fluidos juegan un papel fundamental en el establecimiento de distintas especies portadoras de simbioses en cada localidad, y por consiguiente de aquellas que dependen del carbono orgánico producido por estos consumidores primarios. De manera similar a lo que se ha detectado en otros sistemas hidrotermales, cinco gremios tróficos fueron identificados tanto en la Cuenca de Pescadero como en la Dorsal de Alarcón, aunque las especies incluidas en cada grupo difirieron entre localidades. Típicamente se detectó que las especies portadoras de simbioses fueron dominantes en abundancia y biomasa en las tres localidades, constituyendo sustratos biológicos para el establecimiento de otras especies. El segundo grupo con mayor diversidad y abundancia fue el de los bacterívoros, lo cual reflejó la importancia de los consorcios bacterianos en el flujo de energía dentro de estos sistemas. Los depredadores fueron escasos y poco diversos, revelando que esta

estrategia trófica no es una interacción relevante en la definición de la estructura comunitaria de estos ecosistemas. A través del análisis de los valores de  $\delta^{34}\text{S}$  se detectó que la fauna bentónica de CP y de DA asimila sulfuros de origen magmático, mientras que la de FTP incorpora sulfuros biogénicos, lo cual se ve reflejado en sus valores considerablemente más empobrecidos. Con este isótopo también fue posible descartar la presencia de especies metanotróficas, y se pudieron detectar aportes de materia orgánica de origen fotosintético en la fauna abisal. Los valores isotópicos de esta fauna reflejan la incorporación de fuentes quimiosintéticas, comprobando una vez más la exportación de carbono orgánico proveniente de los sistemas hidrotermales hacia el mar profundo circundante. Este estudio representa una línea base sobre la estructura y las relaciones tróficas de la macrofauna bentónica de CP, FTP y DA, que puede ser de gran relevancia para analizar cambios futuros en caso de que se presente alguna perturbación, natural o antropogénica, en estas localidades, considerando que las ventilas hidrotermales son sistemas efímeros y altamente variables en el tiempo. Cambios en las condiciones ambientales como la intensidad y la composición de los fluidos podrían alterar la estructura comunitaria y, por ende, la naturaleza de las interacciones tróficas. La mayoría de estudios de trofodinámica utilizan únicamente valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , no obstante, en este estudio se reveló la importancia del uso complementario del  $\delta^{34}\text{S}$  para obtener información adicional a la proporcionada por los otros dos isótopos. El análisis funcional de estas localidades deja abiertos múltiples cuestionamientos por precisar, tales como la identificación detallada de las fuentes de carbono, nitrógeno y azufre y sus valores isotópicos, la identificación de los productores primarios, el análisis isotópico de eslabones de la trama trófica que no fueron analizados en este estudio, y el potencial descubrimiento de una relación simbiótica entre anémonas actiniarias y bacterias sulfo-oxidantes, nunca antes descrita en estos sistemas.

## 11. REFERENCIAS

- Barron, J.A. y Bukry, D. (2007) Solar forcing of Gulf of California climate during the past 2000 yrs suggested by diatoms and silicoflagellates. *Mar. Micropal.* 62: 115-139.
- Beh, M., Strauss, G., Huber, R., Stetter, K.O., Fuchs, G. (1993) Enzymes of the reductive citric acid cycle in the autothrophic eubacterium *Aquifex pyrophilus* and in the archaeobacterium *Thermoproteus neutrophilus*. *Arch. Microbiol.* 160: 306-311.

- Bell, J.B., Woulds, C., van Oevelen, D. (2017) Hydrothermal activity, functional diversity and chemoautotrophy are major drivers of seafloor carbon cycling, *Sci. Rep.* 7: 12025.
- Bergquist, D.C., Eckner, J.T., Urcuyo, I.A., Cordes, E.E., Hourdez, S., Macko, S.A. y Fisher, C.R. (2007) Using stable isotopes and quantitative community characteristics to determine a local hydrothermal vent food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 330: 49-65.
- Biscoito, M., Segonzac, M., Almeida, A.J., Desbruyères, D., Geistdoerfer, P., Turniseed, M., van Dover, C. (2002) Fishes from the hydrothermal vents and cold-seeps, an update. *Cah. de Biol. Mar.* 43: 359-362.
- Bottrell, S.H., Raiswell, R. (2000) Sulphur isotopes and microbial Sulphur cycling in sediments. En: Riding, R.E., Awramik, S.M. (Eds.) *Microbial Sediments*. Springer, Berlin, Heidelberg. 96-104 pp.
- Bouillon, S., Gillikin, D.P., Connolly, R.M. (2012) Use of stable isotopes to understand food webs and ecosystem functioning in estuaries. En: Wolanski, E., McLusky, D.S. (Eds.), *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. 7: 143-173, Waltham: Academic Press.
- Bourbonnais, A., Lehmann, M.F., Butterfield, D.A., Juniper, S.K. (2012) Subseafloor nitrogen transformations in diffuse hydrothermal vent fluids of the Juan de Fuca Ridge, evidenced by the isotopic composition of nitrate and ammonium. *Geochem. Geophys. Geosy.* 13(1): 1-23.
- Brooks, J.M., Kennicutt, M.C., Fisher, C.R., Macko, S.A., Cole, K., Childress, J.J., Bidigare, R.R. y Vetter, R.D. (1987) Deep-Sea Hydrocarbon Seep Communities: Evidence for Energy and Nutritional Carbon Sources. *Science*. 238: 1138-1142.
- Butterfield, D.A., Jonasson, I.R., Massoth, G J., Feely, R.A., Roe, K.K., Embley, R.E., Holden, J.F., McDuff, R.E., Lilley, M.D. and Delaney, J.R. (1997) Seafloor eruptions and evolution of hydrothermal fluid chemistry. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London A355*: 369-386.
- Campbell, B.J., Stein, J.L., Cary, S.C. (2003) Evidence of chemolithoautotrophy in the bacterial community associated with *Alvinella pompejana*, a hydrothermal vent polychaete. *Appl. Environ. Microbiol.* 69: 5070-5078.
- Campbell, B.J., Engel, A.S., Porter, M.L., Takai, K. (2006) The versatile epsilon-proteobacteria: key players in sulphidic habitats. *Nat. Microbiol. Rev.* 4: 458-468.

- Cary, S.C., Shank, T., Stein, J. (1998) Worms bask in extreme temperatures. *Nature*. 391: 545-546.
- Castillo, P.R., Hawkins, J.W., Lonsdale, P.F., Hilton, D.R., Shaw, A.M. and Glascock, M.D. (2002) Petrology of Alarcon Rise lavas, Gulf of California: nascent intracontinental ocean crust. *Jour. Geophys. Res.-Solid Earth*. 107: 1-15.
- Castro, R., Mascarenhas, A.S., Durazo, R. y Collins, C.A. (2000) Seasonal variation of the temperatura and salinity at the entrance to the Gulf of California. *Cienc. Mar.*. 26: 561-583.
- Chevaldonné, P., Desbruyères, D., Childress, J.J. (1992) Some like in hot- and some even hotter. *Nature*. 359: 593-594.
- Chikaraishi, Y., Ogawa, N.O., Kashiyama, Y., Takano, Y., Suga, H., Tomitani, A., Miyashita, H., Kitazato, H., Ohkouchi, N. (2009) Determination of aquatic food-web structure based on compound-specific nitrogen isotopic composition of amino acids. *Lim. Oceanogr. Methods*. 7: 740-750.
- Clague, D.A., Caress, D.W., Dreyer, B.M., Lusted, L., Paduan, J.B., Portner, R.A., Spelz-Madero, R., Bowles, J.A., Castillo, P.R., Guardado-France, R., et al (2018) Geology of the Alarcón Rise Southern Gulf of California. *Geochem. Geophys.* 19(3): 807–837.
- Clarke, K.R. y Gorley, R.N. (2006) *PRIMER v6: user manual/tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- de la Lanza-Espino, G. y Soto, L.A. (1999) Sedimentary geochemistry of hydrothermal vents in Guaymas Basin, Gulf of California, Mexico. *App. Geochem.* 14: 499-510.
- Conway, N.M., Kennicutt, M.C., Van Dover, C.L. (1994) Stable isotopes in the study of marine chemosynthetic-based ecosystems. *En: Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Scientific, Oxford. 158-186 pp.
- De Busserolles, F., Sarrazin, J, Gauthier, O., Gélinas, Y., Fabri, M.C., Sarradin, P.M., Desbruyères, D. (2009) Are spatial variations in the diets of hydrothermal fauna linked to local environmental conditions? *Deep-Sea Res. II*. 56: 1649-1664.
- Deniro, M.J., Epstein, S. Influence of Diet on the Distribution of Nitrogen Isotopes in Animals, *Geochim. Cosmochim. Ac.* 45: 341-351.
- Desbruyères, D., Segonzac, M. (1997) Handbook of deep-sea hydrothermal vent fauna. Editions IFREMER. Brest, France.

- Dorsey, R.J. y Umhoefer, P.J. (2012) Influence of sediment input and plate-motion obliquity on basin development along an active oblique-divergent plate boundary: Gulf of California and Salton Trough. *En: Busby, C. y Azor, A. (Eds.). Tectonics of Sedimentary Basins: Recent Advances*. Blackwell Publishing. 209-225 pp.
- Dortch, Q. (1990) The interaction between ammonium and nitrate uptake in phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 61(1): 183-201.
- Dugdale, R.C., Wilkerson, F.P., Hogue, V.E., Marchi, A. (2007) The role of ammonium and nitrate in spring bloom development in San Francisco Bay. *Estuarine Coastal Shelf Sci.* 73(1-2): 17-29.
- Erickson, K.L., Macko, S.A., Van Dover, C.L. (2009) Evidence for a chemoautotrophically based food web at inactive hydrothermal vents (Manus Basin). *Deep Sea Res. II.* 56: 1577-1585.
- Fabri, M.C., Bargain, A., Briand, P., Gebruk, A., Fouquet, Y., Morineaux, M., Desbruyères, D. (2011) The hydrothermal vent community of a new deep-sea field, Ashadze-1, 12°58'N on the Mid-Atlantic Ridge. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 91(1): 1-13.
- Fiala-Médioni, A. y Métivier, C. (1986) Ultrastructure of the gill of the hydrothermal vent bivalve *Calymene magnifica*, with a discussion of its nutrition. *Mar. Biol.* 90:215-222.
- Fisher, C.R., Kennicutt, M.C. y Brooks, J.M. (1990) Stable carbon isotopic evidence for carbon limitation in hydrothermal vent vestimentiferans. *Science.* 247: 1094-1096.
- Fisher, C.R., Childress, J.J., Macko, S.A. y Brooks, J.M. (1994) Nutritional interactions in Galapagos Rift. *Mar. Ecol. Prog. Series.* 103: 45-55.
- Flores-Trujillo, J.G., Helenes, J., Herguera, J.C. y Orellana-Cepeda (2009) Palynological record (1483-1994) of *Gymnodium catenatum* in Pescadero Basin, southern Gulf of California, Mexico. *Marine Micropaleontology.* 73: 80-89. *Proceedings B.* 284: 20170817.
- Freytag, J.K., Girguis, P.R., Bergquist, D.C., Andras, J.P., Childress, J.J., Fisher, C.R. (2001) A paradox resolved: sulfide acquisition by roots of seep tubeworms sustains net chemoautotrophy. *Proc. Nat. Acad. Scie.* 98: 13408-134013.
- Fry B., Gest, H., Hayes, J.M. (1983) Sulphur isotopic composition of deep-sea hydrothermal vent animals. *Nature.* 306: 51-52.



- Gebruk, A.V., Southward, E.G., Kennedy, H., Southward, A.J. (2000) Food sources, behavior, and distribution of hydrothermal vent shrimps at the Mid-Atlantic Ridge. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 80: 485-499.
- Goffredi, S. (2010) Indigenous ectosymbiotic bacteria associated with diverse hydrothermal vent invertebrates. *Environ. Microbiol. Rep.* 2: 313-321.
- Goffredi, S.K., Johnson, S., Tunnicliffe, V., Caress, D., Clague, D., Escobar, E. Lunsten, L., Paduan, J.B., Rouse, G., Salcedo, D.L., Soto, L.A., Spelz-Madero, R., Zierenberg, R., Vrijenhoek, R. (2017) Hydrothermal vent field discovered in the southern Gulf of California clarify the role of habitat in augmenting regional diversity. *Proceedings B.* 284: 1-10.
- González-Yajimovich, O., Douglas, R.G. y Gorsline, D.S. (2005) The preserved carbonate record in Holocene sediments of the Alfonso and Pescadero basins, Gulf of California, México. *Proc. of the Geol. Assoc.* 116: 315-330.
- Grassle, J.F. (1982) The biology of hydrothermal vents: a short summary of recent findings. *Mar. Tech. Soc. Jour.* 16: 33-38.
- Grassle, J.F. (1985) Hydrothermal vent animals: distribution and biology. *Science.* 229: 713-717.
- Grassle, J.F. (1986) The Ecology of Deep-Sea Hydrothermal Vent Communities. *Adv. Mar. Biol.* 23: 301-362.
- Hessler, R.R y Kaharl V.A., (1995). The deep-sea hydrothermal vent community: An overview. *En: Seafloor Hydrothermal Systems: Physical, Chemical, Biological, and Geological Interactions.* En: S.E. Humphris, R.A. Zierenberg, L.S. Mullineaux, and R.E. Thomson, (Eds.), American Geophysical Union Monograph Series 91, Washington, DC. 72-84 pp.
- Hessler, R.R., Smithey, W.M. y Keller, C.H. (1985) Spatial and temporal variation of giant clams, tubeworms and mussels at seep-sea hydrothermal vents. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 6: 465-474.
- Hügler, M. y Sievert, S.M. (2011) Beyond the Calvin Cycle: Autotrophic carbon fixation in the ocean. *Ann. Rev. Mar. Sci. Palo Alto: Annual Reviews.* 261-289.
- Hügler, M., Wirsen, C.O., Fuchs, G., Taylor, C.D., Sievert, S.M. (2005) Evidence for autotrophic CO<sub>2</sub> fixation via the reductive tricarboxylic acid cycle by members of the epsilon subdivision of proteobacteria. *J. Bacteriol.* 187: 3020-3027.

- Jannasch, H.W. y Mottl, M.J. (1985) Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents. *Science*. 229: 717-725.
- Johnson, K.S., Childress, J.J., y Beehler, C.L. (1988a) Short term temperature variability in the Rose Garden hydrothermal vent field. *Deep-Sea Res.* 35: 1711-1722.
- Julian, D., Gail, F., Wood, E., Arp, A.J., Fisher, C.R. (1999) Roots as a site of hydrogen sulfide uptake in the hydrocarbon seep vestimentiferan *Lamellibrachia* sp. *J. Exp. Biol.* 202: 2245-2257.
- Kamada, E., Sakai, H., Kishima, N. (1980) Experimental study of sulfur isotope Exchange between  $\text{SO}_4^{2-}$  -  $\text{H}_2\text{S}$  (aqueous) at 400°C and 1000 bars water pressure. *Papers of the Institute for Thermal Spring Research, Okayama University.* 50: 1-15.
- Karl, D.M. (Ed) (1995) *The Microbiology of Deep sea Hydrothermal Vents.* CRC Press, Inc., New York.
- Kelley, D.S., Karson, J.A., Blackman, D.K., Früh-Green, G., Gee, J., Butterfield, D.A., Lilley, M.D., Olson, E.J., Schrenk, M.O., Roe, K.R.. (2001) An off-axis hydrothermal vent field near the Mid-Atlantic Ridge at 30° N. *Nature.* 412: 145-149.
- Kennicutt, M.C., Burke, R.A. (1995) Stable isotopes: clues to biological cycling of elements at hydrothermal vents. En: Karl, D.M. (Ed.). *Microbiology of Deep-Sea Hydrothermal Vents.* 275-287 pp.
- Kessler, J.D., Reeburgh, W.S., Valentine, D.L., Kinnaman, F.S., Peltzer, E.T., Brewer, P.G., Southon, J., Tyler, S.C. A survey of methane isotope abundance ( $\text{C}^{14}$ ,  $\text{C}^{13}$ ,  $\text{H}_2$ ) from five nearshore marine basins that reveals unusual radiocarbon levels in subsurface waters. *J. Geophys. Res.* 113:C12021.
- Kim, E.S., Sakai, H., Hashimoto, J., Yanagisawa, F., Ohta, S. (1989) Sulfur isotopic ratios of hydrothermal vent-animals at Ogasawara Arc and Mid-Okinawa Trough – evidence for microbial origin of hydrogen sulfide at low-temperature submarine hydrothermal area. *Geochem. J.* 23: 195-208.
- Lalli, C.M., Parsons, T.R. (1997) *Biological Oceanography, an Introduction.* Second Edition. Elsevier. 314 pp.
- Lam, P., Cowen, J.P., Jones, R.D. (2004), Autotrophic ammonia oxidation in a deep-sea hydrothermal plume, *FEMS Microbiol. Ecol.* 47(2): 191-206.

- Lelièvre, Y., Sarrazin, J., Marticorena, J., Schaal, G., Day, T., Legendre, P., Hourdez, S., Matabos, M. (2018) Biodiversity and trophic ecology of hydrothermal vent fauna associated with tubeworm assemblages on the Juan de Fuca Ridge. *Biogeosciences*. 15: 2629-2647.
- Lee, R.W., Childress, J.J. (1994) Assimilation of inorganic nitrogen by marine invertebrates and their chemoautotrophic and methanotrophic symbionts. *Appl. Environ. Microbiol.* 60(6): 1852-1858.
- Lee, R.W., Childress, J.J. (1996) Inorganic N assimilation and ammonium pools in a Deep-sea mussel containing methanotrophic endosymbionts. *Biol. Bull.* 190: 373-384.
- Levesque, C., Juniper, S.K., Marcus, J. (2003) Food resource partitioning and competition among alvinellid polychaetes of Juan de Fuca Ridge hydrothermal vents. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 246: 173-182.
- Levin, L.A., Mendoza, G.F., Konotchick, T., Lee, R. (2009) Macrobenthos community structure and trophic relationships within active and inactive Pacific hydrothermal sediments. *Deep Sea Res. Part II Top Stud. Oceanogr.* 56: 1632-1648.
- Lizarralde, D., Axen, G.J., Brown, H.E., Fletcher, J.M., González-Fernández, A., Harding, A.J., Holbrook, W.S., Kent, G.M., Paramo, P., Sutherland, F. y Unhoefer, P.J. (2007) Variation in styles of rifting in the Gulf of California. *Nature*. 448(7152): 466-469.
- Lluch-Cota, S.E., Aragón-Noriega, E.A., Arreguín-Sánchez, F., Auriol-Gamboa, D., Bautista-Romero, J.J., Brusca, R.C., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M.E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Hernández, H., Kahru, M., Lavín, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D.B., López-Martínez, J., Marinone, S.G., Nevárez-Martínez, M.O., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Parés-Sierra, A., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C.A., Schwartzlose, R.A. y Sierra-Beltrán, A.P. (2007) The Gulf of California: Review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog. Oceanogr.* 73: 1-26.
- Lonsdale, P.J., Bischoff, J.L., Burns, V.M., Kastner, M. and Sweeney, R.E. (1980) A high-temperature thermal deposit on the seabed at a Gulf of California spreading center. *Earth Planet Sc. Lett.* 49: 4-20.

- MacAvoy, S.E., Fisher, C.R., Carney, R.S., Macko, S.A. (2005) Nutritional associations among fauna at hydrocarbon seep communities in the Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 292: 51-60.
- Markert, S., Arndt, C., Felbeck, H., Becher, D., Sievert, S. M., Hügler, M., Albrecht, D., Robidart, J., Bench, S., Feldman, R.A., Hecker, M., Schweder, T. (2007). Physiological proteomics of the uncultured endosymbiont of *Riftia pachyptila*. *Science* 315(5809): 247-250.
- McCutchan, J.H., Lewis, W.M., Kendall, C. y McGrath, C.C. (2003) variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*. 102: 378-390.
- Mehta, M. P., Baross, J.A. (2006) Nitrogen fixation at 92°C by a hydrothermal vent archaeon. *Science*. 314: 1783-1786.
- Mekhtiyeva, V.L., Pankiva, R.G., Gavrillov, Y. (1976) Distributions and isotopic compositions of forms of sulfur in water animals and plants. *Geo. Chem. Int.* 13(5): 82-87.
- Michener, R.H., Kaufman, L. (2007) Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. *En: Michener, R.H., Lathja, K. (Eds.). Stable isotopes in ecology and environmental science. Second Edition. Singapore: Blackwell Publishing: 238-282 pp.*
- Middelburg, J.J. (2014) Stable isotopes dissect aquatic food webs from the top to the bottom. *Biogeosciences*. 11: 2357-2371.
- Minagawa, M., Wada, E. Stepwise Enrichment of N-15 Along Food-Chains – further Evidence and the Relation between DeltaN-15 and Animal Age. *Geochim. Cosmochim. Ac.* 48: 1135-1140.
- Mizota, C., Yamanaka, T. (2003) Strategic adaptation of a deep-sea, chemosynthesis-based animal community: an evaluation based on soft body part carbon, nitrogen, and sulfur isotopic signatures. *Jap. Jour. Benth.* 58, 56–69.
- Muller, E.M., Fine, M., Ritchie, K.B. (2016) The stable microbiome of inter and sub-tidal anemone species under increasing pCO<sub>2</sub>. *Nature Scientific Reports*. 6:37387.
- Nakagawa, S., Takai, K. (2008) Deep-sea vent chemoautotrophs: diversity, biochemistry, and ecological significance. *FEMS Microbiol. Ecol.* 65: 1-14.
- Nava-Sánchez, E.H., Gorsline, D.S. y Molina-Cruz, A. (2001) The Baja California península borderland; structural and sedimentological characteristics. *En: Halfar, J. (Ed.). American*

*Geophysical Union, 1998 fall meeting; session on Sedimentation and tectonics along a rift basin margin; the Gulf of California. Sed. Geol.* 144: 63-82.

- Nelson, D.C., Fisher, C.R. (1995) Chemoautotrophic and methanotrophic endosymbiotic bacteria at vents and seeps. En: Karl, D.M. (Ed.). *Microbiology of Deep-Sea Hydrothermal Vents*. 125-167 pp.
- Paduan, J.H., Zierenberg, R., Clague, D.A., Spelz-Madero, R., Caress, D.W., Troni, G., Thomas, H., Glessner, J., Lilley, M.D., Lorenson, T., Lupton, J., Neumann, F., Santa Rosa-del Río, M., Wheat, C.G. (2018) Discovery of hydrothermal vent fields on Alarcón Rise and in Southern Pescadero Basin, Gulf of California. *Geochem. Geophys. Geosys.* 19: 1-32.
- Page, H.M., Fisher, C.R., Childress, J.J. (1990) Role of filter-feeding in the nutritional biology of a deep-sea mussel with methanotrophic symbionts. *Mar. Biol.* 104: 251-257.
- Paull, C.K., Ussler III, W., Peltzer, E.T., Brewer, P.G., Keaten, R., Mitts, P.J., Nealon, J.W., Greinert, J., Herguera, J.C., Perez, M.E. (2007) Authigenic carbon entombed in methane-soaked sediments from the northeastern transform margin of the Guaymas Basin, Gulf of California. *Deep-Sea Res. II.* 54(2007): 1240-1267.
- Pearson, A., Seewald, J.S., Eglington, T.I. (2005) Bacterial incorporation or relict carbon in the hydrothermal environment of Guaymas Basin. *Geochem. et Cosmochem.* 69(23): 5477-5486.
- Peterson, B.J., Fry, B. (1987) Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293-320.
- Podowski, E.L., Moore, T.S., Zelnio, K.A., Luther, G.W.III, Fisher, C.R. (2009) Distribution of diffuse flow megafauna in two sites on the Eastern Lau Spreading Center, Tonga. *Deep-Sea Res. I.* 56: 2041-2056.
- Pond, D.W., Segonzac, M., Bell, M.V., Dixon, D.R., Fallick, A.E., Sargent, J.R. (1997) Lipid and lipid carbon stable isotope composition of the hydrothermal vent shrimp *Mirocaris fortunata*: evidence for nutritional dependence on photosynthetically fixed carbon. *Mar. Ecol Prog. Series.* 157:221-231.
- Portail, M., Olu, K., Dubois, S.F., Escobar-Briones, E., Gelin, Y., Menot, L., Sarrazin, J. (2016) Food-Web Complexity in Guaymas Basin Hydrothermal Vents and Cold Seeps. *Plos One.* 11(9): 1-33.

- Post, D.M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic positions: Models, methods, and assumptions. *Ecology*. 83: 703-718.
- Quinn, G.P., Keough, M.J. (2002) *Experimental Design and Data Analysis for Biologists* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Rau, G.H. (1981) Low  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$  in hydrothermal vent animals: Ecological implications. *Nature*. 289: 484-485.
- Reid, W.D.K., Sweeting, C.J., Wingham, B.D., Zwirgmaier, K., Hawkes, J.A., McGill, R.A.R., Linse, K., Polunin, N.V.C. (2013) Spatial Differences in East Scotia Ridge Hydrothermal Ven Food Webs: Influences of Chemistry, Microbiology and Predation on Trophodynamics. *PlosOne*. 8(6): e65553.
- Reysenbach, A.L., Shock, E. (2002) Merging genomes with geochemistry in hydrothermal ecosystems. *Science*. 296: 1077-1082.
- Robinson, J.J., Cavanaugh, C.M. (1995) Expression of form I and form II Rubisco in chemoautotrophic symbioses: Implications for the interpretation of stable carbon isotope values. *Limnol. Oceanogr.* 40(8): 1496-1502.
- Robinson, J., Stein, L., Cavanaugh, C.M. (1998) Cloning and sequencing of a form II ribulose-1-5-biophosphate carboxylase/oxygenase from the bacterial symbiont of the hydrothermal vent tubeworm *Riftia pachyptila*. *J. Bacteriol.*, 180: 1596-1599.
- Roden, G.I. (1958) Oceanographic and Meteorological Aspects of the Gulf of California. *Pacific Sciences*. 13: 21-45.
- Rouse, G.W., Wilson, N.G., Carvajal, J.I. y Vrijenhoek, R. (2016) New deep-sea species of *Xenoturbella* and the position of Xenacoelomorpha. *Nature*. 530: 94-98.
- Rouxel, O., Shanks, W.C., Bach, W., Edwards, K.J. (2008) Integrated Fe- and S-isotope study of seafloor hydrothermal vents at East Pacific Rise 9-10°N. *Chem. Geol.* 252: 214-227.
- Ruelas-Inzunza, J., Soto, L.A. and Páez-Osuna, F. (2003) Heavy-metal accumulation in the hydrothermal vent clam *Vesicomya gigas* from Guaymas basin, Gulf of California. *Deep-Sea Research I*. 50: 757-761.
- Sakai, H., Dickson, F.W. (1978) Experimental determination of the rate and equilibrium fractionation factors of sulfur isotope exchange between sulfate and sulfide in slightly acid solutions at 300°C and 1000 bars. *Earth Planet Sci. Lett.* 39: 151-161.

- Sakai, H., Gamo, T., Endow, K., Ishibashi, J., Yanagisawa, F., Kusakabe, M., Akagi, T., Ishizuka, T., Igarashi, G., Ohta, S. (1987) *Calyptogenia soyoae* colonies on the seabed off Hatsushima, Sagami Bay -A geochemical study with Shinkai 2000-. JAMSTEC Deep-sea Rep. No. 3: 75-90.
- Salas-de León, D.A., Carbajal-Pérez, N., Monreal-Gómez, M.A. y Barrientos-McGregor, G. (2003) Residual circulation and tidal stress in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 108(C10): 3317.
- Sancho, G., Fisher, C.R., Mills, S., Micheli, F., Johnson, G.A., Lenihan, H.S., Peterson, C.H., Mullineaux, L.S. (2005) Selective predation by the zoarcid fish *Thermarces Cerberus* at hydrothermal vents. *Deep Sea Res. I.* 52(2005): 837-844.
- Schmidt, C., Le Bris, N., Gaill, F. (2008) Interactions of deep-sea vent invertebrates with their environment: the case of *Rimicaris exoculata*. *J. Shellfish Res.* 27: 79-90.
- Schoell, M., Hwang, R.J., Simoneit, B.R.T. (1990) Carbon isotope composition of hydrothermal petroleum from Guaymas Basin, Gulf of California. *App. Geochem.* 5: 65-69.
- Sibuet, M., Olu, K. (1998) Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins. *Deep-Sea Res. II.* 45: 517-567.
- Sievert, S., Hügler, M., Taylor, C.D., Wirsén, C.O. (2008) Sulfur oxidation at deep-sea hydrothermal vents. En: *Microbial Sulfur Metabolism* Ed. C. Dahl y C.G. Friedrich. New York, Springer. 238-258 pp.
- Simoneit, B.R.T., Leif, R.N., Sturz, A.A., Sturdivant, A.E. and Gieskes, J.M. (1992) Geochemistry of shallow sediments in Guaymas Basin, Gulf of California: hydrothermal gas and oil migration and effects of mineralogy. *Organic Geochemistry.* 18: 765-784.
- Shanks, W.C., Niemitz, J. (1982) Sulfur isotope studies of hydrothermal anhydrite and pyrite, Deep Sea Drilling project Leg 64, Guaymas Basin, Gulf of California. Initial Rep. *Deep Sea Drill. Proj.* 64, 1137-1142.
- Schuett, C., Doepke, H., Grathoff, A., Gedde, M. (2007) Bacterial aggregates in the tentacles of the sea anemone *Metridium senile*. *Helgol. Mar. Res.* 61, 211–216.
- Soto, L.A. (2009) Stable carbon and nitrogen isotopic signatures of fauna associated with the Deep-sea hydrothermal vent system of Guaymas Basin, Gulf of California. *Deep-Sea Res. II.* 56: 1675-1682.

- Soto, L.A., Escobar, E. y Cifuentes, I. (1996) Further observation of the isotopic composition of megafauna associated with the hydrothermal vents in the Guaymas Basin, Gulf of California, Mexico. *Bridge Newsletter*. 10: 42-44.
- Soto, L.A. y Corona, A. (2007) *Gammaropsis (Podocerosopsis) grasslei* (Amphipoda: Photidae) a new species of commensal amphipod of the deep-water lithodid *Neolithodes diomedea* from the Guaymas Basin, Gulf of California. *Zootaxa*. 1406: 33-39.
- Soto, L.A. y Estradas, A. (2013) La exploración en el mar profundo de ambientes extremos: sistemas hidrotermales. *En: Low, A. y Peters, E.M. (Eds.). La frontera final: el océano profundo*. INECC, México. 105-149 pp.
- Stevens, C.J., Limén, H., Pond, D.W., Gélinas, Y., Juniper, S.K. (2008) Ontogenetic shifts in the trophic ecology of two alvinocaridid shrimp species at hydrothermal vents on the Mariana Arc, western Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 356: 225-237.
- Southward, A.J., Southward, E.C., Spiro, B., Rau, G.H. y Tunnicliffe, V. (1994)  $^{13}\text{C}/^{15}\text{N}$  of organisms from Juan de Fuca Ridge hydrothermal vents: a guide to carbon and food sources. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 74: 265-278.
- Sutherland, F.H. (2006) Continental rifting across the southern Gulf of California. PhD thesis, University of California, San Diego. 173 pp.
- Suzuki, Y., Sasaki, T., Suzuki, M., Nogi, Y., Miwa, T., Takai, K., Nealson, K.H., Horikoshi, K. (2005) Novel chemoautotrophic endosymbiosis between a member of the Epsilonproteobacteria and the hydrothermal-vent gastropod *Alviniconcha* aff. *hessleri*. (Gastropoda: Provannidae) from the Indian Ocean. *Appl. Environ. Microbiol.* 71(9): 5440-5450.
- Takai, K., Campbell, B.J., Cary, S.C., Suzuki, M., Oida, H., Nunoura, T., Hirayama, H., Nakagawa, S., Suzuki, Y., Inagaki, F. y Horikoshi, K. (2005) Enzymatic and genetic characterization of carbon and energy metabolisms by deep-sea hydrothermal chemolithoautotrophic isolates of Epsilonproteobacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 71: 7310-7320.
- Tarasov, V.G., Gebruk, A.V., Mironov, A.N. y Moskalev, L.I. (2005) Deep-sea and shallow-water hydrothermal vent communities: Two different phenomena? *Chem. Geol.* 224: 5-39.
- Tenorio, A. (2013) Variabilidad climática de la región oriental de la Cuenca de Pescadero durante los últimos 1450 años. Tesis de Maestría, ICMYL, UNAM. 63 pp.



- Thurber, A.R., Kröger, K., Neira, C., Wiklund, H., Levin, L.A. (2010) Stable isotope signatures and methane use by New Zealand cold seep benthos. *Marine Geology*. 272(2010): 260-269.
- Tunnicliffe, V. (1991) The biology of hydrothermal vents: ecology and evolution. *Oceanogr. Mar. Biol.* 29: 319–407.
- Van Audenhaege, L., Fariñas-Bermejo, A., Schultz, T. y Van Dover, C.L. (2019) An environmental baseline for food webs at Deep-sea hydrothermal vents in Manus Basin (Papua New Guinea). *Deep-Sea Res. I*. 148: 88-89.
- Van Dover, C.L. y Fry, B. (1989) Stable isotopic compositions of hydrothermal vent organisms. *Mar. Biol.* 102: 257-263.
- Van Dover, C.L. y Fry, B. (1994) Microorganisms as food sources at deep-sea hydrothermal vents. *Limnol. Oceanogr.* 39: 51–57.
- Van Dover, C.L. (2000) *The Ecology of Deep-Sea Hydrothermal Vents*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 424 pp.
- Van Dover, C.L. (2002) Community structure of mussel beds and deep-sea hydrothermal vents. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 230: 137-158.
- Vazquez, C., Tems, C. (2017) Analyzing  $\delta^{13}\text{C}$  in ocean sediment cores from Pescadero Basin, Gulf of California. Póster.
- Vereshchaka, A.L., Vinogradov, G.M., Lein, A.Y., Dalton, S., Dehairs, F. (2000) Carbon and nitrogen isotopic composition of the fauna from the Broken Spur hydrothermal vent field. *Mar. Biol.* 136:11–17.
- Vetter, R.D., Fry, B. (1998) Sulfur contents and sulfur-isotope compositions of thiotrophic symbioses in bivalve molluscs and vestimentiferan worms. *Mar. Biol.* 132: 453-460,
- Von Damn, K.L., Edmond, J.M., Measures, C.J. and Grant, B. (1985) Chemistry of submarine hydrothermal solutions at Guaymas Basin, Gulf of California. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 49: 2221-2237.
- Wada, E., Kadonaga, T., Matsuo, S. (1975)  $^{15}\text{N}$  abundance in nitrogen of naturally occurring substances and global assessment of denitrification from isotopic viewpoint. *Geochem. J.* 9: 139-148.
- Wada, E., Hattori, A. (1976) Natural abundance of  $^{15}\text{N}$  in particulate organic matter in the North Pacific Ocean. *Geochim. Cosmochim. Acta.* 40: 149-251.

- Welhan, J.A., Lupton, J.E. (1987) Light hydrocarbon gases in Guaymas Basin hydrothermal fluids: thermogenic versus abiogenic origin. *AAPG Bull.* 71(2): 215-223.
- Windoffer, R., Giere, O. (1997) Symbiosis of the hydrothermal vent gastropod *Ifremeria nautiliei* (Provannidae) with endobacteria, structural analyses and ecological considerations. *Biol. Bull.* 193: 381-392.
- Yamanaka, T., Shimamura, S., Nagashio, H., Yamagami, S., Onichi, Y., Hyodo, A., Mampuku, M., Mizota, C. (2015) A compilation of the stable isotopic compositions of carbon, nitrogen, and sulfur in soft body parts of animals collected from deep-sea hydrothermal vents and methane seep fields: variations in energy source and importance of subsurface microbial processor in the sediment-hosted systems. En: Ishibashi, J.I., Okino, K., Sunamura, M. (Eds.) *Subseafloor Biosphere Linked to Hydrothermal Systems: TAIGA concept*. Japan, Tokyo: Springer. 105-129 pp.
- Yorisue, T., Inoue, K., Miyake, H., Kojima, S. (2012) Trophic structure of hydrothermal vent communities at Myojin Knoll and Nikko Seamount in the northwestern Pacific: implications for photosynthesis-derived food supply. *Plankton Benthos Res.* 7: 35-40.