



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**ESTUDIO TAXONÓMICO DE LOS REMIPIEDIOS
(CRUSTACEA: REMIPIEDIA) DE LA PENÍNSULA DE
YUCATÁN, MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A:

KAREN LÓPEZ HERNÁNDEZ



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. FERNANDO ALVAREZ NOGUERA**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis no podría haberse concluido sin la ayuda de varias personas que me brindaron su apoyo y conocimiento durante el proceso, por lo cual quiero agradecer a:

Mi asesor, el Dr. Fernando Alvarez Noguera por aceptarme como alumna y tesista, por confiar en mí e incluirme en este proyecto. Por la paciencia y apoyo, por la disposición que siempre tuvo para responder mis dudas y ayudarme a crecer, así como todo el conocimiento que me aportó durante el proceso. Muchas gracias.

Gracias a la M. en C. Gema Yolanda Armendáriz, por ser una pieza fundamental en la realización de esta tesis. Por la paciencia, empeño y tiempo que invirtió en mí. Por su excelente labor como docente, por ser mi profesora, por su disposición a ayudarme, enseñarme y alentarme a ser mejor durante todo este camino. Gracias por todo.

Al Dr. José Luis Villalobos Hiriart por su disposición a ayudarme en cualquier cosa que necesité, por transmitirme su pasión y conocimientos por los crustáceos.

A la Dra. Margarita Ojeda Carrasco por sus observaciones y comentarios que ayudaron a enriquecer este trabajo. Por estar al pendiente de los avances del mismo.

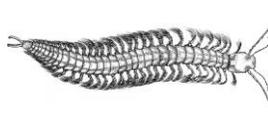
A la Dra. Marcia María Ramírez Sánchez por ser una excelente profesora, por aceptar contribuir a este trabajo, por aportar de sus conocimientos que ayudaron a pulir el mismo.

Al M. en C. José Luis Bortolini Rosales por su paciencia y disposición a ayudarme a mejorar esta tesis, por todas las sugerencias y por estar siempre al pendiente.

Al M. en C. Mario Martínez Mayén, por la disposición que tuvo para ayudarme a mejorar este trabajo, por aportar de su vasto conocimiento para que se terminara de la mejor forma y por mantenerse al pendiente.

Agradezco el financiamiento que tuvo este estudio a través de los proyectos 2013-10655 y 2018-044-1 del programa Texas A&M - CONACYT Collaborative Research Grant Program otorgados a Thomas M. Iliffe y Fernando Alvarez; y a los proyectos PAPIIT IN208519 (DGAPA-UNAM) y CONACYT Ciencia Básica A1-S-32846 otorgados a Fernando Álvarez.

A todas las personas que participaron en la toma de muestras, Dr. Fernando Alvarez Noguera, Dr. José Luis Villalobos, M. en C. Brenda Durán, Biol. Ivonne Trejo, Biol. Olinka Cortés, M. en C. Sergio A. Benítez. A los buzos, Arturo Mora, Michel Vazquez, Petra Kovac.



A la M. en C. María Berenit Mendoza Garfias, quien me asesoró para utilizar y capturar fotografías en el microscopio electrónico de barrido del Laboratorio de microscopía y fotografía de la biodiversidad I del IBUNAM.

A la Biól. Susana Guzmán Gómez, quien me asesoró para utilizar y capturar fotografías en el microscopio estereoscópico multifocal del Laboratorio de microscopía y fotografía de la biodiversidad II del IBUNAM.

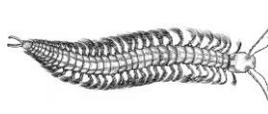
A mi amigo Rodrigo Giles, por realizar la ilustración del remipedio de pie de página, por su disposición a ayudarme siempre y por todas las risas que me regaló.

A mis amigos y compañeros de laboratorio (CNCR), Liz, Areli, Nadin, Rodri, Rubén y Alfredo, por ser unas increíbles personas, por su gran amistad, apoyo y por los momentos que pasamos realizando la tesis, en la carrera, y en la vida. A Brenda Durán, Ivonne Trejo y Sergio Benítez por su disposición a ayudarme y compartirme su conocimiento sobre las cuevas.

A mis amigas de la facultad, Carolina, Daniela, María, y Eyi, por sus consejos, por hacer la carrera mucho más feliz, por estar desde el principio y por seguir en mi vida. A Minerva y Aura por su amistad incondicional, por su apoyo, por todas las alegrías, por alentarme a ser mejor y por estar para mí incluso en los peores momentos, gracias por aportarme tanto.

A mis amigos de la vida por siempre estar para mí y estar al pendiente de mis avances académicos, Manuel, Alejandro, Daniela, Zahira, Salvador y Mauricio. A Oswaldo por alentarme a ser mejor, por apoyarme en todo, enseñarme y alegrarme los días, por ser parte de la familia que elegí.

Y por último, estoy infinitamente agradecida con mi familia: Mamá, papá, Bren, Liz, y Gus pues sin ellos no lo habría podido lograr. Gracias por estar para mí siempre, por lo que me han enseñado. Gracias mamá por todo lo que me has dado desde siempre, por apoyarme, cuidarme, por estar siempre que te necesito a pesar de las circunstancias, por impulsarme a ser mejor, por ser una increíble persona. Gracias papá, sin ti no sería y tendría lo que tengo, gracias por todo lo que has trabajado por mí, por apoyarme, por el cariño y estar al pendiente de todo. Papás luchones, los admiro y los amo. Gracias Bren y Liz, no imagino mi vida sin ustedes, gracias por estar y acompañarme en las travesuras, gracias por escucharme y apoyarme a pesar de las maldades, a las dos las admiro mucho y las amo. A mi Gus por ser mi compañero de vida. Los amaré siempre.



ÍNDICE

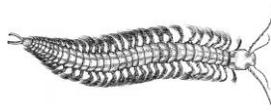
RESUMEN.....	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN.....	1
Sistemas anquihalinos	1
Fauna anquihalina	2
Características morfológicas de la clase Remipedia.....	9
Tipo de alimentación de la clase Remipedia.....	14
Distribución mundial de la clase Remipedia	16
Los remipedios de la península de Yucatán	17
JUSTIFICACIÓN.....	19
ANTECEDENTES.....	20
OBJETIVOS	22
Objetivo general.....	22
Objetivos particulares	22
ÁREA DE ESTUDIO	23
Características de la península de Yucatán.....	23
Geología de la península de Yucatán	24
El impacto de Chicxulub.....	26
MATERIAL Y MÉTODO.....	28
Revisión de la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.....	28
Trabajo en campo	29
RESULTADOS.....	35
I. Ejemplares de la clase Remipedia depositados en la CNCR.....	35
II. Análisis de tallas	37
III. Taxonomía de las especies.....	39
IV. Comparación morfológica entre las especies	52
V. Registro fotográfico de <i>Xibalbanus tulumensis</i>	57
VI. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN PARA LAS ESPECIES DEL GÉNERO <i>Xibalbanus</i>	63
LITERATURA CITADA	71



RESUMEN

Los primeros especímenes de la clase Remipedia Yager, 1981, del subphylum Pancrustacea, se recolectaron en un sistema de cuevas anquihalinas en la isla de Gran Bahama en 1979. Dos años después de su descubrimiento, se erigió una nueva clase para abarcar este grupo único de crustáceos cavernícolas. En México está presente el género *Xibalbanus* y las tres especies distribuidas en el país son endémicas y se encuentran amenazadas por actividades turísticas y de desarrollo urbano en la región de la península de Yucatán. Tanto las características ecológicas como las características morfológicas específicas de cada especie de remipedios que se distribuyen en México han sido poco estudiadas, las cuales son, *Xibalbanus tulumensis*, *X. fuchscockburni* y *X. cozumelensis*. De éste género hay otro representante en Belice: *Xibalbanus cokei* que también se incluye en la revisión. Sólo se cuenta con la descripción original de cada una de ellas, siendo la más completa la realizada para *Xibalbanus cozumelensis*, por lo que es necesario conocer a detalle a las tres especies descritas para el género y así comprender su taxonomía. En este trabajo se revisaron los organismos de la clase Remipedia depositados en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología, UNAM, los cuales provienen de una serie de proyectos que se realizaron durante los años 2013 al 2015; con el objetivo de conocer la carcinofauna anquihalina de la península de Yucatán. Se realizó un catálogo fotográfico, se hicieron esquemas de las estructuras taxonómicas de mayor importancia (antena 1, antena 2, mandíbula, maxila 1, maxila 2, maxilípedos, somita anal y rama caudal), se revisó su distribución, y se generó una clave de identificación taxonómica para las especies del género *Xibalbanus*. Lo anterior se llevó a cabo con la observación a través de microscopía de transmisión de luz y electrónica de barrido del material depositado en la CNCR y con revisión bibliográfica.

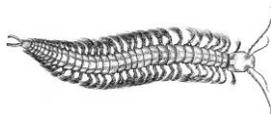
Palabras clave: Anquihalino, crustáceo, morfología, remipedio, taxonomía, Yucatán.



ABSTRACT

The first specimens of the class Remipedia Yager, 1981, from the Subphylum Pancrustacea, were collected in an Anchihaline cave system on the island of Grand Bahama in 1979. Two years after its discovery, a new class was established to encompass this unique group of cave-dwelling crustaceans. In Mexico, genus *Xibalbanus* can be found, the three species of this genus that are distributed in the country are endemic and endangered by tourist activities and urban development in the region of the Yucatan peninsula. Both the ecological and the specific morphological characteristics of each species of remipedios that are distributed in Mexico have been briefly studied, these are, *Xibalbanus tulumensis*, *X. fuchscockburni* and *Xibalbanus cozumelensis*. There is another representative of this genus, *Xibalbanus cokei* distributed in Belize, which is also included in the review. The original description of each of this species is the only resource available, the most complete being the one made for *Xibalbanus cozumelensis*, therefore it is necessary to know in detail the three species described for the genus to understand the taxonomic aspects that are the basis for Future investigations. In this study, the organisms of the Remipedia class deposited in the National Collection of Crustaceans of the Institute of Biology, UNAM, were reviewed, the specimens were collected in a series of projects that were carried out during the years 2013 to 2015, with the aim of identifying the anchihaline carcinofauna of the Yucatan peninsula. A photographic catalog and diagrams of the most important taxonomic structures were made (antenna 1, antenna 2, mandible, maxilla 1, maxilla 2, maxillipeds, anal somite and caudal rami), their distribution was reviewed, and a taxonomic key for the species of the genus *Xibalbanus* was created. This was carried out with observation of the material deposited in the CNCR through light transmission microscopy and scanning electron microscopy and the support of bibliographic resources.

Key words: Anchialine, crustacean, morphology, remipede, taxonomy, Yucatán.

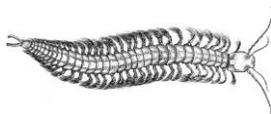


INTRODUCCIÓN

Sistemas anquihalinos

El término anquihalino hace referencia a una zona de encuentro subterráneo e interacción de las aguas dulces epicontinentales y las marinas saladas, el cual se lleva a cabo en cuevas o galerías sumergidas (Alvarez *et al.*, 2000). Bishop *et al.* (2015), definieron anquihalino como “un estuario subterráneo con influencia de mareas ubicado dentro de los terrenos cársticos y volcánicos creviculares y cavernosos que se extiende tierra adentro hasta el límite de la penetración del agua de mar”. Las cuevas anquihalinas se presentan principalmente en islas oceánicas y penínsulas, en regiones tropicales a subtropicales de todo el mundo. Sin embargo, la mayor concentración de éstas se encuentra en el Caribe y el Atlántico occidental, especialmente en el archipiélago de las Bahamas y en la península de Yucatán en México. Aunque la mayoría de las cuevas anquihalinas se forman por disolución del sustrato calizo, también se pueden encontrar en sustrato volcánico (basalto) como tubos de lava sumergidos, por ejemplo, en las Islas Canarias y Hawaii, o como grietas tectónicas, en las Islas Galápagos e Islandia (Iliffe y Álvarez, 2018).

Las cuevas anquihalinas más largas del mundo se encuentran a lo largo de la costa caribeña de la península de Yucatán, donde las entradas a dichas cuevas se conocen localmente como "cenotes". En esta región, se han explorado y estudiado más de 1,300 km de pasajes de cuevas sumergidas. Dos de los más largos, son el sistema Sac Actun con 347 km y el sistema Ox Bel Ha con 270 km (QRSS, 2020). Existen cuevas submarinas similares en las Bahamas y Belice, conocidas como "agujeros azules". Si bien muchos agujeros azules se forman por disolución de la roca caliza, algunos ocurren en línea recta y se cree que se originan a través de fallas de asentamiento, que son fracturas lineales que se originan a partir de la pérdida de masa por cambios glacio-eustáticos y tensiones gravitacionales, y luego se agrandan por disolución cárstica a lo largo del margen de aguas poco profundas (Iliffe y Álvarez, 2018).



El término "cenote" es derivado de un vocablo maya y denota una cámara, más o menos abierta al exterior, que tiene agua de forma permanente. Los tipos clásicos de cenote son: 1) cenotes cántaro (también llamados en maya ch'e'n), en los que la abertura al exterior es pequeña en relación con el diámetro del embalse; 2) cenotes cilíndricos (propiedades ts'onot), de paredes verticales, donde la abertura equivale al diámetro del cuerpo de agua; 3) cenotes aguada (ak'al che'), que consisten de grandes cavidades con aguas fangosas que conducen a charcas someras estacionales que contienen agua únicamente durante la temporada de lluvias; y 4) cenote tipo grutas (Aaktun), en los que existe un pasaje lateral que desciende a una cámara con agua (Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

En la península de Yucatán, a lo largo de cientos de kilómetros de galerías sumergidas se presenta una "lucha" entre el agua dulce del continente proveniente de la precipitación que se dirige hacia el mar, impulsada por la gravedad, y el agua marina que asciende a través de los mismos conductos, impulsada por las mareas y los fuertes vientos de tormenta. A causa de su densidad, el agua dulce continental es más ligera que el agua salada marina, y por ello la primera se desplaza por encima de la segunda, a manera de una lente, haciendo que el río subterráneo fluya en su porción superior hacia el mar y en la inferior hacia el interior del continente. Entre el agua dulce y el agua marina se puede reconocer una capa en donde la salinidad cambia rápidamente con la profundidad, y en esta interfaz que se denomina haloclina puede llegar a ser tan marcado el cambio, que prácticamente no se presenta una mezcla entre ambas capas de agua (Fig. 1). Por medio de complejos mecanismos físicos y químicos, la haloclina disuelve la roca caliza que es la gran matriz que conforma las cuevas, ampliando y alargando los ductos del sistema anquihalino (Álvarez *et al.*, 2000).

Fauna anquihalina

Una amplia variedad de invertebrados y vertebrados han invadido y colonizado los hábitats de los sistemas anquihalinos, especializándose para vivir en el agua dulce o en la capa de



agua marina. Solo pocas especies se encuentran tanto por encima como por debajo de la haloclina, aunque esto varía según el gradiente de salinidad entre las capas (Ilfie y Álvarez, 2018).

Los grupos estigobios que se han registrado en hábitats anquihalinos incluyen protistas, esponjas, quetognatos, anélidos, moluscos, crustáceos, ácaros, equinodermos y peces. Por otra parte, cnidarios, ctenóforos, nemátodos, equiuros e insectos, también se han recolectado en ambientes anquihalinos pero se consideran como sucesos accidentales. El grupo más diversificado en hábitats anquihalinos es el de los crustáceos, con más de 500 especies que representan cuatro clases, 16 órdenes y 57 familias. Los crustáceos son notables porque la radiación en este hábitat ha resultado en la diferenciación de los principales linajes, que se originan tanto de los ancestros de agua dulce como de los marinos (Ilfie y Bishop, 2007).

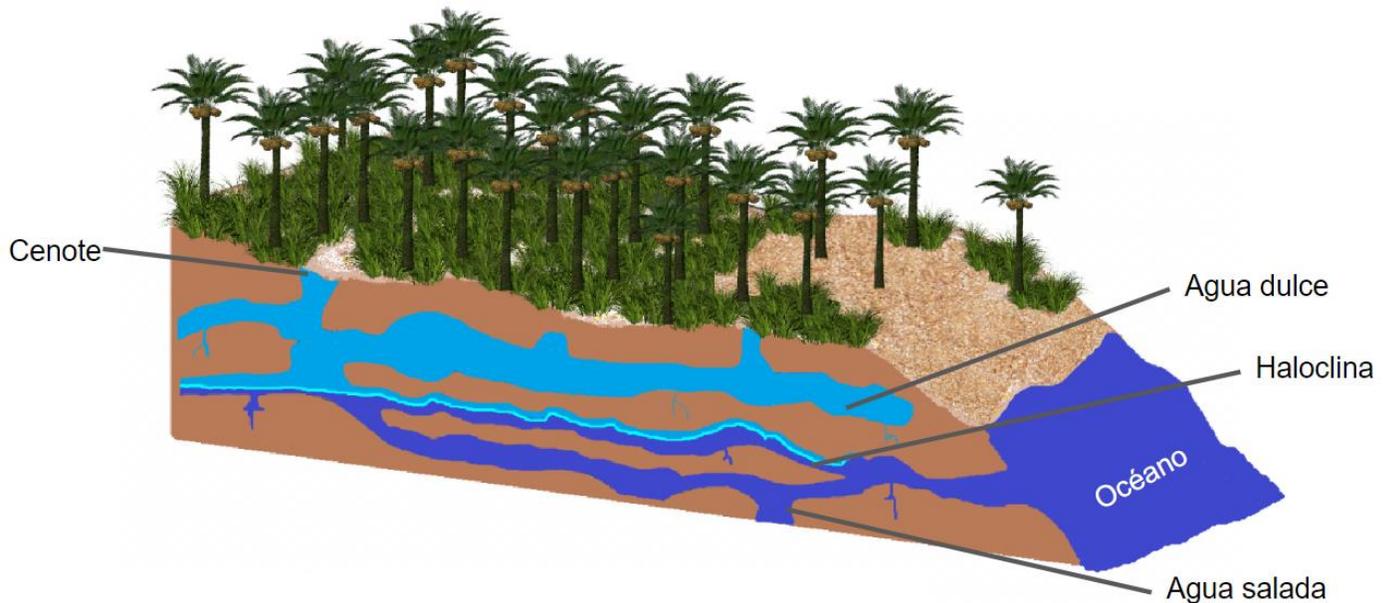
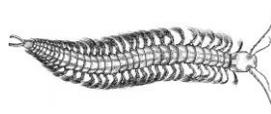


Figura 1. Sistema anquihalino. Se muestra la entrada al sistema por tierra llamado “cenote”, la entrada por el mar, la capa de agua dulce, la capa de agua salada y la haloclina. Autoría propia.



Clase Remipedia

Los primeros especímenes de la clase Remipedia Yager, 1981, se recolectaron de un sistema de cuevas anquihalinas en la isla de Gran Bahama en 1979. Dos años después de su descubrimiento, se erigió una nueva clase para incluir a este grupo único de crustáceos cavernícolas (Yager, 1981).

Actualmente la clase Remipedia está formada por 29 especies, distribuidas en 8 géneros. Todas las especies de Remipedia existentes se conocen a partir de las capas de agua salada hipóxica o totalmente marina de sistemas de cuevas anquihalinas. Como estigobiontes obligados, los remipedios carecen de ojos y de pigmentos fotosensibles, y se encuentran típicamente en poca abundancia dentro de los pasajes de las cuevas. Una excepción notable ocurre en el cenote Crustacea, que se encuentra en la península de Yucatán, donde los buzos de cuevas han reportado una densidad asombrosamente alta de remipedios, contándose por centenares. El tamaño de esta población se ha mantenido relativamente estable desde que se descubrió por primera vez hace más de una década. Esta gran población de remipedios se encuentra en el lado este de la cueva, en la misma sección que un gran número de camarones átyidos de la especie *Typhlatya pearsei* Creaser, 1936, que forman parte de la dieta de los remipedios (Koenemann *et al.*, 2007).

Aquí es necesario poner un título, por ejemplo: Clasificación de lo Remipedios

Clase: Remipedia Yager, 1981

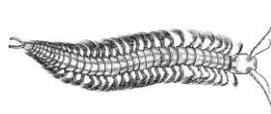
Orden: Nectiopoda Schram, 1986

Familia: Cryptocorynetidae Hoenemann, Neiber, Humphreys, Iliffe, Li,
Schram y Koenemann, 2013

Género: *Cryptocorynetes* Yager, 1987

C. haptodiscus Yager, 1987

C. elmorei Hazerli, Koenemann, e Iliffe, 2010



C. longulus Wolleemann, Koenemann e Iliffe, 2007

Género: *Angirasu* Hoenemann, Neiber, Humphreys, Iliffe, Li,
Schram y Koenemann, 2013

A. benjamini Yager, 1987

A. parabenjamini Koenemann, Iliffe, y van der
Ham, 2003

Género: *Kaloketos* Koenemann, Iliffe y Yager, 2004

K. pilosus Koenemann, Iliffe y Yager, 2004

Familia: Godzillidae Schram, Yager y Emerson, 1986

Género: *Godzillus* Schram, Yager y Emerson, 1986

G. robustus Schram, Yager y Emerson, 1986

G. fuchsi Gonzalez, Singpiel y Schlanger, 2013

Género: *Godzilliognomus* Yager, 1986

G. frondosus Yager, 1989

G. schrami Iliffe, Otten y Koenemann, 2010

Familia: Kumongidae Hoenemann, Neiber, Humphreys, Iliffe, Li,
Schram y Koenemann, 2013

Género: *Kumonga* Hoenemann, Neiber, Humphreys, Iliffe, Li,
Schram y Koenemann, 2013

K. exleyi Yager y Humphreys, 1996

Familia: Micropacteridae Koenemann, Iliffe y Van der Hamm, 2007

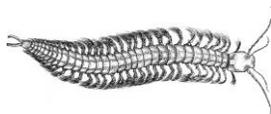
Género: *Micropacter* Koenemann, Iliffe y Van der Hamm, 2007

M. yagerae Koenemann, Iliffe y Van der Hamm, 2006

Familia: Morlockiidae García-Valdecasas, 1984

Género: *Morlockia* García-Valdecasas, 1984

M. ondinae García-Valdecasas, 1984



M. atlantida Koenemann, Bloechl, Martinez, Iliffe, Hoenemann y Oromí, 2009

M. emersoni Lorentzen, Koenemann e Iliffe, 2007

M. williamsi Hartke, Koenemann y Yager, 2011

? "S". *gironensis* Yager, 1994

Familia: Pleomothridae Yager, 1989

Género: *Pleomothra* Yager, 1989

P. apletocheles Yager, 1989

P. fragilis Koenemann, Ziegler e Iliffe, 2008

Familia: Speleonectidae Yager, 1981

Género: *Speleonectes* Yager, 1981

S. lucayensis Yager, 1981

S. kakuki Daenekas, Iliffe, Yager y Koenemann, 2009

S. minnisi Koenemann, Iliffe, van der Ham, 2003

Género: *Lasionectes* Yager y Schram, 1986

L. entrichoma Yager y Schram, 1986

Familia: **Xibalbanidae**

Género: *Xibalbanus* Olesen, Meland, Glenner, van Hengstum e Iliffe, 2017

X. tulumensis Yager, 1987

X. fuchscockburni Neiber, Hansen, Iliffe, Gonzalez y Koenemann, 2012

X. cozumelensis Olesen, Meland, Glenner, van Hengstum e Iliffe, 2017

X. cokei Yager, 2013

Familia incierta y género incierto:

? "S". *epilimnius* Yager y Carpenter, 1999



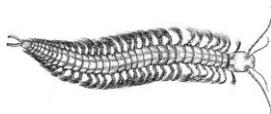
?"S". *tanumekes* Koenemann, Iliffe y van der Ham, 2003

La única especie de remipedio conocida que se encuentra en una cueva con agua totalmente marina es *Speleonectes kakuki* Daenekas *et al.*, 2009. Otra excepción al perfil ecológico general es *Speleonectes epilimnius* Yager y Carpenter, 1999, que se encuentra en las aguas superficiales altamente oxigenadas de una cueva de la isla de San Salvador, Bahamas (Carpenter, 1999). Los remipedios viven generalmente en rangos de salinidad de 18 a 35 ppm y temperatura entre los 22 a 26 °C.

Los remipedios, son los únicos crustáceos que se conoce que producen veneno y que pueden inyectarlo de forma controlada. Este consiste en un cóctel de varias sustancias que incluyen una diversidad de enzimas y una probable neurotoxina paralizante muy similar a la descrita en el veneno de las arañas de los géneros *Pireneitega* y *Agelena*, las cuales presentan agatoxinas (von Reumont *et al.*, 2013).

Todos los remipedios existentes vivos conocidos son hermafroditas. El sistema reproductivo femenino termina en los poros genitales, en los protópodos del séptimo par de apéndices del tronco, mientras que el complejo de gonopóros masculinos se localizan en los protópodos del decimocuarto par. Se ha sugerido repetidamente que los remipedios son hermafroditas simultáneos. Sin embargo, dado que el modo de reproducción en Nectiopoda es aún completamente desconocido, no hay evidencia empírica directa para apoyar esta suposición. Las observaciones de comportamiento *in situ* e *in vivo* parecen apuntar hacia un modo de fertilización externa. Las larvas que se han observado son lecitotróficas y de vida libre (Koenemann e Iliffe, 2013).

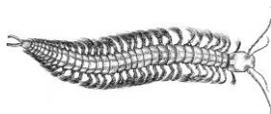
El único estudio hasta ahora sobre distintos estadios larvales de los remipedios lo realizó Koenemann *et al.* (2007). Las muestras se encontraban en cuevas anquihalinas de la isla Abaco, Bahamas. Obtuvieron cinco estadios larvales, los describieron morfológicamente y por su estado de desarrollo se sabe que el primero es un orthonauplio, seguido de tres estadios de metanauplio



y por último un estadio post-naupliar. Los autores mencionan que todavía faltan estadios del ciclo de vida por encontrar (Fig. 3).

Fanenbruck *et al.* (2004), analizaron el cerebro de un espécimen de *Godzilliognomus frondosus* en Grand Bahama Island. Concluyeron que, en comparación con el cerebro de otros crustáceos como Branchiopoda y Maxillopoda, el cerebro de *G. frondosus* está bien organizado y diferenciado, por lo que se compara en complejidad con el cerebro de los crustáceos malacostracos y los hexápodos. Un análisis filogenético limitado a la anatomía del cerebro a través de Mandibulata contradice fuertemente la hipótesis prevaleciente de que Remipedia es un grupo de crustáceos basal y ancestral, en su lugar argumentaron a favor de una combinación de remipedios-malacostracos-hexápodos.

En un estudio realizado por Ertas *et al.* (2013), se obtuvo la secuencia de hemocianina en *Xibalbanus tulumensis*, fue la primera prueba de la presencia de este tipo de proteína respiratoria en un taxón crustáceo no malacostraco. La hemocianina de *X. tulumensis* consiste en múltiples subunidades distintas, al menos tres (StuHc1-3; Hc, hemocianina), encontrándose que las secuencias son más similares a las hemocianinas de los hexápodos. Los análisis filogenéticos mostraron que las subunidades de hemocianina de *X. tulumensis* StuHc1 y StuHc3 se asocian con las subunidades de hemocianina de hexápodos de tipo 1, mientras que StuHc2 se asocia con las subunidades de tipo 2 de los hexápodos. Juntas, las hemocianinas de remipedios y hexápodos se encuentran en la posición del grupo hermano de las hemocianinas de los malacostracos. Las hemocianinas no proporcionan ninguna indicación de una relación cercana entre Myriapoda y Hexapoda, pero son compatibles con Pancrustacea (Crustacea y Hexapoda). Sus resultados sugieren que los crustáceos son parafiléticos y que Hexapoda pudo haber evolucionado a partir de un ancestro similar a Remipedia, por lo que este taxón ocupa una posición clave para comprender la evolución de los hexápodos.



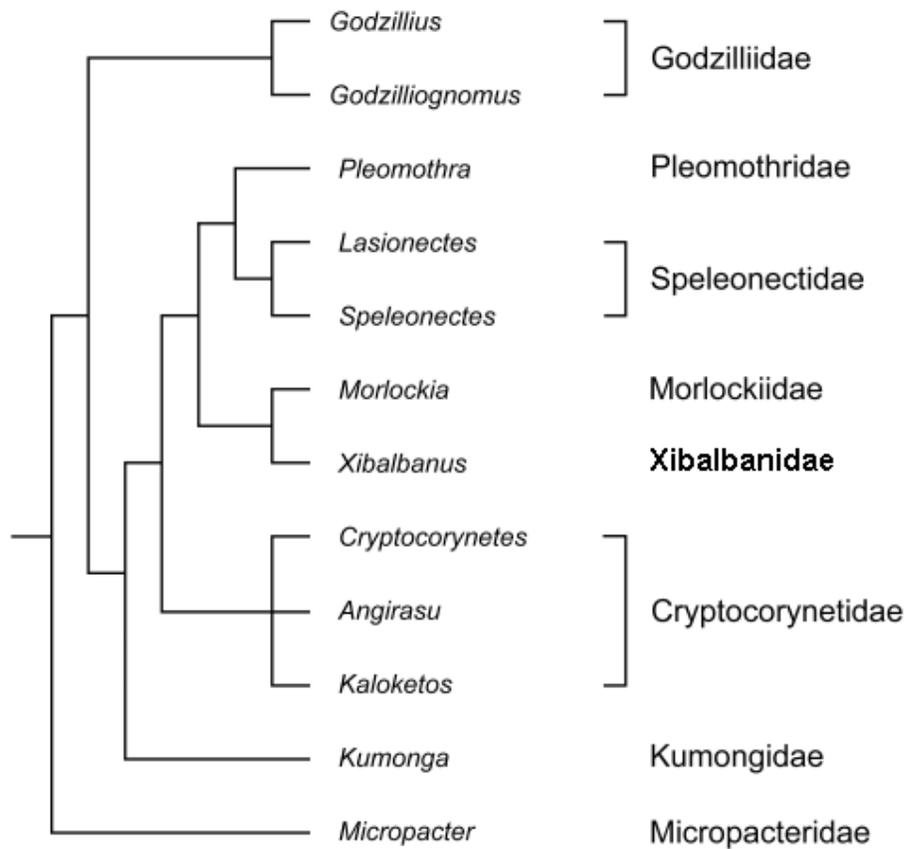


Figura 2. Familias y géneros incluidos en la clase Remipedia. Tomado y modificado de Hoenemann *et al.* (2013).

Características morfológicas de la clase Remipedia

Los remipedios presentan un cuerpo alargado divididos en dos tagmas: cefalón y tronco, sin caparazón (Fig. 4). La primera somita del tronco está fusionada al cefalón, con apéndices en forma de maxilípedos. El cefalón está recubierto por un escudo dorsal, con procesos preantenuales pareados. Anténulas y antenas birrámeas (Fig. 5), labrum bien desarrollado, mandíbulas carentes de palpos. Tres pares de piezas bucales post-mandibulares como apéndices prensiles, unirrámeos, incluyendo maxilípedos (Fig. 6). Tronco uniforme, compuesto de al menos 15 a 16 somitas, cada uno equipado con un par de apéndices birrámeos natatorios en



forma de paleta. El protópodo de las somitas lleva dos ramas, un exópodo de tres segmentos y un endópodo con cuatro segmentos. El endópodo es generalmente un poco más corto que el exópodo (Koenemann e Iliffe, 2013). La somita terminal porta el ano y ramas caudales (Koenemann e Iliffe, 2013). Debido al tronco homónimo, los remipedios fueron considerados inicialmente como crustáceos "primitivos" (Koenemann *et al.*, 2013).

El número máximo de somitas del tronco en especímenes adultos muestra un grado de variabilidad considerable tanto inter como intraespecíficamente. Las especies más grandes, que miden desde 20 hasta 45 mm, tienen entre 20 y 40 somitas en el tronco. Estudios recientes sugieren que no hay un límite superior fijo de la longitud del cuerpo ni del número de somitas en el tronco en la gran mayoría de las especies de remipedios, y que ambas características parecen aumentar con la edad del organismo (Koenemann *et al.* 2006; 2007; 2009).

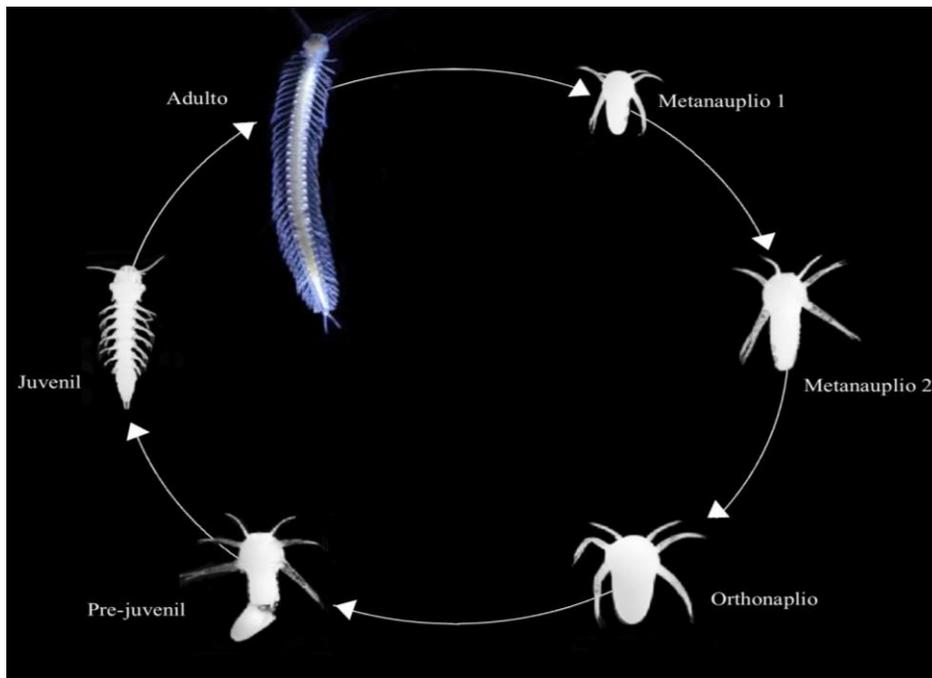


Figura 3. Ciclo de vida de los remipedios.



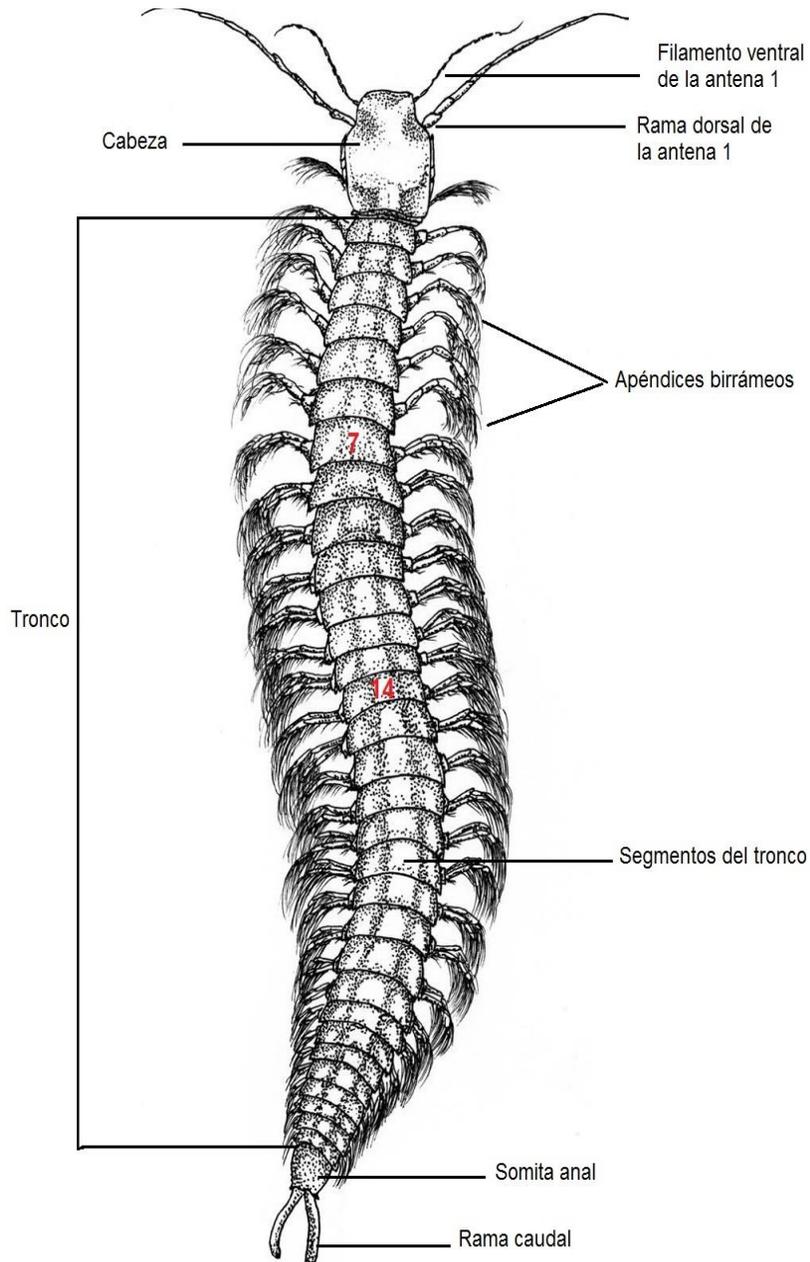
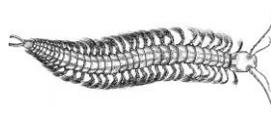


Figura 4. Morfología de un remipedio en vista dorsal. Se muestran las somitas del tronco numeradas y resaltadas. En la somita 7 se encuentran los poros femeninos y en la somita 14 los poros masculinos. Esquema por Oscar Rodrigo Giles Pérez.



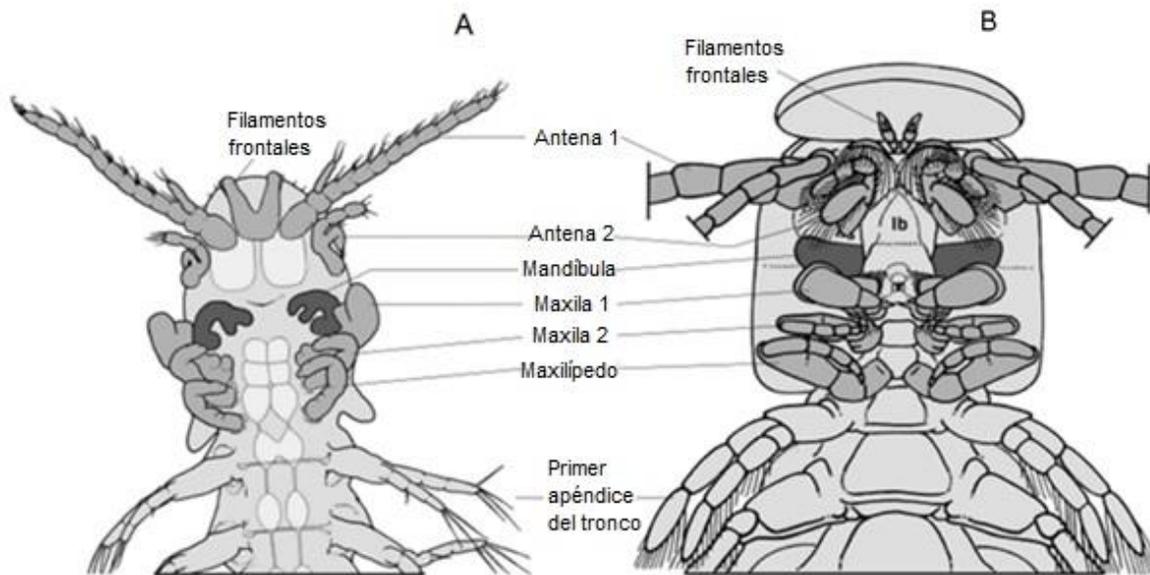
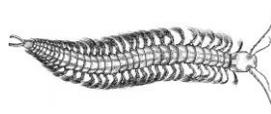


Figura 5. Regiones de la cabeza con apéndices cefálicos de los remipedios (vista ventral). A) pre-juvenil de *Pleomothra aplocheles*, con miembros cefálicos en desarrollo, B) apéndices cefálicos en un organismo adulto. lb-Labrum. Tomado y modificado de Koenemann e Iliffe (2013).

Las antenas 1 (Fig. 5A) consisten en un protópodo basal ("pedúnculo") que se compone de dos segmentos fusionados indistintamente y dos ramas de longitud variable, a estas se les llama ramas dorsales y flagelos ventrales. El número de segmentos en cada rama son caracteres diagnósticos relativamente confiables (Koenemann e Iliffe, 2013).

Las antenas 2 (Fig. 5B) son relativamente pequeñas, birrámeas, aparentemente no están asociadas con ninguna función sensorial. La articulación distal del protópodo de dos segmentos tiene un exópodo no dividido con forma de colgajo y un endópodo con tres segmentos. Todos los segmentos de antenas están equipados con setas largas y plumosas, dispuestas en filas simples o dobles a lo largo de sus márgenes medial y/o lateral. El endópodo se dobla lateralmente, arqueando la parte proximal del exópodo para que todo el apéndice se convierta en una estructura compacta, similar a un abanico (Koenemann e Iliffe, 2013).



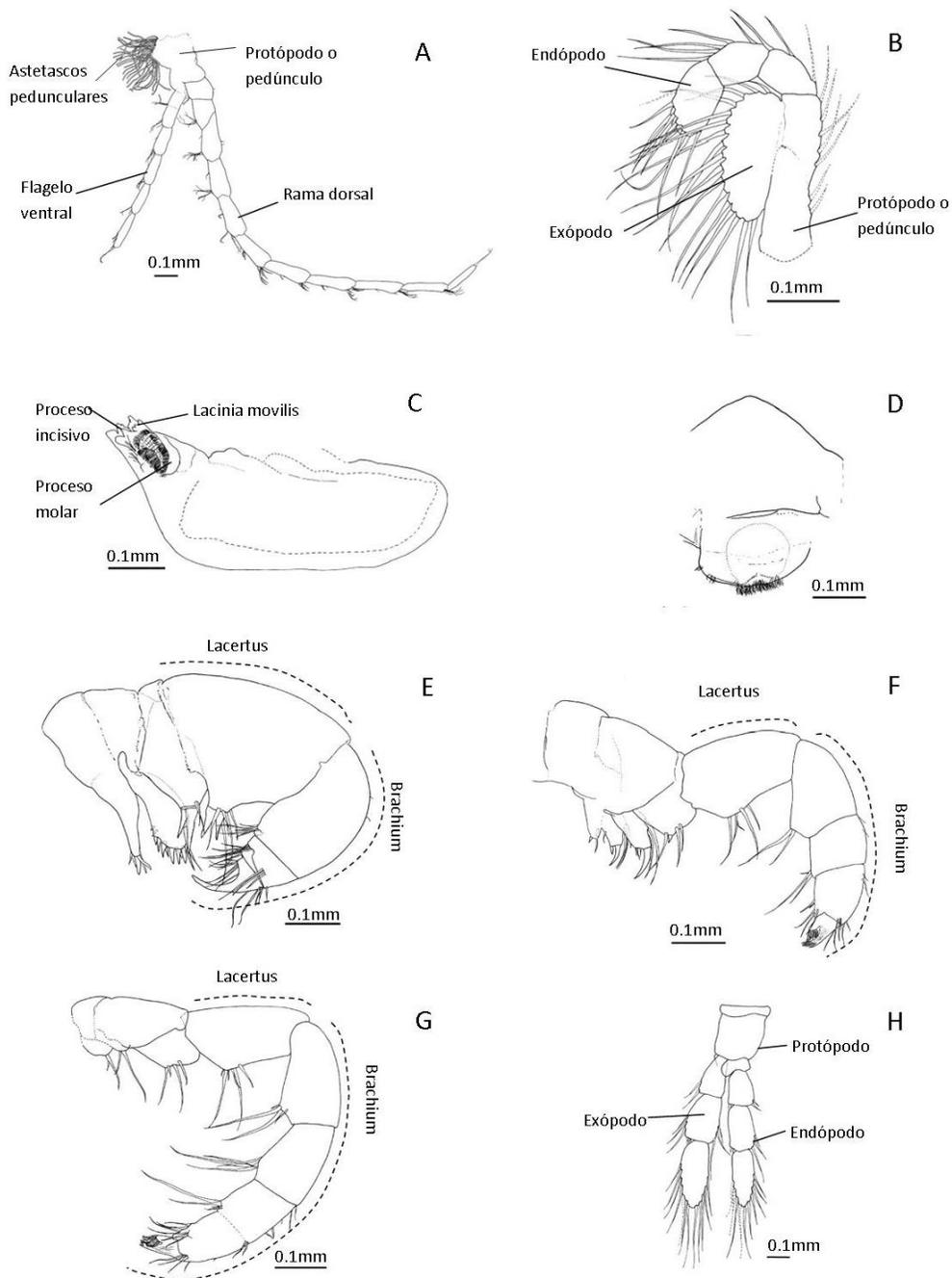
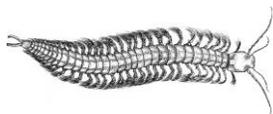


Figura 6. Apéndices de la clase Remipedia: A) antena 1, B) antena 2, C) mandíbula, D) *labrum*, E) maxila 1, F) maxila 2, G) maxilípodo, H) apéndice del tronco. Tomado y modificado de Neiber *et al.* (2012).

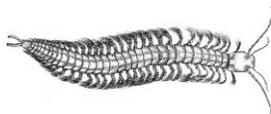


Felgenhauer *et al.* (1992), describieron los filamentos frontales en *Xibalbanus tulumensis* (Yager, 1987) como estructuras inervadas que no están asociadas con ningún músculo. En la actualidad, no se sabe si los filamentos frontales representan un carácter autapomórfico en remipedios, o si son homólogos a las estructuras cefálicas sensoriales en otros grupos de crustáceos, por ejemplo, el órgano frontal en ostrácodos, o el complejo de filamento frontal en larvas de percebe (Koenemann e Iliffe, 2013).

Tipo de alimentación de la clase Remipedia

Se conoce que estos crustáceos son carroñeros y los principales depredadores en los ecosistemas que habitan, pero existe evidencia de que probablemente también se alimentan de detritus (Koenemann *et al.*, 2007). Dentro de la haloclina, se alimentan aparentemente de camarones del género *Typhlatya* (Schram, 1986) y complementan su dieta con materia orgánica obtenida por quimiosíntesis (Pohlman, 2002), estando en los niveles altos de la trama alimentaria (Fig. 7).

Koenemann y colaboradores (2007), observaron que un remipedio puede atacar a un mysido o una artemia. Cada ataque ocurrió espontáneamente, sin ningún comportamiento preparatorio notable. Fue iniciado por un "salto" explosivo hacia la presa. Presumiblemente también atacó con las maxilas 1 para inyectar veneno. Durante la parte inicial del ataque, que duró de uno a dos minutos, todo el tronco del remipedio estaba enrollado alrededor de la presa. En las siguientes dos a tres horas, el remipedio nadaba sobre su espalda, manipulando a la presa hasta que fue completamente ingerida.



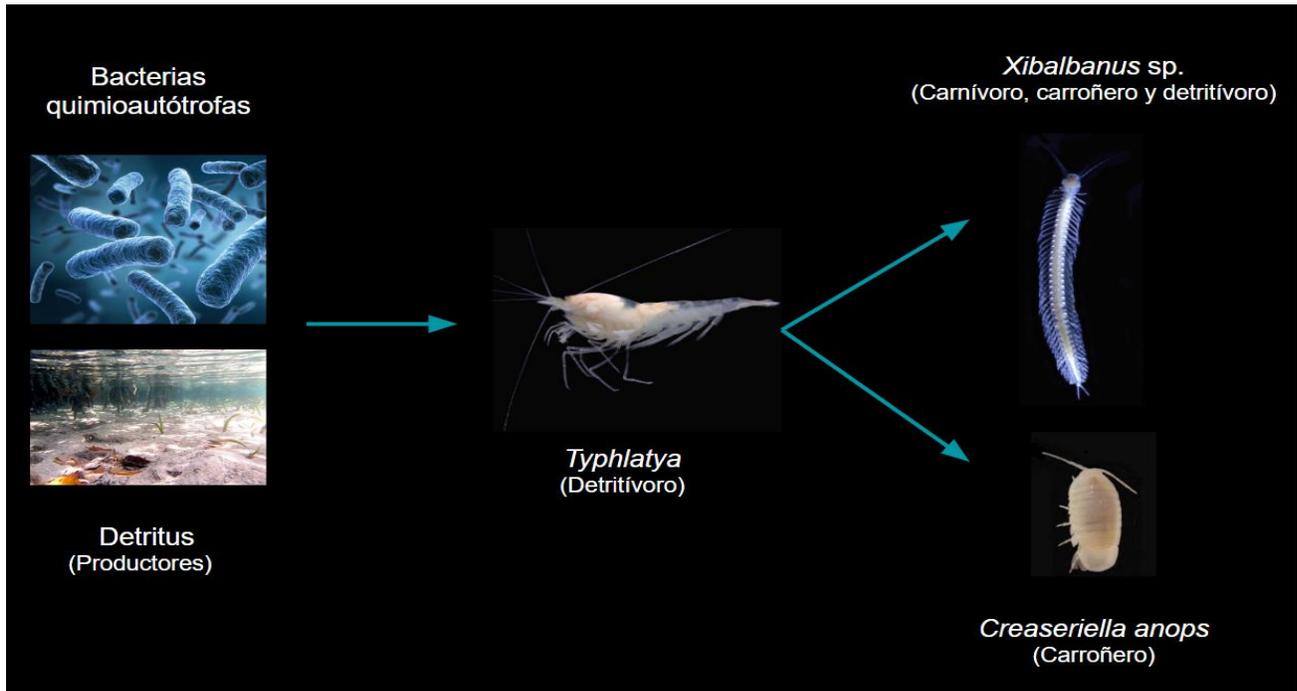
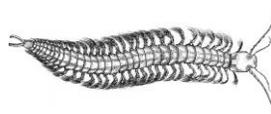


Figura 7. Cadena trófica en los sistemas anquihalinos, en la que se propone a los remipedios como depredadores tope.

Koenemann y colaboradores (2007), también observaron que aunque los remipedios generalmente se consideran carnívoros obligados, la mayor parte del tiempo, los posibles organismos presa aparentemente son ignorados por completo. Sin embargo, el movimiento incesante de las extremidades del tronco y el alto nivel de movimiento activo requieren un suministro constante de energía.

Basado en el hecho de que las antenas están moviéndose incesantemente durante la natación, Koenemann *et al.* (2007), sugirieron que filtrar partículas de la columna de agua podía ser un método importante para la alimentación en la clase Remipedia. Carpenter (1999), llegó a una conclusión similar, propuso que las antenas 2 (Fig. 5B) se usan para peinar detritos y plancton de los estetascos pedunculares de las antenas y moverlas hacia el *atrium oris*. También es concebible que el movimiento de las antenas dirijan una corriente ascendente de agua y partículas, producida por el movimiento metacrónico de las extremidades del tronco, hacia la boca (Neiber *et al.*, 2012).



Distribución mundial de la clase Remipedia

Los remipedios exhiben una distribución geográfica disyunta (Fig. 8). Actualmente se han registrado 29 especies, en 12 géneros y ocho familias. La mayor abundancia y diversidad se encuentra en la región del Gran Caribe, incluidas las Bahamas, península de Yucatán, Cuba, República Dominicana, e Islas Turcas y Caicos. Como centro de la diversificación, las Bahamas y las Islas Turcas y Caicos tienen tres familias endémicas según la sistemática actualmente aceptada del grupo: 1) Godzilliidae, compuesta de dos géneros y cuatro especies *Godzillius robustus* Schram *et al.*, 1986; *Godzillius fuchsi* González *et al.*, 2013, *Godzilliognomus frondosus* Yager, 1989; *Godzilliognomus schrami* Iliffe *et al.*, 2010; 2) la familia Pleomothridae con un género y dos especies *Pleomothra apletocheles* Yager, 1989; y *Pleomothra fragilis* Koenemann *et al.*, 2008; y 3) la familia monotípica Micropacteridae con la especie *Micropacter yagerae* Koenemann *et al.*, 2007 de las islas Turcas y Caicos.

Dentro de la familia Speleonectidae, se encuentran dos géneros y tres especies: 1) *Speleonectes* Yager, 1981 (*S. kakuki* Daenekas, Yager, Iliffe and Koenemann, 2009; *S. lucayensis* Yager, 1981; *S. minnsi* Koenemann, Iliffe y van der Ham, 2003) tiene una distribución anfi-atlántica, con especies de la zona del Caribe y especies de Lanzarote (Islas Canarias) en el Atlántico oriental; y 2) *Lasionectes* Yager y Schram, 1986 con *Lasionectes entrichoma* Yager y Schram, 1986, en las Bahamas.

La familia monotípica Kumongidae, con *Kumonga* Hoenemman *et al.*, 2013, tiene a la especie *K. exeliyi* Yager y Humphreys, 1996 de Bundera Sinkhole en Australia occidental. La familia Morlockiidae cuenta con un género, *Morlokia* García-Valdecasas, 1984 y cuatro especies: *M. ondinae*, *M. atlantida*, *M. emersoni*, *M. williamsi* Hoenemann *et al.* (2013) agregaron como probable miembro de esta familia a *Speleonectes gironensis* Yager, 1994.



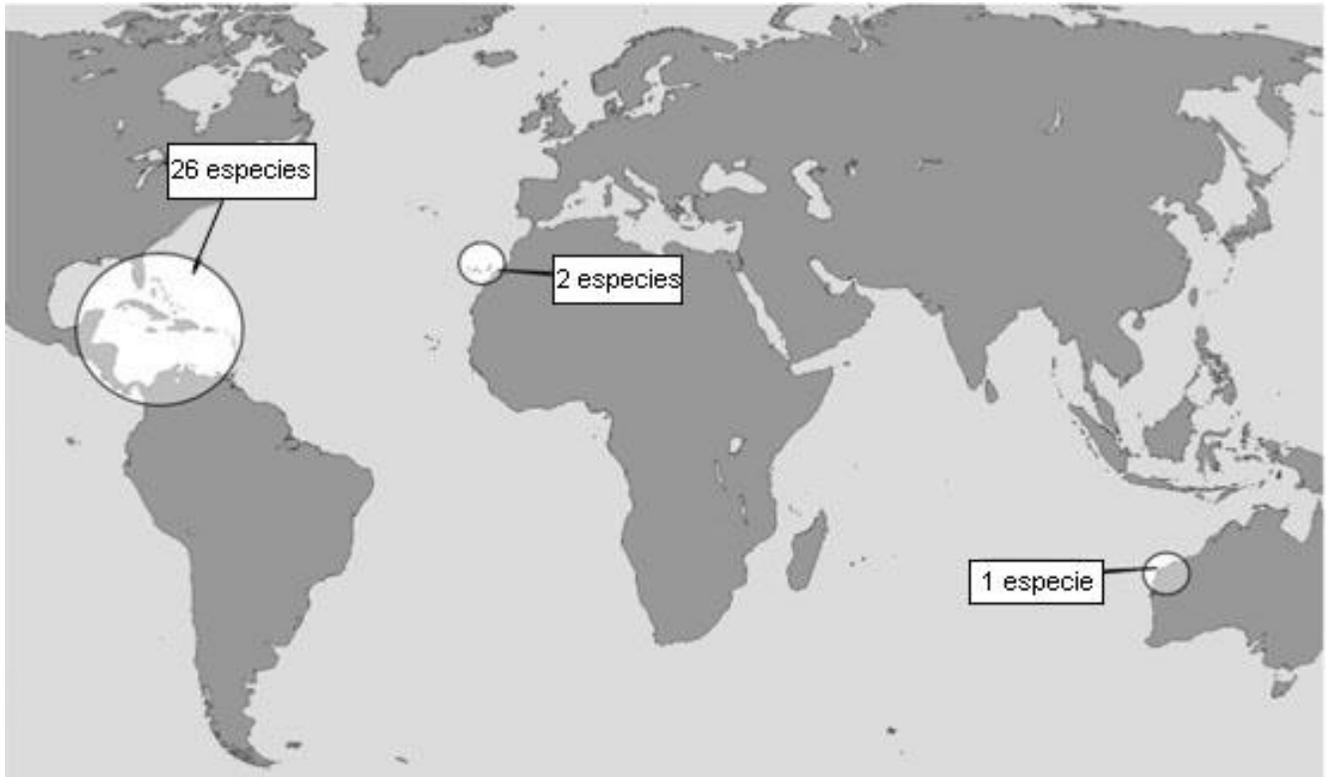
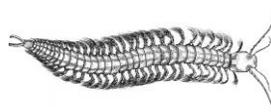


Figura 8. Distribución global de la clase Remipedia. Tomado y modificado de Hoenemann *et al.* (2013).

La familia Cryptocorynetidae cuenta con tres géneros y seis especies. Los géneros *Cryptocorynetes* Yager, 1987, y *Angirasu* Hoenemman *et al.*, 2013, se conocen de las Islas Bahamas, mientras que el género monotípico *Kaloketos* Koenemann *et al.* (2004) ocurre en las Islas Turcas y Caicos. La familia Xibalbanidae está representada por el género *Xibalbanus* Hoenemman *et al.* (2013) y cuatro especies distribuidas en el Gran Caribe.

Los remipedios de la península de Yucatán

Xibalbanus tulumensis (Yager, 1987) fue el primer remipedio descrito en la península de Yucatán. Se describió a partir de ejemplares recolectados en el Cenote “Carwash” cerca de Tulum, Quintana Roo, México.



Neiber *et al.* (2012), describieron una nueva especie de una sección recientemente descubierta del sistema de cuevas anquihalinas del Cenote Crustacea, situada en la costa noreste de la península de Yucatán. *Xibalbanus fuchscockburni* la segunda especie de remipedio de la costa caribeña de México. El análisis de los adultos muestra que son relativamente pequeños y delgados, con longitudes de cuerpo entre 12 y 16 mm, y hasta 35 segmentos en el tronco. La nueva especie se puede distinguir morfológicamente de *X. tulumensis* por los apéndices escasamente setosos, el flagelo ventral de la antena 1 compuesto por 5–6 segmentos, y 10–12 denticulos en las maxilas y maxilípedos. El estado de *Xibalbanus fuchscockburni*, como una nueva especie, se validó mediante una comparación de las secuencias de la subunidad I del citocromo C-oxidasa (COI).

Olesen *et al.* (2017), describieron a *Xibalbanus cozumelensis*, el primer remipedio registrado para Cozumel, morfológicamente similar a *Xibalbanus tulumensis* (Yager, 1987) de la península de Yucatán, pero las dos especies están separadas genéticamente (COI) en 10% una de la otra.

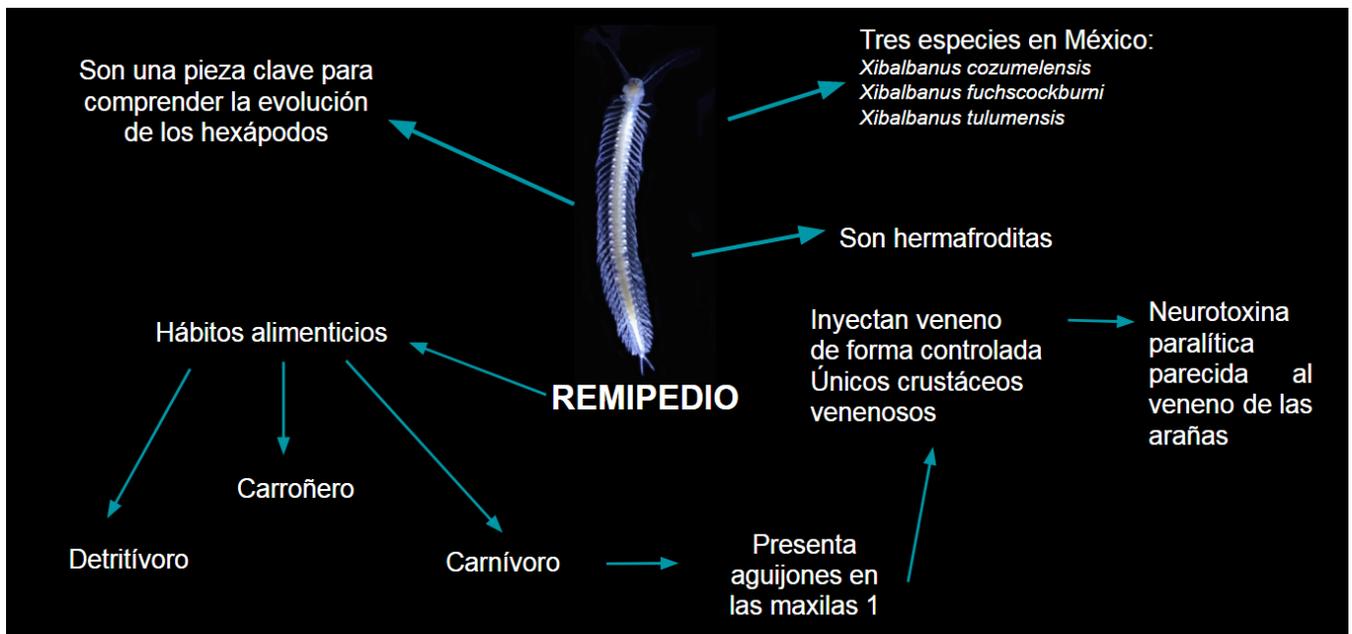
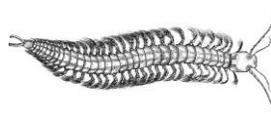
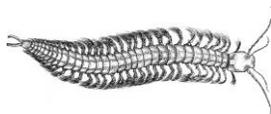


Figura 9. Diagrama de flujo de las características más importantes de los remipedios.



JUSTIFICACIÓN

Es importante conocer a la fauna anquihalina para entender el funcionamiento del sistema y los procesos que en él se llevan a cabo, en este trabajo se intenta conocer más sobre la taxonomía de los representantes del género *Xibalbanus* de la clase Remipedia. Tanto las características ecológicas como las características morfológicas específicas de las especies de remipedios que se distribuye en México han sido poco estudiadas, solo se cuenta con la descripción original de cada una de las especies, por lo que es necesario conocer a detalle a las tres especies descritas de éste género distribuidas en el país y así establecer las bases taxonómicas que sirvan para estudios futuros de este grupo de crustáceos.



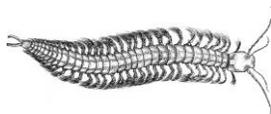
ANTECEDENTES

Existen distintos estudios sobre la distribución, taxonomía, comportamiento, desarrollo y morfología interna a nivel de especie o género en la clase Remipedia. Yager (1987), describió morfológicamente a la primera especie de remipedio para México, *Xibalbanus tulumensis*, perteneciente al cenote “Carwash” en Quintana Roo, México. Éste presenta una rama caudal larga, alrededor de tres veces más largo que la somita anal. El segmento tres de la maxila 1 con espinas robustas y terminando en una espina delgada.

Neiber *et al.* (2012), analizaron organismos recolectados en el cenote “Crustacea”, tanto morfológica como molecularmente, mediante la comparación de secuencias en la subunidad I del citocromo c oxidasa (COI), con esto, se determinó una nueva especie, *Xibalbanus fuchscockburni*, la segunda especie de remipedio de la costa caribeña de México. Las muestras adultas eran relativamente pequeñas y delgadas, con longitudes de cuerpo entre 12 y 16 mm, y hasta 35 segmentos de tronco.

Hoemann *et al.* (2013), hicieron una revisión de la clase Remipedia. Realizaron un análisis filogenético, generaron secuencias de tres marcadores moleculares diferentes, 16S rRNA (16S), histona 3 (H3) y la subunidad I de citocromo c oxidasa (COI). Los análisis incluyeron secuencias de 20 de las 27 especies actuales de la clase Remipedia, más cuatro especies aún no descritas. Descubrieron varias inconsistencias con la clasificación taxonómica actual de Remipedia. La familia Godzilliidae y los géneros *Speleonectes* y *Lasioneetes* son polifiléticos, mientras que *Speleonectidae* emerge como un grupo parafilético. Se erigieron tres nuevas familias (Kumongidae, Pleomothridae y Cryptocorynetidae), así como tres nuevos géneros (*Kumonga*, *Angirasu* y *Xibalbanus*). La familia Morlockiidae y el género *Morlockia* se eliminaron de la sinonimia y regresaron a un estado separado.

Yager (2013), describió *Xibalbanus cokei*, la primera especie descrita para una cueva sumergida de la parte continental de Belice y la tercera especie descrita para la península de Yucatán. *Xibalbanus cokei* se puede distinguir de *X. tulumensis* y *X. fuchscockburni* por el

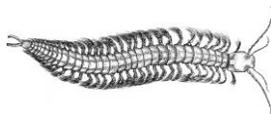


número de segmentos de antena 1, el número de cerdas en los exópodos de la antena 2, las espinas en el segmento 2 de la maxila 1 y la longitud de la somita anal con respecto a la rama caudal.

Benitez (2014), realizó un estudio sobre la variación en la estructura y composición de la fauna anquihalina del sistema Ox Bel Ha de la península de Yucatán, a través de un gradiente de distancia de la zona litoral. Registrando la presencia de *Xibalbanus tulumensis* solo en la parte de agua marina.

Cortés (2017), realizó un estudio en el que describió la composición del zooplancton, analizando la diversidad y abundancia de tres capas de agua definidas para cuatro cenotes del sistema Ox Bel Ha de la península de Yucatán, registrando un individuo de *Xibalbanus tulumensis*, en el cenote Odyssey, en agua salada.

Olesen *et al.* (2017), describieron, ilustraron y compararon, morfológica y molecularmente (COI y 16S) a la primera especie de remipedio recolectada en la Isla de Cozumel. La nueva especie se denominó *Xibalbanus cozumelensis*. Un análisis filogenético (bayesiano) de las poblaciones de los remipedios de la península de Yucatán basadas en COI y 16S colocó a *Xibalbanus* como grupo monofilético en la nueva familia Xibalbanidae.



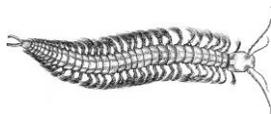
OBJETIVOS

Objetivo general

Realizar un estudio taxonómico de las especies de remipedios de la península de Yucatán.

Objetivos particulares

1. Analizar los organismos de la clase Remipedia depositados en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología, UNAM.
2. Contrastar las descripciones disponibles de las especies del género *Xibalbanus* con los ejemplares disponibles.
3. Realizar esquemas de los caracteres taxonómicos de mayor importancia (antena 1, antena 2, mandíbula, maxila 1, maxila 2, maxilípedos, somita anal y rama caudal) de mayor importancia para el reconocimiento de las especies remipedios analizadas.
4. Revisar la distribución de las especies de remipedios en la península de Yucatán.
5. Generar una clave de identificación taxonómica para las especies del género *Xibalbanus*.



ÁREA DE ESTUDIO

Características de la península de Yucatán

La caliza que conforma la península de Yucatán está en el rango de edad entre el Mioceno a Eoceno en el interior y en los depósitos cercanos a las costas, son del Pleistoceno y Holoceno. A lo largo del litoral oriental de Quintana Roo, donde están algunas de las cuevas de mayor extensión, las rocas superficiales están compuestas de material arrecifal coralino pleistocénico datados en 120,000 años (Back *et al.*, 1986). Hall (1936), examinó las características físicas y químicas de los cenotes más interiores de Yucatán. Encontró que la temperatura del agua osciló entre 21.9 y 28.5 °C con una media de 25.45 °C. La península de Yucatán se encuentra al sur del Trópico de Cáncer, las altas temperaturas, sumadas a la precipitación anual (con su mayor intensidad en verano), dan como resultado un dominio mayoritario del clima cálido subhúmedo.

La península de Yucatán la integran al norte, los estados mexicanos de Yucatán, Quintana Roo y Campeche, y al sur la conforman Belice y el norte de Guatemala. En la península de Yucatán existen tres cuencas hidrológicas principales: 1) cuenca criptorreica (de ríos ocultos), sobre el estado de Yucatán y norte de Quintana Roo; 2) cuenca del río Hondo, al sur de este último; y 3) cuenca de Champotón, en Campeche. Es en la cuenca criptorreica donde se encuentra la mayor parte de los cientos de cenotes de la península. Muchos de ellos se hallan alineados, delatando corrientes subterráneas. La alineación más notoria, el llamado anillo de cenotes se relaciona con el borde del cráter de Chicxulub, estructura enterrada bajo la losa calcárea yucateca; fue dejado por el impacto de un asteroide, coincidente con la extinción de los dinosaurios, hace unos 70 millones de años (Fig. 12) (Schmitter-Soto *et al.*, 2002).

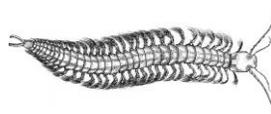


Geología de la península de Yucatán

La península de Yucatán corresponde a la parte que emerge de la plataforma continental de Yucatán, que abarca una extensión de 300,000 km² y que separa al Mar Caribe del Golfo de México. El Bloque Yucatán (Fig. 10), es una placa tectónica única, sin plegamientos, del Paleozoico, cuyo límite es la falla Motagua. Este basamento metamórfico de origen pangéico continental se separa del Bloque Louisiana-Texas al momento de la apertura del Golfo de México; su posición actual data desde finales del Triásico (~ 200 millones de años). Sobre éste basamento se ha acumulado una capa gruesa de sedimentos marinos del Paleozoico Tardío, seguido por sedimentación continental en el Jurásico, que a su vez subyacen a un depósito extenso de evaporitas (rocas sedimentarias formadas a partir de los residuos de antiguos mares o lagos evaporados) que corresponden a una cuenca carbonatada limitada por arrecifes del Cretácico Temprano. Sobre éstas, se encuentran calizas (rocas sedimentarias porosas formadas



Figura 10. Localización del bloque de Yucatán. Tomado de Rosenfeld, 2002.



por carbonatos) depositadas en plataforma durante el Cretácico Tardío; la frontera entre el Cretácico y el Terciario presenta la estructura de impacto Chicxulub. La plataforma de Yucatán, conformada por calizas de periodos del Cretácico (145 a 72 millones de años) al Cenozoico-Cuaternario (65 millones de años al reciente), refleja un gradiente temporal en sentido norte-sur, lo cual indica una emergencia paulatina de la plataforma durante el Plioceno (5.2 a 1.8 millones de años). Esta emergencia paulatina explica la asimetría, que se extiende solamente unos 10 km en el margen del Caribe y hasta 200 km del lado del Golfo de México (Fig. 11) (Beddows *et al.*, 2007).

El tercio norte y la mitad oriental de la península están formados por karst (paisaje propio de terrenos calizos, por el efecto que la disolución del agua tiene sobre ellos) más reciente de planicie, con elevación máxima de 10 m, compuesta por secuencias de capas horizontales de calizas y dolomitas del Terciario Tardío (Plioceno) de la formación Carrillo Puerto, limitada por los depósitos periféricos del Cuaternario. La formación Carrillo Puerto tiene un espesor de entre 163 y 240 m, con la presencia del foraminífero (orden de microfósiles marinos) *Archaias angulatus*, que actualmente se asocia a algas endosimbiontes (que viven en simbiosis con su huésped dentro de sus células) en aguas someras muy claras de plataformas continentales. Los depósitos del Cuaternario están restringidos a una franja periférica angosta a lo largo de la costa. En la costa norte, estos depósitos constan de calizas compuestas por conchas de bivalvos, compactadas densamente. En la costa noreste, los depósitos del Cuaternario son del Pleistoceno y su extensión y tipografía en la costa se interpretan como carbonatos supramareales (formados por encima del nivel de las mareas) que reflejan los movimientos de la línea de costa, lo cual es consistente con la formación de cavidades extensas de la disolución subterránea asociada a la haloclina (capas de agua en donde la salinidad del agua cambia rápidamente con la profundidad) y su profundidad en relación con el nivel del mar en esa época (Beddows *et al.*, 2007).

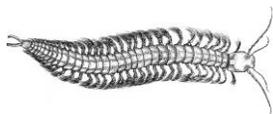




Figura 11. Geología simplificada de los carbonatos de la península de Yucatán. Se muestran las secuencias de depósitos carbonatados más jóvenes (Tomado de Weidie y Back, 1985).

El impacto de Chicxulub

Gran parte de los cenotes se disponen en un «anillo», pero en realidad solo se observa una alineación semicircular en el norte de la península de Yucatán, ya que la parte norte del anillo estaría sumergida en el golfo de México. La alineación semicircular se debe a que el borde del cráter de Chicxulub constituye una zona fracturada con múltiples fallas, que es más propicia al desarrollo de los cenotes por su mayor permeabilidad. El gran interés del anillo de cenotes es que constituye la única evidencia en superficie del cráter (Molina, 2015).

El origen de los cenotes se debe al proceso geomorfológico denominado karst, que consiste en la combinación de los mecanismos de disolución, colapso y construcción de la caliza (Beddows *et al.*, 2007).



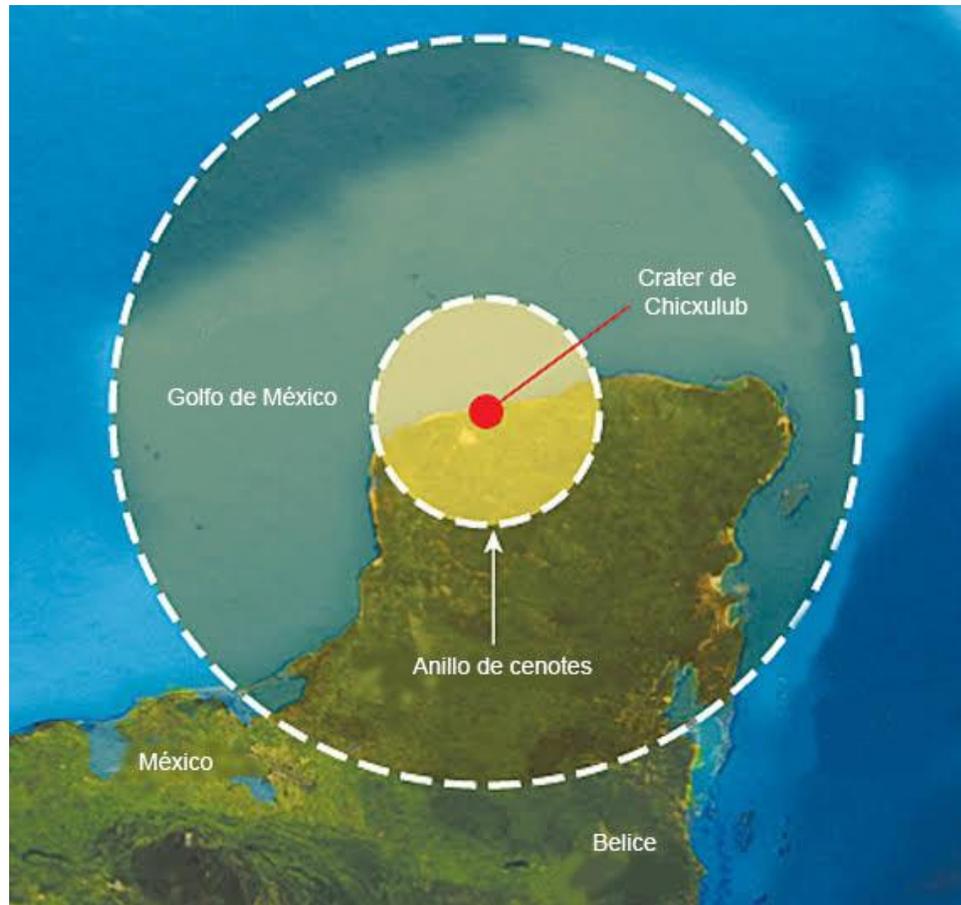
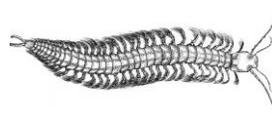


Figura 12. Ubicación del cráter de Chicxulub y el anillo de cenotes en su periferia.



MATERIAL Y MÉTODO

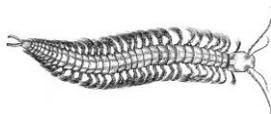
Revisión de la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México

Se revisaron todos los registros de la clase Remipedia contenidos en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología (IB) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Las muestras que se revisaron fueron recolectadas en los años 1987, 2005, 2013, 2014 y 2015 en Quintana Roo, México. Los ejemplares obtenidos pertenecen a siete cenotes (Tabla 1 y Figura 13), los cuales permiten el acceso a las galerías sumergidas para llevar a cabo el muestreo.

Tabla 1. Coordenadas de los cenotes donde se recolectaron los remipedios depositados en la CNCR del IB, UNAM, incluidos en este estudio.

Cenote	Coordenadas	
	Latitud Norte	Longitud Oeste
Crustacea	20° 46' 50"	86° 56' 48.99"
Nohoch Na Chich	20° 17' 55"	87° 29' 12.99"
Vaca Ha	20° 12' 38"	87° 30' 4.1"
Bang	20° 12' 37"	87° 30' 3.99"
Cristal	20° 52' 0"	89° 12' 0"
Muknal	20° 11' 19"	87° 29' 24.29"
Odyssey	20° 10' 26"	87° 28' 14.59"



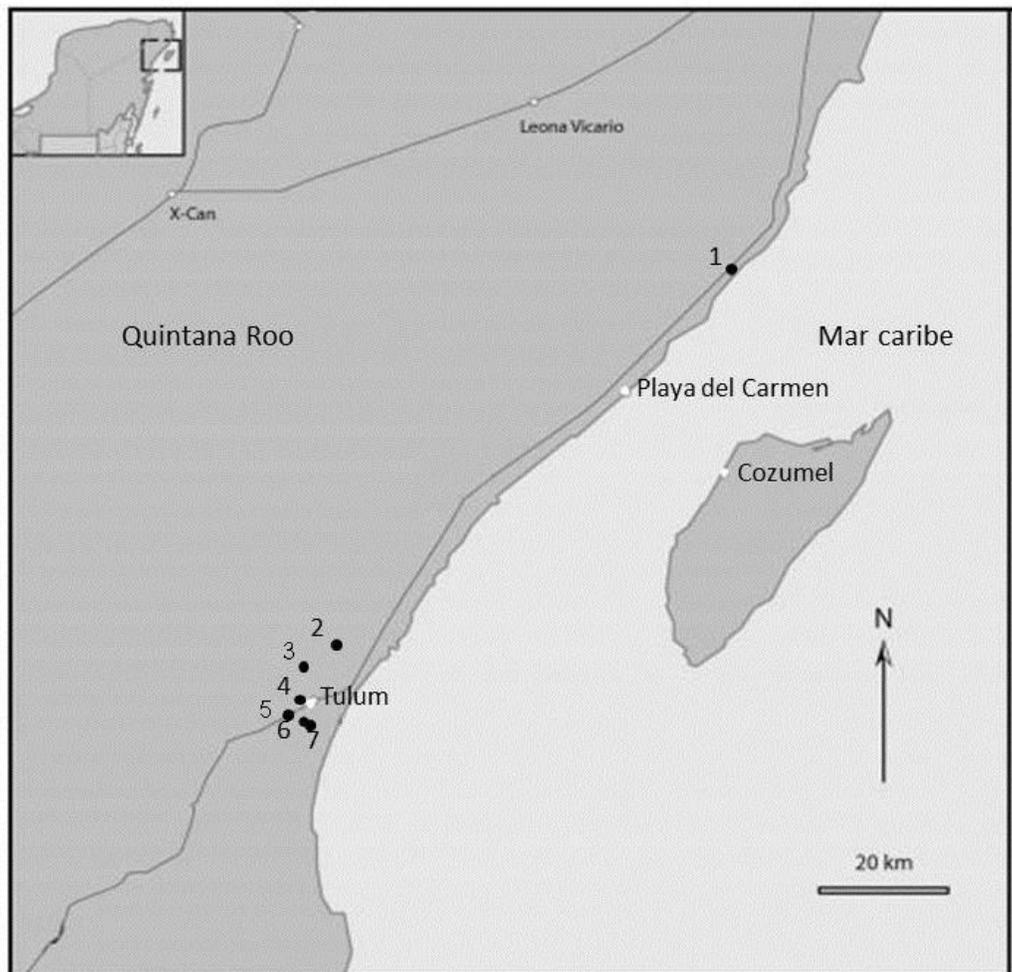


Figura 13. Localización de los cenotes donde se han recolectado remipedios por la CNCR, IB, UNAM en la península de Yucatán, México: 1) Cenote Crustacea, 2) Cenote Nohoch Na Chich, 3) Cenote Vaca Ha, 4) Cenote Bang, 5) Cenote Cristal, 6) Cenote Muknal, y 7) Cenote Odyssey. Tomado y modificado de Neiber *et al.*, 2012.

Trabajo en campo

Adicionalmente a los especímenes ya depositados en la CNCR se pudo contar con ejemplares obtenidos en muestreos recientes. Los remipedios se obtuvieron mediante técnicas de



espeleobuceo, en las que según la NOM-09-TUR-1997, la práctica de esta actividad se puede desarrollar bajo tres modalidades: a) caverna o zona 1, b) cueva o zona 2, y c) cueva completa o zona 3. Esta actividad siempre debe realizarse bajo supervisión de un guía, quien de acuerdo a la especialidad debe contar con licencia de guía en caverna, cueva o cueva completa y acreditar conocimientos en técnicas de rescate.

La cueva o zona 3, es el tipo de cueva en la que se recolectó y comprende una zona en donde no hay luz natural; ésta debe ser lo suficientemente amplia para permitir el paso de un buzo sin remover el equipo; la profundidad no debe exceder de 40 m/130 pies; la distancia máxima debe considerarse como aquella que abarca desde la entrada, hasta donde el buzo haya consumido no más de un tercio del suministro de aire, o cuando se rebase los 180 m/600 pies de penetración, con una visibilidad mínima de 9 m/30 pies.

Para cada muestreo se tomaron las variables fisicoquímicas con una Sonda Multiparamétrica DataSonde 5X (Hydrolab), para posteriormente obtener los perfiles de: temperatura, salinidad (conductividad), oxígeno disuelto y pH. Éste perfil se llevó a cabo por un buzo, el cual entró primero al cenote y se dirigió hasta el punto más profundo programado para ese buceo a una velocidad constante para que el Hydrolab pudiese tomar los datos necesarios para realizar los perfiles. Paralelamente a la realización de los perfiles, se recolectaron directamente de manera manual a los organismos en viales o frascos de vidrio pequeños, los cuales antes de la inmersión se llenaron de agua de la alberca del cenote para evitar que explotaran por la presión. También se registró la profundidad a la que fueron capturados. Los organismos se conservaron en alcohol al 70% y fueron etiquetados con los datos: género, fecha de recolecta y localidad (Figs. 14, 15 y 16).

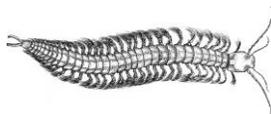
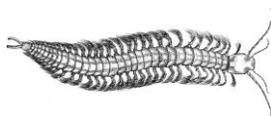




Figura 14. Realización del muestreo. A) buzos en la alberca del cenote preparándose para la inmersión, B) bolsa en la que el buzo lleva los viales para la recolección de muestras, C) calibración del Hydrolab para la toma de los parámetros fisicoquímicos, D) viales llenos de agua para el muestreo, E) llenado de los viales con agua de la alberca del cenote, F) tabla de datos que utilizan los buzos.



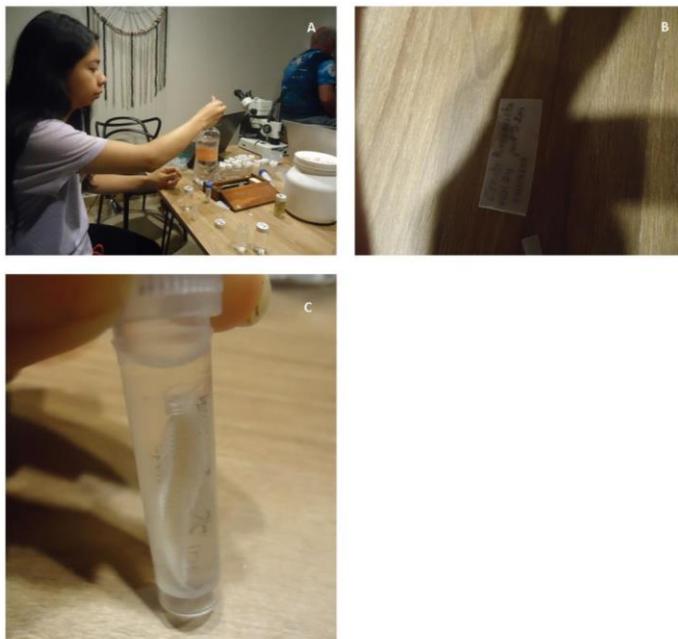
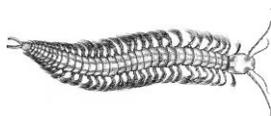


Figura 15. Procesamiento de las muestras recolectadas: A) cambio de los organismos de los viales de campo a viales de almacenamiento con alcohol al 70%, B) etiqueta de información del organismo, C) espécimen en vial con alcohol y etiqueta.



Figura 16. Algunos cenotes donde se han recolectado remipedios por la CNCR del IB, UNAM: A) Cenote Tortuga, B) Cenote Nohoch Na Chich. C) Cenote Vaca-ha, y D) Cenote Buenavista.

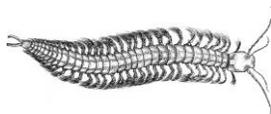


Trabajo en laboratorio

Los organismos fueron identificados mediante la descripción original de las especies (Yager, 1987; Neiber *et al.*, 2012). Todos los organismos fueron medidos con un vernier digital, obteniéndose la longitud total (LT) se consideró desde el margen anterior del cefalón hasta la punta posterior de la rama caudal (Fig. 17). Se tomaron fotografías en el microscopio estereoscópico (Leica Z16 APOA, Cámara: Laica DFC490) y en el microscopio electrónico de barrido (Hitachi SU1510), y se realizaron esquemas de estructuras de importancia taxonómica (antena 1, antena 2, mandíbula, maxila 1, maxila 2, somita anal y rama caudal) a partir de fotografías de los ejemplares. También se realizaron esquemas de las distintas formas del cefalón de los ejemplares.

Para la observación en el microscopio estereoscópico, se utilizó una caja Petri y en todo momento se mantuvieron las muestras en alcohol al 70% para evitar su desecación. La disección del aparato bucal se realizó con ayuda de pinzas, agujas y navajas de disección, disecando solo un espécimen, se desprendieron cuidadosamente observando a través del microscopio estereoscópico, las antenas 1, antenas 2, maxilípedo, maxila 1 y maxila 2. En la toma de fotografías, se utilizó plastilina negra en el fondo de la caja Petri para mantener a la muestra más estable y con la cantidad de alcohol necesaria para que permanecieran humectadas.

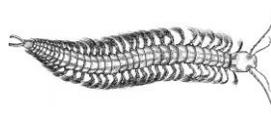
Para la observación en el microscopio electrónico de barrido, las muestras se secaron y se hicieron conductoras, para ello, los especímenes se pasaron por un tren de alcohol en las concentraciones 100%, 96%, 70%, 50%, 30%, 10% y agua destilada, esperando 15 minutos en cada concentración en el orden mostrado. Se preparó una disolución de tres gotas de jabón biológico por cada 15 ml de agua destilada, se llenaron frascos de 15 ml con la disolución y se colocaron los especímenes. Posteriormente se sonificaron las muestras por cuatro minutos en dos repeticiones. Después, se vertieron las muestras en cajas petri y se cambió el jabón por agua destilada, hasta quitar totalmente el jabón. Posteriormente, se deshidrataron en alcoholes graduales ascendentes (10%, 30%, 50% y 70%) durante 15min en cada concentración. Una vez



en alcohol al 70%, las muestras se sumergieron en glicerol anhidro-alcohol al 70% en concentración 1/1 y se dejaron en esta solución por un día. Se retiraron las muestras de la disolución anterior y se hicieron tres cambios de alcohol al 70% y se continuó con cambios progresivos hasta llegar a alcohol al 100%. Para concluir con el secado de las muestras, se prepararon tres mezclas con alcohol absoluto y acetona a diferentes concentraciones, alcohol absoluto-acetona 3/1, 3/3 y 1/3. Las muestras se sumergieron en cada solución a intervalos de 10 minutos entre cada una. Posteriormente se etiquetaron y montaron en portamuestras de aluminio. Sobre la superficie se colocó cinta conductiva de carbón de doble cara, y sobre ésta se pegaron los especímenes de forma que se pudieran observar sus estructuras. Ya montadas las muestras se cubrieron con oro durante dos minutos con un grosor de 20mA (dos veces), con ayuda de una evaporadora.



Figura 17. Medición de la longitud total (LT) en mm de los remipedios considerados para este estudio, provenientes de la CNCR del IB, UNAM.



RESULTADOS

I. Ejemplares de la clase Remipedia depositados en la CNCR

De acuerdo con los resultados obtenidos de la búsqueda de registros de la clase Remipedia depositados en la CNCR se encontró una especie de remipedio localizada en siete cenotes en el estado de Quintana Roo, México (Fig. 13), la cual es *Xibalbanus tulumensis*. Se obtuvieron un total de 46 registros, de los cuales 35 se encuentran dentro de la CNCR, el resto han sido donados a distintos investigadores. A pesar de este resultado, se sabe que en México se distribuyen otras dos especies de remipedios, una de ellas es *Xibalbanus fuchscockburni*, la cual se encuentra en un solo cenote cerca de Puerto Morelos y *Xibalbanus cozumelensis* que se encuentra en la isla de Cozumel.

Se obtuvo el número de organismos registrados en la CNCR incluyendo las fechas en las que fueron recolectados (Fig. 18). El registro total es de 46 remipedios, todos pertenecientes a la especie *Xibalbanus tulumensis*. El primer organismo recolectado se registró en el año 1987, tan solo seis años después de la primera descripción de los remipedios. El último registro que se tiene en la CNCR es del 2015; entre el primero y el último registro pasaron 28 años. En los años 1987 y 2005 se tienen los menores registros, con tan solo un organismo por recolecta. En el año 2014 se recolectaron cinco organismos, seguido del año 2013 con 16, y el 2015 fue el año con mayor número de recolectas, con 24 individuos.

En cuanto a los cenotes en los que fueron recolectados los individuos, el Cenote Vaca-Ha es el que mayor número de registros tiene, con 24 organismos; seguido del Cenote Crustacea con ocho; el Cenote Odissey con cinco; el Cenote Muknal y el Cenote Bang ambos con cuatro; el Cenote Nohoch Na Chich cuenta con tres organismos. En cambio, el Cenote Cristal es el que cuenta con el menor número de registros, solo dos (Fig. 19).



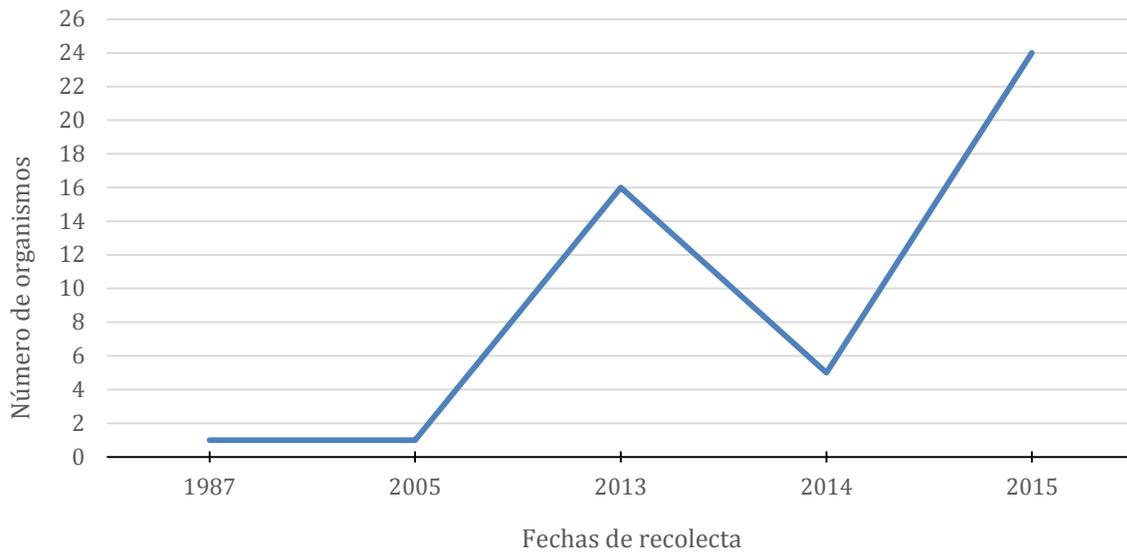


Figura 18. Número de especímenes y fechas de recolecta depositados en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del IB, UNAM.

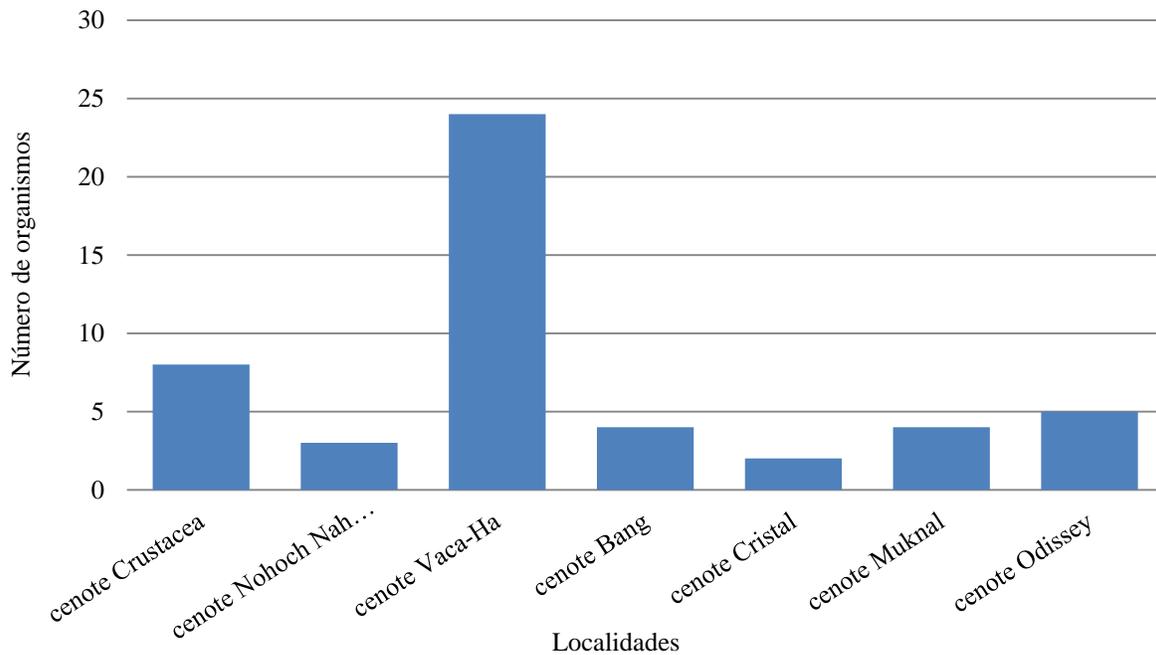
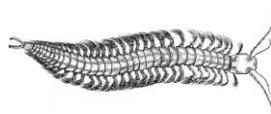


Figura 19. Número de remipedios y cenotes en los que fueron recolectados, depositados en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR), del IB, UNAM.



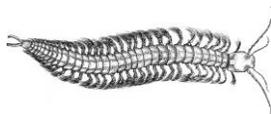
II. Análisis de tallas

Para tomar el dato de la talla, la CNCR cuenta con ejemplares del 2013, 2014 y 2015, así como de los meses de enero, marzo, junio, julio, agosto y diciembre.

Se obtuvieron las tallas de los remipedios depositados en la CNCR (Fig. 20). Se generaron seis clases de talla para cubrir el intervalo total de los organismos. La primera clase va de 6.90 a 12.90 mm fue la que presentó un mayor número de organismos, con 11; seguido de la clase 24.91–30.90 mm con nueve organismos; la siguiente fue 18.91–24.90 mm con siete organismos; con cinco organismos la clase 12.91–18.90 mm; la clase de 36.91–42.90 mm con dos organismos, y finalmente la clase 30.91–36.90 mm fue la que presentó la menor cantidad de organismos, con uno.

De los siete cenotes muestreados, no se obtuvieron datos de tallas para ningún organismo del cenote Cristal ya que estos fueron donados antes de registrar dicho parámetro. Las tallas más pequeñas que se encuentran en la clase que va de 6.90 a 12.90 mm, se encontraron en tres cenotes, nueve organismos en el cenote Vaca-Ha, uno en el cenote Odissey y uno en Muknal. La segunda clase que va de los 12.91–18.90 mm, está representada por dos cenotes, Vaca-Ha con cuatro y Crustacea con una. La tercera clase de 18.91–24.90 mm se encuentra en cuatro cenotes, tres organismos en Vaca-Ha, uno en Nohoch Nah Chich, uno en Odissey, y dos en Bang. La clase cuatro que va de 24.91–30.90 mm, se encontró en cinco cenotes, tres organismos en Vaca-Ha, dos en Nohoch Nah Chich, dos en Muknal, uno en Odissey, y uno en Crustacea. La clase cinco que va de 30.91–36.90 mm solo se encuentra en Muknal con un organismo. Por último la clase seis que va de 36.91–42.90 mm solo se encuentra en el cenote Crustacea con dos organismos (Tabla 2).

En cuanto a la temporalidad, las tallas más grandes que se encuentran en la última clase se encontraron en el 2013, una en marzo y otra en diciembre. La mayor cantidad de organismos de la clase con las tallas más pequeñas se obtuvieron en enero y junio del 2015, con cuatro organismos recolectados en cada mes.



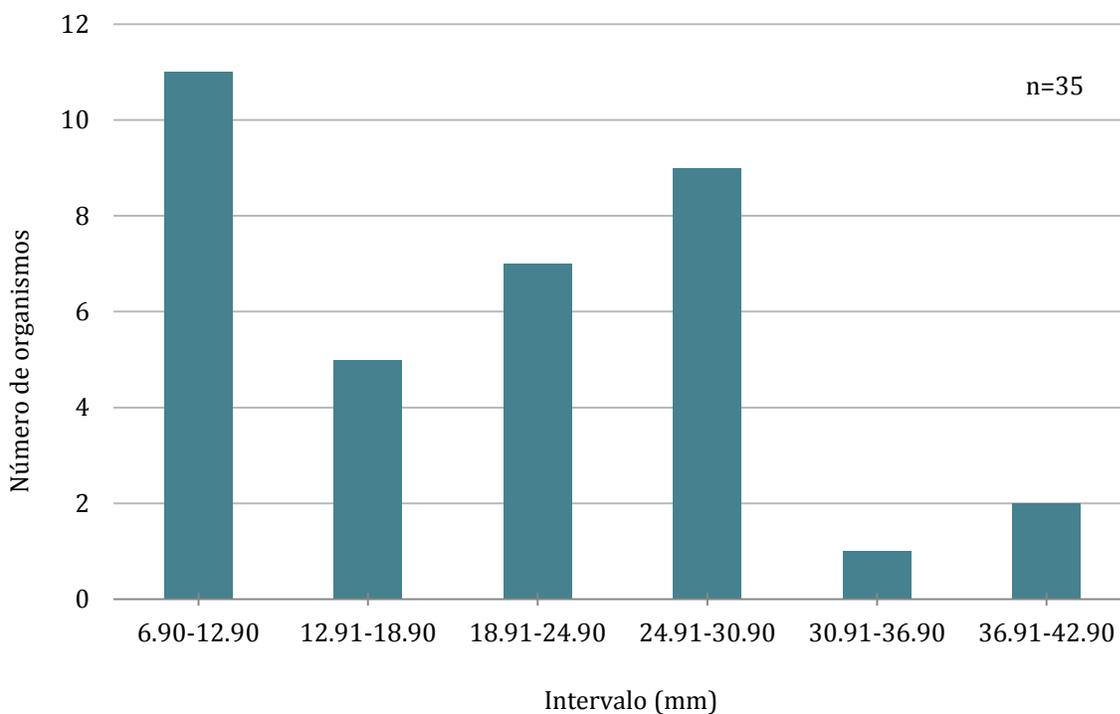


Figura 20. Número de organismos de acuerdo a la longitud total, depositados en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR), del IB, UNAM.

Tabla 2. Número de organismos presentes en cada cenote y cada clase de especímenes analizados.

Cenote	Crustacea	Nohoch Na Chich	Vaca Ha	Bang	Muknal	Odissey
Clase de talla	Número de organismos					
6.90-12.90	0	0	9	1	0	1
12.91-18.90	1	0	4	0	0	0
18.91-24.90	0	1	3	2	0	1
24.91-30.90	1	2	3	0	2	1
30.91-36.90	0	0	0	0	1	0
36.91-42.90	2	0	0	0	0	0
Total	4	3	19	3	3	3



III. Taxonomía de las especies

Clase Remipedia Yager, 1981

Diagnosis: Escudo cefálico presente. Cefalón con un par de filamentos frontales preantenules. Antena 1 birrámea. Maxila 1, maxila 2 y maxilípedo bien desarrollados y prensiles. El segmento del maxilípedo está fusionado al cefalón. Tronco con numerosos segmentos similares, esencialmente todos con apéndices de natación birrámeos, homogéneos, dirigidos lateralmente (Yager, 1981).

Orden Nectiopoda Schram, 1986

Diagnosis: Sin ojos. Cefalón con un par de filamentos frontales. Antena 1 larga, birrámea, con aestetascos pedunculares. Mandíbula “internalizada” en un *atrium oris*. Maxila 1, maxila 2 y maxilípedos bien desarrollados, unirrámeos. Piezas bucales con enditos y codos. Maxila 1 con una garra terminal. Maxilas con 3 enditos basales. Segmento basal del maxilípedo fusionado con el cefalón. Apéndices del tronco ventro-laterales. Gonóporos femeninos en el segmento 7 y masculinos presentes en el segmento 14. Segmento anal con rama caudal (Schram *et al.*, 1986).

Familia Xibalbanidae Olesen, Meland, Glenner, van Hengstum e Iliffe, 2017

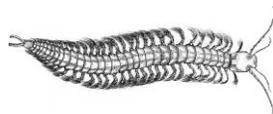
Diagnosis: Escudo cefálico subrectangular a redondeado anteriormente, filamentos frontales largos con un proceso medial corto y delgado. Tronco con 30 a 40 somitas. Tercer segmento de la maxila 1 con un endito medial cónico bien desarrollado con 2 setas robustas, de base ancha, en forma de cono, cada una con pequeñas proyecciones parecidas a papilas en la superficie distomedial; anteriormente con una fila de 2 a 10 setas largas y delgadas, posteriormente con 2 a 8 setas de diferentes longitudes, setas anteriores más largas y más



robustas que las posteriores. Garra terminal larga en forma de colmillo con abertura visible, con un grupo de setas simples en la base del segmento 7. La maxila 2 es más larga y más delgada que la maxila 1. El maxilípodo es más largo y más delgado que la maxila 2. En la maxila 2, lacertus (tercer segmento) largo, el margen medial ligeramente expandido, con 5 a más de 18 cerdas. Brachium con 1 a 3 cerdas en cada segmento, garra terminal que forma un arco de medio punto (tipo herradura). El maxilípodo con lacertus (cuarto segmento) largo, margen medial uniforme, ligeramente expandido, con varias cerdas tanto anterior como posteriormente. Brachium con varias cerdas en cada segmento, garra terminal parecida a la de la maxila 2. Ramas caudales largas y esbeltas, de tres a cinco veces la longitud de la somita anal, con escasas setas finas laterales y apicales.

Género *Xibalbanus* Hoenemann, Neiber, Humphreys, Iliffe, Li, Schram y Koenemann, 2013.

Diagnosis: Escudo cefálico subrectangular. Filamentos frontales dilatados. Hasta 42 segmentos del tronco, generalmente más de 30 en adultos; barras esternales isomorfas. Terceros enditos de la maxila 2 y lacerti con 2 setas serradas opuestas cada una, acompañadas de pocas setas simples. Maxilípedos claramente más largos que las maxilas; lacerti maxilar y de los maxilípedos ligeramente expandido con pocas setas simples; primer segmento del brachium con márgenes distomediales claramente expandidos, con pocas setas simples, los siguientes segmentos del brachium sub-rectangulares con pocas setas simples en los márgenes distomediales. Garras terminales de la maxila 1 y maxilípedos subiguales, de tipo herradura, cada uno con un arco de 10 dentículos pequeños, cada uno flanqueado por 1 dentículo separado más fuerte. Rama caudal muy larga, al menos 2.5 veces más larga que el segmento anal, con pocas setas dispersas (Hoenemann *et al.*, 2013).



Xibalbanus cokei Yager, 2013
(Figs. 23, 24, 25)

Diagnosis: Cuerpo largo, de hasta 30 mm de longitud y con hasta 40 somitas en el tronco; rama dorsal de la antena 1 con 12 segmentos, rama ventral con 10; exópodo de la antena 2 con aproximadamente 58 cerdas plumosas a lo largo del margen; segmento 2 de la maxila 1 con 9–10 espinas a lo largo del margen posteromedio del endito medio en forma de placa; rama caudal aproximadamente 5 veces la longitud del segmento anal (Yager, 2013).

Distribución: Cueva Caye Chapel, Belice.

Xibalbanus cozumelensis Olesen, Meland, Glenner, van Hengstum e Iliffe, 2017
(Figs. 30D, 31D)

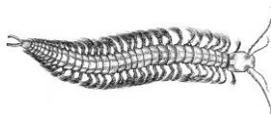
Diagnosis: Cuerpo esbelto y largo, de hasta 35 mm de longitud; especímenes más grandes con 39 mm (38 somitas del tronco). La especie es muy similar a *Xibalbanus tulumensis* (Yager, 1987), pero es genéticamente diferente de esta especie y hasta ahora solo se conoce en Cozumel (Olesen *et al.*, 2017).

Distribución: Cueva Quebrada, isla Cozumel, Quintana Roo, México.

Xibalbanus fuchscockburni Neiber, Hansen, Iliffe, Gonzalez y Koenemann, 2012
(Figs. 26, 27, 28, 31E)

Diagnosis: Cuerpo pequeño y esbelto, hasta 16 mm de largo, especímenes más grandes con hasta 35 somitas en el tronco. Todos los apéndices con pocas cerdas esparcidas. Maxila 1 con el complejo terminal de garras, con forma de herradura y armado con 10–12 dentículos con incisiones profundas (Neiber *et al.*, 2012).

Distribución: Cenote Crustacea, Puerto Morelos, Quintana Roo, México.

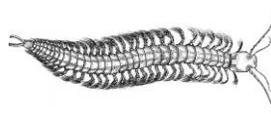


Xibalbanus tulumensis Yager, 1987

(Figs. 22, 30 A-C, 31 A-C, 32, 33, 34, 35, 36)

Diagnosis: Cuerpo esbelto y largo, de hasta 42 mm de longitud, tronco con 38 somitas. Rama caudal larga, alrededor de tres veces el tamaño del segmento anal. En la maxila 1, el segmento 3 con espinas robustas con proyecciones cónicas en la mitad distal de la superficie ventral y terminando en una espina delgada (Yager, 1987).

Distribución: Cenote Carwash, Cenote Naharon (= Cenote Cristal), Cenote Crustacea, Cenote Nohoch Na Chich, Cenote Bang, Cenote Vaca-Ha, Cenote Ponderosa (= Cenote Jardín del Edén), Cenote Tajma Ha, Cenote Temple of Doom (= Cenote Calavera, Cenote esqueleto), Cenote Chac Mool, Cenote Muknal, Cenote Odyssey, y Cenote Mayan Blue (= Cenote escondido) Tulum, Quintana Roo, México.



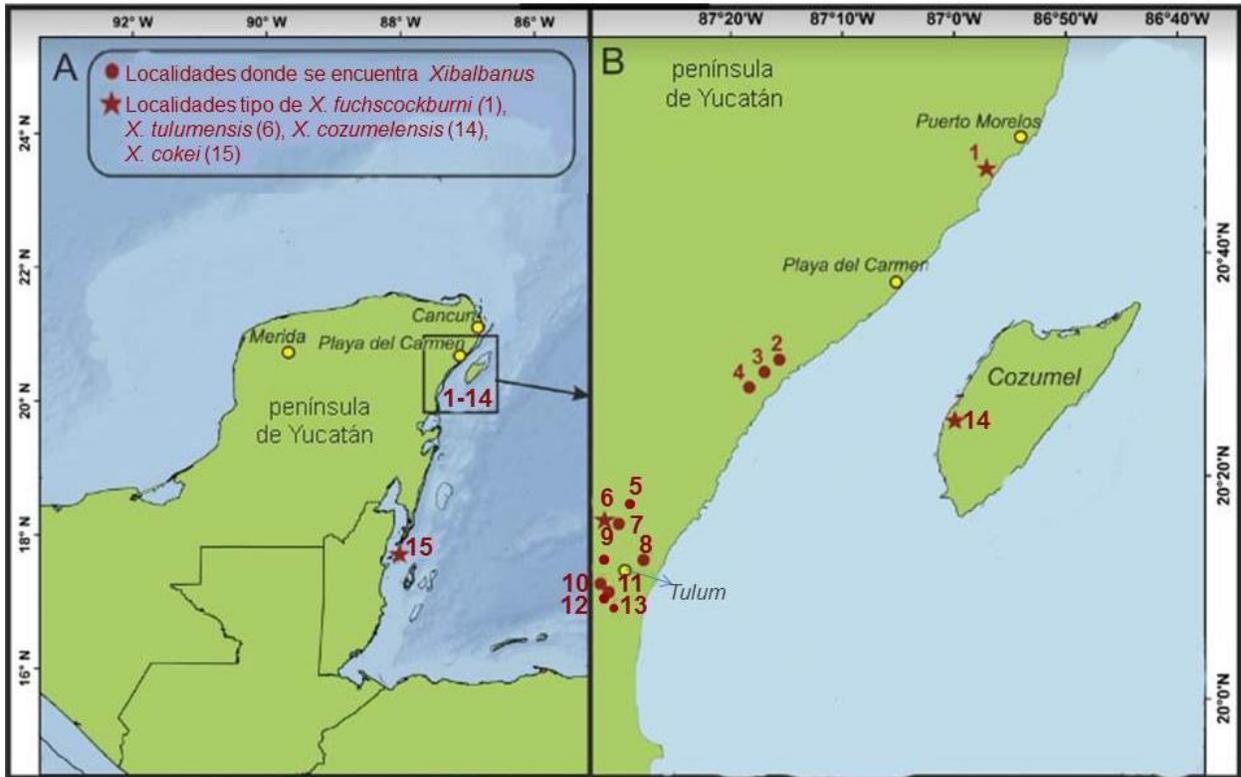


Figura 21. Mapa de distribución de las especies del género *Xibalbanus*. A) península de Yucatán (1–14) región noreste de la península de Yucatán y una localidad en Belice más al sur (15). B) Zona ampliada de la región noreste de la península de Yucatán con las posiciones de las 14 localidades donde se ha muestreado a *Xibalbanus*: 1) Cenote Crustacea, 2) Cenote Chac Mool, 3) Cenote Ponderosa (= Cenote Jardín del Edén), 4) Cenote Tajma Ha, 5) Cenote Nohoch Na Chich, 6) Cenote Carwash (=Cenote Aktun Ha), 7) Cenote Vaca Ha, 8) Cenote Temple of Doom (Cenote Calavera, Cenote Esqueleto), 9) Cenote Bang, 10) Cenote Naharon (Cenote Cristal), 11) Cenote Maya Blue (Cenote Escondido), 12) Cenote Muknal, 13) Cenote Odyssey, 14) Cueva Quebrada; 15) Cueva Caye Chapel. Los números 1–13 están en el noreste de la península de Yucatán, el número 14 en la isla de Cozumel y el número 15 en Belice. Tomado y modificado de Olesen *et al.*, 2017.

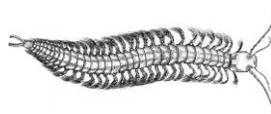
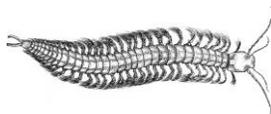


Tabla 3. Características de las cuevas donde se ha registrado a *Xibalbanus*. SD= sin datos

	Cenote	Localidad	Largo (m)	Profundidad (m)	Salinidad (‰)	Temperatura (°C)	Haloclina (m)
1	Cueva Caye Chapel	Belice	>91	>30	SD	SD	SD
2	Cueva Quebrada	Cozumel, México	11,555	-9.7	21	SD	SD
3	Crustacea	Quintana Roo, México	4,859	-25.6	10.5–34	24.8–26.4	13.9–15.1
4	Carwash	Quintana Roo, México	3,232	-26.5	(Na) 38.7	25.1–28.1	21
5	Naharon (= cenote cristal)	Quintana Roo, México	>368	>-22	(Na) 62.4	25.2–26.2	SD
6	Nohoch Nah Chich	Quintana Roo, México	39,484	-15	(Na) 53.1	24.7–26.4	SD
7	Bang	Quintana Roo, México	24,000	>-22	1–34.5	25.1–25.9	17–20
8	Vaca-Ha	Quintana Roo, México	>75	>-25	-0.02–21.8	25.1–30.2	21.8
9	Ponderosa (Jardín del edén)	Quintana Roo, México	22,167	-28.4	SD	25	15
10	Sistema Tajma Ha	Quintana Roo, México	9,954	-23.8	SD	25-27	11
11	Temple of a Doom (=calavera, esqueleto)	Quintana Roo, México	90	-18	14	25	15
12	Sistema Chac Mool	Quintana Roo, México	9,193	-28.3	SD	25	12
13	Muknal	Quintana Roo, México	368	-34	0.5–33	25.3–28.6	14–15
14	Odissey	Quintana Roo, México	SD	SD	0.6–35	25.2–26.9	13–14
15	Mayan Blue (= Cenote escondido)	Quintana Roo, México	826.5	-16.5	(Na) 59.5	25.2–26.6	SD



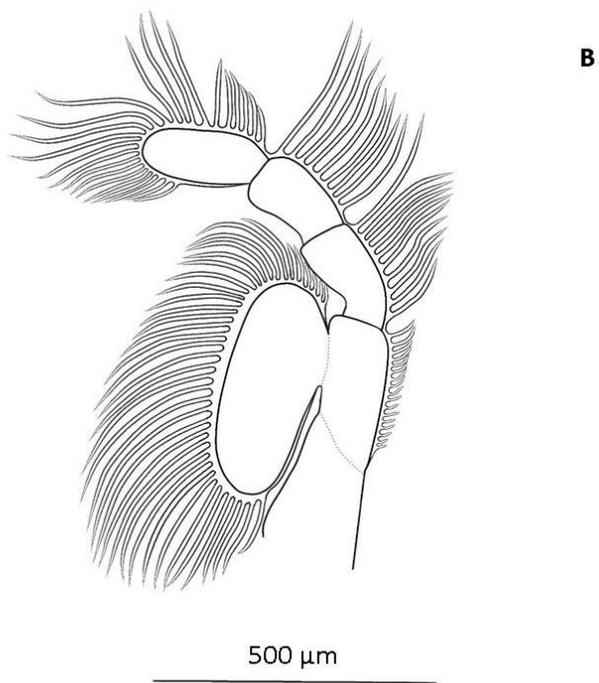
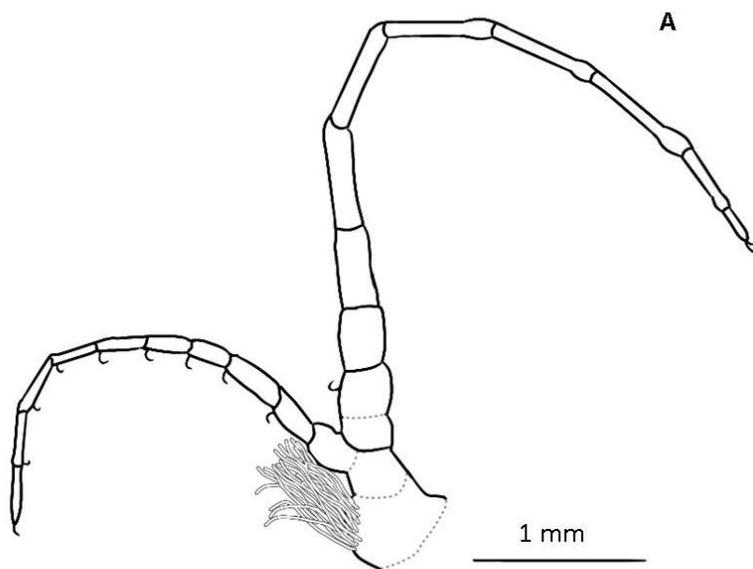


Figura 22. *Xibalbanus tulumensis*: A) antena 1, B) antena 2. Autoría propia.



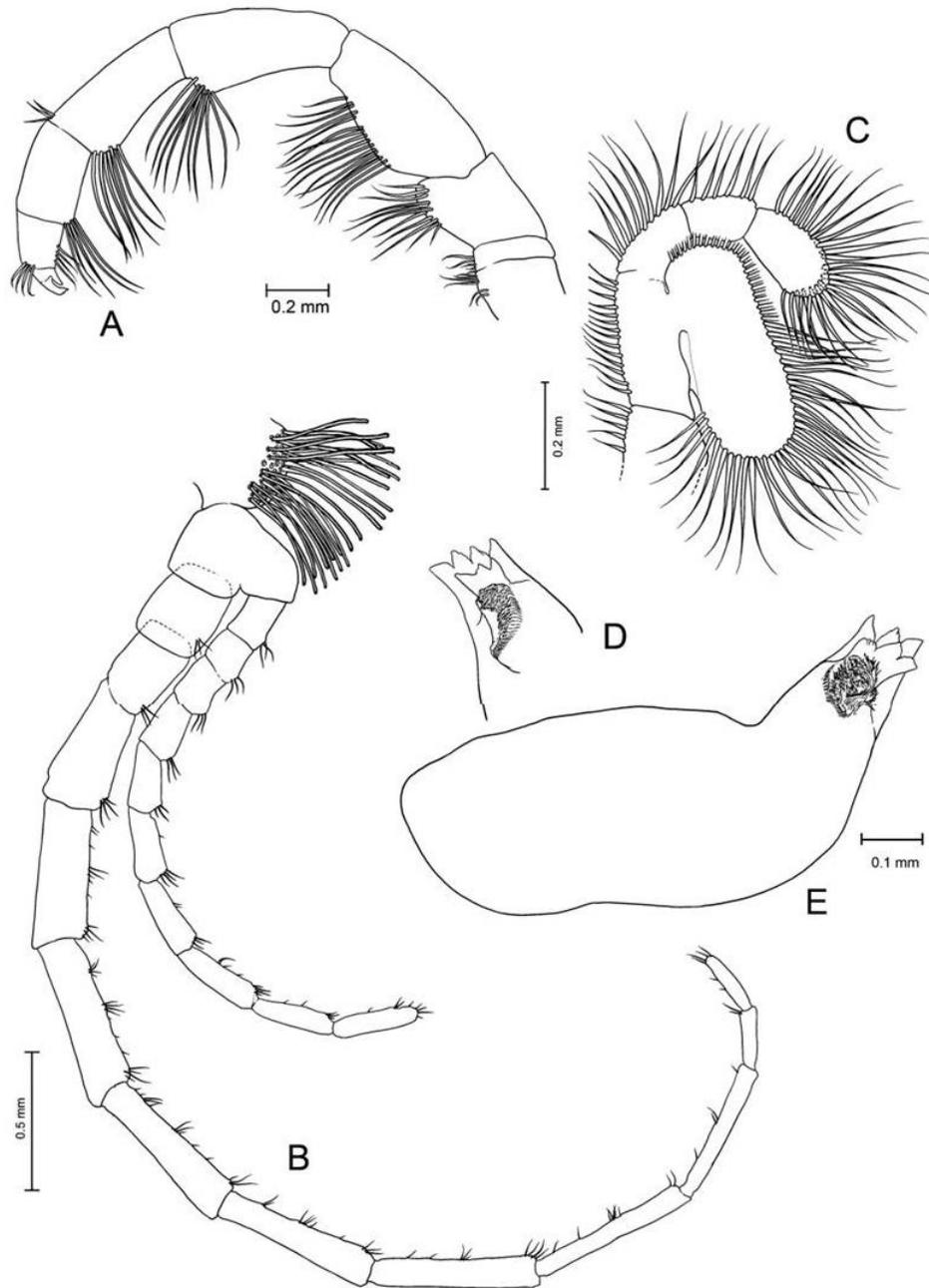
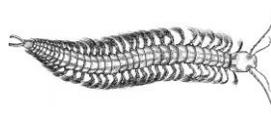


Figura 23. *Xibalbanus cokei*: A) maxilípido, B) antena 1, C) antena 2, D) mandíbula izquierda, E) mandíbula derecha. Tomado y modificado de Yager, 2013.



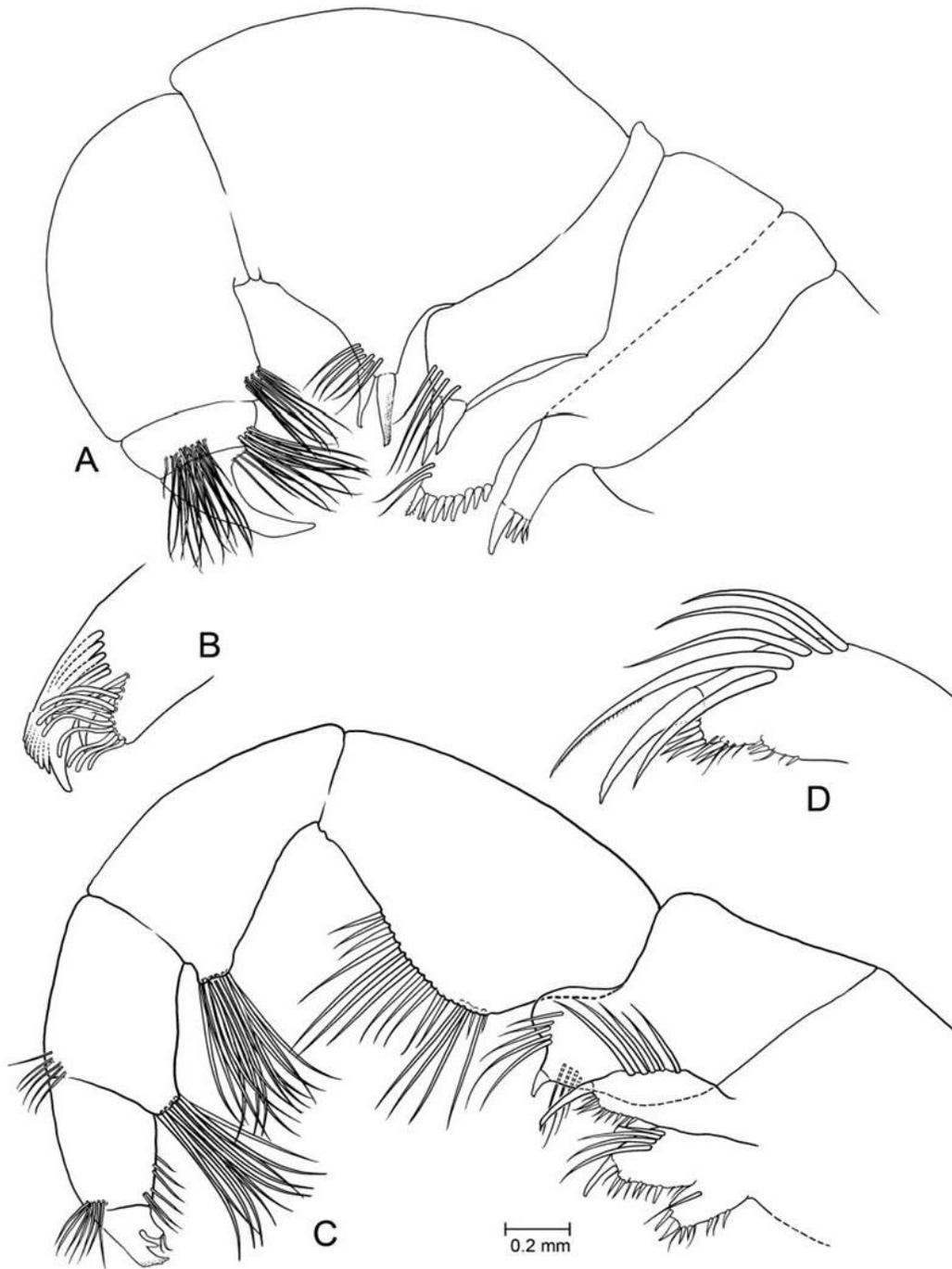
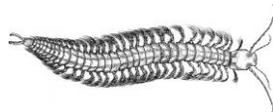


Figura 24. *Xibalbanus cokei*: A) maxila 1, B) complejo terminal de la garra en la maxila 2, C) maxila 2, D) endito en el segmento 1 de la maxila 2. Tomado de Yager, 2013.



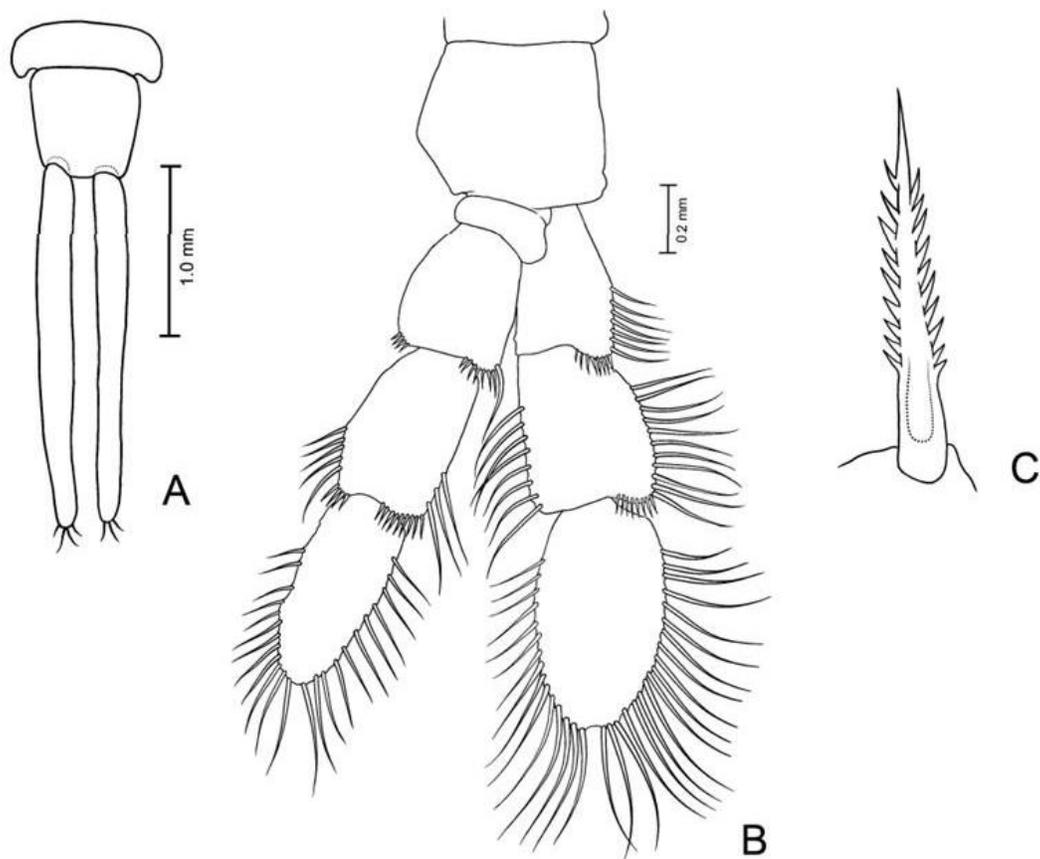


Figura 25. *Xibalbanus cokei*: A) somita anal y ramas caudales, B) apéndice 14 del tronco, C) cerda en forma de peine del apéndice del tronco. Tomado y modificado de Yager, 2013.



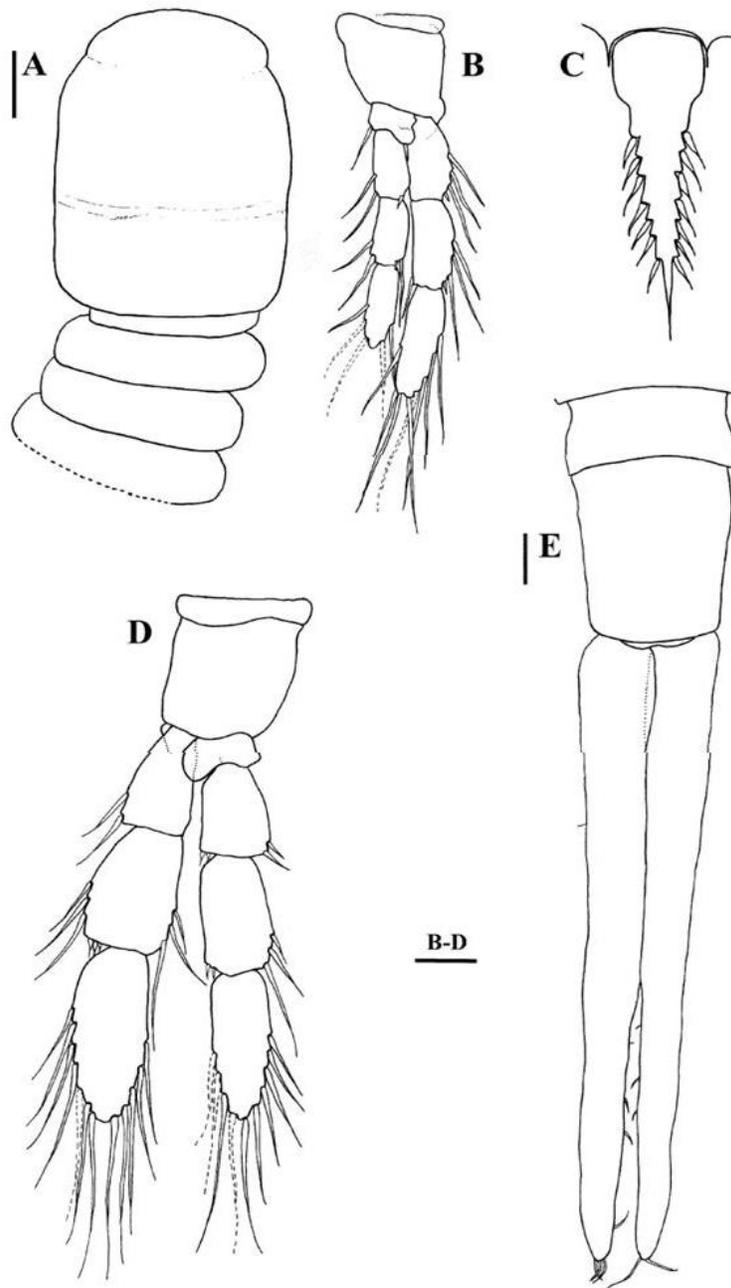
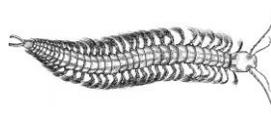


Figura 26. *Xibalbanus fuchscockburni*. A) holotipo, B-E) paratipo 1 (12 mm): A) vista dorsal del escudo cefálico y somitas 1–4 del tronco, B) apéndice birrámeo de la primer somita del tronco, C) cerda corta de la esquina del apéndice del tronco (dibujo a mano alzada), D) apéndice birrámeo de la somita 14 del tronco, E) somita anal y ramas caudales. Barras de escala A=0.3mm; B-E, D= 0.1 mm. Tomado y modificado de Neiber *et al.*, 2012.



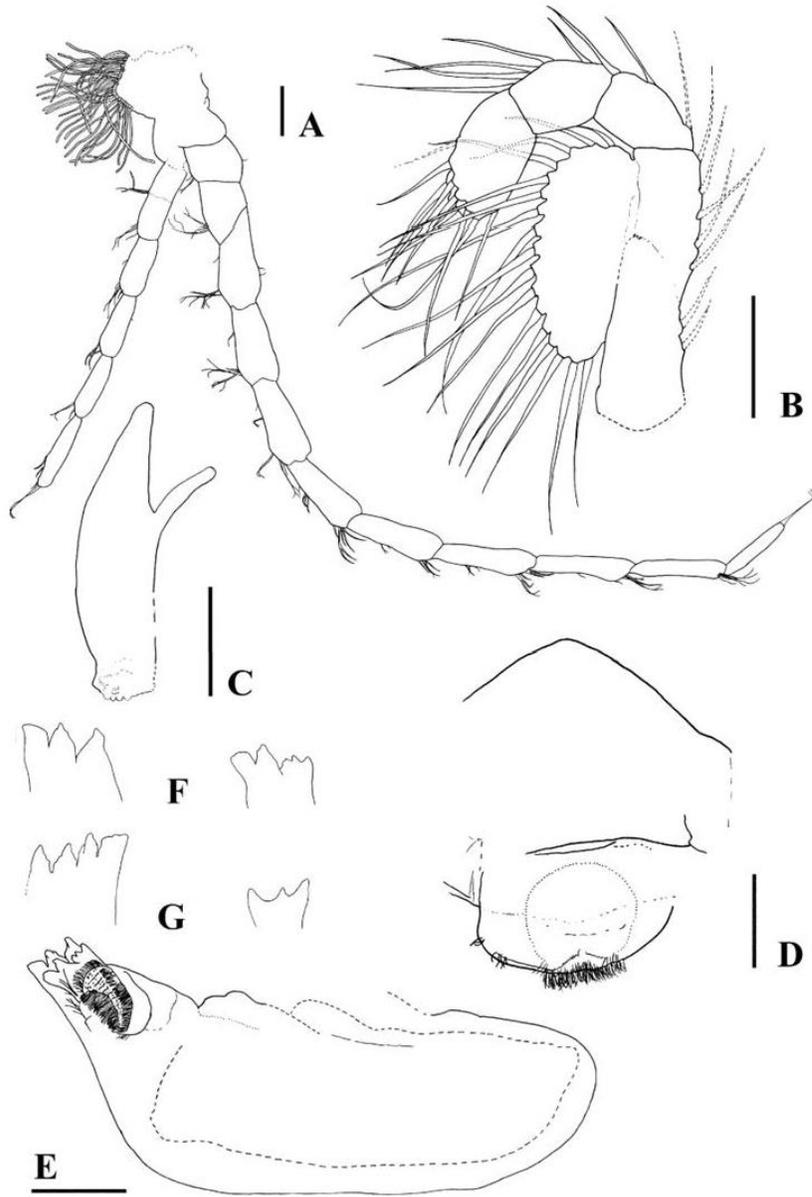
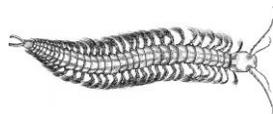


Figura 27. *Xibalbanus fuchscockburni*: A) antena 1, B) antena 2, C) filamentos frontales, D) labrum, E) mandíbula derecha, F) proceso incisivo (izquierdo) y lacinia mobilis (derecha) de la mandíbula derecha, G) proceso incisivo (izquierdo) y lacinia mobilis (derecha) de la mandíbula izquierda. Barras de escala A-E=0.1mm. Tomado de Neiber *et al.*, 2012.



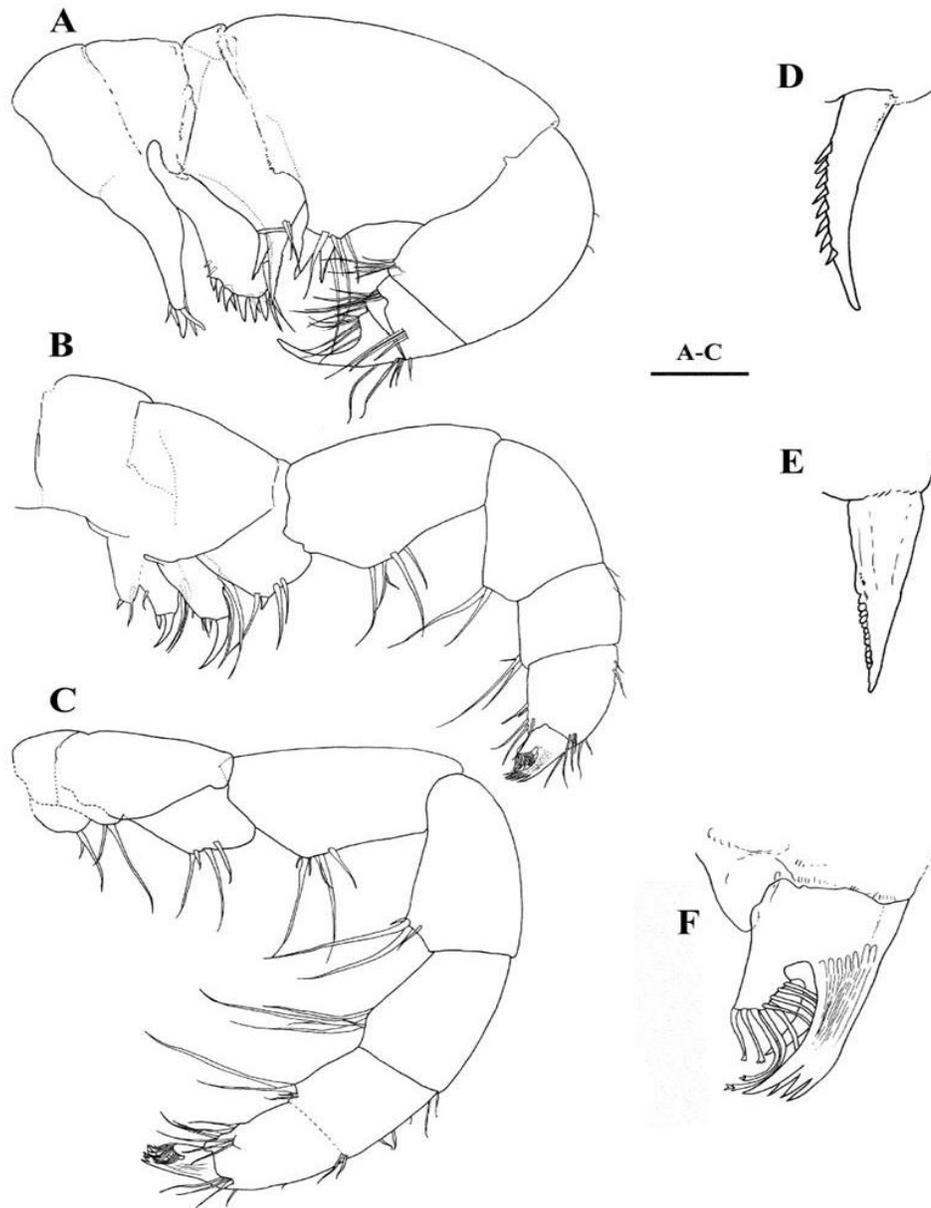
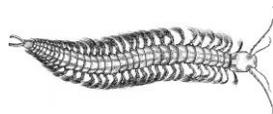


Figura 28. *Xibalbanus fuchscockburni*: A) maxila 1, B) maxila 2, C) maxilípodo, D) cerda delgada del endito del segmento 1 de la maxila 1, E) cerda robusta de la endita del segmento 3 de la maxila 1, F) garra terminal de la maxila 1. Barras de escala A-C=0.1mm. Tomado de Neiber *et al.*, 2012.



IV. Comparación morfológica entre las especies

Se seleccionaron algunas de las características morfológicas más importantes para la identificación de las cuatro especies de remipedios del género *Xibalbanus* y se compararon entre ellas (Tabla 4). Se observa que *X. fuchscockburni*, además de ser la especie más pequeña, es la que cuenta con mayor diferenciación en cuanto a los caracteres contrastados incluidos en la tabla 4.

Se observaron diferencias claras entre los cefalones de las especies estudiadas, principalmente en la parte anterior, a excepción de *X. cokei* ya que no se cuenta con imágenes ni esquemas de dicha estructura. Como se observa en la figura 30 A, B y C, se encontraron tres variaciones en la forma del cefalón de *X. tulumensis*, a pesar de esto se puede observar una clara tendencia a tener una frente amplia y sobresaliente en forma de paleta; en cambio, el cefalón de *X. cozumelensis* (Fig. 30 D) es redondeado anteriormente, no presenta una frente sobresaliente y cuenta con dos extensiones laterales parecidas a cuernos.

En los esquemas de la figura 31, se observan más claramente dichas diferencias. Las variaciones en el cefalón de *X. tulumensis* son sobre todo en la parte anterior, la primera de ellas es la frente sobresaliente y rectangular (Fig. 31 A), una frente menos sobresaliente pero sigue siendo amplia y rectangular (Fig. 31 C), y por último, una frente sobresaliente y bilobulada (Fig. 31 B). En cuanto a *X. cozumelensis* (Fig. 31 D), su cefalón es redondeado y presenta dos extensiones laterales parecidas a cuernos. Mientras que *X. fuchscockburni* presenta un cefalón totalmente redondeado en la parte anterior. Todas las especies presentan dos muescas laterales, sin embargo, no se observó alguna tendencia que las diferencie.

También se realizó una comparación entre la longitud de las especies y el número de somitas del tronco. Tomando los datos de Yager, 2013, se complementa con los datos de Olesen *et al.* (2013) (Fig. 29). Aquí se observa que *X. fuchscockburni* es la especie más pequeña y con menor número de segmentos, mientras que *X. Tulumensis* es la especie con mayor número de especímenes recolectados, y junto con *X. cozumelensis* son las especies que presentan el mayor número de somitas.

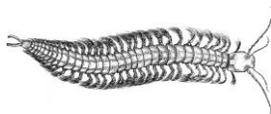
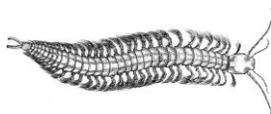


Tabla 4. Cuadro comparativo de las características distintivas de cuatro de las especies del género *Xibalbanus*. ¹ Este estudio; ² Neiber *et al.*, 2012; ³ Olesen, 2017; ⁴ Yager, 1987; ⁵ Yager, 2013.

Características	<i>Xibalbanus cokei</i> (Belice)	<i>Xibalbanus cozumelensis</i>	<i>Xibalbanus fuchscockburni</i>	<i>Xibalbanus tulumensis</i>
Longitud máxima (mm)	30 ⁵	35 ³	16 ²	27.5 ⁴ 42.86 ¹
Máximo de somitas registrado	40 ⁵	39 ³	35 ²	38 ⁴
Antena 1, segmentos de la rama dorsal	11-12 ⁵	11 ³	11-12 ²	11 ^{3,4}
Antena 1, segmentos del flagelo ventral	9-10 ⁵	9 ³	5-6 ²	9-10 ⁴
Antena 2, setación del segmento 1 del endópodo	10 ⁵	10-11 ³	3 ²	Sin descripción
Antena 2, setación del segmento 2 del endópodo	6 ⁵	7 ³	5 ²	Sin descripción
Antena 2, setación del segmento 3 del endópodo	28 ⁵	27-28 ³	9-12 ²	Sin descripción
Antena 2, número de setas en el exópodo	58 ⁵	29-35 ³	17 ²	32 ³
Lacinia mobilis izquierda (dentículos)	1 en forma de media luna ⁵	3 en forma de cúspide ³	3 en forma de cúspide ²	1 en forma de media luna ⁴
Maxila 1, segmento 2, número de espinas en el endito	9-10 ⁵	7 ³	9? ³	6-8 ³
Maxila 2, dentículos en el complejo de la garra	17 ⁵	13-14 ³	10-12 ²	16 ³
Maxilípodo, número de segmentos	9 ⁵	8 ³	8 ²	8 ⁴
Largo del segmento anal en la rama caudal	5x ⁵	4x-5x ³	3x ²	4x ³ 3x ⁴
Protópodo de la antena 1 segmentado en número de segmentos	2 ⁵	2 ³	-	2 ⁴



Características	<i>Xibalbanus cokei</i> (Belice)	<i>Xibalbanus cozumelensis</i>	<i>Xibalbanus fuchscockburni</i>	<i>Xibalbanus tulumensis</i>
Escudo cefálico	Pequeño, cónico anteriormente, aproximadamente 1/12 de la longitud total del cuerpo.	Pequeño, estrechándose anteriormente con dos muescas laterales, aproximadamente 1/12 de la longitud total del cuerpo; con frente redondeada y con dos proyecciones laterales parecidas a cuernos.	Sub-rectangular, con márgenes redondeados, que se estrecha apicalmente; frente redondeada.	Pequeño, disminuyendo ligeramente en el extremo anterior; alrededor de 1/9 del largo total del cuerpo; frente amplia y sobresaliente, rectangular a bilobulada.

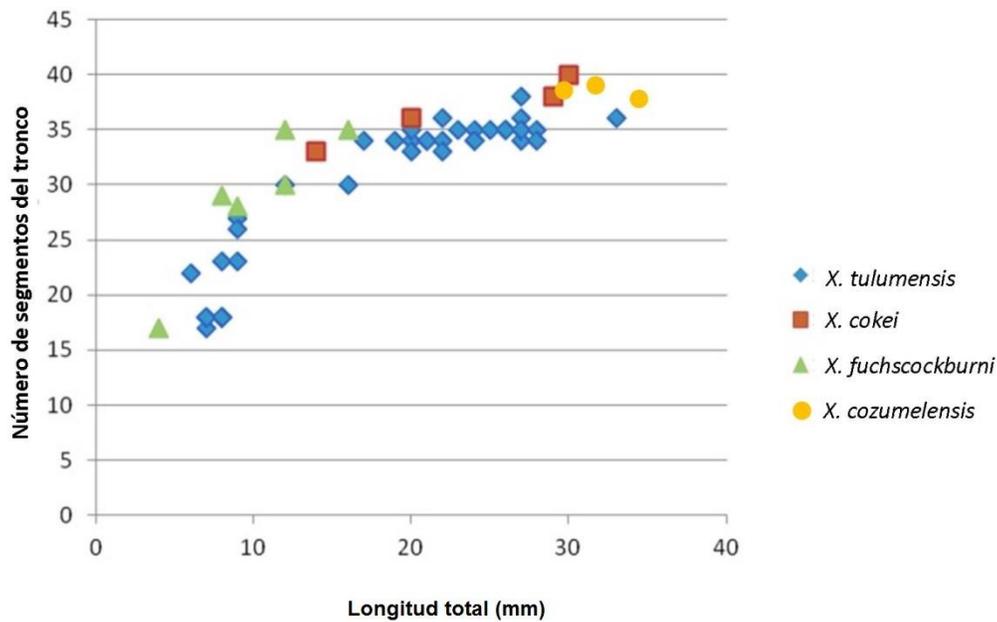
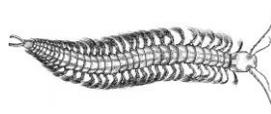


Figura 29. Comparación del número de segmentos del tronco de las especies del género *Xibalbanus*. Tomada y modificada de Yager, 2013.



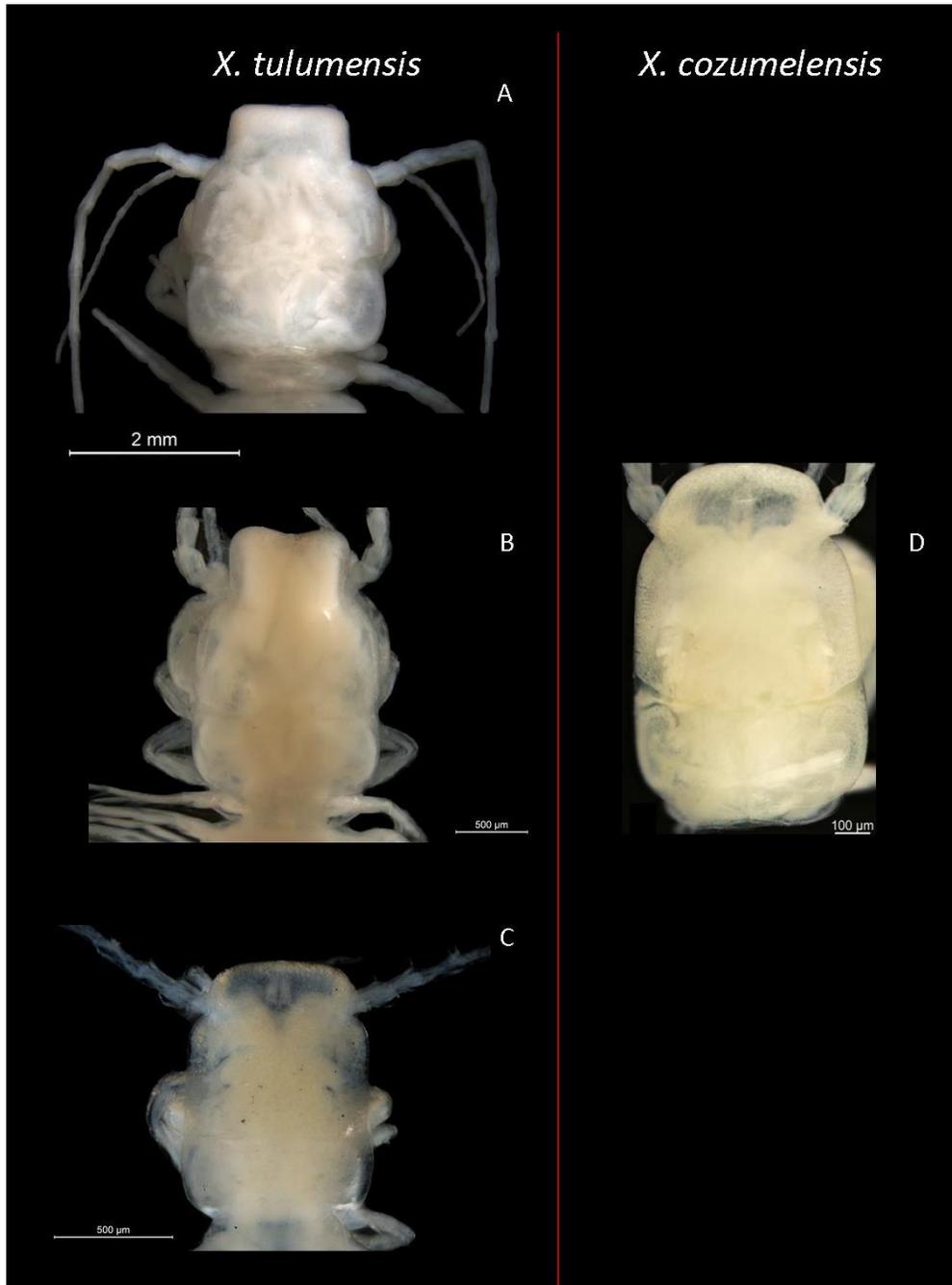
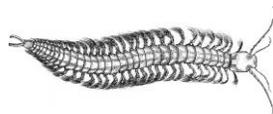


Figura 30. Comparación de los cefalones de *Xibalbanus tulumensis* A-C) y *X. cozumelensis*. D). Imagen “D” tomada y modificada de Olesen *et al.*, 2017.



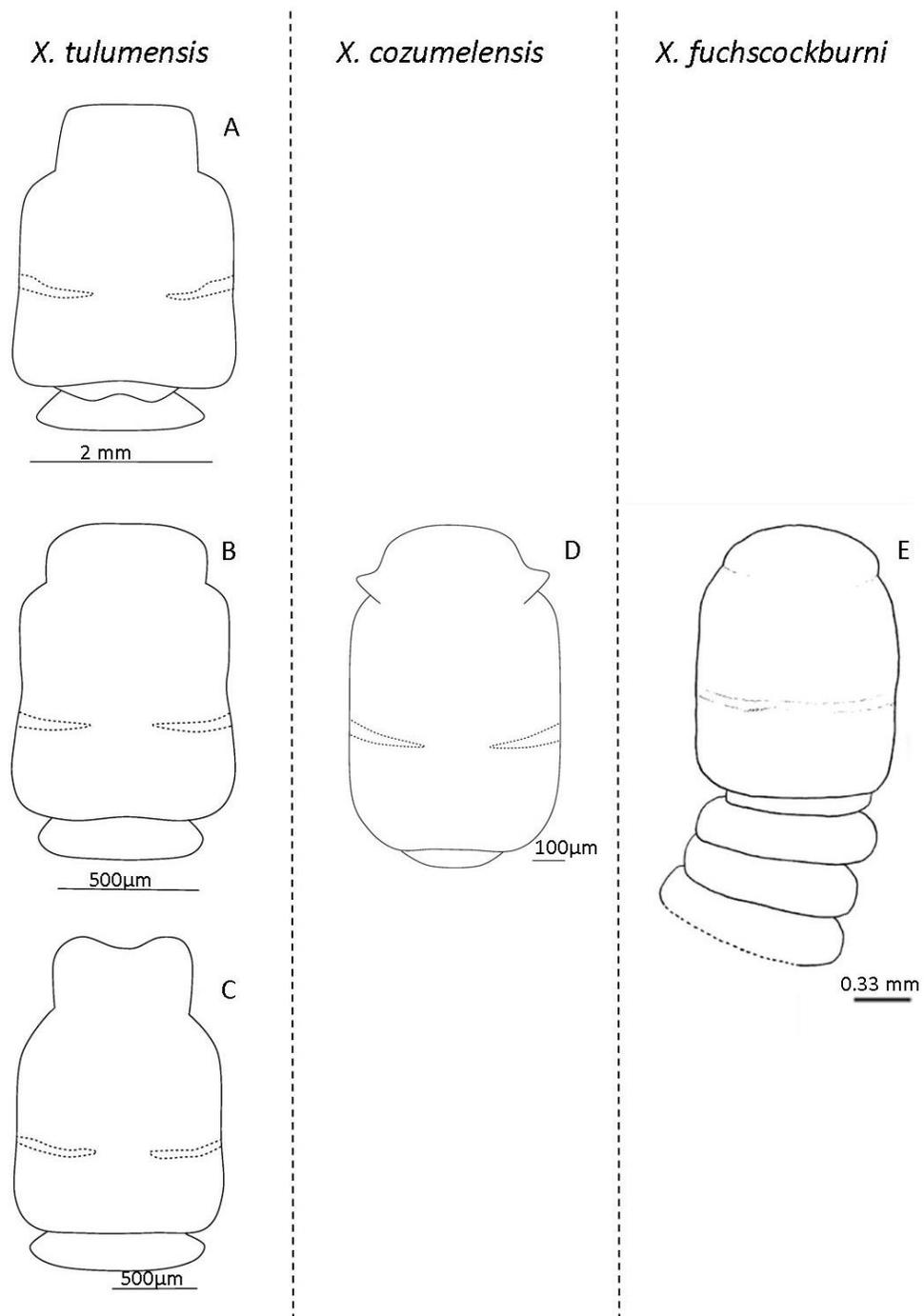
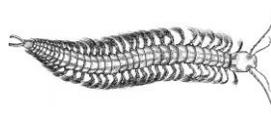


Figura 31. Comparación de los cefalones de *Xibalbanus tulumensis* A-C), *X. cozumelensis*. D) y *X. fuchscockburni* E). Imagen “E” tomada y modificada de Neiber *et al.*, 2012.



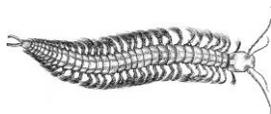
V. Registro fotográfico de *Xibalbanus tulumensis*

Se obtuvo material fotográfico de distintas estructuras de *X. tulumensis* en el microscopio estereoscópico (Leica Z16 APOA, Cámara: Leica DFC490) (Fig. 32–34) y en el microscopio electrónico de barrido (Hitachi SU1510) (Fig. 35,36). En la figura 32, se observa un ejemplar completo, así como un acercamiento al tronco, a un apéndice del tronco, y la somita anal con la rama caudal.

Para los ejemplares de *X. tulumensis* observados se obtuvieron tres variantes de la forma del cefalón (Fig. 33) mencionadas anteriormente. En la vista ventral del ejemplar con la parte anterior del cefalón bilobulado, se aprecia un oscurecimiento en las cerdas de los apéndices del cefalón (Fig. 33 F).

Se fotografiaron los apéndices del cefalón de un ejemplar (Fig. 34), en la que destaca el maxilípodo (Fig. 34 E) ya que se encontró en el segmento 3 una estructura parecida a una seta, con una base y en seguida una hilera de 11 esferas.

En el microscopio electrónico de barrido se registró el cuerpo completo de un ejemplar en vista dorsal (Fig. 35) y ventral (Fig. 36).



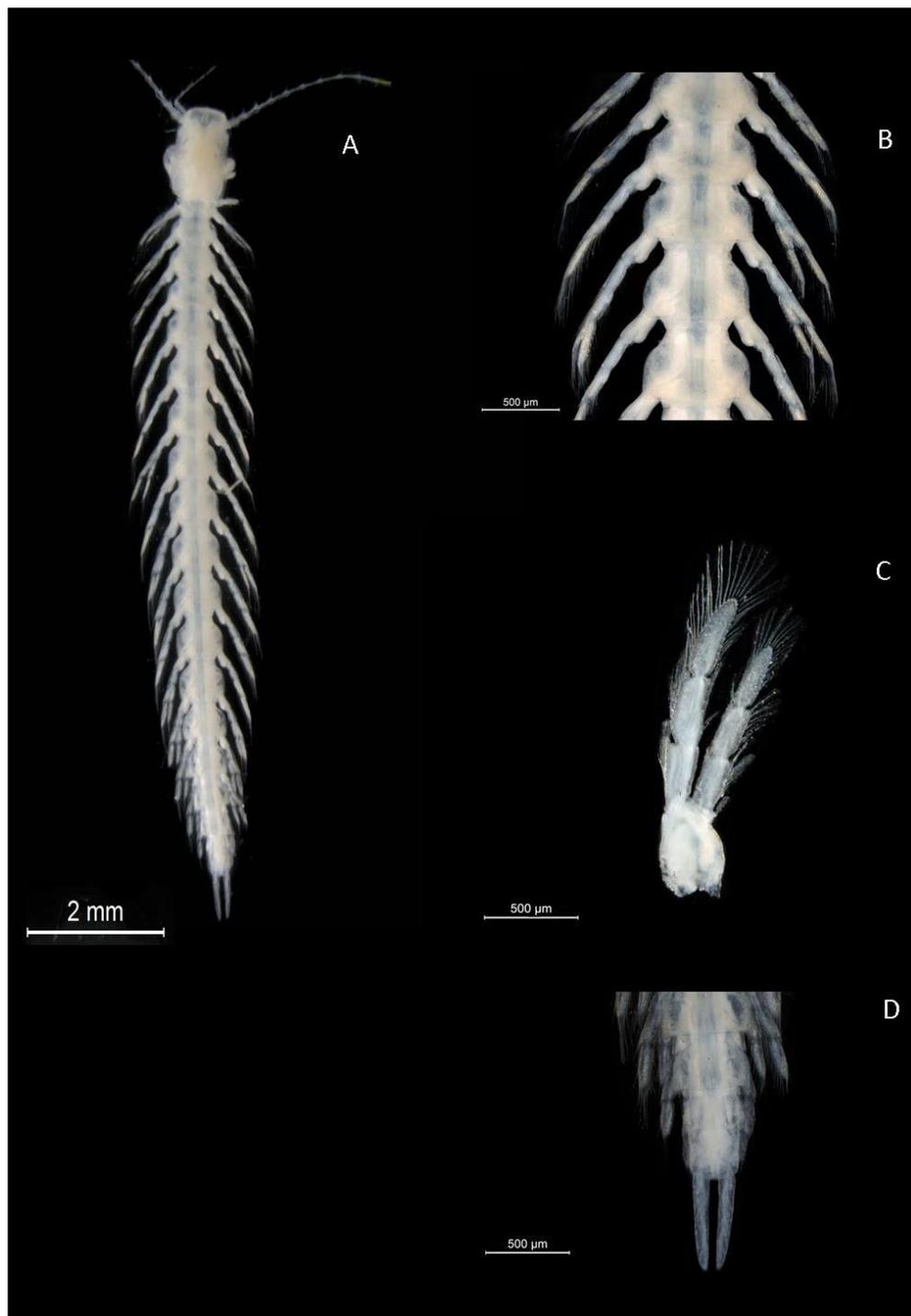
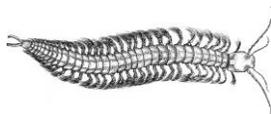


Figura 32. *Xibalbanus tulumensis*, estructuras en vista dorsal tomadas en microscopio estereoscópico: A) cuerpo completo. B) somitas del tronco y apéndices del tronco. C) apéndice del tronco. D) somita anal y ramas caudales.



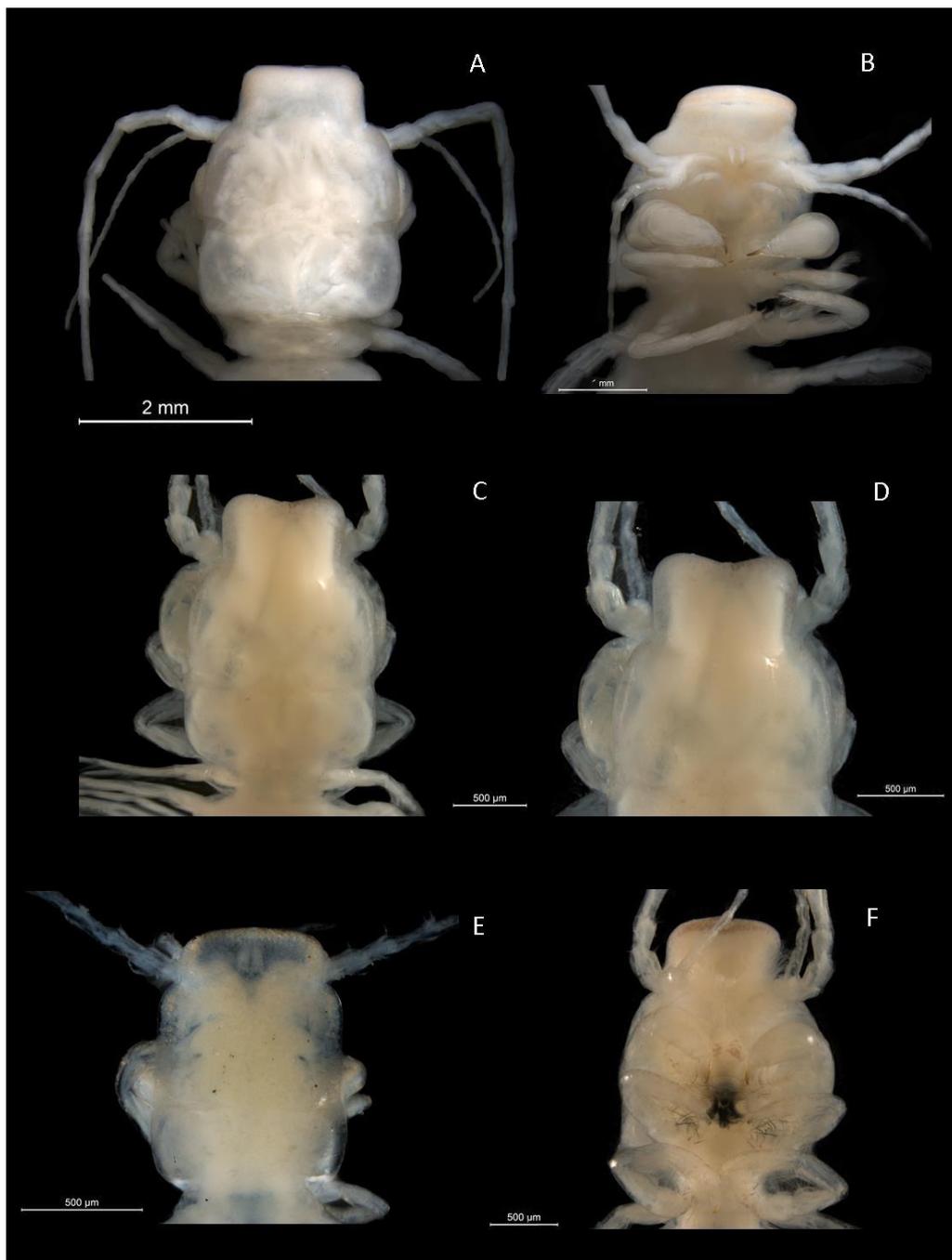
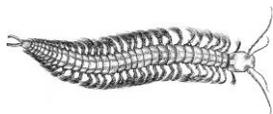


Figura 33. *Xibalbanus tulumensis*, variaciones en el cefalón, tomadas en microscopio estereoscópico: A) cefalón con frente pronunciada y cuadrada en vista dorsal. B) cefalón con frente pronunciada y cuadrada en vista ventral. C) cefalón con frente con dos lóbulos en vista dorsal. D) acercamiento al cefalón con frente con dos lóbulos. E) cefalón con frente redondeada en vista dorsal. F) vista ventral del cefalón con dos lóbulos, se muestra oscurecimiento en las cerdas de la boca.



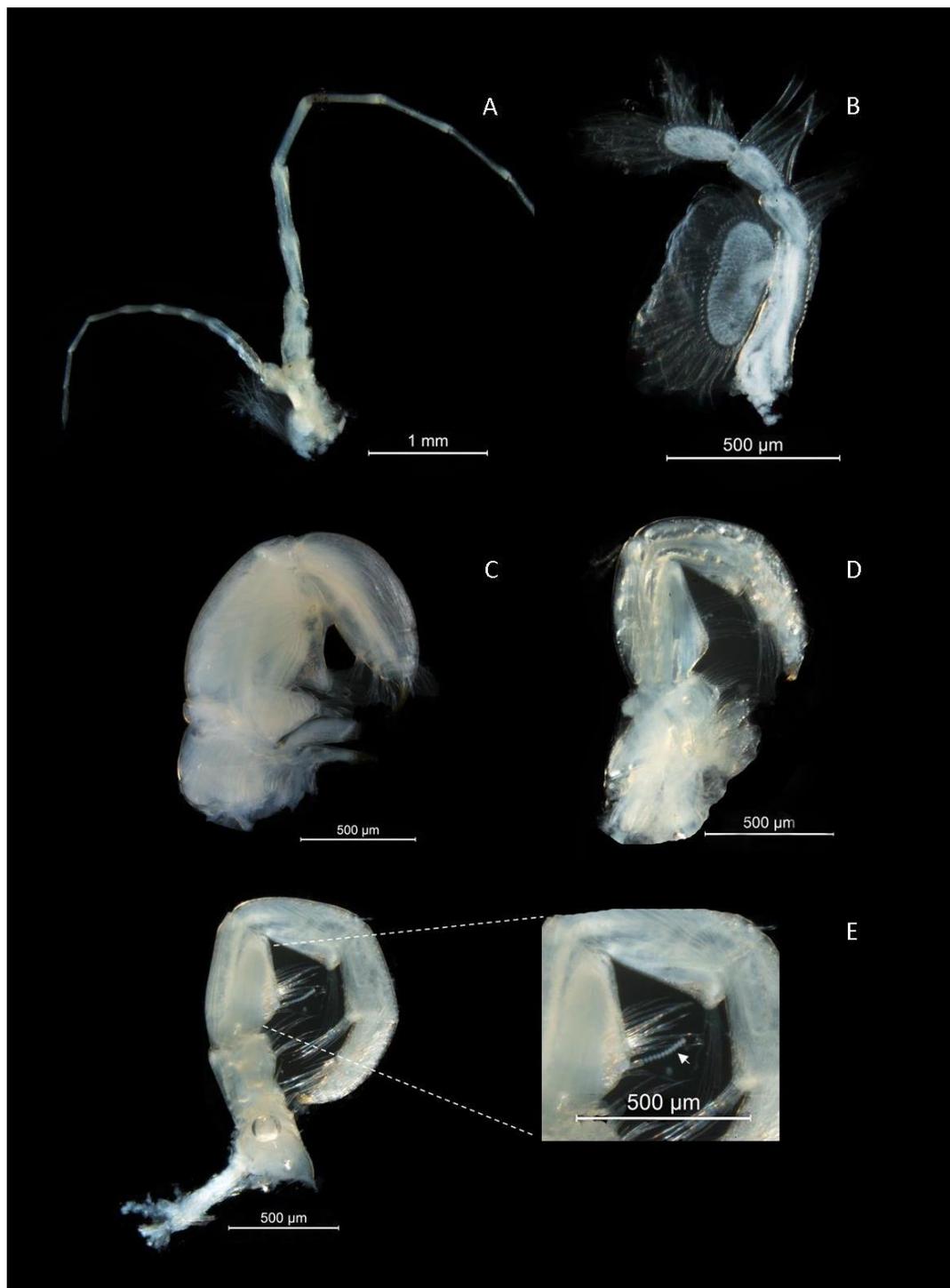
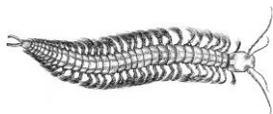


Figura 34. *Xibalbanus tulumensis*, apéndices del cefalón, tomadas en microscopio estereoscópico: A) antena 1. B) antena 2. C) maxila 1. D) maxila 2. E) maxilípido y acercamiento a la seta en forma de cuentas.



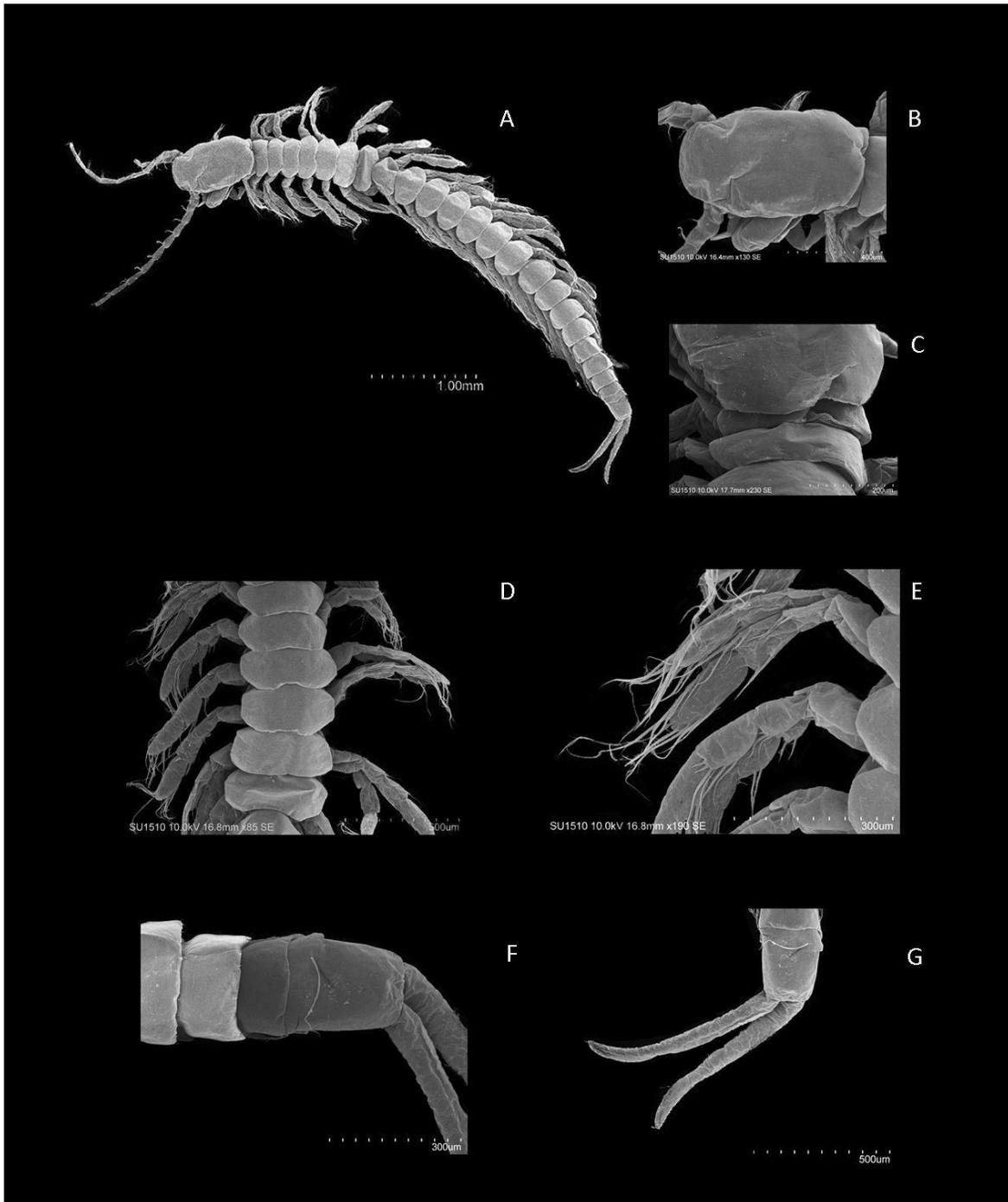
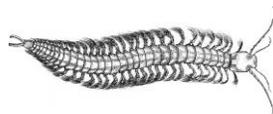


Figura 35. *Xibalbanus tulumensis*, estructuras en vista dorsal tomadas en microscopio electrónico de barrido: A) cuerpo completo, B) cefalón, C) acercamiento a unión entre cefalón y primer somita del tronco, D) somitas del tronco y apéndices del tronco, E) acercamiento a los apéndices del tronco, F) últimos segmentos del tronco, somita anal y parte de las ramas caudales, G) somita anal y ramas caudales.



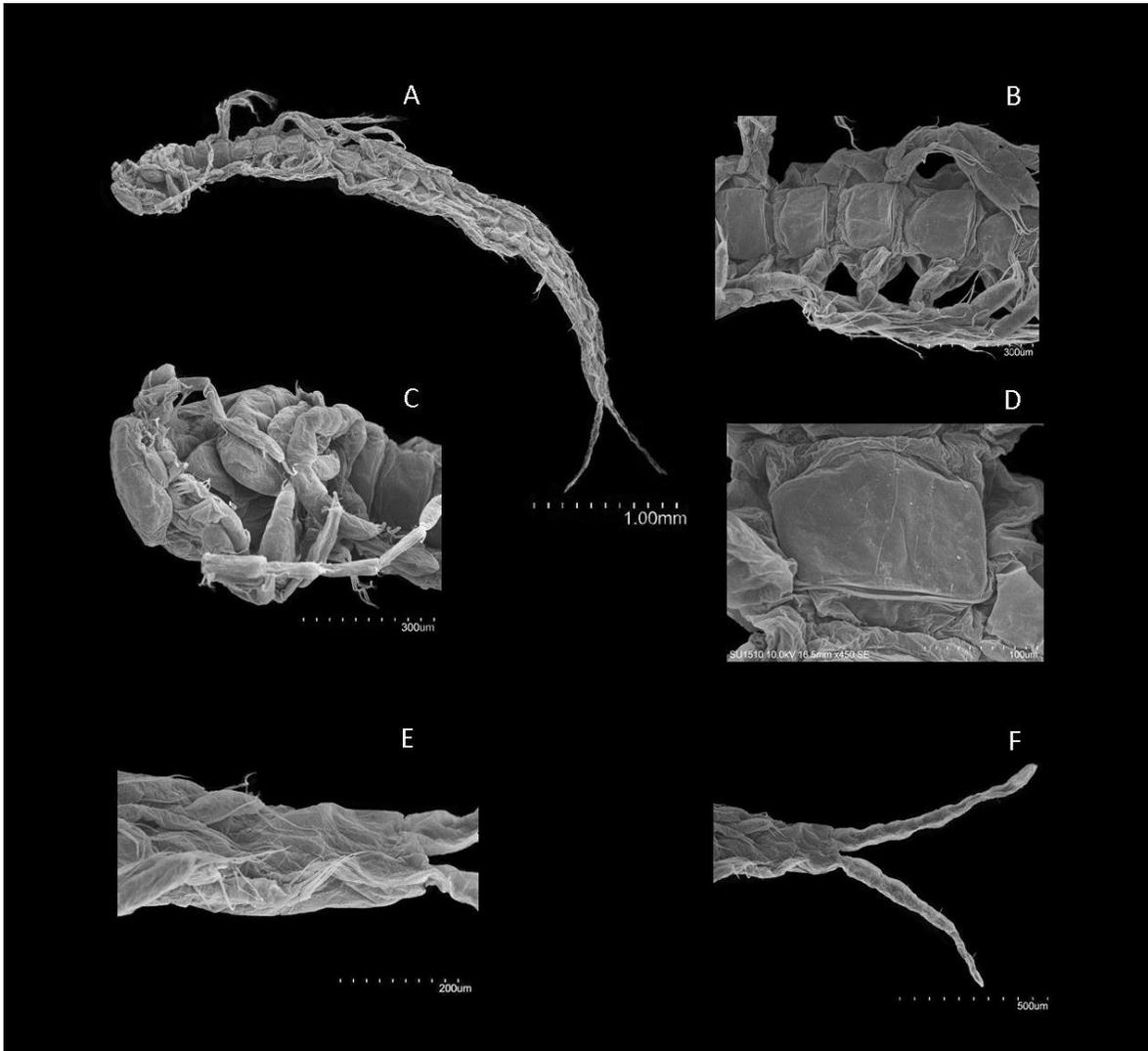
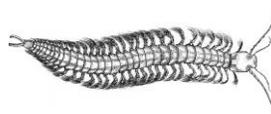
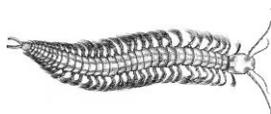


Figura 36. *Xibalbanus tulumensis*. Estructuras en vista ventral tomadas en microscopio electrónico de barrido. A) cuerpo completo. B) segmentos del tronco. C) cefalón. D) acercamiento a una somita del tronco. E) últimos segmentos del tronco, somita anal y parte de las ramas caudales. F) somita anal y ramas caudales.



VI. CLAVE DE IDENTIFICACIÓN PARA LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Xibalbanus*

- 1-a. Tronco con 19–25 somitas; endito del tercer segmento de la maxila 1 con 2 setas robustas lisas..... **Familia Morlokidae**
- 1-b. Tronco con 30–40 somitas; endito del tercer segmento de la maxila 1 con 2 setas robustas con proyecciones parecidas a papilas en la superficie distomedial..... **Familia Xibalbanidae**..... **2**
- 2-a. Longitud total alrededor de 16 mm; con un máximo de 35 somitas; antena 1, flagelo ventral segmentado en 5–6; antena 2, segmento 1 del endópodo con 3 setas; antena 2, segmento 3 del endópodo con 9–12 setas, cefalón con margen redondeado anteriormente..... *Xibalbanus fuchscockburni*
- 2-b. Longitud total entre los 27–40 mm; con más de 35 somitas; antena 1, flagelo ventral segmentado en 9–10; antena 2, segmento 1 del endópodo con 10–11 setas; antena 2, segmento 3 del endópodo con 27–28 setas..... **3**
- 3-a. Antena 2 con 58 setas en el exópodo; maxila 2 con 17 dentículos en el complejo de la garra; maxilípodo segmentado en 9..... *Xibalbanus cokei*
- 3-b. Antena 2 con 29–35 setas en el exópodo; maxila 2 con menos de 17 dentículos en el complejo de la garra; maxilípodo segmentado en 8..... **4**
- 4-a. *Lacinia movilis* izquierda con 3 dentículos en forma de cúspide; maxila 1, segmento 2 con 7 espinas en el endito; rama caudal de 4 a 5 veces el largo de la somita anal; cefalón con margen redondeado anteriormente, con dos proyecciones laterales parecidas a cuernos.....
..... *Xibalbanus cozumelensis*
- 4-b. *Lacinia movilis* izquierda con 1 dentículo en forma de media luna; maxila 1, segmento 2 con 6–8 espinas en la endita; rama caudal de 3 a 4 veces el largo de la somita anal; cefalón con frente amplia y sobresaliente, rectangular a bilobulada.....
..... *Xibalbanus tulumensis*



DISCUSIÓN

Yager (1987), describió a *Xibalbanus tulumensis*, el cual fue el primer remipedio descrito para México. Este organismo se recolectó en el cenote “Carwash”, Quintana Roo, México. Veinticinco años después, Neiber *et al.* (2012), describieron a *Xibalbanus fuchscockburni*, la segunda especie de remipedio descrita para México, recolectado en el cenote “Crustacea”, Quintana Roo, México. Cinco años más tarde, Olesen *et al.* (2017), describieron a *Xibalbanus cozumelensis*, el cual se recolectó en la isla de Cozumel, México.

De acuerdo a los registros obtenidos en la CNCR, del IB, UNAM, se cuenta con 46 ejemplares inventariados, todos pertenecientes a la especie *Xibalbanus tulumensis*. No se han registrado las otras dos especies de remipedios que se distribuyen en México debido a que no se ha recolectado en la isla de Cozumel, y los organismos recolectados en el cenote Crustacea donde se sabe que se encuentra *Xibalbanus fuchscockburni* fueron donados a otros investigadores sin ser revisados minuciosamente antes de la entrega, además de ello, la parte de la cueva dónde se distribuyen estas dos especies es distinta.

Los años en los que se recolectaron más remipedios fueron el 2013 con 16 organismos y el 2015 con 24 organismos (Fig. 18) lo cual se podría atribuir al número de muestreos y no a factores ambientales o físico-químicos, ya que en dichos años, el esfuerzo de muestreo fue mayor al resto por lo que no se podría comparar la alta abundancia de éstos años con el resto.

En cuanto a los cenotes, ocurre algo similar ya que el Cenote Vaca-Ha es el que más registros tiene, con 24 organismos; seguido del cenote “Crustacea” con ocho organismos (Fig. 19). A pesar de que se tengan más registros de organismos en el cenote Vaca-Ha, no se puede asegurar que en éste la población sea mayor ya que el número de muestreos en dicho cenote fue más constante, en cambio, en el cenote “Crustacea” solo se ha muestreado en un par de ocasiones. Neiber *et al.* (2012), mencionan que la abundancia de los remipedios es baja, sin embargo, una excepción notable a esto, es que el cenote “Crustacea” es donde los buzos de cuevas han reportado una densidad alta de remipedios, los cuales se cuentan por centenares. Esta gran población de remipedios se encuentra en el lado este de la cueva, en la misma sección que

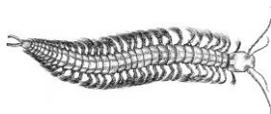


un gran número de camarones átyidos *Typhlatya pearsei* de los que se ha observado que los remipedios se alimentan, lo que explicaría la gran abundancia de remipedios. Aunado a esto, es probable que la entrada de materia orgánica en esta cueva sea mayor a comparación de otras.

Por otra parte, los ecosistemas anquihalinos están siendo impactados y sometidos a estrés principalmente por la creciente urbanización, asociada a la industria del turismo, escaso o nulo tratamiento de aguas residuales, inadecuado manejo de residuos sólidos, cambio de uso de suelo y pérdida de cobertura forestal, resultando en la pérdida de hábitat y por lo tanto de este ecosistema único (Doehring y Butler, 1974; Marín y Perry, 1994; Schmitter-Soto *et al.*, 2002; Marín *et al.*, 2004).

Adicionalmente, es importante resaltar que el cenote “Crustacea” se encuentra al norte de Tulum, mientras que el resto de cenotes muestreados están relativamente cerca unos de otros, al sureste de Tulum, debido al escaso conocimiento que se tiene de las características físico químicas de las cuevas, no se pueden comparar, sin embargo, es probable que las características del cenote Crustacea podría explicar el cambio abrupto en la densidad de los organismos.

En cuanto al análisis de tallas de los remipedios (Fig. 20), resalta que el intervalo de tallas en el que se encontraron la mayoría de los organismos fue de 6.9 a 12.9 mm de longitud total con 11 organismos, seguido del intervalo de 24.9 a 30.9 mm con nueve individuos y solo tres organismos midieron más que esto. Se sabe que el número máximo de somitas del tronco en especímenes adultos muestra un grado considerable de variabilidad inter e intraespecífica. Las especies más grandes, se ha reportado que miden desde 20 hasta 45 mm, tienen entre 20 y 40 somitas en el tronco. Estudios recientes sugieren que, en la gran mayoría de las especies de remipedios, no hay un límite superior fijo de la longitud del cuerpo, ni del número de somitas en el tronco y que ambas características parecen aumentar con la edad del organismo (Koenemann *et al.*, 2006, 2007, 2009). Tomando en cuenta lo anterior, se puede inferir que en la CNCR del IB, UNAM se cuenta con pocos remipedios adultos y la mayoría de los ejemplares son jóvenes. Aunado a esto, se observó que el cenote Crustacea es el único que cuenta con la clase de talla más grande, esto concuerda con los datos obtenidos por Torres (2009). Se conoce que la



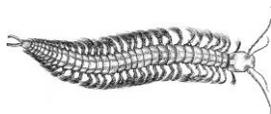
talla puede estar sujeta a la disponibilidad de alimento (Koenemann *et al.*, 2006), y como ya se mencionó, en este cenote se ha observado una gran cantidad de camarones átyidos *Typhlatya pearsei*, por lo que las tallas grandes observadas, podrían deberse a este factor.

En cuanto al número de segmentos o somitas del tronco, se sabe que *X. fuchscockburni* es la especie más pequeña y con menor número de segmentos, mientras que *X. tulumensis* junto con *X. cozumelensis* son las especies que presentan el mayor número de somitas por mm.

Los remipedios son carnívoros facultativos, esto podría deberse al hábitat en el que se distribuyen, el cual es extremo. La estratificación generada por la diferencia de densidades de las dos masas de agua (dulce y salada) presenta procesos biogeoquímicos complejos (desnitrificación, metanogénesis y reducción de azufre) cuyos equilibrios químicos, por la concentración de oxígeno disuelto reducida (3 a <1 mg L⁻¹) y natural, es frágil e involucra consorcios de bacterias quimiolitotróficas y quimioautotróficas (Pohlman *et al.*, 2002). Lo anterior le confiere características de hábitats extremos donde el balance biológico para la subsistencia de organismos es crucial. El establecimiento y continuidad temporal de las condiciones de estratificación y los procesos asociados, son fundamentales para la comunidad de remipedios (Humphreys, 1999).

Se alimentan en la haloclina, de camarones del género *Typhlatya* (Schram, 1986) y complementan su dieta con materia orgánica derivada de la quimiosíntesis realizada por los consorcios de bacterias antes mencionadas (Pohlman, 2002). Estando los remipedios en los niveles altos de la trama alimentaria, el riesgo de extinción por afectación al hábitat es aún mayor ya que son los niveles tróficos más elevados los que son afectados primero y desaparecen de los ecosistemas.

Se conoce que los remipedios se encuentran en Quintana Roo, pero no se han registrado en Yucatán, lo que puede relacionarse con que al ser organismos que se encuentran en la capa de agua salada, esto limita su distribución a la proximidad con zonas costeras. En el estado de Yucatán, la masa de agua marina está por debajo de una haloclina muy profunda, por lo que es



difícil acceder a ésta, con lo que no es posible descartar que se distribuyan también en este estado.

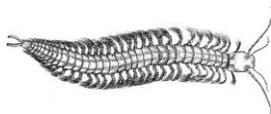
Al ser organismos estigobios presentan un grado de especialización alto. Se han reportado en profundidades entre 24 y 80 m (límite del buceo con mezcla) aunque pueden llegar a encontrarse a mayor o menor profundidad siguiendo el contorno del agua marina (salinidad de 33.9 a 34.1‰), temperatura entre 25.6–26 °C y concentración de oxígeno disuelto de 3 a <1 mg L-1 (Escobar y Yager, 2001).

Hasta el momento se sabe que el género *Xibalbanus* se distribuye en la península de Yucatán, en 15 localidades, siendo *X. tulumensis* la especie con una distribución más amplia ya que se ha reportado en 12 de aquellas, en cambio, las tres especies restantes únicamente se han reportado en una localidad. Y como se mencionó anteriormente, aunque *X. tulumensis* y *X. fuchscockburni* comparten distribución en el sistema Crustacea, al parecer no se superponen ya que la primera especie se ha registrado en la parte este de la cueva, mientras que la segunda en la parte oeste. No se sabe por qué *X. tulumensis* es la especie con mayor área de distribución.

El estado de Quintana Roo es en donde hay más registros de *Xibalbanus*, teniendo 13 localidades con reportes de presencia de remipedios, mientras que Cozumel y Belice cuentan solo con registros en una localidad. Por lo anterior es indispensable ampliar las zonas de muestreo de ser posible. Así mismo aumentar los estudios taxonómicos y moleculares de esos organismos ya que podrían existir más especies de las que se conocen actualmente.

En cuanto a las características mostradas en la tabla 4, se puede destacar que en las cuatro especies de *Xibalbanus* el número de segmentos de la rama dorsal de la antena 1 que se ha descrito es de 11 y se ha encontrado que en *X. fuchscockburni* y en *X. cokei* el número puede aumentar a 12, por lo que no se consideraría un carácter taxonómico relevante para separar entre especies.

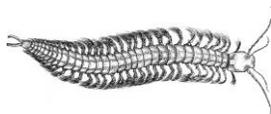
Las principales características que permiten distinguir entre las especies son el número de setas en el exópodo de la antena 2, ya que existe una diferencia considerable entre especies *X. tulumensis* con 32, *X. fuchscockburni* con 17, *X. cozumelensis* con 29–35, y *X. cokei* con 58. De



igual manera, los segmentos del flagelo ventral de la antena 1 permiten diferenciar a *X. fuchscockburni* ya que cuenta con 5 a 6 segmentos, mientras que en las tres especies restantes el número de segmentos se mantiene entre 9 y 10. También los dentículos en el complejo de la garra de la maxila 2 varían: *X. tulumensis* con 16, *X. fuchscockburni* con 10–12, *X. cozumelensis* con 13–14, y *X. cokei* con 17.

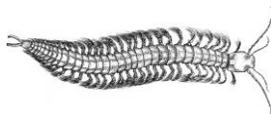
La forma del cefalón puede ser una característica que permita diferenciar a las tres especies de *Xibalbanus* que se distribuyen en México, ya que se observaron diferencias claras entre ellas, sobre todo en la parte anterior. En los ejemplares revisados de *X. tulumensis* se encontraron tres formas diferentes y aunque variaban un poco, mantenían la tendencia a tener una frente pronunciada, sobresaliente y de rectangular a bilobulada. En cuanto a *X. cozumelensis*, su cefalón es redondeado sobresaliente y presenta dos extensiones laterales parecidas a cuernos. Mientras que *X. fuchscockburni* presenta un cefalón totalmente redondeado en la parte anterior. Estas dos últimas especies se compararon de acuerdo a fotografías y esquemas presentes en los artículos de su descripción original, por lo que haría falta examinar más ejemplares de dichas especies para comparar los cefalones y estudiar si existe alguna variación intraespecífica como ocurre con *X. tulumensis*. Todas las especies mencionadas presentan dos muescas laterales, sin embargo no se observó alguna tendencia que las diferencie. El cefalón de *X. cokei* no se pudo incluir ya que no se cuenta con fotografías ni esquemas de dicha estructura, por lo que se necesita examinar ejemplares para determinar si existe alguna diferencia con las otras tres especies.

Las características que tienen en común las especies de *Xibalbanus* distribuidas en México, (*X. tulumensis*, *X. cozumelensis* y *X. fuchscockburni*) son las siguientes: los segmentos de la rama dorsal de la antena 1, en las tres especies es de 11, aunque en *X. fuchscockburni* puede aumentar a 12. Los segmentos del flagelo ventral de la antena 1 es de 9–10 en *X. tulumensis* y *X. cozumelensis*. El largo del segmento anal en la rama caudal en las tres especies varía de 3 a 5 veces. El protópodo de la antena 1 se encuentra segmentado en 2, excepto en *X. fuchscockburni* del cual no se tienen datos.



Xibalbanus fuchscockburni es la especie que presenta mayor diferencia en algunas de las características morfológicas en comparación con las tres especies restantes del género. Las más notables son; el escudo cefálico, ya que es la única que se describe con el margen anterior totalmente redondeado; en cuanto a longitud máxima, es la de menor tamaño y la que se le han descrito menor número de somitas; es de la que se tiene menor registro de segmentos del flagelo ventral de la antena 1; de la misma forma, es la que tiene una menor cantidad de setas en los tres segmentos del exópodo de la antena 2; así mismo, es la que cuenta con menor número de dentículos en el complejo de la garra de la maxila 2.

Además de las descripciones morfológicas de las especies del género *Xibalbanus*, se han publicado ya comparaciones basadas en secuencias de genes mitocondriales que apoyan hasta ahora la validez de las especies. Se ha mencionado que las distancias interespecíficas en el gen COI en remipedios son mayores al 13% (Koenemann *et al.*, 2009). Cuando se describió *X. fuchscockburni* se realizó un análisis genético que resultó en una distancia en el gen COI de 15.6% con respecto a *X. tulumensis* (Neiber *et al.*, 2012). Posteriormente, cuando se describió *X. cozumelensis* se comparó con *X. tulumensis* y *X. fuchscockburni* confirmando la separación de las especies (Olesen *et al.* 2017).



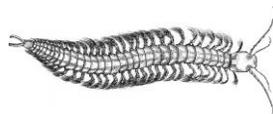
CONCLUSIONES

- A excepción de los cenotes Crustacea y Vaca-Ha, los cenotes Nohoch Na Chich, Bang, Cristal, Muknal y Odyssey presentan una baja abundancia de remipedios y podría reducirse aún más debido a que los ecosistemas anquihalinos están siendo impactados y sometidos a estrés principalmente por la creciente urbanización.
- Algunos caracteres morfológicos como lo son el número de dentículos en la garra de la maxila 2, o la forma del cefalón pueden servir para la separación de especies dentro del género *Xibalbanus*.
- La longitud total de los remipedios, así como el número máximo de somitas del tronco, en especímenes adultos, muestra un grado considerable de variabilidad intraespecífica e interespecífica.
- *Xibalbanus fuchscockburni* es la especie donde se observan mayores diferencias morfológicas respecto a las otras especies del género *Xibalbanus*.
- *Xibalbanus tulumensis* es la especie que presenta una mayor distribución.

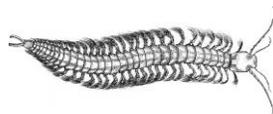


LITERATURA CITADA

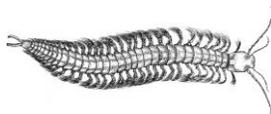
- Alvarez, F., Escobar-Briones, E. y Alcocer, J. 2000. Sistemas anquihalinos. *Ciencia y Desarrollo*, XXVI (155), 37-45.
- Álvarez, W. 2009. *Tyrannosaurus Rex* y el Cráter de la Muerte, Ed. Crítica. En: [Chicxulub: el meteorito que causó la extinción de los dinosaurios en el origen de los grandes yacimientos petroleros en México](#). Secretaría de Energía. Gobierno de México. Publicado el 15 de junio de 2016.
- Back, W., Hanshaw, B. B., Herman, J. S., y Van Driel, J. N. 1986. Differential dissolution of a Pleistocene reef in the ground-water mixing zone of coastal Yucatan, Mexico. *Geology*, 14(2), 137-140.
- Beddows, P., Blanchon, P., Escobar, E. y Torres-Talamante, O. 2007. Los cenotes de la península de Yucatán. *Arqueología Mexicana*, 83, 32-35.
- Benítez, S. 2014. Variación en la estructura y composición de la fauna anquihalina del sistema Ox Bel Ha (península de Yucatán) a través de un gradiente de distancia desde la zona litoral. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bishop, R. E., Humphreys, W. F., Cukrov, N., Žic, V., Boxshall, G. A., Cukrov, M., y Sket, B. 2015. ‘Anchialine’ redefined as a subterranean estuary in a crevicular or cavernous geological setting. *Journal of Crustacean Biology*, 35(4), 511-514.
- Camargo-Zanoguera, A., & Suarez-Reynoso, G. (1994). Evidencia sísmica del cráter de impacto de Chicxulub. *Boletín de la Asociación Mexicana de Geofísicos de Exploración*, 34, 1-28.
- Carpenter, J. 1999. Behavior and ecology of *Speleonectes epilimnius* (Remipedia, Speleonectidae) from surface water of an anchialine cave on San Salvador Island, Bahamas. *Crustaceana*, 72(8), 979-991.
- Cortés, C. 2017. Diversidad y abundancia del zooplancton de cuatro cenotes del Sistema Ox Bel Ha, Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Doehring, D. O., y Butler, J. H. 1974. Hydrogeologic constraints on Yucatan's development. *Science*, 186(4164), 591-595.
- Duran, B. 2017. Estructura poblacional y distribución de *Creaseriella anops* (Creaser, 1936) (Isopoda: Cirolanidae) en la península de Yucatán, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Emerson, M. J. y Schram, F. R. 1991 Remipedia, part 2: paleontology. *Proc. San Diego Soc. Nat. Hist.* 7, 1-52.



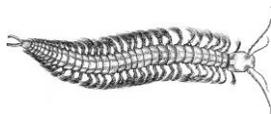
- Ertas, B., von Reumont, B. M., Wägele, J. W., Misof, B. y Burmester, T. 2009. Hemocyanin suggests a close relationship of Remipedia and Hexapoda. *Molecular Biology and Evolution*, 26(12), 2711-2718.
- Escobar, B., y Torres, O. 2005. Propuesta de Modificación de la Lista de Especies en Riesgo de la NOM-059-SEMARNAT-2001 (Inclusión de *Speleonectes tulumensis* a la Lista de Especies en Riesgo de la NOM- 059-SEMARNAT-2005).
- Fanenbruck, M., Harzsch, S., y Wägele, J. W. 2003. The brain of the Remipedia (Crustacea) and an alternative hypothesis on their phylogenetic relationships. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(11), 3868-3873.
- Felgenhauer, b. E., Abele, G., y Felder, D. 1992. Remipedia. — in: f. W. Harrison y a. G. Humes (eds.), *microscopic anatomy of invertebrates*, 9, crustacea, pp. 225-247.
- García-Valdecasas, A. 1984. Morlockiidae new family of Remipedia (Crustacea). *Eos* 60: 329-333.
- Hall, F. G., 1936. Physical and chemical survey of cenotes of Yucatan. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 457: 5–16
- Hoenemann, M., Neiber M., Humphreys, W., Iliffe, T., Schram, R., y Koenemann.S. 2013. Phylogenetic analysis and systematic revision of Remipedia (Nectiopoda) from Bayesian analysis of molecular data. *Journal of Crustacean Biology*, 33(5): 603-619.
- Humphreys, W. F., 1999. Physico-chemical profile and energy fixation in Bundera Sinkhole, an anchialine remipede habitat in north-western Australia. — *J. Roy. Soc. Western Australia*, 82:89-98.
- Iliffe, T. M., y Alvarez, F. 2018. Research in Anchialine Caves. In: *Cave Ecology* (pp. 383-397). Springer, Cham.
- Iliffe, T. M., y Bishop, R. E. 2007. Adaptations to life in marine caves. *Fisheries and Aquaculture. Encyclopedia of Life Support Systems (EOLSS), developed under the auspices of the UNESCO. Eolss Publishers, Oxford, UK.*
- Koenemann, S., Schram, F. R., Bloechl, A., Hoenemann, M., Iliffe T.M., y Held C. 2007. Post-embryonic development of remipede crustaceans. — *Evolution and Development.*, 9 (2): 117-121.
- Koenemann, S., e Iliffe.T., 2013. Class Remipedia Yager, 19811. In *Treatise on Zoology-Anatomy, Taxonomy, Biology. The Crustacea, Volume 4 Part A* (pp. 125-177). BRILL.
- Koenemann, S., Schram, F. R., y Iliffe, T. 2006. Trunk segmentation patterns in Remipedia. *Crustaceana*, 79: 607-631.
- Koenemann, S., Olesen, J., Alwes, F., Iliffe, T. M., Hoenemann, M., Ungerer, P., y Scholtz, G. 2009. The post-embryonic development of Remipedia (Crustacea) additional results and new insights. *Development Genes and Evolution*, 219(3), 131.



- Koenemann, S., Schram, F. R., Iliffe, T. M., Hinderstein, L. M., & Bloechl, A. 2007. Behavior of Remipedia in the laboratory, with supporting field observations. *Journal of Crustacean Biology*, 27(4), 534-542.
- Marín, L. E., y Perry, E. C. 1994. The hydrogeology and contamination potential of northwestern Yucatan, Mexico. *Geofísica internacional*, 33(4).
- Marín, S. L., Pacheco, A. J., y Méndez, R. R. 2004. Hidrogeología de la Península de Yucatán. *Jiménez B, Marín L (Eds) El agua en México vista desde la Academia. Academia Mexicana de Ciencias*, 159-176.
- Molina, E. 2015. Evidencia del impacto meteorítico del límite Cretácico/Paleógeno e interés de los cenotes de Yucatán (No. ART-2015-99883).
- Molina, E. 2015. Evidence and causes of the main extinction events in the Paleogene based on the extinction and survival patterns of foraminifera. *Earth-Science Reviews*, 140, 166-181.
- Neiber, M. T, F. C. Hansen, T. M. Iliffe, B. C. Gonzalez, y S. Koenemann. 2012. Molecular taxonomy of *Speleonectes fuchscockburni*, a new pseudocryptic species of Remipedia (Crustacea) from an anchialine cave system on the Yucatán Peninsula, Quintana Roo, Mexico. *Zootaxa*, 3190(1), 31-46.
- Olesen, J. (2018). Crustacean life cycles developmental strategies and environmental adaptations. *The Natural History of the Crustacea: Life Histories*, 5, 1.
- Olesen, J., K. Meland, H. Glenner, P. J. Van Hengstum, y T. M. Iliffe. 2017. *Xibalbanus cozumelensis*, a new species of Remipedia (Crustacea) from Cozumel, Mexico, and a molecular phylogeny of *Xibalbanus* on the Yucatán Peninsula. *European Journal of Taxonomy*, 316:1-27.
- Pohlman, J. W., Iliffe, T. M., y Cifuentes, L. A. 1997. A stable isotope study of organic cycling and the ecology of an anchialine cave ecosystem. *Marine Ecology Progress Series*, 155, 17-27.
- QRSS, 2021. Quintana Roo Speleological Survey. <https://caves.org/project/qrss/qrss.htm>. Actualizada el 1 de enero del 2021. Consultada el 20 de enero de 2021.
- Rosenfeld, J. H. 2002. El potencial económico del Bloque de Yucatán en México, Guatemala y Belice. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 55(1), 30-37.
- Schmitter-Soto, J. J., Escobar-Briones, E., Alcocer, J., Suárez-Morales, E., Elías-Gutiérrez, M., y Marín, L. E. 2002. Los cenotes de la Península de Yucatán. *De la Lanza-Espino, G. y JL García-Calderón (Comps.). Lagos y Presas de México. AGT. México*, 337-381.
- Schram, F., Yager, J., y Emerson, M. 1986. Remipedia. Part 1. Systematics. *San Diego Society of Natural History Memoir*. 15, 4-60
- Stachowitsch, M. 1992. *The invertebrates: an illustrated glossary*. Wiley-Liss, Inc..
- Thistle, A. B., & Watling, L. 1989. *Functional morphology of feeding and grooming in Crustacea*. CRC.



- Torres, T. O. 2009. Hábitat y dieta de *Speleonectes tulumensis* (Crustacea: Remipedia) (Yager, 1987) en el ecosistema anquihalino “Crustacea”, Quintana Roo, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- von Reumont, B. M., Blanke, A., Richter, S., Alvarez, F., Bleidorn, C., y Jenner, R. A. 2013. The first venomous crustacean revealed by transcriptomics and functional morphology: remipede venom glands express a unique toxin cocktail dominated by enzymes and a neurotoxin. *Molecular Biology and Evolution*, 31(1), 48-58.
- von Reumont, B. M., Jenner, R. A., Wills, M. A., Dell’Ampio, E., Pass, G., Ebersberger, I., Mayer, B., Koenemann, S., Ilife, T.M., Stamatakis, A., Niehuis, O., Musemann, K., y Misof, B. 2012. Pancrustacean phylogeny in the light of new phylogenomic data: support for Remipedia as the possible sister group of Hexapoda. *Molecular biology and evolution*, 29(3), 1031-1045
- Weidie, A. E., y Back, W. 1985. Geology and hydrogeology of the Yucatan and Quaternary geology of northeastern Yucatan Peninsula. *New Orleans Geological Society. New Orleans, Louisiana, USA*, 119.
- Yager, J. 1981. Remipedia, a new class of Crustacea from a marine cave in the Bahamas. *Journal of Crustacean Biology*, 328-333.
- Yager, J. 1987. *Speleonectes tulumensis* n-sp (Crustacea, Remipedia) from 2 anchialine cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Stygologia*, 3, 161-166.
- Yager, J. 2013. *Speleonectes cokei*, new species of Remipedia (Crustacea: Speleonectidae) from a submerged ocean cave near Caye Chapel, Belize. *Zootaxa*, 3710(4), 354-362.



GLOSARIO

A

Agujero azul: Cueva submarina, también llamada cueva vertical. Es casi circular y de paredes empinadas. Se destaca por el color azul intenso de las aguas profundas y azul más claro de las superficiales.

Amphi-atlántica: Distribución a ambos lados del océano Atlántico.

Anquihalino: Es un estuario subterráneo con influencia de mareas ubicado dentro de los terrenos cársticos y volcánicos creviculares y cavernosos que se extiende tierra adentro hasta el límite de la penetración de agua de mar.

Apomorfía: Rasgo evolutivamente novedoso, es decir, derivado de otro rasgo perteneciente a un taxón ancestral filogenéticamente próximo.

Autoapomórfico: Apomorfía exclusiva de un grupo.

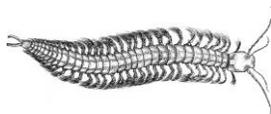
B

Bivalvo: Molusco exclusivamente acuático, de agua dulce o salada. El nombre bivalvo hace referencia a su principal característica que es poseer dos valvas unidas entre sí y articuladas mediante una charnela.

Brachium: En la maxila 1, segmentos del 5-7(el último). En la maxila 2 y maxilípedo, a partir del segmento 6 y hasta el último segmento. Son todos los segmentos a partir del punto de flexión, hasta la punta del apéndice.

C

Caparazón: En invertebrados, es una estructura rígida que brinda protección para el cuerpo de algunos animales y la mayoría de los crustáceos. Puede ser quitinosa o calcárea.



Carnívoro facultativo: Organismo capaz de sobrevivir en un medio ambiente competitivo como saprófito y que también puede actuar como depredador de otros seres vivos.

Cefalón: Tagma más anterior del cuerpo de los artrópodos y algunos crustáceos, que presenta las estructuras: Antenas 1, antenas 2, maxila 1, maxila 2, maxilípedos, *labrum*. Es el resultado de la fusión de los dos primeros segmentos.

Cenote: Pozo natural de agua dulce abastecido por un río subterráneo que se forma en numerosos lugares de la península de Yucatán por el colapso de piedra caliza que expone el agua y al que los mayas dieron un uso sagrado.

Chicxulub: En maya significa lugar del cuerno prendido o clavado, por derivarse de las voces Chhic, prender, clavar algo y Xulub, cuerno.

Colgajo: Estructura que cuelga.

Convergencia: Mecanismo por el cual estructuras similares desarrollan un proceso evolutivo independiente a partir de ancestros distintos y mediante procedimientos diferentes.

Creviculares: Que tiene espacios o grietas entre la roca.

Cuenca criptorreica: Región continental de drenaje subterráneo carente de una red de drenaje definida, es decir donde de pronto desaparecen las corrientes.

D

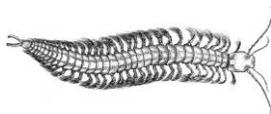
Desnitrificación: Es la transformación biológica del nitrato en gas nitrógeno, óxido nítrico y óxido nitroso.

E

Endópodo: Estructura o rama interna en los apéndices birrámeos de los crustáceos.

Epicontinental: Que está situado sobre la plataforma continental, por lo que es menos profundo que el resto.

Escudo dorsal: Placa que recubre la parte dorsal de la cabeza.



Estigobio: Fauna presente en el medio acuático subterráneo, totalmente adaptada con ciclo de vida completo en el ambiente subterráneo

Estigofilo: Fauna presente en el medio acuático subterráneo, adaptación intermedia, presente en determinados estadios de su ciclo de vida en el medio subterráneo.

Estigoxeno: Fauna presente en el medio acuático subterráneo, especies no adaptadas a éste, presencia esporádica.

Estudio taxonómico: Análisis de la clasificación y ordenamiento de los organismos vivos.

Eutroglófilo: epigeo- Organismo que está bien adaptado a la vida bajo la tierra, pero en condiciones favorables pueden volver al ambiente epigeo.

Exópodo: Estructura o rama externa en los apéndices birrámeos de los crustáceos.

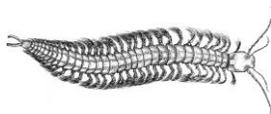
F

Fallas de asentamiento: Fracturas lineales que se originan a partir de la pérdida de masa por cambios glacio-eustáticos y tensiones gravitacionales, y luego se agrandan por disolución cárstica a lo largo del margen de aguas poco profundas.

Filamento frontal: Felgenhauer *et al.* (1992) describieron los filamentos frontales en *Xibalbanus tulumensis* Yager, 1987 como estructuras inervadas que no están asociadas con ningún músculo. En la actualidad, no se sabe si los filamentos frontales representan un carácter autoapomórfico en remipedios, o si son homólogos a las estructuras cefálicas sensoriales en otros grupos de crustáceos, por ejemplo, el órgano frontal en ostrácodos, o el complejo de filamento frontal en larvas de percebe.

Flagelo ventral: En la clase Remipedia, apéndice móvil en forma de látigo de la antena 1, es más corto que la rama dorsal.

H



Hemocianina: Es una proteína presente en la hemolinfa de algunos crustáceos, arácnidos y moluscos que se encarga del transporte del oxígeno.

Hermafrodita: Organismo que reúne los dos sexos en el mismo individuo.

Hermafrodita incompleto: Forma de hermafroditismo simultáneo, en la cual algunos individuos no cambian de sexo.

Hermafrodita secuencial: Forma de hermafroditismo en la cual, salvo por una breve etapa transitoria, los sexos están separados. El cambio de sexo que experimenta un individuo durante su vida como adulto. Este tipo de reversión sexual, presenta dos formas básicas: la protandría (el primer sexo es macho) y la protoginia (el primer sexo es hembra).

Hermafrodita simultáneo: Forma de hermafroditismo en la cual cada individuo es al mismo tiempo macho y hembra, y puede liberar tanto espermatozoides como óvulos durante el desove (Lluhc, 1995). Para el hermafroditismo simultáneo hay dos caminos posibles: la fertilización cruzada de dos organismos o la autofertilización de un sólo organismo.

Homólogo: Aquellas estructuras que, en diferentes organismos, cuentan con idéntico origen pero que desarrollan una función que resulta distinta.

Homónimo: Palabras que siendo iguales por su forma tienen diferentes significados.

I

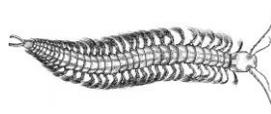
Isla oceánica: Isla alejada de los continentes y que tiene un origen distinto de éstos. No son parte de la plataforma continental.

K

Kárstico: Forma de relieve originada por meteorización química de determinadas rocas, como la caliza, dolomía, yeso, etc., compuestas por minerales solubles en agua.

L

Labrum: Borde bucal superior situado ante o sobre las mandíbulas.



Lacertus: En la maxila 1, segmentos del 1-5. En la maxila 2 y maxilípedo, del segmento 1-4. Son todos los segmentos a partir del segmento 1 y hasta el punto de flexión del apéndice.

M

Maxilípedos: Apéndice bucal auxiliar. Su función es sujetar las presas.

Metanauplio: Último estado larvario nauplio de crustáceos que presenta más de tres pares de apéndices torácicos no funcionales.

Metanogénesis: Formación de metano por parte de los seres vivos, principalmente de bacterias.

Movimiento metacrónico: Tipo de movimiento de los miembros múltiples, donde cada miembro se halla en una fase ligeramente más avanzada de la anterior, pero más atrasada de la posterior.-, el movimiento parece pasar como una onda a lo largo del eje de los miembros. La onda va hacia adelante.

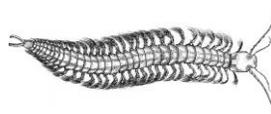
Movimiento sincrónico: Tipo de movimiento de los miembros múltiples, donde cada miembro tiene un movimiento simultáneo, ocurre o se desarrolla a la vez que otra cosa.

N

Nauplio: Primer estadio larval característica de los crustáceos. Posee forma piriforme y presenta sólo tres pares de apéndices cefálicos: anténulas, antenas y mandíbulas, que usa para nadar.

O

Orthonauplio: Etapa nauplio en remipedios en la que se presentan tres pares de apéndices cefálicos y no presenta rudimentos de apéndices adicionales.



P

Parafilético: Incluye algunos pero no todos los descendientes del ancestro común y se basa en simplesiomorfías.

Paralelismo: Es un fenómeno evolutivo por el que en dos ramas de un clado se produce, sobre bases estructurales homólogas, un cambio evolutivo equivalente.

Península: Extensión de tierra rodeada de agua por todas partes salvo por una, por donde está unida a un territorio de mayor tamaño.

Percebe: Crustáceo marino de cuerpo cilíndrico y alargado protegido en un extremo por un caparazón reforzado por placas calizas; es hermafrodita, vive adherido a las rocas mediante un pedúnculo carnoso, y se cría formando grupos.

Placa esternal: Estructura presente en el lado ventral, cada somita está reforzada por una placa esternal y una barra transversal que conecta las bases de ramas pares individuales.

Polifilético: Que incluye especies descendientes de ancestros diferentes y se basa en convergencias o paralelismos. Hay acuerdo entre todos los sistemáticos en rechazar los grupos polifiléticos.

Pre-juvenil: Estadio larval caracterizado por poseer apéndices cefálicos y del tronco.

Protópodos: Región basal del apéndice, generalmente está fusionado a la somita.

Q

Quimioautótrofas: Organismos que utilizan compuestos inorgánicos reducidos como fuente de energía y el CO₂ como fuente de carbono.

Quimiolitotróficas: Organismos que son capaces de obtener la energía para su subsistencia de materia inorgánica.

Quimiosíntesis: Es una forma de nutrición autótrofa en la que la energía necesaria para la elaboración de compuestos orgánicos se obtiene de la oxidación de ciertas sustancias del medio.



Es característico de bacterias, y gracias a este proceso se reciclan los compuestos totalmente reducidos (NH_3 , H_2S , CH_4) y se cierran los ciclos de la materia en los ecosistemas.

R

Ramas caudales: Par de protuberancias similares a apéndices o espinas localizadas en la somita anal.

Ramas dorsales: Apéndice móvil en forma de látigo de la antena 1, es más largo que el flagelo ventral.

Remipedia: Clase de crustáceos con el cuerpo blanco o transparente dividido en cabeza y un tronco alargado. La cabeza está cubierta por un escudo cefálico, sin ojos, con anténulas y antenas birrámeas.

Remipedio: Término coloquial para referirse a los organismos de la clase Remipedia.

S

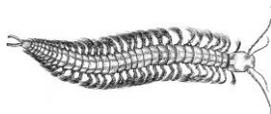
Simplesiomorfia: Carácter ancestral compartido por dos o más taxa.

Setas: Elementos de la cutícula originados por secreción de las células epidérmicas. También denominadas sedas o cerdas.

Simbionte: Es un organismo que vive en simbiosis con otra especie diferente. Vive habitualmente en el espacio corporal de otro, pero sin perjudicarlo.

Somita: División metamérica del cuerpo de un crustáceo está constituida por somitas. Cada somita normalmente lleva un par de apéndices birrámeos.

Subtroglófilos: Organismo epigeo que presenta adaptaciones al ambiente subterráneo y usa la caverna sólo como refugio temporal.



T

Troglobio: Verdaderos animales habitantes de las cavernas (epigeos), que no podrían sobrevivir en un ambiente diferente. Por lo general, exhiben adaptaciones morfológicas.

