



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

**Conectividad en el Cinturón Ecuatorial Atlántico:
la carcinofauna del volcán de asfalto como ejemplo**

TESIS

PARA OPTAR POR EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

ORIENTACIÓN: Biología Marina

PRESENTA:

ADRIANA GAYTÁN CABALLERO

TUTORA PRINCIPAL:

DRA. ELVA G. ESCOBAR BRIONES

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. PATRICIA DOLORES BRIONES FOURZÁN

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA

Instituto de Biología, UNAM

DR. PINDARO DÍAZ JAIMES

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

DR. ADOLFO NAVARRO

Facultad de Ciencias, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX., febrero, 2023



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.



Conectividad en el Cinturón Ecuatorial Atlántico: la carcinofauna del volcán de asfalto como ejemplo

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

ORIENTACIÓN: Biología Marina

PRESENTA:

ADRIANA GAYTÁN CABALLERO

TUTORA PRINCIPAL:

DRA. ELVA G. ESCOBAR BRIONES

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

COMITÉ TUTOR:

DRA. PATRICIA DOLORES BRIONES FOURZÁN

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

DR. FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA

Instituto de Biología, UNAM

DR. PINDARO DÍAZ JAIMES

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM

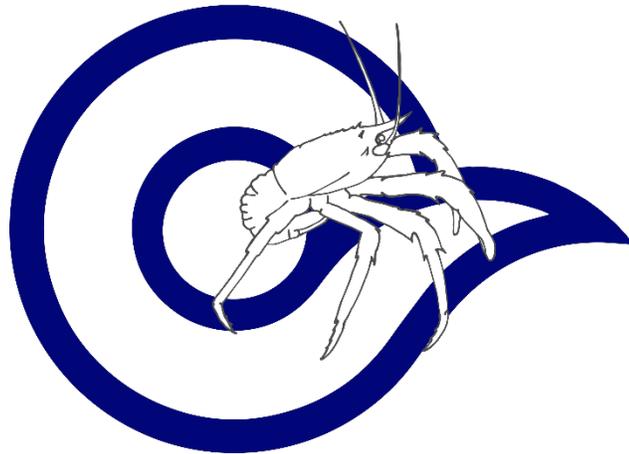
DR. ADOLFO NAVARRO

Facultad de Ciencias, UNAM

Ciudad Universitaria, CD. MX., febrero, 2023

*Nikitoa ni Nezahualcoyotl:
Kuix ok nelli nemohua in tlaltikpak
An nochipa tlaltikpak: zan achika ya nikan.
Tel ka chalchihuitl no xamani, no teokuitlatl in tlapani, no ketzalli posteki.
An nochipa tlaltikpak: zan achika ye nikan.
Huey Tlatuani Nezahualcoyotl*

Yo Nezahualcóyotl lo pregunto:
¿Acaso de verdad se vive con raíz en la tierra?
No para siempre en la tierra: sólo un poco aquí.
Aunque sea de jade se quiebra, aunque sea de oro se rompe,
aunque sea plumaje de quetzal se desgarrar.
No para siempre en la tierra: sólo un poco aquí.
El gran gobernante Nezahualcoyotl



Con gran aprecio y admiración

Mauricio D. Aguado Gaytán, Carolina Guadalupe Martell Gaytán
Dr. Fausto René Beamonte Barrientos
Dr. Heiko Sahling

Agradecimientos institucionales

Agradezco sinceramente el gran y diverso apoyo que sustentó e hizo posible la culminación de este trabajo: Para su financiamiento, el proyecto de colaboración entre el Centro de Investigaciones de los Márgenes Oceánicos (RCOM: *Research Center Ocean Margins*) de la Universidad de Bremen, Alemania, el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México, México; y la Universidad de Texas (TAMU), EUA. El proyecto *Factores que definen la variabilidad de la diversidad biológica y biomasa en el mar profundo del Golfo de México* (PAPIIT) y CONACyT 40158F. Ambos proyectos a cargo de la Dra. Elva Escobar Briones. Al capitán y tripulación del buque oceanográfico Meteor, así como a los participantes de la expedición M67/2b *Fluid seepage of Chile and in the southern Gulf of Mexico* llevada a cabo en el año 2006 (jefe de expedición: Gerhard Bohrmann).

A las instituciones e investigadores que me permitieron revisar y analizar el material obtenido en diferentes países, así como aquellos investigadores que me apoyaron en el análisis de datos:

Laboratorio de Biodiversidad y Macroecología, del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICML-UNAM), campus Ciudad Universitaria, investigador a cargo: Dra Elva Escobar-Briones; Laboratorio del Centro de Estudios Avanzados de Blanes (CSIC), España, investigador a cargo: Dr. Enrique Macpherson; Colección de Invertebrados (USNM) del Instituto Smithsonian, Museo de Historia Natural, EUA, curador: Dr. Rafael Lemaitre. Colección Nacional de Crustáceos (CNCR), del instituto de Biología (IB-UNAM), México, curador: Dr. Fernando Álvarez y técnico Dr. José Luis Villalobos, Colección Zoológica de Lafayette (ULLZ) de la Universidad de Louisiana, EUA, investigador a cargo: Dr. Darryl Felder; Laboratorio del Dr. Charles R. Fisher de la Universidad del Estado de Pensilvania, EUA; Laboratorio de evolución y ecología molecular del Instituto Oceanográfico Woods Hole, EUA, investigador a cargo: Dr. Timothy Shank; Laboratorio de Invertebrados marinos de la Universidad Texas A&M, EUAN, investigador a cargo: Dra. Anja Schulze; Facultad de Biología, Universidad de Campeche, México, investigador: Dr. Rafael Robles; SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales), Candidata a Doctor Angélica Hernández Guerrero; UNINMAR, ICML, UNAM, investigador: M. en C. León F. Álvarez Sánchez. Su apoyo fue de gran valor y gracias a esto se logró obtener los resultados de este trabajo.

Agradecimientos personales

Agradezco sinceramente a mi tutora Dra. Elva Escobar Briones a quien admiro como investigador. Gracias a sus enseñanzas, he valorado totalmente el estudio del mar profundo. A los miembros de mi comité evaluador que semestre a semestre realizaron sugerencias que enriquecieron el trabajo: Dra. Patricia Briones Fourzán (ICML Puerto Morelos), Dr. Fernando Álvarez Noguera (Inst. Biología-UNAM), Dr. Pindaro Díaz Jaimes (ICML-UNAM) y Dr. Adolfo Navarro (Facultad de Ciencias-UNAM).

A mis queridos profesores por su guía y apoyo en todo momento: Dr. Raúl Gío Argáez (ICML-UNAM), Dra. Jill Yager (Instituto Smithsonian), Dr. Heiko Sahling (MARUM), M. en C. Margarito Álvarez-Rubio (ICML-UNAM) y Dra. Ann Grant.

A mis compañeros del laboratorio de Biodiversidad y Macroecología (ICML-UNAM) que mantienen el ánimo por estudiar este maravilloso ecosistema del mar profundo. Así como a quienes hacen del ICML una segunda casa, trabajadores, profesores y alumnos con quienes he compartido estos gratos años. Agradezco también a aquellos profesores, compañeros y amigos de otras naciones que me mostraron la ciencia desde otra visión.

Finalmente, y de forma realmente importante, agradezco a mi inspiración: a mi querida familia de sangre y amistad, que han caminado a mi lado incondicionalmente y que han dejado en mí una enseñanza particular e invaluable. Ustedes saben bien que están en mi mente y corazón: Zenyeliztli-Noicniutzinh.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	4
1. Introducción	7
Figura 1. Tipos de desarrollo: directo y por medio de larvas.....	8
2. OBJETIVO.....	11
3. Hipótesis de investigación.....	11
3. Área de estudio	12
Figura 2. Área de estudio.	12
Figura 3. Sitios con presencia de asfalto, excepto los montículos de Campeche.....	14
Capítulo 1	16
Ecología descriptiva	16
1. Antecedentes: El hábitat preferencial de organismos asociados a ecosistemas con quimiosíntesis.....	17
a) Patrones de distribución y características fisicoquímicas	17
Tabla 1. Localidades asociadas a infiltraciones frías y uso de mosaicos.. ..	18
Tabla 2. Tipos de infiltraciones frías descritos por Sibuet y Olu-Le Roy (2002).....	19
Figura 4. Relaciones tróficas hipotéticas para los ecosistemas de infiltraciones frías.	19
b) Dieta de organismos	20
Tabla 3. Comparación entre los elementos de carbono (C) y nitrógeno (N) en ecosistemas basados en quimiosíntesis.....	22
Figura 5. Firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ ‰ y $\delta^{15}\text{N}$ ‰ en ecosistemas marinos.	22
Figura 6. Ciclo de vida generalizados de: a. camarones carídeos y b. galatéidos.. ..	24
Figura 7. Mapa de distribución registrado para a. <i>Alvinocaris muricola</i> , y b. <i>Munidopsis</i> spp.	24
Tabla 4. Datos sobre la historia de vida de <i>Alvinocaris muricola</i> y <i>Munidopsis geyeri</i>	25
2. Objetivos.....	26
2.1. General	26
2.2. Particulares.....	26
3. Preguntas a resolver	26
4. Material y Método.....	27
4.1. Trabajo de campo.....	27
Tabla 5. Estaciones de muestreo y tipo de muestras.	28
Figura 8. Estaciones de muestreo en el volcán de asfalto Chapopote.	29
4.2. Trabajo de laboratorio.....	29
4.2.1. Hábitats en Chapopote a partir del análisis de imágenes y mosaicos.....	29
Tabla 6. Términos y clasificación en la que se basó el reconocimiento de hábitats en Chapopote.....	30
4.2.2. Factores abióticos de Chapopote: análisis elemental y tamaño de grano.....	30
4.2.3. Dieta potencial y asimilada: infauna, contenido gástrico y medición de isotopía estable.....	33
4.2.4. Distribución espacial de <i>A. muricola</i> y del género <i>Munidopsis</i>	34
5. Resultados.....	35
5.1 Hábitats en Chapopote a partir del análisis de imágenes y mosaicos.....	35
Figura 9. Hábitats reconocidos en el montículo de asfalto Chapopote.	36
Tabla 6. Hábitats reconocidos en el montículo Chapopote.	37
Tabla 7. Taxa identificados en el ecosistema del montículo de asfalto Chapopote.....	39
5.2. Factores abióticos en Chapopote: análisis elemental y tamaño de grano.....	40
Figura 10. Valores del análisis elemental en sedimento superficial de 6 sitios de muestreo.	40
Tabla 8. Análisis de sedimentos e isotopía estable en Chapopote.....	41
5.3. Dieta potencial y asimilada: infauna, contenido gástrico y medición de isotopía estable.....	42
Tabla 9. Grupos taxonómicos identificados en las muestras de infauna en el sitio Chapopote.	42
Figura 11. Densidad promedio y desviación estándar de infauna.	43
Tabla 10. Abundancia relativa de objetos registrados en los contenidos gástricos.....	44
Figura 12. Objetos registrados en los contenidos gástricos de <i>A. muricola</i> , <i>M. geyeri</i> y <i>Munidopsis</i> sp.	44
Figura 13. Promedio de valores de $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$ en la materia orgánica de sedimentos	45
Figura 14. Promedio de valores de $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$ en a) <i>A. muricola</i> y b) <i>Munidopsis</i> spp. de Chapopote.	46

Tabla 11. Porcentajes resultantes del modelo de mezcla	47
5.4. Distribución espacial	47
Figura 15. Ejemplos de los hábitats representativos de los organismos.....	48
Figura 16. Gráfica de análisis de correspondencia (AC) para las especies <i>A. muricola</i> y <i>Munidopsis</i>	49
6. Discusión	50
6.1. Descripción del hábitat: análisis de imágenes y mosaicos	50
6.2. Factores abióticos de en Chapopote: análisis elemental y tamaño de grano	50
6.3. Dieta potencial y asimilada: infauna, contenido gástrico y medición de isotopía estable.....	52
6.4. Distribución espacial	55
7. Conclusiones	57
Capítulo 2.....	59
Similitud morfológica y genética entre poblaciones en el Cinturón Ecuatorial Atlántico.	59
1. Antecedentes: Estudios morfológicos y genéticos	60
a) Estudios morfológicos y genéticos de <i>Alvinocaris muricola</i> Williams, 1988	60
Figura 17. Morfología de la especie <i>Alvinocaris muricola</i>	60
b. Estudios morfológicos y genéticos de <i>Munidopsis geyeri</i> Pequegnat & Pequegnat, 1970.....	63
Figura 18. <i>Munidopsis geyeri</i> Pequegnat & Pequegnat, 1970.....	65
2. Objetivos.....	68
2.1. General	68
2.2. Particulares.....	68
3. Preguntas a resolver	68
4. Material y Método.....	69
4.1. Trabajo de campo.....	69
4.2. Trabajo de laboratorio.....	69
4.2.1. Análisis morfológico de <i>Alvinocaris muricola</i>	69
Tabla 12. Localidades de registro y organismos analizados de la especie <i>Alvinocaris muricola</i>	70
Figura 19. Distribución de <i>Alvinocaris muricola</i>	71
4.2.2. Análisis morfológico de <i>Munidopsis exuta</i> y su comparación con <i>Munidopsis geyeri</i>	71
Tabla 13. Localidades de registro y organismos analizados de las especies <i>M. exuta</i> y <i>M. geyeri</i>	72
Figura 20. Distribución de a. <i>Munidopsis exuta</i> y b. <i>Munidopsis geyeri</i>	75
4.2.3-4. Análisis molecular de individuos de diferentes poblaciones de <i>Alvinocaris muricola</i> , <i>Munidopsis geyeri</i> y <i>Munidopsis exuta</i>	76
Tabla 14. Lista de organismos en el análisis molecular de <i>Alvinocaris muricola</i>	77
Tabla 15. Lista de organismos en el análisis molecular.....	79
5. Resultados	81
5.1. Análisis morfológico de <i>Alvinocaris muricola</i>	81
Figura 21. Ejemplos de la morfología del primer y segundo pleópodo de hembra y macho de <i>Alvinocaris muricola</i>	83
Figure 22. Hábitats donde es más abundante la especie <i>Alvinocaris muricola</i> en el montículo Chapopote.....	85
5.2. Análisis morfológico de <i>Munidopsis exuta</i> y su comparación con <i>M. geyeri</i>	86
Figura 23. Ejemplares de <i>Munidopsis exuta</i> Macpherson y Segonzac, 2005.	88
Figura 24. Comparación morfológica entre <i>Munidopsis exuta</i> y <i>M. geyeri</i>	91
5.3-4. Análisis molecular de individuos de diferentes poblaciones de <i>Alvinocaris muricola</i> , <i>Munidopsis geyeri</i> y <i>Munidopsis exuta</i>	92
5.3.1 Distancias genéticas en <i>Alvinocaris muricola</i> y especies asociadas	92
Figura 25. Relaciones evolutivas de los taxa en el grupo de <i>Alvinocaris muricola</i>	95
Figura 26. Histograma de distancias genéticas para el grupo de <i>A. muricola</i>	96
Figura 27. Relaciones evolutivas de los taxa en el grupo de <i>Alvinocaris muricola</i>	98
5.4.1. Distancias genéticas en el grupo de galatéidos.....	99
Figura 28. Relaciones evolutivas de los taxa en el grupo de <i>Munidopsis</i> para.....	100
Figura 29. Histograma de distancias genéticas para el grupo de <i>Munidopsis</i>	101
Figura 30. Relaciones evolutivas de los taxa	103
6. Discusión.....	104

6.1. Análisis morfológico de <i>Alvinocaris muricola</i>	104
6.2. Análisis morfológico de <i>Munidopsis exuta</i> y su comparación con <i>M. geyeri</i>	105
6.3. Análisis molecular de individuos de diferentes poblaciones de <i>Alvinocaris muricola</i>	106
6.4. Análisis molecular de individuos de diferentes poblaciones de <i>Munidopsis geyeri</i> y <i>Munidopsis exuta</i> ..	109
Figura 31. Distribución de las especies <i>Munidopsis exuta</i> , <i>M. recta</i> , <i>M. geyeri</i> y <i>M. bracteosa</i>	109
7. Conclusiones	112
Capítulo 3.....	113
En búsqueda de las áreas de proyección con características ideales para el asentamiento de las especies	
<i>Alvinocaris muricola</i>, <i>Munidopsis geyeri</i> y <i>M. exuta</i>.....	113
1. Antecedentes: dispersión y conectividad en mar profundo.....	114
2. Objetivos.....	117
2.1. General	117
2.2. Particulares.....	117
3. Preguntas a resolver	117
4. Material y Método	118
4.1. Trabajo de Laboratorio.....	118
4.1.1. Características de los ecosistemas donde se registran las poblaciones de <i>Alvinocaris muricola</i> , <i>Munidopsis exuta</i> y <i>M. geyeri</i>	118
Tabla 16. Tipo de capas con datos biológicos y ambientales.	118
4.1.2. Modelado de la distribución geográfica a través de la hipótesis de nicho ecológico para <i>Alvinocaris</i> <i>muricola</i> , <i>Munidopsis exuta</i> y <i>M. geyeri</i>	119
Figura 32. Metodología para probar la hipótesis de nicho ecológico en el espacio geográfico.....	119
4.1.2.1. Principios y uso del programa MaxEnt	120
4.1.2.2. Procesamiento de capas ambientales	120
4.1.2.2. Elección de capas para realizar el modelado de la distribución con MaxEnt.....	121
Figura 33. Ejemplos de los problemas detectados a partir de las capas transformadas.	122
5. Resultados	123
5.1. Características de los ecosistemas donde se registran las poblaciones de <i>Alvinocaris muricola</i> , <i>Munidopsis</i> <i>exuta</i> y <i>M. geyeri</i>	123
Figura 34. Análisis de similitud entre ecosistemas del Cinturón Ecuatorial Atlántico.....	123
5.2. Hipótesis de nicho ecológico para <i>Alvinocaris muricola</i> , <i>Munidopsis exuta</i> y <i>M. geyeri</i>	123
Figura 36. Importancia de variables por el método de <i>jackknife</i> (pliegue).....	125
Figura 37. Hipótesis de nicho ecológico en el espacio geográfico con las variables ambientales elegidas.	128
6. Discusión.....	129
6.1. Características de los ecosistemas donde se registran las poblaciones de <i>Alvinocaris muricola</i> , <i>Munidopsis</i> <i>exuta</i> y <i>M. geyeri</i>	129
5.2. Hipótesis de nicho ecológico para <i>Alvinocaris muricola</i> , <i>Munidopsis exuta</i> y <i>M. geyeri</i>	130
7. Conclusiones	135
8. Referencias (Formato: Deep-Sea Research Part II).....	136
ANEXOS.....	155

RESUMEN

Los estudios del potencial de conectividad potencial para especies generalmente abisales a lo largo del Atlántico y en particular para el Cinturón Ecuatorial Atlántico, requiere de aproximaciones que incluyan escalas espaciales distintas con base en el uso de análisis biológicos, ecológicos, así como herramientas morfológicas y moleculares. Para contribuir a este conocimiento, este trabajo abarcó una escala local y posteriormente regional. A nivel local se estudiaron las poblaciones de las especies de crustáceos decápodos: *Alvinocaris muricola*, un camarón carideo, y los galatéidos o langostillas *Munidopsis exuta* y *M. geyeri* en la localidad Chapopote en el sur del Golfo de México, reconociendo el uso del ecosistema por las especies a través de su distribución en los hábitats y dieta. A nivel regional se compararon tanto morfológica como genéticamente a representantes de las poblaciones del Atlántico, encontrando para las tres especies intervalos de variación en sus caracteres, así como una similitud genética entre poblaciones representada por valores mínimos de diferencias genéticas. Con estos datos, y como un tercer acercamiento regional, este estudio probó la efectividad de generar un modelo de hipótesis de nicho ecológico con la información disponible para el fondo marino del Atlántico, en donde corroboró que los sitios con alta concentración de materia orgánica influyen en la proyección de características ideales de asentamiento para las especies.

El montículo Chapopote ubicado en la región de los montículos de Campeche a 3200 m de profundidad, es ecosistema tipo asociado a asfalto en el Golfo de México. Se caracteriza por la presencia de flujos de asfalto de diferente densidad, infiltraciones de hidrocarburo y metano, así como por la presencia de hidratos de gas. Su biodiversidad está representada por taxa típicos de infiltraciones frías, así como fauna colonizadora y visitante. Este estudio se enfocó en los crustáceos decápodos *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*. El análisis de ejemplares, así como de videos y fotografías de alta resolución mostraron que Chapopote es un ecosistema heterogéneo representado por ocho hábitats. La distribución espacial de *A. muricola* y de los galatéidos *Munidopsis* spp. fue contrastante. El camarón carideo mostró una mayor abundancia en los agregados de siboglinidos y sobre tapetes bacterianos en los flujos de asfalto, mientras que la distribución de los galatéidos fue más diversa mostrando un patrón

potencialmente al azar. En cuanto a la dieta de los organismos, se registró un amplio espectro de objetos en los contenidos gástricos con un mayor porcentaje en materia orgánica reciclada de sedimentos en el ecosistema. Los valores de los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) sustentaron un nivel trófico similar para las tres especies, con un origen de carbono diferenciado. Lo cual indica una coexistencia de las especies de *A. muricola* y *Munidopsis* spp. en el montículo Chapopote a través de una compensación ecológica (*trade-off*) de un uso diferenciado del ecosistema, catalogando a *A. muricola* como especie endémica de infiltraciones frías y a los galatéidos *M. exuta* y *M. geyeri* como especies colonizadoras de sitios con elevada materia orgánica.

A nivel regional, la comparación entre individuos de *A. muricola* (n=115), *M. exuta* (n=17) y *M. geyeri* (n=89) a partir de diferentes poblaciones, evidenció el intervalo de variación de caracteres diagnósticos de las especies, asumiendo que son especies bien diferenciadas sustentándolo a nivel molecular. Sin embargo, se detectó su estrecha similitud a nivel genético con especies tanto de la región del Atlántico (en el caso de *A. muricola*) como con especies del Pacífico Este (en el caso de los galatéidos). La agrupación de *A. muricola* de diferentes poblaciones del Atlántico incluyó individuos de la especie *A. markensis*, concordando con una sinonimia para las especies por la mezcla de haplotipos, sin embargo, al no contar con un análisis morfológico de *A. markensis*, se optó por respetar la individualidad de las especies. De forma similar para los grupos de *M. exuta*-*M. recta* y en particular *M. geyeri*-*M. bracteosa* (Atlántico-Pacífico, respectivamente), se observó que corresponden a grupos hermanos a partir del análisis de los fragmentos de genes 12S y 16S. La existencia de la barrera física con el cierre del istmo de Panamá, así como la biología de las especies, las sustenta como especies diferenciadas con distancias genéticas mínimas. En este punto, el análisis de las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri* identificó, además, nuevos datos biológicos, ecológicos, así como nuevos registros.

Con la información ambiental disponible fue factible realizar la hipótesis de nicho ecológico para las tres especies, con la ubicación de las áreas de proyección de características ideales para el

asentamiento de cada una y lo cual sustentó que éstas se vinculan a los márgenes continentales batiales-abisales, cuyas características incluyen una alta concentración de materia orgánica, y ligeramente a los sitios aledaños de los valles de apertura de la Cordillera Mesoatlántica.

Por estas tres vías o escalas de estudio, las especies son reconocidas como eurigráficas con distribución anfiatlántica como metapoblación y reflejando una conectividad potencialmente representada por un patrón de colonización a “salto de mata” (“stepping stone”) de diferentes ecosistemas a lo largo del fondo abisal Atlántico que incluye la región conocida como Cinturón Ecuatorial Atlántico. La confirmación de esta propuesta de patrón de colonización a salto de mata, sugiere la futura exploración de sitios intermedios a lo largo del Atlántico, tal como en zonas de fracturas y fallas transformantes, los análisis de taxonomía y genética para los mismos individuos (para el grupo *A. muricola* y *A. markensis*), así como los aspectos de historia de vida de las especies, en particular el grado de retención de larvas por la hidrodinámica local, el decremento de su dispersión por mortalidad y la habilidad de dispersión.

ABSTRACT

Connectivity research based on abyssal species throughout the Atlantic and, in particular, for the Atlantic Equatorial Belt, requires a study that includes the use of biological and ecological analyses, as well as morphological and molecular tools. To contribute to this knowledge, the present work covered a local and subsequently regional scale. At the local level, populations of decapod crustacean species were studied: *Alvinocaris muricola* a caridean shrimp, and the galtheids or squat lobsters *Munidopsis exuta* and *M. geyeri* at the Chapopote locality, where the use of the ecosystem by the species through its distribution on different habitats and its diet was recognized. Regionally, specimens of the Atlantic populations were compared, both morphologically and genetically. The analysis showed the variation in their characters, as well as a genetic similarity between populations represented by minimum values of genetic differences. With these data, and as a third regional approach, this study tested the effectiveness of generating an ecological niche hypothesis model with the information available for the Atlantic seabed, where it was confirmed that sites with high concentration of organic matter influence the projection of ideal settlement characteristics for the species.

The Chapopote Knoll, 3200 m depth, is the type example of asphalt ecosystem in the southern Gulf of Mexico, which is characterized by massive asphalt and gas hydrate substrates. The fauna of Chapopote Knoll includes endemic cold-seep species, as well as colonist and vagrant species. The present study focused on decapod species and their use of the unique habitat found at these deep ocean sites. High-resolution imaging and analysis of decapod samples demonstrated that Chapopote is a diverse ecosystem encompassing eight habitat types. The spatial distribution of *Alvinocaris muricola* and *Munidopsis* spp. was different. The caridean shrimp aggregated on Siboglinidae clusters and bacterial films coating fresh asphalt. The distribution of galatheid crabs was more diverse. *A. muricola* grazes bacterial films, whereas *Munidopsis* spp. feed opportunistically on mussel and tubeworm tissues and other scavenged material. Analysis of gut contents showed a wide spectrum for *Munidopsis* spp. diet, with a high percentage of recycled organic matter from sediments and chemoautotrophic hosts. Values for carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotopes also supported the conclusion of a similar trophic level but

contrasting carbon sources. The study indicates that coexistence of *A. muricola* and *Munidopsis* spp. on Chapopote Knoll can be explained by trade-offs in their differentiated resources and habitat use. *Munidopsis* squat lobsters are abundant deep-sea organisms and referred to as colonist megafauna. Their distribution can be influenced by the rich organic matter sites as chemosynthesis-related ecosystems.

Regionally, the comparison between individuals of *A. muricola* (n= 115), *M. exuta* (n= 17) and *M. geyeri* (n= 89) from different populations, exhibited the average variation in their characters as well differentiated species and supported by molecular analyses. A close similarity was detected at the genetic level with species from the Atlantic region (in the case of *A. muricola*) and with species from the East Pacific (in the case of the galatheids). The grouping of *A. muricola* from different populations of the Atlantic included specimens of *A. markensis*, supporting a synonym for the species due to the mixture of haplotypes. However, since this study did not include a morphological analysis of *A. markensis*, the individuality of the species remained. Similarly, for the *M. exuta*-*M. recta* group and in particular for the *M. geyeri*-*M. bracteosa* groups (Atlantic-Pacific species, respectively), it was observed that in 12S and 16S gene fragments analysis, groups formed that included those pairs of species. The existence of a physical barrier with the closure of the isthmus of Panama, as well as the species biology, sustain them as differentiated species with minimal genetic distances. At this point, the analysis of the species *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* and *M. geyeri* recorded new biological and ecological data, as well as new records.

With the available environmental information, it was feasible to carry out the ecological niche hypothesis model for the three species, with the location of the areas of ideal characteristics projection for the settlement of each one, which support the link to the bathial-abysal continental margins, whose characteristics include a high concentration of organic matter, and slightly in the surrounding sites of rift valleys of the Mesoatlantic Ridge.

These three routes or scales of study, recognized *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* and *M. geyeri* as eurigraphic species with amphi-Atlantic distribution as metapopulation, and reflecting a potentially connectivity with a pattern of stepping-stone, colonizing ecosystems with rich organic matter, along the Atlantic abyssal bottom, that includes the region known as Equatorial Belt Atlantic. Validation of this proposed stepping-stone pattern would require the future exploration of intermediate sites along the Atlantic, such as fracture zones and transforming faults, performing taxonomy and genetics analyses on the same individuals (at least for *A. muricola* and *A. markensis*), as well as knowledge of life history aspects of the species, in particular the larval retention by local hydrodynamics, the decrease in their dispersion due to mortality, and the ability to disperse.

1. Introducción

El estudio de los ecosistemas de mar profundo ha contribuido con el registro de 25,758 especies que viven más allá de los 500 metros de profundidad (Glover et al., 2020), representando casi el 10% del total de especies marinas catalogadas a nivel mundial (194,409 especies en Mora et al., 2011; y 232,870 especies en WoRMS, 2020). En ecosistemas asociados a quimiosíntesis (ventilas hidrotermales, infiltraciones frías y cadáveres de vertebrados) se han registrado más de 1,300 especies (German et al., 2011). De éstas, el número de crustáceos decápodos (carcinofauna) registrados, para ventilas hidrotermales e infiltraciones es de al menos 159 especies, 111 en ventilas hidrotermales, 42 en infiltraciones frías y seis especies comunes (Martin y Haney, 2005). Algunas de estas especies se consideran eurigráficas, es decir, de amplia distribución (del griego eury- εὐρύς : “ancho”).

Los crustáceos decápodos de los géneros *Alvinocaris* y *Munidopsis*, camarones carideos y cangrejos galatéidos respectivamente, se caracterizan por presentar especies con registros que abarcan amplias regiones geográficas, tal como la “Cresta del Pacífico Este” y el “Cinturón Ecuatorial Atlántico” (e. g. Lunina y Vereshchaka, 2014; Teixeira et al., 2013). Incluso, algunas especies como el galatéido *Munidopsis crassa* ocurren, se han registrado tanto en ecosistemas quimiosintéticos, como en ecosistemas de fondos blandos abisales sin actividad quimiosintética (Macpherson y Segonzac, 2005; OBIS, 2017).

Este tipo de distribución se ha vinculado con las estrategias de desarrollo de las especies que promueven o limitan su dispersión. Existen dos tipos de desarrollo: el desarrollo directo y por medio de larvas. Este último se considera un mecanismo de dispersión característico de especies eurigráficas (Tyler y Young, 2003) a través de larvas planctotróficas o lecitotróficas. Este tipo de larvas forman parte del plancton en diferentes periodos de tiempo y tienen la capacidad de ser transportadas por deriva larvaria (Lutz, 1988; Watanabe et al., 2004). Por el contrario, en el desarrollo directo, los estadios de larvas se llevan a cabo en el huevo y los organismos eclosionan como juveniles, limitando su capacidad de transporte (Fig. 1; Nybakken, 2001).

Los géneros de las especies, en el presente trabajo, corresponden a los tipos de larva planctotrófico (*Alvinocaris*) y lecitotrófico (*Munidopsis*; Gaytán-Caballero, 2009).



Figura 1. Tipos de desarrollo: directo y por medio de larvas. Modificado de Nybakken (2001).

La dispersión de especies eurigráficas y la conectividad entre sus poblaciones se encuentran vinculada con la fisiografía del fondo marino, así como con el movimiento de masas de agua. Algunos ejemplos de estructuras topográficas que actúan como corredores para la deriva larvaria, son la Dorsal del Pacífico Oriental con un flujo episódico de una corriente inversa y retención en los remolinos en las proximidades del fondo con ventilas hidrotermales (Khripounoff et al., 2008; Van Dover et al., 2002), o las fracturas Chain y Romanche con corrientes de “chorro” profundas en la región ecuatorial de la Cordillera Mesoatlántica (Schmid et al., 2005). Estos registros sustentarían la teoría de las metapoblaciones, con una dispersión pausada en escala de tiempo prolongada prolongada (e. g. *stepping stone*, Kimura y Weiss, 1964; Olu et al., 2010; Teixeira et al., 2013; Van Dover et al., 2002). El patrón de colonización “a salto de mata” (*stepping stone* en inglés) también es conocido como “trampolines”, “peldaños” o “pasarela”. Este patrón predice que el flujo génico es alto entre poblaciones cercanas y disminuye con la distancia (Kimura y Weiss, 1964).

Tal como existen corredores topográficos y formas de dispersión en los organismos recientes, también se debe tomar en cuenta la conectividad en eras pasadas y su posterior aislamiento debido a barreras bióticas y abióticas que impiden una dispersión actual (Cowen et al., 2000; Mullineaux et al., 2005). Algunos ejemplos de barreras bióticas son la capacidad metabólica (Fisher et al., 2007), la competencia, duración de las larvas formando parte del plancton, así como la señalización química detectada en el sustrato (Metaxas 2004; Nybakken, 2001). Algunos

ejemplos de las barreras abióticas son las distancias (Tokuda et al., 2006), la retención de larvas en función de las corrientes, así como las estructuras topográficas, diferencias batimétricas a lo largo de las dorsales y localidades de ecosistemas como son los valles profundos que retienen a las larvas y limitan su transporte (Portail et al., 2015; Ramirez-Llodra et al., 2007; Tyler y Young, 2003).

El estudio de las especies eurigráficas y su relación con corredores de dispersión o barreras biogeográficas, que actúan en diferentes escalas de tiempo, dependen del reconocimiento de nuevos ambientes asociados a la quimiosíntesis, de carácter histórico, y registros de distribución de las especies contemporáneos (e. g. Sahling et al., 2016; Zierenberg et al., 2019) y requiere de estudios tanto moleculares como de la ecología de las larvas que permitan establecer patrones de distribución para las especies en ambas escalas de tiempo (e. g. Hilário et al., 2015; Yang et al., 2016; Young et al., 2012).

La aportación del presente proyecto de tesis radica en determinar el grado de conectividad entre poblaciones de las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis geyeri* y *M. exuta* del Cinturón Ecuatorial Atlántico. El patrón eurigráfico que actualmente reconocemos en estas especies (Gaytán-Caballero, 2009; Gaytán-Caballero et al., 2017; Pereira et al., 2017; Ramirez-Llodra y Segonzac, 2006) requiere un estudio que incluya el uso de herramientas morfológicas, moleculares y ecológicas. El énfasis en la localidad Chapopote es relevante debido a que este ecosistema de infiltración fría, ha sido considerado como laboratorio natural y único por sus características asociadas a los flujos de asfalto (MacDonald et al., 2004; Sahling et al., 2016).

Este proyecto tiene su antecedente en los resultados obtenidos del trabajo realizado a nivel maestría (Gaytán-Caballero, 2009). De éstos, los aspectos que este estudio doctoral retoma son:

1. La variabilidad morfológica de la especie *Munidopsis geyeri* y de la especie reconocida como *Munidopsis* sp. (en este trabajo reconocida como *M. exuta*), que la tesis doctoral retoma como base para el planteamiento de la hipótesis de un análisis molecular.

2. La ubicación de *M. geyeri* en un grupo morfológico de especies eurigráficas, y que la tesis doctoral retoma al plantear que la población de *M. geyeri* del sur del Golfo de México forma parte de una metapoblación compuesta por poblaciones que habitan fondos con y sin actividad quimioautotrófica a lo largo del Cinturón del Atlántico Ecuatorial. La hipótesis que explicaría esta conectividad sugiere una colonización a salto de mata y estrategias de deriva larvaria.

3. Se reconoce que la especie *Alvinocaris muricola*, al igual que *M. geyeri* sigue un patrón anfiatlántico de distribución, y que ambas especies coexisten en localidades con actividad quimioautotrófica de manera consistente con otras localidades, tales como Regab en el Golfo de Guinea, Orenoque A en el Prisma de Barbados, así como Chapopote en el Golfo de México (Gaytán-Caballero et al., 2017; Pereira et al., 2017; Ramirez-Llodra y Segonzac, 2006; Sibuet y Olu, 1998). Este patrón actual de distribución conlleva la necesidad de estudiar de manera conjunta a las dos especies, entender sus hábitats, y sus dietas con el reto de analizarlas como representantes de diferentes estrategias de vida (*A. muricola* reconocido como endémico de ecosistemas basados en quimiosíntesis; y *M. geyeri* reconocido como generalista, con desarrollo larvario potencialmente lecitotrófico).

2. OBJETIVO

Este trabajo escrito se divide en tres capítulos cuyo objetivo general es el de determinar el grado de conectividad de las metapoblaciones de *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis geyeri* y *M. exuta* en el Cinturón Ecuatorial Atlántico:

CAPÍTULO 1. Ecología descriptiva: hábitat preferencial de las especies *A. muricola* y *Munidopsis* spp., así como el uso de éste en la localidad Chapopote.

Producto del capítulo.- Artículo científico: Gaytán-Caballero, A., Schubotz, F., Shaling H., MacDonald, I., Escobar-Briones E. *Descriptive ecology of abyssal decapods from the asphalt volcano Chapopote (southwestern Gulf of Mexico)* (Anexo I).

CAPÍTULO 2. Similitud morfológica y genética entre poblaciones en el Cinturón Ecuatorial Atlántico.

Producto del capítulo.- Artículo científico: Gaytán-Caballero, A., Escobar-Briones, E., Felder, D., Robles, R., Macpherson, E. *Munidopsis geyeri* and *M. exuta* (Crustacea: Munidopsidae): A study of two deep-sea, amphi-Atlantic species that co-occur into the southern Gulf of Mexico (Anexo I).

CAPÍTULO 3. En búsqueda de las áreas de proyección con características ideales para el asentamiento de las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis geyeri* y *M. exuta*.

Producto del capítulo.-

Gaytán-Caballero, A., Escobar-Briones, E., Felder, D., Robles, R. *Morphological and molecular insights into the distribution of the endemic cold-seep shrimp Alvinocaris muricola throughout the Atlantic Equatorial Belt* (Anexo I).

3. Hipótesis de investigación

Las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis geyeri* y *M. exuta*, que siguen un patrón anfiatlántico de distribución, tienen una conectividad entre localidades de distribución en el Cinturón Ecuatorial Atlántico.

3. Área de estudio

La región de los montículos de Campeche se localiza en el sur del Golfo de México, en la subprovincia del banco de Campeche (Fig. 2), se caracteriza por sedimentos marinos ricos en oozes carbonatados, fragmentos de valvas, así como carbonatos clásticos y una topografía caótica delineada por domos (Balsam y Beeson, 2003; CONACyT, 1982; Davis, 2017). La influencia hidrodinámica a esta profundidad corresponde al agua profunda del Atlántico Norte (*NADW* por sus siglas en inglés), con una salinidad de 34.96 a 34.99 ups y una temperatura de 4.02°C, con un movimiento de norte a sur (de Lanza Espino y Gómez Rojas, 2004).

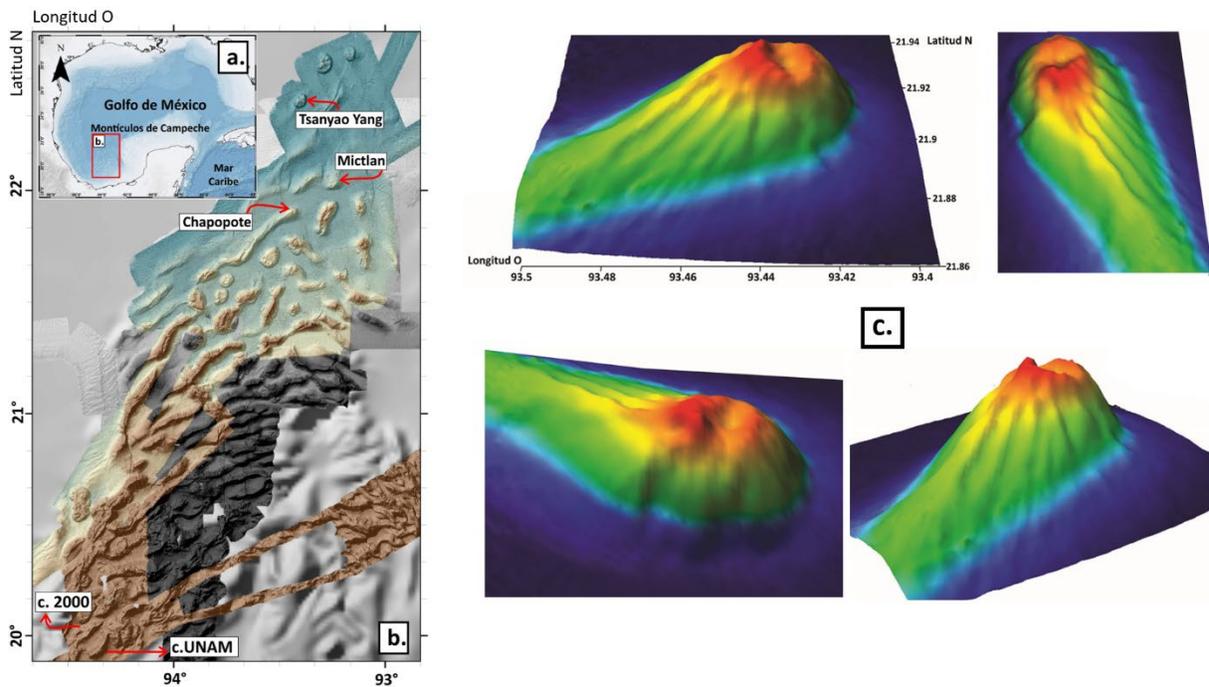


Figura 2. Área de estudio, a. ubicación de los montículos de Campeche en el sur del Golfo de México y, b. acercamiento a la región. c. Batimetría del montículo Chapopote en diferentes ángulos. Abreviatura.- c.: cresta. Mapa base en a) a partir de UNINMAR (2018), en b) modificado de Sahling y colaboradores (2016). Batimetría en c), elaborada con datos de Brüning y colaboradores (2010) y Ponce-Nuñez (2009).

En esta región, actualmente se han reconocido once localidades con indicaciones de emanación de gas metano, cinco de ellas se han investigado directamente, corroborando diferentes tipos de infiltraciones y con el registro de una comunidad basada en quimiosíntesis: la Cresta UNAM (1198-1298 m) y cresta 2000 (1860 m), así como los montículos Mictlan (3077-3106 m), Tsanyao Yang (3663-3386 m) y Chapopote (Sahling et al., 2016; Fig. 2).

A nivel global, se han registrado ocho sitios con presencia de asfalto en el fondo marino (Fig. 3): los sitios Shenzi (1264-1365 m) y Puma (975-1524 m) en el norte del Golfo de México (Weiland et al., 2008; Williamson et al., 2008), los montículos de asfalto en la cuenca de Santa Bárbara (frente a California, EUA) a una profundidad de 185-210 m (Valentine et al., 2010), los cúmulos de asfalto en el margen de Angola (África) a profundidades entre los 1350-2150 m (Jones et al., 2014) y los de la cuenca norte de São Paulo a profundidades de 2652–2752 m (Fujikura et al., 2017).

La comunidad asociada a estos cinco sitios se ha reportado como típica de mar profundo, lo cual sugiere inactividad quimiosintética, y donde el asfalto funciona como un sustrato duro en el que se pueden establecer organismos como corales blandos y anémonas. Recientemente, en la región del norte del Golfo de México se registraron los sitios Sitio Tar Lilies (1925 m) y Henderson (1150 m) con el registro de comunidad basada en quimiosíntesis, localizada en parches (Macdonald, 2014; NOAA, 2017). Hasta la fecha, los montículos de Campeche: Chapopote, Mictan y Tsanyao Yang, son considerados únicos por su profundidad, extensión de asfalto (excepto Tsanyao Yang), hidratos de gas y actividad biológica conspicua. Actualmente se les considera como un laboratorio natural para el estudio de los hidrocarburos, su alteración en el tiempo y su relación con la precipitación de carbonatos, así como de las comunidades biológicas (Sahling y Bohrmann, 2015; Smrzka et al., 2019).

En particular, el montículo Chapopote toma su nombre de la lengua Náhuatl *chapopotli* que significa asfalto. Se caracteriza por una elevación semicónica de 350-800 m sobre la planicie abisal a una profundidad entre 2875-3519 m (Sahling et al., 2016). Como su nombre lo indica, el montículo se caracteriza por la presencia de asfalto, una gran actividad de emanación hidrocarburos como metano, clatratos y petróleo de diferentes densidades, así como una comunidad biológica conspicua basada en quimiosíntesis (Anexo II).

A este sitio se le reconoce también como volcán de asfalto Chapopote, ya que se clasificó como tal debido a su morfología con una depresión en su parte central en forma de cráter, así como

flujos de asfalto análogos a las lavas basálticas de tipo *a'a* o *pa'hoehoe* (Hovland et al., 2005; MacDonald et al., 2004).

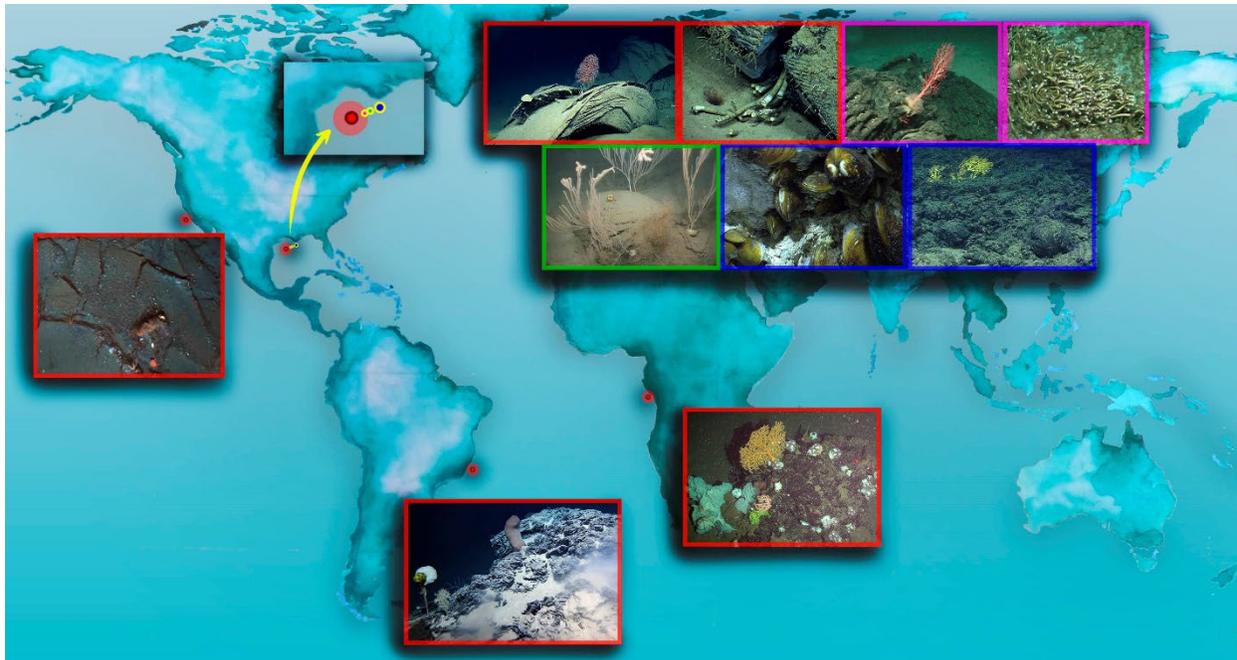


Figura 3. Sitios con presencia de asfalto, excepto los montículos de Campeche.

Fotografías a partir de Fujikura y colaboradores (2017), Jones y colaboradores (2014), MacDonald (2014), NOAA (2017), Valentine y colaboradores (2010), Weiland y colaboradores (2008), Williamson y colaboradores (2008). Acuarela y colaboración de diseño: Cassandra Robles Flores.

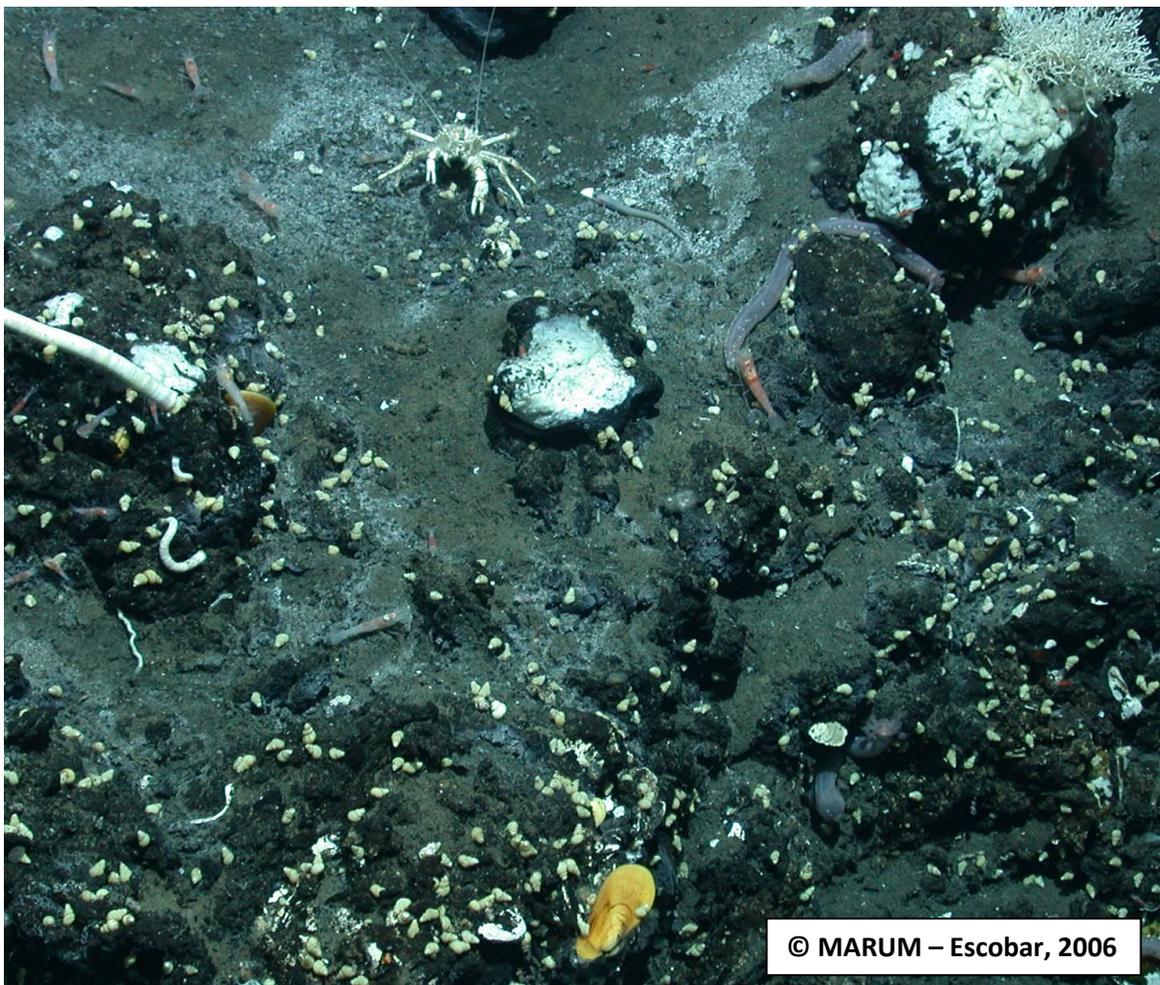
El estudio del montículo Chapopote se encuentra en desarrollo. Este se ha centrado en la biogeoquímica del montículo en particular, su formación estructural y la emanación-extensión de los distintos tipos de hidrocarburos, así como el papel de la compleja comunidad microbiana que se asocia con la precipitación de carbonatos, degradación de hidrocarburos e incluso aporte de metano. El resto de la comunidad biológica se encuentra en desarrollo, teniendo al momento una visión general de los taxa del montículo.

La biodiversidad registrada en Chapopote consta de grupos taxonómicos típicos de un ecosistema de infiltración fría, así como organismos colonizadores y visitantes propios del ecosistema abisal. Los representantes asociados a quimiosíntesis incluyen gusanos de tubo siboglínidos ubicados entre las fisuras o embebidos por debajo de los flujos de asfalto, así como en extensiones como parte de las costras de carbono autigénico. También se han registrado moluscos bivalvos

mitílidos, batimodiólidos y vesicómidos en la proximidad del asfalto, así como gasterópodos, esponjas e hidroides cerca de los hidratos de gas expuestos. Los crustáceos peracáridos y decápodos se han observado dispersos a lo largo de Chapopote (Brüning et al., 2010; Escobar-Briones y Gaytán-Caballero, 2008; Gaytán-Caballero et al., 2017; MacDonald et al., 2004; Sahling et al., 2016; Anexo II). La limitante en el entendimiento global de Chapopote como ecosistema único, incluye aspectos como el conocimiento y listado específico de su biota, así como su interacción ecológica.

Capítulo 1.

Ecología descriptiva: hábitat preferencial de las especies *Alvinocaris muricola* y *Munidopsis* spp. y su uso en la localidad Chapopote



1. Antecedentes: El hábitat preferencial de organismos asociados a ecosistemas con quimiosíntesis

a) Patrones de distribución y características fisicoquímicas

El estudio de los procesos biológicos en el bentos del mar profundo se ha facilitado con la observación directa a través de sumergibles de operación remota o tripulados (Levin et al., 2019; Van Dover, 2005). En particular, los mosaicos generados del fondo marino profundo y de sitios asociados a quimiosíntesis representan áreas extensas con suficiente resolución para identificar características a pequeña escala, tal como el análisis de la biomasa y la determinación del efecto de perforaciones en el fondo marino (Marcon et al., 2013; Marsh et al., 2013; Podowski et al., 2009; Thornton et al., 2016). La distribución de los individuos y el reconocimiento de hábitats permiten reconocer la relación que tienen las especies con las emanaciones de fluidos que sostienen este tipo de ecosistemas, y con la fisiografía del fondo, generando una visión integral del ecosistema (Olu-Le Roy et al., 2007; Roberts et al., 2009; Rzhhanov et al., 2006; Sibuet y Olu-Le Roy, 2002).

En particular, en infiltraciones frías, esta herramienta ha permitido el reconocimiento de los patrones de distribución principalmente de los tapetes bacterianos, bivalvos mitílidos y vesicómidos, así como en gusanos de tubo siboglínidos; asociando dichos patrones a la geología del lugar, geometría de la infiltración, el patrón y volumen del flujo de los fluidos, así como de la presencia y ubicación de clatratos e hidrocarburos. En este sentido la intensidad de emanaciones de metano está vinculado a las densas agregaciones de mejillones (Mytilidae: *Bathymodiolus*), mientras que los gusanos de tubo (Siboglinidae: *Escarpia*, *Lamellibrachia*) se han registrado en grandes extensiones asentados en conjunto con carbonato autógeno, con menores concentraciones de metano (en comparación donde se encuentran los mejillones) e incremento de sulfato en el agua. Esto indicaría una mayor eficiencia de la oxidación anaerobia del metano, formando como subproducto a los carbonatos y producción de sulfuro. Por su parte las almejas (Vesicomidae) se han registrado en los sitios con los valores más bajos de metano o ácido sulfhídrico sobre sedimento suave. En algunos casos, parece que las almejas vacías funcionan como sustrato de asentamiento para los gusanos de tubo (Sahling et al., 2008), sin embargo,

parece que las concentraciones sulfuros no son lo suficientemente elevadas para sustentar grandes agregaciones de dichos gusanos de tubo (Marcon et al., 2014 y Tabla 1).

Recientemente el estudio directo de las infiltraciones frías, con el uso de mosaicos, ha permitido realizar un análisis temporal que infiere la evolución de estos ecosistemas (Lessard-Pilon et al., 2010; Marcon et al., 2018).

Tabla 1. Localidades asociadas a infiltraciones frías en las que se han llevado a cabo estudios con el uso de mosaicos. Actualizado de Sibuet y Olu-Le Roy (2002).

Abreviaturas: E.- Ecosistema, Z (m).- profundidad en metros, IF.- Infiltración fría, VH.- ventila hidrotermal.

Región	Localidad	Z (m)	Autor
Prisma de Barbados, Mar Caribe	Atalante, Manon, Cyclope	4700-5000	Olu et al., 1997
	Orenque, El Pilar	1000-2000	Jollivet et al., 1990; Olu et al., 1996
Norte del Golfo de México, Atlántico Noroeste	Escarpe de Florida	3500	Hecker, 1985; Paull et al., 1984
	Cañón Alaminos, Talud inferior de Louisiana	2200	Carney, 1994
	Talud superior de Louisiana	400-1000	Carney, 1994; Macdonald et al., 1990; MacDonald et al., 1990b, 1990a, 1989; Rosman et al., 1987
Sur del Golfo de México, Atlántico Noroeste	Montículos de Campeche	2875-3519	Brüning et al., 2010; Marcon et al., 2018
Cuenca Granada	Sitios cercanos al volcán Kick'em Jenny	249-1975	Carey et al., 2014
Mar Mediterráneo	Región Este	1700-2000	Aloisi et al., 2000; Corselli y Basso, 1996
	Región Este, Olimpi y Turkey	2000 y 1700-2000	Olu-Le Roy et al., 2004
Golfo de Guinea, Atlántico Sureste	Regab	3160	Olu-Le Roy et al., 2007; Ondréas et al., 2005; Marcon et al., 2014
Pacífico Noreste	Trinchera de las Aleutianas	3200-5900	Suess et al., 1998
	Prisma de Oregon	2000-2400	Suess et al., 1985
	Bahía Monterey	600-1000	Barry et al., 1996
	Abanico del Valle Monterey	3000-3600	
Margen del Perú, Pacífico Sureste	Zona Paita (región activa y escarpe del talud)	2300-5100	Olu et al., 1996a
Japón, Pacífico Noroeste	Zonas de subducción de Japón (Trincheras de Japón y Kurile)	3800-6000	Juniper y Sibuet, 1987; Laubier et al., 1986; Sibuet et al., 1988
	Este de Nankai (Cañón Tenryu)	3600-3850	Juniper y Sibuet, 1987; Sibuet et al., 1988
	Prisma Nankai	2000	Lallemand et al., 1992; Sibuet et al., 1990
	Bahía Sagami	900-1200, 7326	Fujikura et al., 1999; Hashimoto et al., 1989

Sibuet y Olu-Le Roy (2002) propusieron una clasificación de infiltraciones frías con base en la observación de la densidad de agregaciones de fauna y cálculo del área activa (Tabla 2).

Tabla 2. Tipos de infiltraciones frías descritos por Sibuet y Olu-Le Roy (2002).

Clasificación	Descripción
TIPO I: Extensiones de organismos bien definidas, densas y continuas	Actividad biológica conspicua (≥ 1600 ind. m^{-2} de mejillones).
TIPO II: Agregaciones de organismos densas y aisladas	Actividad biológica conspicua en parches sobre un área considerablemente extensa.
TIPO III: Organismos aislados poco abundantes	Actividad biológica relativamente escasa sobre un área extensa.

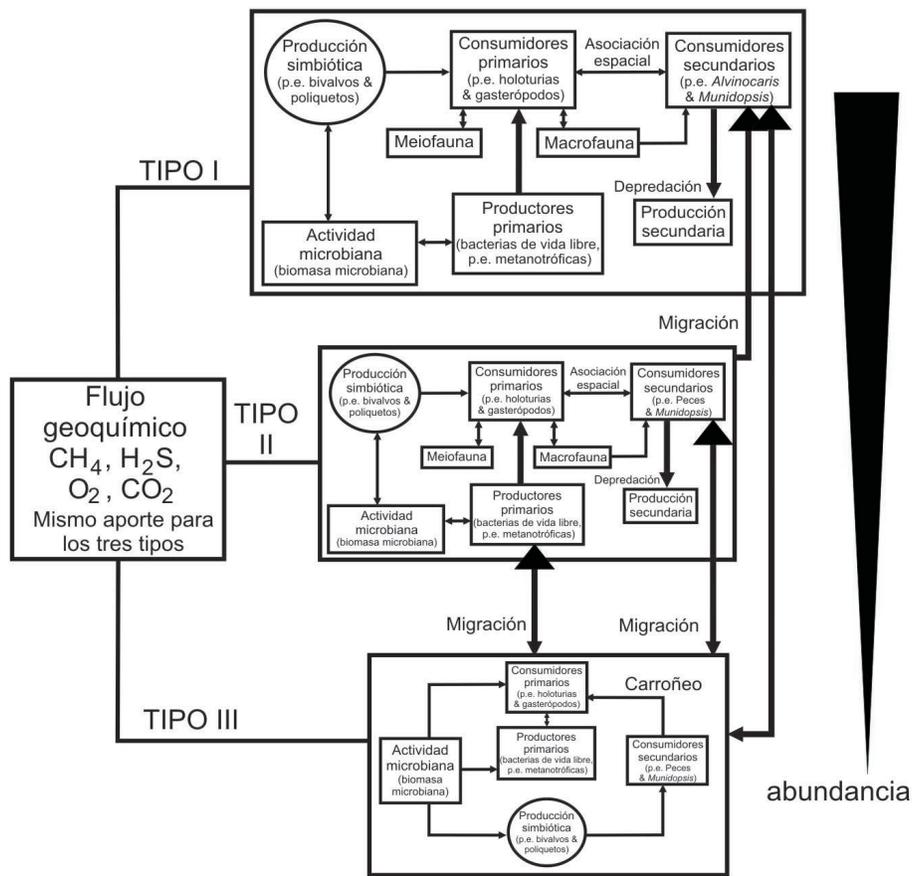


Figura 4. Relaciones tróficas hipotéticas para los ecosistemas de infiltraciones frías de Tipo I, II y III propuestos por Sibuet y Olu (2002).

Las relaciones tróficas para los ecosistemas de Tipo I, II y III (Fig. 4), hipotéticamente mostrarían que en aquellas infiltraciones frías Tipo I, la actividad microbiana representa la productividad primaria principal como organismos simbiotes o de vida libre. En el primer caso sustentada por

grandes extensiones de especies como gusanos de tubo siboglínidos y mejillones. A su vez, serían el flujo de materia orgánica principal para los consumidores primarios desde infauna hasta megafauna. Por ejemplo, las especies de megafauna *Alvinocaris muricola* y *Chiridota heheva* se han registrado “forrajeando” sobre tapetes bacterianos y agregaciones de mejillones, en particular *A. muricola* con densidades considerables (Komai y Segonzac, 2005; Velázquez Luna, 2009). Los consumidores secundarios representan depredadores activos móviles (e. g. peces u otros crustáceos de mayor tamaño; Fig. 4).

El flujo potencial entre consumidores secundarios de un ecosistema de infiltración Tipo I hacia un Tipo II, reflejaría una cantidad considerable de materia orgánica generada en un ecosistema con extensiones bien definidas, densas y continuas de organismos. El ecosistema Tipo III es disperso y con baja abundancia, lo cual limitaría el establecimiento de una cadena trófica hasta la producción secundaria. En este caso, la falta de un hábitat tridimensional influye en el asentamiento de la megafauna, además los consumidores secundarios no realizarían una producción secundaria a partir de la depredación, sino que ésta se daría a través del carroñeo y con alta movilidad (Fig. 4).

b) Dieta de organismos

Las localidades con productividad primaria elevada, tales como aquellas relacionadas a quimiosíntesis, se caracterizan por presentar valores de contenido orgánico elevado reflejado en la composición elemental de carbono (C) y nitrógeno (N) orgánicos, así como la proporción C/N (Gray, 1981). Esta es una de las formas de estudiar la cantidad de materia orgánica lábil y refractaria que los organismos pueden utilizar potencialmente en estos sitios. El alimento ingerido puede estudiarse a través de un análisis de contenidos gástricos, mientras que el origen del alimento y su asimilación por el organismo pueden estudiarse a través de análisis de isotopía estable (McCutchan et al., 2003). Actualmente, las técnicas metagenómicas representan una herramienta complementaria para la evaluación de los hábitos alimenticios, por ejemplo, en conjunto con el análisis estomacal (Pan et al., 2021).

La isotopía estable como herramienta en el estudio de las dietas ayuda a sustentar los análisis de contenido gástrico, ya que integra la información de ambos estudios (ingerido y asimilado) por el organismo (MacAvoy et al., 2005). La composición isotópica estable identifica a través de las proporciones de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ el origen de las fuentes de materia orgánica y a través de las proporciones $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ la posición trófica del organismo en el ecosistema (Kling, 1994; Peterson y Fry, 1987). La dieta de los organismos varía entre ± 1 y 2‰ de $\delta^{13}\text{C}$ y en aproximadamente 3.4‰ $\delta^{15}\text{N}$ en cada nivel trófico por el enriquecimiento del isótopo pesado (DeNiro y Epstein, 1978; Minagawa y Wada, 1984; Minson et al., 1975; Vander Zanden y Rasmussen, 1999). Los valores registrados para diferentes organismos de ambientes quimiosintéticos se caracterizan por presentar valores empobrecidos en $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ (Tabla 3; Fig. 5). En el Anexo III se muestran los valores de isótopos de C y N obtenidos de organismos en ecosistemas quimiosintéticos.

En las infiltraciones frías se consume una gran fracción de metano en las capas sedimentarias superficiales por la oxidación anaeróbica del metano acoplada a la reducción de sulfatos (Pancost et al., 2000). Este proceso ocurre dentro del consorcio arquea-bacteria produciendo carbono inorgánico disuelto, así como sulfuros, y en general, una alta biomasa microbiana, la cual provee un suplemento significativo de carbono derivado de metano a bacterias heterotróficas y consumidores de niveles tróficos más elevados (Ver Anexo III, "Otros componentes: H_2S "). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en especies simbióticas que se asocian con bacterias sulfuro oxidantes, se encuentran claramente modificados cuando los recursos de carbono inorgánico disuelto provienen de varias fuentes incluyendo algunos productos de la oxidación del metano (Lösekann et al., 2008; Anexo III).

En particular, la dieta conocida para las especies de interés de este estudio se ha descrito como notas en la ecología de la especie. En individuos del camarón carideo *A. muricola*, en la localidad Regab, se registró que los contenidos gástricos se componían de fragmentos de diatomeas y foraminíferos rodeados de *mucus* oscuro, así como partículas finas de minerales (Komai y Segonzac, 2005). En la misma localidad, los contenidos gástricos del galatéido *M. geyeri* consistieron en sedimentos finos grises, partículas minerales aglomeradas, diatomeas, restos de

otros decápodos, espículas de holoturias y conchas de microgasterópodos (e. g. *Hyalogyrina* sp.; Macpherson y Segonzac, 2005).

Tabla 3. Comparación entre los elementos de carbono (C) y nitrógeno (N) en ecosistemas basados en quimiosíntesis.

Las ecuaciones $\Delta = \delta_{\text{fuente}} - \delta_{\text{prod}}$, hacen referencia al empobrecimiento de estos elementos. Abreviaturas.- k_H : constante cinética del isótopo pesado, k_L : constante cinética del isótopo ligero, α : factor de fraccionamiento, δ : diferencias en las mediciones con respecto a un estándar, CID: carbono inorgánico disuelto. Basado en: Conway et al., 1994; Fisher, 1995; Fry, 2006; Kennicutt et al., 1992; Van Dover y Fry, 1994, 1989.

Isótopos	Fracciones $\alpha = k_L/k_H$	Intervalos δ (‰), $\delta = (\alpha - 1) * 1000$	Compuestos químicos	Ecuaciones $\Delta = \delta_{\text{fuente}} - \delta_{\text{prod}}$.
$^{12}\text{C}, ^{13}\text{C}, ^{14}\text{C}$	$^{12}\text{C} / ^{13}\text{C}$	$-41 \leq \delta \leq -10.8$	CID, CH_4 bio, CH_4 term, CO_2 , Ácidos orgánicos	$\delta = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estandar}} - 1)] * 1000$ Rmuestra= $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Estándar: VPDB
$^{14}\text{N}, ^{15}\text{N}$	$^{14}\text{N} / ^{15}\text{N}$	$-13 \leq \delta \leq +14.1$	$(\text{N}^{+1}\text{O}^{-2})^-$, $(\text{N}^{+3}\text{O}^{-2})^-$, $(\text{N}^{+5}\text{O}^{-2})^-$, NH_3 , $(\text{NH}_4)^+$, N^0 , N_2O	$\delta = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estandar}} - 1)] * 1000$ Rmuestra= $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Estándar: aire

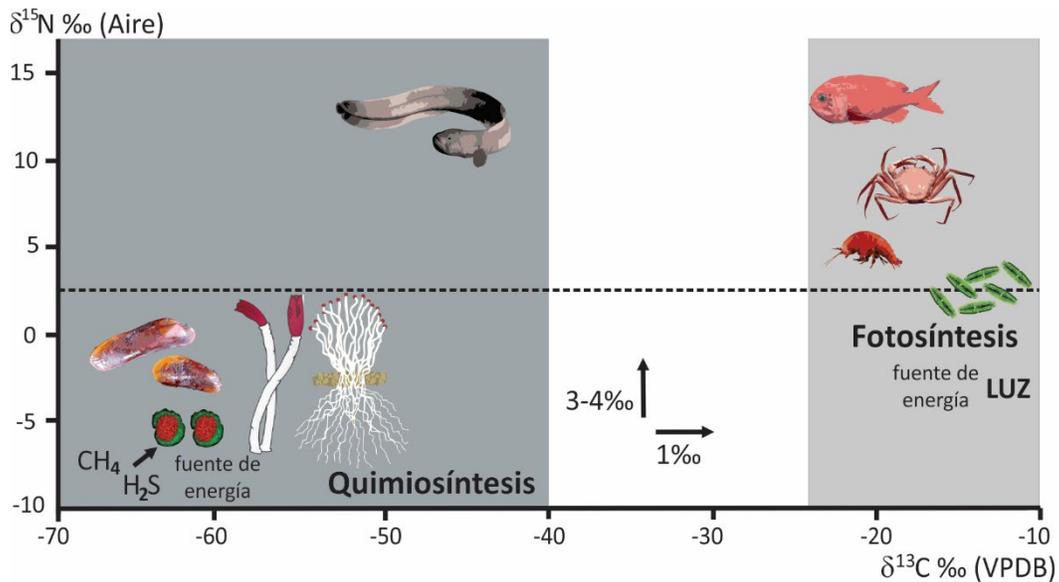


Figura 5. Firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ ‰ y $\delta^{15}\text{N}$ ‰ en ecosistemas marinos.

c) Actualización del conocimiento de las historias de vida de las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis geyeri* y *M. exuta*

Las especies *Alvinocaris muricola* y *Munidopsis geyeri* fueron descritas hace aproximadamente 50 años (Pequegnat y Pequegnat, 1970; Williams, 1988; respectivamente), mientras que *M. exuta* se reconoció en el año 2005 (Macpherson y Segonzac, 2005). Sin embargo, en los tres casos, su estudio se ha centrado en aspectos taxonómicos (Ambler, 1980; Gore, 1983; Komai y Segonzac, 2005; Macpherson y Segonzac, 2005; Mayo, 1974; Vereshchaka et al., 2015) y de ecología descriptiva como parte de comunidades en ambientes asociados a quimiosíntesis (e. g. Olu et al., 2010a). La información acerca de la historia de vida para las especies se encuentra generalmente como notas complementarias, siendo escasos los trabajos enfocados en aspectos reproductivos, de desarrollo o fisiológicos (Gaytán-Caballero, 2009; Ramirez-Llodra y Segonzac, 2006); y nulos en el caso de la especie *M. exuta*. Algunos componentes de la historia de vida de estas especies no son conocidos hasta el momento (patrón de crecimiento, longevidad, mortalidad relacionada con la edad, sistemas de apareamiento, así como mortalidad por depredación).

Los lotes con mayor número de ejemplares de *A. muricola* y *M. geyeri* hasta el momento son los sitios Regab en el Golfo de Guinea y Chapopote en el sur del Golfo de México. Ambos son ecosistemas de infiltraciones frías, tipo depresión de fondo (“pockmark”) y montículo de asfalto, respectivamente. Con estos ejemplares y escasos individuos en otros sitios (< 10 ejemplares, excepto *A. muricola* para del norte del Golfo de México; Ch. Fisher, com. pers.), se sabe que corresponden a organismos de megafauna, con una madurez sexual en tallas pequeñas, una proporción de sexos 1:1 y sin una estacionalidad reproductiva aparente. El número y tamaño de huevecillos indican una estrategia de dispersión con larvas planctotróficas para *A. muricola* y potencialmente lecitotróficas en *M. geyeri* (Fig. 6).

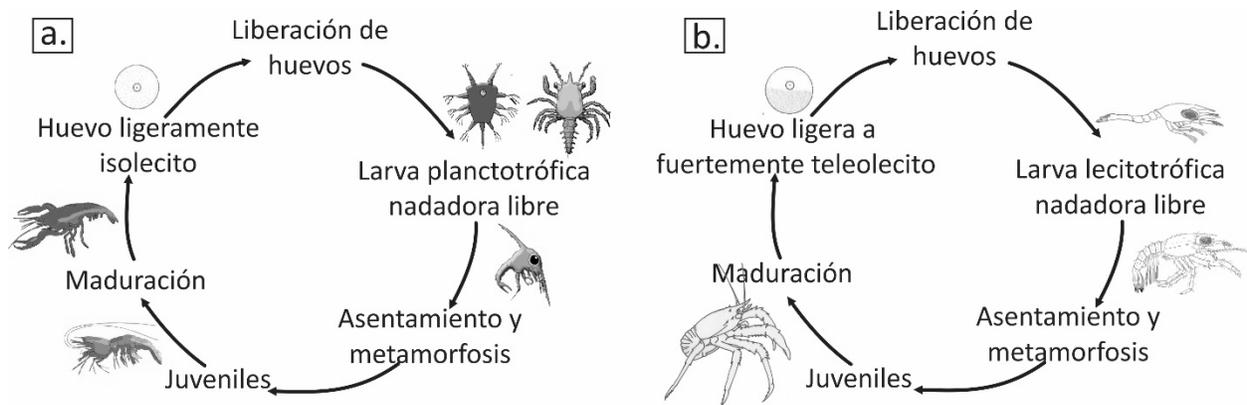


Figura 6. Ciclo de vida generalizados de: a. camarones carideos y b. galatéidos. Modificado de Pechenik (2001) y Thorson (1950).

Ambos grupos son reconocidos como carroñeros abundantes en ecosistemas basados en quimiosíntesis, el camarón carideo reconocido como endémico de infiltraciones frías y el galatéido como colonizador. Al momento no se han descrito parásitos en *A. muricola* mientras que en *M. geyeri*, tal como en otros galatéidos, se ha observado ejemplares con más de un tipo de parásitos. Finalmente, el camarón carideo generalmente se encuentra en los mismos sitios de especies vinculadas con actividad quimiosintética conspicua, mientras que *M. geyeri* se ha registrado en conjunto con organismos con y sin asociación quimiosintética (Tabla 4; Fig. 7).

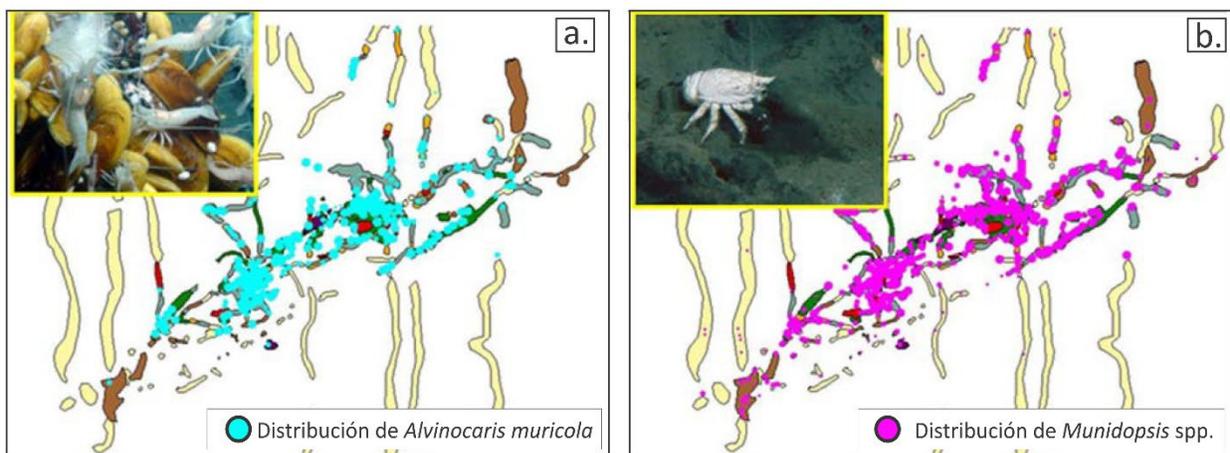


Figura 7. Mapa de distribución registrado para a. *Alvinocaris muricola*, y b. *Munidopsis* spp. en el sitio Regab. Tomado de Olu y colaboradores (2009).

Tabla 4. Datos sobre la historia de vida de *Alvinocaris muricola* y *Munidopsis geyseri*.

⁽¹⁾ Largo de cefalotórax sin considerar el rostro. ⁽²⁾ Datos de este estudio para *A. muricola*.

Componentes de la historia de vida	<i>Alvinocaris muricola</i>	<i>Munidopsis geyseri</i>	Referencia
Tallas máximas ⁽¹⁾ registradas en mm	16.7 ♂, 23.7 ♀, 14.5-21.5 ♀ovg (Abanico del Congo; Golfo de Guinea)	47.41 ♀ovg (Chapopote, GM), 38.51 ♀ y 38.79 ♂ (Regab; GG)	Gaytán-Caballero, 2009; Macpherson y Segonzac, 2005
Tipo de reproducción	Sexual con fecundación interna	Sexual con fecundación interna	Brusca y Brusca, 2002
Madurez sexual	> 5mm (reconocimiento del apéndice masculino del segundo pleópodo)	> 13mm (dos pares de gonópodos modificados)	Gaytán-Caballero, 2009; ⁽²⁾
Proporción de sexos	1:1 (n=111, Regab 1, GG) 1:7♀ (n=317, Regab 2, GG)	1:1 (n=24, Chapopote, GM; n=63, Regab, GG)	Gaytán-Caballero, 2009; Ramirez-Llodra y Segonzac, 2006
Tamaño de huevos (µm)	660 x 550	2000	
Número de descendientes	1432 embriones (LC: 14.5mm) a 5798 embriones (LC: 22.5mm)	Hasta 150 huevos (LC: 37mm)	
Tipo de larva	Planctotrófica	Potencialmente lecitotrófica	Ahlfeld, 1977; Ramirez-Llodra y Segonzac, 2006
Número de eventos reproductivos	Posible producción de huevos continua con eventos periódicos de desove. Hembras sin sincronía en el desarrollo de los embriones en una colecta	<i>M. rostrata</i> , y otros crustáceos de mar profundo con cierta actividad reproductiva en el año, con incrementos periódicos en la intensidad de desove	
Estrategia de historia de vida	Endémico de ambientes quimiosintéticos	Colonizador de ambientes quimiosintéticos, encontrándose también en las planicies abisales	Carney, 1994b; Gaytán-Caballero, 2009; Olu et al., 2010a
Su modo y eficiencia para conseguir alimento	Carroñero asociado principalmente a las agregaciones de mejillones y gusanos de tubo	Carroñero en sitios con detritus vegetal, cadáveres de vertebrados e infiltraciones frías	Gaytán-Caballero, 2009; Mayo, 1974
Densidades (ind/m ²)	Hasta 450 (en un microhábitat de agregación de mejillones)	Hasta 27.8 (en un microhábitat de agregación de almejas)	Komai y Segonzac, 2005; Olu et al., 2010a en el sitio Regab
Biomasa (gr peso seco/m ²)	Hasta 300 (en un microhábitat de agregación de mejillones)	Hasta 78.5 (en un microhábitat de agregación de almejas)	
Interacciones (parásitos)	Sin información	Filamentos microscópicos de epizoarios (apéndices, setas y contenido gástrico); isópodos bopíridos, cirripedio rizocéfalo	Gaytán-Caballero, 2009; Gore, 1983; Mayo, 1974
Interacciones potenciales (asociaciones)	Se ha colectado junto con especies típicas de infiltraciones frías, en particular <i>Chiridota</i> sp., <i>Phymorhynchus</i> sp. y <i>M. geyseri</i>	Se ha colectado junto con las especies <i>M. livida</i> , <i>M. colombiana</i> , <i>M. crassa</i> , <i>M. aries</i> , <i>M. reynoldsi</i> , <i>M. bermudezi</i> , <i>M. livida</i> y <i>M. hirtella</i> . Así como con fauna típica de infiltraciones frías, en particular <i>A. muricola</i> y <i>Chiridota heheva</i>	Gaytán-Caballero, 2009; Gore, 1983; Macpherson y Segonzac, 2005; Mayo, 1974; Pequegnat y Pequegnat, 1971, 1970

En el caso de la especie *Munidopsis exuta*, es poco lo que se sabe sobre su ecología y sobre su biología, se intuye que sus características concuerdan con las de otras especies del mismo género. Su distribución incluye sitios de ventilas hidrotermales y fondo abisal sin influencia

quimiosintética. En este último se ha obtenido de sitios con actinarios, poliquetos, moluscos y equinodermos. En el área de ventilas hidrotermales se obtuvieron en la base de las chimeneas activas e inactivas o valvas vacías de almejas. En conjunto con la langosta ciega *Thymopides laurentae*, el pez macrúrido *Coryphaenoides armatus*, anémonas dispersas, gusanos de tubo de la Familia Chaetopteridae y camarones carideos del género *Alvinocaris* (Macpherson y Segonzac, 2005).

2. Objetivos

2.1. General

Determinar el hábitat preferencial de las especies *A. muricola* y especies del género *Munidopsis*, así como el uso del mismo en la localidad Chapopote.

2.2. Particulares

2.2.1. Definir los hábitats de las especies en estudio en Chapopote a partir del análisis de imágenes y mosaicos.

2.2.2. Analizar los factores abióticos del sitio: contenido de carbono orgánico total (COT), nitrógeno total (NT), azufre total (ST), así como tamaño de grano.

2.2.3. Describir la dieta potencial y asimilada de *A. muricola* y especies del género *Munidopsis* por medio del análisis de la infauna (alimento potencial), contenido gástrico (alimento ingerido) y medición de isotopía estable (alimento asimilado).

2.2.4. Inferir la distribución espacial de *A. muricola* y del género *Munidopsis*.

3. Preguntas a resolver

Para realizar un estudio de ecología descriptiva, sobre el hábitat preferencial de las especies *Alvinocaris muricola* y *Munidopsis* spp., así como el uso de éste en la localidad Chapopote, se plantearon las siguientes preguntas:

3.1. ¿Cuál son las principales características del hábitat preferencial de cada grupo de organismos en la localidad Chapopote?

3.2. ¿Cómo es el uso del hábitat por los organismos con base en su dieta y distribución, y cuál es su función en el ecosistema?

4. Material y Método

4.1. Trabajo de campo

La obtención de las muestras en la localidad Chapopote (Tabla 5) provienen de la campaña oceanográfica GeoB M67/2b “Fluid seepage of Chile and in the Gulf of Mexico” llevada a cabo del 5 al 15 de Abril de 2006 a bordo del B/O Meteor, en el marco del proyecto de colaboración entre Research Center Ocean Margins (RCOM) de la Universidad de Bremen Alemania: “Estudio del proceso relacionado con infiltraciones de fluidos en el suelo oceánico (Proyecto E), Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (UNAM, México), y la Universidad de Texas (TAMU, EUA) (Bohrmann et al., 2008).

El vehículo de operación remota *ROV-Quest* (ROV) permitió la toma de fotografías y filmación de videos del fondo marino. Los organismos recolectados se obtuvieron a partir de trampas con carroña colocadas en el fondo marino por el vehículo de operación remota, así como dos organismos que se obtuvieron con el succionador del mismo equipo. En cubierta se obtuvieron muestras al azar del aparato digestivo y músculo de los organismos, para un análisis posterior de contenido gástrico e isotopía estable respectivamente (Tabla 5; Fig. 8). Las muestras de estómago con contenido gástrico se colocaron en glutaraldehído para facilitar su posterior observación mediante microscopía. Las muestras de músculo para isotopía se mantuvieron congeladas hasta que fueron procesadas en laboratorio. Después de este procedimiento, los organismos se colocaron en alcohol etílico al 90%.

Tabla 5. Estaciones de muestreo y tipo de muestras.

Para cada tipo de muestreo, los paréntesis corresponden al número de réplicas e individuos. El análisis elemental incluye el carbono orgánico total (COT), nitrógeno total (NT) y azufre total (ST). Se muestra cada estación identificada como (GeoB) e inmersión (inm.), coordenadas en latitud norte (Lat N) y longitud oeste (Long O), y profundidad (Z) en metros.

GeoB	Lat N	Long O	Z (m)	Tipo de muestreo
10606	21.3328	-93.8295	2296	Análisis elemental (4), tamaño de grano (4), isotopía estable (1)
10612-2	21.9038	-93.4318	2943	Análisis elemental (4), tamaño de grano (4), infauna (5), isotopía estable (1)
10613-1	21.902	-93.4275	2902	Análisis elemental (2), tamaño de grano (2), isotopía estable (1)
10614-1	21.8996	-93.4365	2897	Análisis elemental (2), tamaño de grano (2), isotopía estable (1)
10617-5 inm. 81	21.8990	-93.4371	2919	Imágenes en alta resolución, <i>Munidopsis geyeri</i> (1)
10619-13 inm. 82	21.8998	-93.4363	2875	Análisis elemental (3), tamaño de grano (3), infauna (3), isotopía estable (1), imágenes en alta resolución
10619-19 inm. 82	21.8987	-93.4361	2875	Imágenes en alta resolución, <i>Munidopsis</i> spp. (21), contenido gástrico (11) y músculo abdominal de <i>Munidopsis</i> spp. (11)
10622-4 inm. 83	21.8998	-93.4354	2907	Imágenes en alta resolución, <i>Alvinocaris muricola</i> (10),
10625-4,6 inm. 84	21.8984	-93.4365	2916	Análisis elemental (3), tamaño de grano (3), isotopía estable (1), imágenes en alta resolución
10625-13 inm. 84	21.8999	-93.4354	2916	Imágenes en alta resolución, <i>Munidopsis</i> spp. (6), <i>Alvinocaris muricola</i> (1), contenido gástrico y músculo abdominal de <i>A. muricola</i> (1)

Las muestras de sedimento, utilizadas para su posterior análisis elemental, isotopía estable, tamaño de grano y análisis de dieta potencial (infauna), se obtuvieron por dos métodos: con un nucleador múltiple (MUC) y por medio de núcleos de presión obtenidos con el ROV. En ambos casos se obtuvieron réplicas con núcleos con 1.8 cm de diámetro y 10 cm de largo. En algunas muestras no se logró seccionar en niveles o se obtuvieron dos niveles (Tabla 5). Las muestras de sedimento se obtuvieron tanto de sitios aledaños a los flujos de asfalto, así como del sedimento acumulado entre dichos flujos (Tabla 5).

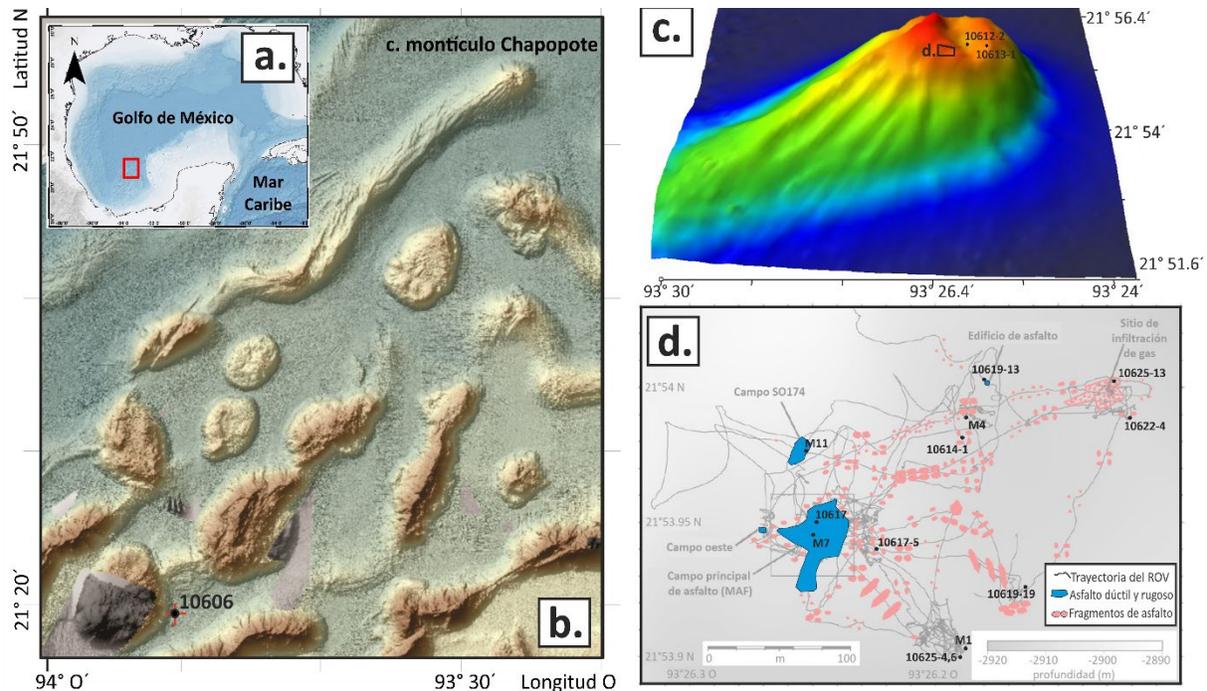


Figura 8. Estaciones de muestreo en el volcán de asfalto Chapopote.

a. ubicación en el sur del Golfo de México, b. localización de la estación GeoB.10606 con referencia al montículo Chapopote, c. montículo Chapopote, d. área suroeste del cráter. Mapa base en a. a partir de UNINMAR (2018), en b. y d. modificado de Sahling y colaboradores (2016), y Brüning y colaboradores (2010). Batimetría en c., elaborada con datos de Brüning y colaboradores (2010) y Ponce-Nuñez (2009).

Las muestras de sedimento para análisis elemental se empacaron y mantuvieron congeladas hasta que fueron procesadas en laboratorio. Las muestras de sedimento para tamaño de grano se colocaron en bolsas y se mantuvieron a temperatura ambiente. Por su parte, las muestras de sedimento para el reconocimiento de la infauna como dieta potencial se tamizaron a bordo con una malla con apertura de 64 μm . El sedimento retenido en el tamiz se fijó en alcohol etílico 96% con tinción de Rosa de Bengala, este colorante vital permite visualizar fácilmente a los organismos durante el proceso de separación y extracción del sedimento en el laboratorio.

4.2. Trabajo de laboratorio

4.2.1. Hábitats en Chapopote a partir del análisis de imágenes y mosaicos

Los mosaicos se elaboraron en forma de imagen (*.jpg y *.bmp) a partir de los videos filmados durante las inmersiones (Tabla 6). El fragmento de video se seleccionó con base en los criterios siguientes: un transecto recto, sin movimientos bruscos y sin acercamiento o alejamiento de la cámara. El fragmento de video seleccionado se grabó con el programa Adobe Premiere Pro. Los

programas Adeline GIS (Arc View) y Adeline Video (VCR *remote controler*) convirtieron el video en una imagen continua (mosaico), y dieron la definición deseada de la imagen.

Tabla 6. Términos y clasificación en la que se basó el reconocimiento de hábitats en Chapopote.

Término o Clasificación	Descripción	Autor
Infiltración fría Tipo I	Extensiones bien definidas, densas y continuas de organismos. Actividad biológica conspicua (≥ 1600 ind.m ⁻² de mejillones).	Sibuet y Olu-Le Roy, 2002
Infiltración fría Tipo II	Agregaciones densas aisladas de organismos. Actividad biológica conspicua en parches sobre un área considerablemente extensa.	
Infiltración fría Tipo III	Organismos aislados. Actividad biológica relativamente escasa sobre un área extensa.	
Agregaciones de almejas	Valvas de almejas (Vesicomidae) en su mayoría vacías.	Ondréas et al., 2005
Agregaciones de gusanos de tubo	Asociación de gusanos de tubo ≥ 20 individuos.	
Recubrimientos de carbonato	Carbonato cementado con valvas, asociado con gusanos de tubo principalmente.	
Tapetes de bacterias "microbial mat"	Extensiones de microorganismos formando tapetes sobre el sustrato.	Brüning et al., 2010; Fink y Fletcher, 1978
Flujos de asfalto con apariencia dúctil o viscosa (lava cordada = lava <i>pahoehoe</i>) "fresh asphalt"	Flujos de asfalto depositados recientemente. Con estructuras curvas, tubulares, con plegamientos.	
Flujos de asfalto rugoso (lava 'a'a) "fresh rough asphalt"	Superficies irregulares (anisótropo), con valles y lomas (caóticas), con elevaciones suaves, de uno a 10cm, parecen depositados recientemente.	
Sedimento blando cerca las brechas	Impregnado con petróleo, indicando una infiltración de hidrocarburos que ocurren independiente de los depósitos de asfalto.	Brüning et al., 2010
Brechas, asfalto fragmentado, consolidado	Conglomerados de asfalto alterado dispuestos en forma irregular en sedimento blando, probablemente representan los depósitos más antiguos.	
Infiltración de hidrocarburo (edificio de asfalto) "asphalt edifice"	Estructura de ~2 m y ~1 m de alto. Formado por petróleo que se libera del fondo, que flota en la columna de agua, se desgasifica y cae nuevamente al fondo por su viscosidad.	
Infiltración de gas, "bubble site"	Con burbujas de gas metano escapando a través de asfalto rugoso y afloramientos de hidratos de gas blancos.	

Los hábitats reconocidos se basaron en los términos y clasificación geológica previamente descrita para la localidad Chapopote (Brüning et al., 2010), con una analogía de lavas (Fink y Fletcher, 1978), así como para otras localidades de infiltraciones frías (Ondréas et al., 2005; Sibuet y Olu-Le Roy, 2002), con el objetivo de uniformizar los términos empleados para describir a los hábitats (Tabla 6).

4.2.2. Factores abióticos de Chapopote: análisis elemental y tamaño de grano.

El análisis elemental se determinó por medio del porcentaje de carbono orgánico total (COT), nitrógeno total (NT), azufre total (ST), así como la proporción carbono-nitrógeno. Su determinación se obtuvo a partir de ~1 g de sedimento (previamente descongelado a

temperatura ambiente) acidulado con solución 0.1 N de HCl (hasta llegar a un pH de uno) para eliminar los carbonatos (carbono inorgánico) y enjuagado con agua destilada hasta llegar a un pH neutro. La muestra se secó a 60°C y se molió con mortero.

Posteriormente el sedimento se colocó en un analizador elemental FISIONS modelo EA1108 siguiendo la técnica de Pella (1990). En general, esta técnica consiste en colocar 3 mg de la muestra en una cápsula de estaño del analizador, y con un flujo continuo de helio. Después, éste pasa a un tubo vertical de cuarzo donde se calcina por triplicado (a 1,040°C en el reactor de combustión) en presencia de oxígeno puro. Esto convierte las sustancias orgánicas e inorgánicas en productos de combustión, y solo las térmicamente resistentes son oxidadas completamente bajo estas condiciones. La combustión cuantitativa se alcanza dirigiendo la mezcla de gases a una capa catalizadora. Posteriormente, la mezcla de gases resultante pasa sobre cobre (reactor de reducción) para remover el exceso de oxígeno y para reducir los óxidos de nitrógeno elemental.

Los gases resultantes pasan a través de una columna cromatográfica (Porapak PQS) con helio en la que se separan los componentes individuales (N_2 , CO_2 , H_2O y SO_2) y se detectan a través de su conductividad térmica, así se obtiene una señal proporcional a la concentración de los componentes individuales de la mezcla y los resultados se obtienen como porcentajes de peso de muestra para las fracciones de carbono, nitrógeno y azufre. Cabe destacar que el instrumento se calibra usando el método de regresión lineal incorporado en la estación de trabajo con el análisis de compuestos estándar como son la acetanilida para el análisis de carbono, nitrógeno e hidrógeno, así como la sulfanilamida para azufre. Los resultados permitieron reconocer las fracciones orgánicas de carbono, nitrógeno y azufre como parte de la materia lábil que pueden utilizar los organismos en los sedimentos.

En cuanto al tamaño de grano, la muestra de sedimento se dividió y se tomó ~1 g de sedimento, al que se le agregaron 50 ml de agua destilada y se sonicó (someter a un tratamiento de ultrasonido) durante 5 min con el fin de disgregar el sedimento. Cada muestra se procesó en el equipo láser Coulter Modelo LS230 (Small Volume Modulo Plus) del Instituto de Ciencias del Mar

y Limnología. El principio de trabajo del equipo se basa en la medida del paso de un rayo de luz monocromático a través de una columna con partículas en suspensión (muestra de sedimento) hasta obtener un porcentaje de saturación (fotoextinción).

La muestra se colocó en el rango de partículas de 0.04 a 2000 μm y con un intervalo entre 8 y 12% de obstrucción, debido a que se trata de sedimentos provenientes de mar profundo (generalmente sedimento blando). Cabe hacer notar que el número de repeticiones a realizarse están en función de los resultados obtenidos, y al final, se realizó un promedio de estos. La información se obtuvo en forma de un gráfico de porcentajes de volumen de muestra (promediada con las repeticiones) contra diámetro de partículas, así como un listado de todos los tamaños de partículas detectados. La escala de Wentworth (1922) identificó el sedimento en arenas, arcillas o limos, a partir de su valor phi (Φ) y su porcentaje. Los parámetros estadísticos o texturales de cada muestra se representaron según la clasificación de Folk (1974):

Tamaño de grano promedio (Mz)	$< 0.35 \phi$	muy bien clasificado
	0.35 a 0.50	bien clasifica
$Mz = \frac{\phi 16 + \phi 50 + \phi 84}{3}$	0.50 a 0.71	moderadamente bien clasificado
	0.71 a 1.0	moderadamente clasificado
Desviación estándar gráfica inclusiva	1.0 a 2.0	mal clasificado
	2.0 a 4.0	muy mal clasificado
$\sigma_1 = \frac{\phi 84 - \phi 16}{4} + \frac{\phi 95 - \phi 5}{6.6}$	$> 4.0 \phi$	extremadamente mal clasificado
Grado de asimetría gráfica inclusiva	desde 1.00 a 0.30	muy asimétrico hacia los finos
	0.30 a 0.10	asimétrico hacia los finos
$Sk_1 = \frac{\phi 16 - \phi 84 - 2\phi 50}{2(\phi 84 - \phi 16)} + \frac{\phi 5 + \phi 95 - 2\phi 50}{2(\phi 95 - \phi 5)}$	0.10 a -0.10	asimétrico
	-0.10 a -0.30	asimétrico hacia los gruesos
	-0.30 a -1.00	muy asimétrico hacia los gruesos
Curtosis gráfica	< 0.67	muy platicúrtico
	0.67 a 0.90	platicúrtico
	0.90 a 1.11	mesocúrtico
$K_1 = \frac{\phi 95 - \phi 5}{2.44(\phi 75 - \phi 25)}$	1.11 a 1.50	leptocúrtico
	1.50 a 3.00	muy leptocúrtico
	> 3.00	extremadamente leptocúrtico

La evaluación de las diferencias o semejanzas para las variables fisicoquímicas con sus respectivas réplicas, para cada estación de muestreo, se estimó a partir de su variabilidad con un análisis de varianza y análisis de experimentos completamente aleatorios (ANOVA) el cual mide los errores con respecto a la media poblacional (Infante Gil y Zarate de Lara, 1990).

4.2.3. Dieta potencial y asimilada: infauna, contenido gástrico y medición de isotopía estable

Las muestras de infauna analizadas representaron dos sitios de muestreo, uno ubicado cerca del “edificio de asfalto” y el otro a mayor distancia (Tabla 5). Se eligieron de esta forma con el objetivo de distinguir una posible diferencia taxonómica y de abundancia entre sitios de muestreo. La obtención de infauna (macrofauna y meiofauna), siguió la clasificación de Giere (2009), así como de Higgins y Thiel (1988). Se identificaron los grupos taxonómicos, así como la abundancia y biomasa de organismos en cada muestra.

En cuanto al contenido gástrico, se realizó un análisis cualitativo de contenido del mismo (Tabla 5) el cual se basó en la disección bajo microscopio estereoscópico (10x de magnificación) de 210 campos (área de 4 cm²). Se analizaron cinco contenidos gástricos de *Alvinocaris muricola* (50 campos), 16 de *Munidopsis geyeri* (150 campos) y uno de *Munidopsis exuta* (10 campos). Los resultados se presentan en una tabla con los objetos reconocidos y se documentan con imágenes. El análisis de la infauna y el contenido gástrico mostraron la relación entre la dieta potencial y los organismos ingeridos por los individuos de *Alvinocaris muricola* y *Munidopsis* spp.

El análisis de isotopía estable se realizó siguiendo la metodología de Peterson y Fry (1987), la cual consistió en analizar fragmentos de músculo de los individuos (Tabla 5) de 0.3 mg de peso seco de muestra o un peso menor dependiendo de la cantidad de carbono y nitrógeno registrados en el análisis elemental. Cada muestra se aciduló con solución 0.1 N de HCl para eliminar los carbonatos (carbono inorgánico). Después de esto, la muestra se secó por diferencia de presión y temperatura (liofilización), y finalmente se molió en un mortero de ágata. Esta muestra se depositó dentro de una cápsula de estaño y en el muestreador donde se pone en contacto con helio y se quema con un flujo de combustión a una temperatura de 1,000°C aproximadamente, esto también en presencia de oxígeno lo cual oxida los compuestos ($N_2 \rightarrow N$, $CO_2 \rightarrow C$, $H_2O \rightarrow H$, $SO_2 \rightarrow S$), posteriormente con cobre (inyector de tungsteno) se atrapa el oxígeno. La mezcla de gases pasa una columna cromatográfica de gases donde se van obteniendo las lecturas de los elementos y por un espectrómetro de masas (Finnigan Delta ^{plus}XL). El espectrómetro de masas separa moléculas de acuerdo con su relación carga-masa mediante campos eléctricos y/o

magnéticos. En la fuente de iones las moléculas y átomos sin carga son convertidos en iones positivos mediante ionización por impacto de electrones. Posteriormente, los iones son separados de acuerdo con su masa mediante un campo magnético. Finalmente, los haces de iones, una vez separados, se miden y cuantifican como partes por mil de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{12}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y ^{34}S , con un instrumento que detecta corrientes bajas. Las relaciones isotópicas se estandarizaron con materiales de referencia (nitrógeno atmosférico para el ^{15}N ; para el carbono el estándar “Vienna PeeDee Belemnite” con un valor asignado de 0.0‰; Tabla 3).

Con la búsqueda de datos bibliográficos de otras especies (del mismo género y componentes potenciales de dieta, e. g. bacterias, macrofauna; Anexo III), así como con los resultados obtenidos de *A. muricola* y *Munidopsis* spp., se realizó la gráfica de dieta potencial ($\delta^{15}\text{N}$ vs. $\delta^{13}\text{C}$, donde el nitrógeno reflejó el nivel trófico y el carbono la fuente), así como la ecuación de mezcla (Phillips, 2001). El fraccionamiento o discriminación isotópica permite percibir el cambio de proporciones que hay cuando se pasa de un nivel trófico a otro en la cadena alimenticia a partir del proceso de discriminación entre los porcentajes obtenidos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{12}\text{C}$ (1‰), así como de $\delta^{15}\text{N}$ (3.4‰; McCutchan Jr et al., 2003).

4.2.4. Distribución espacial de *A. muricola* y del género *Munidopsis*

La distribución espacial fue evaluada con imágenes en alta definición y mosaicos (Tabla 5), relacionando la media (μ) y varianza (s^2) de la abundancia de la población. En el caso de los galatéidos, la similitud morfológica impidió diferenciar a los organismos a nivel de especie, por lo que se consideraron como *Munidopsis* spp. El área abarcada por imágenes y mosaicos fue aproximadamente de 500 m² calculando la abundancia relativa de los organismos como el total de individuos por el número de imágenes analizadas

La clasificación en el espacio de dos dimensiones es: 1. distribución al azar ($\mu=s^2$), uniforme ($\mu>s^2$), agregada o en parches ($\mu<s^2$; Zar, 2010). La afinidad de organismos fue analizada para cada hábitat con un análisis de correspondencia (Legendre y Legendre, 1998) elaborado con la plataforma “vegan” en el lenguaje estadístico R (R Development Core Team, 2004).

5. Resultados

5.1 Hábitats en Chapopote a partir del análisis de imágenes y mosaicos

Se analizaron un total de 262 imágenes y 23 mosaicos, el ecosistema heterogéneo fue representado por ocho hábitats (Fig. 9) en un área de aproximadamente 500m². Las características principales de cada hábitat se resumen en la Tabla 7 y sustentaron la descripción geofísica previamente descrita (Brüning et al., 2010). Siguiendo la clasificación de Sibuet y Olu-Le Roy (2002), el ecosistema de infiltración fría en Chapopote es de Tipo II. Las características observadas fueron: una actividad biológica alta con agregados dispersos de biota en un área extensa. El hábitat reconocido como agregaciones de siboglínidos representó una gran extensión densa con más de 50 individuos por agregación, sin embargo, estas fueron en áreas restringidas (alrededor del hábitat de infiltración de gas).

A partir de estudios previos para el sitio, así como de la identificación de organismos por registro digital, se reconoció la biota característica de infiltraciones frías con 22 grupos taxonómicos y 11 grupos taxonómicos de biota colonizadora o visitante (Tabla 8).

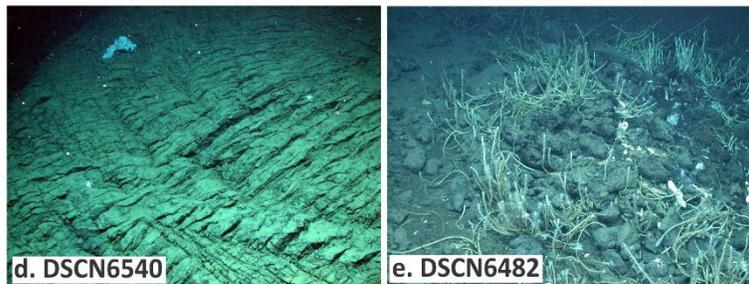
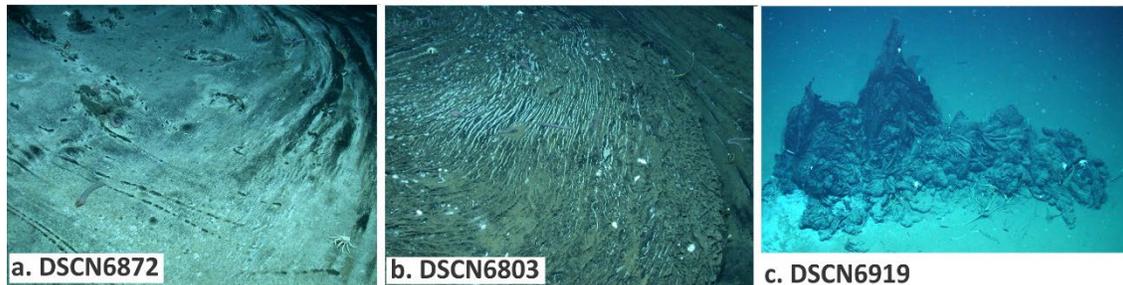
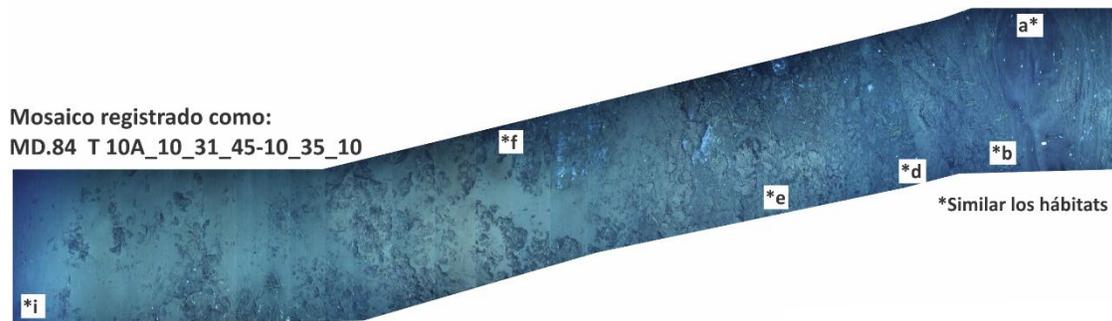


Figura 9. Hábitats reconocidos en el montículo de asfalto Chapopote.

Arriba un mosaico mostrando la proximidad entre 5 hábitats diferenciados. En la base: a) Flujo de asfalto dúctil continuo, b) Flujo de asfalto dúctil plegado y c) como edificio, d) Flujo de asfalto áspero, e-f) Brecha, g) Agregaciones de Siboglinidos, h) Infiltración de gas, i) Fragmentos de asfalto, j) Infiltración de hidrocarburos en sedimento blando. El número arriba del mosaico es el número de identificación del video, así como el código en cada fotografía. Todas las fotos © MARUM.

Tabla 6. Hábitats reconocidos en el montículo Chapopote.

Siguiendo la descripción geofísica de los depósitos de asfalto, la secuencia temporal propuesta en unidades geológicas por Brüning y colaboradores (2010) y las características biológicas por Ondréas y colaboradores (2005), así como Sibuet y Olu-Le Roy (2002).

Hábitat	Depósitos de asfalto	Localización espacial
1. Flujo de asfalto dúctil continuo: Flujo reciente de asfalto, dúctil continuo	Relativamente reciente (unidad 3, 4 y 5). Flujo continuo, casi liso, como curvas masivas, formando domos o patrones de flujos apilados. Escasos pliegues continuos. Ocasionalmente con extrusiones de petróleo denso. Análogo a la lava dúctil <i>pahoehoe</i> . Sin cobertura de sedimentos.	Extensiones grandes en la “extensión mayor de asfalto” (MAF), “extensión oeste” (EO), “extensión SO174” (ESO)
Biota característica	Tapetes bacterianos, potencialmente <i>Beggiatoa</i> spp., parches estrechos a extensos de un ancho aproximado de 1 m. <i>Escarpia laminata</i> en forma aislada por debajo del flujo de asfalto (generalmente ~ 20cm expuestos). <i>Chiridota heheva</i> y <i>Munidopsis</i> spp. generalmente sobre los tapetes bacterianos.	
2. Flujo de asfalto dúctil plegado: Flujo reciente de asfalto, dúctil con superficie plegada	Relativamente reciente (unidad 3 y 4). Asfalto con estructuras parecidas a cuerdas cuervas, tubulares y paralelas, cercanas unas a otras. Análogo a la lava dúctil plegada <i>pahoehoe</i> , en extensiones paralelas a la dirección del flujo, y comprimidas perpendicularmente al movimiento del flujo. Cobertura de sedimento mínima.	Extensiones grandes en la “extensión mayor de asfalto” (EMA), “extensión oeste” (EO), “extensión SO174” (ES). Flujo en forma de edificio (2m de largo y 1, de alto).
Biota característica	Listones y parches de bacterias, potencialmente <i>Beggiatoa</i> spp., en las superficies cóncavas entre las formaciones de cuerdas. <i>Escarpia laminata</i> en forma aislada por debajo del flujo de asfalto, agregaciones de ~15-20 individuos, generalmente con epibiontes (anémonas). <i>Alvinocaris muricola</i> entre los tubos de <i>Escarpia laminata</i> . <i>Chiridota heheva</i> generalmente sobre los listones de bacterias y <i>Munidopsis</i> spp. esparcidos.	
3. Flujo de asfalto áspero: Flujo de asfalto con superficie áspera	Relativamente antiguo y alterado (unidad 2). Superficie fuertemente alterada, irregular, anisotrópico y caótico, con fisuras y grietas, las cuales podrían deberse a la contracción por pérdida de compuestos volátiles del asfalto, oxidación química, y/o biodegradación. Análogo a la lava áspera <i>a'a</i> . Cobertura de sedimento mínima.	Extensiones grandes en la “extensión mayor de asfalto” (EMA), “extensión oeste” (EO), “extensión SO174” (ES). En combinación y cercano a las superficies plegadas, así como en los límites que alcanzan sedimento blando.
Biota característica	Mezcla de biota endémica de infiltraciones frías y visitante. Agregaciones esporádicas y en parches (<30 ind.) de <i>Escarpia laminata</i> por debajo del asfalto en la base. Parches microbianos reducidos. <i>Munidopsis</i> spp. dispersos, así como, estrellas de mar e hidroides.	
4. Brecha: Brecha con influencia quimiosintética	Combinación de depósitos alterados antiguos con infiltración reciente de hidrocarburos. Asfalto alterado en disposición de brecha, formada potencialmente por una fragmentación reciente de depósitos. Extensiones anchas y/o en fragmentos, éstos parcialmente cubiertos por sedimento blando. Influencia de quimiosíntesis aparente.	Extendido en el anillo y depresión central del volcán. Entre la “extensión mayor de asfalto” (EMA) y el hábitat de infiltración de gas.
Biota característica	Biota mezclada. Parches microbianos estrechos, <i>Escarpia laminata</i> de talla pequeña y agregaciones de <i>Bathymodiolus heckere</i> (<30 ind.). <i>Alvinocaris muricola</i> , asociados a los siboglínidos, y <i>Munidopsis</i> spp. dispersos. Fragmentos de <i>Bathymodiolus</i> y valvas de cf. <i>Abyssogena</i> .	

Tabla 6. Continuación.

Hábitat	Depósitos de asfalto	Localización espacial
5. Agregaciones de siboglínidos: sobre brecha de asfalto carbonatada	Combinación de depósitos antiguos alterados con costras de carbonatos e infiltración de gas reciente.	A un costado del hábitat de infiltración de gas.
Biota característica	Agregaciones de <i>Escarpia laminata</i> (>50 ind.). Generalmente los tubos presentan epibiontes (hidroides). <i>Munidopsis</i> spp., y <i>A. muricola</i> abundantes. Fragmentos de <i>Bathymodiolus</i> y valvas de cf. <i>Abyssogena</i> .	
6. Infiltración de gas	Combinación de depósitos antiguos alterados con infiltración de gas reciente.	
	Asfalto quebradizo y rígido (no dúctil). Elevación de asfalto alterado. En la base, una fisura que liberan burbujas de gas. Hidratos de gas blanco en la fisura y en la parte superior.	Noreste de la "extensión mayor de asfalto" (EMA)
Biota característica	Biota endémica y conspicua. Desde la parte más alta a la base: Domo con esponjas incrustantes y dendradas. <i>Escarpia laminata</i> aislados con epibiontes (hidroides); seguidos por gasterópodos <i>Phymorrhynchus</i> sp. rodeando la fisura. En la base, <i>Bathymodiolus heckere</i> y <i>B. brooksi</i> en un radio aproximado de 10 m. El ofiuero <i>Ophioctenella acies</i> y gastrópodo <i>Lepetodrilus</i> cf. <i>shannonae</i> , usualmente encima de las valvas de mejillones, así como <i>Provanna</i> cf. <i>sculpta</i> , <i>Provanna</i> cf. <i>reticulata</i> y <i>Fucaria</i> sp. Fragmentos de valvas de <i>Bathymodiolus</i> y cf. <i>Abyssogena</i> . Alrededor <i>Chiridota heheva</i> , <i>Munidopsis</i> spp. y <i>A. muricola</i> . Peces <i>Pachycara</i> sp. aislados.	
7. Fragmentos de asfalto: sedimento blando con fragmentos de asfalto aislados	Asfalto denso alterado en fragmentos, éstos visibles bajo sedimento blando sin influencia quimiosintética aparente. Los fragmentos pueden representar estados antiguos de asfalto en fragmentos del tamaño de guijarros.	En la depresión central, alrededor de los hábitats con influencia quimiosintética y cerca al hábitat de brecha.
Biota característica	<i>Lebensspuren</i> similares a trayectos de holoturoideos.	
8. Infiltración de hidrocarburos en sedimento blando	Sedimento blando hemipelágico con infiltración de hidrocarburos.	Cercano a los depósitos de asfalto.
Biota característica	Almeja vesicómida cf. <i>Abyssogena</i> y parches microbianos. Anémona y <i>Munidopsis</i> spp dispersos.	

Tabla 7. Taxa identificados en el ecosistema del montículo de asfalto Chapopote.

Biota asociada al ecosistema de infiltraciones frías		
Taxa		Nombre común
Porifera	Porifera sp.1	Esponja incrustante
Porifera: Demospongiae	Cladorhizidae	Esponja carnívora pedunculada
Cnidaria: Hydrozoa	Hydroidolina sp.1	Hidroide, blanco (epibionte o sobre rocas)
Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia	Actiniaria	Anémona (epibionte)
Cnidaria: Anthozoa	Octocorallia sp.1	Octocoral (epibionte)
Annelida: Polychaeta: Siboglinidae	<i>Escarpia laminata</i>	Gusano de tubo, siboglínido o pogonóforo
Annelida: Polychaeta: Hesionidae	<i>Hesiocaeca methanicola</i>	Gusano de hielo
Arthropoda: Crustacea: Malacostraca: Peracarida	Mysida	Peracárido mísido
Arthropoda: Crustacea: Malacostraca: Peracarida: Amphipoda	Gammaridae	Peracárido anfípodo
Arthropoda: Crustacea: Malacostraca: Peracarida: Isopoda	Janiroidea	Peracáriso isópodo
Arthropoda: Crustacea: Malacostraca: Decapoda: Alvinocarididae	<i>Alvinocaris muricola</i>	Camarón carideo, color crema
Arthropoda: Crustacea: Malacostraca: Decapoda: Alvinocarididae	<i>Alvinocaris cf. muricola</i>	Camarón carideo, rojizo y talla pequeña
Mollusca: Bivalvia: Mytilidae	<i>Bathymodiolus heckerae</i>	Mejillón, ligeramente en forma de bumerán
Mollusca: Bivalvia: Mytilidae	<i>Bathymodiolus brooksi</i>	Mejillón, ligeramente en forma cuadrangular
Mollusca: Bivalvia: Vesicomidae	<i>Abyssogena? sp.</i>	Almeja (y valvas)
Mollusca: Gastropoda	<i>Provanna cf. sculpta</i>	Caracol, amarillo-naranja, ornamentado
Mollusca: Gastropoda	<i>Provanna cf. chevalieri</i>	Caracol, amarillo-naranja
Mollusca: Gastropoda	<i>Fucaria sp.</i>	Caracol, crema-pálido
Echinodermata: Echinozoa: Holothuroidea: Chiridotidae	<i>Chiridota heheva</i>	Pepino de mar u holoturoideo
Echinodermata: Asterozoa: Ophiuroidea: Ophiuridae	<i>Ophioctenella acies</i>	Estrella quebradiza, disco redondo
Echinodermata: Asterozoa: Ophiuroidea: Ophiuridae	<i>Ophioctenella sp.</i>	Estrella quebradiza, disco ornamentado
Chordata: Vertebrata: Actinopteri: Zoarcidae	<i>Pachycara sp.</i>	Pez zoárcido, rosa crema
Biota de mar profundo: colonizador o visitante		
Porifera: Hexactinellida	Sceptrulophora	Esponja, azul claro-blanco
Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia	Antipatharia	Coral blando o abanico de mar
Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: Actiniaria	Actinostolidae sp.1	Anémona, blanca
Arthropoda: Crustacea: Malacostraca: Decapoda: Munidopsidae	<i>Munidopsis geyeri</i>	Galatéido o langostilla, robusta y espinosa
Arthropoda: Crustacea: Malacostraca: Decapoda: Munidopsidae	<i>Munidopsis exuta</i>	Galatéido o langostilla, elongada y menos espinosa
Echinodermata: Crinozoa	Crinoidea	Crinoideo
Echinodermata: Asterozoa	Asteroidea sp.1	Estrella de mar, rosa
Echinodermata: Echinozoa: Holothuroidea: Psychropotidae	<i>Benthodytes? sp</i>	Pepino de mar, violeta fuerte
Chordata: Vertebrata: Actinopteri	Macrouridae	
Chordata: Vertebrata: Actinopteri	Ophidiidae sp.1	
Chordata: Vertebrata: Actinopteri	Myctophidae	Peces demersales de mar profundo

5.2. Factores abióticos en Chapopote: análisis elemental y tamaño de grano.

Los valores del carbono orgánico total (COT), nitrógeno total (NT) y azufre total (ST), así como la relación C/N en muestras de sedimento superficial, variaron significativamente entre estaciones (ANOVA: COT, $F(5,30)=49.88$, $p<0.01$; NT, $F(5,30)=16.58$, $p<0.01$, ST, $F(5,30)=26.86$, $p<0.01$; C/N, $F(5,30)=105.54$, $p<0.01$; Fig. 10). Los sedimentos de la estación GeoB10606 (alejada de Chapopote, Fig. 8) y 10625-4,6 en el hábitat de fragmentos de asfalto, registraron los valores más bajos de todos los elementos, mientras que los valores más altos se registraron en la estación 10619-13 en el hábitat de flujo de asfalto dúctil plegado. Los valores intermedios fueron característicos en el hábitat de brecha (10612-2, 10613-1 y 10614-1; Tabla 8; Fig. 10).

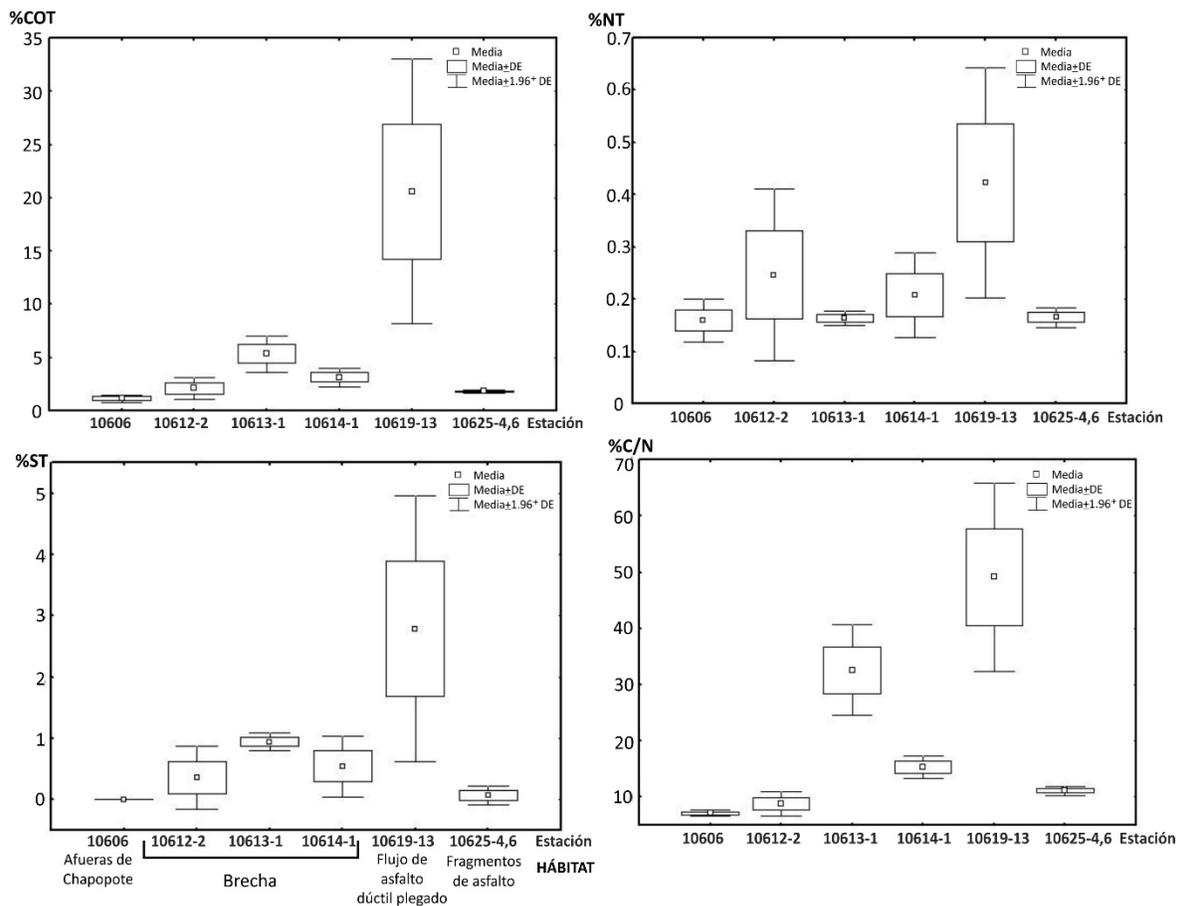


Figura 10. Valores del análisis elemental en sedimento superficial de 6 sitios de muestreo.

a. Carbono orgánico total (COT), b. Nitrógeno total (NT), c. Azufre total (ST) e intervalo C/N. Estación GeoB 10606 localizada en las afueras de Chapopote, GeoB 10612-2, 10613-1, y 10614-1 en el hábitat de brecha; GeoB St. 10619-13 inmersión 82 en el flujo de asfalto dúctil plegado y GeoB 10625-4,6 inmersión 84 localizada en el hábitat de fragmentos de asfalto.

Tabla 8. Análisis de sedimentos e isotopía estable en Chapopote.

porcentajes de contenido de carbono orgánico total (COT), nitrógeno (NT) y azufre (ST); tamaño de grano; parámetros texturales, media del tamaño de grano (Mz), coeficiente de clasificación (σ) y simetría (SKI); firmas isotópicas ($\delta^{13}\text{C}\%$ y $\delta^{15}\text{N}\%$); así como total de abundancia de *A. muricola* y *Munidopsis* spp. Los valores se reportan como media y desviación estándar; en negritas los valores más altos. *Material de referencia (ver en el texto); n, número de réplicas; hábitats del 1 al 8 (en el orden de la tabla 5).

Estación GeoB	n	% COT	% NT	%ST	C/N	n	% Arcilla	% Limo	% Arena	Mz	σ	SKI
10606	4	1.14±0.18	0.16±0.02	0.00±0.00	7.13±0.28	8	36.95±7.71	62.68±7.52	0.21±0.18	7.54±0.28	1.62±0.10	0.10±0.06
10612-2	4	2.11±0.52	0.25±0.08	0.36±0.26	8.85±1.09	8	28.93±3.39	70.07±3.47	1.00±0.19	7.15±0.14	1.70±0.04	0.16±0.04
10613-1	2	5.32±0.88	0.16±0.01	0.94±0.07	32.57±4.13	4	51.08±12.77	48.82±12.63	0.10±0.14	8.06±0.44	1.56±0.10	0.02±0.09
10614-1	2	3.15±0.45	0.21±0.04	0.54±0.25	15.32±1.03	4	32.69±2.99	66.56±2.65	0.75±0.34	7.33±0.15	1.71±0.02	0.12±0.02
10619-13, Inm. 82	3	20.63±6.35	0.44±0.12	2.19±1.13	47.17±8.76	9	50.54±4.82	49.09±4.96	0.37±0.14	7.83±0.21	1.92±0.05	0.15±0.04
10625-4,6 Inm. 84	3	1.83±0.06	0.16±0.01	0.07±0.08	11.13±0.41	6	39.03±17.98	60.36±17.45	0.61±0.54	7.57±0.60	1.63±0.06	0.05±0.18
Clemente*	3	5.24±2.54	0.62±0.33	-	8.20	-	-	-	-	-	-	-
Ballena*	3	6.68±2.71	0.82±0.36	0.25±0.12	8.61	-	-	-	-	-	-	-

Estación GeoB	n	$\delta^{13}\text{C}\%$ (VPDB)	$\delta^{15}\text{N}\%$ (Aire)	Especie	n	$\delta^{13}\text{C}\%$ (VPDB)	$\delta^{15}\text{N}\%$ (Aire)	1 n=46	2 n=76	3 n=49	4 n=26	5 n=71	6 n=11	7 n=38	8 n=2
10606; 10625-4,6 Inm. 84	2	-22.87 ±1.08	-2.87 ±1.35	<i>A. muricola</i>	6	-29.82 ±4.45	6.17± 0.96	0	8 (0.11± 0.58)	1 (0.02± 0.14)	37 (1.42± 2.63)	473 (6.66± 7.96)	129 (11.73 ±11.00)	0	0
10612-2; 10613-1; 10614-1	3	-25.12 ±2.11	-1.54 ±0.89	<i>M. geyeri</i>	10	-35.38 ±3.76	6.99± 1.27	397 (8.63± 11.92)	481 (6.38± 5.78)	147 (3.00± 3.08)	143 (5.50± 3.34)	136 (1.92± 3.16)	123 (11.18± 12.06)	152 (4.00± 3.76)	11 (5.50± 0.71)
10619-13 Inm. 82	2	-27.86 ±0.08	-0.15 ±0.07	<i>Munidopsis</i> sp.	3	-40.31 ±0.74	6.82± 0.60								
Clemente*	3	-22.61 ±0.17	2.14 ±0.37	Contenido gástrico	3	-32.74 ±1.61	5.49± 0.66								
Ballena*	3	-22.15 ±0.48	4.80 ±0.45												

El sedimento superficial estuvo compuesto en su mayoría por limos y arcillas, las cuales contribuyen en su conjunto con más del 90%, y en menor proporción arenas. El porcentaje de arena y limo registró un intervalo de ($\bar{x}\pm\sigma$) 0.101 ± 0.143% a 1.00 ± 0.19% y 48.82 ± 12.63% a 70.07 ± 3.47% respectivamente (Tabla 8). Los valores más bajos para ambos tipos de grano corresponden al hábitat de Flujo de asfalto dúctil plegado (0.10% y 48.82% respectivamente; GeoB 10613-1), mientras que los valores más altos se registraron en el hábitat de Brecha (1% y 70.07% respectivamente; GeoB 10612-2). La ligera variación entre réplicas sugiere un proceso local diagenético o de tipo biológico, siendo característico de mar profundo. Los parámetros texturales registran un diámetro de tamaño de grano promedio en limo fino-arcilla (Mz: 7.149 a

8.266), sedimentos mal clasificados con una desviación estándar de la gráfica inclusiva (s1.- 1.56 a 1.92) y asimétricos hacia los gruesos (grado de asimetría de gráfica inclusiva SKI: -0.16 a 0.17).

5.3. Dieta potencial y asimilada: infauna, contenido gástrico y medición de isotopía estable

Los componentes de la infauna comprendieron organismos de la macrofauna y meiofauna. Los 15 taxa identificados fueron representados por 6 phyla (Tabla 9). Los gasterópodos, cumáceos e isópodos caracterizaron el hábitat de Flujo de asfalto dúctil plegado, mientras que los anfípodos y briozoarios sólo se registraron en el hábitat de brecha (Tabla 9).

Tabla 9. Grupos taxonómicos identificados en las muestras de infauna en el sitio Chapopote. Clasificación según Brusca y Brusca (2002). La densidad en valores promedio y desviación estándar, se compara entre hábitats: Brecha (GeoB 10612-2) y flujo de asfalto dúctil plegado (GeoB 10619-13 Inmersión 82). Abreviaturas.- N.C.: nombre común, Id.: número de identificación para la Figura 11, pb: pared blanda.

Phylum	Clase	Orden	NC	10612-2	10619-13 Inm.82	Id.
				Densidad (ind. m ⁻²)		
Protozoa	Granuloreticulosea	Foraminiferida	Foraminífero pb	1,333±2,981	679,167±430,584	1
Nematoda	-	-	Nemátodo 1	87,333±165,570	677,500±157,348	2
	Chromadorea	Desmoscolecida	Nemátodo 2	5,333±10,165	35,000±18,359	3
Annelida	-	-	Anélido	3,333±7,454	5,000±5,774	4
	Polychaeta	-	Poliqueto	1,333±1,826	10,833±9,179	5
Mollusca	Bivalvia	-	Bivalvo	667±1,491	3,333±2,722	6
	Gasteropoda	-	Gasterópodo	0	7,500±4,194	7
Arthropoda	Maxillopoda	Harpacticoida	Copépodo	12,000±9,888	910,833±403,057	8
	Subc.Ostracoda	-	Ostrácodo	2,667±3,651	11,667±6,383	9
Malacostraca	Tanaidacea	Tanaidacea	Tanaidáceo	36,000±69,418	8,333±6,939	10
	-	Cumacea	Cumacean	0	5,000±4,303	11
	-	Isopoda	Isópodo	0	2,500±1,667	12
	-	Amphipoda	Anfípodo	1,333±2,981	0	13
	Chelicerata	Acari	Ácaro	667±1,491	2,500±3,191	14
Bryozoa	-	-	Brizoario	667±1,491	0	15

La densidad varió tanto entre réplicas como entre estaciones. Las densidades promedio más altas fueron atribuidas a los organismos meiofaunales copépodos harpacticoides, foraminíferos de pared blanda y nemátodos, en el hábitat de Flujo de asfalto dúctil plegado (Tabla 9; Fig. 11). En hábitat de Brecha las densidades mayores se registraron de forma similar para los nemátodos, aunque en un orden de magnitud menor que en el hábitat comparado ($\bar{x} \pm \sigma$) (87,333 ± 165,570 y

677,500 ± 157,348 respectivamente). En cuanto a los grupos taxonómicos de la macrofauna, los tanaidáceos presentaron la mayor densidad promedio en ambas estaciones de muestreo (Tabla 9; Fig. 11).

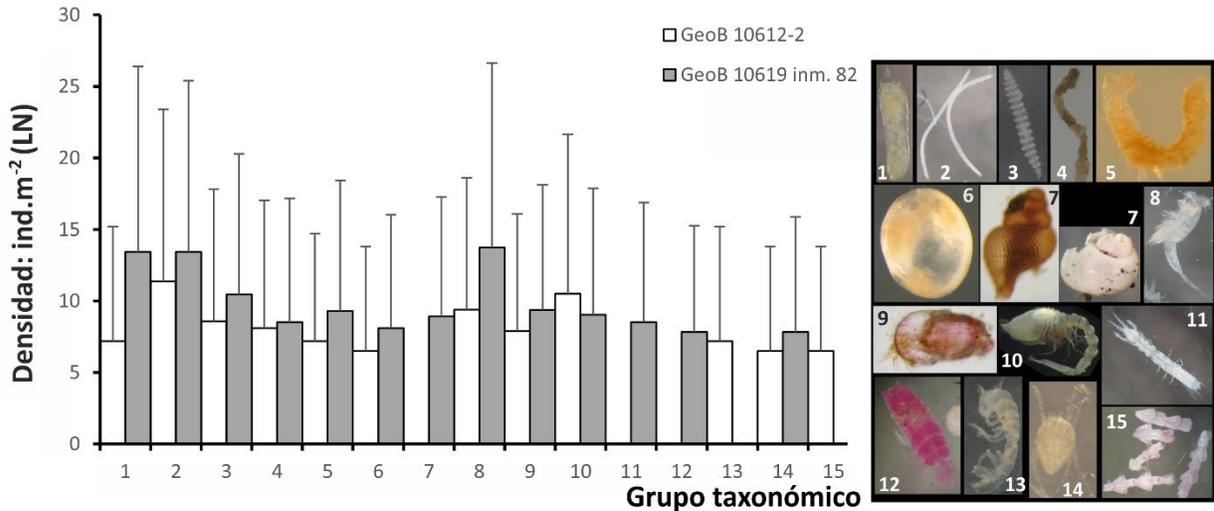


Figura 11. Densidad promedio y desviación estándar de los grupos taxonómicos identificados de la infauna en dos hábitats de Chapopote. Las fotografías siguen el mismo orden de la gráfica y Tabla 9; densidad en logaritmo natural (LN).

El análisis cualitativo en microscopio óptico de los 210 campos (4cm² de área) a partir de cinco contenidos gástricos de *Alvinocaris muricola* (50 campos), 16 de *Munidopsis geyeri* (150 campos) y uno de *Munidopsis* sp. (10 campos), registró 12 diferentes objetos (Tabla 10). Los contenidos gástricos de las tres especies registraron agregados de detritus (color café claro, café y negro), formas filamentosas, foraminíferos, fitodetritus, diatomeas y espículas (Fig. 12). Los fragmentos de crustáceos y nemátodos se reconocieron exclusivamente en los galatéidos, mientras que los anélidos y foraminíferos de pared blanda ocurren en al menos *M. geyeri*. Los agregados de detritus fueron los componentes más abundantes seguidos por las formas filamentosas (Fig. 12). En particular, el porcentaje del fitodetritus en *A. muricola* fue considerablemente más alto que en los galatéidos.

Tabla 10. Abundancia relativa de objetos registrados en los contenidos gástricos de *A. muricola*, *M. geyeri* y *Munidopsis* sp. Datos presentados en promedio y desviación estándar ($\bar{x} \pm \sigma$). Abreviaturas.- Id.: numeración para la Figura 12, AD: agregados de detritus, F.: fragmento, PB.: pared blanda. de la

Objeto	<i>A. muricola</i>	<i>M. geyeri</i>	<i>Munidopsis</i> sp.	Id.
Agregados de detritus color café	18.6±7.3	34.0±8.2	45.0	1
Agregados de detritus color negro	46.4±4	36.3±8.5	34.9	2
Agregados de detritus color café claro	13.2±3.7	13.3±6.6	5.8	3
Formas filamentosas	7.8±2	9.4±4.1	8.1	4
Foraminíferos	2.3±1.6	2.9±1.4	1.9	5
Fitodetritus	9.5±3.9	1.4±1.2	1.9	6
Diatomeas	2.1±1.4	1.2±1	0.9	7
Espículas	0.1±0.3	0.8±1.1	1.1	8
Fragmentos de crustáceos	0	0.4±0.5	0.2	9
Fragmentos de nemátodos	0	0.1±0.1	0.2	10
Fragmentos de anélidos	0	0.1±0.1	0	11
Foraminíferos de pared blanda	0	0±0.1	0	12

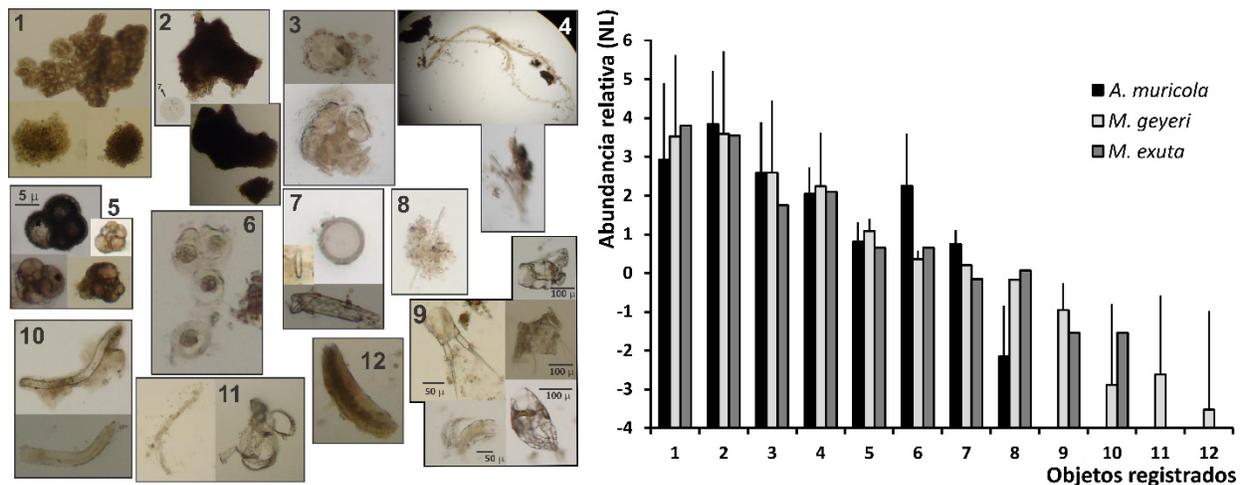


Figura 12. Objetos registrados en los contenidos gástricos de *A. muricola*, *M. geyeri* y *Munidopsis* sp. Izquierda: imágenes de microscopio óptico de los objetos. Derecha: gráfica de la abundancia relativa en logaritmo natural de los objetos registrados. La numeración refiere a los objetos de la Tabla 10.

Los valores de la composición isotópica, expresada en $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ no fueron significativamente diferentes (ANOVA $F_{(2,4)}=4.96$ $p=0.08$ y $F_{(2,4)}=4.35$ $p=0.09$ respectivamente) en la materia orgánica en los sedimentos de los diferentes hábitats (fragmentos de asfalto, brecha y flujo de asfalto dúctil plegado). Sin embargo, una prueba LSD mostró diferencias entre el hábitat de fragmentos de asfalto y el de flujo de asfalto dúctil plegado ($\delta^{13}\text{C}\text{‰}$, $p=0.03$ $df=4$; $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ $p=0.04$ $df=4$). Los valores de $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ indicaron una fuente de carbono autótrófica depositada de la columna de agua, en particular los valores empobrecidos del hábitat de flujo de asfalto dúctil

plegado ($-27.86 \pm 0.08\%$; Tabla 8) sugieren actividad de oxidación de azufre. Los valores de $\delta^{15}\text{N}\%$ reflejan metano subsuperficial o azufre en las capas superficiales. Se realizó una gráfica con los valores obtenidos, en conjunto con datos publicados de otras infiltraciones frías en el Cañón Verde, Valle Atwater y Cañón Alaminos (Demopoulos et al., 2010) en el Golfo de México, así como de una infiltración fría en San Clemente y de un cadáver de ballena en el Pacífico (Fig. 13; Escobar-Briones y Tamez, 2006).

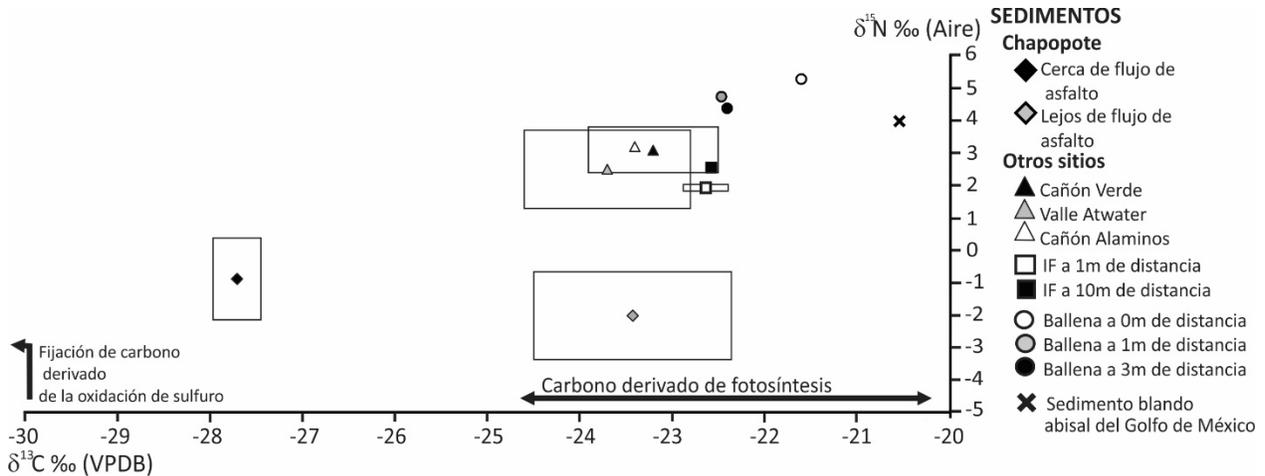


Figura 13. Promedio de valores de $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$ en la materia orgánica de sedimentos de dos hábitats de Chapopote y sitios similares. Los cuadros enmarcan las desviaciones estándar de las medias para carbono y nitrógeno. Abreviaturas.- IF: infiltración fría.

Los valores de $\delta^{13}\text{C}\%$ en las especies fueron variables (ANOVA $F_{(2,16)}=8.48$ $p=0.003$; Tabla 8). La firma isotópica del músculo de *Alvinocaris muricola* tuvo un intervalo que incluye recursos foto y quimioautotróficos de carbono, mientras que los valores empobrecidos en las dos especies de galatéidos, sugieren una contribución mayor de carbono de origen quimioautótrofo derivado de la oxidación del sulfuro ($-36.52 \pm 3.91\%$, $n=13$); los valores de $\delta^{13}\text{C}\%$ en el contenido gástrico de *Munidopsis geyeri* fue ligeramente enriquecido (Tabla 8; Fig. 14). Los valores de $\delta^{15}\text{N}\%$ en los tejidos musculares de las especies no variaron (ANOVA $F_{(2,16)}=1.04$ $p=0.38$; Tabla 8) con un intervalo de 6.17 ± 0.96 a $6.99 \pm 1.27\%$, y que corresponde a un nivel trófico de consumidores secundarios a terciarios de acuerdo a Olu y colaboradores (2009). Los valores de $\delta^{15}\text{N}\%$ en el contenido gástrico de *Munidopsis geyeri* fueron bajos (2.57% ; Tabla 8).

En la gráfica comparativa se incluyeron valores seleccionados del Anexo III, aquellos organismos de la misma especie en diferentes ecosistemas, así como los valores de la dieta potencial según

la bibliografía (Demopoulos et al., 2010; Escobar-Briones et al., 2002; Levin y Mendoza, 2007; MacAvoy et al., 2005b; Olu et al., 2009; Treignier et al., 2006; Van Dover y Fry, 1994; Ramón Gerardo Velázquez Luna, 2009). Los valores para el pez *Sardina pilchardus* se colocan como indicador, ya que la trampa contenía como carnada a este organismo (Fig. 14; Bode et al., 2004).

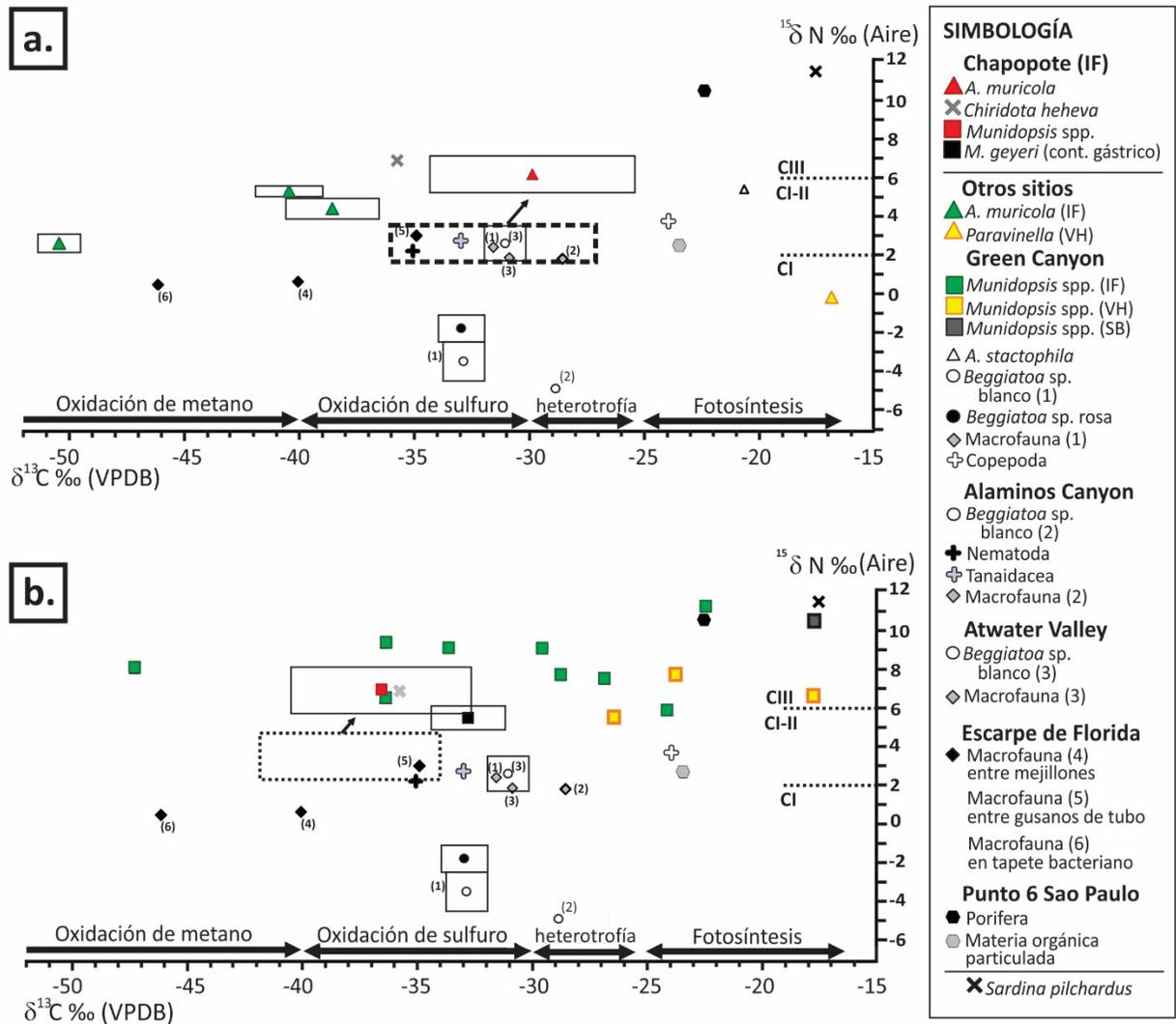


Figura 14. Promedio de valores de $\delta^{13}\text{C}$ vs. $\delta^{15}\text{N}$ en a) *A. muricola* y b) *Munidopsis* spp. de Chapopote. Los cuadros enmarcan las desviaciones estándar de las medias para carbono y nitrógeno. El recuadro con flecha define la dieta potencial. Las flechas sobre el eje de las X indican el origen del carbono. Abreviaturas.- C: consumidor, IF: infiltración fría, VH: ventila hidrotermal.

El modelo de mezcla se basó en los resultados obtenidos y los recursos potenciales de comida como materia orgánica en sedimento, bacterias (*Beggiatoa* sp. tapetes blancos y rosas), e infauna, en particular Tanaidacea, Copepoda y Nematoda. La elección de esos datos entre otros

recursos se basó en la proximidad y similitud de la biota, profundidad y condiciones fisicoquímicas del sitio Chapopote (Cordes et al., 2007; Demopoulos et al., 2010; MacAvoy et al., 2005b; Olu et al., 2009; Van Dover y Fry, 1994).

Con el modelo se obtuvo que la dieta de *A. muricola* es de 40% de bacterias de vida libre (*Beggiatoa* sp. tapetes blancos y rosas), seguido de materia orgánica en sedimentos, copépodos y una baja contribución de macrofauna (Tabla 11). En contraste, la dieta de los galatéidos fue de >50% de materia orgánica en sedimentos junto con los copépodos y una baja contribución de *Beggiatoa* sp. (Tabla 11).

Tabla 11. Porcentajes resultantes del modelo de mezcla basados en los valores resultantes de isotopía y aquellos de ecosistemas similares. En negritas, los valores más altos.

Dieta potencial	<i>A. muricola</i>	<i>M. geyeri</i>	<i>Munidopsis</i> sp.
Materia orgánica en sedimentos	15	29	28
<i>Beggiatoa</i> sp. (blanco)	19	16	18
<i>Beggiatoa</i> sp. (rosa)	21	12	15
Macrofauna	14	5	5
Tanaidacea	6	7	4
Copepoda	12	27	25
Nematoda	12	5	4
Total	100	100	100

5.4. Distribución espacial

El análisis de 319 imágenes reconoció un total de 648 individuos de *A. muricola* y 1594 galatéidos sin posibilidad de diferenciar entre *M. geyeri* y *Munidopsis* sp. Las abundancias fueron significativamente diferentes entre los dos géneros (prueba de T: $t=-6.11$; $df=318$, $p<0.0001$). En particular, los individuos de la especie *A. muricola* mostraron claramente una distribución agregada o en parches ($26.02 < 1,731.33$; $\mu < s^2$): registrados en cinco hábitats con una abundancia mayor en los hábitats de infiltración de gas y agregación de siboglinidos (Tabla 6; Fig. 15).

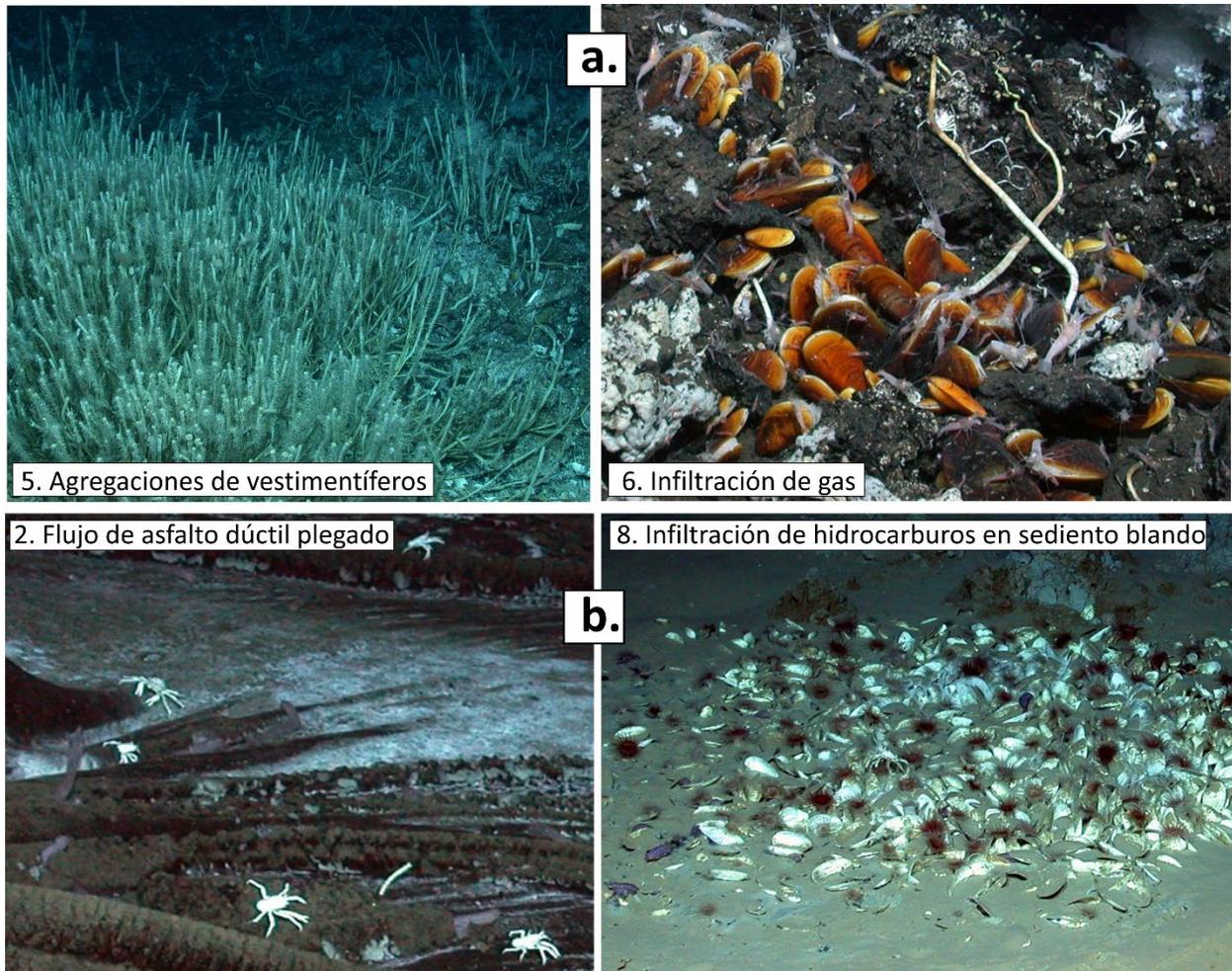


Figura 15. Ejemplos de los hábitats representativos de los organismos. a. Para *A. muricola* y b. para *Munidopsis* spp. En el hábitat de Infiltración de hidrocarburos sobre sedimento blando, solo se registraron galatéidos y poco abundantes.

En los hábitats donde se registraron siboglínidos aislados (e.g. el de flujo de asfalto dúctil continuo), algunos individuos de *A. muricola* se observaron sobre sus tubos. La abundancia total de esta especie difirió entre hábitats (ANOVA $F_{(7,311)}=25.85$, $p<0.001$, $n=319$). El grupo de galateidos *Munidopsis* también mostró una distribución agregada o en parche ($8.07<66.20$; $\mu<s^2$) con diferencias significativas entre hábitats (ANOVA $F_{(7,311)}=7.53$, $p<0.001$, $n=319$) y la mayor abundancia en los hábitats de flujo de asfalto dúctil continuo y plegado. Sin embargo, los individuos se registraron en todos los hábitats mostrando diferentes comportamientos, tales como forrajeando los tapetes bacterianos, depredando en los tubos de siboglínidos o carroñeando en los sedimentos de la infiltración de hidrocarburos (Fig. 15). La revisión de

mosaicos que no se incluyeron en el análisis estadístico, muestran que estos organismos presentan una distribución potencial al azar.

El análisis de correspondencia ubicó a los dos grupos de géneros respecto a la dependencia con los diferentes hábitats ($\chi^2 = 2102.68$; $\chi^2_{0.95(9)} = 16.91$; Fig. 16), se sustentó la asociación entre *A. muricola* y los hábitats de infiltración de gas y agregación de siboglínidos, mientras que el grupo de galatéidos *Munidopsis* mostró una asociación estrecha con los hábitats de flujo de asfalto dúctil continuo y plegado, así como el de brecha (Fig. 16).

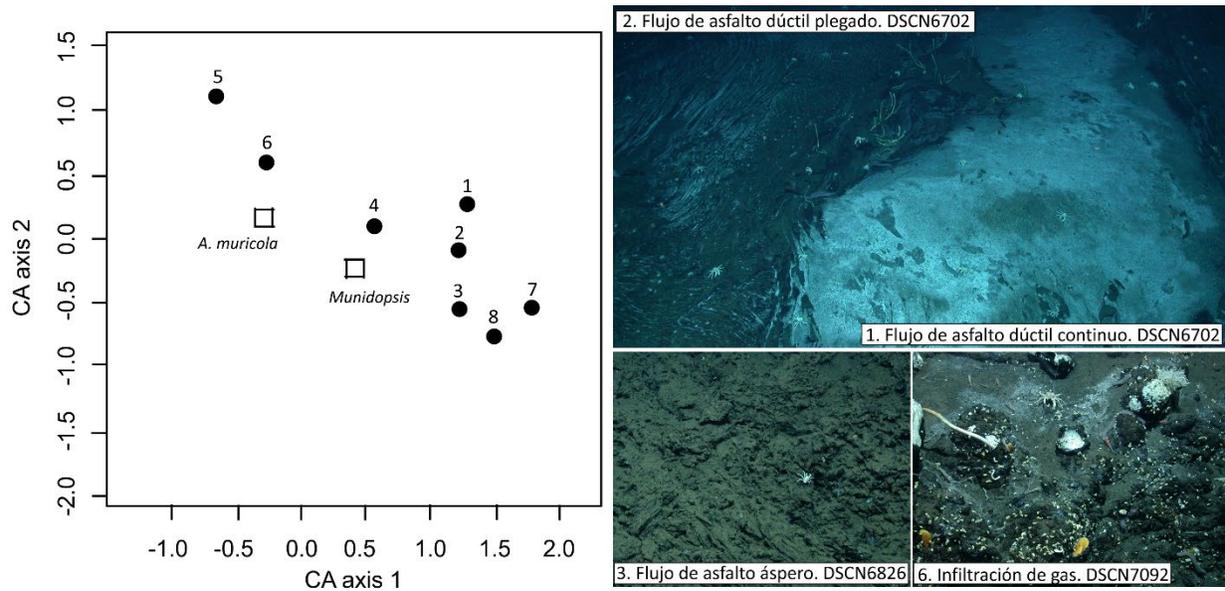


Figura 16. Gráfica de análisis de correspondencia (AC) para las especies *A. muricola* y *Munidopsis* en Chapopote, así como ejemplos gráficos del patrón espacial en 4 hábitats. Los círculos en la gráfica corresponden a los hábitats y los rectángulos las especies. Los números en la gráfica e imágenes según la Tabla 6.

6. Discusión

6.1. Descripción del hábitat: análisis de imágenes y mosaicos

Los hábitats reconocidos en Chapopote mostraron un ecosistema heterogéneo basado en una clasificación geofísica (alteración y estados del asfalto) y una analogía con lavas (Brüning et al., 2010). Los diferentes tipos de infiltraciones sustentan el establecimiento de biota característica (Tabla 6). La clasificación de Sibuet y Olu-Le Roy (2002) define un hábitat de área bien definida, densa y continua de organismos relacionadas a capas carbonatadas, sin embargo, en Chapopote se consideran dos hábitats diferenciados que incluyen zonas limitadas de agregaciones de siboglínidos en las capas carbonatadas seguidas del hábitat de brecha. La diferenciación entre los dos hábitats se basa en la biota asociada y el complejo tridimensional elaborado por las agregaciones de los siboglínidos (Bergquist et al., 2003). De forma similar, se distinguió el hábitat de brecha con influencia de quimiosíntesis y el de los fragmentos de asfalto por su actividad biológica y ya que el primero se caracteriza por asfalto alterado ubicado cerca a los flujos de asfalto dúctil, a diferencia de los fragmentos embebidos en sedimento relativamente distantes. La comunidad béntica en Chapopote se encuentra representada por taxa comunes de infiltraciones frías al nivel de Familia (Ondréas et al., 2005), sin embargo, la identificación a nivel de especie puede revelar una mayor riqueza de especies debido a la diversidad de hábitats en el ecosistema Chapopote.

6.2. Factores abióticos de en Chapopote: análisis elemental y tamaño de grano.

Los valores conspicuos de carbono orgánico total (COT) en el hábitat de flujo de asfalto dúctil plegado en Chapopote, indicaron la fracción infiltrada de metano de origen microbiano, así como de otros hidrocarburos volátiles (Brüning et al., 2010) en conjunto con la biota asociada al sedimento. Es aparente un elevado recurso de energía en Chapopote, tanto en su forma inorgánica (MacDonald et al., 2004) como en forma de metano orgánico en los sedimentos, proveyendo una gran entrada de carbono orgánico al ecosistema en comparación con otros ecosistemas similares (p.e la infiltración fría San Clemente y los sedimentos cercanos a un cadáver de ballena; Tabla 7). Los valores elevados de COT en el hábitat de brecha mostraron una fuente de propagación de energía. La influencia de esta energía enriquecida se registró en los sedimentos

de los alrededores de Chapopote, con valores ligeramente más altos que aquellos conocidos para la planicie abisal del Golfo de México (1.0 ± 0.3 ; $\bar{x} \pm \sigma$, $n=44$; Escobar-Briones y García-Villalobos, 2009). Por otra parte, los valores de nitrógeno total (NT) resultaron bajos comparados con aquellos de ecosistemas similares ($> 0.60\%$; Tabla 8). En particular, los valores ligeramente altos en el hábitat de Flujo de asfalto dúctil continuo, puede reflejar el nitrógeno inorgánico usado por bacterias. La correlación positiva entre NT y COT ($R^2= 0.82$) sustenta la existencia de la porción inorgánica junto con el nitrógeno orgánico en sedimentos (TOC= 1.14%; TN= 0.16%; Meyers, 1994). Este suministro inorgánico claramente refleja una comunidad microbiana versátil en Chapopote, incluyendo bacterias sulforreductoras (*Desulfusarcina*, *Desulfococcus* -DSS- y *Desulfobulbos* spp. -DBB-) que viven en un consorcio con arqueas anaeróbicas que oxidan metano (ANME): ANME-1/DSS, ANME-2/DSS, ANME-3/DBB (Naehr et al., 2009; Rossel et al., 2011), bacterias heterotróficas degradadoras de aceite y arqueas metanogénicas (Schubotz et al., 2011), así como bacterias de vida libre oxidadoras de sulfuro potencialmente del género *Beggiatoa* (Raggi Hoyos, 2005). Las proporciones de carbono - nitrógeno (C/N) resultaron sobrestimadas, incluso en el hábitat de flujo de asfalto dúctil plegado con 49.05, y lo cual sustenta un suministro local elevado de hidrocarburos (Canet et al., 2006). Los valores de C/N para la estación alejada de Chapopote mostraron que la materia orgánica en la superficie de los sedimentos tiene una mezcla de origen hemipelágico y terrestre, ligeramente más alto que la proporción registrada para la planicie abisal del Golfo de México (8.0 ± 2.0 ; $\bar{x} \pm \sigma$, $n=44$; Escobar-Briones y García-Villalobos, 2009).

Los valores de azufre total (ST) sugieren la actividad quimiosintética (MacDonald et al., 2004) así como la acumulación de materia orgánica (Jørgensen y Nelson, 2004), siendo más evidente por sus valores elevados en el hábitat de flujo de asfalto dúctil plegado que en ecosistemas similares (e.g. sedimentos cercanos al cadáver de una ballena; Tabla 8). El diámetro promedio de grano en los sedimentos de Chapopote concuerda con los valores característicos para sedimentos abisales limo-arcillosos en el Golfo de México (Pequegnat et al., 1990) y contrastan con los valores de un domo salino en la región central del golfo (23.97 ± 6.42 ; $\bar{x} \pm \sigma$, $n=6$; Martínez Robles, 2008) con un alto porcentaje de arenas lo cual refleja un régimen hidrodinámico influenciado por la estructura

topográfica. Los sitios de muestreo en Chapopote parecen no tener una influencia hidrodinámica directa, en particular los sedimentos del hábitat de brecha y aquellos alrededor del hábitat de flujo de asfalto dúctil plegado, yacen entre las estructuras de asfalto más grandes que pueden permitir el depósito de sedimentos limo-arcillosos. Más aún, el coeficiente de clasificación (σ_i) que mostró un sedimento poco clasificado con una asimetría (SKI) hacia los granos gruesos, sugieren la presencia de piezas de asfalto en los sedimentos alrededor del hábitat de flujo de asfalto dúctil plegado, en contraste con la asimetría hacia los granos finos en los sedimentos del hábitat de sedimento blando (estación de muestreo alejada de Chapopote; GeoB 10606; Fig. 8) donde el depósito de sedimentos es predominante.

6.3. Dieta potencial y asimilada: infauna, contenido gástrico y medición de isotopía estable

La infauna que habita Chapopote es caracterizada por una comunidad con una densidad alta de componentes de la infauna, tal como los copépodos harpacticoides y nemátodos. Esto concuerda con lo que se ha reportado para la planicie abisal del golfo de México y en general para sitios a profundidades similares a lo largo del planeta (Escobar et al., 1997; Thiel, 1979). Las densidades contrastantes entre los hábitats de flujo de asfalto dúctil plegado y brecha reflejan una influencia quimiosintética directa en el primero que sustenta densidades de un orden de magnitud mayor que en segundo, y en comparación con otros sitios de profundidades similares (e.g. en el sector oeste del golfo: $\bar{x} \pm \sigma$: $23463 \pm 14472 \text{ ind. m}^{-2}$ de foraminíferos y $32770 \pm 15731 \text{ ind. m}^{-2}$ de copépodos, $n=7$; Díaz AGuilar, 2001). La diferencia se observó en los tanaidáceos, los cuales registraron una densidad considerablemente mayor en el hábitat de brecha (Tabla 8) con tres órdenes de magnitud mayor que los valores registrados para un domo salino similar de la misma región ($\bar{x} \pm \sigma$: $53 \pm 83 \text{ ind. m}^{-2}$ $n=24$; Martínez Robles, 2008).

La infauna en su conjunto representa un amplio recurso potencial de alimento para *A. muricola* y las especies de *Munidopsis*. En particular, para *A. muricola*, los foraminíferos de pared blanda podrían constituir un recurso de alimento por su tamaño y abundancia. Aunque no se distinguieron en el contenido gástrico, se considera que éstos pudieron ser parte del agregado de detritus. El contenido gástrico de *A. muricola* con un mayor porcentaje de detritus que grupos de

infauna concuerdan con el reporte previo de individuos del sitio Regab en el Golfo de Guinea (Komai y Segonzac, 2005). Otros componentes potenciales para la dieta de *A. muricola* en Chapopote fueron las espículas, diferentes tipos de detritus, así como formas filamentosas. De forma similar, el recurso potencial de alimento para *Munidopsis* resultó diverso representado por 12 tipos de objetos, e incluyendo a los organismos con mayor densidad en el sitio tal como los nemátodos, copépodos y tanaidáceos, así como fragmentos de anélidos y foraminíferos de pared blanda. Esto contrasta con el único registro previo para individuos del sitio Regab en el Golfo de Guinea donde (Macpherson y Segonzac, 2005). En base al alto porcentaje de detritus contrastando con un bajo porcentaje de grupos infaunales en los contenidos gástricos, se sugiere que las tres especies tienen una dieta potencial fuertemente asociada al carbono orgánico particulado en sedimentos y/o tejido degradado, acoplado con bacterias en sedimento.

La materia orgánica en los sedimentos del hábitat de sedimento blando alejado de Chapopote registró valores de isotopía estable con una fuente de carbono autótrófica proveniente de la columna de agua (Treignier et al., 2006) y concuerda con los valores registrados de carbono orgánico particulado (COP) exportados de la superficie al fondo y sus alrededores ($\delta^{13}\text{C} - 22.9 \pm 0.9\text{‰}$; González-Ocampo et al., 2007), así como en el norte del golfo ($\delta^{13}\text{C} - 20.8$ a -24.4% ; Macko et al., 1984). El material de comparación proveniente de la infiltración fría de San Clemente y de sedimentos cercanos a un cadáver de ballena del Pacífico, presentó valores similares de $\delta^{13}\text{C}$ (Tabla 8) con el hábitat de sedimento blando alejado de Chapopote y ligeramente empobrecidos en los hábitats de brecha y flujo de asfalto dúctil plegado lo cual los relaciona con la señal de la oxidación de sulfuro característica de ecosistemas quimiosintéticos ($\delta^{13}\text{C} \leq -30\text{‰}$; Van Dover y Fry, 1994). Un enriquecimiento de los valores antes mencionados en Chapopote y en los materiales de comparación reflejan un recurso activo de hidrocarburos en los sedimentos (Kennicutt et al., 1992).

Los valores negativos de $\delta^{15}\text{N}$ de la materia orgánica en sedimentos de Chapopote sugieren una contribución quimiosintética significativa, resultando de la fijación de nitrógeno en forma de gas (N_2) y asociado con las infiltraciones de metano (Brooks et al., 1987), tal como ocurre en

sedimentos de infiltraciones frías del cañón Verde y valle Atwater ($\delta^{15}\text{N}$ -3.1 y -4.3‰; Demopoulos et al., 2010). Sin embargo, estos sitios han mostrado un intervalo de valores que indican un enriquecimiento ($\delta^{15}\text{N}$ 5.5 and 6.8‰; Demopoulos et al., 2010) de forma similar al material de comparación de la infiltración fría san Clemente y sedimentos cercanos a un cadáver de ballena en el Pacífico (Tabla 8), lo cual sugiere un flujo de metano elevado acoplado con partículas de detritus y/o material reciclado.

El tejido de músculo analizado, de las tres especies de decápodos, registró valores de $\delta^{13}\text{C}$ más bajos que los de la materia orgánica en sedimentos (Tabla 8), sugiriendo un origen quimiosintético de carbono ($\delta^{13}\text{C} \leq -25\text{‰}$; Demopoulos et al., 2010); esto contrasta con la fauna que depende estrictamente de carbono fijado a través de la fotosíntesis con valores enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ en sus tejidos (-25‰ a -15‰; Fry y Sherr, 1989). La señal ligeramente enriquecida de $\delta^{13}\text{C}$ en tejido de *A. muricola* de Chapopote contrasta con reportes previos en el sitio Regab ($\delta^{13}\text{C}$ -38.5±2.03 a -50.4‰±0.92, n=17; Olu et al., 2009), soportando así un amplio espectro de fuentes de alimento potenciales en la dieta de esta especie y que incluye aquella de origen quimioautotrófico, detritus y/o materia orgánica reciclada en sedimentos. Ejemplo de ello es la especie *A. stactophila* que habita infiltraciones frías poco más someras (1500m) en el Golfo de México y registró valores enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$: -20.6‰ (MacAvoy et al., 2005). En particular, la especie *M. geyeri* registró valores similares de $\delta^{13}\text{C}$ que los reportados previamente en el sitio Regab ($\delta^{13}\text{C}$ -36.33±1.05, n=3; Olu et al., 2009). Los valores empobrecidos de $\delta^{13}\text{C}$ en tejido de *Munidopsis* sp. de Chapopote reafirman que parte de la dieta de estos organismos es de origen quimioautotrófico dentro de un amplio espectro de recursos de alimento.

Los valores similares de $\delta^{15}\text{N}$ para las tres especies sugieren su posición trófica entre consumidores primarios y secundarios (Olu et al., 2009). El cambio en el nivel trófico basado en la fuente de carbono disponible para las especies de *A. muricola* y *Munidopsis*, por el enriquecimiento de $\delta^{13}\text{C}$ (1‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (3.4‰; McCutchan Jr et al., 2003) reveló que la infauna y las bacterias de vida libre (*Beggiatoa* sp.) son recursos potenciales de carbono para *A. muricola*, mientras que para las especies de *Munidopsis* lo son la infauna como los nemátodos. Los

porcentajes de la composición de dieta para *A. muricola* basados en el modelo de mezcla, son consistentes con los registros previos en los que se ha catalogado a la especie como un consumidor primario a secundario dependiendo del hábitat muestreado ($\delta^{15}\text{N}$ 2.6 ± 0.45 a $5.3\pm 0.26\text{‰}$, $n=17$; Olu et al., 2009). Los valores enriquecidos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en Chapopote refleja el sitio de muestreo donde los organismos fueron colectados (en los límites de los flujos de asfalto). El modelo de mezcla aplicado para las especies de *Munidopsis* sugieren que la materia orgánica en los sedimentos y los copépodos constituyen más de la mitad de su dieta, colocándolos como consumidores secundarios-terciarios e incluyendo una conducta de detritívoros y carroñeros, lo cual es similar a lo reportado para individuos del sitio Regab (Macpherson y Segonzac, 2005; Olu et al., 2009). La hetrotrofía del género *Munidopsis* ha sido registrada con un intervalo de valores de $\delta^{13}\text{C}$ de -1‰ to -53.30‰ en ecosistemas asociados a quimiosíntesis (Levin y Mendoza, 2007) y valores de $\delta^{15}\text{N}$ de 5.5‰ a 12.4‰ (Elva Escobar-Briones et al., 2002; Fisher et al., 1994), lo cual sugiere un uso local de recursos dependiendo de su abundancia (p.e un gran aporte de materia orgánica y abundancia de copépodos para los individuos que habitan Chapopote).

6.4. Distribución espacial

La distribución espacial de los individuos de las especies *A. muricola* y *Munidopsis* resultó estadísticamente en un patrón agregado. Sin embargo, la revisión de mosaicos y videos producidos in situ (no publicados) sugieren que el patrón de distribución para individuos de *Munidopsis* es potencialmente azarosa (Fig. 16). Estos resultados sugieren dos comportamientos diferenciados que resultan consistentes con un ecosistema heterogéneo en Chapopote. El camarón carídeo *A. muricola* con una mayor abundancia en los hábitats de infiltración de gas y agregación de gusanos de tubo, sugiere la preferencia de recursos localizados (Zar, 2010). En contraste, las especies de galateidos *Munidopsis* muestran una distribución espacial casi al azar, donde los recursos son heterogéneos y los organismos tienen actividad oportunista y carroñera (e.g. como el erizo *Echinus affinis* y el gusano poliqueto *Hyalinoecia* sp.; Grassle et al., 1975).

La coexistencia de *A. muricola* y *M. geyeri* registrada en el sitio Regab (Olu et al., 2009) y en Chapopote que incluye una segunda especie del género *Munidopsis*, se explica por una compensación ecológica (*trade-off*) del uso diferenciado de recursos (MacArthur, 1972) y hábitats (Kneitel y Chase, 2004). Este uso diferenciado de recursos es soportado por su similitud en nivel trófico de las especies *A. muricola* y *Munidopsis*, así como por la posibilidad de más de una fuente de carbono por las cuales podrían competir (MacArthur, 1972). Se ha observado que diferentes especies en hábitats comunes presentan una compensación en la habilidad de uso de los recursos abióticos o la tolerancia de estos a factores abióticos estresantes (Kneitel y Chase, 2004). En particular, la distribución espacial de *A. muricola* muestra una preferencia a los hábitats activos de infiltración de gas, lo que da soporte a la biota con simbiontes quimioautotróficos que proveen estructuras en tres dimensiones (*Escarpia laminata* que forma el hábitat de agregación de siboglínidos y mejillones *Bathymodiolus heckerae* en el hábitat de infiltración de gas). En contraste, los galateidos del género *Munidopsis* se registran también en campos abiertos como en los hábitats de flujo de asfalto.

En una escala regional la compensación para ambos grupos de especies se basa en la diferenciación de historias de vida, donde *A. muricola* es un organismo especialista (endémico de los ecosistemas de infiltraciones frías) y las especies del género *Munidopsis* son organismos generalistas (colonizadores), capaces de asentarse en nuevos y diversos hábitats.

7. Conclusiones

1. El volcán de asfalto Chapopote es un ecosistema heterogéneo representado por 8 hábitats diferenciados. El hábitat de agregación de siboglínidos representa una extensión amplia y densa de fauna en un área restringida. De acuerdo con la clasificación de Sibuet y Olu-Le Roy (2002), Chapopote es un sitio con actividad biológica elevada con agregaciones altamente densas y dispersas sobre un área amplia.

2. La heterogeneidad de este ecosistema ha sido demostrada por descripciones geofísicas previas del área, por la elevada actividad biológica, así como los factores abióticos contrastantes entre dos de los hábitats estudiados (flujo de asfalto dúctil plegado y fragmentos de asfalto). La riqueza de recursos de energía en Chapopote está basada en el metano orgánico e inorgánico de los sedimentos, que provee una fuente elevada de carbono comparada el de ecosistemas similares. Los valores de azufre total sugieren una actividad quimiosintética y una elevada cantidad de materia orgánica acumulada en los sedimentos. Estos sedimentos en Chapopote son análogos a los abisales limo-arcillosos, sin una influencia aparente del régimen hidrodinámico. Los fragmentos de asfalto en los sedimentos muestran un tipo de sedimento poco clasificado con una asimetría a los gruesos.

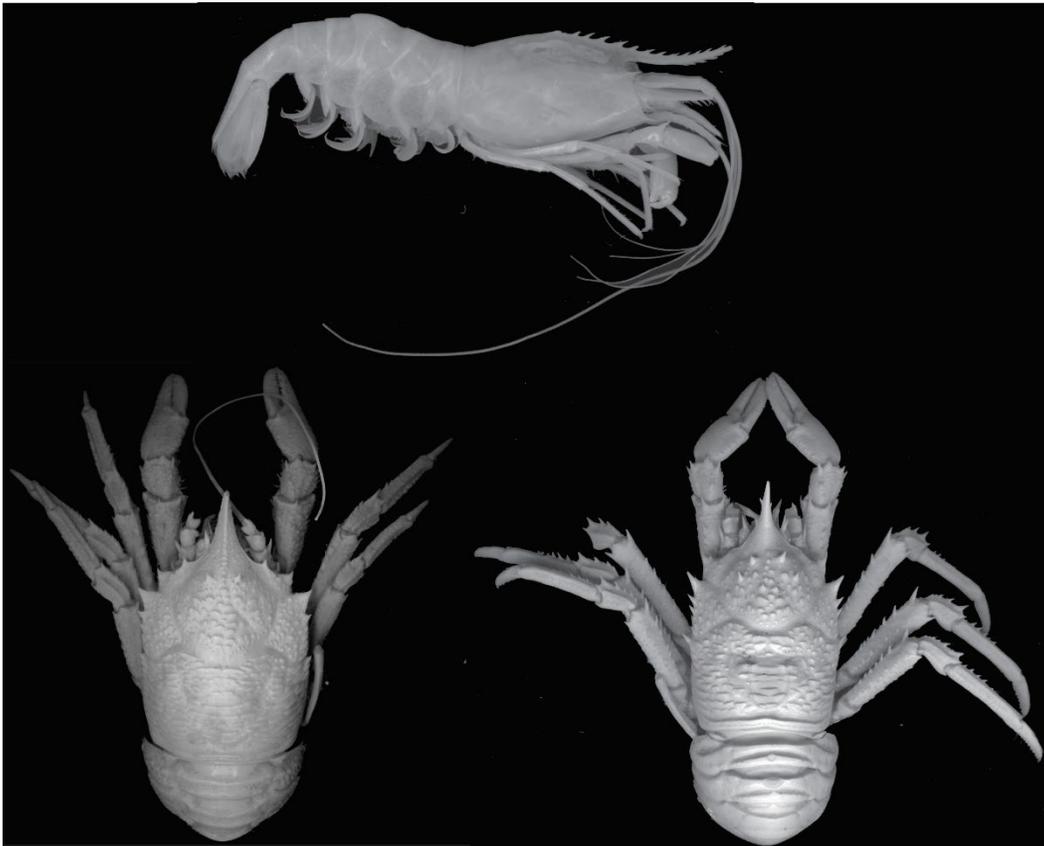
3. Las especies *A. muricola* y *Munidopsis* spp. mostraron un nivel trófico similar pero un contraste en su fuente de carbono. La dieta de *A. muricola* fue caracterizada potencialmente por bacterias de vida libre y detritus, sustentando su clasificación como consumidor primario o especie carroñera, en contraste los carroñeros y oportunistas *Munidopsis* tuvieron una dieta de amplio espectro reflejando la abundancia elevada de recursos alimenticios desde la materia orgánica reciclada hasta la infauna asociada a la quimiosíntesis local.

4. La coexistencia de *A. muricola* y *Munidopsis* spp. se explica por la compensación en diferenciación de recursos expresados por su dieta y preferencia de hábitat. Se sustenta por dos tipos de distribución espacial: en *A. muricola* con una distribución agregada o en parches y en las especies de *Munidopsis* con una distribución potencialmente azarosa. En una escala regional la

compensación se definiría por una historia de vida diferenciada donde *A. muricola* representa un organismo especialista (endémico de infiltraciones frías) y *Munidopsis* un organismo generalista (colonizador) capaz de asentarse en hábitats nuevos y diversos.

Capítulo 2.

Similitud morfológica y genética entre poblaciones en el Cinturón Ecuatorial Atlántico.



1. Antecedentes: Estudios morfológicos y genéticos

a) Estudios morfológicos y genéticos de *Alvinocaris muricola* Williams, 1988

La morfología del género *Alvinocaris* se ha analizado detalladamente, en cuanto a su descripción y los aspectos taxonómicos que definen a sus especies (Kikuchi y Hashimoto, 2000; Komai et al., 2005; Komai y Segonzac, 2005; Webber, 2004; Williams, 1988). En particular, la especie *Alvinocaris muricola* (Fig. 17) registra variaciones morfológicas en la forma del rostro, tercera pleura abdominal y primer pereópodo. Sin embargo, estas diferencias no se consideran relevantes (Komai y Segonzac, 2005).

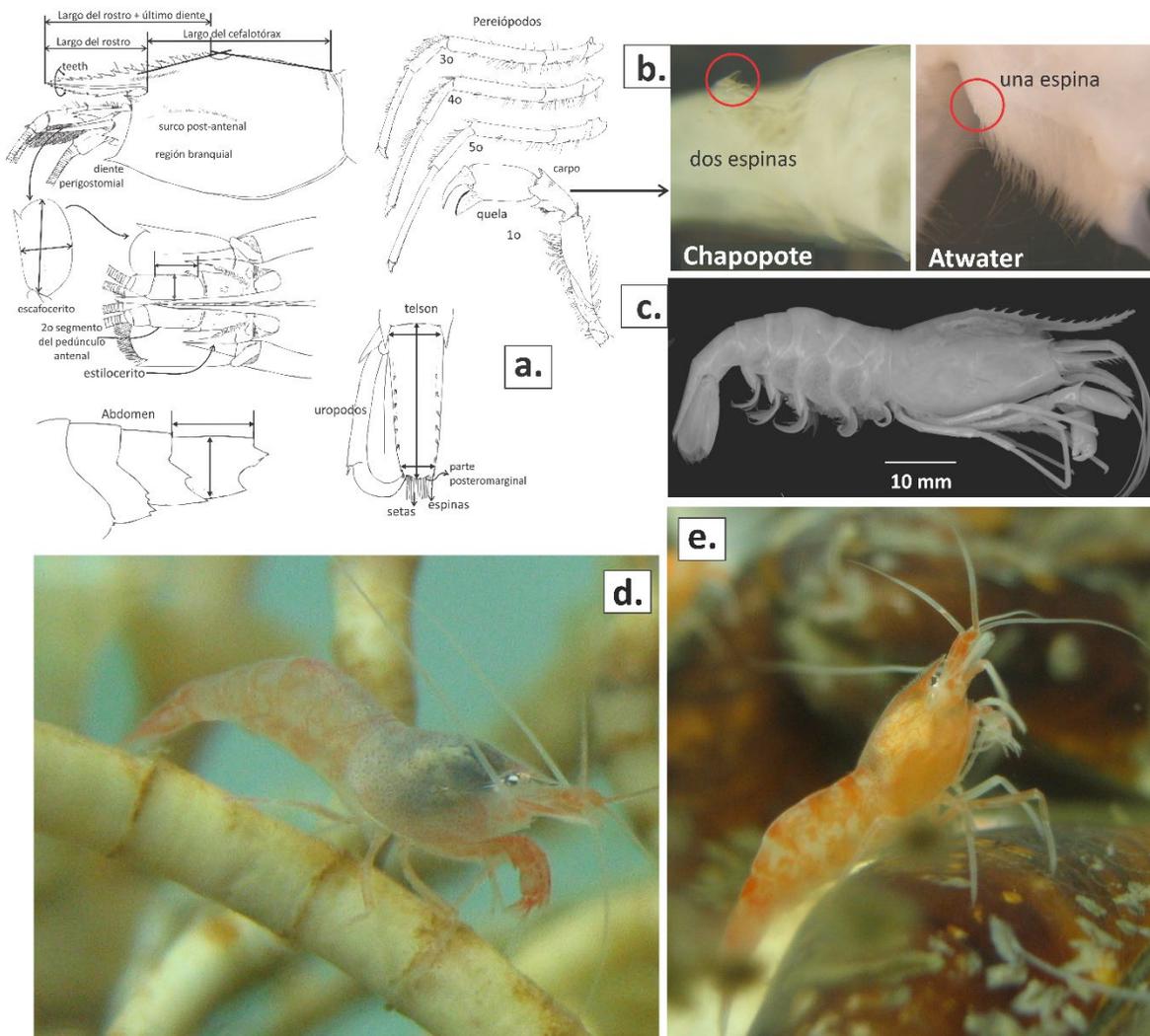


Figura 17. Morfología de la especie *Alvinocaris muricola*: a. morfología diagnóstica, las flechas indican largo y ancho de algunas estructuras (modificado de Komai y Segonzac, 2005), b. carpo de organismos del sitio Chapopote y Valle Atwater, c. organismo de Valle Atwater, d-e. Organismos vivos en acuario, obtenidos

del sitio *Garden Banks*, las fotografías se tomaron en el laboratorio del Dr Ch. Fisher, Universidad del Estado de Pennsylvania.

En cuanto a trabajos de estudios moleculares donde se incluye a *Alvinocaris muricola*, estos se han incrementado notablemente a partir del año 2000. En general, los trabajos se han enfocado a la resolución de relaciones filogenéticas en grandes grupos, a nivel de infraorden (Caridea, Bracken et al., 2009), superfamilias (Li et al., 2011), familias (Aznar-Cormano et al., 2015; Liao et al., 2017), subfamilias (Vereshchaka et al., 2015), géneros (Shank et al., 1999) y como método complementario en la identificación de nuevas especies (Martin et al., 2018; Wang y Sha, 2017; Yahagi et al., 2014; Zelnio y Hourdez, 2009). Otros estudios refieren la descripción del transposón *Alvi5* y su implicación evolutiva al contenerlo (Piednoël y Bonnivard, 2009), la secuenciación de genes mitocondriales completos (Kim et al., 2015; Yang et al., 2012), así como una herramienta para identificar larvas (Hernández-Ávila et al., 2015) y sustentar la conectividad entre poblaciones a nivel regional (Teixeira et al., 2013; Tokuda et al., 2006).

A la fecha, la filogenia del Infaorden Caridea no se encuentra totalmente resuelta, solo se cuenta con un panorama general debido a la diversidad de especies que contiene, la dificultad de obtener las secuencias de todos sus representantes, así como a la elección de fragmentos de genes para un análisis que refleje y sustente las relaciones entre grupos. La combinación de fragmentos de genes o la secuenciación de transcriptomas podrían ser vías para definir los loci ampliamente compartidos por el grupo y no tan variables, los loci ampliamente compartidos por el grupo y no tan variables, para reflejar una filogenia adecuada (Aznar-Cormano et al., 2015).

En particular, Vereshchaka y colaboradores (2015) realizaron una nueva clasificación de los camarones carideos de ventilas hidrotermales e infiltraciones frías de la Familia Alvinocarididae utilizando tanto herramientas morfológicas como moleculares. En este trabajo se propusieron nuevas subfamilias que, en la mayoría, se sustentan por ambos procedimientos. Sin embargo, la morfología que sustenta a la Subfamilia Alvinocaridinae, no concordó con los análisis moleculares de los genes COI y 16S. La similitud morfológica separó claramente el grupo del género *Alvinocaris*, sin embargo, la comparación entre especies refleja al menos tres grupos de especies:

1. *A. komaii*, 2. *A. solitaire*, *A. markensis*, *A. muricola*, *A. lusca*, *A. longirostris* y 3. *A. dissimilis*, *A. stactophila*, *A. chelis*. La estrecha similitud morfológica no resolvió las relaciones entre especies, ya que no formó ningún tipo de agrupación en el análisis morfológico y solo ocurrieron tres y dos clados en el análisis molecular de COI y 16S, respectivamente.

En estudios dirigidos específicamente a los análisis taxonómicos y filogenéticos, así como la estimación de la conectividad entre poblaciones de especies endémicas de ecosistemas basados en quimiosíntesis, el grupo *Alvinocaris muricola*-*Alvinocaris markensis* resalta por su elevada similitud tanto morfológica como a nivel genético. Como ya se ha descrito, *A. muricola* se considera endémica de infiltraciones frías a lo largo del Cinturón Ecuatorial Atlántico, mientras que *A. markensis* solo se ha registrado en distintos sitios de ventilas hidrotermales de la Cordillera Mesoatlántica (Snake Pit, Lucky Strike, Rainbow, Broken Spur, TAG y Logatchev). Komai y Segonzac (2005) realizaron la re-descripción de ambas especies ya que la descripción original se basó en organismos juveniles. Entre los caracteres que los autores consideran más relevantes para diferenciar a las especies, son que en *A. muricola* la proporción ancho/largo del cefalotórax es mayor, es decir es un tanto más prominente o “inflado”, la carina post-antenal es más conspicua, el diente dorsal posterior del caparazón emerge en una posición más posterior, el segundo segmento del pedúnculo antenular es ligeramente más delgado (proporción largo ancho: 1.90-2.10) (Komai y Segonzac, 2005; más diferencias en su tabla II).

En contraste, los estudios moleculares que incluyen a *Alvinocaris muricola* y *A. markensis*, han resultado en un paralelismo con mezcla de individuos en un solo clado (Hernández-Ávila et al., 2015; Martin et al., 2018; Teixeira et al., 2013; Vereshchaka et al., 2015; Wang and Sha, 2017). En particular, Teixeira y colaboradores (2013) mencionan una sinonimia de este par de especies, con una migración efectiva y un flujo genético actual o muy reciente, ya que en su estudio, a nivel de microsatélites, se mostró que ambas especies comparten haplotipos mitocondriales entre individuos de ventilas hidrotermales e infiltraciones frías (Snake Pit-Logatchev y *Green canyon*-Regab, respectivamente), así como un polimorfismo microsatelital idéntico. En el presente estudio, se considerará la identidad de *Alvinocaris muricola* como diferente de la de *A. markensis*

ya que no se revisaron individuos de esta última especie, reconocida hasta el momento (WoRMS, 2020).

b. Estudios morfológicos y genéticos de *Munidopsis geyeri* Pequegnat & Pequegnat, 1970

Los miembros de la Superfamilia Galattheoidea Samouelle, 1819 son reconocidos como “langostillas” o “galateidos” (excluyendo a los “cangrejos porcelánidos” de la Familia Porcellanidae Haworth, 1825), y es uno de los grupos más diversos entre los anomuros. Así las langostillas se encuentran representadas por las familias: Galatheidae Samouelle, 1819; Munididae Ahyong, Baba, Macpherson & Poore, 2010 y Munidopsidae Ortmann, 1898 (Macpherson & Baba, 2011). El género *Munidopsis* se asignó a la Familia Galatheidae en los trabajos taxonómicos contemporáneos (e.g. Baba 2005; Baba *et al.* 2008; Jones & Macpherson 2007; Macpherson 2007; Navas *et al.* 2003).

Recientemente, Ahyong *et al.* (2010) reestructuraron la Familia Munidopsidae Ortmann, 1898, basándose en la ausencia o reducción del flagelo en el maxilípodo 1, incluyeron las dos especies del género *Leiogalatea* Baba, 1969, la Subfamilia Shinkaiinae Baba & Williams, 1998, y la Subfamilia Munidopsinae Ortmann, 1898. A nivel de género, Milne-Edwards (1880) designó cuatro géneros para Munidopsinae (*Orophorhynchus*, *Galacantha*, *Galathodes*, *Elasmonotus*). Subsecuentemente, se asignaron otros géneros y subgéneros al mismo grupo (e.g. *Anoplomotus* Smith, 1883; *Bathyankyristes* Alcock & Anderson, 1894). La revisión de subgéneros y sinonimias (e.g. Alcock 1901; Benedict 1902; Faxon 1893; Henderson 1885) establecieron la unificación de todas las especies bajo el género *Munidopsis*, debido a que muchas de las especies eran únicas morfológicamente y debían colocarse en un género monoespecífico, así como especies con caracteres intermedios entre grupos, impidiendo una delimitación clara en los géneros (Chace, 1940).

Actualmente la Familia Munidopsidae está conformada por cinco géneros: *Galacantha* Milne-Edwards, 1880; *Leiogalatea* Baba, 1969; *Munidopsis* Whiteaves, 1874; *Shinkaia* Baba & Williams, 1998, y recientemente *Janetogalatea* Baba & Wicksten, 1997. En particular el género *Munidopsis* está representado por 278 especies (Rodríguez-Flores *et al.* 2023; WoRMS, 2023a).

Hasta el año 2000, se habían reconocido solo 100 especies del género *Munidopsis*, pero en los últimos 20 años se han descrito al menos 107 nuevas especies para el género. Esto se debe a dos razones principalmente, la primera se refiere a los avances en la tecnología que han permitido el estudio directo del mar profundo (e.g. Cubelio *et al.* 2008; Macpherson *et al.* 2016; Rodríguez-Flores *et al.* 2018); y la segunda a los avances en biología molecular, especialmente en el análisis de ADN, lo cual ha permitido reconocer especies crípticas que eran difícilmente separadas sólo por un análisis morfológico. Tal es el caso de *Munidopsis cornuata* y *M. robusta*, así como *M. turgida* y *M. granulens* del Mar Caribe (Paula C. Rodríguez-Flores *et al.*, 2018). El uso reciente de ADN recientemente ha permitido reconocer dos o más especies que antes se consideraban como una sola de amplia distribución. Ejemplo de ello es la especie *Munidopsis subsquamosa*, que se pensaba como la única especie de langostilla abisal en las ventilas hidrotermales de la cresta del Pacífico Este, pero un análisis molecular mostró la existencia de tres especies además de *M. subsquamosa*: *M. bracteosa*, *M. recta*, y *M. scotti* (Jones y Macpherson, 2007). De forma similar, se han diferenciado especies asociadas a barreras geográficas (e.g. la emergencia del istmo de Panamá), como *M. subsquamosa* y *M. exuta*, del océano Pacífico y Atlántico respectivamente (Jones & Macpherson 2007). Por otra parte, las herramientas moleculares han sustentado la existencia de especies de amplia distribución asociada a sus hábitos carroñeros y oportunistas (e.g. *M. albatrosse*; Dong *et al.* 2019).

Es importante mencionar que las herramientas moleculares, al igual que el análisis morfológico, son herramientas que, en su conjunto, permiten un buen reconocimiento de las especies. En este sentido, es necesario mencionar que *M. subsquamosa* también fue considerada como sinónimo de *M. geyeri* en el Atlántico (e.g. en Ambler, 1980; Wicksten y Packard, 2005; y potencialmente en Turnipseed *et al.*, 2004) debido a la variabilidad morfológica que presenta. Gore (1983) y Baba (2005) realizaron una comparación entre *M. geyeri*, *M. subsquamosa* y *M. pallida* considerando que los caracteres de los dactilos de los pereiópodos son relevantes para diferenciar las especies. Gaytán-Caballero (2009) analizó ejemplares de *M. geyeri* provenientes de diferentes localidades del Atlántico, reconociendo los caracteres diagnósticos de la especie, la variabilidad morfológica

que puede presentarse entre juveniles y adultos, así como entre los mismos adultos (Fig. 18). Este análisis incluyó la comparación entre *M. geyeri* y especies del mismo género a partir de una clasificación cladística, reconociendo el grupo morfológico natural al que pertenece la especie. El análisis de la distribución geográfica del grupo al que pertenece *M. geyeri* muestra la relación morfológica estrecha que existe entre las especies y la diferencia entre patrones de distribución. Con base en los registros de la geología histórica, la especie podría clasificarse como un caso de especiación alopátrica (Gaytán-Caballero, 2009).

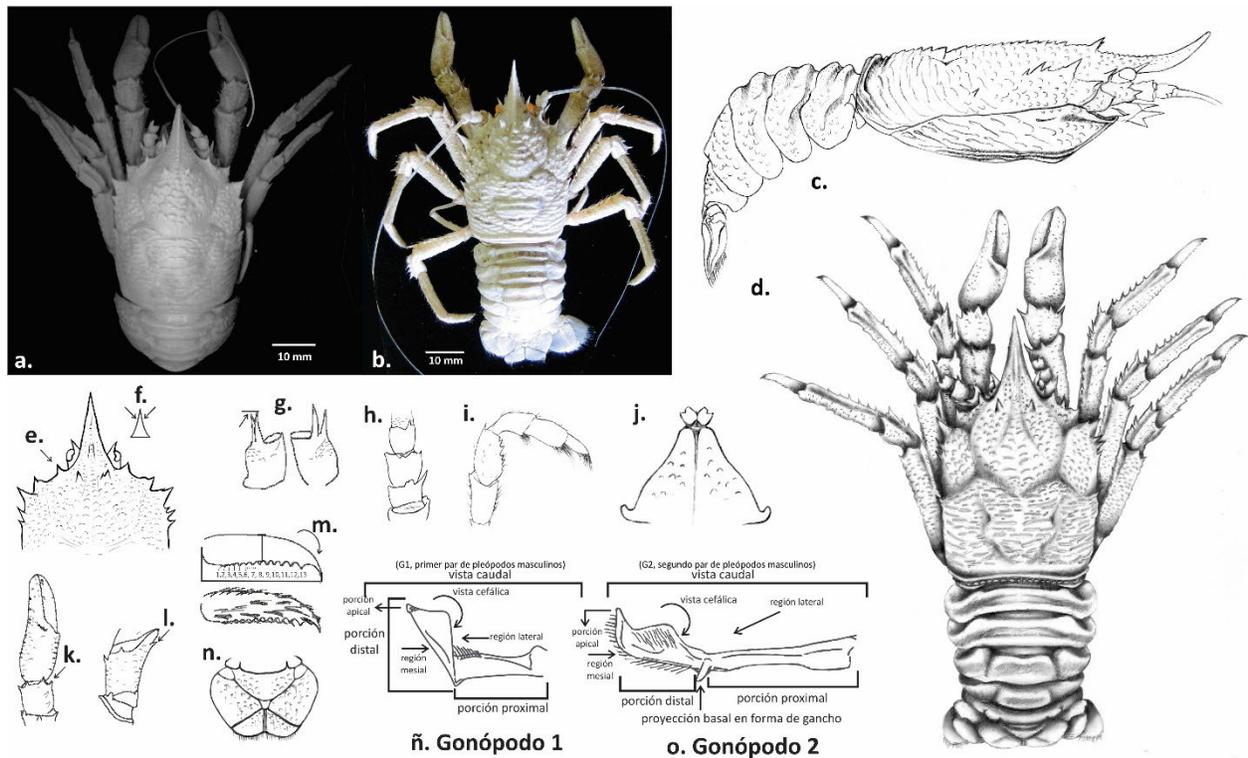


Figura 18. *Munidopsis geyeri* Pequegnat & Pequegnat, 1970 ejemplares de a. Sitio Regab (Golfo de Guinea; BIOZAIRE 3; CP20) y b. montículo Chapopote (Golfo de México; CNCR- 24856). C. vista lateral y d. dorsal. Características morfológicas: e. parte distal del cefalotórax mostrando la espina antenal; f. forma del rostro, g. pedúnculo antenular mostrando las espinas distolateral y distodorsal; h. pedúnculo antenular, i. tercer maxilípodo; j. esternito; k. quela y carpo; l. isquio de los quelípodos mostrando la espina dorsolateral; m. dactilo, fuertemente curvado hacia el final del margen extensor, y número de dientes en el margen flexor; n. telson; ñ. gonópodo 1 (G1); o. gonópodo 2 (G2). Modificado de Gaytán-Caballero (2009). Ilustración en: c, d, e, h, i, j y n por Cassandra Robles Flores.

Munidopsis polymorpha es la única especie del género que vive en agua salobre, en cuevas conectadas al mar a una profundidad de 2 m en las islas Canarias (Koelbel, 1892). El resto de las

especies del género ocurren comúnmente en fondos marinos de mar profundo del talud continental a la planicie abisal. Su abundancia se ha asociado a sitios ricos en materia orgánica como los cadáveres de vertebrados y ecosistemas asociados con quimiosíntesis (Baba, 2005; Chevaldonne y Olu, 1996; Jones y Macpherson, 2007; Kemp et al., 2006). En particular, las especies del Golfo de México representan 15% de las especies a nivel mundial (39 especies; Macpherson *et al.* 2016; Vázquez-Bader & Gracia 2016).

El género *Munidopsis* se ha estudiado desde diferentes puntos de vista, sin embargo, los estudios sobre su importancia ecológica son recientes y describen su amplia tolerancia a la diversidad en las condiciones fisicoquímicas colonizando diferentes ecosistemas de mar profundo (Coykendall et al., 2017; Schnabel et al., 2011). Siguiendo a Carney (1994), el género *Munidopsis* se puede reconocer como megafauna colonizadora, cuya abundancia está influenciada por la disponibilidad de alimento, la química de los sitios de emanaciones de ventilas o infiltraciones, así como la variabilidad del sustrato. El reciente conocimiento de la biodiversidad en ecosistemas como las ventilas hidrotermales e infiltraciones frías ha contribuido a un mejor entendimiento en la biogeografía de especies eurigráficas registradas en diferentes sitios de estos hábitats (e.g. Martin & Haney 2005; Yang *et al.* 2016).

Los galatéidos *Munidopsis exuta* y *M. geyeri* son excelentes ejemplos de especies eurigráficas debido a su amplia distribución y múltiples poblaciones a lo largo del Atlántico. La especie *M. exuta* se ha registrado en la Bahía de Vizcaya, y en la Cresta Mesoatlántica (Logatchev, TAG, Snake Pit y Broken Spur) a profundidades de 2860–3648 m. Mientras que *M. geyeri* se ha registrado en casi todos los sectores del Atlántico, en el noroeste: en el Golfo de México y Mar Caribe, en el noreste: las islas Azores y Mauritania, y en el sureste: Golfo de Guinea, a profundidades de 1700-4151 m (Baba et al., 2008; Gaytán-Caballero, 2009; Kilgour y Shirley, 2014; Navas et al., 2013; Vázquez-Bader y Gracia, 2016).

Entre los estudios moleculares que incluyen especies de la Familia Munidopsidae, se encuentra el de Creasey y colaboradores (2000), quienes realizaron el primer trabajo genético para

poblaciones de la especie *Munidopsis scobina* en el talud continental de Oman (mar Árabe) por medio de análisis de isoenzimas. El número de estudios moleculares ha incrementado recientemente (Paula C Rodríguez-Flores et al., 2018) con el objetivo de resolver las relaciones filogenéticas del grupo a nivel de Familia (Ahyong et al., 2010; Tsang et al., 2011), Subfamilia (Ahyong et al., 2011), Géneros (Machordom y Macpherson, 2004; Macpherson y Machordom, 2005) y especies (Ahyong, 2014; Jones y Macpherson, 2007; Macpherson et al., 2016).

Coykendall y colaboradores (2017) son los primeros autores en incorporar un número considerable de especies de *Munidopsis* del Golfo de México e incluyendo otros puntos del noroeste del Atlántico, para un estudio filogenético y biogeográfico, en particular de especies asociadas a infiltraciones frías y corales de agua fría. De forma similar a los estudios anteriores, los autores reconocieron cuatro nuevas especies potenciales, evidenciando nuevamente la creciente diversidad de especies gracias a los avances tecnológicos y moleculares. En este estudio se reconocieron clados monofiléticos (grupos taxonómicos estadísticamente sustentados), sin embargo, la filogenia no se correlacionó con la utilización del hábitat, con su similitud morfológica, e incluso algunos organismos presentaron una mayor similitud genética con especies del Pacífico que con especies ocupando el mismo hábitat, tal como se había sugerido por Schnabel y colaboradores (2011). Tal es el caso de la especie *Munidopsis* A. (reconocido como posible nueva especie) y *M. bracteosa* con un 99% de similitud entre sus secuencias, lo que sugiere una separación reciente (menos de un 1 Ma) o una tasa de mutación lenta para ciertos clados del género. En particular, el presente estudio incluye las secuencias de *Munidopsis* A. de Conkrendall y colaboradores (2017), debido a este antecedente de similitud en el grupo *Orophorhynchus* de Milne-Edwards (1880).

2. Objetivos

2.1. General

Reconocer la similitud morfológica y genética entre poblaciones de *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis geyeri* y *Munidopsis exuta* en el Cinturón Ecuatorial Atlántico.

2.2. Particulares

2.2.1. Análisis morfológico de *Alvinocaris muricola*.

2.2.2. Análisis morfológico de *Munidopsis exuta* y su comparación con *M. geyeri*.

2.2.3. Análisis molecular de individuos de diferentes poblaciones de *A. muricola*.

2.2.4. Análisis molecular de individuos de diferentes poblaciones de *Munidopsis*.

3. Preguntas a resolver

3.1 Similitud entre poblaciones

- a) ¿Existe similitud entre poblaciones dentro del Golfo de México, y con las regiones del Atlántico:
i) a nivel morfológico y ii) a nivel genético?

La respuesta a estas preguntas dará paso al Capítulo 3 de este trabajo:

De existir similitud genética ¿Cuáles serían las posibles propuestas para explicar el mecanismo de conexión entre estas poblaciones?

De no existir la similitud genética ¿Cuáles serían los posibles factores que promueven el aislamiento entre estas poblaciones?

4. Material y Método

4.1. Trabajo de campo

Parte del material analizado se recolectó siguiendo la metodología y especificaciones descritas en el Capítulo 1 (Tabla 5).

4.2. Trabajo de laboratorio

4.2.1. Análisis morfológico de *Alvinocaris muricola*

El análisis morfológico para la especie *Alvinocaris muricola* se llevó a cabo a partir de individuos de la localidad Chapopote depositados en la Colección Nacional de Crustáceos, UNAM en México (CNCR), así como, de individuos del norte del Golfo de México (Escarpe de Florida, *Atwater valley*, *Green canyon*, y *Alaminos canyon*) obtenidos de la Colección del Museo de Historia Natural del Instituto Smithsonian (USNM, *National Collection of the Smithsonian Institution*) y de la colección particular del Dr. Charles Fisher de la Universidad de Pensilvania. Los individuos del Golfo de Guinea se analizaron a partir de la colección personal del Dr. Timothy Shank del Instituto Oceanográfico Woods Hole, estas últimas tres colecciones ubicadas en los Estados Unidos de América. Las localidades mencionadas corresponden a la mitad de las localidades de registro para la especie *A. muricola* (Tabla 12; Fig. 19).

El análisis morfológico se basó en la descripción realizada por Williams (1988) y modificada por Komai y Segonzac (2005), así como los caracteres citados en Zelnio y Hourdez (2009). Los caracteres analizados se enfocaron en los apéndices y estructuras del cefalotórax, rostro, pereiópodos, abdomen y telson (Fig. 17).

Tabla 12. Localidades de registro y organismos analizados de la especie *Alvinocaris muricola*. La línea gruesa divide a los ejemplares analizados en la parte de arriba y abajo otras localidades de registro para la especie. Abreviaturas.- Ind.: individuos analizados; ovg.: ovígera; juv.: juvenil; St.: estación de muestreo; Z(m): profundidad (m); no-id.: sexo no identificado.

Ind.	Colección	Expedición St.	Longitud	Latitud	Z(m)	Localidad (infiltración fría)	Fig.
1♀ juv., 1♂	USNM 234288; Williams (1988)	Alvin 1754	26° 01' N	84° 54.61' O	3277	Escarpe de Florida (rica en sulfuro)	1
54♀, 8♀ ovg, 31♂	Colección Dr. C. Fisher;	J2-276 AT 340	27° 25' N	88° 21' O	2200- 3400	Atwater valley	2
2♀, 1♂	Cordes y colaboradores (2007)	J2-273 GC 852	27° 6.36' N	91° 9' O	1395- 1500	Green canyon	3
2♀		J2-279 GB 829	27° 18' N	92° 1' O	829- 1300	Garden banks	4
2♀, 2♂		J2-282 AC 818	26° 18' N	94° 6' O	2740- 2750	Alaminos canyon	5
3♀ juv., 5♀, 1♂ juv	CNCR-24868, 24872-24880	M67/2b, D. 83 GeoB10622-4	21°53.98' N	93°26.12' O	2907	Montículo de asfalto "Chapopote" suroeste	6
1♀	CNCR-24881	D. 84 GeoB10625	21°53.99' N	93°26.12' O	2916	del Golfo de México	
2♀, 2no-id.	Colección Dr. T. Shank	BIOZAIRE 3; St. CP20	05°46.89' S	09°44.66' E	3113	Sitio Regab, Golfo de Guinea	7
	Komai y colaboradores (2005)	LACM CR D3910	32°28.14' N	76°11.49' O	2167	Diapiro <i>Blake Ridge</i>	8
	Ch. Fisher y C. Van Dover	Registro OBIS (2019)	26°22.46' N	94°30.402' O	2335	Cañón de Alaminos Talud de Louisiana	9
		DS 04	10°19.64' E	58°53.33' O	1697	Prisma de acreción Barbados, <i>Orénoque</i> A	10
	Komai y Segonzac (2005)	BIOZAIRE 1-3, Zairov, Bioz- Recup	05°47.80'- 05°47.16' S	09°42.60- 09°41.99' E	3151- 3155	Sitio Regab, Golfo de Guinea	7
		M56 GeoB 8203-1	04°48.57- 04°48.56' S	09°54.51- 09°54.50' E	3110- 3113	Abanico del Congo	11
	H. Sahling, identificó T. Tomais	Registro OBIS (2019)	4°48.01' S	9°54.01' O	3110	Hydrate Hole, sureste Atlántico	12
	E. Cordes, E. Becker	Observación OBIS (2019)	26°41.16' N	91°39.78' O	2200	WR269, valle Atwater	a
	Moretzsohn y colaboradores (2009)	Observación OBIS (2019) y GulfBase	25°54.48' N	87°22.61' O	1395	Cañón Verde	b
	M. Segonzac	Observación OBIS (2019)	5° S	9° E	3113	Golfo de Guinea, Zaiango	c

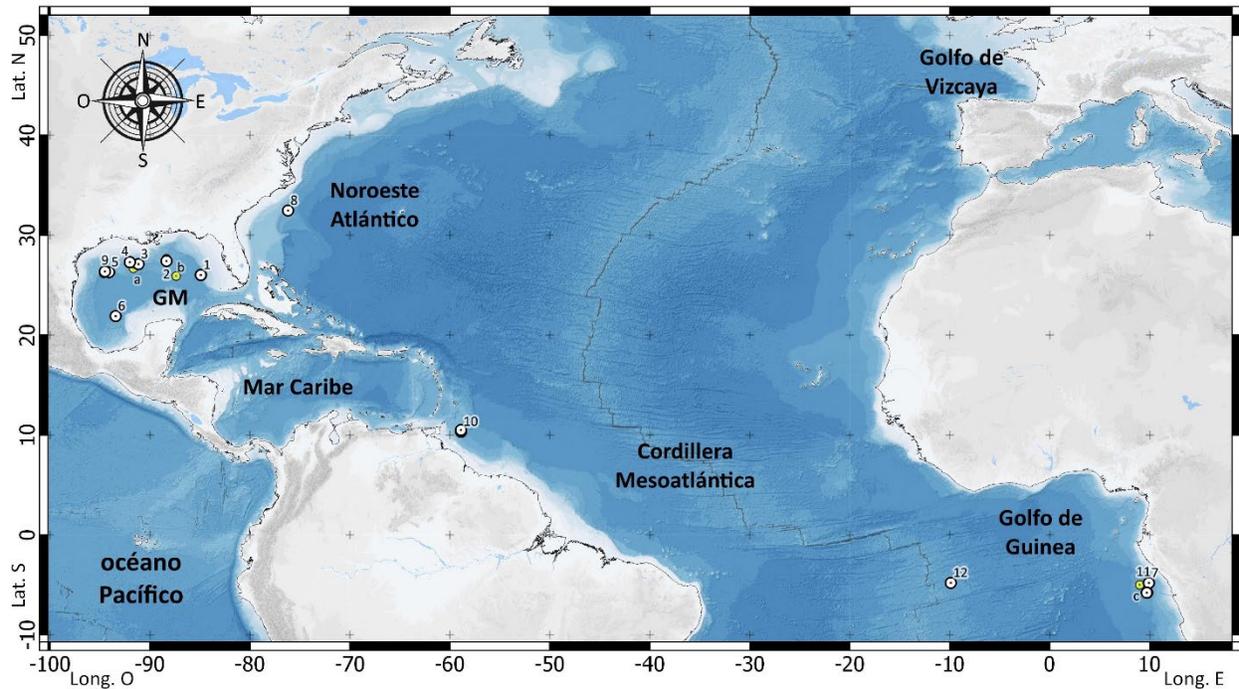


Figura 19. Distribución de *Alvinocaris muricola*, los números corresponden a la Tabla 12. Mapa base UNINMAR (2018).

4.2.2. Análisis morfológico de *Munidopsis exuta* y su comparación con *Munidopsis geyeri*.

Con base en el estudio morfológico previo de *Munidopsis geyeri* (Gaytán-Caballero, 2009), se analizó la morfología de la especie *Munidopsis exuta* de Chapopote y se comparó con ejemplares de otras localidades a partir de las colecciones: Centro de Estudios Avanzados de Blanes, España (CSIC), *Natural History Museum*, EUA (USNM), Colección Nacional de Crustáceos, México (CNCR), *Muséum National d'Histoire Naturelle*, Francia (MNHN), *Institut français de Recherche pour l'exploitation de la mer* (IFREMER), *Rijksmuseum van Natuurlijke Historie*, Leiden (RMNH), *British Museum of Natural History* (BMNH). En la Tabla 13 y Figura 20, se describen el número de individuos y características de muestreo de los ejemplares analizados.

Tabla 13. Localidades de registro y organismos analizados de las especies *Munidopsis exuta* y *Munidopsis geyeri*. La línea gruesa divide a los ejemplares analizados en la parte de arriba y abajo otras localidades de registro para la especie.

Abreviaturas.- n: número de especies; ovig., ovígeras; juv., juvenil; Estn.: estación de muestreo; D.: inmersión; Z(m): profundidad en metros; E.: ecosistema; SA: sedimento suave abisal; VH: ventila hidrotermal; IF: infiltración fría; ID: identificación de la colección; CMA: cordillera mesoatlántica; CSIC: Centro de Estudios Avanzados de Blanes, España; USNM: Museo de Historia Natural, EUA; CNCR: Colección Nacional de Crustáceos, México; RSMAS (formalmente UMML): Museo de Invertebrados, *Rosenstiel School of Marine & Atmospheric Science*, Universidad de Miami, Florida, EUA; MNHN: *Muséum National d'Histoire Naturelle*, Francia; IFREMER: *Institut français de Recherche pour l'exploitation de la mer*; CP: Colección Personal; RMNH, *Rijksmuseum van Natuurlijke Historie*, Leiden; BMNH, Museo Británico de Historia Natural; F: número o letra de sitio de registro en la Figura 20a y b.

<i>M. exuta</i> n	Localidad	Expedición y Estn.	Latitud	Longitud	Z(m)	E.	ID-Colección	F.
1ovig♀, 1juv♀	Bahía de Vizcaya	BIOGAS 5, CV40	47°33'N	09°02'W	2860	SA	CP Macpherson CSIC	1
1juv♂		BIOGAS 6, CP10	47°30'N	09°04'W	2878			1
1ovig♀	CMA	Akademik 50, 4787	30°07'N	42°07'W	3020	VH	Holotipo MNHN-Ga 4621 MNHN-IU-2014-19814 Paratipo MNHN-IU-2014-19818	2
1ovig♀, 1♀	CMA. TAG	AMK 47, 4343	26°08'N	44°49'W	3650			3
1ovig♀	CMA. Snake Pit-Les Ruches	HYDROSNAKE, HS08	23°22'N	44°57'W	3502			4
1♀	CMA. Snake Pit-Elan	MAR93 Alvin, 2617	23°23'N	44°56'W	3500			4
1juv♀, 1juv♂	Escarpe de Florida	Alvin 3637, 4-5	26°01.8'N	84°54.9'W	3288	IF	CP Macpherson CSIC	5
1juv♂	Montículo Chapopote suroeste del Golfo de México	M67/2b, 10617-5 D. 81	21°53.94'N	93°26.226'W	2919		CNCR-24866	6
1ovig♀ 1♂		M67/2b, 10619-19 D. 82	21°53.922'N	93°26.166'W	2875		CNCR-24846, 24857	6
2♀, 1♂		M67/2b, 10625-13 D. 84	21°53.994'N	93°26.124'W	2916		CNCR-24867, 24869, 24868	6
1juv♀		Golfo de Guinea, sitio Regab	BIOZAIRE 3, CP20	05°46.89'S	09°44.66'E		3113	CP Macpherson CSIC
	CMA. Broken Spur	BRIDGE 1993, Alvin 2625.	29°10.2'N	43°10.3'W	3056	VH	E. Southward en Macpherson y Segonzac (2005); Ch. Fisher & C. Van Dover	8
	CMA. Logatchev	Registro OBIS (2019)	14°45.10'N	44°57.99'W	3500			9
	Bahía de Vizcaya	BIOGAS St. 2 y 3	47°27' - 47°28'N	9°0.1' - 9°0'W	3480-3800	SA	de Saint Laurent, (1985)	10
			47°31.8' - 47°34.9'N	9°28.21' - 9°40.9'W	4050-4237			11
			CMA	Observación en OBIS (2019)	12°N			44°W
	ZF 15N20						BIOGAS VI-CNEXO	
	Bahía de Vizcaya		47°N	9°W	2878	SA	L. Laubier & E. Macpherson	b

<i>M. geyeri</i> n	Localidad	Expedición y Estn.	Latitud	Longitud	Z(m)	E.	ID-Colección	F.
1juv. ♂	Suroeste del Golfo de México	Alaminos 69-A-11-92	23°30'N	95°32'W	2926-2999		USNM-128812	1
4juv.♀, 2juv. ♂	Mar Caribe, St. Croix	Alvin DSR/V 1078	17°94'N	64°81'W	4000		USNM-231300	2
1♀, 1♂, 1juv. ♂	Mar Caribe, Gonave Haiti	P-1180	18°55', 18°44.4'N	73°53', 73°55'W	3111-3496		UMML-32:5246 RSMAS, Miami	3
1♂	Islas Azores	BIOACORES2 02	37°26.5'N	25°00'W	2900	SA	MNHN-Ga1182	4
1juv.♂, 1♂	Frente a Mauritania, África	EUMELI 4; CPH 15	18°53'N	21°08'W	3124		MNHN-Ga6525	5
1♂	Noreste del Golfo de México	Gyre DGoMB, S-41	27°54.23'-28°04.33'N	86°26.08'-86°40.65'W	2930-3030		USNM 310877	6
1juv.♀							MNHN-Ga5662	7
3juv.♀, 3ovig.♀, 21♀, 3juv. ♂, 19♂	Golfo de Guinea, sitio Regab	BIOZAIRE 3; CP20	05°46.89'S	09°44.66'E	3113		IFREMER	7
1F, 3juv. ♂, 2♂							Macpherson CSIC	7
2juv 1juv 1juv 1juv	Frente a Gabon, África	BIOZ-RECUP; Mac10(152) Mac10(154) Mac10(158) Mac10(160)	05°51'S	09°41.98'E	3155		MNHN-Ga6524 MNHN-Ga6522 MNHN-Ga6523 MNHN-Ga6521	8
1♂	Norte del Golfo de México Cañón Alaminos (AC818)	Atlantis, MPB, J2-282	26°18'N	94°62'W	2744.8	IF	PC, Fisher Penn State University	9
7ovig. ♀, 3♀, 9♂	Suroeste del Golfo de México, Chapopote	M67/2b, 10619-19 D. 82	21°54'N	93°26'W	2916		CNCR-24847-24853, CNCR-24845, 24855, 24856, CNCR-24845, 24854-24856, 24858-24865	10
	Escarpe de Florida	Alvin 3637, 4-5	26°01.8'N	84°54.9'W	3288		Macpherson y Segonzac (2005)	11
	Prisma de acreción de Barbados, Orenoque A & B	DIAPISUB, (1992-1993)	10°18-24 - 10°16-23'N	58°46-56' - 58° 35-40'W	1700-2080	IF	Olu y colaboradores (1997, 1996a)	12

Localidad	Expedición y Estn.	Latitud	Longitud	Z(m)	E.	ID-Colección	F.
Norte del canal del río de Zaire	BIOZAIRE 1, PL 81-5	05°47.80'S	09°42.60'E	3151			
	BIOZAIRE 2, PL 147-10	05°47.80'S	09°42.60'E	3151		Macpherson y Segonzac (2005)	13
	BIOZAIRE 3, CP16, CP19	05°49.79'S 05°48.07'S	09°44.08'E 09°41.60'	3172 3184			
Cañón Alaminos, talud inferior de Luisiana	Registro en OBIS (2019)	26°22.46' N	94°30.4' W	2200-2335	SA	Catálogo 3523 Ch. Fisher y C. van Dover	14
Cuenca de Colombia	Alaminos, 70A10-48	14°29.5' N	74°24.8' W	4151		Pequegnat y Pequegnat (1971)	15
Sur de Jamaica	Alaminos, 70A10-50	15°50' N	77°24.5' W	2650-2790			16
Cuenca de Venezuela	USNS BARTLETT 1301-82, 88, 90	13°33.60'- 13°26.90' N	64°46.90°- 64°42.70' W	3422- 3549		Gore (1983) (RMNHD00000, BMNH 1983-353)	17
Norte del Golfo de México	Observación en OBIS (2019)	26°43.27' N	84°56.35' W	2600	-	Felder y colaboradores (2009)	a
		25°54.48' N	87°22.61' W				b
		27°44.21' N	88°17.12' W				c
		25°40.96' N	89°36.67' W				d
		23°56.34' N	93°6.09' W				e
		22°46.42' N	96°23.87' W				f
Suroeste del Golfo de México							
Golfo de Guinea, Zaiango		5°S	9°E	3113	IF	M. Segonzac	g

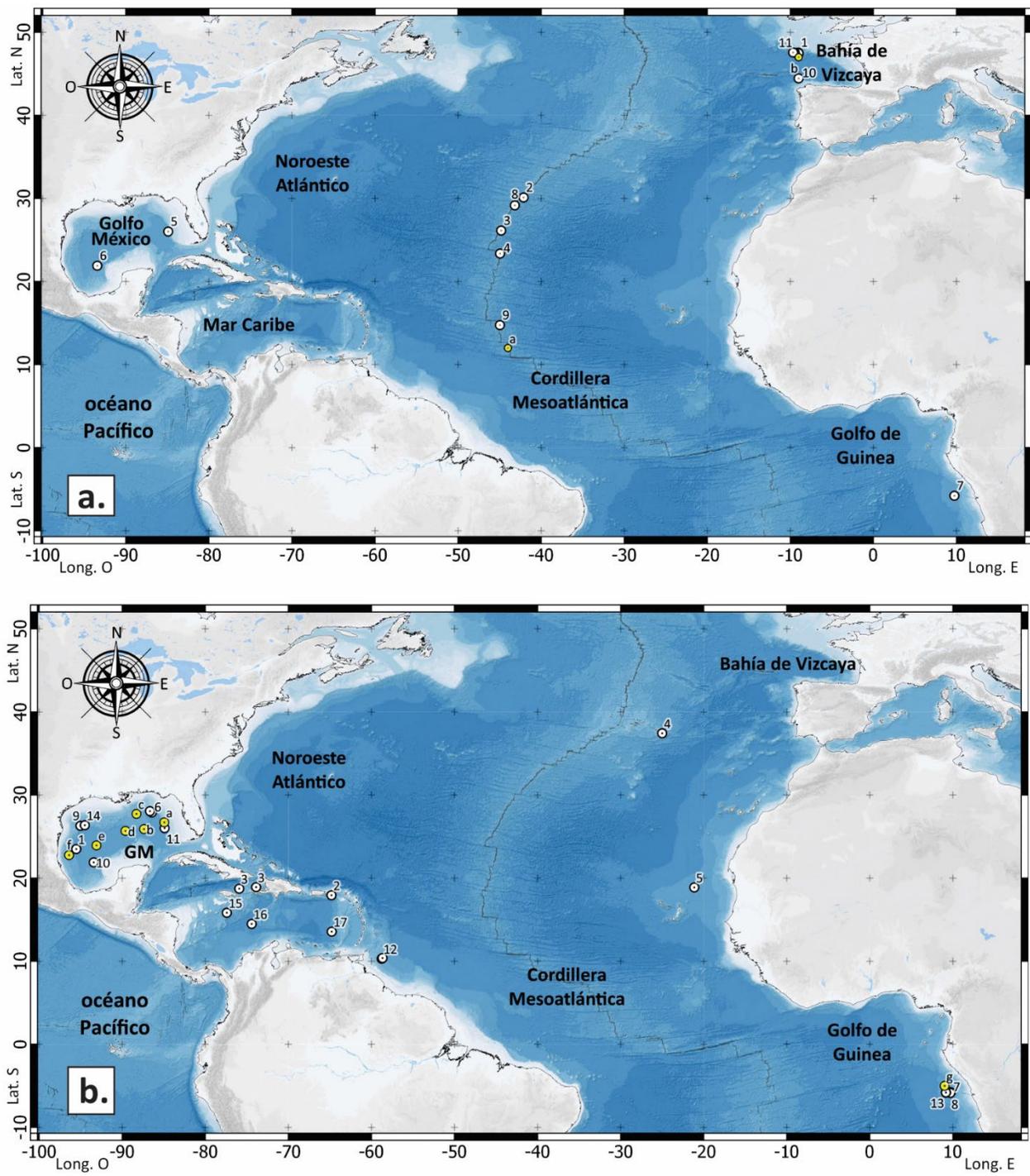


Figura 20. Distribución de a. *Munidopsis exuta* y b. *Munidopsis geyeri*, los números corresponden a la Tabla 13. Mapa base UNINMAR (2018).

4.2.3-4. Análisis molecular de individuos de diferentes poblaciones de *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis geyeri* y *Munidopsis exuta*

Se extrajeron fragmentos de músculo de las tres especies a partir del abdomen. En el Anexo IV se presentan los pasos seguidos para la obtención de las secuencias de ADN (bases teóricas: Lewin, 2000; Palumbi et al., 1991; metodología modificada: Jones y Macpherson, 2007; Zelnio y Hourdez, 2009). De la especie *Alvinocaris muricola* se obtuvo músculo de 12 individuos que representan cinco localidades dentro del Golfo de México (cuatro localidades en el norte y una en el sur), así como una del Golfo de Guinea. Como material comparativo se ocuparon secuencias a partir de GenBank que corresponden a la misma especie, así como especies como comparativos y grupos externos (Tabla 14). En cuanto a los galatéidos, se extrajo músculo de tres individuos de *M. exuta* y seis de *M. geyeri*. Como especies comparativas, se obtuvieron muestras de un ejemplar de *M. recta*, *M. bracteosa* y de dos ejemplares de *M. crassa*. De igual forma que con el carideo, se complementaron los análisis consecuencias obtenidas de GenBank (Tabla 15).

El ADN se obtuvo con el paquete de extracción *Epoch GenCatch DNA* y el *Qiagen DNeasy*, siguiendo las instrucciones de manufactura. El ADN se cuantificó con el espectrofotómetro *Nano Drop ND-1000* (con lecturas de 15 y 40 ng/ul). La reacción en cadena de polimerasa (PCR por sus siglas en inglés: *Polymerase Chain Reaction*) se llevó a cabo con el termociclador *Cetus 9600 DNA thermocycler* (Pekin-Elmer Corporation, Connecticut) y un *RoboCycler® Gradient 96 temperature cycler*. Para la amplificación del ADN se utilizaron 5 ul 10X de *buffer* (del mismo equipo de extracción), 5 ul $MgCl_2$ (2.5 uM), 2 ul de cada cebador o *primer* (10 uM concentración final), 2.5 unidades de *Taq* polimerasa (*Taq Gold Applied Biosystem* y *Taq DNA Polymerase-USB*), 5 ul de 2 mM solución *stock* de dNTPs, 1 ul de 100X BSA, y agua estéril a un volumen final de 25 ul.

Tabla 14. Lista de organismos en el análisis molecular de *Alvinocaris muricola*, arriba aquellas secuenciadas en este estudio y abajo las obtenidas de GenBank de trabajos publicados.

Abreviaturas.- ULLZ: identificación de la Colección Zoológica de Lafayette, Universidad de Luisiana; CNCR: Colección Nacional de Crustáceos, UNAM, México; USNM: *National Collection of the Smithsonian Institution*, EUA; GM: Golfo de México; GG, Golfo de Guinea; CMA: Cordillera Mesoatlántica; CPE: Cordillera del Pacífico Este; IF: infiltración fría, VH: ventilas hidrotermales; GC: *Green canyon*, EF: Escarpe de Florida, PO: Pacífico oeste, PE: Pacífico este; GB: número de acceso de GenBank. Publicaciones: 1. Bracken y colaboradores (2009) (CNCR-24873,24875), 2. Teixeira y colaboradores (2013), 3. Zelnio y Hourdez (2009), 4a. Aznar-Cormano y colaboradores (2015) (MNHN-IU-2008-16720 a 16724), 5. Pereira y colaboradores (2017), 6. Shank y colaboradores (1999, 1998), 7. Yang y colaboradores (2012a), 8. Chen y colaboradores (2016), 9. Liao y colaboradores (2017), 10. Wang y Sha (2017), 11. Yang y colaboradores (2012b), 12. Tokuda y colaboradores (2006), 13. Yahagi y colaboradores (2014), 14. Koyama y colaboradores (2005), 15. Vereshchaka y colaboradores (2015), 16. Hernández-Ávila y colaboradores (2015), 4b. Aznar-Cormano y colaboradores (2015) (MNHN-IU-2013-15651), 17. Shull y colaboradores (2005), 18. Munasinghe y colaboradores (2004).

Especie / Sitio de muestreo	ID-Colección o Publicación	GB-12	GB-16	GB-COI
<i>Alvinocaris muricola</i>				
Montículo Chapopote, GM-S; IF asociada con asfalto	CNCR-24868, 24872-24876; ULLZ-8814-8819	8814-8817, 8819	8814-8819	8814-8819
Green canyon, GM-N; IF	Col. Pers. Ch. Fisher; ULLZ-8907	8907	8907	8907
Garden Banks; GM-N; IF	Col. Pers. Ch. Fisher; ULLZ-8908	8908	8908	-
Garden Banks; GM-N; IF	Col. Pers. Ch. Fisher; ULLZ-8909	-	8909	8909
Alaminos canyon; GM-N; IF	Col. Pers. Ch. Fisher; ULLZ-8910	8910	8910	-
Atwater valley; GM-N; IF	Col. Pers. Ch. Fisher; ULLZ-8911	8911	8911	8911
Golfo de Guinea; Regab; IF	Col. Pers. E. Macpherson; ULLZ-8921	8921	8921	-

Secuencias de trabajos publicados

Especie / Sitio de muestreo	Referencia	Fragmento de gen: secuencia
<i>A. muricola</i> / Chapopote, GM-S; IF	1	16S: EU868628, EU868627
<i>A. muricola</i> / GC, GM-N; IF	2	16S: KP725491; COI: KC840887-840892, 840894
<i>A. muricola</i> / EF, GM-N; IF	3	COI: EU031814
<i>A. muricola</i> / Regab, GG; IF	4a, 3	16S: KP725491-KP725494; COI: EU031815; KP759374-759377
<i>A. muricola</i> / Brasil	5	16S: MH818529; COI: MH818519-818528
<i>Alvinocaris aff. muricola</i> / Regab, GG; IF	2	COI: KC840895-840927
<i>A. markensis</i> / CMA; Snake Pit; Logatchev; VH	6, 2	COI: AF125408, AF125409; KC840879-840886, 840893
<i>A. chelys</i> / Taiwan; PO	7, 8, 9	Genoma completo: NC_018778, JX184903; 12S: KX086374, MF279490
<i>A. kexueae</i> / cuenca Manus; PO-S; VH	10	12S: MH714459, MH398068; 16S: MH714459; COI: MH714459
<i>A. longirostris</i> / Okinawa; PO; VH	11, 9, 12, 4, 13	Genoma completo: JQ035659; 12S: MF279489; COI: AB222050-222051, KP215329-215339, LC029871-29883
<i>A. lusca</i> / CPE 9°N; PE; VH	6	COI: AF125404-125407
<i>A. stactophila</i> / talud Louisiana; GM-N	6	COI: AF125410-125411
<i>Alvinocaris sp.</i> / Sagami	14	COI: AB128829
<i>Alvinocaris sp.</i> / montaña Edison; PO	6	COI: AF125412-125413

Espece / Sitio de muestreo	Referencia	Fragmento de gen: secuencia
<i>Rimicaris chacei</i> / CMA, Lucky Strike, Snake Pit; VH	15, 16	16S: AM076957; COI: KT210445
<i>Rimicaris exoculata</i> / CMA, TAG	6, 4b	16S: AF035459; COI: KP759507
<i>Cherax cuspidatus</i> / agua dulce	17,18	12S: DQ006421; AY191726-191727

Los cebadores que se utilizaron para amplificar los pares de base de los fragmentos de gen mitocondrial 12S, 16S y citocromo oxidasa subunidad 1 (COI), fueron: 12sSf (5'-GAA ACC AGG ATT AGA TAC CC-3') y 12s1R (5'-AGC GAC GGG CGA TAT GTA C-3'); 16SH2 (5'-AGA TAG AAA CCA ACC TGG-3') y 16SL2/16SL9 (5'-TGC CTG TTT ATC AAA AAC AT-3'/5'-CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT-3') (Palumbi et al., 1991); así como gala_COIF (5'-CAT CAC TWA GWT TRA TYA TTC GAG CAG AA-3') y gala_COIR (5'-GAA YAG GRT CTC CTC CTC CTA C-3') (Jones y Macpherson, 2007).

El perfil de temperatura fue: desnaturalización inicial a 94°C por 4 min, seguido por 35 ciclos de 94°C por 1 min, 55°C por 2 min, y 72°C por 3.5 min, así como la extensión final a 72°C por 10 min. La purificación de los productos del PCR se realizaron con Sephadex, con dos paquetes de purificación *GenCatch PCR Purification kit* y *ExoSAP-IT® for PCR Product Clean-Up*. La secuenciación se realizó con el DNA purificado con el paquete *Big Dye™ Terminator cycle sequencing reaction kit* (PE Biosystems, Foster, CA) y el secuenciador *ABI Prism 3100 sequencer* (Applied Biosystems Inc, Foster, CA). La secuenciación se realizó bi-direccionalmente para cada muestra y con los mismos cebadores de ida y de regreso que se utilizaron para el PCR. Cada fragmento de músculo del cual se hizo la secuenciación se depositó en la Colección Zoológica de Lafayette, Universidad de Luisiana bajo el código ULLZ; Tabla 14, 15).

Por medio del programa Sequencher 4.1 se construyeron las secuencias consenso, con los siguientes parámetros: mínimo de traslape de 20, y mínimo de correspondencia de 85% (Gene Codes Corporation Inc. Ann Arbor). Las secuencias obtenidas de los galatéidos se depositaron en GenBank, mientras que aquellas de *Alvinocaris muricola* se colocarán en la misma plataforma una vez realizada una publicación. El alineamiento de cada fragmento de gen y los genes combinados se obtuvieron mediante el método ClustalW (Thompson et al., 1994) en el programa Bioedit (Hall, 1999). El análisis de distancias genéticas en pares se realizó con el programa MEGA X (Kumar et al., 2018).

Tabla 15. Lista de organismos en el análisis molecular, arriba aquellas secuenciadas en este estudio y abajo las obtenidas de GenBank de trabajos publicados.

Abreviaturas.- ULLZ: identificación de la Colección Zoológica de Lafayette, Universidad de Luisiana; CNCR: Colección Nacional de Crustáceos, UNAM, México; USNM: *National Collection of the Smithsonian Institution*, EUA; GM: Golfo de México; MC: Mar Caribe; GG, Golfo de Guinea; GC: Golfo de California; CMA: Cordillera Mesoatlántica; CPE: Cordillera del Pacífico Este; P: océano Pacífico, A: océano Atlántico; IF: infiltración fría, VH: ventilas hidrotermales; CB: cadáver de ballena; SA: sedimento suave abisal; GB: número de acceso de GenBank. Publicaciones: 1. Jones y Macpherson (2007); 2. Goffredi y colaboradores (2017); 3. Coykendall y colaboradores (2017); 4. Sun y colaboradores (2019); 5. Yang y Yang 2008. * En GenBank como *M. antonii*.

Especie / Sitio de muestreo	ID-Colección o Publicación	GB-12	GB-16	GB-COI
<i>Munidopsis exuta</i>				
Montículo Chapopote, GM; IF asociada con asfalto	CNCR-24866	cncr24866e	cncr24866e	cncr24866e
	CNCR-24846; ULLZ-8792	8792mexuta	8792mexuta	8792mexuta
	CNCR-24857; ULLZ-8861	8861mexuta	8861mexuta	8861mexuta
<i>M. geyeri</i>				
St. Croix, MC; SA	USNM-231300; ULLZ-8923	8923mgeyer	8923mgeyer	8923mgeyer
Noreste, GM; SA	USNM-310877; ULLZ-8784	8784mgeyer	8784mgeyer	8784mgeyer
Sitio Regab, GG; IF tipo	ULLZ-8863	8863mgeyer	8863mgeyer	8863mgeyer
<i>pockmark</i>	ULLZ-8862	8862mgeyerGG	-	-
Cañón Alaminos AC818, GM; IF	ULLZ-8912	8912mgeyer	8912mgeyer	8912mgeyer
Montículo Chapopote, GM; IF asociada con asfalto	CNCR-24845 ULLZ-8791	8791mgeyer	8791mgeyer	8791mgeyer
	CNCR-24848 ULLZ-8794	8794mgeyer	8794mgeyer	8794mgeyer
	CNCR-24853 ULLZ-8799	8799mgeyer	8799mgeyer	8799mgeyer
<i>M. recta</i> / CPE, 11°S; VH	USNM-1100643	Mrectaaaa	mrectaaaa	-
<i>M. bracteosa</i> / Noreste, P.; CB	USNM-1100633	mbracteosa	mbracteosa	-
<i>M. crassa</i> / Panamá; MC	USNM-216279	Mcr216279	-	-
<i>M. crassa</i> / Arolina del sur, N Atlántico	USNM-243938	Mcr243938	-	-
Secuencias de trabajos publicados				
Especie / Sitio de muestreo	Referencia	Secuencia-COI		
<i>M. exuta</i> / CMA. TAG; VH	1	DQ677690		
<i>M. recta</i> / CPE, 9°N, 11°, 17°, 18°S; VH CPE, 9°N, 13°N, 21°N, 38°S, Galapagos rift; VH Cresta Alarcon, GC; VH	1	DQ677695; DQ677696-DQ677702		
	2	KY581549		
<i>M. bracteosa</i> / Sitio Endeavour, NE P.; VH Zona de Fractura Mendicino; Noreste, P.; CB	1	DQ677684; DQ677685*; DQ677686-DQ677689*		
<i>Munidopsis</i> sp. A / Cañón Alaminos AC818, GM; IF	3	KX016552, KX016553		
<i>M. scotti</i> / Juan de Fuca, NE P.; Cuenca Pescadero, GC; VH	1, 2	DQ677703-DQ677705, KY581548		
Especie / Sitio de muestreo	Referencia	Secuencia-COI		
<i>M. antonii</i> / Estación M, NE P.; VH	(1)	DQ677677, DQ677678, DQ677681, DQ677682		
<i>M. segonzaci</i> / Estación M, NE P.		DQ677683		
<i>M. tiburon</i> / Bahía de Monterey, NE P.		DQ677673		
<i>M. kensmithi</i> / Estación M, NE P.		DQ677706, DQ677709		
<i>M. livida</i> / Cañón Alaminos AC818, NE GM		(3)	KX016546	
<i>M. lauensis</i> / Suroeste, P.; VH	(4)	Genoma completo MH717895		
<i>M. verrilli</i> / Suroeste, P.; VH		Genoma completo MH717896		
<i>Shinkaia crosnieri</i> / Suroeste, P.; VH	(5)	Genoma completo EU420129		

En el caso del análisis para *Alvinocaris muricola* se calculó la distancia entre pares de secuencias para 98 secuencias del fragmento COI, con un acercamiento de 64 secuencias para las especies de *A. muricola*, *A. markensis* y *Alvinocaris aff. muricola* (Tabla 14). Para el mismo fragmento se calculó la distancia en pares para 45 secuencias en los galatéidos y de 14 secuencias para *M. exuta*, *M. geyeri*, *M. bracteosa*, *M. recta*, *M. lauensis*, y *M. verrilli* (Tabla 15). Los análisis se llevaron a cabo utilizando el modelo de Kimura 2-parámetros (Kimura, 1980) y la posición de los codones: 1st+2nd+3rd+Noncoding. Se siguió la metodología de Meyer y Paulay (2005), en donde se realizaron histogramas de frecuencia de las distancias que se encontraron entre pares. El espacio entre grupos de frecuencias de distancias permitió distinguir las distancias genéticas intra e interespecíficas (Puillandre et al., 2011).

Se llevó a cabo un segundo análisis para inferir las distancias genéticas utilizando el método Neighbor-Joining (Saitou y Nei, 1987). Se utilizó el mismo conjunto de datos para este análisis (Tabla 14, 15), en particular, el único cambio fue la inclusión de la secuencia de *Shinkaia crosnieri* para el análisis con fragmentos combinados (12S, 16S y COI) y excluyéndola del análisis solo para COI, para visualizar las distancias entre especies morfológicamente similares (Tabla 15). En las ramas del dendrograma resultante se colocó el porcentaje de dendrogramas en los cuales los grupos de taxa se mantuvieron unidos en la prueba de *Bootstrap* (1000 réplicas) (Felsenstein, 1985). Los dendrogramas se obtuvieron a escala, con la longitud de las ramas en las mismas unidades de distancia evolutiva utilizando el método de Kimura-2parámetros (Kimura, 1980), y con unidades del número de sustitución de bases por sitio. La tasa de variación entre sitios se obtuvo por el modelo de distribución gama (parámetro de forma de uno) y todas aquellas posiciones que resultaron ambiguas se removieron de cada par de secuencias.

5. Resultados

5.1. Análisis morfológico de *Alvinocaris muricola*

Alvinocaris muricola Williams, 1988

Fig. 17, 19

Alvinocaris cf. *muricola* en Olu et al., 1996b: 371 (Tabla 3).

Alvinocaris muricola.- Williams, 1988: 268, Fig. 3, 4, 7 (localidad tipo: oeste del Escarpe de Florida, Golfo de México, 26° 19'N, 84°54.619'W, 3277 m); Carney, 1994: 151, 154 (ecología); Olu et al., 1996b: 371, Tabla 3 (ecología); Shank et al., 1999: 246, Tabla 1 (reporte sin confirmar), Fig. 2; Kikuchi y Hashimoto, 2000: 146, 148 (clave); Komai y Segonzac, 2005: 2-4, 12-14, 18, 22, 31-33, 41, 52-54, 60-62, clave, Tablas 2, 3, Figs. 2, 3, 8-14 (taxonomía); Komai et al., 2005: 27-29, 37, 39-41, Tabla 1, Fig. 5, 7 (taxonomía); Martin y Haney, 2005: 458, 462, Tabla 1, 2 (lista); Wicksten y Packard, 2005: 1757, Apéndice (lista); Ramirez-Llodra y Segonzac, 2006: 1348-1355, Tabla 2, Figs. 2-6 (biología reproductiva). Cordes et al., 2007: 642, 645, 647, 649 Table 2, 3 (ecología); Sahling et al., 2008: 211 (ecología); Darryl L Felder et al., 2009: 1053 (lista); Cordes et al., 2010: 326, Fig. 10.4 (ecología); Cordes et al., 2010b: 1873, 1877, Tabla 2, Fig. 4 (ecología); Lessard-Pilon et al., 2010: 1895, Tabla 3, 4, Fig. 3, 4 (ecología); Olu et al., 2010: 4, 5, 7, 9, Tabla 3, Fig. 4 (ecología); De Grave y Fransen, 2011: 293 (lista); Becker et al., 2013: 7, Figs 5, 6, 7 (dieta); Olu et al., 2009: Tabla 2 (ecología), 6, Fig. 3, 5, 6 (ecología); Piednoël y Bonnivard, 2009: 6, 11, Tabla 2, 3, Fig. 4 (genética); Teixeira et al., 2013: 4665, 4668, 4669, 4670, 4674, Tabla 1, Figs. 1, 3, 4, 5 (ecología y genética); Yahagi et al., 2014: 110, Tabla 1, 2, Fig. 7 (genética); Hernández-Ávila et al., 2015: 14, 16, 18, Tabla 1, 2, Fig. 7, 8, 9 (biología de larvas, filogenia); Vereshchaka et al., 2015: 15, 16, 22, Tablas 1, 3, 4, 5 (genética). Wang y Sha, 2017: 133, Tabla 1, 2 (taxonomía y genética); Baldrighi et al., 2018: 301, 303, 307 (interacción biológica); Martin et al., 2018: 427, Tabla 2, 3 (taxonomía y genética).

Material revisado

Alvin 1754 USNM 234288, Escarpe de Florida, 26° 01'N, 84° 54.61'W, 3277 m, 15.10.1986: 1macho (7 mm) holotipo, 1juv. hembra (4.3 mm) paratipo; *Atwater Valley* J2-270,276, 277 AT 340, 27° 25'N, 88° 21' W, 2200-3400 m, 19.06.2007: 54 hembras, 8 hembras ovig, 31 machos (2.9-

23 mm); *Green Canyon* J2-273 GC 852, 27° 6.36'N, 91° 9'W, 1395-1500 m, 14.06.2007: 2 hembras, 1 macho (4.8- 16.5 mm); *Garden Banks* J2-279 GB 829, 27° 18'N, 92° 1'W, 829-1300 m, 25.06.2007: 2 hembras (7.6-8.6 mm); *Alaminos Canyon* J2-282 AC 818, 26° 18'N, 94° 6'W, 2740-2750 m, 30.06.2007: 2 hembras, 2 machos (5.8-13.2 mm); sur del Golfo de México, sitio Chapopote, Inmersión 83, Est. 10622-4, 21° 53.988'N, 93°26.124'W, 2907 m, 14.04.2006: 3 hembras juv. (4.16-4.5 mm), 5 hembras (5.28-7.31 mm), 1 macho (4.9 mm), CNCR-24868, 24872-24880; Inmersión 84, Est. 10625-13, 21°53.994'N, 93°26.124'W, 2916 m, 15.04.2006: 1 hembra (13.52 mm), CNCR-24881; Golfo de Guinea, sitio Regab, Est. CP20, 05°46.89'S, 09°44.66'E, 3113 m, 02.01.2004: 2 hembras, (16.5-20.4 mm); 2 ind.: un abdomen correspondiente a un individuo, así como un quelípodo y un tercer maxilípodo correspondiente a otro individuo de la estación GeoB8203-1.

Notas taxonómicas

Los 29 caracteres analizados fueron corroborados en los 117 ejemplares analizados y se reconocieron los intervalos de variabilidad en algunos de ellos (Anexo V). Los caracteres diagnósticos también fueron corroborados e incluyen: el diente perigostomial fuertemente producido; región branquiostegal inflada (convexa); surco post antenal profundo, pedúnculo antenular ancho representado por la relación largo-ancho >1.8 , usualmente 1.9-2.1, así como un escafocerito medianamente ancho, usualmente 1.9-2.1 (proporción largo-ancho). El número de espinas móviles en el carpo del primer pereiópodo (quelípedos) varió de dos a una, con dos para los individuos del norte del Golfo de México y Golfo de Guinea, y una usualmente para los individuos del sitio Chapopote (Figs. 17b y 21).

En particular, la parte posterior del margen del telson presentó un número mayor de espinas en algunos organismos del norte y sur del Golfo de México ($n=4$), generalmente son dos pares en las esquinas laterales + setas mesiales. De forma similar, algunos organismos del norte del Golfo de México se distinguieron por presentar más de tres dientes en el margen ventral del rostro ($n=3$), y en algunos individuos de cada localidad ($n=10$) se registró una longitud de telson menor a los urópodos. En cuanto a la diferenciación sexual, los machos presentaron una variación en la forma del endópodo (Fig. 21) entre individuos juveniles (e.g. en individuos del sitio Chapopote) y adultos

(e.g. individuos del sitio *Atwater Vallely*). Solo en una ocasión, la forma del endópodo no fue conspicuo en el adulto (Fig. 21). El análisis de 93 individuos (54 hembras, 8 hembras ovig. y 31 machos) del sitio *Atwater Vallely* (estación AT-340) mostró que no hay una diferencia significativa entre tallas de cefalotórax de hembras y machos (largo de cefalotórax: $t_{38} = 1.0600$, $p=0.31$; largo de cefalotórax más rostro: $t_{35} = -0.8858$, $p=0.3817$).

En este estudio no se considera a *Alvinocaris muricola* como sinónimo de *A. markensis* debido a que sólo se revisó un ejemplar de esta última especie (Anexo V). Sin embargo, se ha descrito en diferentes publicaciones la estrecha similitud genética y mezcla de haplotipos de estas especies en los sitios de ventilas hidrotermales e infiltraciones frías (Hernández-Ávila et al., 2015; Martin et al., 2018; Teixeira et al., 2013; Vereshchaka et al., 2015; Wang y Sha, 2017).

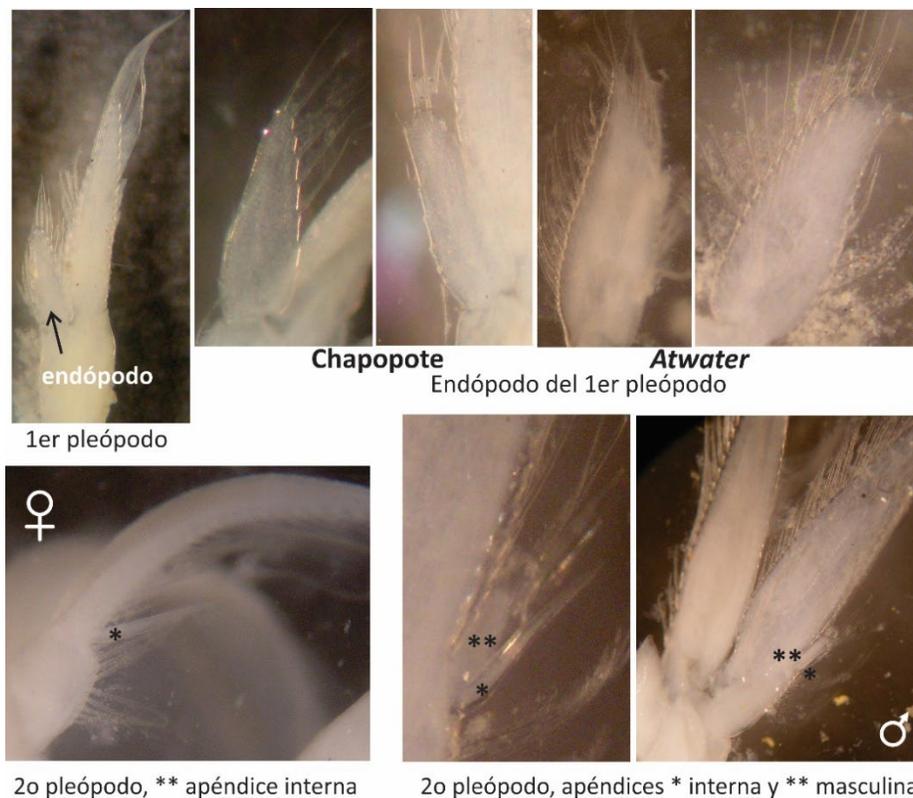


Figura 21. Ejemplos de la morfología del primer y segundo pleópodo de hembra y macho de *Alvinocaris muricola* de los sitios Chapopote y valle Atwater. Los asteriscos indican los apéndices interno y masculino del segundo pleópodo.

Historia de vida

La talla máxima registrada es de una hembra ovígera con 23.7 mm de largo de cefalotórax (sitio Regab, Golfo de Guinea). La madurez sexual en machos se reconoció en tallas mayores a los 4.9 mm a través del apéndice masculino visible en el segundo pleópodo (ejemplar del sitio Chapopote CNCR-24873). La proporción hembras y machos se ha registrado como 1:1 (n = 111, Regab-1, Golfo de Guinea), y 7:1 (n = 317, Regab 2) (Komai y Segonzac, 2005).

Con los muestreos realizados, se sugiere una producción continua de huevecillos con eventos periódicos de desove, con una tamaño del huevo de 660 μm x 550 μm , y un número de huevos mayor a 1000 por hembra: 1432 embriones en un ejemplar de 14.5 mm (LC) a 5798 embriones en un ejemplar de 22.5 mm (LC) (Ramirez-Llodra y Segonzac, 2006).

Con estas características se sugirió, en principio, un tipo de larva planctotrófica. Sin embargo, un estudio reciente que combinó morfología de larvas con la identificación por análisis molecular, mostró que el primer estado larval de *Alvinocaris muricola* no presenta un proceso masticador en la mandíbula, así como una ausencia de setas en las partes bucales. Estas estructuras participan en el proceso de captura y manipulación de alimento. Además, se registraron una alta concentración de nutrientes en el vitelo (e.g. triglicéridos y otros ácidos grasos). Las características mencionadas en conjunto con el número y tamaño de huevecillos, la ausencia de pereiópodos en este primer estadio larval (que denotaría un desarrollo abreviado), y una amplia distribución, sustenta un primer estadio larval lecitotrófico, seguido de un periodo de alimentación durante el resto del desarrollo larvario (Hernández-Ávila et al., 2015).

Ecología

Alvinocaris muricola se considera una especie generalmente carroñera, con una ligera señal de material de origen quimiosintético (Ahlfeld, 1977; Becker et al., 2013, el presente estudio). Se ha registrado en mayor abundancia asociada con gusanos de tubo y mejillones, al igual que con estrellas quebradizas (*Ophioctenella acies* y *Chiridota heheva*) (Fig. 22; Cordes et al., 2010b; Lessard-Pilon et al., 2010; Olu et al., 2010, 2009; Ramirez-Llodra and Segonzac, 2006; el presente

estudio), en densidades de 450 ind/m² y una biomasa de 300 g de peso seco/m² en el sitio Regab (Komai y Segonzac, 2005).

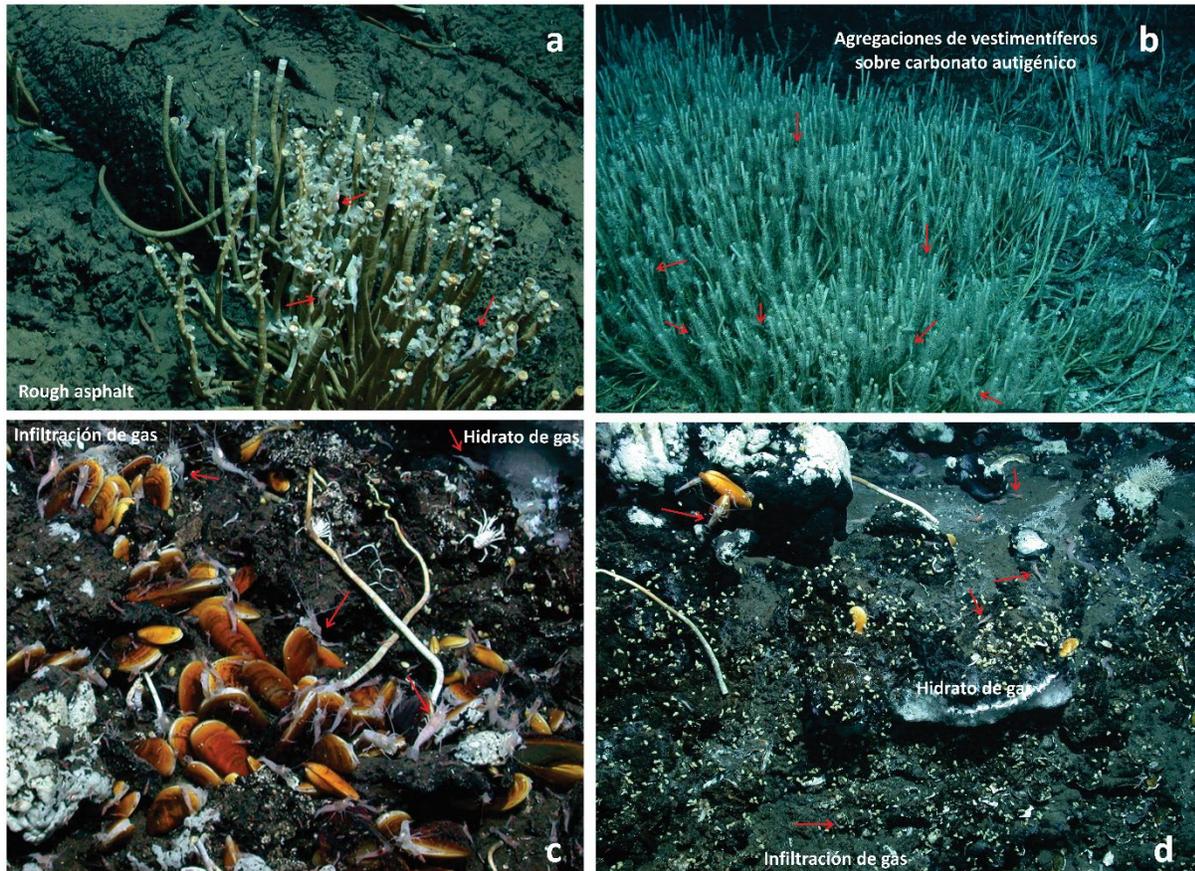


Figure 22. Hábitats donde es más abundante la especie *Alvinocaris muricola* en el montículo Chapopote. a. sobre gusanos de tubo (*Escarpia laminata*) en asfalto rugoso y b. carbonato autigénico, así como en la infiltración de gas metano, c. en la base y d. sobre el afloramiento de hidratos de gas. Las flechas indican algunos de los ejemplares de la especie. Todas las imágenes © MARUM 2006.

Distribución

La especie se considera como endémica de ecosistemas asociados a quimiosíntesis (Carney, 1994; Olu et al., 2010): en particular a infiltraciones frías (sin tomar en cuenta la sinonimia con *M. markensis* de ventilas hidrotermales; Teixeira et al., 2013) y cadáveres de vertebrados (Pereira et al., 2017). La especie es eurigráfica con una distribución anfiatlántica (Navas et al., 2013; Schnabel et al., 2011), conocida en el Golfo de México, Mar Caribe, Golfo de Guinea, en las proximidades de la cordillera Mesoatlántica (*Hydrate Hole*), así como en Brasil (considerando el registro no publicado de Pereira et al., 2017), a profundidades entre los 829 a 3400 m (Tabla 12, Fig. 19).

5.2. Análisis morfológico de *Munidopsis exuta* y su comparación con *M. geyeri*

Munidopsis exuta Macpherson & Segonzac, 2005

Fig. 20a, 23

Munidopsis subsquamosa en de Saint Laurent, 1985: 475 (no *M. subsquamosa* Henderson, 1885), *Munidopsis crassa* en Segonzac, 1992: 596 (no *M. crassa* Smith, 1885). *Munidopsis geyeri* en Macpherson & Segonzac, 2005 (no *M. geyeri*, Escarpe de Florida organismos: 1 macho, 17.6 mm, 1 hembra, 10.2 mm).

Munidopsis exuta Macpherson y Segonzac, 2005: 22-25, Tabla 2, fig. 5 (descripción, distribución y ecología). Macpherson y Segonzac, 2006: 442, fig. 1, 2, 3 (descripción). Jones y Macpherson, 2007: 479, Tabla 1 fig. 12 (análisis filogenético). Baba *et al.*, 2008: 141 (lista de taxa). Martin, 2011: 184 (lista de distribución). Coykendall *et al.*, 2017: Tabla 4, fig. 4 (análisis filogenético). Dong y colaboradores 2019: 3, Tabla 1, Fig. 6 (análisis filogenético).

Material revisado

Cordillera Meso-atlántica, ventila hidrotermal Snake Pit-Les Ruches, HYDROSNAKE, Est.HS08, 23°22.15'N, 45°57.1'W, 3502 m, 26.06.1988, *Holotipo*: 1ovig. hembra, 34.7 mm. Cordillera Mesoatlántica, ventila hidrotermal Snake Pit-Elan, MAR93, Alvin Dive Est.2617, 23°22.1'N, 44°56.9'W, 3500 m, 18.06.1993 *Paratipo*: 1 hembra, 32.0 mm. Bahía de Vizcaya, BIOGAS 5, Est.CV40, 47°33'N, 09°02'W, 2860 m, 15.06.1974: 1ovig. hembra, 29.2 mm, 1juv. hembra, 18.2 mm. BIOGAS 6, Est.CP10, 47°30'N, 09°04'W, 2878 m, 21.10.1974: 1 juv. macho, 17.1 mm. Cordillera Mesoatlántica, ventila hidrotermal, Akademik 50, Est.4787, 30°07'N, 42°07'W, 3020 m: 1 ovig. hembra, 20.5 mm. Cordillera Meso-atlántica, ventila hidrotermal TAG, AMK47, Est.4343, 26°08'N, 44°49'W, 3650 m, 26.06.2002: 1ovig. hembra, 39.5 mm, 1 hembra, 31.6 mm. Escarpe de Florida, ALVIN 3637, 4-5, 26°01.8'N, 84°54.9'W, 3288 m, 30.10.2000: 1 juv. hembra, 10.2 mm, 1 macho, 17.6 mm. Golfo de Guinea, sitio Regab, BIOZAIRE 3, Est.CP20, 05°46.89'S, 09°44.66'E, 3113 m, 02.01.2004: 1 juv. hembra, 12.87 mm. Sur del Golfo de México, sitio Chapopote,

Inmersión 81 Est.GeoB10617-5, 21°53.94'N, 93°26.226'W, 2919.2 m, 11.04.2006: 1 juv. macho, 13.27 mm, CNCR-24866. Inmersión 82 Est.GeoB10619-19, 21°53.922'N, 93°26.166'W, 2875 m, 12.04.2006: 1 ovig. hembra, 41.19 mm, CNCR-24846, 1 macho, 25.72 mm, CNCR-24857. Inmersión 84, Est.10625-13, 21°53.994'N, 93°26.124'W, 2916 m, 15.04.2006: 2 hembras, 28.50mm, 32.63 mm, CNCR-24867, 24869, 1 macho. 28.6 mm, CNCR-24868.

Notas taxonómicas

Los organismos obtenidos del montículo Chapopote concuerdan con la descripción original de la especie con algunas variaciones morfológicas. En algunos organismos el rostro se encontró aplanado o ligeramente curvo hacia arriba, mientras que en el holotipo se describió un rostro bien curvado hacia arriba. También en el holotipo de *M. exuta*, la espina antenal estuvo ausente, mientras que esta espina se encontró en algunos organismos de Chapopote (en uno o ambos lados), siendo siempre más pequeña que la primera espina lateral del caparazón. La región gástrica del caparazón se encuentra armada con un grupo de espinas y crestas tipo escamas en el holotipo, mientras que estas espinas están reducidas o ausentes en varios individuos de Chapopote. La región ensanchada del cefalotórax también fue variable entre los individuos de *M. exuta*, como ejemplo, aquellos del sitio Chapopote, que generalmente tienen un cefalotórax ensanchado hacia la parte anterior y que de forma general la especie presenta esta característica en la parte posterior (Fig. 23). En particular, la ornamentación en pereiópodos es aparente, contrario a la descripción original en la que se asigna el nombre de *exuta* que significa desnudo o poco aparente, haciendo el énfasis en que su ornamentación es poco aparente. Por su parte, los organismos del Escarpe de Florida (norte del Golfo de México) y el sitio Regab (Golfo de Guinea) presentaron los caracteres diagnósticos de identificación de *M. exuta*: el tipo de rostro, la ausencia de espinas antenales y el tipo de dácilo en los pereiópodos.

Ecología, hábitat

La especie *Munidopsis exuta* se había registrado en ecosistemas típicos de mar profundo (sedimento suave abisal) y en ventilas hidrotermales (Macpherson y Segonzac, 2005). No obstante, los organismos analizados en el presente estudio provienen de infiltraciones frías en el

Golfo de México (en el sitio Chapopote en el suroeste y en el Escarpe de Florida en el noreste), junto con un organismo de la infiltración fría del Golfo de Guinea (sitio Regab, tipo *pockmark*).

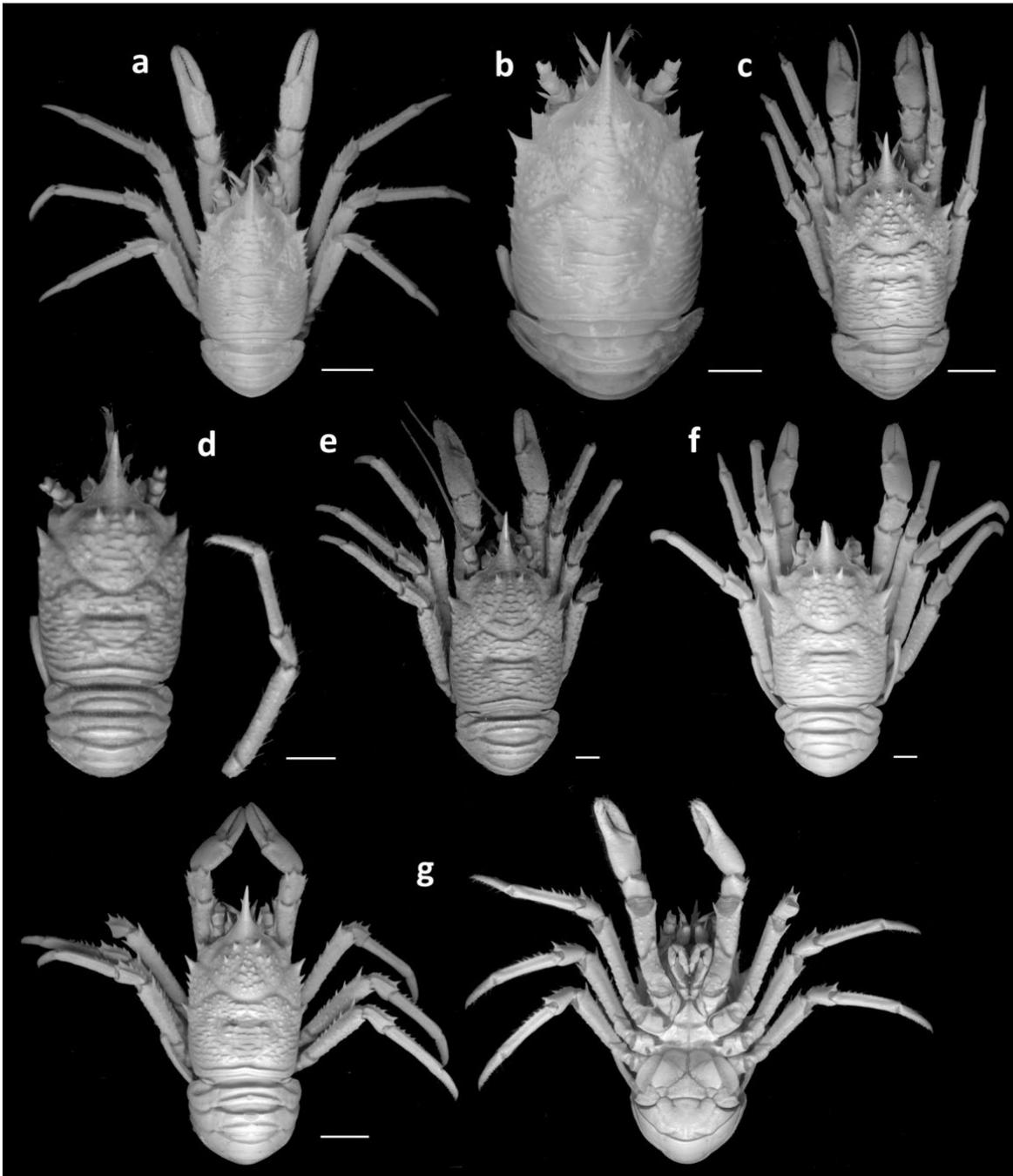


Figura 23. Ejemplares de *Munidopsis exuta* Macpherson y Segonzac, 2005 de diferentes localidades. a. macho, b. hembra ovígera, del sitio Chapopote; c. hembra ovígera, CMA Akademik 50, 4787; d. hembra, e. macho, del Escarpe de Florida; f. hembra, g. hembra ovígera, de la bahía de Vizcaya. Escalas.- 10mm en a, b, c, g; 5mm en d, e, f.

Asociación

La especie *M. exuta* se ha colectado junto con *M. geyeri* en dos sitios de infiltraciones frías: sitio Regab tipo pockmark y el sitio Chapopote asociada con asfalto.

Distribución

Este estudio extiende la distribución conocida para la especie, la cual se extiende desde la Bahía de Vizcaya y la cordillera Mesoatlántica en el norte del Atlántico al Golfo de México en los sectores geográficos nor-noreste (NNE) y sur-suroeste (SSW) en el Escarpe de Florida y sitio Chapopote, siguiendo la clasificación de Felder y colaboradores (2009); así como en el Golfo de Guinea en el sitio Regab a profundidades entre los 2860 a 4237 m. La especie es eurigráfica con una distribución anfiatlántica siguiendo la clasificación biogeográfica de Schnabel y colaboradores (2011), así como Navas y colaboradores (2013).

***Munidopsis geyeri* Pequegnat & Pequegnat, 1970**

Figs. 18, 20b, 24

Munidopsis subsquamosa en Ambler, 1980: 25-26. *Munidopsis geyeri* en Wicksten y Packard, 2005: 1761 (no sinónimo de *Munidopsis subsquamosa*). *Munidopsis* sp. en Olu et al., 1996: 371 (tabla), 372; Olu et al., 1997: 209, 834 (tabla); Cordes y colaboradores 2007: 643, 647 (tabla), 649. *Munidopsis* sp. A en Coykendall et al., 2017: 267-270, Tabla 1, 4, fig. 4 (filogenia).

Munidopsis geyeri Pequegnat & Pequegnat, 1970: 139, 149-151, figs. 5-1, 5-2, 5-9, 5-10, (clave, descripción y tabla); 1971: 5 (clave), 19 (distribución y notas). Mayo, 1974: 28, 431 (tabla), 38 (clave), 144-154, figs. 20-21 (descripción y ecología). Gore, 1983: 202 (tabla), 208 (notas taxonómicas, discusión), 213 (zoogeografía). Navas et al., 2003: 201, 217 (clave y lista). Baba, 2005: 163, fig. 76 (notas taxonómicas y distribución). Macpherson y Segonzac, 2005: 25-26, fig. 6 (notas taxonómicas, distribución y ecología). Wicksten y Packard, 2005: 1753, 1761 (lista). Baba y colaboradores 2008: 142 (lista de taxa). Felder et al., 2009: 1066, 1094 (lista). Gaytán-Caballero,

2009: 1-146 (taxonomía, biología y ecología). Olu et al., 2009: 2386, 2390, 2391, Tablas 2, 6, 7 (ecología, distribución local, densidad y dieta). Olu et al., 2010: 4, 5, 7, Tabla 3 (biogeografía). Navas et al., 2013: 3505, 3507 (biogeografía). Kilgour y Shirley, 2014: 406, Tabla 4, fig. 12H (biología reproductiva). Vázquez-Bader y Gracia, 2016: 23 (lista).

Material revisado

Noreste del Golfo de México, Gyre DGoMB, Est. S-41, 27°54.23'N-28°04.33'N, 86°26.08'W-86°40.65'W, 2930-3030 m, 09.06.2000: 1 macho, 23.17 mm, USNM 310877. Escarpe de Florida, ALVIN 3637, 4-5, 26°01.8'N, 84°54.9'W, 3288 m, 30.10.2000: 1 juv. hembra, 8.1 mm. Estos dos ejemplares complementan el material revisado en Gaytán-Caballero (2009), para realizar la comparación con *M. exuta*.

Notas taxonómicas

Estas notas taxonómicas solo hacen referencia a la comparación entre *M. geyeri* y *M. exuta* debido a que la revisión en detalle de *M. geyeri* con otras especies similares morfológicamente, se realizó en Gaytán-Caballero (2009). La especie *M. geyeri* se distingue de *M. exuta* por el número de espinas gástricas y el rostro con forma triangular, así como el segmento 6 del abdomen con un lóbulo posteromedio no producido, espinas antenales bien definidas y los dáctilos de los pereiópodos P2-P4 curvos en el margen flexor, con una longitud similar a los propodios (Fig. 24).

Distribución

La especie es eurigráfica con una distribución anfiatlántica (Navas et al., 2013; Schnabel et al., 2011), conocida en el Golfo de México, Mar Caribe, Golfo de Guinea, así como frente al noroeste de África y las islas Azores, a profundidades entre los 1700 y 4151 m. Mayo (1974) calculó un intervalo de profundidad de 2790-4151 m para esta especie en la región del Mar Caribe.

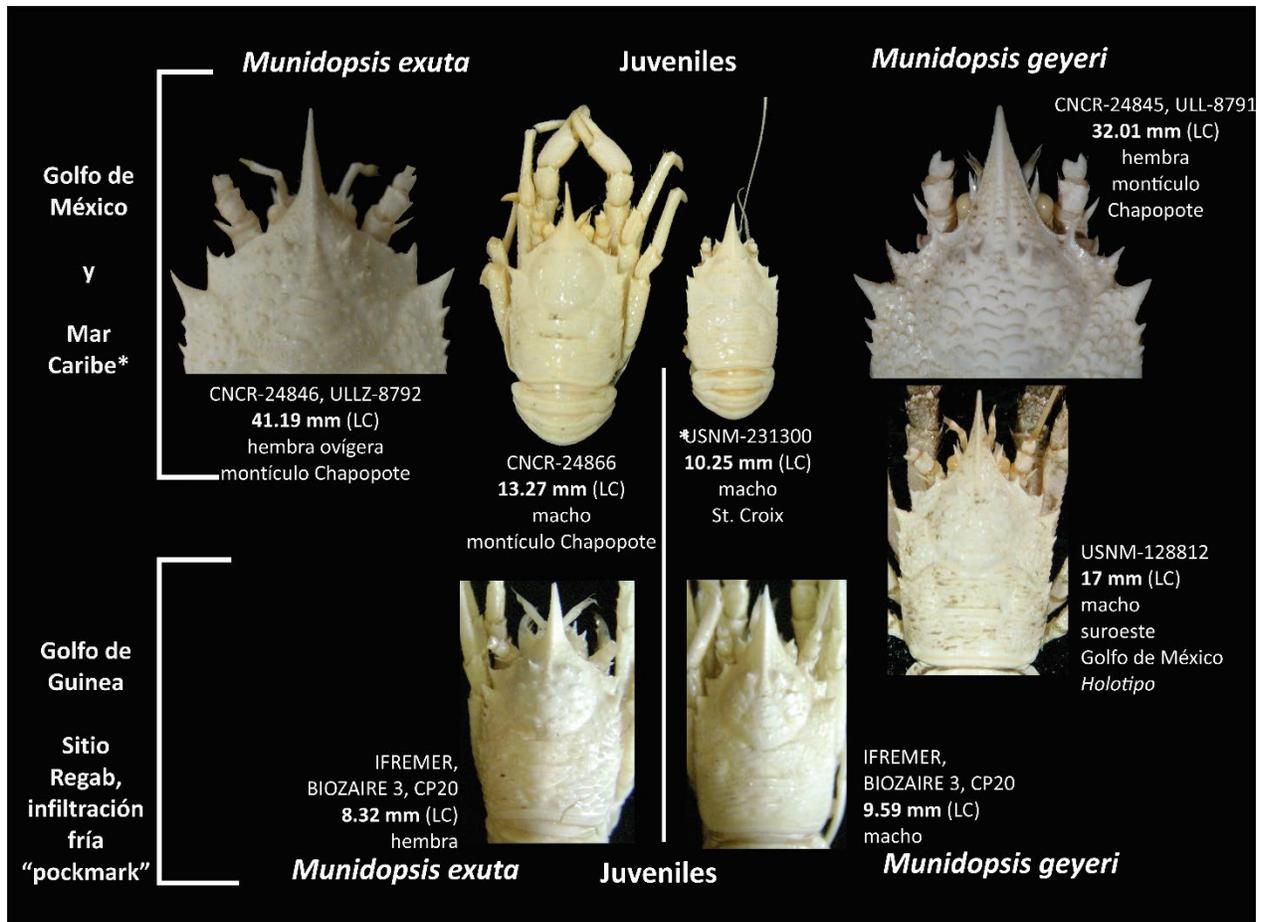


Figura 24. Comparación morfológica entre *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*, incluyendo individuos juveniles. Abreviatura.- LC: largo de cefalotórax.

Asociaciones

La especie *Munidopsis geyeri* se ha colectado en conjunto con *M. livida* en la Bahía Gonave, Haití (Mayo, 1974), al sur de Jamaica (Pequegnat y Pequegnat, 1971), el sitio Regab en el Golfo de Guinea (Macpherson y Segonzac, 2005) y el cañón de Alaminos en el noreste del Golfo de México (como *Munidospis* sp. A en Coykendall y colaboradores 2017). Ocurre también junto con *M. colombiana*, *M. crassa*, *M. aries* y *M. reynoldsi* en la cuenca de Colombia (Pequegnat y Pequegnat, 1971). Con *M. bermudezi* en la Cuenca de Venezuela (Gore, 1983) y el cañón Alaminos en el noreste del Golfo de México (como *Munidospis* sp. A en Coykendall y colaboradores 2017), así como con *M. hirtella* en el sitio Regab en el Golfo de Guinea. En el montículo Chapopote, *M. geyeri* se encuentra en conjunto con *M. exuta* y otros organismos, con mayor abundancia en el ecosistema de infiltración fría, sobre el asfalto y emanación de metano, así como en menor

cantidad en la periferia. Coexiste con biota típica de infiltraciones frías, tal como gusanos de tubo (*Escarpia laminata*), mejillones (*Bathymodiolus heckere* y *B. brooksi*), ofiuroides (*Ophioctenella acies*), camarones carideos (*Alvinocaris muricola*), holoturoideos (*Chiridota heheva*), esponjas incrustantes, y peces (*Pachycara* sp.). De forma similar en el sitio Regab, *M. geyeri* se registró entre agrupaciones de valvas vacías de almejas vesicómidas en la periferia de la infiltración (tipo pockmark) y en conjunto con holoturoideos, son un tanto más abundantes en el sitio activo de la infiltración coexistiendo con biota de infiltraciones frías (Olu et al., 2009). La asociación de *M. geyeri* con *M. exuta* en este sitio Regab no es clara debido a que solo se ha registrado un individuo juvenil de *M. exuta* en el sitio (Tabla 13).

5.3-4. Análisis molecular de individuos de diferentes poblaciones de *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis geyeri* y *Munidopsis exuta*

Se analizaron las distancias genéticas por el método de *Neighbor-Joining* (vecino más cercano) para las secuencias de genes por separado. Y se realizó el análisis del histograma de frecuencias para las distancias genéticas con el método de Kimura-2 parámetros, sólo para el fragmento de gen COI.

Cabe destacar que la obtención de las secuencias de *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*, así como organismos como especies comparativas, no fue sencilla y requirió unir y revisar, en ocasiones, más de una secuencia para el mismo ejemplar con la finalidad de obtener un consenso (ver Anexo IV con el número total de secuencias obtenidas). Algunos ejemplares no se incluyeron en el análisis genético debido a su baja señal o secuencias de baja calidad, tales como aquellas secuencias que se obtuvieron a partir de material contenido en formaldehído (Anexo IV).

5.3.1 Distancias genéticas en *Alvinocaris muricola* y especies asociadas

El análisis del fragmento de gen 12S consistió en una longitud de 320 pares de bases con una comparación entre 21 secuencias genéticas. El dendrograma resultante fue el óptimo con una longitud de ramas de 0.3840. En esta resolución no se contó con secuencias de la especie *Alvinocaris markensis*, y en consecuencia la especie hermana resultó *A. longirostris* de la región de Okinawa en el océano Pacífico oeste. El grupo de *A. muricola* forma un grupo con diferentes

poblaciones de *A. muricola*, y sólo con un ejemplar del sitio Chapopote en el sur del Golfo de México (ULLZ-8819) con una distancia de 0.0094 en comparación con los otros individuos que presentaron una distancia genética de cero (Fig. 25a).

En cuanto al análisis del fragmento 16S, este consistió en una longitud de 507 pares de bases con una comparación entre 25 secuencias genéticas. El dendrograma resultante fue el óptimo con una longitud de ramas de 0.1563. En esta resolución no se contó con secuencias de la especie *Alvinocaris markensis*, y la especie hermana resultó, nuevamente, *A. longirostris* de la región de Okinawa en el océano Pacífico oeste. El grupo de ejemplares estudiados de *A. muricola* forma un grupo con otras poblaciones de *A. muricola*, sólo un ejemplar del sitio Green canyon en el norte del Golfo de México (ULLZ-8907), con una distancia de 0.0019, en comparación con los otros individuos que presentaron una distancia genética de cero (Fig. 25b).

En cuanto al análisis con el fragmento de gen COI, este contó con una longitud de 462 pares de bases a partir de 98 secuencias nucleotídicas (Tabla 14). La matriz resultante (Anexo VI) de la estimación de la divergencia evolutiva entre pares, mostró valores de distancia genética poco consistentes entre especies de diferente género e incluso entre los dos géneros en la Familia Alvinocarididae incluidos en el análisis (Fig. 26a, 27). Ejemplo de ello fueron las distancias genéticas entre *Rimicaris chacei* y *Alvinocaris muricola* (0.15), así como *Rimicaris exoculata* y *Alvinocaris markensis* (0.19), las cuales fueron menores a la distancia genética de *A. cheyls* y *A. longirostris* (0.21) dos especies del mismo género. La distancia genética menor entre el *Rimicaris* y *Alvinocaris* se registró en el par antes mencionado de *R. chacei* y *A. muricola* (ULLZ- 8907, ejemplar de *Green canyon*). Mientras que entre las dos especies del género *Rimicaris* fue de 0.09 en distancia genética (Fig. 26a, 27). Cabe destacar que se encontró una distancia genética de cero entre *A. kexueae* y las especies *Alvinocaris* sp. en (Shank et al., 1999; Anexo VI).

Se realizó un acercamiento para visualizar las diferencias intraespecíficas de las especies *A. longirostris* (n= 20; Tabla 14), *A. muricola* (n= 30; Tabla 14), *Alvinocaris* aff. *muricola* (n= 23; Tabla 14) y *A. markensis* (n= 11; Tabla 14) (Fig 25b). Los resultados mostraron que, en este conjunto de

especies, las diferencias genéticas fueron de 0 a 0.24. En particular, se observaron diferencias igual a cero entre algunos ejemplares de *A. muricola* (KP759374 del sitio Regab, infiltración fría, golfo de Guinea; Aznar-Cormano et al., 2015) y *A. markensis* (AF125408, AF125409 de la Codillera Mesoatlántica, sitio Snake, ventila hidrotermal, Pit; Shank et al., 1998 y KC840885 del sitio Logatchev, Teixeira et al., 2013), así como entre *A. longirostris* (AB222050, LC029872, LC029875, LC029877, LC029885 de Okinawa, Tokuda et al., 2005) y *Alvinocaris* sp. (AB128829; de Sagami (Koyama et al., 2005).

Las distancias genéticas entre individuos de *A. longirostris* presentaron un intervalo entre 0 y 0.007, al igual que entre secuencias genéticas de *A. markensis* (0 a 0.007, correspondientes a dos sitios de ventilas hidrotermales: Snake Pit y Logatchev). Entre secuencias de *Alvinocaris* aff. *muricola* solo los pares de KP759374 con KC840910 y KC840909 presentaron una distancia de cero, y la comparación del resto registró diferencias genéticas entre 0.002 y 0.015, todos obtenidos del mismo sitio de muestreo (sitio Regab, Golfo de Guinea). Mientras que las distancias entre individuos de *A. muricola* fueron mayores (0 a 0.022) en donde los pares de *A. muricola* (EU031814 del Escarpe de Florida; Zelnio y Hourdez, 2009) y *A. muricola* (MH818524 y MH818525 de Brasil; Pereira et al., 2017) presentaron 0.020 y 0.022, mientras que el resto tuvo un intervalo de 0 a 0.018 (Fig. 25b). Entre las especies de *A. muricola* y *A. markensis*, las diferencias genéticas fueron entre 0.002 y 0.018. Entre *A. markensis* y *Alvinocaris* aff. *muricola* fueron de 0.002 a 0.020, y entre *A. muricola* y *Alvinocaris* aff. *muricola* de 0.002 a 0.024 (Fig. 25b).

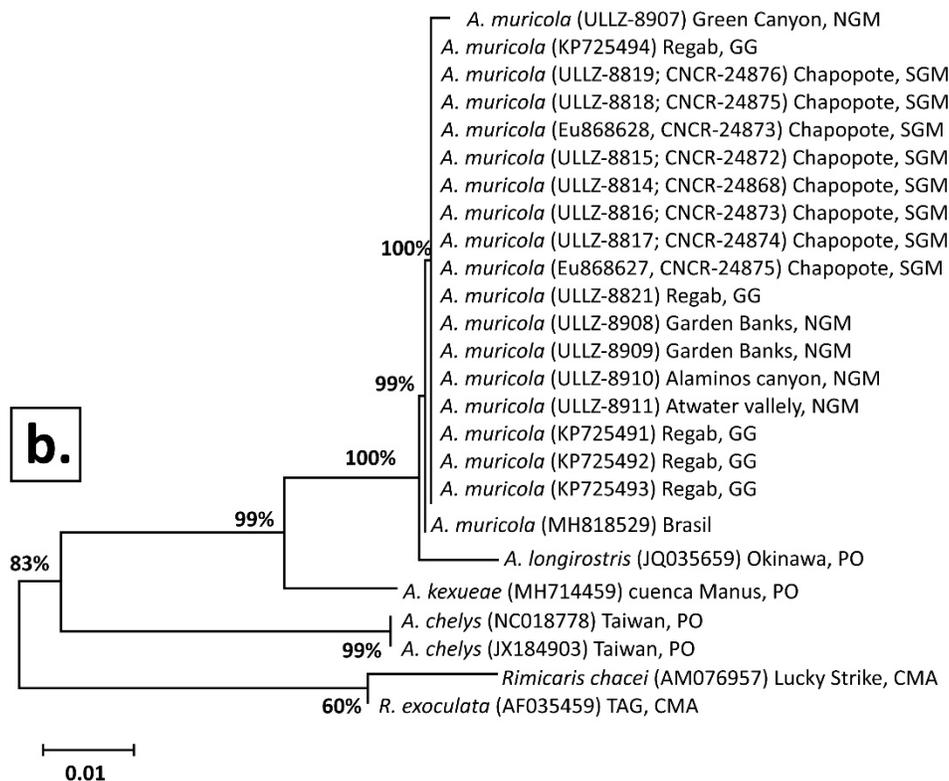
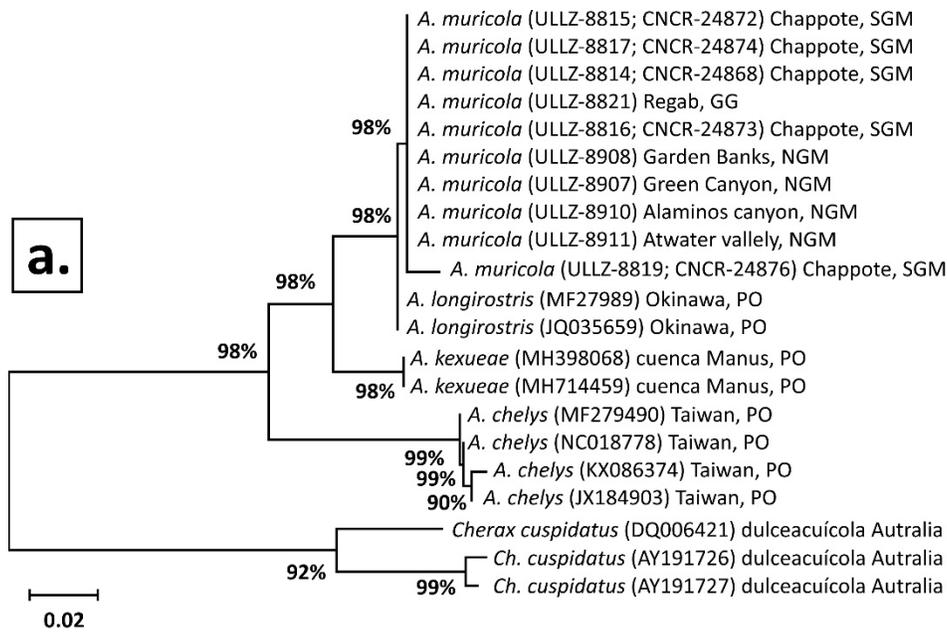
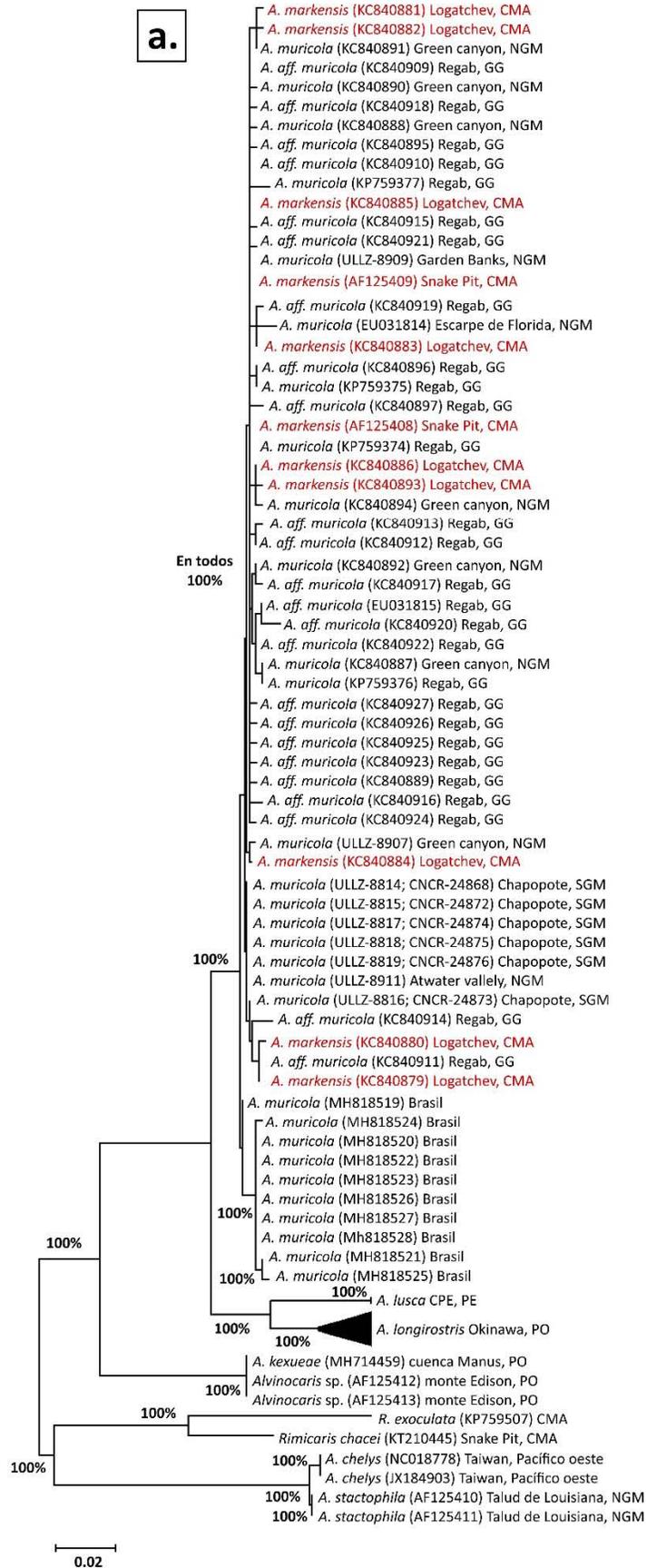


Figura 25. Relaciones evolutivas de los taxa en el grupo de *Alvinocaris muricola* para: a. 21 secuencias nucleotídicas del fragmento 12S y b. 25 secuencias nucleotídicas del fragmento 16S. Cerca de cada rama se observa el porcentaje de las réplicas de dendogramas en los cuales se agrupan los taxa asociados en la prueba de Bootstrap (1000 réplicas). Entre paréntesis se encuentran los números de identificación de material genético, colección o de GenBank. Abreviaturas.- S: sur, N: norte, GM, Golfo de México, GG: Golfo de Guinea, CMA: Cordillera Mesoatlántica, PO: Pacífico oeste

a.



0.02

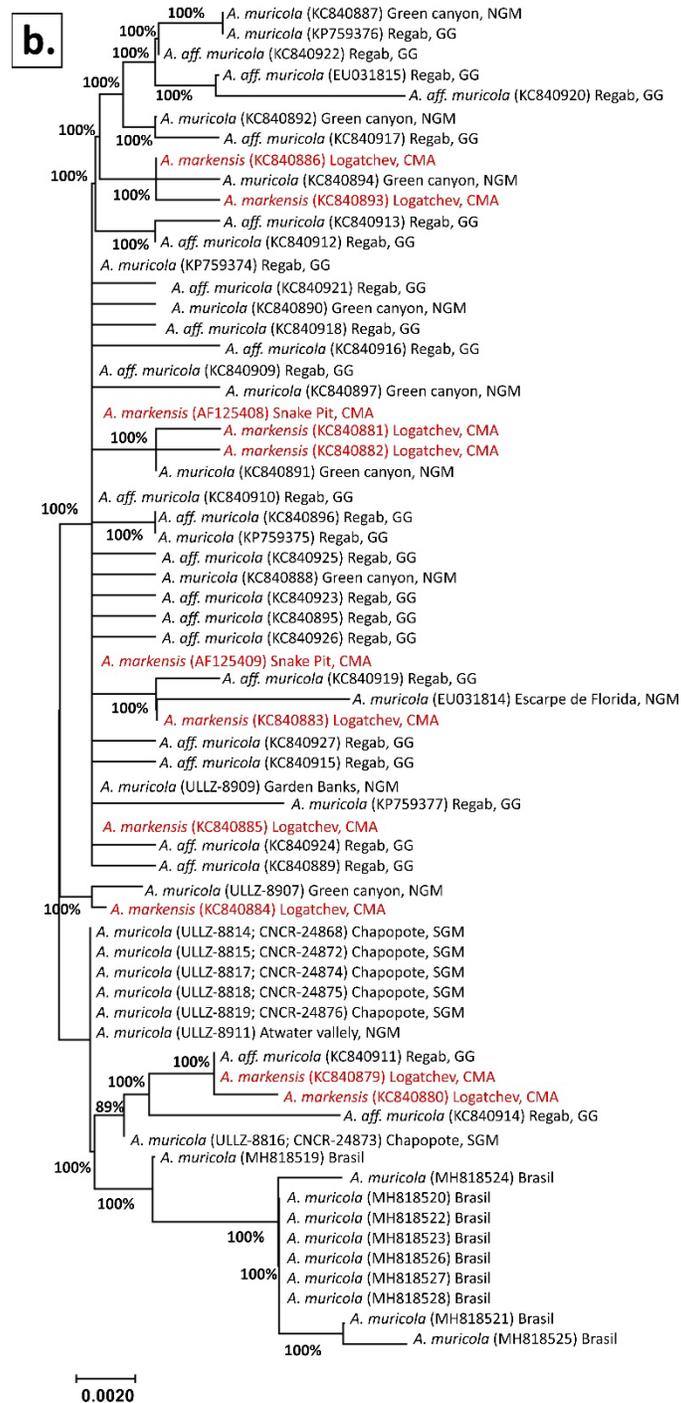


Figura 27. Relaciones evolutivas de los taxa en el grupo de *Alvinocaris muricola* para: a. 98 secuencias nucleotídicas y b. 65 secuencias nucleotídicas del fragmento COI. Cerca de cada rama se observa el porcentaje de las réplicas de dendogramas en los cuales se agrupan los taxa asociados en la prueba de Bootstrap (1000 réplicas). Entre paréntesis se encuentran los números de identificación de material genético, colección o de GenBank. Abreviaturas.- S: sur, N: norte, GM, Golfo de México, GG: Golfo de Guinea, CMA: Cordillera Mesoatlántica, PO: Pacífico oeste.

5.4.1. Distancias genéticas en el grupo de galatéidos

El análisis del fragmento del gen 12S consistió en una longitud de 300 pares de bases con una comparación entre 17 secuencias genéticas. El dendograma resultante fue el óptimo con una longitud de ramas de 0.2317. En esta resolución las especies *Munidopsis geyeri* forman un grupo con diferentes poblaciones. La especie *M. bracteosa* es el grupo hermano seguido de *M. crassa*. En contraste, el grupo de *M. exuta* resultó mezclado con las especies *M. crassa* y *M. recta*, del Mar Caribe y Pacífico este respectivamente (Fig. 28a).

En cuanto al análisis del fragmento 16S, este consistió en una longitud de 509 pares de bases con una comparación entre 16 secuencias genéticas. El dendograma resultante fue el óptimo con una longitud de ramas de 0.2339. Al contrario del análisis del fragmento del gen 12S, en esta resolución se formó un grupo de *M. exuta* del sitio Chapopote y *M. recta* del océano Pacífico este. Sin embargo, el grupo de *M. geyeri* de diferentes localidades, resultó mezclado con la especie *M. bracteosa*, especie morfológicamente similar (Fig. 28b).

En cuanto al análisis con el fragmento de gen COI, este contó con una longitud de 503 pares de bases a partir de 45 secuencias nucleotídicas (Tabla 14). La matriz resultante (Anexo VI) de la estimación de la divergencia evolutiva entre pares, mostró una clara distancia genética entre especies de diferente género en la Familia Munidopsidae (distancias entre 0.209-0.258; Fig. 29a). En contraste, la comparación entre secuencias entre especies del género *Munidopsis* no mostró una clara separación entre sus poblaciones, por lo que también fue necesario realizar un acercamiento con 14 secuencias del mismo fragmento de gen (Fig. 29b). Estas secuencias correspondieron a los mismos individuos con los que se realizó el análisis posterior de Neighbor-Joining con las secuencias combinadas (ver más adelante). Las diferencias intraespecíficas variaron entre 0 y 0.004 solo entre secuencias de individuos de la especie *M. geyeri* y la especie *M. bracteosa*, y entre 0 y 0.008 entre secuencias de individuos de las especies *M. exuta*, *M. recta*, *M. scotti*, *M. antonii*, y *M. kensmithi* (Fig. 29b).

A esta resolución, las diferencias entre grupos diferenciados morfológicamente mostraron distancias por encima de 0.1 (e.g. *M. verrilli* y *M. exuta*; Fig. 29b). En particular la especie designada como *Munidopsis* sp. A en Coykendall *et al.* (2017), registró distancias entre 0 y 0.004 con las secuencias de *M. geyeri*.

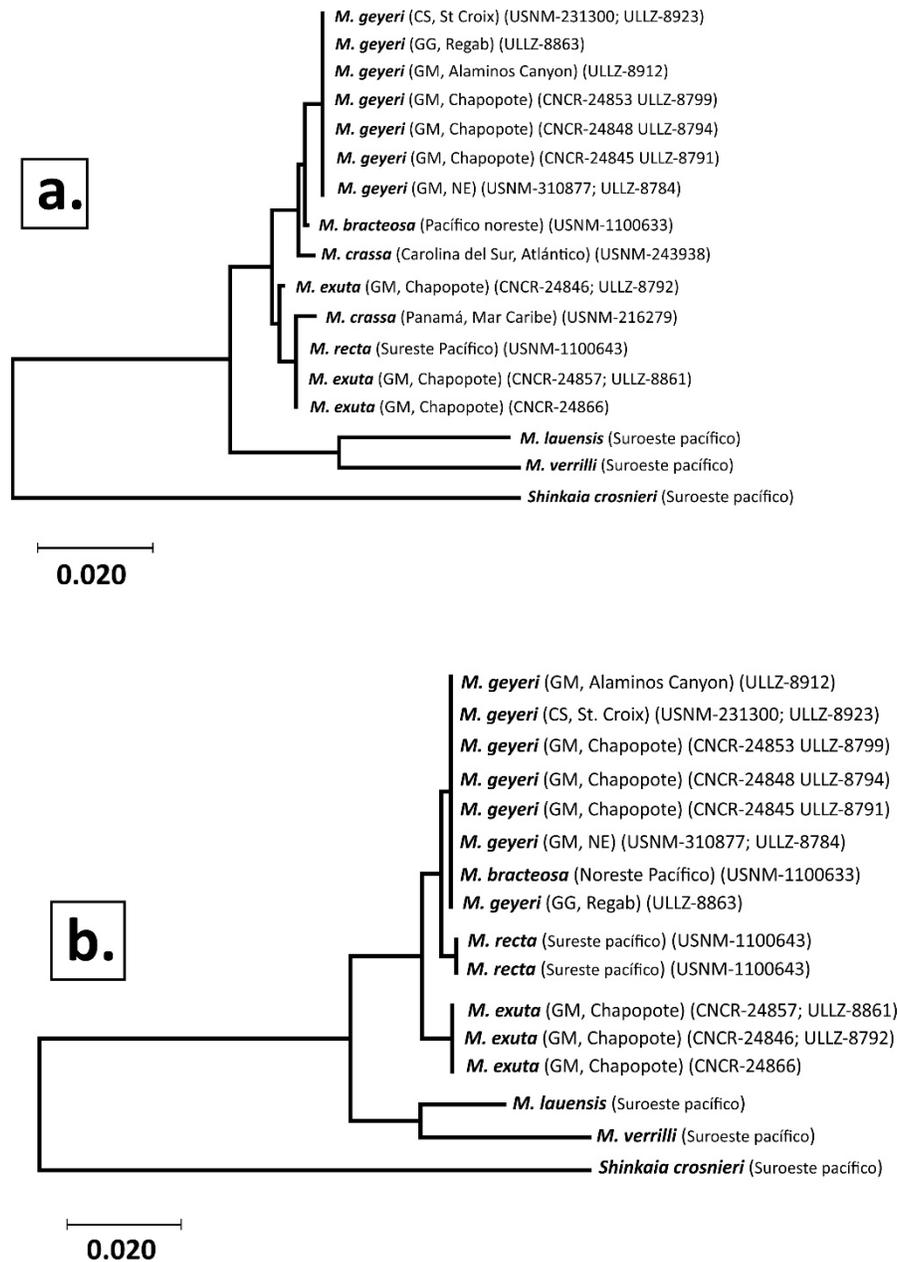


Figura 28. Relaciones evolutivas de los taxa en el grupo de *Munidopsis* para: a. 17 secuencias nucleotídicas del fragmento 12S y b. 16 secuencias nucleotídicas del fragmento 16S. Entre paréntesis se encuentran los números de identificación de material genético, colección o de GenBank. Abreviaturas.- S: sur, N: norte, GM, Golfo de México, GG: Golfo de Guinea, CMA: Cordillera Mesoatlántica, PO: Pacífico oeste.

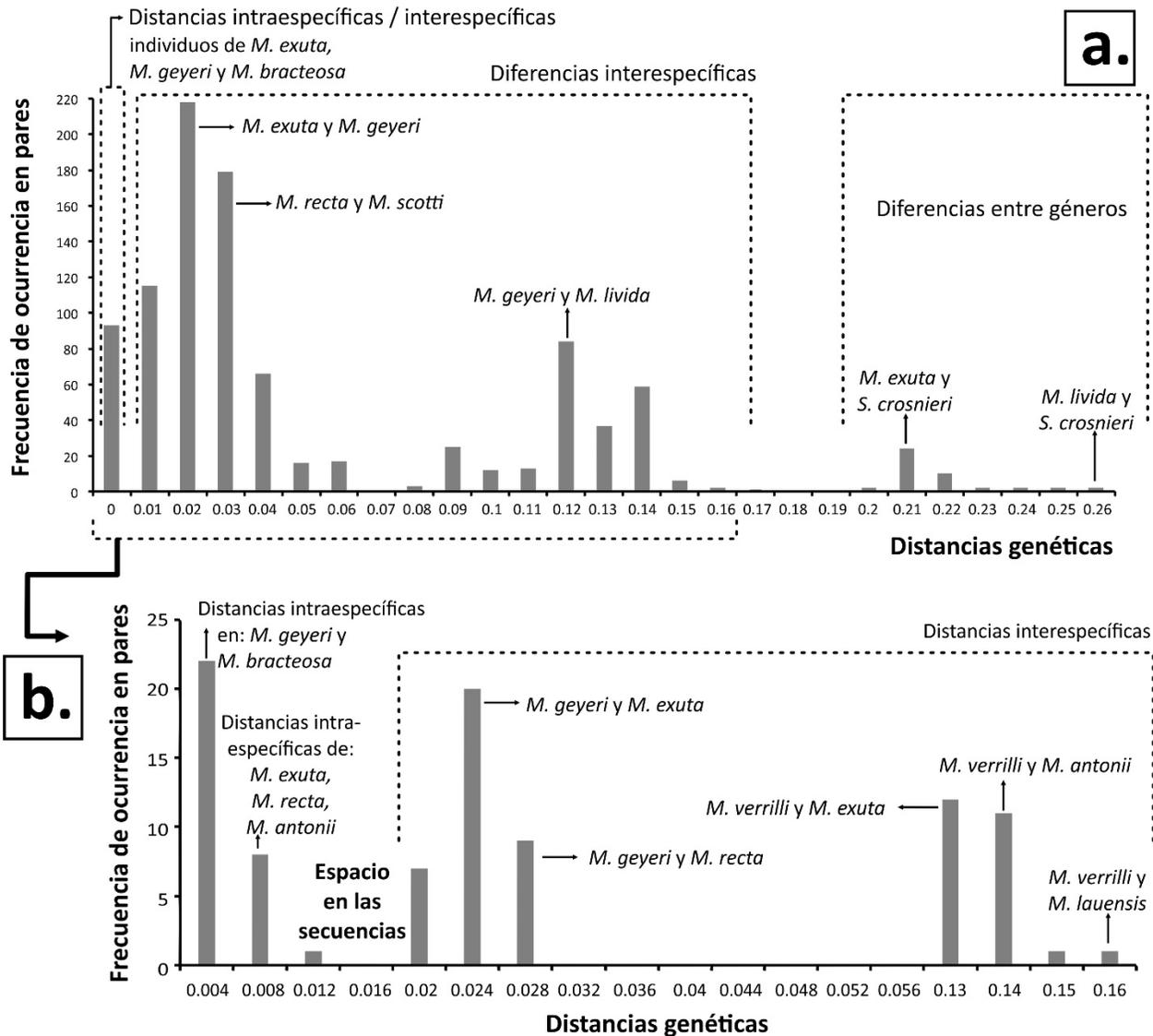


Figura 29. Histograma de distancias genéticas para el grupo de *Munidopsis* con Kimura-2 parámetros: a. para 45 secuencias nucleotídicas (mismo conjunto de datos utilizados para el análisis de *Neighbor-Joining* en Fig. 25b incluyendo a *Shinkaia crosnieri*); y un acercamiento en b. para 14 secuencias nucleotídicas (mismo conjunto de datos utilizados para el análisis de *Neighbor-Joining* en Fig. 25a excluyendo a *Shinkaia crosnieri*). Ambos del fragmento de gen COI. Con flechas se señalan ejemplos que de los pares de secuencias que presentan la distancia genética indicada. Especies y número de individuos utilizados para calcular las distancias inter e intraespecíficas se detallan en el Anexo VI.

La historia evolutiva basada en las distancias genéticas con la combinación de genes (12S, 16S y COI) resultó en un dendrograma óptimo con una suma de ramas de 0.3383 (Fig. 30a). Mientras que en el análisis del fragmento de gen COI, con una longitud de 503 pares de bases, resultó en un dendrograma óptimo con una suma de ramas de 0.5804 (Fig. 30b). En ambos casos con un total de 1312 posiciones en la base de datos final. En la resolución del dendrograma con la combinación de genes, las secuencias de organismos de la especie *M. geyeri* de diferentes sitios del Atlántico, formaron un mismo grupo fuertemente relacionado con la especie *M. bracteosa* del Pacífico noreste. Los individuos de la especie *M. exuta* se agruparon en un solo grupo con *M. recta* del Pacífico este. Las especies *Munidopsis lauensis* y *M. verrilli* del suroeste del océano Pacífico se agruparon como grupo hermano de *M. geyeri-M. bracteosa* y *M. exuta-M. recta*. La especie *Shinkaia crosnieri* fue el grupo basal.

El análisis solo del fragmento de gen COI sustentó los grupos antes mencionados (Fig. 30b) y en particular, el análisis mostró a la especie *Munidopsis* sp. A (Coykendall et al., 2017) dentro del grupo de *M. geyeri*, incluso las distancias genéticas entre estas especies fueron de 0 a 0.004, donde *Munidopsis* sp. A (KX016553) registró una distancia genética de cero con tres individuos de *M. geyeri* del sitio Chapopote (ULLZ-8791, 8794, 8799; CNCR-24845, 24848, 24853), un individuo del escarpe de Florida (ULLZ-8784, USNM-310877) y uno de *Alaminos canyon* (ULLZ-8912). La especie *M. scotti*, reconocida como cosmopolita con distribución en el océano Atlántico y Pacífico, fue el grupo hermano de *M. geyeri-Munidopsis* sp. A-*M. bracteosa* y *M. exuta-M. recta*, lo cual concuerda con su similitud morfológica. Le sigue *M. antonii*, *M. segonzaci*, *M. tiburon* (del Pacífico este), y *M. livida* (del océano Atlántico). *Munidopsis lauensis* y *M. kensmithi* se agruparon junto con *M. verrilli* como grupo basal (todas estas especies del océano Pacífico (Fig. 30b).

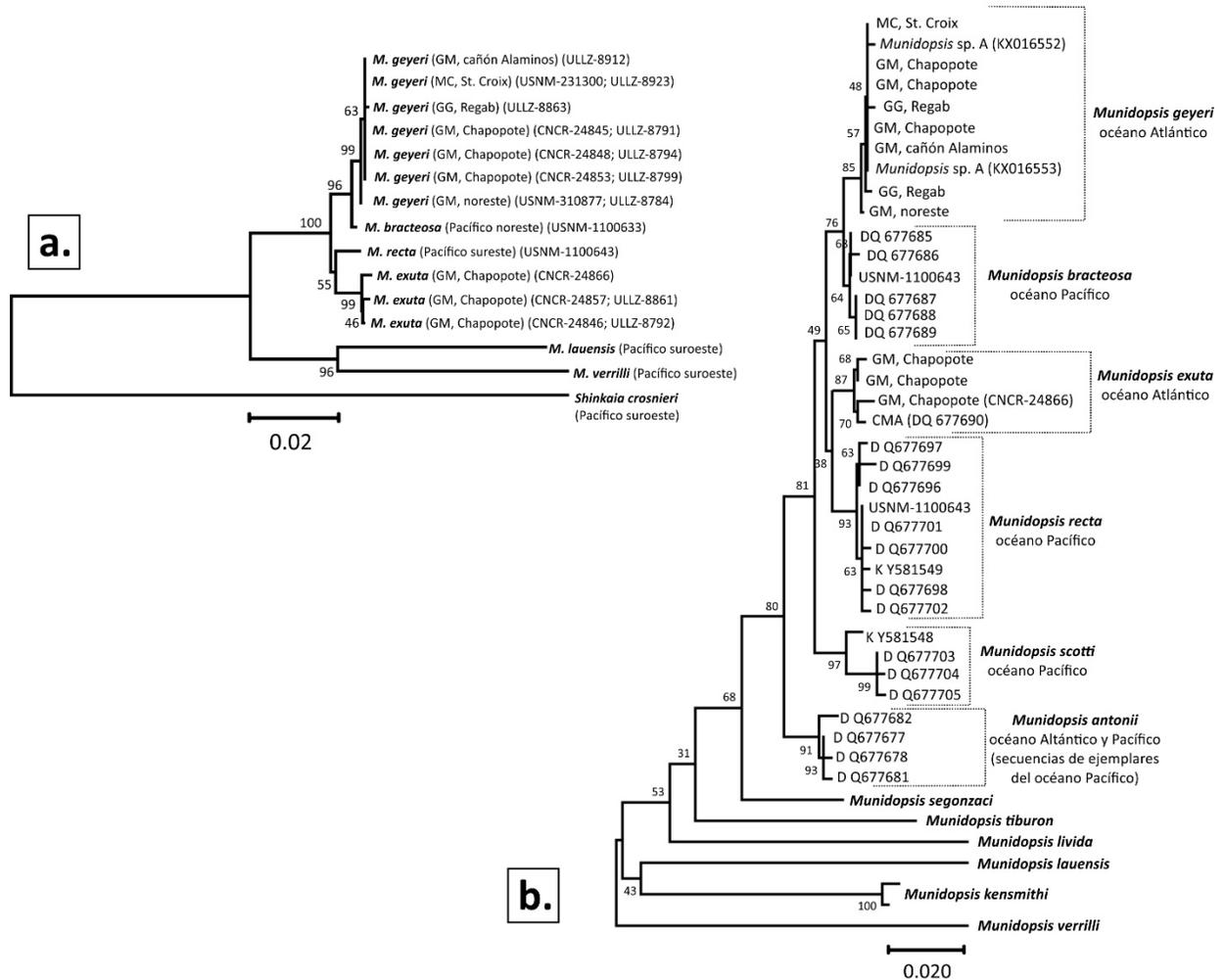


Figura 30. Relaciones evolutivas de los taxa para: a. 15 y b. 44 secuencias nucleotídicas. Cerca de cada rama se observa el porcentaje de las réplicas de dendrogramas en los cuales se agrupan los taxa asociados en la prueba de Bootstrap (1000 réplicas).

6. Discusión

6.1. Análisis morfológico de *Alvinocaris muricola*

El holotipo de *Alvinocaris muricola* (1 macho de 7 mm de largo de cefalotórax), así como el paratipo (1 hembra juvenil de 4.3 mm) son dos de los ejemplares con los que Williams (1988) realizó la descripción de la especie. Esto implicó la inclusión de caracteres diagnósticos poco definidos; por tal razón, Komai y Segonzac (2005) realizaron una revisión taxonómica detallada de adultos provenientes del Escarpe de Florida y del sitio Regab en el Golfo de Guinea (n=112) y compararon su morfología detalladamente con especies fuertemente parecidas: *A. markensis*, *A. longirostris* y *A. dissimilis*. Los autores reconocieron los caracteres diagnósticos que separan morfológicamente a las especies, las cuales incluyen proporciones de estructuras y que en este estudio se retoman para el análisis de los ejemplares. También se sustenta una similitud morfológica entre las poblaciones de diferentes localidades (n=115 organismos completos).

Las variaciones morfológicas reconocidas en ciertos caracteres, son análogos a los de otras especies del mismo género (e. g. en Zelnio y Hourdez 2009 el número de espinas variable en diferentes estructuras de ejemplares de la especie *A. komaii*) y debido a un número reducido de ejemplares que presentan esta variabilidad, no son considerados de importancia para diferenciar a las especies. El análisis tanto de adultos como de juveniles permite el reconocimiento de los intervalos de variabilidad de caracteres, tal como se distinguió en este estudio al comparar individuos de la localidad Chapopote y *Atwater Valley*. La similitud en talla entre hembras y machos de la localidad *Atwater Valley* del norte del Golfo de México (n= 93) contrastó con los datos obtenidos por Komai y Segonzac (2005), quienes registraron tallas significativamente mayores para hembras (largo de cefalotórax: $t_{110} = -5.05$, $p = 0.0002$, $n = 112$) en organismos de las localidades del Golfo de Guinea. El muestreo de un número semejante de la especie para otras localidades sería un buen comparativo para comprender la relación entre machos y hembras de la especie.

En este estudio se designa a *Alvinocaris muricola* representada por poblaciones en sitios basados en quimiosíntesis como infiltraciones frías y cadáver de ballena. La sinonimia propuesta con *A.*

markensis (Teixeira et al., 2013) no se considera, debido a que no se revisó una muestra representativa de las poblaciones de esta especie de las ventilas hidrotermales de la Cordillera Mesoatlántica (CMA). La hembra de esta especie que se revisó (MIR 4333, 22 junio de 2002, TRAPI SP-MOSSE; Anexo V) concordó con los caracteres diagnósticos y diferencias con los ejemplares revisados de *A. muricola*. Se sugiere un análisis morfológico de aquellos individuos con similitudes genéticas que sustentan una sinonimia, para conjuntar tanto herramientas morfológicas como genéticas.

6.2. Análisis morfológico de *Munidopsis exuta* y su comparación con *M. geyeri*

En la sección de notas taxonómicas, así como características biológicas y ecológicas, se analizan los resultados obtenidos con la información bibliográfica para *M. exuta* y *M. geyeri*. De forma general, los ejemplares identificados como *M. exuta* se diferenciaron perfectamente de *M. geyeri*; el análisis y comparación de estos individuos contribuye a la identificación de intervalos de variabilidad en caracteres para ejemplares de diferentes tallas para las especies, tal como se ha sugerido por expertos en este grupo taxonómico (Baba, 2005; Macpherson y Segonzac, 2005). Esto permitió reconocer a ejemplares del Escarpe de Florida y del sitio Regab como *M. exuta* (también sustentado con el análisis molecular, ver adelante), aun cuando solo se contó con dos y un individuo, todos juveniles (Fig. 23 y 24, respectivamente). La extensión de distribución para la especie *M. exuta* en la infiltración fría del sitio Chapopote, Escarpe de Florida y sitio Regab, es sobresaliente debido a que los registros de esta especie incluían sitios de ventilas hidrotermales en la cordillera Mesoatlántica y de ecosistema típico abisal sin influencia quimiosintética en la bahía de Vizcaya (Tabla 13; Jones y Macpherson, 2007; Macpherson y Segonzac, 2005), los resultados obtenidos extienden su distribución anfiatlántica y a tres sitios de ecosistema de infiltración fría. Esto sustenta el comportamiento de los organismos del género *Munidopsis* como especies eurigráficas y colonizadoras (Carney, 1994; Olu et al., 2010, 2009).

De forma similar a la especie *Alvinocaris muricola*, la especie *Munidopsis geyeri* se describió por Pequegnat y Pequegnat (1970) a partir de un ejemplar juvenil (17 mm del cefalotórax). Mayo (1974) realizó una extensa descripción de la especie junto con datos biológicos y ecológicos a

partir de tres ejemplares (una hembra de 27.1 mm del lago de cefalotórax -LC-, un macho de 21.8 mm y un juvenil de 19.9 mm) de la Bahía de Gonave en Haití. Recientemente, Macpherson y Segonzac (2005) generaron notas taxonómicas ampliadas, a partir de un considerable número de ejemplares del sitio Regab en el Golfo de Guinea, y Gaytán-Caballero (2009) realizó un análisis de ejemplares de distintas localidades. Este estudio sustentó los caracteres propuestos por los autores antes mencionados, y donde fue evidente que el uso de medidas y proporciones es útil para la fácil identificación de individuos.

Es importante mencionar que el conocimiento de la especie va de la mano con la estrategia de muestreo, ya que la mayoría de los muestreos de los que provienen los ejemplares de *M. geyeri* se han realizado con redes de arrastre. Gore (1983), mencionó que *M. geyeri* es una especie rara en la cuenca de Venezuela. Por el contrario, a partir de los muestreos de forma directa en los sitios de infiltraciones frías, tales como Chapopote (n= 19) y Regab (n= 56, en este estudio), se han podido obtener muestras considerables que permiten un mejor entendimiento de la biología de la especie. El desarrollo de la exploración directa será de gran apoyo en el conocimiento de la especie, ya que los acercamientos realizados por las cámaras de alta resolución en los sumergibles podría ser suficiente para detectar ciertos caracteres que identifiquen a *M. geyeri* (e.g. la combinación de fotografías de acercamientos y la realización de fotomosaicos; Marcon et al., 2018).

6.3. Análisis molecular de individuos de diferentes poblaciones de *Alvinocaris muricola*

La obtención de secuencias de los ejemplares de la especie resultó complicada, en varias ocasiones se debió realizar réplicas de secuencias para generar una sola. Este es un reflejo de la complejidad que implica el estudio de este tipo de grupos taxonómicos, de difícil acceso, de los cuales existe poca información. En este siglo se han incrementado los estudios filogenéticos a grandes grupos, como es el caso del Infraorden Caridea, al que pertenece *Alvinocaris muricola*. Así como como estudios moleculares como herramientas para sustentar nuevas especies para el género (e. g. Bracken et al., 2009; Wang y Sha, 2017, respectivamente y referencias mencionadas en la sección de antecedentes). Estos estudios han dado un excelente panorama de las relaciones

evolutivas de este grupo taxonómico y en muchos casos se complementan con las comparaciones morfológicas que sustentan los clados o grupos moleculares (e.g. Vereshchaka et al., 2015). Esta diversidad de estudios también ha reflejado que ciertos grupos taxonómicos no cuentan con suficiente información de la variabilidad morfológica y/o molecular para contar con un buen sustento estadístico, ya que no se incluye a cada representante de dichos grupos, o más aún las secuencias de genes analizadas no reflejan cambios evolutivos informativos (Aznar-Cormano et al., 2015). En este sentido, el presente estudio sustenta la problemática que existe en el reconocimiento de la diferenciación de las especies *A. muricola* y *A. markensis* con la incorporación de ejemplares de localidades distintas a las analizadas anteriormente (sitio Chapopote en el sur del Golfo de México, y en el norte en Atwater valley y Garden Banks), y en donde se ha registrado una similitud genética como parte de un clado. De la misma forma, se reporta la existencia de mezcla de haplotipos a nivel COI y, a nivel poblacional, de microsatélites entre grupos de individuos de ventilas hidrotermales e infiltraciones frías, sustentando una sinonimia de una especie con flujo genético contemporáneo o muy reciente a lo largo del Atlántico (Hernández-Ávila et al., 2015; Martin et al., 2018; Teixeira et al., 2013; Vereshchaka et al., 2015; Wang y Sha, 2017).

Nuestros resultados mostraron que las distancias genéticas intraespecíficas e interespecíficas no son consistentes con las diferencias entre individuos de una misma especie que muestran valores mayores (e. g. *A. longirostris*), que con individuos de diferentes especies, en este caso, de las especies *A. muricola*, *A. markensis* y *Alvinocaris* aff. *muricola* (KC840895-840927, de Teixeira et al., 2013 y EU031815, de Zelnio y Hourdez, 2009; todos del mismo sitio Regab). Dada esta falta de claridad en la diferenciación entre individuos y especies, no podemos afirmar la asignación de *Alvinocaris* aff. *muricola* como *A. muricola* o *A. markensis*, aun cuando el intervalo de distancias genéticas registradas es mínimo. Con el dendrograma resultante sólo se logró reconocer la agrupación de *A. muricola* de Brasil (Pereira et al., 2017) sin embargo, las distancias genéticas siguen siendo mínimas con otras poblaciones de estos taxa; ningún otro grupo se logró identificar por región o ecosistema. En contraste, podemos afirmar que *Alvinocaris* sp. del monte Edison (AF125412 y AF125413; Shank et al., 1999) corresponde a *A. kexueae*, ya que las diferencias

genéticas entre las tres secuencias fueron de cero (Fig. 27a y Anexo VI). Wang y Sha (2017) describieron a *A. kexueae* y complementaron la descripción morfológica con un análisis genético. En este no incluyeron las secuencias de Shank y colaboradores (1999); por tal motivo, se propone un nuevo registro para *A. kexueae* a una profundidad menor a la conocida en el monte Edison (1483 m, 03°18.8'N 152°39.9'E; Shank et al., 1999), cerca de la cuenca Manus (localidad tipo: 03°42'12.006''S 151°52'40.277''E y 03°43.728'S 151°40.326'E; Wang y Sha, 2017).

En cuanto a nivel de diferencias genéticas entre géneros, se registró de forma similar una falta de claridad de diferenciación entre especies de los géneros *Alvinocaris* y *Rimicaris* debido a que se registraron distancias genéticas menores entre especies de diferentes géneros que entre algunos pares de especies del género *Alvinocaris* (Fig. 26 y Anexo VI). Al respecto, Teixeira y colaboradores (2013) reportaron un clado conformado por *Rimicaris chacei*, *R. hybisae* y *Alvinocaris methanophila*, encontrando que, al igual que en este estudio, las diferencias genéticas son mínimas y similares a las que registraron los individuos de las mismas especies, lo cual sugiere que estas taxa son de un mismo género y posiblemente, incluso de una misma especie.

Con este panorama se podría designar una sola especie para el nicho *A. muricola*, *Alvinocaris* aff. *muricola* y *A. markensis*, sin embargo, hasta el momento, esto no se encuentra sustentado por morfología, herramienta básica para la práctica en la taxonomía. Se sugiere un análisis morfológico detallado de estas especies, utilizando los caracteres y proporciones propuestos en Komai y Segonzac (2005), así como los mencionados en el presente estudio, combinado con herramientas moleculares, donde se puedan comparar los mismos individuos con estas herramientas y lograr designar, ya sea la diferenciación de especies o el intervalo de variación de una sola.

6.4. Análisis molecular de individuos de diferentes poblaciones de *Munidopsis geyeri* y *Munidopsis exuta*

La especie *M. geyeri* se encontró bien diferenciada de *M. exuta* tanto en el montículo Chapopote como en las poblaciones analizadas para *M. geyeri* del norte del Golfo de México, Mar Caribe y sitio Regab, mientras que para *M. exuta* solo se encontraron diferencias con la localidad (TAG) de ventila hidrotermal (Tabla 14 y 15). A su vez, se sustentó la similitud entre especies del Golfo de México con especies del océano Pacífico. Coykendall et al. (2017) registraron una distancia entre pares de bases de 2% entre *M. exuta* y *M. recta*, la cual es más baja que el promedio de las distancias genéticas entre las especies del Golfo de México (18.7%). De forma similar, en este estudio se registraron diferencias genéticas mínimas entre las especies *M. geyeri* y *M. bracteosa*: entre 0.006 a 0.008, siendo que este mismo intervalo de diferencias genéticas se registró entre individuos de la misma especie (en *M. exuta*, *M. recta*, *M. scotti* y *M. antonii*). En el presente estudio se reconoce la identidad específica de *M. geyeri* y *M. bracteosa* con base en la biología y distribución de las especies: una larva potencialmente lecitotrófica, distribución usualmente abisal, así como la clausura de Panamá hace 5 a 2.75 Ma fungiendo como una barrera natural en la separación de dichas especies (Schmittner et al., 2004) (Fig. 31).

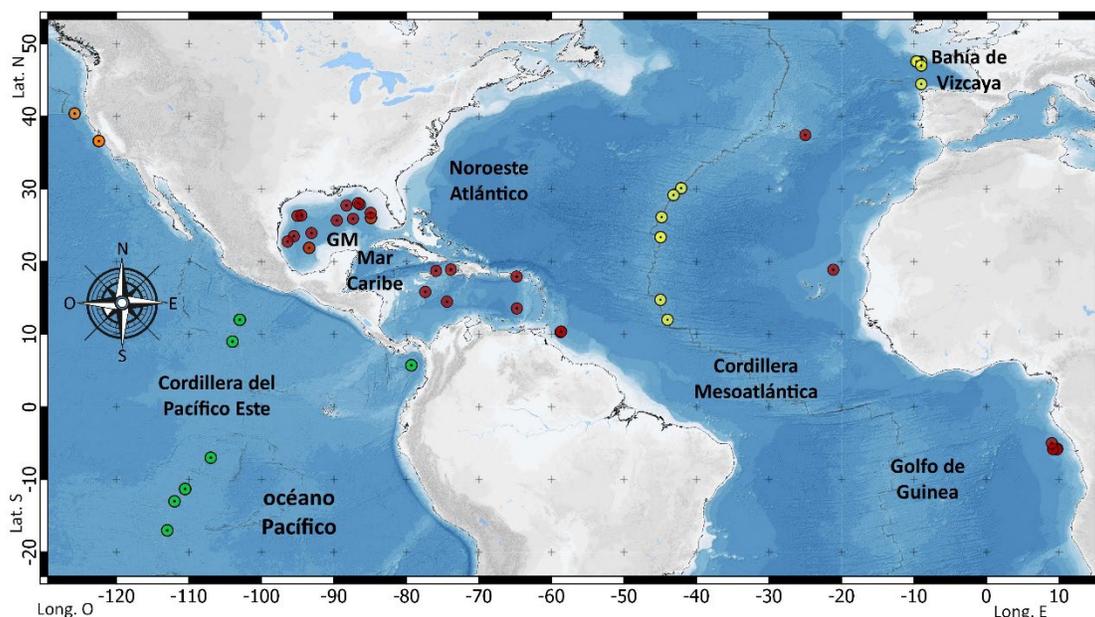


Figura 31. Distribución de las especies *Munidopsis exuta* (círculo amarillo), *M. recta* (círculo verde), *M. geyeri* (círculo rojo) y *M. bracteosa* (círculo naranja). Datos a partir de OBIS (2019) y este estudio. Mapa base UNINMAR (2018)

En contraste, se reconocieron distancias genéticas de cero entre *Munidopsis* sp. A (GenBank: KX016553; Coykendall *et al.* 2017) con cinco individuos de la especie *M. geyeri* (ULLZ-8791 CNCR-24845, ULLZ-8794 CNCR-24848, ULLZ-8799 CNCR-24853, del sitio Chapopote; ULLZ-8912 de Alaminos canyon, y ULLZ-8923 USNM-231300 del Mar Caribe), y entre todos los individuos de *M. geyeri* con un intervalo de diferencias genéticas entre 0.002 y 0.004 (Fig. 29b). Más aún, uno de estos especímenes de *M. geyeri* (ULLZ-8912) proviene del mismo sitio de muestreo de *Munidopsis* A. (Alaminos canyon; Coykendall *et al.* 2017). Con base en esto, se sugiere que la identidad de *Munidopsis* A. corresponde a *Munidopsis geyeri*. Este resultado sustenta la estrecha similitud de *M. geyeri* con *M. bracteosa*, ya que Coykendall y colaboradores (2017) registran una similitud de 99% entre secuencias de *Munidopsis* A. y *M. bracteosa*, lo que sugiere una separación reciente (menos de un 1 Ma) o una tasa de mutación lenta para ciertos clados del género.

Las distancias genéticas entre especies fueron notablemente marcadas entre las especies *M. geyeri* y *M. livida* (>0.01), las cuales se han registrado coexistiendo en, al menos, cuatro sitios que incluyen la región del norte del Golfo de México, en el Mar Caribe y el Golfo de Guinea (Coykendall *et al.*, 2017; Macpherson y Segonzac, 2005; Mayo, 1974; Pequegnat y Pequegnat, 1971). Perrier (1886) colocó a *M. livida* dentro del género *Elasmonotus*, posteriormente Milne Edwards y Bouvier (1894) cambiaron la especie al género *Orophorhynchus* basándose en su morfología general, tal como un cefalotórax robusto y quelípedos de menor longitud que el segundo par de pereiópodos. Se sugiere un análisis detallado de al menos el grupo artificial *Orophorhynchus* con el objetivo de indagar sobre la estrecha similitud morfológica entre especies (Ahyong *et al.*, 2011), tales como *M. geyeri* y *M. bracteosa* con distribución en diferentes océanos y *M. livida* y *M. geyeri* morfológica y genéticamente bien diferenciadas y una coexistencia recurrente.

En el presente estudio se realizó un análisis de distancias genéticas que dan un panorama general de las relaciones entre especies analizadas, así como dentro de las mismas. No se consideró un análisis de filogenia ya que esto requeriría el análisis de un número representativo de especies del género, más aún, considerando que éste contempla más de 200 especies. Las magnitud de las diferencias genéticas estimadas podrían sugerir una historia evolutiva común, sin embargo, hay

que considerar que los marcadores o fragmentos de genes analizados cuentan una misma historia, pero en grados diferentes de resolución, siendo los genes 16S y 12S más conservados, mientras que el fragmento COI se caracteriza por acumular mayor variación (Hedrick, 2000). Ejemplo de ello fue la similitud registrada en el análisis de los fragmentos 12S y 16S, para las especies *M. exuta* y *M. recta*, así como *M. geyeri* y *M. bracteosa*, respectivamente (Fig. 28). El análisis combinado de los tres fragmentos de gen (12S, 16S y COI), así como el análisis de individual del fragmento COI, reconocieron grupos bien definidos que diferencian a las cuatro especies (fig. 30). La similitud morfológica y una diferenciación reducida a nivel mitocondrial, sugiere que las especies del género *Munidopsis* presentan tasas evolutivas lentas y/o un intercambio genético entre sus poblaciones en periodos de tiempo prolongado.

7. Conclusiones

1. El análisis morfológico de las especies permitió reconocer el intervalo de variación de caracteres diagnósticos de las especies *A. muricola* y *M. exuta*. Esta última se reconoció en Chapopote y se diferenció de *M. geyeri* a partir de individuos de diferentes localidades. Se incluyeron notas de la biología y ecología de las especies, lo cual compila el conocimiento publicado, junto con datos generados para las poblaciones del sitio Chapopote en el sur del Golfo de México. En particular, se contribuyó con el reconocimiento de nuevos registros geográficos y de ecosistema, para *M. exuta* en el norte y sur del Golfo de México, así como en el ecosistema de infiltraciones frías.

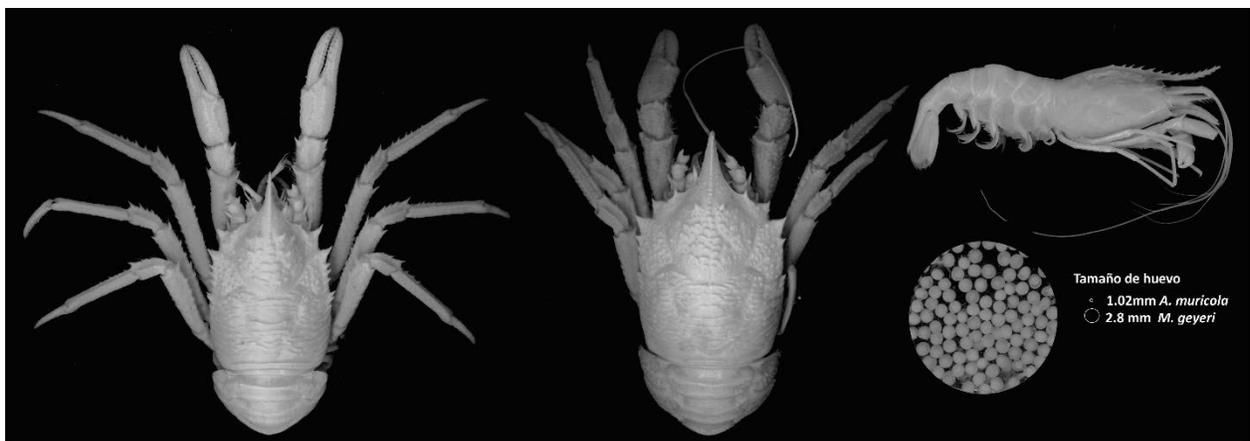
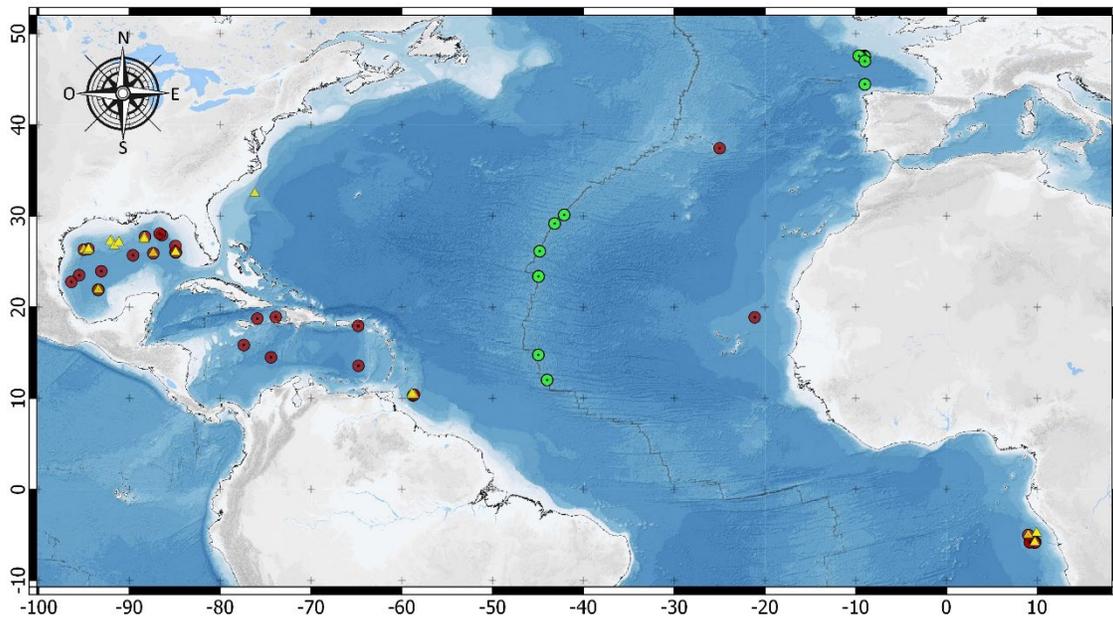
2. La similitud genética entre individuos de las poblaciones del carideo *A. muricola* y las de los galatéidos *Munidopsis* en el Atlántico, fue evidente y sustenta los resultados del análisis morfológico. Los fragmentos de genes analizados que son conservados de herencia materna, y con una recombinación escasa en sus loci, limitan una inferencia clara a nivel poblacional. La similitud morfológica y una diferenciación reducida a nivel mitocondrial, sugiere que las especies del género *Munidopsis* presentan tasas evolutivas lentas y/o un intercambio genético entre sus poblaciones en periodos de tiempo prolongado.

En particular, para la especie *A. muricola* este estudio sustentó estrecha similitud con *A. markensis* a nivel molecular, sugiriendo un análisis más detallado con el uso de herramientas morfológicas, así como moleculares, comparando a los mismos individuos y con ello, lograr designar, ya sea la diferenciación de especies o el intervalo de variación de una sola.

3. Se propone que *Munidopsis* sp. A de *Alaminos canyon* (en Coykendall et al., 2017) corresponde a *M. geyeri* debido a que cinco individuos obtuvieron cero diferencias con la especie (KX016553).

Capítulo 3.

En búsqueda de las áreas de proyección con características ideales para el asentamiento de las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis geyeri* y *M. exuta*



1. Antecedentes: dispersión y conectividad en mar profundo

Los estudios sobre la dispersión y conectividad en mar profundo se han intensificado en años recientes (Teixeira et al., 2013). Al respecto, los organismos asociados a quimiosíntesis presentan diferentes patrones de distribución. Como ejemplo, los siboglínidos de las ventilas hidrotermales de las Galápagos y de la Cresta del Pacífico Oriental: *Riftia pachyptila*, *Tevina jerichonana* y *Oasisia alvinae* registran un cambio uniforme en la composición genética entre poblaciones adyacentes formando una metapoblación (Vrijenhoek, 1997), tal como se sugiere en el modelo de colonización a salto de mata (stepping stone) (Kimura y Weiss, 1964b). El camarón carideo *Alvinocaris longirostris* del Atlántico se ha registrado en hundimientos de cadáveres de ballenas, los cuales se han reconocido como sitios que potencialmente los conectan con ventilas hidrotermales e infiltraciones frías (Smith y Baco, 2003; Tokuda et al., 2006).

Este tipo de similitud, pero a nivel de género, se ha reconocido en el sistema de cuencas marginales y ventilas hidrotermales activas del Pacífico Oriental (Desbruyères et al., 2006). Los bivalvos *Bathymodiolus thermophilus* y *Calyptogena magnifica*, así como el camarón carideo *Rimicaris exoculata*, sugieren poblaciones dentro de una metapoblación que contribuyen de igual forma en el reclutamiento de larvas, siendo constante la composición genética entre poblaciones adyacentes (Vrijenhoek, 1997). Este caso, a diferencia de los anteriores, ejemplifica la teoría de islas (Wright, 1931).

Recientemente se ha observado cierto grado de influencia entre ecosistemas de infiltraciones frías y ventilas hidrotermales que comparten cuencas o regiones, a través de aquellos ecosistemas reconocidos como “transición” con el ecosistema abisal de sedimento blando. Los restos orgánicos (hundimientos de cadáveres de vertebrados, madera o kelp) parecen ser más comunes de lo que se pensaba y suficientes para ser colonizados (Levin et al., 2016). Sin embargo, los análisis de taxa específicos contrastan con esta idea donde la conectividad parece estar limitada. Los moluscos endémicos de ecosistemas quimiosintéticos llegan a ocupar ventilas hidrotermales con poca actividad en sedimento, lo que sugeriría un punto de conexión entre ventilas hidrotermales e infiltraciones frías (Kiel, 2016). El galatheido *Shinkaia crosnieri* del mar de

China registra poblaciones conespecíficas en ventilas hidrotermales e infiltraciones frías con conectividad limitada (Yang et al., 2016).

El Cinturón Ecuatorial Atlántico se considera como una región con gran potencial para el estudio de los patrones de distribución y conectividad de organismos de mar profundo asociados a la quimiosíntesis (Desbruyères et al., 2006). Algunos ejemplos al respecto incluyen la distribución de la almeja *Calyptogena* aff. *kaikoi* registrada en el Escarpe de Florida (EF), el prisma de acreción de Barbados (PAB) y Logatchev en la Cordillera Mesoatlántica (CMA) cerca de 15° N (Peek et al., 2000). Algunas de las especies de los géneros *Lucinoma* y *Escarpia* son las mismas registradas para el EF y el corredor de Nigeria al norte del Congo (Cordes et al., 2007). La fauna que domina la localidad del Pilar del PAB a 1300m, es similar a la del talud continental superior de Louisiana: *Lamellibrachia luymesii*, *Bathymodiolus* sp. B potencialmente *B. childressi* que a su vez mantiene poblaciones de *B. naticoidea*, *Cataegis meroglypta* y *Alvinocaris* cf. *stactophila* (Cordes et al., 2006, 2005).

El mejillón *Bathymodiolus heckerae*, distribuido en el EF, PAB y Blake Ridge, presenta una estrecha similitud con *Bathymodiolus* sp. A de Nigeria y *B. azoricus* y *B. puteoserpentis* de la CMA (Cordes et al., 2007). A nivel de simbiontes, aquellos que son abundantes en el mejillón *Bathymodiolus heckerae* del Golfo de México, son casi idénticos a nivel genético (16S rRNA) a los de *Bathymodiolus* sp. colectados en el Golfo de Guinea, y comparten el mismo filotipo bacterial con *B. azoricus* y *B. puteoserpentis* de las ventilas hidrotermales de norte de la CMA. En contraste, los simbiontes del mejillón *B. brooksii* difieren de los de *B. childressi*, a pesar de concurrir en el talud del sector norte del Golfo de México (Duperron et al., 2005).

En el caso de especies generalistas se observa un patrón de amplia distribución que sugiere una selección de sitios batiales-abisales con abundante materia orgánica. En particular, la especie de ofiuero *Ophioctenella acies* sólo se había registrado en ventilas hidrotermales e infiltraciones frías del Atlántico Este (Becker et al., 2013; Stöhr y Segonzac, 2005), pero recientemente se registró en arrecifes de coral de aguas frías en el Atlántico Oeste (683-800 m; Kazanidis et al., 2016). Esto

cambió el status de la especie de endémica en ecosistemas quimiosintéticos a especie colonizadora y sustenta la idea de que las zonas de transición o ecotonos entre ventilas hidrotermales e infiltraciones frías, en conjunto con el ecosistema típico abisal de sedimento blando, favorecen la conectividad entre poblaciones (Levin et al., 2016), explicada por la teoría de colonización a salto de mata (stepping stone) (Van Dover et al., 2002). La exploración del Cinturón Ecuatorial Atlántico con un mayor número de sitios a estudiar tanto con herramientas taxonómicas como moleculares mejorará nuestra comprensión de la amplia distribución geográfica de las especies colonizadoras y su potencial conectividad a través del océano Atlántico.

2. Objetivos

2.1. General

Reconocer la efectividad de realizar el modelado de la distribución geográfica de las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidospis exuta* y *M. geyeri*.

2.2. Particulares

2.2.1. Analizar las características fisicoquímicas de las localidades donde se han registrado las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidospis exuta* y *M. geyeri*, y ubicar información ambiental de sitios similares a lo largo del Atlántico, en particular en el Cinturón Ecuatorial Atlántico.

2.2.2. Implementar el modelado de la distribución geográfica a partir de la hipótesis de nicho ecológico para las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidospis exuta* y *M. geyeri*, y ubicar las áreas de proyección de características ideales para el asentamiento de cada especie.

3. Preguntas a resolver

a) ¿Qué tan factible es reconocer las variables ambientales que validen un modelado de la distribución geográfica para especies de mar profundo?

b) ¿Es posible identificar áreas de proyección de características ideales para el asentamiento de especies de mar profundo?

Retomando el Capítulo 3, este estudio también busca contestar:

¿Cuáles serían las posibles propuestas del mecanismo de conexión entre estas poblaciones?

¿Cuáles serían los posibles factores que promueven el aislamiento entre estas poblaciones?

4. Material y Método

4.1. Trabajo de Laboratorio

4.1.1. Características de los ecosistemas donde se registran las poblaciones de *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*

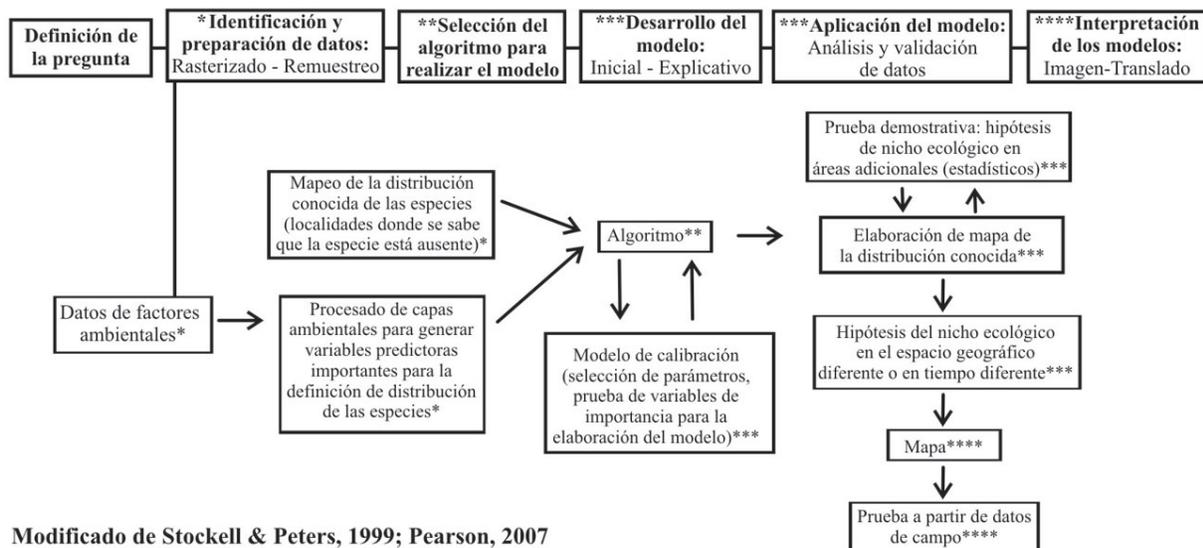
Las localidades de registro del camarón carideo *Alvinocaris muricola* (Tabla 12 y Fig. 19) así como aquellas para los galatéidos *Munidopsis exuta* y *M. geyeri* (Tabla 13 y Fig. 20b), fueron la base para la búsqueda bibliográfica acerca de las posibles variables que definen la distribución de ambas especies. Esta información recopilada fue procesada en datos biológicos y datos ambientales (Tabla 16).

Tabla 16. Tipo de capas con datos biológicos y ambientales de interés para el análisis exploratorio. Abreviaturas.- #D: número de datos, mgCm⁻² miligramos de carbono por metro cuadrado. Referencias de las fuentes de datos para cada sitio Web en el Anexo VII.

Capas biológicas	#D	Tipo	Fuente
Distribución de <i>Alvinocaris muricola</i>	40	*.csv	Este estudio (Tabla 12)
Distribución de <i>Munidopsis exuta</i>	16	*.csv	Este estudio (Tabla 13)
Distribución de <i>Munidopsis geyeri</i>	31	*.csv	Este estudio (Tabla 13)
Comunidades quimiosintéticas	409	*.csv	1. NOAA
Burbujas de gas	4479	*.csv	2. NOAA
Sustratos duros	272	*.csv	3. NOAA
Hidratos de gas	45	*.csv	4. NOAA
Montes	85	*.csv	5. NOAA
Infiltraciones frías tipo "pockmarks"	5357	*.csv	6. NOAA
Ventilas hidrotermales activas	301	*.csv	7. InterRidge
Ventilas hidrotermales activas, sólo a más de 829 m	208	*.csv	7. InterRidge
Ventilas hidrotermales inferidas	361	*.csv	7. InterRidge
Ventilas hidrotermales inferidas, sólo a más de 829 m	317	*.csv	7. InterRidge
Ventilas hidrotermales inactivas	56	*.csv	7. InterRidge
Ventilas hidrotermales inactivas, sólo a más de 829 m	49	*.csv	7. InterRidge
Sitios con presencia de asfalto	17	*.csv	Este estudio
Predicción de biomasa (mgCm ⁻²) del fondo marino	-	*.csv	8. Chein-Wei et al., 2010
Promedios en la máxima profundidad: Productividad primaria, Fitoplancton, Velocidad de corriente, Temperatura, Salinidad, Oxígeno disuelto, Hierro, Silicatos, Nitrato, Fosfato		*.tiff	9. Bio-Oracle http://www.oracle.ugent.be/
Batimetría		*.tiff	10. GEBCO https://www.gebco.net/data_and_products/gridded_bathymetry_data/
Corales de aguas frías		*.shp	11. https://data.unep-wcmc.org/datasets/3
Elevaciones marinas (modeladas)		*.shp	12. https://data.unep-wcmc.org/datasets/41
Geomorfología		*.shp	13. http://www.bluehabitats.org/?page_id=58 https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.862152
Actualización de ventilas hidrotermales		*.shp	14. Hydrothermal vent updated

4.1.2. Modelado de la distribución geográfica a través de la hipótesis de nicho ecológico para *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*

La inferencia de las áreas de proyección con características ideales para el asentamiento de cada especie, se llevó a cabo con el modelado de la distribución geográfica, a partir de la hipótesis del nicho ecológico fundamental o general, el cual proyecta las características ideales para la especie (Chase y Leibold, 2003; Hutchinson, 1957). La hipótesis del nicho ecológico tiene como metodología la relación entre la información biológica (geoposición de los organismos) y la información ambiental (factores fisicoquímicos del hábitat) para obtener la hipótesis del nicho ecológico. Existen diferentes modelos aleatorios y estadísticos (listado en Elith et al., 2006), éstos se diferencian entre sí en la forma en que, matemáticamente, estiman el nicho de las especies modeladas. La elección de su uso se basa en el enfoque del trabajo. En la Figura 32 se presenta un diagrama en el que se resume la metodología para realizar el modelo. Para este estudio se eligió el modelado de la distribución geográfica de las especies en base a la máxima entropía: MaxEnt (Phillips et al., 2006).



Modificado de Stockell & Peters, 1999; Pearson, 2007

Figura 32. Metodología para probar la hipótesis de nicho ecológico en el espacio geográfico. Modificado de Pearson, 2010; Stockwell y Peters, 1999.

4.1.2.1. Principios y uso del programa MaxEnt

El modelado de la distribución geográfica de las especies en base a la máxima entropía: MaxEnt (*Maximum entropy modelling*; Phillips et al., 2006) consta de un conjunto de reglas producidas por un algoritmo. Como primer paso, los registros se dividen en datos para entrenamiento y datos para validación; en este caso solo se ocuparon los datos de entrenamiento debido al reducido número de los mismos. Los datos (registros + coberturas) generaron espacios ecológicos y pseudo-ausencias duplicándose, estos generaron reglas traducidas en enunciados lógicos que tienen requisitos: atómicos, de intervalo, de intervalo negado y de regresión logística. Las condiciones y presencia o ausencia resultantes emulan a la selección natural, es decir, las mutaciones son representadas por nuevos enunciados a probar, un filtro selecciona los mejores enunciados obtenidos con una prueba de chi-cuadrada (χ^2). Estos enunciados se plasmaron en un mapa en forma de celdas, relacionándose con los puntos registrados de los individuos. El programa permitió detectar la importancia de cada variable y como afectó cada una a la realización de la hipótesis, basado en la probabilidad de que los datos coincidan en ciertas características ambientales.

4.1.2.2. Procesamiento de capas ambientales

El tipo de capas ambientales que se utilizan para generar el modelado de la distribución con MaxEnt, así como para otros programas, es de tipo cuadrículas (raster grids) en formato ASCII (*.asc de ESRI), los cuales contienen valores continuos en un área. Para ello, en la UNINMAR (Unidad Informática Marina, ICML, UNAM) con el apoyo del M. en C. León F. Álvarez Sánchez, se llevó a cabo la transformación de las capas, por interpolación, que provenían de un archivo con puntos de ubicación en formato delimitado por comas (*.csv), así como aquellos a partir de polígonos (*.shp; Tabla 16). En el caso de las capas con puntos de ubicación, se generaron mapas de calor utilizando el programa QGIS (programa de Sistema de Información Geográfica QGIS, 2020), los cuales representaron la ubicación del sitio junto con un área de influencia en forma circular (con un diámetro de 10 km, 20 km en el caso de los sitios de corales de aguas frías). En el caso de los archivos individuales con información para infiltraciones frías y ventilas hidrotermales, se generó un solo archivo para cada caso con la finalidad de contar con la mayor cantidad de

información por capa. De cada mapa resultante, se realizó un proceso de re-muestreo con el objetivo de tener una capa con datos continuos. En el caso de las capas con puntos de ubicación, pero en un archivo de polígonos (*.shp) se generó una capa de densidad de puntos (*point density*). De forma similar, aquellas capas con áreas en polígonos (*.shp), se transformaron con densidad de puntos, y además se les colocó una capa que cubriera el área de los continentes (capa inversa). En estos tres casos, se obtuvieron capas con datos continuos. Posteriormente, en el programa ArcMap (versión 10.6.1), las capas se transformaron a tipo ráster, y a su vez a ASCII (*American Standard Code for Information Interchange*, un archivo de texto reconocido fácilmente en cualquier sistema operativo).

Dado que las capas contenían diferentes dimensiones, se normalizaron a través de la calculadora raster de ArcMap, aplicando la raíz cuadrada de todos los valores entre el máximo valor de cada capa. En este mismo programa se realizó la delimitación geográfica y tamaño de celda de todas las capas ambientales. Esta delimitación se basó en los puntos de registro de las especies, dando como resultado un corte con una Latitud de 50°N a -10°S y una Longitud de 20°E a -100°O. Este corte se hizo de forma simultánea para contar con la geometría correcta.

4.1.2.2. Elección de capas para realizar el modelado de la distribución con MaxEnt

Al colocar todas las capas procesadas, se observó que el programa no encontró datos en la mayoría de éstas aun cuando este proceso incluyó la continuidad en sus datos, es decir, evitando los espacios vacíos. Estas capas fueron: región abisal (*abyss*), cuencas (*basins*), cañones submarinos (*canyons*), escarpes (*escarpments*), abanicos (*fans*), guyots (*guyot*), región hadal (*hadal*), plataformas (*plateaus*), valles de apertura (*rift_valleys*), cordilleras (*rises*) y taludes (*slope*). Sin esta información se llevó a cabo nuevamente el análisis, y se observaron dos inconvenientes: el más evidente fue una resolución generada sólo con las circunferencias de ciertas capas (e.g. las de infiltraciones frías, Fig. 33a), y en otros casos las circunferencias de influencia para todas las capas de este tipo: los montículos (*knolls*), montañas submarinas (*seamounts*), corales, así como de infiltraciones frías y ventilas hidrotermales (Fig. 33b), se observó claramente el artificio de la

interpolación, lo cual reduce la veracidad del modelado resultante y confirma el bajo número de datos asociados a las capas.

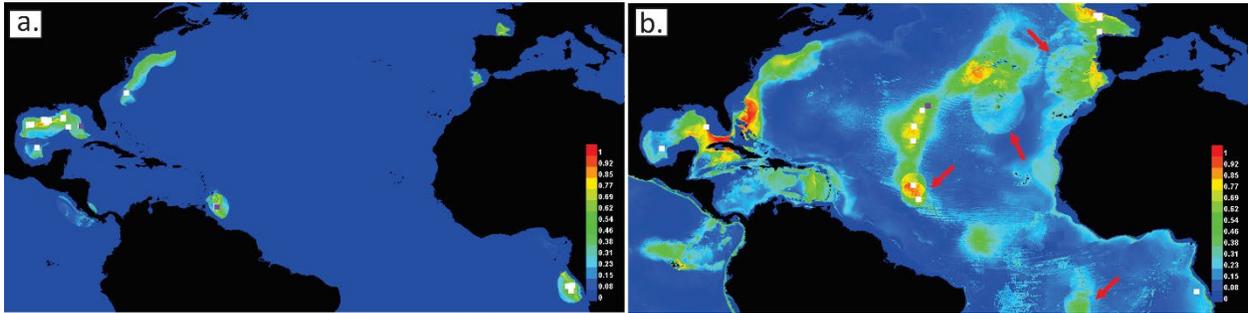


Figura 33. Ejemplos de los problemas detectados a partir de las capas transformadas: a. modelado de distribución de *Alvinocaris muricola* solo en las circunferencias de influencia para infiltraciones frías; b. modelado de distribución de *Munidopsis exuta* con la sobre proyección en diferentes capas, algunas circunferencias indicadas con flechas.

A partir de esta nueva información, se llevó a cabo el análisis utilizando únicamente las capas de promedios en la máxima profundidad de: productividad primaria, fitoplancton, velocidad de corriente, temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, hierro, silicatos, nitrato y fosfato (Bio-Oracle; Tabla 16), así como la capa de batimetría transformada en UNINMAR.

La base de datos se procesó independientemente para las tres especies, en este caso, primero se analizaron todas las capas ambientales ($n= 11$) y se eligieron aquellas variables que contribuyen en mayor medida al modelo resultante a partir de los resultados del porcentaje de contribución relativa de las variables ambientales en el modelo, así como los resultados de la prueba de pliegue (*jackknife*) que muestran, en forma gráfica, la importancia de cada variable en el modelo. Con esta información se generó un nuevo análisis. Los parámetros utilizados, en su mayoría, fueron los establecidos por el programa con los siguientes cambios, debido a que el número de registros por especie es bajo. Sin archivo de muestra de prueba, formato de salida: logística, uso de semillas al azar, réplicas tipo Bootstrap, y regla de umbral con 10% de presencia.

5. Resultados

5.1. Características de los ecosistemas donde se registran las poblaciones de *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*

El análisis tomó en cuenta los ecosistemas de infiltraciones frías, debido a que en ellos se encuentran las tres especies. En particular, los parámetros en ventilas hidrotermales fueron generales en profundidad y en algunos casos compuestos químicos, contrastante con los datos de infiltraciones frías. Así, en la comparación de infiltraciones frías, la similitud entre sitios de distribución fue mayor entre aquellos que presentan una profundidad similar, en contraste con aquellos más cercanos, tal fue el caso del grupo que se formó entre el abanico del Congo en el Golfo de Guinea y el sitio Chapopote en el sur del Golfo de México que a su vez se agruparon con el sitio Regab también del Golfo de Guinea (en un intervalo de profundidad de 2760 a 3799 m). Los sitios del norte del Golfo de México mostraron mayor similitud con aquellos del prisma de acreción de Barbados en el Mar Caribe (en un intervalo de profundidad de 777 a 2720 m) y a su vez con el Escarpe de Florida (en un intervalo de profundidad de 3337 a 3385 m; Fig. 34).

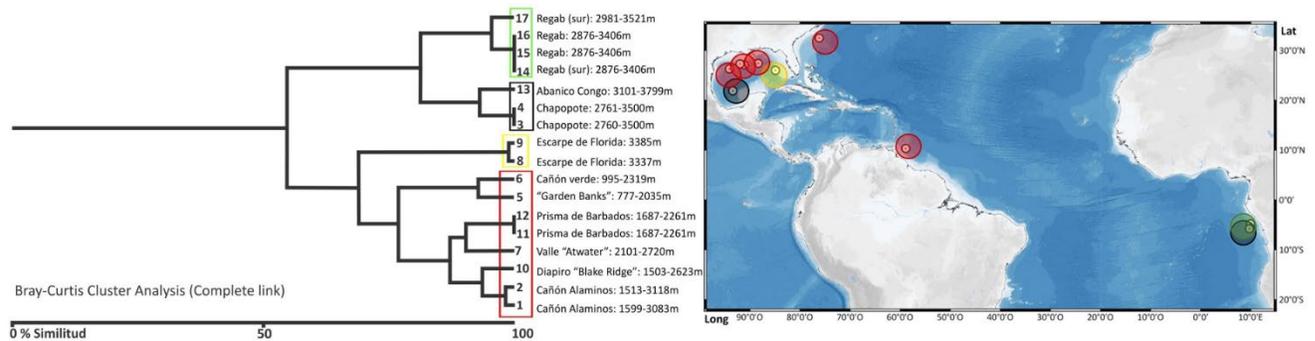


Figura 34. Análisis de similitud entre ecosistemas del Cinturón Ecuatorial Atlántico.

5.2. Hipótesis de nicho ecológico para *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*

El área total analizada para las tres especies fue de 2,284 km². En la primera etapa, se llevó a cabo con el análisis para todas las capas de variables ambientales (n=11; Fig. 35), sin embargo, no se obtuvieron valores significativos. En el Anexo VIII se muestran las gráficas resultantes donde se observa que, la línea de la tasa de omisión, se ubicó por debajo de la línea de omisión los valores del área bajo la curva, siendo mayores a 0.5, lo cual indica que los modelos tienen un comporta-

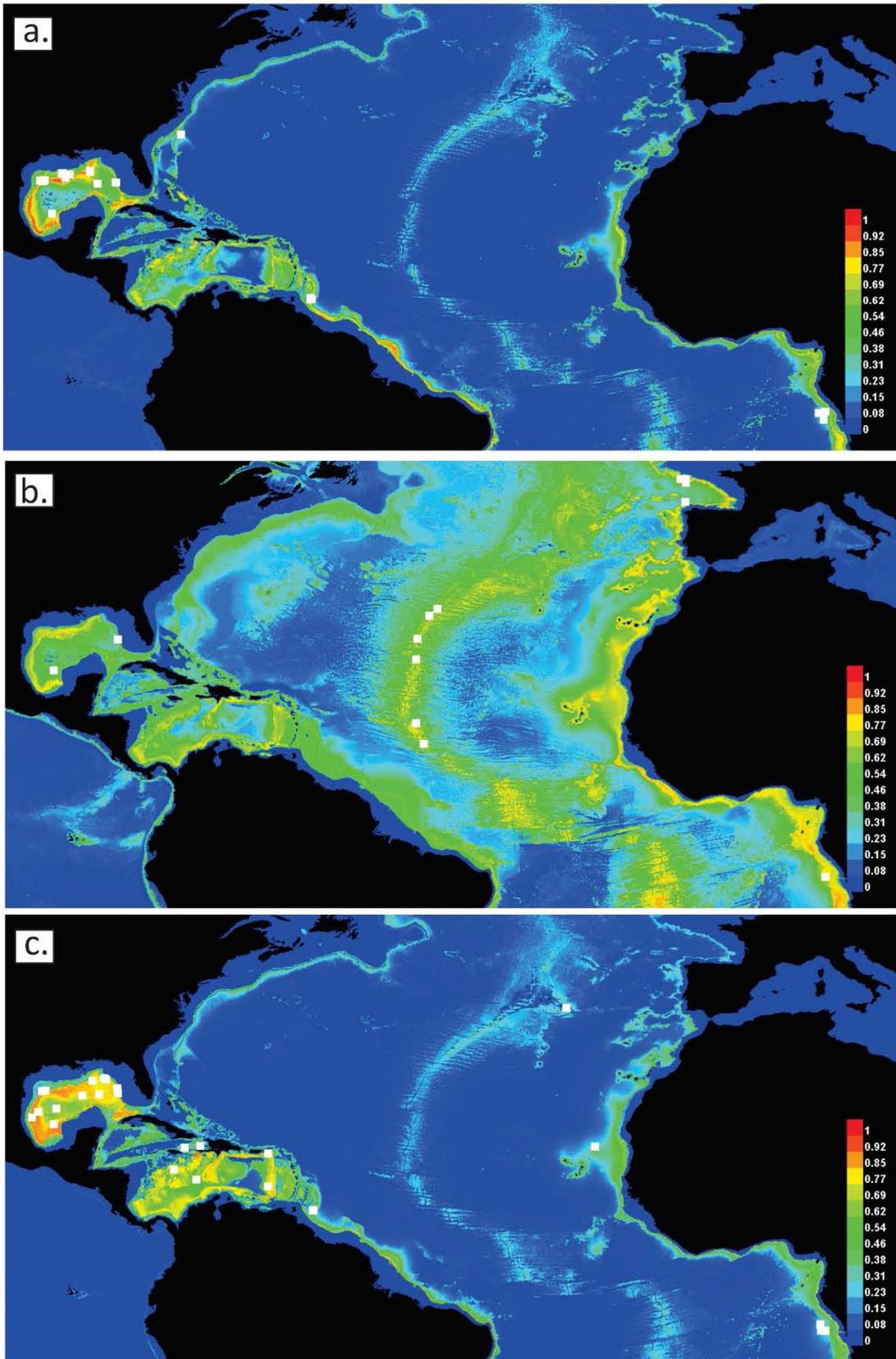


Figura 35. Hipótesis de nicho ecológico en el espacio geográfico con las variables ambientales de todas las capas, para: a. *Alvinocaris muricola*, b. *Munidopsis exuta* y c. *M. geyeri*.

miento de tipo “artificio-alteración” de las estadísticas de las AUC. Sin embargo, en las gráficas de la curva operada por el receptor (ROC, por sus siglas en inglés) junto con el área bajo la curva (AUC, por sus siglas en inglés) ROC, se obtuvo en los tres casos la curva por encima de la línea de predicción al azar, lo cual indica que el modelo se desempeña mejor de lo que haría un modelo aleatorio.

Con los análisis de contribución de variables, así como de la medición de importancia de la variable (por *jackknife*: pliegue), se eligieron aquellas con el mayor porcentaje. En el Anexo VIII se muestran los resultados obtenidos para cada especie. Es importante mencionar que, en los tres casos, la mitad o más de las variables no obtuvieron una ganancia, de la prueba de muestra, considerable, es decir que las variables no son (por si mismas) útiles para estimar la distribución de las especies (Fig. 36). Las variables ambientales de batimetría, temperatura y contenido de silicatos fueron constantes con una ganancia mayor, lo cual permite un ajuste razonablemente bueno a los datos de entrenamiento, y variables que predicen de manera más efectiva la distribución de los datos.

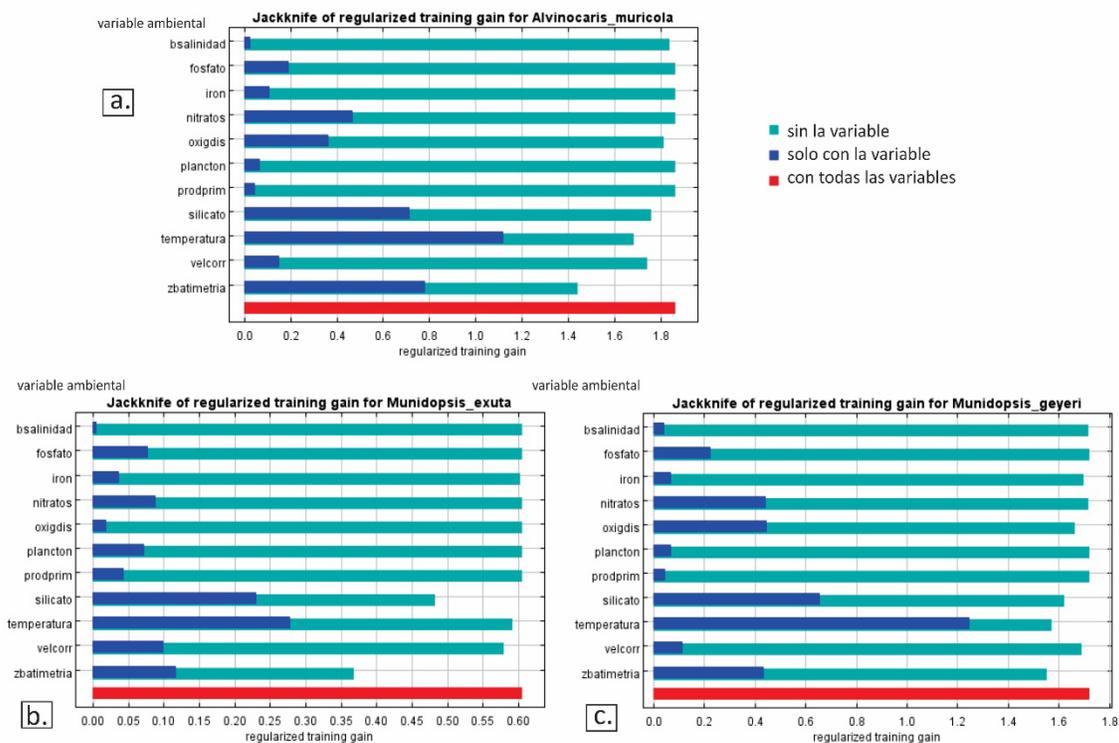


Figura 36. Importancia de variables por el método de *jackknife* (pliegue): a. para *Alvinocaris muricola*, b. para *Munidopsis exuta*, c. para *M. geyeri*.

Además de las variables ambientales en común para las tres especies, para *A. muricola*, las variables de oxígeno disuelto y nitratos se consideraron para el nuevo análisis, en el caso de *Munidopsis exuta*, se incorporó la velocidad de corriente, mientras que para *M. geyeri* las variables de oxígeno disuelto, nitratos, y hierro. En la Figura 37 se muestran los mapas que representan las condiciones óptimas para el asentamiento de organismos de las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*. Los resultados no resultaron en diferencias significativas (Anexo VIII), de forma similar al primer resultado que contiene la información de todas las capas ambientales. No se observaron áreas rojas en el mapa modelado, las cuales se traducen en sitios con una mayor probabilidad de asentamiento de las especies. Sin embargo, cabe destacar que aquellas áreas con color amarillo-naranja tienen un porcentaje mayor a 70%. Se observa que las áreas amarillo-verdes son recurrentes en la zona de talud continental y pie de talud (Fig. 37).

En este sentido, se observó que estas áreas de condiciones óptimas (con bajo porcentaje de probabilidad), se incrementaron en particular en el Golfo de México, Mar Caribe y en el sector del Atlántico noreste. Esto fue más evidente para el resultado de *M. exuta*, en donde se observa claramente la sobre-proyección de esta última región (Fig. 37b). En el caso de *A. muricola* y *M. exuta* se registraron áreas con tonalidad verde en el Golfo de San Lorenzo en Canadá, así como pequeñas áreas en amarillo (algunos puntos en naranja) en el área ecuatorial del Atlántico este, frente al Congo, donde se observa una ligera continuidad del Golfo de Guinea con la región sur de la Cordillera Mesoatlántica (más evidente en *M. exuta*). También para las tres especies se observaron regiones en coloración verde hacia el norte y sur de la cordillera mesoatlántica.

Para el caso de las especies *A. muricola* y *M. geyeri*, las proyecciones son similares, con áreas compartidas en la zona batial-abisal, por debajo del talud continental en los márgenes del Atlántico, así como con leves indicaciones (entre 23 a 54%) que denotan zonas de elevaciones marinas, en particular en la región del Atlántico norte en ambos sectores (Fig. 37a y c). También en ambas especies, se observaron áreas extensas en color naranja hacia la región oeste del Golfo

de México, así como en la región de la cuenca Grenada (Mar Caribe), mientras que, para el sector del Atlántico este, fue mucho menor la extensión proyectada.

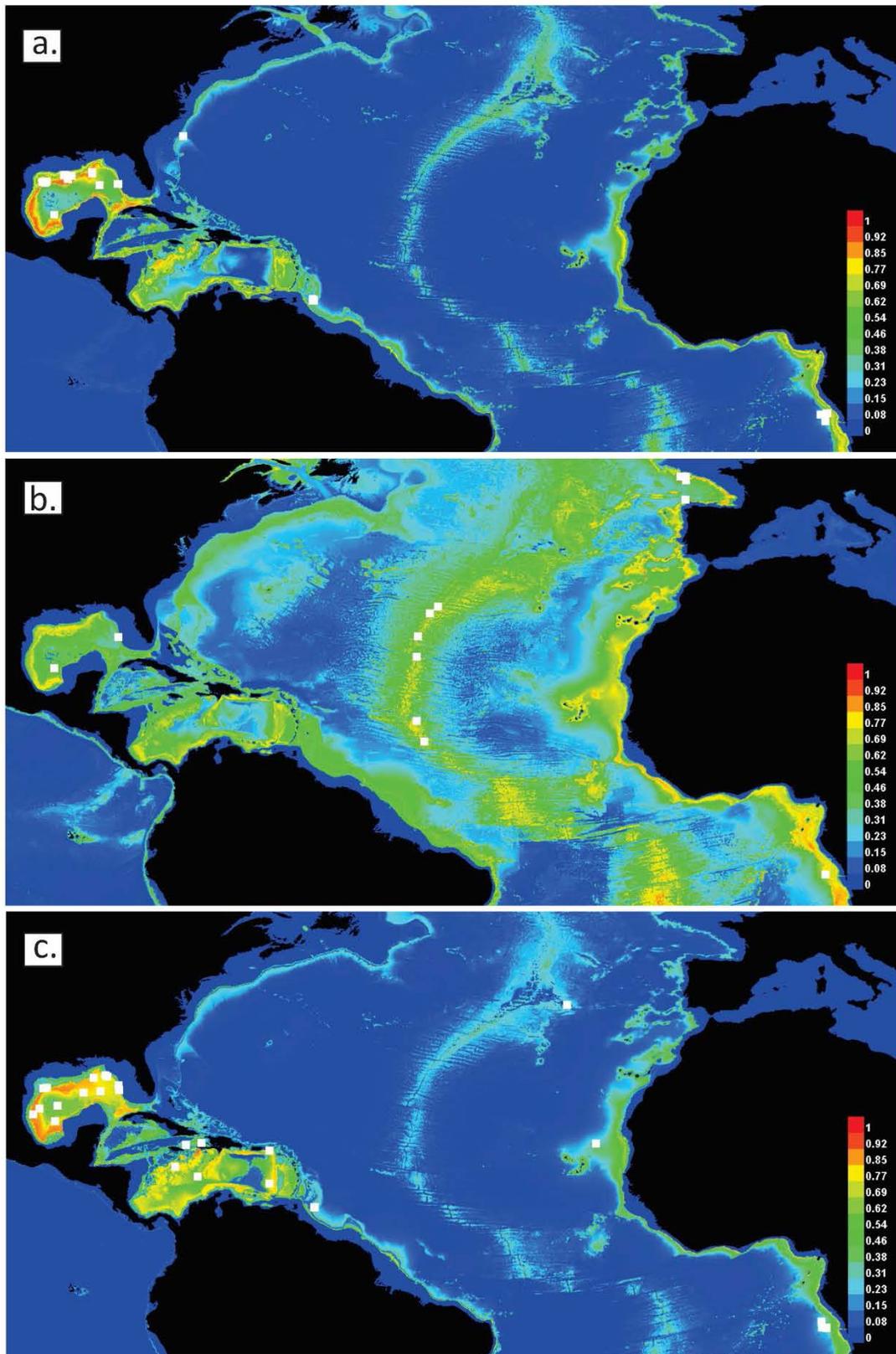


Figura 37. Hipótesis de nicho ecológico en el espacio geográfico con las variables ambientales elegidas, para: a. *Alvinocaris muricola*, b. *Munidopsis exuta* y c. *M. geyeri*.

6. Discusión

6.1. Características de los ecosistemas donde se registran las poblaciones de *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*

Las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri* descritas aproximadamente hace 40 años (Williams, 1988, y Pequegnat y Pequegnat, 1970, respectivamente), se han identificado a lo largo del Atlántico, en particular en la región denominada Cinturón Ecuatorial Atlántico (CEA). Sin embargo, el número de registros se encuentra restringido a menos de 30 sitios para las tres especies, aun cuando algunas de estas presencias se tratan de observaciones a partir de video o fotografías de los fondos marinos (Tabla 12 y 13), lo cual contribuye sustancialmente al conocimiento de estas. Como resultado del censo de la vida marina, y en particular el censo de ecosistemas basados en quimiosíntesis (CheSS; Ramirez-Llodra y Baker, 2006), se reconoció al CEA como una región prioritaria para el entendimiento de la biogeografía de los fondos abisales (Desbruyères et al., 2006; German et al., 2011).

La primera etapa de este estudio se enfrentó a un panorama en el que las características para comparar sitios fueron escasas y con ello se dificultó la preparación de datos para la realización de la hipótesis de nicho ecológico, debido a que hay un número mínimo de datos que permitan un análisis de prueba para comparar. En los últimos 20 años, el estudio de esta región ha permitido el reconocimiento de nuevos sitios de infiltraciones frías que incluyen hundimientos de vertebrados con una visión general de su ecología (e. g. Amon et al., 2017; Pereira et al., 2017; Sahling et al., 2016), así como estudios que incluyen un conocimiento integral de los componentes del ecosistema y su temporalidad. Ejemplo de ello son sitios de infiltraciones frías en el norte del Golfo de México (e.g. *Alaminos canyon*, *Atwater valley*, *el Escarpe de Florida*; Cordes et al., 2007; Lessard-Pilon et al., 2010), así como para el sitio Regab en el Golfo de Guinea (Olu et al., 2010, 2009) y Chapopote (Raggi et al., 2012; Rubin-Blum et al., 2017; Wegener et al., 2020, este estudio). Dada la dimensión del área del CEA, esta región continúa siendo prioritaria para su exploración, en particular para sitios como fracturas y fallas transformantes aledañas en la Cordillera Mesoatlántica (CMA). Sahling y colaboradores (2008) registraron sitios de infiltraciones frías tipo pockmark en el área entre el margen de África frente al Congo en las proximidades del

sitio Regab el cual ha sido ampliamente estudiado (*Black Hole*, *Worm Hole* e *Hydrate Hole*, este último en Fig. 19).

5.2. Hipótesis de nicho ecológico para *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*

La metodología del modelado de la distribución geográfica o hipótesis de nicho ecológico en el espacio geográfico se ha reconocido erróneamente como una metodología de predicción de distribución. El modelado de nicho ecológico representa una hipótesis del nicho en un espacio geográfico: la proyección de características ideales para la especie, es decir, el nicho fundamental o general de la especie (Chase y Leibold, 2003; Hutchinson, 1957). Así, en este estudio se obtuvo una visión general de los nichos generales de las especies con las limitaciones de capas ambientales del fondo marino, lo cual sustenta la prioridad en la exploración en especial de la región del Cinturón Ecuatorial Atlántico (CEA).

Como se ha mencionado, la especie *Alvinocaris muricola* es considerada eurigráfica y endémica de infiltraciones frías (Carney, 1994, este estudio). Y parece seguir un patrón similar al de los mejillones de este tipo de ecosistemas, en donde los complejos de especies de *Bathymodiolus childressi* y *B. boomerang*, del Golfo de México, Golfo de Guinea y el Mar Caribe, presentan agrupaciones de individuos geográficamente aislados y definidos por un nivel de divergencia escaso. Por ejemplo, entre *B. childressi* del Golfo de México y *B. childressi* de Barbados y África, se ha registrado una diferencia genética de 0.005 (dada por 9 transiciones y una transversión de secuencia de COI). Esto sugeriría que las especies de infiltraciones frías a ambos límites del océano Atlántico (*B. childressi* y *B. boomerang*) se encuentran aisladas, y que la especie *B. azoricus* de las ventilas hidrotermales de la CMA, es su grupo hermano (Olu-Le Roy et al., 2007).

Sin embargo, dos registros relativamente recientes pueden dar un giro a esta idea y reflejar que mientras más exploración se realice en esta región, mejor será nuestra comprensión de la amplia distribución geográfica de las especies endémicas en ecosistemas basados en quimiosíntesis y su conectividad potencial a través del océano Atlántico. Estos registros de *Alvinocaris muricola* corresponden a la infiltración fría tipo pockmark *Hydrate Hole* en el Golfo de Guinea (OBIS, 2019;

Sahling et al., 2008), y en un hundimiento de ballena (Pereira et al., 2017). En el primer caso, la infiltración se encuentra relativamente cerca de la infiltración fría Regab (también tipo *pockmark*), mientras que el segundo registro se encuentra frente a Brasil (sin dato exacto de su ubicación; Pereira et al., 2017), el cual corresponde a un ecosistema formado por un vertebrado y con una fuente de metano y ácido sulfhídrico de temporalidad contrastante a la de los sitios de emanación de metano del subsuelo. Esto sustenta el resultado obtenido en la hipótesis de nicho ecológico para *A. muricola*, donde la zona fuera de la costa de Brasil presenta ciertas áreas proyectadas en colores amarillo-naranja, así como el ligero continuo hacia el valle de apertura (CMA), con colores verdes-amarillos (probabilidad de más del 50%; Fig. 37a).

Otro dato es el registro no confirmado de *A. muricola* en Logatchev (CMA como comunicación personal de A. Gebruk y A. Vereshchaka en Shank et al., 1999), así como el de la observación de un camarón carideo con morfología del género *Alvinocaris* observado en el hundimiento artificial de madera a 300 m del mismo sitio Logatchev (CMA como comunicación personal de S. Hourdes en Teixeira y colaboradores en 2013). En este punto cabe mencionar la situación de probable sinonimia de *A. muricola* con *A. markensis*, especie registrada en diferentes sitios de la CMA (ver en Capítulo 2 de este estudio). Como se sugirió anteriormente, es necesario un análisis morfológico y molecular para los mismos individuos de las especies.

La reciente descripción de la larva zoea I de *A. muricola* (Hernández-Ávila et al., 2015) sustenta la capacidad de la especie para trasportarse por medio de las corrientes, con una estrategia combinada de larva lecitotrófica en sus primeras etapas, siguiendo un periodo de alimentación (planctotrófico) durante el desarrollo larvario. Esta permanencia en el plancton y potencial transporte se ha sustentado en otras especies de alvinocáridos obteniendo post-larvas a más de 100 km de distancia de su ecosistema (Dixon et al., 1998; Herring, 1998; Herring y Dixon, 1998), así como en las larvas de la especie *Alvinocaris longirostris* que sobrevivieron 74 días en condiciones atmosféricas normales (de laboratorio) a 4°C (Hernández-Ávila et al., 2015).

En particular, cabe destacar que muchos eventos de especiación parecen ser recientes, sugiriendo una historia de colonización del Atlántico que probablemente ocurrió durante la emergencia del istmo de Panamá en el Cenozoico, reforzando la circulación transversal entre el Atlántico oeste y este, promoviendo la migración y una posterior diversificación concomitante. En este sentido, se ha registrado que la evolución en genes mitocondriales, en términos de velocidades de sustitución de aminoácidos, es lenta en organismos asociados a infiltraciones frías (Mcmullin et al., 2003).

En cuanto a los galatéidos *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*, reconocidos como especies eurigráficas y colonizadoras de ecosistemas con alta concentración de materia orgánica, al igual que la fauna visitante de los mismos ecosistemas, posiblemente reflejen un caso de punto de conexión en un ambiente de ventilas hidrotermales. La especie *M. geyeri* se ha registrado en infiltraciones frías, hundimientos de madera, así como en ambientes sin influencia quimiosintética, y potencialmente puede ser encontrada en las ventilas hidrotermales de la CMA, mientras que la especie *M. exuta* al igual que las especies *M. acutispina* y *M. crassa* se han registrado tanto en sitios de infiltraciones frías como en sitios de ventilas hidrotermales (Martin y Haney, 2005, el presente estudio). Estos ecosistemas, en general considerados como sitios con alta concentración de materia orgánica, representarían “trampolines” o “peldaños” en la distribución de las especies, lo cual refleja el amplio espectro de tolerancia a condiciones fisicoquímicas de estos organismos.

El resultado del modelado de nicho ecológico, para las especies de glatheidos, mostró que la temperatura y los silicatos son variables que influyen en los sitios potenciales de asentamiento de las especies. Como se ha mencionado, este grupo taxonómico tiene tolerancia a las condiciones fisicoquímicas contrastantes entre ecosistemas. Esto se sustentó ya que la proyección incluyó zonas como el Golfo de San Lorenzo en Canadá, donde se registraron probabilidades alrededor del 50% para su asentamiento. En este sentido, la cuenca es poco profunda, sin embargo, presenta una descarga considerable de sedimentos proveniente del río Ontario. Esto podría vincularse al hecho de que los silicatos marinos tienen una fuente generalmente continental ("sílica litogénica"; Sarmiento y Gruber, 2006), concordando con sitios

con alta concentración de materia orgánica, de forma similar con las variables de nitratos y hierro. La proyección en ambas especies con áreas definidas para la región del Atlántico este, se puede asociar al registro de *M. exuta* en las islas Azores y bahía de Vizcaya, esta última también considerada como Golfo de Vizcaya y en el que desembocan varios ríos (e.g. Bidasoda, Bilbao, Nalón y La Nivelles).

Cabe destacar que las especies *M. geyeri* y *A. muricola* mostraron un patrón similar en la proyección de la hipótesis de nicho ecológico en comparación con la especie *M. exuta*, reflejando que ésta última tiene registros en sitios de las ventilas hidrotermales de la CMA. Esta distribución sustenta la ligera continuidad entre las infiltraciones frías del Golfo de Guinea con la región sur de la Cordillera Mesoatlántica, en donde se registraron pequeñas áreas con tonalidad naranja (más del 80% de probabilidad).

En este estudio se logró identificar las áreas de proyección de características ideales para el asentamiento de cada especie, las cuales se vinculan particularmente a los márgenes continentales batiales-abisales, cuyas características incluyen una alta concentración de materia orgánica, así como ligeramente a los sitios aledaños a los valles de apertura de la CMA. Los nuevos datos biológicos, ecológicos y registros de las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*, amplían el conocimiento geográfico de estas y sustentan una distribución anfiatlántica como un ejemplo de metapoblación (Vrijenhoek, 1997), y con una posible conectividad que puede atribuirse a la dispersión de larvas lecitotróficas (y con combinación de larva planctotrófica en *A. muricola*), asociadas a sitios que funcionen como “trampolines” o “peldaños” (Kimura y Weiss, 1964) a lo largo del océano Atlántico y en particular para la región del Cinturón Ecuatorial Atlántico.

La confirmación de la conectividad a lo largo del Atlántico y en particular en el CEA, así como su comprensión completa, se sustentará con la futura exploración de sitios intermedios a lo largo del Atlántico, tal como en zonas de fracturas y fallas transformantes, los análisis de taxonomía y genómica para los mismos individuos, así como los aspectos de historia de vida de las especies,

en particular la retención de larvas por la hidrodinámica local, el decremento de su dispersión por mortalidad y la habilidad de dispersión (Cordes et al., 2010a, 2010b; Cowen et al., 2000; Coykendall et al., 2017; Hilário et al., 2015; Olu et al., 2010; Ramirez-Llodra y Segonzac, 2006; Teixeira et al., 2013; Vereshchaka et al., 2015).

7. Conclusiones

1. Actualmente, las características fisicoquímicas, de los sitios de infiltraciones frías, se encuentra en desarrollo, lo cual limitó la comparación de estos ecosistemas a lo largo del Atlántico y en particular para el Cinturón Ecuatorial Atlántico. Esta región continúa siendo prioritaria para su exploración, en particular para sitios como fracturas y fallas transformantes aledañas en la Cordillera Mesoatlántica (CMA).

2. Con la información ambiental disponible fue factible realizar la hipótesis de nicho ecológico a partir del modelado de distribución geográfica en base a la máxima entropía, para las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*. Reconociendo así la ubicación de las áreas de proyección con características ideales para el asentamiento de cada especie. En particular, las áreas de proyección para el asentamiento de los organismos se vinculan ligeramente a los sitios aledaños a los valles de apertura de la CMA, así como a los márgenes continentales batiales-abisales, cuyas características incluyen una alta concentración de materia orgánica.

3. Las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*, son especies eurigráficas con distribución anfiatlántica como metapoblación, lo que refleja un potencial patrón de colonización a salto de mata que permiten colonizar diferentes ecosistemas a lo largo del fondo abisal Atlántico.

4. La biología de las especies con un desarrollo por larvas lecitotróficas, y en particular planctotrófica posterior en *A. muricola*, sugiere un transporte pausado y en tiempo prolongado de generaciones de individuos, en contraste con una conexión en una sola generación de individuos.

8. Referencias (Formato: Deep-Sea Research Part II)

- Ahlfeld, T.E., 1977. A disparate seasonal study of reproduction of eight deep-sea megainvertebrate species from the NW Atlantic Ocean. Florida State University.
- Ahyong, S.T., 2014. Deep-sea squat lobsters of the *Munidopsis serricornis* complex in the indo-west pacific, with descriptions of six new species (Crustacea: Decapoda: Munidopsidae). Rec. Aust. Museum 66, 197–216. <https://doi.org/10.3853/j.2201-4349.66.2014.1630>
- Ahyong, S.T., Baba, K., Macpherson, E., Poore, G.C.B., 2010. A new classification of the Galatheaidea (Crustacea: Decapoda: Anomura). Zootaxa 2676, 57–68.
- Ahyong, S.T., Schnabel, K.E., Macpherson, E., 2011. Phylogeny and fossil record of marine squat lobsters, in: Poore, G.C.B., Ahyong, S.T., Taylor, J.H. (Eds.), The Biology of Squat Lobsters. CSIRO Publishing, Clayton, pp. 73–104.
- Alcock, A., 1901. A descriptive catalogue of the Indian deep-sea Crustacea Decapoda Macrura and Anomala in the Indian Museum. Being a revised account of the deep-sea species collected by the Royal Indian Marine Survey Ship Investigator. Trustees of the Indian Museum, Calcutta.
- Alcock, A., Anderson, A.R.S., 1894. Natural history notes from H.M. Indian marine survey steamer "Investigator," commander C.F. Oldham, R.N., commanding. Series II, No. 14. An account of a recent collection of deep sea Crustacea from the Bay of Bengal and Laccadive Sea. J. Asiat. Soc. Bengal (Natural Hist. 63, 141–185.
- Aloisi, G., Asjes, S., Bakker, K., Bakker, M., Charlou, J.L., De Lange, G., Donval, J.P., Fiala-Medioni, A., Foucher, J.P., Haanstra, R., Haese, R., Heijs, S., Henry, P., Huguen, C., Jelsma, B., De Lint, S., Van Der Maarel, M., Mascle, J., Muzet, S., Nobbe, G., Pancost, R., Pelle, H., Pierre, C., Polman, W., De Senerpont Domis, L., Sibuet, M., Van Wijk, T., Woodside, J., Zitter, T., 2000. Linking mediterranean brine pools and mud volcanism. Eos (Washington. DC). 81, 625–632. <https://doi.org/10.1029/EO081i051p00625-02>
- Ambler, J.W., 1980. Species of *Munidopsis* (Crustacea, Galatheaidea) occurring off Oregon and in adjacent waters. Fish. Bull. 78, 13–34.
- Amon, D.J., Gobin, J., Van Dover, C.L., Levin, L.A., Marsh, L., Raineault, N.A., 2017. Characterization of methane-seep communities in a deep-sea area designated for oil and natural gas exploitation off Trinidad and Tobago. Front. Mar. Sci. 4, 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00342>
- Aznar-Cormano, L., Brisset, J., Chan, T.Y., Corbari, L., Puillandre, N., Utge, J., Zbinden, M., Zuccon, D., Samadi, S., 2015. An improved taxonomic sampling is a necessary but not sufficient condition for resolving inter-families relationships in Caridean decapods. Genetica 143, 195–205. <https://doi.org/10.1007/s10709-014-9807-0>
- Baba, K., 2005. Deep-sea chirostylid and galatheid crustaceans (Decapoda: Anomura) from the Indo-Pacific, with a list of species, Galathea Report. The Danish Natural Science Research Council, Denmark.
- Baba, K., 1969. Four new genera with their representatives and six new species of the Galatheaidea in the collection of the Zoological Laboratory, Kyushu University, with redefinition of the genus *Galathea*. OHMU Occas. Pap. Zool. Lab. Fac. Agric. Kyushu Univ. 2, 1–32.
- Baba, K., Macpherson, E., Poore, G.C.B., Shane, T., Bermudez, A., Cabezas, P., Lin, C., Nizinski, M., Rodrigues, C., Schnabel, K.E., 2008. Catalogue of squat lobsters of the world (Crustacea: Decapoda: Anomura-families Chirostylidae, Galatheaidea and Kiwaidae). Zootaxa 1905, 1–220.
- Baba, K., Wicksten, M. 1997. *Janetogalatea*, a new genus of squat lobster, with redescription of its type species *Galathea californiensis* Benedict (Anomura: Galatheaidea). Crustacean Research 26, 38–46.
- Baba, K., Williams, A.B., 1998. New Galatheaidea (Crustacea, Decapoda, Anomura) from hydrothermal systems in the west Pacific ocean: Bismarck Archipelago and Okinawa trough. Zoosystema 20, 143–

- Baldrighi, E., Vanreusel, A., Zeppilli, D., Sandulli, R., Segonzac, M., 2018. Occurrence of *Chromadorita regabi* sp. nov. (Nematoda: Adenophorea), a nematode egg predator of *Alvinocaris muricola* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alvinocarididae) from a deep cold seep area of the Gulf of Guinea. *Eur. Zool. J.* 85, 300–312. <https://doi.org/10.1080/24750263.2018.1498926>
- Balsam, W.L., Beeson, J.P., 2003. Sea-floor sediment distribution in the Gulf of Mexico. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 50, 1421–1444. <https://doi.org/10.1016/J.DSR.2003.06.001>
- Barry, J.P., Greene, H.G., Orange, D.L., Baxter, C.H., Robison, B.H., Kochevar, R.E., Nybakken, J.W., Reed, D.L., McHugh, C.M., 1996. Biologic and geologic characteristics of cold seeps in Monterey Bay, California. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 43, 1739–1755. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(96\)00075-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(96)00075-1)
- Becker, E.L., Cordes, E.E., Macko, S.A., Lee, R.W., Fisher, C.R., 2013. Using stable isotope compositions of animal tissues to infer trophic interactions in Gulf of Mexico lower slope seep communities. *PLoS One* 8, e74459. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074459>
- Benedict, J.E., 1902. Descriptions of a new genus and forty-six new species of crustaceans of the Family Galatheidæ, with a list of the know marine species. *Proc. U. S. Natl. Museum* 17, 243–334.
- Bergquist, D.C., Ward, T., Cordes, E.E., McNelis, T., Howlett, S., Kosoff, R., Hourdez, S., Carney, R., Fisher, C.R., 2003. Community structure of vestimentiferan-generated habitat islands from Gulf of Mexico cold seeps. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 289, 197–222. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(03\)00046-7](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(03)00046-7)
- Bode, A., Álvarez-Ossorio, M.T., Carrera, P., Lorenzo, J., 2004. Reconstruction of trophic pathways between plankton and the North Iberian sardine (*Sardina pilchardus*) using stable isotopes. *Sci. Mar.* 68, 165–178. <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68n1165>
- Bohrmann, G., Spiess, V., Böckel, B., Boetius, A., Boles, M., Brüning, M., Buhmann, S., Cruz Melo, C., Dalthorp-Moorhouse, M., Dehning, K., Ding, F., Escobar-Briones, E., Enneking, K., Felden, J., Fekete, N., Freidank, T., Gassner, A., Gaytan, A., Geersen, J., Hinrichs, K.-U., Hohnberg, J., Kasten, S., Keil, H., Klar, S., Klauke, I., Kuhlmann, J., MacDonald, I., Meinecke, G., Mortera, C., Naehr, T., Nowald, N., Ott, C., Pacheco Muñoz, J., Pelaez, J.R., Ratmeyer, V., Renken, J., Reuter, M., Sackmann, V., Sahling, H., Schubotz, F., Schewe, F., Stephan, S., Thal, J., Trampe, A., Truscheit, A., Viehweger, M., Wilhelm, T., Wegner, G., Wenzhöfer, F., Zabel, M., 2008. Report and preliminary results of R/V Meteor Cruise M67/2a and 2b, Balboa - Tampico - Bridgetown. *Berichte, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, Bremen.*
- Bracken, H.D., De Grave, S., Felder, D.L., 2009. Phylogeny of the Infraorder Caridea Based on Mitochondrial and Nuclear Genes (Crustacea, in: Martin, J.W., Crandall, K.A., Felder, D.L. (Eds.), *Decapod Crustacean Phylogenetics*. Taylor and Francis/CRC Press, Boca Raton, pp. 274–298. <https://doi.org/10.1201/9781420092592-c14>
- Brooks, J.M., Kennicutt, M.C., Fisher, C.R., Macko, S.A., Cole, K., Childress, J.J., Bidigare, R.R., Vetter, R.D., 1987. Deep-sea hydrocarbon seep communities: evidence for energy and nutritional carbon sources. *Science* (80-.). 238, 1138–1142. <https://doi.org/10.1126/science.238.4830.1138>
- Brüning, M., Sahling, H., MacDonald, I.R., Ding, F., Bohrmann, G., 2010. Origin, distribution, and alteration of asphalts at Chapopote Knoll, Southern Gulf of Mexico. *Mar. Pet. Geol.* 27, 1093–1106. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2009.09.005>
- Brusca, R.C., Brusca, G.J., 2002. *Invertebrates*, 2a ed. SINAUER, Sunderland, Massachusetts.
- Canet, C., Prol-Ledesma, R.M., Escobar-Briones, E., Mortera-Gutiérrez, C., Lozano-Santa Cruz, R., Linares, C., Cienfuegos, E., Morales-Puente, P., 2006. Mineralogical and geochemical characterization of hydrocarbon seep sediments from the Gulf of Mexico. *Mar. Pet. Geol.* 23, 605–619. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2006.05.002>
- Carey, S., Ballard, R., Bell, K.L.C., Bell, R.J., Connally, P., Dondin, F., Fuller, S., Gobin, J., Miloslavich, P., Phillips, B., Roman, C., Seibel, B., Siu, N., Smart, C., 2014. Cold seeps associated with a submarine

- debris avalanche deposit at Kick'em Jenny volcano, Grenada (Lesser Antilles). *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 93, 156–160. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.08.002>
- Carney, R.S., 1994. Consideration of the oasis analogy for chemosynthetic communities at Gulf of Mexico hydrocarbon vents. *Geo-Marine Lett.* 14, 149–159. <https://doi.org/10.1007/BF01203726>
- Chace, F.A., 1940. The ATLANTIS expedition to the West Indies in 1938 and 1939 under the joint auspices of the University of Havana and Harvard University, *Contributi.* ed. Woods Hole Oceanography Institute, Massachusetts.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches.* University of Chicago Press, Chicago.
- Chen, C.-L., Goy, J.W., Bracken-Grissom, H.D., Felder, D.L., Tsang, L.M., Chan, T.-Y., 2016. Phylogeny of Stenopodidea (Crustacea: Decapoda) shrimps inferred from nuclear and mitochondrial genes reveals non-monophyly of the families Spongicolidae and Stenopodidae and most of their composite genera. *Invertebr. Syst.* 30, 479. <https://doi.org/10.1071/IS16024>
- Chevaldonne, P., Olu, K., 1996. Occurrence of anomuran crabs (Crustacea : Decapoda) in hydro thermal vent and cold-seep communities: a review. *Proc. Biol. Soc. Washingtonological Soc. Washingt.* 109, 286–298.
- CONACyT, 1982. *Ciencia y Tecnología para el aprovechamiento de los recursos marinos (situación actual, problemática y políticas indicativas).* Centro Cultural Universitario C.U., Mexico.
- Conway, N., Kennicut, M., Van Dover, C., 1994. Stable isotopes in the study of marine chemosynthetic-based ecosystems, in: Lajtha, K., Michener, R. (Eds.), *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science.* Blackwell Science Ltd, pp. 138–157.
- Cordes, E.E., Becker, E.L., Hourdez, S., Fisher, C.R., 2010a. Influence of foundation species, depth, and location on diversity and community composition at Gulf of Mexico lower-slope cold seeps. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 57, 1870–1881. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.05.010>
- Cordes, E.E., Bergquist, D.C., Predmore, B.L., Jones, C., Deines, P., Telesnicki, G., Fisher, C.R., 2006. Alternate unstable states: convergent paths of succession in hydrocarbon-seep tubeworm-associated communities. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 339, 159–176. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.07.017>
- Cordes, E.E., Carney, S.L., Hourdez, S., Carney, R.S., Brooks, J.M., Fisher, C.R., 2007. Cold seeps of the deep Gulf of Mexico: community structure and biogeographic comparisons to Atlantic Equatorial Belt seep communities. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 54, 637–653. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.01.001>
- Cordes, E.E., Cunha, M.R., Galéron, J., Mora, C., Olu-Le Roy, K., Sibuet, M., Van Gaevel, S., Vanreusel, A., Levin, L.A., 2010b. The influence of geological, geochemical, and biogenic habitat heterogeneity on seep biodiversity. *Mar. Ecol.* 31, 51–65. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2009.00334.x>
- Cordes, E.E., Hourdez, S., Predmore, B.L., Redding, M.L., Fisher, C.R., 2005. Succession of hydrocarbon seep communities associated with the long-lived foundation species *Lamellibrachia luymesii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 305, 17–29.
- Cordes, E.E., Hourdez, S., Roberts, H., 2010c. Unusual habitats and organisms associated with the cold seeps of the Gulf of Mexico, in: *The Vent and Seep Biota.* Springer Science+Business Media B.V., pp. 315–331. <https://doi.org/10.1007/978-90-481-9572-5>
- Corselli, C., Basso, D., 1996. First evidence of benthic communities based on chemosynthesis on the Napoli mud volcano (eastern Mediterranean). *Mar. Geol.* 132, 227–239. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(95\)00163-8](https://doi.org/10.1016/0025-3227(95)00163-8)
- Cowen, R.K., Lwiza, K.M.M., Sponaugle, S., Paris, C.B., Olson, D.B., 2000. Connectivity of marine populations: open or closed? *Science* (80-.). 287, 857–859. <https://doi.org/10.1126/science.287.5454.857>
- Coykendall, D.K., Nizinski, M.S., Morrison, C.L., 2017. A phylogenetic perspective on diversity of

- Galatheoidea (*Munida*, *Munidopsis*) from cold-water coral and cold seep communities in the western north Atlantic Ocean. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 137, 258–272. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2016.08.014>
- Creasey, S., Rogers, A., Tyler, P., Gage, J., Jollivet, D., 2000. Genetic and morphometric comparisons of squat lobster, *Munidopsis scobina* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) populations, with notes on the phylogeny of the genus *Munidopsis*. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 47, 87–118. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(99\)00098-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(99)00098-3)
- Cubelio, S.S., Tsuchida, S., Watanabe, S., 2008. New species of *Munidopsis* (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from hydrothermal vent areas of Indian and Pacific oceans. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 88, 111–117. <https://doi.org/10.1017/S0025315408000180>
- Davis, R.A., 2017. Sediments of the Gulf of Mexico, in: *Habitats and Biota of the Gulf of Mexico: Before the Deepwater Horizon Oil Spill*. Springer New York, New York, NY, pp. 165–215. https://doi.org/10.1007/978-1-4939-3447-8_3
- De Grave, S., Fransen, C., H.J.M., 2011. Carideorum catalogus: the recent species of the Dendrobranchiate, Stenopodidean, Procarididean and caridean shrimps (Crustacea: Decapoda). *Zool. Meded.* 85, 195–589.
- de Lanza Espino, G., Gómez Rojas, J.C., 2004. Physical and chemical characteristics of the Gulf of Mexico, in: *Caso, M., Pisanty, I., Ezcurra, E. (Eds.), Environmental Analysis of the Gulf of Mexico*. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Mexico, pp. 41–61. <https://doi.org/10.1533/9781845693398.10>
- de Saint Laurent, M., 1985. Remarques sur la distribution des Crustacés Décapodes, in: *Laubier, L., Monniot, C. (Eds.), Peuplements Profonds Du Golfe de Gascogne Campagnes Biogas*. Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Plouzane, pp. 469–478.
- Demopoulos, A.W.J., Gualtieri, D., Kovacs, K., 2010. Food-web structure of seep sediment macrobenthos from the Gulf of Mexico. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 57, 1972–1981. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.05.011>
- Deniro, M.J., Epstein, S., 1978. Carbon isotopic evidence for different feeding patterns in two hyrax species occupying the same habitat. *Science* (80-.). 201, 906–908. <https://doi.org/10.1126/science.201.4359.906>
- Desbruyères, D., Hashimoto, J., Fabri, M.C., 2006. Composition and biogeography of hydrothermal vent communities in western pacific back-arc basins. *Geophys. Monogr. Ser.* 166, 215–234. <https://doi.org/10.1029/166GM11>
- Díaz AGuilár, C., 2001. Patrón de distribución de la riqueza taxonómica, densidad y biomasa de la meiofauna en un gradiente batométrico del sector occidental del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Dixon, D.R., Dixon, L.R.J., Pond, D.W., 1998. Recent advances in our understanding of the life history of bresiliid vent shrimps on the MAR. *Cah. Biol. Mar.* 39, 383–386.
- Dong, D., Xu, P., Li, X.Z., Wang, C., 2019. *Munidopsis* species (Crustacea: Decapoda: Munidopsidae) from carcass falls in Weijia Guyot, west Pacific, with recognition of a new species based on integrative taxonomy. *PeerJ* 7, 1–20. <https://doi.org/10.7717/peerj.8089>
- Duperron, S., Nadalig, T., Caprais, J.-C., Sibuet, M., Fiala-Médioni, A., Amann, R., Dubilier, N., 2005. Dual symbiosis in a *Bathymodiolus* sp. mussel from a methane seep on the Gabon Continental Margin (Southeast Atlantic): 16S rRNA phylogeny and distribution of the symbionts in gills. *Appl. Environ. Microbiol.* 71, 1694–1700. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.4.1694-1700.2005>
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, T.A., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E., 2006. Novel methods improve

- prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography (Cop.)*. 29, 129–151.
- Escobar-Briones, E., García-Villalobos, F.J., 2009. Distribution of total organic carbon and total nitrogen in deep-sea sediments from the southwestern Gulf of Mexico. *Bol. la Soc. Geol. Mex.* 61, 73–86. <https://doi.org/10.18268/BSGM2009v61n1a7>
- Escobar-Briones, E., Gaytán-Caballero, A., 2008. Biology, in: Bohrmann, G., Spiess, V., Böckel, B., Boetius, A., Boles, M., Brüning, M., Buhmann, S., Cruz Melo, C., Dalthorp-Moorhouse, M., Dehning, K., Ding, F., Escobar-Briones, E., Enneking, K., Felden, J., Fekete, N., Freidank, T., Gassner, A., Gaytan, A., Geersen, J., Hinrichs, K.-U., Hohnberg, J., Kasten, S., Keil, H., Klar, S., Klauke, I., Kuhlmann, J., MacDonald, I., Meinecke, G., Mortera, C., Naehr, T., Nowald, N., Ott, C., Pacheco Muñoz, J., Pelaez, J.R., Ratmeyer, V., Renken, J., Reuter, M., Sackmann, V., Sahling, H., Schubotz, F., Schewe, F., Stephan, S., Thal, J., Trampe, A., Truscheit, A., Viehweger, M., Wilhelm, T., Wegner, G., Wenzhöfer, F., Zabel, M. (Eds.), Report and Preliminary Results of R/V Meteor Cruise M67/2a and 2b, Balboa-Tampico-Bridgetown, 15 March - 24 April, 2006. Fluid Seepage in the Gulf of Mexico. Universitat Brmen, MARUM, Bremen, pp. 100–110.
- Escobar-Briones, E., Morales, P., Cienfuegos, E., González, M., 2002. Carbon sources and trophic position of two abyssal species of Anomura, *Munidopsis alvisca* (Galatheidae) and *Neolithodes diomedae* (Lithodidae), in: Hendrickx, M.E. (Ed.), Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Ciudad de México, pp. 37–43.
- Escobar-Briones, E., Morales, P., Cienfuegos, E., M., G., 2002. Carbon sources and trophic position of two abyssal species of Anomura, *Munidopsis alvisca* (Galatheidae) and *Neolithodes diomedae* (Lithodidae), in: Hendrickx, M. (Ed.), Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans. Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico, pp. 37–43.
- Escobar-Briones, E., Tamez, S., 2006. Variación espacial de la densidad de crustáceos de la meiofauna en fondos con infiltraciones naturales de metano de la zona batial en la cuenca de San Clemente, Pacífico Oriental, in: Hendrickx, M.E. (Ed.), Contribuciones Al Estudio de Los Crustáceos Del Pacífico Este. ICML, UNAM, Ciudad de México, México, pp. 85–100.
- Escobar, E., López, M., Soto, L.A., Signoret, M., 1997. Densidad y biomasa de la meiofauna del talud continental superior en dos regiones del Golfo de México. *Ciencias Mar.* 23, 463–489. <https://doi.org/10.7773/cm.v23i4.823>
- Faxon, W., 1893. Reports on the dredging operations off the west coast of Central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U.S. Fish Commission Steamer "Albatross", during 1891. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 24, 149–220.
- Felder, D.L., Álvarez, F., Goy, J.W., Lemaitre, R., 2009. Decapoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico, with Comments on the Amphionidacea, in: Felder, D.L., Camp, D.K. (Eds.), Gulf of Mexico Origins, Waters, and Biota. Volume 1: Biodiversity. Texas A&M University Press, Yexas, pp. 1019–1104.
- Felder, D.L., Camp, D.K., Tunnell, J.W., 2009. An introduction to Gulf of Mexico biodiversity assessment, in: Felder, D.L., Camp, D.K. (Eds.), Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota. Texas A&M University Press, Texas USA, pp. 1–14.
- Felsenstein, J., 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the Bootstrap. *Evolution (N. Y.)*. 39, 783–791.
- Fink, J.H., Fletcher, R.C., 1978. Ropy pahoehoe: surface folding of a viscous fluid. *J. Volcanol. Geotherm. Res.* 4, 151–170.
- Fisher, C.R., 1995. Toward an appreciation of hydrothermal-vent animals: their environment, physiological ecology, and tissue stable isotope values, in: Mullineaux, L.S., Thomson, R.E., Zierenberg, R.A., Humphris, S.E. (Eds.), Seafloor Hydrothermal Systems. Blackwell Publishing Ltd, pp. 297–316. <https://doi.org/10.1029/GM091p0297>
- Fisher, C.R., Childress, J.J., Macko, S.A., Brooks, J.M., 1994. Nutritional interactions in Galapagos Rift

- hydrothermal vent communities: inferences from stable carbon and nitrogen isotope analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 103, 45–55.
- Fisher, C.R., Roberts, H., Cordes, E., Bernard, B., 2007. Cold seeps and associated communities of the Gulf of Mexico. *Oceanography* 20, 118–129.
- Folk, R.L., 1974. The petrology of sedimentary rocks. Hemphill Publishing Co., Austin, Texas.
- Fry, B., 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer, New York.
- Fry, B., Sherr, E.B., 1989. $\delta^{13}\text{C}$ Measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems, in: Rundel P.W., Ehleringer J.R., Nagy K.A. (Eds.), *Stable Isotopes in Ecological Research. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*. Springer, New York, NY, New York, pp. 196–229. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3498-2_12
- Fujikura, K., Kojima, S., Tamaki, K., Maki, Y., Hunt, J., Okutani, T., 1999. The deepest chemosynthesis-based community yet discovered from the hadal zone, 7326 m deep, in the Japan Trench. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 190, 17–26. <https://doi.org/10.3354/meps190017>
- Fujikura, K., Yamanaka, T., Sumida, P.Y.G., Bernardino, A.F., Pereira, O.S., Kanehara, T., Nagano, Y., Nakayama, C.R., Nobrega, M., Pellizari, V.H., Shigeno, S., Yoshida, T., Zhang, J., Kitazato, H., 2017. Discovery of asphalt seeps in the deep Southwest Atlantic off Brazil. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* in press. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.04.002>
- Gaytán-Caballero, A., 2009. *Munidopsis geyeri* Pequegnat & Pequegnat, 1970 asociado al volcán de asfalto (sur del Golfo de México) y su vinculación con las poblaciones del Atlántico. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gaytán-Caballero, A., Escobar-Briones, E., Sahling, H., MacDonald, I.R., 2017. Preliminary results on biodiversity of Campeche knolls, Mexico: high connectivity of species, in: Sievert, S., Mullineaux, L. (Eds.), *6th International Symposium on Chemosynthesis-Based Ecosystems*. Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, p. 13.
- German, C.R., Ramirez-Llodra, E., Baker, M.C., Tyler, P.A., 2011. Deep-water chemosynthetic ecosystem research during the Census of Marine Life decade and beyond: a proposed deep-ocean road map. *PLoS One* 6, e23259. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023259>
- Giere, O., 2009. *Introduction to Meiobenthology*, 2nd ed. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-68661-3_1
- Glover, A.G., Higgs, N., Horton, T., 2020. World Register of Deep-Sea species (WoRDSS) [WWW Document]. <https://doi.org/10.14284/352>
- Goffredi, S.K., Johnson, S., Tunnicliffe, V., Caress, D., Clague, D., Escobar, E., Lundsten, L., Paduan, J.B., Rouse, G., Salcedo, D.L., Soto, L.A., Spelz-Madero, R., Zierenberg, R., Vrijenhoek, R., 2017. Hydrothermal vent fields discovered in the southern Gulf of California clarify role of habitat in augmenting regional diversity. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 284, 20170817. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0817>
- González-Ocampo, M., Escobar-Briones, E., Morales-Puente, P., 2007. Composición y caracterización isotópica $\delta^{13}\text{C}$ de carbono orgánico particulado en aguas oceánicas del suroeste del Golfo de México, in: Hernández de la Torre, B., Gaxiola Castro, G. (Eds.), *Carbono En Ecosistemas Acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, Ciudad de México, México, pp. 75–100.
- Gore, R.H., 1983. Notes on rare species of *Munidopsis* (Anomura: Galatheidae) and *Ethusina* (Brachyura: Dorippidae) collected by the USNS Bartlett in the Venezuela Basin, Caribbean Sea. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 135, 200–217.
- Grassle, J.F., Sanders, H.L., Hessler, R.R., Rowe, G.T., McLellan, T., 1975. Pattern and zonation: a study of the bathyal megafauna using the research submersible Alvin. *Deep Sea Res. Oceanogr. Abstr.* 22, 457–481. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(75\)90020-0](https://doi.org/10.1016/0011-7471(75)90020-0)
- Gray, J., 1981. *The ecology of marine sediments: an introduction to the structure and function of benthic communities*. Cambridge University Press.

- Hall, T.A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp. Ser.* 41, 95–98.
- Hashimoto, J., Ohta, S., Tanaka, T., Hotta, H., Matsuzawa, S., Sakai, H., 1989. Deep-sea communities dominated by the giant clam, *Calyptogena soyoeae*, along the slope foot of Hatsushima Island, Sagami Bay, Central Japan. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 71, 179–192. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(89\)90037-0](https://doi.org/10.1016/0031-0182(89)90037-0)
- Haworth, A.H., 1825. A new binary arrangement of the macrurous Crustacea. *Philos. Mag. J.* 65, 183–184.
- Hecker, B., 1985. Fauna from a cold sulphur-seep in the Gulf of Mexico: Comparison with hydrothermal vent communities and evolutionary implications. *Bull. Biol. Soc. Washingt.* 6, 465–473.
- Hedrick, P.W., 2000. *Genetic of populations*, 2nd ed. Jones and Bartlett, Sudbury, Massachusetts, USA.
- Henderson, J.R., 1885. Diagnoses of new species of Galatheididae collected during the “Challenger” expedition. *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.* 5 16, 407–421.
- Hernández-Ávila, I., Cambon-Bonavita, M.-A., Pradillon, F., 2015. Morphology of first zoeal stage of four genera of alvinocaridid shrimps from hydrothermal vents and cold seeps: implications for ecology, larval biology and phylogeny. *PLoS One* 10, e0144657. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144657>
- Herring, P.J., 1998. North Atlantic midwater distribution of the juvenile stages of hydrothermal vent shrimps (Decapoda: Bresiliidae). *Cah. Biol. Mar.* 39, 387–390.
- Herring, P.J., Dixon, D.R., 1998. Extensive deep-sea dispersal of postlarval shrimp from a hydrothermal vent. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 45, 2105–2118. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(98\)00050-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(98)00050-8)
- Higgins, R.P., Thiel, H., 1988. *Introduction to the study of meiofauna*. Smithsonian Institution Press.
- Hilário, A., Metaxas, A., Gaudron, S.M., Howell, K.L., Mercier, A., Mestre, N.C., Ross, R.E., Thurnherr, A.M., Young, C., 2015. Estimating dispersal distance in the deep sea: challenges and applications to marine reserves. *Front. Mar. Sci.* 2, 1–14. <https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00006>
- Hovland, M., Macdonald, I.R., Rueslatten, H., Johnsen, H.K., Naehr, T., Bohrmann, G., 2005. Chapopote asphalt volcano may have been generated by supercritical water. *EOS, Trans. Am. Geophys. Union* 86, 402–397.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427. <https://doi.org/10.1101/sqb.1957.022.01.039>
- Infante Gil, S., Zarate de Lara, G.P., 1990. *Métodos estadísticos: un enfoque interdisciplinario*. Trillas, Ciudad de México, México.
- Jollivet, D., Faugeres, J.C., Griboulard, R., Desbruyers, D., Blanc, G., 1990. Composition and spatial organization of a cold seep community on the south Barbados accretionary prism: tectonic, geochemical and sedimentary context. *Prog. Oceanogr.* 24, 25–45. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(90\)90017-V](https://doi.org/10.1016/0079-6611(90)90017-V)
- Jones, D.O.B., Walls, A., Clare, M., Fiske, M.S., Weiland, R.J., O’Brien, R., Touzel, D.F., 2014. Asphalt mounds and associated biota on the Angolan margin. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 94, 124–136. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2014.08.010>
- Jones, J.W., Macpherson, E., 2007. Molecular phylogeny of the East Pacific squat lobsters of the genus *Munidopsis* (Decapoda: Galatheididae) with the descriptions of seven new species. *J. Crustac. Biol.* 27, 477–501.
- Jørgensen, B.B., Nelson, D.C., 2004. Sulfide oxidation in marine sediments: Geochemistry meets microbiology, in: *Special Paper of the Geological Society of America*. Geological Society of America, pp. 63–81. <https://doi.org/10.1130/0-8137-2379-5.63>
- Juniper, S.K., Sibuet, M., 1987. Cold seep benthic communities in Japan subduction zones: spatial organization, trophic strategies and evidence for temporal evolution. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40, 115–126. <https://doi.org/10.2307/24825706>

- Kazanidis, G., Henry, L.-A., Roberts, J.M., Witte, U.F.M., 2016. Biodiversity of Spongosorites coralliophaga (Stephens, 1915) on coral rubble at two contrasting cold-water coral reef settings. *Coral Reefs* 35, 193–208. <https://doi.org/10.1007/s00338-015-1355-2>
- Kemp, K.M., Jamieson, A.J., Bagley, P.M., McGrath, H., Bailey, D.M., Collins, M.A., Priede, I.G., 2006. Consumption of large bathyal food fall, a six month study in the NE Atlantic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 310, 65–76. <https://doi.org/10.3354/meps310065>
- Kennicutt, M.C., Burke, R.A., MacDonald, I.R., Brooks, J.M., Denoux, G.J., Macko, S.A., 1992. Stable isotope partitioning in seep and vent organisms: chemical and ecological significance. *Chem. Geol.* 101, 293–310. [https://doi.org/10.1016/0009-2541\(92\)90009-T](https://doi.org/10.1016/0009-2541(92)90009-T)
- Khripounoff, A., Vangriesheim, A., Crassous, P., Segonzac, M., Lafon, V., Warén, A., 2008. Temporal variation of currents, particulate flux and organism supply at two deep-sea hydrothermal fields of the Azores Triple Junction. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 55, 532–551. <https://doi.org/10.1016/J.DSR.2008.01.001>
- Kiel, S., 2016. A biogeographic network reveals evolutionary links between deep-sea hydrothermal vent and methane seep faunas. *Proc. R. Soc. B* 283, 1–9. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.2337>
- Kikuchi, T., Hashimoto, J., 2000. Two new caridean shrimps of the Family Alvinocarididae (Crustacea, Decapoda) from Hydrothermal field at the Minami-Ensei knoll in the Mid-Okinawa Trough, Japan. *Species Divers.* 5, 135–148.
- Kilgour, M.J., Shirley, T.C., 2014. Reproductive biology of galatheid and chirostyloid (Crustacea: Decapoda) squat lobsters from the Gulf of Mexico. *Zootaxa* 3754, 381–419. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3754.4.3>
- Kim, S.-J., Pak, S.J., Ju, S.-J., 2015. Mitochondrial genome of the hydrothermal vent shrimp *Nautilocaris saintlaurentae* (Crustacea: Caridea: Alvinocarididae). *Mitochondrial DNA* 26, 127–128. <https://doi.org/10.3109/19401736.2013.815169>
- Kimura, M., 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* 16, 111–120. <https://doi.org/10.1007/BF01731581>
- Kimura, M., Weisss, G.H., 1964. The stepping stone model of population structure and the decrease of genetic correlation with distance. *Genetics* 49, 561–576.
- Kling, G.W., 1994. Ecosystem-scale experiments: the use of stable isotopes in fresh waters. *Adv. Chem. Ser.* 237, 91–120.
- Kneitel, J.M., Chase, J.M., 2004. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecol. Lett.* 7, 69–80. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00551.x>
- Koelbel, K., 1892. Beiträge zur Kenntnis der Crustaceen der Canarischen Inseln. *Ann. des Naturhistorischen Museums Wien* 7, 105–116.
- Komai, T., Segonzac, M., 2005. A revision of the genus *Alvinocaris* Williams and Chace (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alvinocarididae), with descriptions of a new genus and a new species of *Alvinocaris*. *J. Nat. Hist.* 39, 1111–1175. <https://doi.org/10.1080/00222930400002499>
- Komai, T., Shank, T.M., Van Dover, C.L., 2005. A new species of *Alvinocaris* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alvinocarididae) and a new record of *A. muricola* from methane seeps on the Blake Ridge Diapir, Northwestern Atlantic. *Zootaxa* 1019, 27–42.
- Koyama, S., Nagahama, T., Ootsu, N., Takayama, T., Horii, M., Konishi, S., Miwa, T., Ishikawa, Y., Aizawa, M., 2005. Survival of deep-sea shrimp (*Alvinocaris* sp.) during decompression and larval hatching at atmospheric pressure. *Mar. Biotechnol.* 7, 272–278. <https://doi.org/10.1007/s10126-004-3050-0>
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., Tamura, K., 2018. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Mol. Biol. Evol.* 35, 1547–1549. <https://doi.org/10.1093/molbev/msy096>
- Lallemand, S.E., Glaçon, G., Lauriat-Rage, A., Fiala-Médioni, A., Cadet, J.P., Beck, C., Sibuet, M., Iiyama, J.T.,

- Sakai, H., Taira, A., 1992. Seafloor manifestations of fluid seepage at the top of a 2000-metre-deep ridge in the eastern Nankai accretionary wedge: Long-lived venting and tectonic implications. *Earth Planet. Sci. Lett.* 109, 333–346. [https://doi.org/10.1016/0012-821X\(92\)90096-E](https://doi.org/10.1016/0012-821X(92)90096-E)
- Laubier, L., Ohta, S., Sibuet, M., 1986. Découverte de communautés animales profondes durant la campagne franco-japonaise KAIKO de plongées dans les fosses de subduction autour du Japon. *Comptes Rendus l'Académie des Sci. Paris Série III*, 25–29.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical ecology*, 2nd ed. Elsevier.
- Lessard-Pilon, S., Porter, M.D., Cordes, E.E., MacDonald, I., Fisher, C.R., 2010. Community composition and temporal change at deep Gulf of Mexico cold seeps. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 57, 1891–1903. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2010.05.012>
- Levin, L.A., Baco, A.R., Bowden, D.A., Colaco, A., Cordes, E.E., Cunha, M.R., Demopoulos, A.W.J., Gobin, J., Grupe, B.M., Le, J., Metaxas, A., Netburn, A.N., Rouse, G.W., Thurber, A.R., Tunnicliffe, V., Van Dover, C.L., Vanreusel, A., Watling, L., 2016. Hydrothermal vents and methane seeps: rethinking the sphere of influence. *Front. Mar. Sci.* 3, 1–23. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00072>
- Levin, L.A., Bett, B.J., Gates, A.R., Heimbach, P., Howe, B.M., Janssen, F., McCurdy, A., Ruhl, H.A., Snelgrove, P., Stocks, K.I., Bailey, D., Baumann-Pickering, S., Beaverson, C., Benfield, M.C., Booth, D.J., Carreiro-Silva, M., Colaço, A., Eblé, M.C., Fowler, A.M., Gjerde, K.M., Jones, D.O.B., Katsumata, K., Kelley, D., Le Bris, N., Leonardi, A.P., Lejzerowicz, F., Macreadie, P.I., McLean, D., Meitz, F., Morato, T., Netburn, A., Pawlowski, J., Smith, C.R., Sun, S., Uchida, H., Vardaro, M.F., Venkatesan, R., Weller, R.A., 2019. Global observing needs in the deep ocean. *Front. Mar. Sci.* 6, 241. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00241>
- Levin, L.A., Mendoza, G.F., 2007. Community structure and nutrition of deep methane-seep macrobenthos from the North Pacific (Aleutian) Margin and the Gulf of Mexico (Florida Escarpment). *Mar. Ecol.* 28, 131–151. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00131.x>
- Lewin, B., 2000. *Genes VII*. Oxford University Press.
- Li, C.P., de Grave, S., Chan, T.Y., Lei, H.C., Chu, K.H., 2011. Molecular systematics of caridean shrimps based on five nuclear genes: implications for superfamily classification. *Zool. Anz.* 250, 270–279. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2011.04.003>
- Liao, Y., De Grave, S., Ho, T.W., Ip, B.H.Y., Tsang, L.M., Chan, T.Y., Chu, K.H., 2017. Molecular phylogeny of Pasiphaeidae (Crustacea, Decapoda, Caridea) reveals systematic incongruence of the current classification. *Mol. Phylogenet. Evol.* 115, 171–180. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.07.021>
- Lösekann, T., Robador, A., Niemann, H., Knittel, K., Boetius, A., Dübiller, N., 2008. Endosymbioses between bacteria and deep-sea siboglinid tubeworms from an Arctic cold seep (Haakon Mosby mud volcano, Barents Sea). *Environ. Microbiol.* 10, 3237–3254. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2008.01712.x>
- Ludvigse, M., Sortland, B., Johnsen, G., Singh, H., 2007. Applications of geo-referenced underwater photo mosaics in Marine Biology and Archaeology. *Oceanography* 20, 140–149.
- Lunina, A.A., Vereshchaka, A.L., 2014. Distribution of hydrothermal alvinocaridid shrimps: effect of geomorphology and specialization to extreme biotopes. *PLoS One* 9, 92802. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0092802>
- Lutz, R.A., 1988. Dispersal of the organisms at deep-sea hydrothermal vents: a review. *Oceanol. Acta* 8, 23–29.
- MacArthur, R.H., 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York.
- MacAvoy, S.E., Fisher, C.R., Carney, R.S., Macko, S.A., 2005. Nutritional associations among fauna at hydrocarbon seep communities in the Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 292, 51–60. <https://doi.org/10.3354/meps292051>
- Macdonald, I.R., 2014. Exploration of the Gulf of Mexico 2014: The Asphalt Ecosystem of the Gulf of Mexico [WWW Document]. NOAA Ocean Explor. Res. URL

- <https://oceanexplorer.noaa.gov/oceanos/explorations/ex1402/logs/apr24/apr24.html> (accessed 9.1.18).
- MacDonald, I.R., Bohrmann, G., Escobar, E., Abegg, F., Blanchon, P., Blinova, V., Brückmann, W., Drews, M., Eisenhauer, A., Han, X., Heeschen, K., Meier, F., Mortera, C., Naehr, T., Orcutt, B., Bernard, B., Brooks, J., de Faragó, M., 2004. Asphalt volcanism and chemosynthetic life in the Campeche Knolls, Gulf of Mexico. *Science* 304, 999–1002. <https://doi.org/10.1126/science.1097154>
- MacDonald, I.R., Boland, G.S., Baker, J.S., Brooks, J.M., Kennicutt, M.C., Bidigare, R.R., 1989. Gulf of Mexico hydrocarbon seep communities II. Spatial distribution of seep organisms and hydrocarbons at Bush Hill. *Mar. Biol.* 101, 235–247. <https://doi.org/10.1007/BF00391463>
- Macdonald, I.R., Guinasso, N.L., Reilly, J.F., Brooks, J.M., Callender, W.R., Gabrielle, S.G., 1990. Gulf of Mexico hydrocarbon seep communities VI. Patterns in community structure and habitat. *Geo-Marine Lett.* 10, 244–252. <https://doi.org/10.1007/BF02431071>
- MacDonald, I.R., Reilly, J.F., Guinasso, N.L., Brooks, J.M.J., Carney, R.S., Bryant, W.A., Bright, T.J., 1990a. Chemosynthetic mussels at a brine-filled pockmark in the northern Gulf of Mexico. *Science* (80-.). 248, 1096–1099. <https://doi.org/10.1126/science.248.4959.1096>
- MacDonald, I.R., Russell Callender, W., Burke, R.A., McDonald, S.J., Carney, R.S., 1990b. Fine-scale distribution of methanotrophic mussels at a Louisiana cold seep. *Prog. Oceanogr.* 24, 15–24. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(90\)90016-U](https://doi.org/10.1016/0079-6611(90)90016-U)
- Machordom, A., Macpherson, E., 2004. Rapid radiation and cryptic speciation in squat lobsters of the genus *Munida* (Crustacea, Decapoda) and related genera in the South West Pacific: Molecular and morphological evidence. *Mol. Phylogenet. Evol.* 33, 259–279. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2004.06.001>
- Macko, S.A., Entzeroth, L., Parker, P.L., 1984. Regional differences in nitrogen and carbon isotopes on the continental shelf of the Gulf of Mexico. *Naturwissenschaften* 71, 374–375. <https://doi.org/10.1007/BF00410746>
- Macpherson, E., 2007. Species of the genus *Munidopsis* Whiteaves, 1784 from the Indian and Pacific Oceans and reestablishment of the genus *Galacantha* A. Milne-Edwards, 1880 (Crustacea, Decapoda, Galatheididae). *Zootaxa* 1417, 1–135.
- Macpherson, E., Baba, K., 2011. Taxonomy of squat lobsters, in: Poore, G.C.B., Ah Yong, S.T., Taylor, J.H. (Eds.), *The Biology of Squat Lobsters*. CSIRO Publishing, Clayton, pp. 39-71.
- Macpherson, E., Beuck, L., Freiwald, A., 2016. Some species of *Munidopsis* from the Gulf of Mexico, Florida Straits and Caribbean Sea (Decapoda: Munidopsidae), with the description of two new species. *Zootaxa* 4137, 405–416. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4137.3.7>
- Macpherson, E., Machordom, A., 2005. Use of morphological and molecular data to identify three new sibling species of the genus *Munida* Leach, 1820 (Crustacea, Decapoda, Galatheididae) from New Caledonia. *J. Nat. Hist.* 39, 819–834. <https://doi.org/10.1080/00222930400002473>
- Macpherson, E., Segonzac, M., 2006. *Munidopsis exuta* Macpherson & Segonzac, 2005, in: Desbruyères, D., Segonzac, M., Bright, M. (Eds.), *Handbook of Deep-Sea Hydrothermal Vent Fauna*. *Denisia* 18, p. 442.
- Macpherson, E., Segonzac, M., 2005. Species of the genus *Munidopsis* (Crustacea, Decapoda, Galatheididae) from the deep Atlantic Ocean, including cold-seep and hydrothermal vent areas. *Zootaxa* 1095, 1–60.
- Marcon, Y., Sahling, H., Allais, A.G., Bohrmann, G., Olu, K., 2014. Distribution and temporal variation of mega-fauna at the Regab pockmark (Northern Congo Fan), based on a comparison of videomosaics and geographic information systems analyses. *Mar. Ecol.* 35, 77–95. <https://doi.org/10.1111/maec.12056>
- Marcon, Y., Sahling, H., Borowski, C., dos Santos Ferreira, C., Thal, J., Bohrmann, G., 2013. Megafaunal distribution and assessment of total methane and sulfide consumption by mussel beds at Menez

- Gwen hydrothermal vent, based on geo-referenced photomosaics. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 75, 93–109. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2013.01.008>
- Marcon, Y., Sahling, H., MacDonald, I.R., Wintersteller, P., Ferreira, C. dos S., Bohrmann, G., 2018. Slow volcanoes: The intriguing similarities between marine asphalt and basalt lavas. *Oceanography* 31, 1–12. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2018.202>
- Marsh, L., Copley, J.T., Huvenne, V.A.I., Tyler, P.A., the Isis ROV Facility, 2013. Getting the bigger picture: Using precision Remotely Operated Vehicle (ROV) videography to acquire high-definition mosaic images of newly discovered hydrothermal vents in the Southern Ocean. *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 92, 124–135. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2013.02.007>
- Martin, J., 2011. Les invertébrés marins du golfe de Gascogne à la Manche orientale. Quae, Versailles Cedex, France.
- Martin, J.W., Haney, T. a., 2005. Decapod crustaceans from hydrothermal vents and cold seeps: a review through 2005. *Zool. J. Linn. Soc.* 145, 445–522. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2005.00178.x>
- Martin, J.W., Wall, A.R., Shank, T., Cha, H., Seid, C.A., Rouse, G.W., 2018. A new species of *Alvinocaris* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alvinocarididae) from Costa Rican methane seeps. *Zootaxa* 4504, 418–430. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4504.3.7>
- Martínez Robles, M.L., 2008. Estructura del macrobentos abisal y su variación en presencia de un domo salino en el Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mayo, B.S., 1974. The systematics and distribution of the deep sea genus *Munidopsis* (Crustacea, Galatheidae) in the west Atlantic Ocean. University of Miami.
- McCutchan Jr, J.H., Lewis Jr, W.M., Kendall, C., McGrath, C.C., 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *OIKOS* 102, 378–390.
- Mcmullin, E.R., Hourdez, S., Schaeffer, S.W., Fisher, C.R., 2003. Phylogeny and biogeography of deep sea vestimentiferan tubeworms and their bacterial symbionts. *Symbiosis* 34, 1–41.
- Metaxas, A., 2004. Spatial and temporal patterns in larval supply at hydrothermal vents in the northeast Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 49, 1949–1956.
- Meyer, C.P., Paulay, G., 2005. DNA barcoding: error rates based on comprehensive sampling. *PLoS Biol.* 3, 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0030422>
- Meyers, P.A., 1994. Preservation of elemental and isotopic source identification of sedimentary organic matter. *Chem. Geol.* 114, 289–302.
- Milne-Edwards, A., 1880. Report on the results of dredging in the Gulf of Mexico and in the Caribbean Sea, 1877, '78, '79, by the U.S. Coast Survey Steamer "Blake". VIII. Études préliminaires sur les crustacés. *Bull. Museum Comp. Zool. Harvard Coll.* 8, 1–68.
- Milne Edwards, A., Bouvier, E.L., 1894. Considerations générales sur la famille des Galathéidés. *Ann. des Sci. Nat. Zool.* 7, 191–327.
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48, 1135–1140. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90204-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7)
- Minson, D.J., Ludlow, M.M., Troughton, J.H., 1975. Differences in natural carbon isotope ratios of milk and hair from cattle grazing tropical and temperate pastures. *Nature* 256, 602. <https://doi.org/10.1038/256602a0>
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B., Worm, B., 2011. How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biol.* 9, 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001127>
- Moretzsohn, F., Brenner, J., Michaud, P., Tunnell, J.W., Shirley, T., 2009. Biodiversity of the Gulf of Mexico Database. Version 1 [WWW Document]. Data base. URL <http://gulfbase.org/>
- Mullineaux, L.S., Mills, S.W., Sweetman, A.K., Beaudreau, A.H., Metaxas, A., Hunt, H.L., 2005. Vertical, lateral and temporal structure in larval distributions at hydrothermal vents. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 293, 1–16. <https://doi.org/10.3354/meps293001>

- Munasinghe, D.H.N., BurrIDGE, C.P., Austin, C.M., 2004. Molecular phylogeny and zoogeography of the freshwater crayfish genus *Cherax* Erichson (Decapoda: Parastacidae) in Australia. *Biol. J. Linn. Soc.* 81, 553–563. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2003.00299.x>
- Naehr, T.H., Birgel, D., Bohrmann, G., MacDonald, I.R., Kasten, S., 2009. Biogeochemical controls on authigenic carbonate formation at the Chapopote “asphalt volcano”, Bay of Campeche. *Chem. Geol.* 266, 390–402. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2009.07.002>
- Navas, G.R., Bermúdez, A., Ángel-Yunda, C., Campos, N., 2013. Afinidades biogeográficas de los galateoideos (Decapoda: Anomura) del Caribe y Pacífico colombiano *Biogeographical. Rev. MVZ Córdoba* 18, 3501–3511.
- Navas, G.R., Bermúdez, A., Cruz, N., Campos, N.H., 2003. Galatéidos (Decapoda, Anomura, Galatheididae) del Caribe Colombiano, incluyendo doce primeros registros. *Boletín Investig. Mar. y Costeras - INVEMAR* 32, 183–218.
- NOAA, O. of O.E. and R., 2017. NOAA Ship Okeanos Explorer: Gulf of Mexico 2017, Dive 09: “Henderson Ridge Mid South” [WWW Document]. URL <https://oceanexplorer.noaa.gov/okeanos/explorations/ex1711/dailyupdates/dailyupdates.html#cbpi=dec11.html> (accessed 9.1.18).
- Nybakken, J.W., 2001. *Marine Biology: an ecological approach*, 5th ed. Benjamin Cumming.
- OBIS, 2019. Ocean Biogeographic Information System [WWW Document]. URL <https://obis.org/> (accessed 1.10.19).
- OBIS, O.B.I.S., 2017. *Munidopsis crassa* Smith, 1885. Data from the Mapper of the Ocean Biogeographic Information System [WWW Document]. URL <https://mapper.obis.org/?taxonid=107174#>
- Olu-Le Roy, K., Caprais, J.C., Fifis, A., Fabri, M.C., Galéron, J., Budzinsky, H., Le Ménach, K., Khripounoff, A., Ondréas, H., Sibuet, M., 2007. Cold-seep assemblages on a giant pockmark off West Africa: spatial patterns and environmental control. *Mar. Ecol.* 28, 115–130. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00145.x>
- Olu-Le Roy, K., Sibuet, M., Fiala-Médioni, A., Gofas, S., Salas, C., Mariotti, A., Foucher, J.P., Woodside, J., 2004. Cold seep communities in the deep eastern Mediterranean Sea: composition, symbiosis and spatial distribution on mud volcanoes. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 51, 1915–1936. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.07.004>
- Olu, K., Caprais, J.C., Galéron, J., Causse, R., von Cosel, R., Budzinski, H., Ménach, K. Le, Roux, C. Le, Levaché, D., Khripounoff, A., Sibuet, M., 2009. Influence of seep emission on the non-symbiont-bearing fauna and vagrant species at an active giant pockmark in the Gulf of Guinea (Congo-Angola margin). *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 56, 2380–2393. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2009.04.017>
- Olu, K., Cordes, E.E., Fisher, C.R., Brooks, J.M., Sibuet, M., Desbruyere, D., 2010. Biogeography and potential exchanges among the Atlantic Equatorial Belt cold-seep faunas. *PLoS One* 5, 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011967>
- Olu, K., Duperret, A., Sibuet, M., Foucher, J.P., Fiala-Médioni, A., 1996a. Structure and distribution of cold seep communities along the Peruvian active margin: Relationship to geological and fluid patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 132, 109–125. <https://doi.org/10.3354/meps132109>
- Olu, K., Lanc, S., Sibuet, M., Fiala-medioni, A., Dinetj, A., 1997. Cold seep communities as indicators of fluid expulsion patterns through mud volcanoes seaward of the Barbados accretionary prism. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 44, 811–841. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(96\)00123-9](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S0967-0637(96)00123-9)
- Olu, K., Sibuet, M., Harmegnies, F., Foucher, J.P., Fiala-Medioni, A., 1996b. Spatial distribution of diverse cold seep communities living on various diapiric structures of the southern Barbados prism. *Prog. Oceanogr.* 38, 347–376.
- Ondréas, H., Olu, K., Fouquet, Y., Charlou, J.L., Gay, A., Dennielou, B., Donval, J.P., Fifis, A., Nadalig, T., Cochonat, P., Cauquil, E., Bourillet, J.F., Le Moigne, M., Sibuet, M., 2005. ROV study of a giant

- pockmark on the Gabon continental margin. *Geo-Marine Lett.* 25, 281–292. <https://doi.org/10.1007/s00367-005-0213-6>
- Ortmann, A.E., 1898. Crustacea, Malacostraca, in: Gerstäcker, A., Ortmann, A.E. (Eds.), *Die Klassen Und Ordnungen Der Arthropoden Wissenschaftlich Dargestellt in Wort Und Bild*. Verlagshandlung, Leipzig, pp. 1057–1168.
- Palumbi, S., Martin, A., Romano, S., McMillan, W.O., Stice, L., Grabowski, G., 1991. The simple fool's guide to PCR. Department of Zoology and Kewalo Marine Laboratory, Special Publication. University of Hawaii, Honolulu.
- Pan, W., Qin, C., Zuo, T., Yu, G., Zhu, W., Ma, H., Xi, S., 2021. Is metagenomic analysis an effective way to analyze fish feeding habits? A case of the yellowfin sea bream *Acanthopagrus latus* (Houttuyn) in Daya Bay. *Front. Mar. Sci.* 8, 1–37. <https://doi.org/10.3389/FMARS.2021.634651/BIBTEX>
- Pancost, R.D., Sinninghe Damsté, J.S., De Lint, S., van Der Maarel, M.J.E.C., Gottschal, J.C., Aloisi de Larderel, G., Charlou, J.L., de Lange, G., Donval, J.P., Fiala-Medioni, A., Foucher, J., Haese, R., Henry, P., Mascle, J., Nobbe, G., Pelle, H., Pierre, C., Sibuet, M., Woodside, J.M., 2000. Biomarker evidence for widespread anaerobic methane oxidation in mediterranean sediments by a consortium of methanogenic archaea and bacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 66, 1126–1132.
- Paull, C.K., Hecker, B., Commeau, R., Freeman-Lynde, R.P., Neumann, C., Corso, W.P., Golubic, S., Hook, J.E., Sikes, E., Curray, J., 1984. Biological communities at the Florida Escarpment resemble hydrothermal vent taxa. *Science* (80-). 226, 965–967. <https://doi.org/10.1126/science.226.4677.965>
- Pearson, R.G., 2010. Species' distribution modeling for conservation educators and practitioners. *Lessons Conserv.* 3, 54–89.
- Pechenik, J.A., 2001. Life Cycles, in: Fox, C.W., Roff, D.A., Fairbairn, D.J. (Eds.), *Evolutionary Ecology. Concepts and Case Studies*. Oxford University Press, New York.
- Peek, A.S., Gaut, B.S., Feldman, R.A., Barry, J.P., Kochevar, R.E., Lutz, R.A., Vrijenhoek, R.C., 2000. Neutral and nonneutral mitochondrial genetic variation in deep-sea clams from the family Vesicomidae. *J. Mol. Evol.* 50, 141–153. <https://doi.org/10.1007/s002399910016>
- Pella, E., 1990. Elemental organic analysis. Part 1. Historical developments. *Am. Lab.* 22, 116–125.
- Pequegnat, L.H., Pequegnat, W.E., 1971. New species and new records of *Munidopsis* (Decapoda: Galatheididae) from the Gulf of Mexico and Caribbean sea, Contributions of the Biology of the Gulf of Mexico. Texas A & M University Oceanographic Studies, Houston.
- Pequegnat, L.H., Pequegnat, W.E., 1970. Deep-sea anomurans of superfamily Galatheoidea with descriptions of three new species, in: Pequegnat, W.E., Chace, F.A.J. (Eds.), Contributions on the Biology of the Gulf of Mexico. Texas A & M University Oceanographic studies, Houston, pp. 125–170.
- Pequegnat, W.E., Gallaway, B.J., Pequegnat, L.H., 1990. Aspects of the Ecology of the Deep-water Fauna of the Our collections of the meiofauna and 64, 45–64.
- Pereira, O., Shimabukuro, M., Bernardino, A.F., Sumida, P.Y.G., 2017. Occurrence of *Alvinocaris muricola* in whale bones from the SW Atlantic: molecular proximity with the Atlantic Equatorial Belt population, in: Sievert, S., Mullineaux, L. (Eds.), 6th International Symposium on Chemosynthesis-Based Ecosystems. Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, p. 14.
- Perrier, E., 1886. *Les explorations sous-marines*. Hachette & Cie, Paris, France.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable Isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18, 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>
- Phillips, D.L., 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: A critique. *Oecologia* 127, 166–170. <https://doi.org/10.1007/s004420000571>
- Phillips, S.J., Anderson, R.P., Schapire, R.E., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol. Modell.* 190, 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Piednoël, M., Bonnivard, E., 2009. DIRS1-like retrotransposons are widely distributed among Decapoda

- and are particularly present in hydrothermal vent organisms. *BMC Evol. Biol.* 9, 1–15. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-9-86>
- Podowski, E.L., Moore, T.S., Zelnio, K.A., Luther, G.W., Fisher, C.R., 2009. Distribution of diffuse flow megafauna in two sites on the Eastern Lau Spreading Center, Tonga. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 56, 2041–2056. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.07.002>
- Ponce-Nuñez, F., 2009. Caracterización acústica del relieve batimétrico de los diapiros salinos profundos de la sonda de Campeche del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Portail, M., Olu, K., Escobar-Briones, E., Caprais, J.C., Menot, L., Waeles, M., Cruaud, P., Sarradin, P.M., Godfroy, A., Sarrazin, J., 2015. Comparative study of vent and seep macrofaunal communities in the Guaymas Basin. *Biogeosciences* 12, 5455–5479. <https://doi.org/10.5194/bg-12-5455-2015>
- Puillandre, N., MacPherson, E., Lambourdière, J., Cruaud, C., Boisselier-Dubayle, M.C., Samadi, S., 2011. Barcoding type specimens helps to identify synonyms and an unnamed new species in *Eumunida* Smith, 1883 (Decapoda: Eumunididae). *Invertebr. Syst.* 25, 322–333. <https://doi.org/10.1071/IS11022>
- R Development Core Team, 2004. R: a language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput.
- Raggi, L., Schubotz, F., Hinrichs, K.-U., Dubilier, N., Petersen, J.M., 2012. Bacterial symbionts of *Bathymodiolus* mussels and *Escarpia* tubeworms from Chapopote, an asphalt seep in the southern Gulf of Mexico. *Environ. Microbiol.* 1–19. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12051>
- Raggi Hoyos, L., 2005. Diversidad bacteriana en sedimento de mar profundo de Chapopote, Golfo de México: una zona contigua a un volcán de asfalto. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ramirez-Llodra, E., Baker, M.C., 2006. Exploration and Biogeography of deep-water chemosynthetic ecosystems on the Atlantic Equatorial Belt region: first results and planning for future research, in: *ChEss Workshop: Atlantic Equatorial Belt*. Barcelona, p. 33.
- Ramirez-Llodra, E., Segonzac, M., 2006. Reproductive biology of *Alvinocaris muricola* (Decapoda: Caridea: Alvinocarididae) from cold seeps in the Congo Basin. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 86, 1347. <https://doi.org/10.1017/S0025315406014378>
- Ramirez-Llodra, E., Shank, T.M., German, C.R., 2007. Biodiversity and biogeography of hydrothermal vent species. Thirty years of discovery and investigations. *Oceanography* 20, 30–41.
- Roberts, J.M., Wheeler, A., Freiwald, A., Cairns, S., 2009. *Cold-water corals: the Biology and Geology of deep-sea coral habitats*, 1st ed. Cambridge University Press.
- Rodríguez-Flores, P.C., Macpherson, E., Buckley, D., Machordom, A., 2018. High morphological similarity coupled with high genetic differentiation in new sympatric species of coral-reef squat lobsters (Crustacea: Decapoda: Galatheidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 185, 984–1017. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zly074>
- Rodríguez-Flores, P.C., Macpherson, E., Machordom, A., 2018. Three new species of squat lobsters of the genus *Munidopsis* Whiteaves, 1874, from Guadeloupe Island, Caribbean Sea (Crustacea, Decapoda, Munidopsidae). *Zootaxa* 4422, 569–580. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4444.5.8>
- Rosman, I., Boland, G.S., Baker, J.S., 1987. Epifaunal aggregations of Vesicomidae on the continental slope off Louisiana. *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.* 34, 1811–1820. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(87\)90055-0](https://doi.org/10.1016/0198-0149(87)90055-0)
- Rossel, P.E., Elvert, M., Ramette, A., Boetius, A., Hinrichs, K.-U., 2011. Factors controlling the distribution of anaerobic methanotrophic communities in marine environments: Evidence from intact polar membrane lipids. *Geochim. Cosmochim. Acta* 75, 164–184. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2010.09.031>
- Rubin-Blum, M., Antony, C.P., Borowski, C., Sayavedra, L., Pape, T., Sahling, H., Bohrmann, G., Kleiner, M., Redmond, M.C., Valentine, D.L., Dubilier, N., 2017. Short-chain alkanes fuel mussel and sponge *Cycloclasticus* symbionts from deep-sea gas and oil seeps. *Nat. Microbiol.* 2, 1–11.

- <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.93>
- Rzhanov, Y., Mayer, L., Beaulieu, S., Shank, T., Soule, S.A., Fornari, D.J., 2006. Deep-sea geo-referenced video mosaics, in: *Oceans 2006*. Boston. <https://doi.org/10.1109/OCEANS.2006.307018>
- Sahling, H., Bohrmann, G., 2015. Natural hydrocarbon seepage in the southern Gulf of Mexico Cruise No. M114. DFG, MARUM, Bremen.
- Sahling, H., Bohrmann, G., Spiess, V., Bialas, J., Breitzke, M., Ivanov, M., Kasten, S., Krastel, S., Schneider, R., 2008. Pockmarks in the Northern Congo Fan area, SW Africa: complex seafloor features shaped by fluid flow. *Mar. Geol.* 249, 206–225. <https://doi.org/10.1016/j.margeo.2007.11.010>
- Sahling, H., Borowski, C., Escobar-Briones, E., Gaytán-Caballero, A., Hsu, C.-W., Loher, M., MacDonald, I., Marcon, Y., Pape, T., Römer, M., Rubin-Blum, M., Schubotz, F., Smrzka, D., Wegener, G., Bohrmann, G., 2016. Massive asphalt deposits, oil seepage, and gas venting support abundant chemosynthetic communities at the Campeche Knolls, southern Gulf of Mexico. *Biogeosciences* 13, 4491–4512. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4491-2016>
- Saitou, N., Nei, M., 1987. The Neighbor-Joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.* 4, 406–425.
- Samouelle, G., 1819. *The entomologists' useful compendium; or an introduction to the knowledge of British Insects, comprising the best means of obtaining and preserving them, and a description of the apparatus generally used; together with the genera of Linné, and modern meth.* Thomas Boys, London.
- Sarmiento, J.L., Gruber, N., 2006. *Ocean biogeochemical dynamics*. Princeton University Press.
- Schmid, C., Bourlès, B., Gouriou, Y., 2005. Impact of the equatorial deep jets on estimates of zonal transports in the Atlantic. *Deep Sea Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 52, 409–428. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.12.008>
- Schmittner, A., Sarnthein, M., Klinkel, H., Bartoli, G., Bickert, T., Crucifix, M., Crudeli, D., Groeneveld, J., Kesters, E., Mikolajewicz, U., Millo, C., Reijmer, J., Schafer, P., Schmidt, D., Schneider, B., Schulz, M., Steph, S., Tiedemann, R., Weinelt, M., Zuvella, M., 2004. Global impact of the panamanian seaway closure. *Eos Trans. Am. Geophys. Union* 85, 526. <https://doi.org/10.1029/2004EO490010>
- Schnabel, K.E., Cabezas, P., McCallum, A., Macpherson, E., Ah Yong, S.T., Baba, K., 2011. Worldwide distribution patterns of squat lobsters, in: Poore, G.C.B., Ah Yong, S.T., Taylor, J. (Eds.), *The Biology of Squat Lobsters*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 149–182.
- Schubotz, F., Lipp, J.S., Elvert, M., Kasten, S., Mollar, X.P., Zabel, M., Bohrmann, G., Hinrichs, K.-U., 2011. Petroleum degradation and associated microbial signatures at the Chapopote asphalt volcano, Southern Gulf of Mexico. *Geochim. Cosmochim. Acta* 75, 4377–4398. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.05.025>
- Segonzac, M., 1992. Les peuplements associés à l'hydrothermalisme océanique du Snake Pit (dorsale médio-atlantique; 23°N, 3480 m): composition et microdistribution de la mégafaune. *Comptes Rendus l'Académie des Sci. Paris Série III*, 593–600.
- Shank, T.M., Black, M.B., Halanych, K.M., Lutz, R.A., Vrijenhoek, R.C., 1999. Miocene radiation of deep-sea hydrothermal vent shrimp (Caridea: Bresiliidae): Evidence from Mitochondrial Cytochrome Oxidase Subunit I. *Mol. Phylogenet. Evol.* 13, 244–254.
- Shank, T.M., Lutz, R.A., Vrijenhoek, R.C., 1998. Molecular systematics of shrimp (Decapoda: Bresiliidae) from deep-sea hydrothermal vents, I: enigmatic “small orange” shrimp from the Mid-Atlantic Ridge are juvenile *Rimicaris exoculata*. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 7, 88–96.
- Shull, H.C., Pérez-Losada, M., Blair, D., Sewell, K., Sinclair, E.A., Lawler, S., Ponniah, M., Crandall, K.A., 2005. Phylogeny and biogeography of the freshwater crayfish *Euastacus* (Decapoda: Parastacidae) based on nuclear and mitochondrial DNA. *Mol. Phylogenet. Evol.* 37, 249–263. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.04.034>
- Sibuet, M., Fiala-Médioni, A., Foucher, J.P., Otha, S., 1990. Spatial distribution of clams colonies at the toe

- of the Nankai accretionary prism near 138°E, in: International Conference of Fluids in Subductions Zones and Related Processes. Paris, France.
- Sibuet, M., Juniper, S.K., Pautot, G., 1988. Cold-seep benthic communities in the Japan subduction zones: geological control of community development. *J. Mar. Res.* 46, 333–348. <https://doi.org/10.1357/002224088785113595>
- Sibuet, M., Olu-Le Roy, K., 2002. Cold Seep communities on continental margins: structure and quantitative distribution relative to geological and fluid venting patterns, in: Wefer, G., Billett, D., Hebbeln, D., Jørgensen, B.B., Schlüter, M., van Weering, T.C.E. (Eds.), *Ocean Margin Systems*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 235–251. https://doi.org/10.1007/978-3-662-05127-6_15
- Sibuet, M., Olu, K., 1998. Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins. *Deep. Res. II* 45, 517–567.
- Smith, C.R., Baco, A.R., 2003. Ecology of whale falls at the deep-sea floor. *Oceanogr. Mar. Biol. an Annu. Rev.* 41, 311–354.
- Smith, S.I., 1885. On some new or little known decapod Crustacea, from recent fish commission dredging off the east coast of the United States. *Proc. United States Nat. Museum* 7, 493–511.
- Smith, S.I., 1883. Preliminary report on the *Brachyura* and *Anomura* dredged in deep water off the south coast of New England by the United States Fish Commission in 1880, 1881 and 1882. *Proc. United States Nat. Museum* 6, 1–57.
- Smrzka, D., Zwicker, J., Misch, D., Walkner, C., Gier, S., Monien, P., Bohrmann, G., Peckmann, J., 2019. Oil seepage and carbonate formation: A case study from the southern Gulf of Mexico. *Sedimentology* 66, 2318–2353. <https://doi.org/10.1111/sed.12593>
- Stockwell, D., Peters, D., 1999. The GARP modelling system: problems and solutions to automated spatial prediction. *Int. J. Geogr. Inf. Sci.* 13, 143–158. <https://doi.org/10.1080/136588199241391>
- Stöhr, S., Segonzac, M., 2005. Deep-sea ophiuroids (Echinodermata) from reducing and non-reducing environments in the North Atlantic Ocean. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 85, 383–402. <https://doi.org/10.1017/S0025315405011318h>
- Suess, E., Bohrmann, G., von Huene, R., Linke, P., Wallmann, K., Lammers, S., Sahling, H., Winckler, G., Lutz, R.A., Orange, D., 1998. Fluid venting in the eastern Aleutian subduction zone. *J. Geophys. Res. Solid Earth* 103, 2597–2614. <https://doi.org/10.1029/97jb02131>
- Suess, E., Carson, B., Ritger, S., Moore, J., Jones, M., Kulm, L., Cochrane, G., 1985. Biological communities at vent sites along the subduction zone off Oregon. *Bull. Biol. Soc. Washingt.* 6, 475–484.
- Sun, S., Sha, Z., Wang, Y., 2019. The complete mitochondrial genomes of two vent squat lobsters, *Munidopsis lauensis* and *M. verrilli*: Novel gene arrangements and phylogenetic implications. *Ecol. Evol.* 9, 12390–12407. <https://doi.org/10.1002/ece3.5542>
- Teixeira, S., Olu, K., Decker, C., Cunha, R.L., Fuchs, S., Hourdez, S., Serrao, E.A., Arnaud-Haond, S., 2013. High connectivity across the fragmented chemosynthetic ecosystems of the deep Atlantic Equatorial Belt: efficient dispersal mechanisms or questionable endemism? *Mol. Ecol.* 22, 4663–4680. <https://doi.org/10.1111/mec.12419>
- Thiel, H., 1979. Structural aspects of the deep-sea benthos, in: *The Deep Sea: Ecology and Exploitation*. *Ambio Special Report*, pp. 25–31. <https://doi.org/10.1097/EDE.0b013e3181>
- Thompson, J.D., Higgins, D.G., Gibson, T.J., 1994. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Res.* 22, 4673–4680.
- Thornton, B., Bodenmann, A., Pizarro, O., Williams, S.B., Friedman, A., Nakajima, R., Takai, K., Motoki, K., Watsuji, T. o., Hirayama, H., Matsui, Y., Watanabe, H., Ura, T., 2016. Biometric assessment of deep-sea vent megabenthic communities using multi-resolution 3D image reconstructions. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.08.009>
- Thorson, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biol. Rev. Camb.*

- Philos. Soc. 25, 1–45. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1950.tb00585.x>
- Tokuda, G., Yamada, A., Nakano, K., Arita, N., Yamasaki, H., 2006. Occurrence and recent long-distance dispersal of deep-sea hydrothermal vent shrimps. *Biol. Lett.* 2, 257–260. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0420>
- Treignier, C., Derenne, S., Saliot, A., 2006. Terrestrial and marine n-alcohol inputs and degradation processes relating to a sudden turbidity current in the Zaire canyon. *Org. Geochem.* 37, 1170–1184. <https://doi.org/10.1016/j.orggeochem.2006.03.010>
- Tsang, L.M., Chan, T.Y., Ahyong, S.T., Chu, K.H., 2011. Hermit to king, or hermit to all: multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. *Syst. Biol.* 60, 616–629. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syr063>
- Turnipseed, M., Jenkins, C.D., Van Dover, C.L., 2004. Community structure in Florida Escarpment seep and Snake Pit (Mid-Atlantic Ridge) vent mussel beds. *Mar. Biol.* 145, 121–132. <https://doi.org/10.1007/s00227-004-1304-z>
- Tyler, P.A., Young, C.M., 2003. Dispersal at hydrothermal vents: a summary of recent progress. *Hydrobiologia* 503, 9–19. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008492.53394.6b>
- UNINMAR, 2018. Base map from Unidad de Informática Marina, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología [WWW Document]. URL <http://www.icmyl.unam.mx/uninmar/>
- Valentine, D.L., Reddy, C.M., Farwell, C., Hill, T.M., Pizarro, O., Yoerger, D.R., Camilli, R., Nelson, R.K., Peacock, E.E., Bagby, S.C., Clarke, B. a., Roman, C.N., Soloway, M., 2010. Asphalt volcanoes as a potential source of methane to late Pleistocene coastal waters. *Nat. Geosci.* 3, 345–348. <https://doi.org/10.1038/ngeo848>
- Van Dover, C.L., 2005. Modern approaches to the deep sea: sub sea intervention in the 21st century, trends and prospects, in: 3rd Port-Cros Symposium on Deep Sea Biodiversity. Porquerolles, France.
- Van Dover, C.L., Fry, B., 1994. Microorganisms as food resources at deep-sea hydrothermal vents. *Limnol. Oceanogr.* 39, 51–57. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.1.0051>
- Van Dover, C.L., Fry, B., 1989. Stable isotopic compositions of hydrothermal vent organisms. *Mar. Biol.* 102, 257–263.
- Van Dover, C.L., German, C.R., Speer, K.G., Parson, L.M., Vrijenhoek, R.C., 2002. Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates. *Science (80-)*. 295, 1253–1257.
- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B., 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80, 1395–1404.
- Vázquez-Bader, A.R., Gracia, A., 2016. Diversity and distribution of Chirostyloidea and Galatheaidea (Decapoda, Anomura) in the southern Gulf of Mexico. *Zookeys* 2016, 1–30. <https://doi.org/10.3897/zookeys.612.9492>
- Velázquez Luna, R.G., 2009. Ecología de Chiridota heheva holoturia asociada a un fondo abisal con volcanismo de asfalto en el sector Suroeste del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Vereshchaka, A.L., Kulagin, D.N., Lunina, A.A., 2015. Phylogeny and new classification of hydrothermal vent and seep shrimps of the Family Alvinocarididae (Decapoda). *PLoS One* 10, e0129975. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0129975>
- Vrijenhoek, R.C., 1997. Gene flow and genetic diversity in naturally fragmented metapopulations of deep-sea hydrothermal vent animals. *J. Hered.* 88, 285–293.
- Wang, Y.R., Sha, Z.L., 2017. A new species of the genus Alvinocaris Williams and Chace, 1982 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alvinocarididae) from the Manus basin hydrothermal vents, southwest Pacific. *Zootaxa* 4226, 126–136. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4226.1.7>
- Watanabe, H., Kado, R., Tsuchida, S., Miyake, H., Kyo, M., Kojima, S., 2004. Larval development and intermoult period of the hydrothermal vent barnacle *Neoverruca* sp. *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom* 84, 743–745. <https://doi.org/10.1017/S0025315404009841h>

- Webber, W.R., 2004. A new species of *Alvinocaris* (Crustacea: Decapoda: Alvinocarididae) and new records of alvinocaridids from hydrothermal vents north of New Zealand. *Zootaxa* 444, 1–26.
- Wegener, G., Knittel, K., Bohrmann, G., Schubotz, F., 2020. Benthic deep-sea life associated with asphaltic hydrocarbon emissions in the southern Gulf of Mexico, in: Teske, A., Carvalho, V. (Eds.), *Marine Hydrocarbon Seeps*. Springer, Cham, pp. 101–123. https://doi.org/10.1007/978-3-030-34827-4_5
- Weiland, R.J., Adams, G.P., McDonald, R.D., Rooney, T.C., Wills, L.M., 2008. Geological and biological relationships in the Puma appraisal area: from salt diapirism to chemosynthetic communities, in: *Offshore Technology Conference*. Offshore Technology Conference, Houston, pp. 1–16. <https://doi.org/10.4043/19360-MS>
- Wentworth, C.K., 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *J. Geol.* 30, 377–392.
- Whiteaves, J.F., 1874. On recent deep-sea dredging operations in the Gulf of St. Lawrence. *Am. J. Sci.* 7, 210–219.
- Wicksten, M.K., Packard, J.M., 2005. A qualitative zoogeographic analysis of decapod crustaceans of the continental slopes and abyssal plain of the Gulf of Mexico. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 52, 1745–1765. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2005.04.006>
- Williams, A.B., 1988. New marine decapod crustaceans from waters influenced by hydrothermal discharge, brine, and hydrocarbon seepage. *Fish. Bull.* 86, 263–287.
- Williamson, S.C., Zois, N., Hewitt, A.T., 2008. Integrated site investigation of seafloor features and associated fauna, Shenzi field, deepwater Gulf of Mexico, in: *Offshore Technology Conference “Waves of Change.”* Offshore Technology Conference, Houston, pp. 1–8. <https://doi.org/10.4043/19356-MS>
- WoRMS, World Register of Marine Species, 2023. *Munidopsis Whiteaves, 1874* [WWW Document]. <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=106836>
- WoRMS, World Register of Marine Species, 2020. *Alvinocaris muricola Williams, 1988* [WWW Document]. Web Page. URL <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=378092> (accessed 1.5.20).
- Wright, S., 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16, 97–159.
- Yahagi, T., Watanabe, H., Kojima, S., Beedessee, G., Komai, T., 2014. First record and a new species of *Alvinocaris Williams & Chace, 1982* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alvinocarididae) from the Indian Ocean 3893, 101–113.
- Yang, C.-H., Tsang, L.M., Chu, K.H., Chan, T.-Y., 2012. Complete mitogenome of the deep-sea hydrothermal vent shrimp *Alvinocaris chelys Komai and Chan, 2010* (Decapoda: Caridea: Alvinocarididae). *Mitochondrial DNA* 23, 417–419. <https://doi.org/10.3109/19401736.2012.710212>
- Yang, C.-H., Tsuchida, S., Fujikura, K., Fujiwara, Y., Kawato, M., Chan, T.-Y., 2016. Connectivity of the squat lobsters *Shinkaia crosnieri* (Crustacea: Decapoda: Galatheidae) between cold seep and hydrothermal vent habitats. *Bull. Mar. Sci.* 92, 17–31. <https://doi.org/10.5343/bms.2015.1031>
- Yang, J.-S., Lu, B., Chen, D.-F., Yu, Y.-Q., Yang, F., Nagasawa, H., Tsuchida, S., Fujiwara, Y., Yang, W.-J., 2012. When did decapods invade hydrothermal vents? Clues from the western Pacific and Indian oceans. *Mol. Biol. Evol.* 30, 305–309. <https://doi.org/10.1093/molbev/mss224>
- Yang, J.S., Yang, W.J., 2008. The complete mitochondrial genome sequence of the hydrothermal vent galatheid crab *Shinkaia crosnieri* (Crustacea: Decapoda: Anomura): A novel arrangement and incomplete tRNA suite. *BMC Genomics* 9. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-9-257>
- Young, C.M., He, R., Emler, R.B., Li, Y., Qian, H., Arellano, S.M., Gaest, A. Van, Bennett, K.C., Wolf, M., Smart, T.I., Rice, M.E., 2012. Dispersal of deep-sea larvae from the Intra-American Seas: Simulations of trajectories using ocean models. *Integr. Comp. Biol.* 52, 483–496. <https://doi.org/10.1093/icb/ics090>
- Zar, J., 2010. *Biostatistical analysis*, 4th ed, Journal of Chemical Information and Modeling. Prentice Hall. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Zelnio, K.A., Hourdez, S., 2009. A new species of *Alvinocaris* (Crustacea: Decapoda: Caridea: Alvinocarididae) from hydrothermal vents at the Lau Basin, southwest Pacific, and a key to the species of Alvinocarididae. Proc. Biol. Soc. Washingt. 122, 52–71. <https://doi.org/10.2988/07-28.1>

Zierenberg, R.A., Caress, D.W., Orphan, V., 2019. Cruise report for R/V Falkor Expedition FK181031.

ANEXOS

Anexo I

Producto del capítulo I

Artículo científico: Gaytán-Caballero, A., Schubotz, F., Shaling H., MacDonald, I., Escobar-Briones E. *Descriptive ecology of abyssal decapods from the asphalt volcano Chapopote (southwestern Gulf of Mexico)*

Revista propuesta: *Frontiers in Marine Science* (<https://www.frontiersin.org/journals/marine-science>)

Abstract

The Chapopote Knoll at 3200 m depth, is an asphalt volcano in the southern Gulf of Mexico with a diversity of benthic habitats among which are massive asphalt flows and emerging gas hydrate with gas seepage. Its associated benthic megafauna includes endemic cold-seep species and background visiting species. This study reports the decapod crustacean that inhabit the knoll, namely, the caridean shrimp *Alvinocaris muricola* and the galatheid crabs *Munidopsis* spp. High-resolution imaging recorded eight benthic habitats and helped depict the preferences in spatial distribution of the two species. *A. muricola* aggregates on active seep habitats that coat the asphalt. *Munidopsis* spp. is less selective occurring in almost all habitats. The carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotope values of *A. muricola* recognize a preferential intake of bacteria from mats and water column detritus retained among the vestimentiferan, whereas *Munidopsis* spp. records a wider spectrum mix of food items. Gut content analysis in both species validate the stable isotope values, dietary sources and confirm the secondary consumers trophic level. The study recognizes the habitat coexistence of *A. muricola* and *Munidopsis* spp. on some of Chapopote Knoll benthic habitats where they use different resources. A lipid analysis on galatheids showed depleted values on females (-35‰) and enriched on males of both species (-28‰) that will require a more detailed analysis with a larger sample set to clarify this trophic segregation.

Producto del capítulo II

Artículo científico publicado:

Gaytán-Caballero, A., Escobar-Briones, E., Robles, R., Macpherson, E. 2022. *Munidopsis qeyeri* and *M. exuta* (Crustacea: Munidopsidae): A study of two deep-sea, amphi-Atlantic species that co-occur into the southern Gulf of Mexico. *Zootaxa* 5213 (4): 301–335 DOI <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5213.4.1>

Producto del capítulo III

Artículo científico: Morphological and molecular insights into the distribution of the endemic cold-seep shrimp *Alvinocaris muricola* throughout the Atlantic Equatorial Belt.

Revista propuesta: *Diversity* (<https://www.mdpi.com/journal/diversity>)

Abstract

The caridean shrimp *Alvinocaris muricola* Williams 1988 is endemic to cold seeps and has a wide distribution along the Atlantic Equatorial Belt in the Atlantic Ocean. We report a new record of the species in the southwestern Gulf of Mexico on the Chapopote asphalt knoll. Morphological and molecular analysis support the concept of a metapopulation with a potential connectivity based on the existence of populations at sites suitable for larval settlement between the sites where the species has already been recorded.

Anexo II. Actualización de conocimiento del estudio del montículo de asfalto Chapopote.

Aspecto	Característica	Referencia(s)
Ubicación	-	MacDonald et al., 2004

21°54´ Latitud Norte y 93°26´ Longitud Oeste

Tipo estructural	Montículo tipo "Chapopote"	Ding et al., 2010; MacDonald et al., 2004
------------------	----------------------------	---

Domo asimétrico con una depresión tipo cráter en la cima. Con un alargamiento NE-SO. Al interior, con un núcleo de sedimentos de grano grueso que se elevan por bajo una capa de sedimentos que cubren la cima.

Formación	-	Bohrmann, 2014; Brüning et al., 2010; Ding et al., 2010, 2008
-----------	---	---

En debate, y con las siguientes propuestas: 1. inicialmente por un evento de compresión regional en el Mioceno, y posteriormente modificado por el tectonismo salino. 2. Diapiro fósil pasivo en la parte más profunda que empuja los sedimentos. 3. Un anticlinal a pequeña escala con una compresión regional en el Mioceno tardío y con sal en el núcleo del montículo.

Temperatura	-	MacDonald et al., 2004; Sahling et al., 2016
-------------	---	--

Generalmente 4°C, hasta 17°C.

Sedimento	Tipo	Canet et al., 2006
-----------	------	--------------------

Cubriendo el montículo y alrededor del asfalto, el sedimento abisal consiste en lodos de nanofósiles (oozes). Anóxico con alto contenido de H₂S.

Hidrocarburos	Tipos	Klapp et al., 2010b, 2010a; MacDonald et al., 2004; Sahling et al., 2016; Schubotz et al., 2011b, 2011a
---------------	-------	---

Petróleo de diferentes densidades (ligero-líquido a denso-asfalto). Metano, como burbujas o en clatratos (hidratos de gas), de color blanco y en ocasiones cubierto por petróleo tomando un color naranja oscuro. Petróleo como gotas o burbujas recubiertas, en formas de látigo aparentemente dúctil, o en flujos de diferente textura. Sedimentos empapados de sedimento.

Hidrocarburos	Infiltración-emanación	Bohrmann, 2014; Brüning et al., 2010; Ding et al., 2010, 2008; MacDonald et al., 2004; Marcon et al., 2018; Sahling et al., 2016
---------------	------------------------	--

La formación del reservorio y la salida de hidrocarburos, asociados al tectonismo salino. Las fallas permiten la expulsión éstos. Algunas emanaciones pueden detectarse en toda la columna de agua e incluso detectarse en la superficie marina como manchas de aceite (*oil slicks*).

Hidrocarburos	Ubicación de reservorio(s)	Ding et al., 2010
---------------	----------------------------	-------------------

La geometría del montículo sugiere que se acumulan en el centro de la estructura a gran profundidad. Así como otro reservorio más somero de petróleo más denso (ver adelante).

Hidrocarburos	Edad de reservorio	Brüning et al., 2010; Ding et al., 2010, 2008
---------------	--------------------	---

Reservorio de hidrocarburo, profundo: rocas del Jurásico, Cretácico y Terciario (Mesozoico-principios del Cenozoico). Reservorio de asfalto: unidad geológica de sedimentos VI, del Mioceno tardío (Cenozoico).

Metano	Origen	MacDonald et al., 2004; Sahling et al., 2016
--------	--------	--

Firma isotópica -55.1 y -50.1 d¹³C, indicando un origen termogénico. En sitios de emanación de metano

asociados con clatratos, la señal isotópica de $d^{13}C$ en los clatratos (-54.8‰) difiere de la del gas expulsado (-46.5‰), lo cual sugiere diferentes fuentes o la actividad microbiana actuando sobre el sedimento con hidrocarburo.

Metano	Infiltración-emanación	Sahling, 2017; Sahling et al., 2016
--------	------------------------	-------------------------------------

En forma de plumas de gas con intensidad variable (tren de burbujas), dispersas en diferentes áreas del montículo, las más intensas en el borde del cráter (cresta). En la región suroeste del cráter, se encuentra el "sitio de burbujas", donde emana gas entre asfalto rugoso e hidratos de gas.

Clatratos o hidratos de gas (HG)	Composición	MacDonald et al., 2004; Schubotz et al., 2011b
----------------------------------	-------------	--

Agua, metano, etano, propano, *i*-butano, *n*-butano. En clatratos asociados con asfalto, el metano es el más abundante (95.2%), seguido por etano (2.6%), propano (1.3%) y gases C_4 a C_6 (<1%).

Clatratos o hidratos de gas (HG)	Origen	Bohrmann y Schenck, 2004; Klapp et al., 2010b, 2010a; Sahling et al., 2016; Schubotz et al., 2011a
----------------------------------	--------	--

Los valores isotópicos $d^{13}C$ de CH_4 (-54.8‰, -55‰) y los compuestos moleculares de los HG representan un origen termogénico, posiblemente con una contribución de metano generado por microorganismos. Los valores del metano son más empobrecidos comparados con el metano en el asfalto, mientras que los gases de los hidrocarburos C_4 a C_6 son similares a los del carbono orgánico total del asfalto.

Clatratos o hidratos de gas (HG)	Disposición	Bohrmann y Schenck, 2004; Klapp et al., 2010b, 2010a; Sahling et al., 2016
----------------------------------	-------------	--

Se infiere que se establecen después de que el asfalto se deposita en la superficie del montículo. Los HG ocupan las oquedades entre los fragmentos de asfalto. En ocasiones las fracturas dejan expuestos los HG, así como la salida de burbujas de gas. El petróleo puede pasar a través de la matriz de los hidratos.

Clatratos o hidratos de gas (HG)	Estructura	Klapp et al., 2010a, 2010b
----------------------------------	------------	----------------------------

La estructura I es la más abundante (hasta 98% de CH_4). Así como la coexistencia de estructuras: I y II (75% y 25%), los cristales son más grandes en la estructura II. Mesoporos de 200-400 nm.

Asfalto	Tipo	Brüning et al., 2010; Ding et al., 2008; Marcon et al., 2018
---------	------	--

El petróleo se puede clasificar de acuerdo con su viscosidad, se expresa en grados API (*American Petroleum Institute*). El asfalto en este sitio es ligeramente más alto que 10° API, en el límite entre el petróleo pesado (10-12 a 20°) y extrapesado (<10-12°), móvil e inmóvil respectivamente en condiciones de reservorio. Las formas del asfalto son diversas, que van desde flujos dúctiles lisos a superficies estriadas y fracturados. En ocasiones, sobre el mismo asfalto se han registrado emanaciones en forma de látigo, de apariencia dúctil. Estas estructuras estarían compuestas de petróleo con flotabilidad positiva (>10° API), pero siendo suficientemente cohesivo para permanecer unida al punto de salida. Los "látigos" pueden presentar forma de gotas alargadas, cúpulas o placas. En algunos sitios se observan placas sobrepuestas. Lo cual indicaría que, en algunos casos, los fragmentos de asfalto o placas pierden su flotabilidad positiva y caen al fondo marino.

Asfalto	Composición	MacDonald et al., 2004
---------	-------------	------------------------

Mezcla de hidrocarburos compleja sin resolver. Con un pico en $n-C_{30}$ y algunos hopanos resueltos (C_{29} - C_{32}).

Asfalto	Señal isotópica	Schubotz et al., 2011a
---------	-----------------	------------------------

La señal $d^{13}C$ de metano en el asfalto es de -40‰, el etano es ligeramente más enriquecido con -33‰ y

los homólogos C3 a C6 oscilan entre -27‰ a -29‰, semejantes a los valores de carbono orgánico total del asfalto (-27‰).

Asfalto	Extensión	Brüning et al., 2010; MacDonald et al., 2004; Marcon et al., 2018
---------	-----------	---

Entre 2000 y 2640 m² en la región suroeste y rodeando la depresión central en forma de cráter. El estimado del área total del depósito de la llamada "extensión principal de asfalto" (MAF: *massive asphalt field*), está entre 0.8 × 10⁴ m³ and 1 × 10⁴ m³.

Asfalto	Degradación	Brüning et al., 2010; Schubotz et al., 2011b, 2011a
---------	-------------	---

Una vez que el asfalto emana sobre el montículo, cambia de consistencia y composición química. Se torna más denso, con grietas y quebradizo. Se piensa que es debido a la pérdida de componentes volátiles, livianos o más solubles, a procesos de biodegradación (microorganismos) o a disolución por agua.

Asfalto	Infiltración-emanación	Brüning et al., 2010; Ding et al., 2010, 2008; Marcon et al., 2018; Sahling et al., 2016
---------	------------------------	--

Por medio de sismica se infiere que existe un reservorio de petróleo de alta densidad, que genera al asfalto sobre este montículo. El reservorio se encuentra por debajo de la cima del montículo, cubierto por una capa de 100-200 m de sedimento, la cual actúa como un tapón poco estable. Parece que un reservorio más profundo de petróleo pudiera conectarse al de petróleo de alta densidad somero. Como fluido móvil y a través del tectonismo salino, el hidrocarburo, pierde sus componentes más livianos durante la filtración y acumulación. El tectonismo salino y el alto contenido de gas son los factores que promueven la emanación del asfalto.

Asfalto	Sitio de emanación	Brüning et al., 2010; Marcon et al., 2018
---------	--------------------	---

La evidencia de asfalto en forma de látigos, de consistencia aparentemente dúctil, sobre estructuras formadas por placas de asfalto (degradado con fisuras), sugiere que el asfalto tiene diferentes puntos de salida. Emanando sobre asfalto depositado previamente e incluso en los alrededores del montículo. También, parece que en el interior de los flujos de asfalto podría permanecer dúctil tiempo después de que el exterior se haya desgastado y endurecido.

Asfalto	Periodicidad de las emanaciones	Brüning et al., 2010; Marcon et al., 2018; Sahling, 2017; Sahling et al., 2016; Sahling y Bohrmann, 2015
---------	---------------------------------	--

Las distintas unidades de flujo implican episodios discretos de salida, lo que sugiere que la flotabilidad del asfalto no es el único mecanismo que controla la salida del asfalto. Es decir, no es un proceso continuo en el cual el asfalto viscoso se filtra lentamente de los sedimentos, en cambio, el asfalto sale ("entra en erupción") durante fases activas relativamente cortas y separadas por intervalos largos de no actividad. Esta "no actividad" parece durar décadas o más tiempo (siglos), permitiendo que las comunidades quimiosintéticas se establezcan y prosperen en el asfalto entre las fases. En particular, debido al tamaño de los gusanos de tubo y los carbonatos de calcio. En el norte del golfo, las especies de gusanos de tubo con una talla de 2 m, corresponde a individuos entre 170-250 años; y se ha modelado que una capa de carbono autigénico tarda entre 100 a 500 años para un espesor de unos pocos centímetros. Se observó que en un sector de la llamada "extensión principal de asfalto" (MAF), las estructuras de asfalto dúctil, así como la forma y el tamaño de tapetes microbianos sobre las mismas, permanecieron sin cambios en nueve años. En general, la MAF presenta unidades de flujo con diferentes estados de meteorización y su estratificación secuencial (unidades más nuevas en la parte superior sobre unidades más antiguas) indican que al menos hay tres fases eruptivas principales y probablemente, más descargas cuyas unidades de flujo están cubiertas actualmente por sedimentos.

Asfalto	Velocidad de flujo	Marcon et al., 2018
---------	--------------------	---------------------

No se conoce la velocidad de descarga del asfalto, así como la temperatura a la que emana. Sin embargo, se realizó un cálculo en el MAF, con una velocidad de 0.12 mm día⁻¹ (a 4°C) o 27 cm día⁻¹ (a 17°C).

Asfalto	Formas	Brüning et al., 2010; Marcon et al., 2018
---------	--------	---

Morfología diversa. Los flujos dúctiles continuos o plegamientos se generarían por la ausencia o presencia de "obstáculos" en el fondo. Las placas y formas quebradizas representan asfalto más antiguo.

Otros componentes	Oxígeno	Marcon et al., 2018
-------------------	---------	---------------------

Las condiciones anóxicas podrían ocurrir dentro del asfalto o en la interfaz entre las unidades de flujo, así como en el sedimento subyacente.

Otros componentes	NO ₃ ⁻	MacDonald et al., 2004
-------------------	------------------------------	------------------------

Con un gradiente de 14 a 4mM en sedimentos a una profundidad de ~1 a 10 cm, indicando una superficie oxidante.

Otros componentes	H ₂ S	MacDonald et al., 2004
-------------------	------------------	------------------------

Con un gradiente de 8 a 13mM, indicando sedimentos anóxicos y oxidación anaerobia de hidrocarburos por bacterias (sulfato-reductoras). Que incluso, se asocia a la generación de carbonatos autigénicos. Debido a que el proceso de oxidación es de bajo rendimiento energético, éste es mediado por el consorcio de los microorganismos que consiste en una arquea metanotrófica y una bacteria sulforeductora. Estos organismos trabajan juntos para oxidar el metano, pero el H₂S sólo se produce por la bacteria.

Otros componentes	Alcalinidad	MacDonald et al., 2004
-------------------	-------------	------------------------

Con un gradiente de 29 a 35 mM, indicando la oxidación de hidrocarburos por la reducción de sulfato disuelto.

Otros componentes	Anomalía de cloruro	MacDonald et al., 2004
-------------------	---------------------	------------------------

En los primeros 4 cm de sedimento con 482 mM, consistente con las capas de hidratos de gas, indicando estructuras maduras de hidratos de gas.

Carbonato autigénico	Caracterización	Canet et al., 2006; Naehr et al., 2009; Smrzka et al., 2016
----------------------	-----------------	---

Asociado con el asfalto, formando costras de caliza con valvas de moluscos y foraminíferos. La matriz está compuesta de calcita con granos gruesos entre >10% y <20% (tipo: *wackestones*). Poco contenido de magnesio, pirita diseminada y granos de cuarzo detrítico. La porosidad del carbonato se ocupa con hidrocarburo-asfalto, y también constituye una fuente adicional de metales traza en el agua intersticial. Aragonita como cementante. Un microanálisis mostró: bajas cantidades de arcilla illita, estroncio, bario, sodio, así como un alto contenido de potasio, aluminio y silicio. Tierras raras, incluyendo itrio (Y): 0.797 ppm, molibdeno (Mo): 0.465 ppm, uranio (U): 5.08 ppm. Esto sustentaría que el carbonato se deriva del petróleo.

Carbonato autigénico	Señal isotópica y formación	Canet et al., 2006; Naehr et al., 2009; Smrzka et al., 2016
----------------------	-----------------------------	---

Litificación a pocos milímetros debajo del piso marino. Con un intervalo de -23 a -23.5‰ d¹³C, así como -17.9 a -8.6‰ d¹³C. Y con un intervalo de 4.1 a 4.4‰ d¹⁸O, 2.5 a 3.8‰ d¹⁸O. Lo cual sugiere su precipitación como consecuencia principalmente de reacciones microbianas, oxidación anaerobia del petróleo y metano, en conjunto con la reducción de sulfato en el agua marina, bicarbonato marino. A una

temperatura entre 5 y 9°C. En particular la aragonita con: -28.6‰ d¹³C, y el asfalto entre los poros con: -27.8‰ d¹³C.

Comunidad biológica	Microbiota	Marcon et al., 2018; Raggi Hoyos, 2005; Raggi et al., 2012; Rubin-Blum et al., 2017; Schubotz et al., 2011b, 2011a
---------------------	------------	--

Los análisis de sedimentos con petróleo, en los primeros centímetros, se registró una comunidad compleja de microorganismos. Entre los grupos funcionales están las arqueas metanotróficas, metanogénicas, bacterias sulforeductoras hetro y autotróficas, así como otras bacterias involucradas en la degradación del petróleo y descomposición fermentativa de materia orgánica compleja. El tapete bacteriano más denso (68 m²) se registró en el MAF.

En algunos sitios se ha observado que, a una profundidad de 6 a 7 m en el sedimento, las arqueas metanogénicas (ANME-2 y ANME-1) y metanotróficas se incrementan a mayor profundidad, y donde la concentración de sulfato decrece. Mientras que las bacterias dominan en los sedimentos superficiales impregnados por petróleo degradado. En la zona de reducción de sulfatos las bacterias sulforeductoras (SRB: sulfato-reducing bacteria) juegan un papel relevante en la degradación del petróleo. También, el metano en los clatratos asociados con asfalto tiene una fracción sustancial de origen biótico (metanogénesis). En comparación con el metano termogénico que proviene de capas más profundas. Las bacterias de vida libre reconocidas hasta el momento corresponden al género *Beggiatoa*. Como endosimbiontes los grupos funcionales se encuentran en gusanos de tubo *Escarpia laminata*, vesycomidos y mejillones *Bathymodiolus brooksi* y *B. haeckerae*. En particular, *B. haeckerae* y dos tipos de esponjas (Orden Poecilosclerida: ramificaada e incrustante) registraron a la bacteria simbiote degradadora de hidrocarburos (alcanos de cadena corta: propano, etano y butano) del género *Cycloclasticus*.

Comunidad biológica	Infaua	Guzmán Rodríguez, 2015; Machain-Castillo et al., 2014
---------------------	--------	---

La infaua analizada en cuatro hábitats (sedimentos con brecha de asfalto con y sin influencia quimiosintética, asociados a flujo plegado y sedimento abisal típico aledaño al montículo) describió un patrón de distribución influenciado por las concentraciones de nitrógeno, azufre y carbono orgánico. Se reconocieron 16 taxa (Foraminiferida: Allogromiidae; Bryozoa; Nematoda: Desmoscolecidae; Kinorhyncha; Annelida; Polychaeta; Mollusca: Bivalvia, Gastropoda: Raphitomidae, Skeneidae; Cheliceromorpha: Acari; Crustacea: Harpacticoida, Cumacea, Amphipoda, Isopoda, Ostracoda). Los taxa más abundantes fueron Nematoda y Harpacticoida. La densidad registró un intervalo de 451 ± 902 a 227204 ± 108,206 ind. m⁻² y una biomasa de 0.00001 ± 0.00003 a 0.329 ± 0.090 mgC m⁻².

Se han descrito seis especies de ostrácodos: *Krithe* spp (63%), *Argilloecia posterotruncata* y *Xylocythere* sp. (11%), *Agrenocythere* sp., *Echinocythereis* sp., *Henryhowella digitalis* (5%). Así como 22 especies de foraminíferos, de ellas las más abundantes son: *Bolivina lowmani* (37%), *Bolivina albatrossi* (15%), *Epistominella* spp. (12%), *Lagena* spp. (6%).

El gusano de hielo *Hesiocaea methanicola* se registró sobre un afloramiento de hidrato de gas en asfalto.

Comunidad biológica	Megafauna	Escobar-Briones and Gaytán-Caballero, 2008; Gaytán-Caballero, 2009; Gaytán-Caballero et al., 2017; Raggi et al., 2012; Sahling y Bohrmann, 2015; Velázquez Luna, 2009
---------------------	-----------	---

Se han descrito 18 taxa como componentes asociados a quimiosíntesis. Porifera: Poecilosclerida sp.1, Poecilosclerida sp.2, cf. *Abyssocladia*. Polychaeta: *Escarpia laminata*, cf. *Hesiocaea methanicola*, Decapoda: *Alvinocaris muricola*, *Alvinocaris* sp., Bivalvia: *Bathymodiolus heckerae*, *Bathymodiolus brooksi*, *Abyssogena?* sp., Gastropoda: *Provanna sculpta*, *Provanna* cf. *chevalieri*, *Fucaria* sp., Patellogastropoda, Echinodermata: *Chiridota heheva*, *Ophioctenella acies*, *Ophioctenella* sp., Chordata: *Pachycara* sp. Así como 11 taxa colonistas o visitantes, de estos los más abundantes son: *Munidopsis geyeri* y *Munidopsis exuta*.

Referencias (Formato: Deep-Sea Research Part II, a través del gestor bibliográfico Mendeley)

- Bohrmann, G., 2014. Asphalt volcanism, in: Harff, J., Meschede, M., Petersen, S., Thiede, J. (Eds.), Encyclopedia of Marine Geosciences. Springer, pp. 24–25. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-6644-0>.
- Bohrmann, G., Schenck, S., 2004. RV SONNE cruise report SO174 OTEGA II, LOTUS-OMEGA-MUMM: investigations within the BMBF special program “Gashydrate im Geosystem”; Balboa - Corpus Christi - Miami, 1 October - 12 November 2003 ; LEG SO 174-1: Balboa (Panaman) - Corpus Christi (USA), 1 - 2.
- Brüning, M., Sahling, H., MacDonald, I.R., Ding, F., Bohrmann, G., 2010. Origin, distribution, and alteration of asphalts at Chapopote Knoll, Southern Gulf of Mexico. Mar. Pet. Geol. 27, 1093–1106. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2009.09.005>
- Canet, C., Prol-Ledesma, R.M., Escobar-Briones, E., Mortera-Gutiérrez, C., Lozano-Santa Cruz, R., Linares, C., Cienfuegos, E., Morales-Puente, P., 2006. Mineralogical and geochemical characterization of hydrocarbon seep sediments from the Gulf of Mexico. Mar. Pet. Geol. 23, 605–619. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2006.05.002>
- Ding, F., Spiess, V., Brüning, M., Fekete, N., Keil, H., Bohrmann, G., 2008. A conceptual model for hydrocarbon accumulation and seepage processes around Chapopote asphalt site, southern Gulf of Mexico: from high resolution seismic point of view. J. Geophys. Res. 113, 1–15. <https://doi.org/10.1029/2007JB005484>
- Ding, F., Spiess, V., Macdonald, I.R., Brunin, M., Fekete, N., Bohrmann, G., 2010. Shallow sediment deformation styles in north-western Campeche Knolls , Gulf of Mexico and their controls on the occurrence of hydrocarbon seepage. Mar. Pet. Geol. 27, 959–972. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2010.01.014>
- Escobar-Briones, E., Gaytán-Caballero, A., 2008. Biology, in: Bohrmann, G., Spiess, V., Ohling, G. (Eds.), Report and Preliminary Results of R/V Meteor Cruise M67/2a and 2b, Balboa-Tampico-Bridgetown, 15 March - 24 April, 2006. Fluid Seepage in the Gulf of Mexico. Universität Brmen, MARUM, Bremen, pp. 100–110.
- Gaytán-Caballero, A., 2009. *Munidopsis geyeri* Pequegnat & Pequegnat, 1970 asociado al volcán de asfalto (sur del Golfo de México) y su vinculación con las poblaciones del Atlántico. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Gaytán-Caballero, A., Escobar-Briones, E., Sahling, H., MacDonald, I.R., 2017. Preliminary results on biodiversity of Campeche knolls, Mexico: high connectivity of species, in: Sievert, S., Mullineaux, L. (Eds.), 6th International Symposium on Chemosynthesis-Based Ecosystems. Woods Hole Oceanographic Institution, Woods Hole, p. 13.
- Gaytán-Caballero, A., MacDonald, I., Morales-Domínguez, E., Escobar-Briones, E., 2015. Biology, in: Sahling, H., Bohrmann, G. (Eds.), METEOR-Berichte, Natural Hydrocarbon Seepage in the Southern Gulf of Mexico, Cruise No. M114. February 12 – March 28, 2015. Kingston (Jamaica) – Kingston (Jamaica). DFG-Senatskommission für Ozeanographie, MARUM – Zentrum für Marine Umweltwissenschaften der Universität Bremen, Bremen, pp. 39–40.
- Guzmán Rodríguez, L.O., 2015. Estructura comunitaria del meiobentos abisal asociado al volcán de asfalto “Chapopote”, ubicado al suroeste del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Klapp, S.A., Bohrmann, G., Kuhs, W.F., Murshed, M.M., Pape, T., Klein, H., Techmer, K.S., Heeschen, K.U., Abegg, F., 2010a. Microstructures of structure I and II gas hydrates from the Gulf of Mexico. Mar. Pet. Geol. 27, 116–125. <https://doi.org/10.1016/j.marpetgeo.2009.03.004>
- Klapp, S.A., Murshed, M.M., Pape, T., Klein, H., Bohrmann, G., Brewer, P.G., Kuhs, W.F., 2010b. Mixed gas hydrate structures at the Chapopote Knoll, southern Gulf of Mexico. Earth Planet. Sci. Lett. 299, 207–217. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2010.09.001>
- MacDonald, I.R., Bohrmann, G., Escobar, E., Abegg, F., Blanchon, P., Blinova, V., Brückmann, W., Drews,

- M., Eisenhauer, a, Han, X., Heeschen, K., Meier, F., Mortera, C., Naehr, T., Orcutt, B., Bernard, B., Brooks, J., de Faragó, M., 2004. Asphalt volcanism and chemosynthetic life in the Campeche Knolls, Gulf of Mexico. *Science* 304, 999–1002. <https://doi.org/10.1126/science.1097154>
- Machain-Castillo, M.L., Gio-Argáez, F.R., Escobar-Briones, E., 2014. Foraminíferos y ostrácodos recientes de la zona batial y abisal del sur del Golfo de México, in: Low Pfeng, A., Peters Recagno, E.M. (Eds.), *La Frontera Final: El Océano Profundo*. INECC-SEMARNAT, Mexico, pp. 153–172.
- Marcon, Y., Sahling, H., MacDonald, I.R., Wintersteller, P., Ferreira, C. dos S., Bohrmann, G., 2018. Slow volcanoes: The intriguing similarities between marine asphalt and basalt lavas. *Oceanography* 31, 1–12. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2018.202>
- Naehr, T.H., Birgel, D., Bohrmann, G., MacDonald, I.R., Kasten, S., 2009. Biogeochemical controls on authigenic carbonate formation at the Chapopote “asphalt volcano”, Bay of Campeche. *Chem. Geol.* 266, 390–402. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2009.07.002>
- Raggi Hoyos, L., 2005. Diversidad bacteriana en sedimento de mar profundo de Chapopote, Golfo de Mexico: una zona contigua a un volcan de asfalto. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Raggi, L., Schubotz, F., Hinrichs, K.-U., Dubilier, N., Petersen, J.M., 2012. Bacterial symbionts of *Bathymodiolus* mussels and *Escarpia* tubeworms from Chapopote, an asphalt seep in the southern Gulf of Mexico. *Environ. Microbiol.* 1–19. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12051>
- Rubin-Blum, M., Antony, C.P., Borowski, C., Sayavedra, L., Pape, T., Sahling, H., Bohrmann, G., Kleiner, M., Redmond, M.C., Valentine, D.L., Dubilier, N., 2017. Short-chain alkanes fuel mussel and sponge *Cycloclasticus* symbionts from deep-sea gas and oil seeps. *Nat. Microbiol.* 2, 1–11. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2017.93>
- Sahling, H., 2017. R/V METEOR cruise report M114: Natural hydrocarbon seepage in the southern Gulf of Mexico, Berichte aus dem MARUM und dem Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen. MARUM - Zentrum für Marine Umweltwissenschaften, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen, Bremen.
- Sahling, H., Bohrmann, G., 2015. Natural hydrocarbon seepage in the southern Gulf of Mexico Cruise No. M114. DFG, MARUM, Bremen.
- Sahling, H., Borowski, C., Escobar-Briones, E., Gaytán-Caballero, A., Hsu, C.-W., Loher, M., MacDonald, I., Marcon, Y., Pape, T., Römer, M., Rubin-Blum, M., Schubotz, F., Smrzka, D., Wegener, G., Bohrmann, G., 2016. Massive asphalt deposits, oil seepage, and gas venting support abundant chemosynthetic communities at the Campeche Knolls, southern Gulf of Mexico. *Biogeosciences* 13, 4491–4512. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4491-2016>
- Schubotz, F., Lipp, J.S., Elvert, M., Hinrichs, K.-U., 2011a. Stable carbon isotopic compositions of intact polar lipids reveal complex carbon flow patterns among hydrocarbon degrading microbial communities at the Chapopote asphalt volcano. *Geochim. Cosmochim. Acta* 75, 4399–4415. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.05.018>
- Schubotz, F., Lipp, J.S., Elvert, M., Kasten, S., Mollar, X.P., Zabel, M., Bohrmann, G., Hinrichs, K.-U., 2011b. Petroleum degradation and associated microbial signatures at the Chapopote asphalt volcano, Southern Gulf of Mexico. *Geochim. Cosmochim. Acta* 75, 4377–4398. <https://doi.org/10.1016/j.gca.2011.05.025>
- Smrzka, D., Zwicker, J., Klügel, A., Monien, P., Bach, W., Bohrmann, G., Peckmann, J., 2016. Establishing criteria to distinguish oil-seep from methane-seep carbonates. *Geology* 44, 667–670. <https://doi.org/10.1130/G38029.1>
- Velázquez Luna, R.G., 2009. Ecología de *Chiridota* heheva holoturia asociada a un fondo abisal con volcanismo de asfalto en el sector suroeste del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México.

Anexo III. Valores de isótopos de $\delta^{13}\text{C}\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N}\text{‰}$ para organismos de diferentes ecosistemas profundos y contrastantes (puntos de referencia).

Abreviaturas.- S: superficial, VH: ventila hidrotermal, IF: infiltración fría, A: mar profundo en general, fondo abisal sin influencia quimiosintética.

Organismos/Tipo	$\delta^{13}\text{C}\text{‰}$	$\delta^{15}\text{N}\text{‰}$	Ambiente	Cita
Puntos de referencia				
Fitoplancton	-16 a -22	-	De origen marino S	Kline et al., 1993
<i>Coryphaena hippurs</i>	-16.8	9.45	S, Golfo de México	Nájera-Hillman, 2004
Metano biogénico producido en los sedimentos marinos	-110 a -55	-	En diferentes lugares del mundo	Blair, 1998
Materia orgánica	-20.05 a -20.95	3.45 a 4.89	A, Golfo de México	Nájera-Hillman, 2004
Materia orgánica	-20.6 a -18.5	3.6 a 6.5	A, Golfo de México	Macko et al., 1994
Materia orgánica	-18.0	11.1	A, Golfo de California	Escobar-Briones et al., 2002
Carbono orgánico particulado (COP)	-22.4	1.0	A, Golfo de México	González-Ocampo, 2005
Camarones				
<i>Alvinocaris stactophila</i>	-20.6 a 30.4±6.2	5.4 a 8.2±1.1	IF, Cañón Verde	MacAvoy et al., 2005
Camarón Axiidae	-33.2	2.6		
Galatéidos				
<i>Munidopsis alvisca</i>	-26.4	5.5	VH, Golfo de California	Escobar-Briones et al., 2002
<i>Munidopsis subsquamosa</i>	-26.4	5.5		
<i>Munidopsis subsquamosa</i>	-17.7 a -23.7	6.6 a 7.7	VH, Galápagos	Fisher et al., 1994
<i>Munidopsis subsquamosa</i>	-1 a -3	-	VH, sitio Rose Gardens	Van Dover, 1986
<i>Munidopsis subsquamosa</i>	-16.4	12.4	VH, sitio Hanging Gardens	Van Dover y Fry, 1989
<i>Munidopsis</i> sp.	-17.7	10.5	Atlántico norte	Van Dover y Fry, 1994
<i>Munidopsis</i> sp.	-28.7	7.7	IF, Cañón Verde	MacAvoy et al., 2005
<i>Munidopsis</i> sp.	-26.8±2.7	7.5±1.6		
Bacterias				
Bacterias quimiosintéticas	-16.8 a -42	-7.5 a -9.6	VH dorsal Gorda	Van Dover y Fry, 1994
Bacterias quimiosintéticas	-10 a -15	5 a -1.3	VH en diferentes sitios	
Bacterias sulforeductoras	-32.2	3.4	VH, Golfo de California	Escobar-Briones et al., 2002
Bacterias sulforeductoras	-30 a -42	5 a 0	Localidad donde la base de la energía es sulfuro	MacDonald et al., 1990
Invertebrados en general				
Invertebrados	-12 a -22	5 a 13	A	Fisher et al., 1994
Fauna heterotrófica	-14 a -20	-	A	Brooks et al., 1987
Esponja				
<i>Rhizaxinella pyrifer</i>	-27.6 a -28.1		IF, volcán de lodo	Olu-Le Roy et al., 2004

Siboglínidos				
<i>Lamellibrachia</i> sp.	-23.6 a -26.6	-0.8 a 0.2	IF, Volcán de Iodo	Olu-Le Roy et al., 2004
Moluscos				
Moluscos	-17.0	14.1	A	Van Dover y Fry, 1989
Bivalvos				
<i>Idas modiolaeformis</i>	-44.2 a -44.6	0.2 a 0.4	IF, Volcán de Iodo	Olu-Le Roy et al., 2004
<i>Isorropodon perplexum</i>	-29.3 a -30.1	-1.6 a 1.9		
<i>Myrtea amorpha</i>	-27.7 a -30.5	-1.0 a 1.4		
Gasterópodos				
<i>Phymorhynchus</i> sp.	-22.2±0.8	4.1±0.6	IF, Cañón Verde	MacAvoy et al., 2005
<i>Provanna sculpta</i>	-31.5±1.2	4±0.8		
<i>Cataegis meroglypta</i>	-28.5	4.1		
<i>Eosipho canetae</i>	-29.2±9.1	6.2±1.6		
<i>Bathyrerita naticoidea</i>	-26.7±4.8	8.2±2.2		
Peracárido				
<i>Eurythenes gryllus</i>	-19.03 a -18.96	9.37 a 10.79	A, cosmopolita	Nájera-Hillman, 2004
Decápodos				
Cangrejo Atelecyliidae	-24.8	9.7	IF, Cañón Verde	MacAvoy et al., 2005
Cangrejo	-17.2	-	A	Kennicutt et al., 1985
<i>Neolithodes diomedea</i>	-18.2	15.5	A, Golfo de California	Escobar-Briones et al., 2002
Equinodermos				
<i>Echinus</i> sp.	-36.12	-	IF, Volcán de Iodo	Olu-Le Roy et al., 2004
Holothuroidea	-19.1	16.3	A	Fisher et al., 1994
Echinodermata	-17.1	14.0	A	Van Dover y Fry, 1989
Pignogónido				
Pycnogonida	-19.8	14.9	A	Fisher et al., 1994
Peces				
<i>Eptatretus</i> sp.	-20.9	11.5	IF, Cañón Verde	MacAvoy et al., 2005
<i>Dysommia rugosa</i>	-30.4	7.4		
<i>Ophichthus cruentifer</i>	-33.4	7.4		

Bibliografía (Formato: Deep Sea Research II)

- Blair, N., 1998. The $\delta^{13}\text{C}$ of biogenic methane in marine sediments: the influence of Corg deposition rate. *Chem. Geol.* 152, 139–150. [https://doi.org/10.1016/S0009-2541\(98\)00102-8](https://doi.org/10.1016/S0009-2541(98)00102-8)
- Brooks, J.M., Kennicutt, M.C., Fisher, C.R., Macko, S.A., Cole, K., Childress, J.J., Bidigare, R.R., Vetter, R.D., 1987. Deep-sea hydrocarbon seep communities: evidence for energy and nutritional carbon sources. *Science* (80-.). 238, 1138–1142. <https://doi.org/10.1126/science.238.4830.1138>
- Escobar-Briones, E., Morales, P., Cienfuegos, E., González, M., 2002. Carbon sources and trophic position of two abyssal species of Anomura, *Munidopsis alvisca* (Galatheidae) and *Neolithodes diomedea* (Lithodidae), in: Hendrickx, M.E. (Ed.), *Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Ciudad de México, pp. 37–43.
- Fisher, C.R., Childress, J.J., Macko, S.A., Brooks, J.M., 1994. Nutritional interactions in Galapagos Rift

- hydrothermal vent communities: inferences from stable carbon and nitrogen isotope analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 103, 45–55.
- González-Ocampo, M., 2005. Composición y caracterización isotópica $\delta^{13}\text{C}$ de partículas de carbono orgánico en estratos batimétricos de aguas oceánicas del suroeste del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Kennicutt, M.C., Brooks, J.M., Bidigare, R.R., Fay, R.R., Wade, T.L., McDonald, T.J., 1985. Vent-type taxa in a hydrocarbon seep region on the Louisiana slope. *Nature* 317, 351–353. <https://doi.org/10.1038/317351a0>
- Kline, T.C., Goering, J.J., Mathisen, O.A., Poe, P.H., 1993. Recycling of elements transported upstream by runs of pacific salmon: II. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ evidence in the Kvichak river watershed, Bristol bay, southwestern Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50, 2350–2365.
- MacAvoy, S.E., Fisher, C.R., Carney, R.S., Macko, S.A., 2005. Nutritional associations among fauna at hydrocarbon seep communities in the Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 292, 51–60. <https://doi.org/10.3354/meps292051>
- MacDonald, I.R., Reilly, J.F., Guinasso, N.L., Brooks, J.M.J., Carney, R.S., Bryant, W.A., Bright, T.J., 1990. Chemosynthetic mussels at a brine-filled pockmark in the northern Gulf of Mexico. *Science* (80-.). 248, 1096–1099. <https://doi.org/10.1126/science.248.4959.1096>
- Macko, S.A., Engel, M.H., Qian, Y., 1994. Early diagenesis and organic matter preservation - a molecular stable carbon isotope perspective. *Chem. Geol.* 114, 365–379. [https://doi.org/10.1016/0009-2541\(94\)90064-7](https://doi.org/10.1016/0009-2541(94)90064-7)
- Nájera-Hillman, E., 2004. Ecología de *Eurythenes gryllus* (Crustacea, Amphipoda: Lyssianassidae) de la planicie del Golfo de México. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Olu-Le Roy, K., Sibuet, M., Fiala-Médioni, A., Gofas, S., Salas, C., Mariotti, A., Foucher, J.P., Woodside, J., 2004. Cold seep communities in the deep eastern Mediterranean Sea: Composition, symbiosis and spatial distribution on mud volcanoes. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 51, 1915–1936. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.07.004>
- Van Dover, C.L., 1986. A comparison of stable isotope ratios ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) between two species of hydrothermal vent decapods (*Alvinocaris lusca* and *Munidopsis subsquamosa*). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 31, 295–299.
- Van Dover, C.L., Fry, B., 1994. Microorganisms as food resources at deep-sea hydrothermal vents. *Limnol. Oceanogr.* 39, 51–57. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.1.0051>
- Van Dover, C.L., Fry, B., 1989. Stable isotopic compositions of hydrothermal vent organisms. *Mar. Biol.* 102, 257–263.

Anexo IV. Metodología detallada de la extracción, amplificación y secuenciación de los fragmentos de gen 12S, 16S y COI.

Metodología molecular resumida. Desde la extracción de ADN hasta el análisis de secuencias.

1. Extracción y cuantificación de ADN

La extracción de ADN consiste en la toma de tejido muscular de los organismos (en el caso de los galatcídos a través del abdomen o las extremidades, de los carideos del abdomen a la altura de la segunda pleura). Para obtener el ADN del tejido se utilizó el equipo de extracción "Epoch GenCatch DNA extraction kit" y "Qiagen DNeasy kit" el cual se basa en la lisis de membranas celulares del tejido con enzimas y amortiguadores para purificar el ADN.

La cuantificación de ADN se realizó con el equipo de espectrofotometría "Nano Drop ND-1000 Spectrophotometer" el cual mide la absorción de luz que pasa a través de la muestra (ADN con amortiguador). Este equipo proporciona la concentración de ADN en unidades de nanogramos por mililitro (ng/ul) relacionados con la longitud de onda (260-280), los valores esperados tienen un intervalo entre los 15 y 40ng/ul

2. Reacción en cadena de la polimerasa y visualización

El siguiente paso es la reacción de cadena de la polimerasa (PCR) la cual amplifica el fragmento de ADN deseado partiendo de la desnaturalización (actividad de la polimerasa usando en este caso la Taq Gold Applied Biosystem y Taq DNA Polymerase-USB), alineando (dependiendo de la temperatura de fusión de los cebadores o primers) y finalmente realizando una extensión del fragmento deseado.

Los cebadores utilizados fueron: 12sSf (5'-GAAACCAGGATTAGATACCC-3') y 12s1R (5'-AGCGACGGGCGATATGTAC-3') para el fragmento 12S, para el de 16S 16SH2 (5'-AGATAGAAACCAACCTGG-3') y 16SL2/16SL9

(5'-TGCCTGTTTATCAAAAACAT-3'/5'-CGCCTGTTTATCAAAAACAT-3') (Palumbi *et al.*, 1991), y para el fragmento COI, los cebadores Gala_COIF (5'-CATCACTWAGWTR ATYATTCGAGCAGAA-3') y Gala_COIR

(5'-GAAYAGGRTCTCCTC CTCCTAC-3') (Jones & Macpherson, 2007). Para tener la visualización del producto de PCR, se utilizó el equipo EC570 en el que se coloca un gel de agarosa que contiene una escala y una muestra del producto de PCR combinado con un indicador (*loading drive*: bromofenol + xileno cianol), todo esto se mantiene durante 80 min aproximadamente a 75 volts.

3. Purificación de PCR

El producto de PCR incluye más que el fragmento deseado de ADN, por tal razón, se realiza una purificación de este. El equipo "GenCatch PCR Purification kit" y "ExoSAP-IT[®] for PCR Product Clean-Up" extrae y purifica fragmentos de ADN de 100pb hasta 10kb (tamaño del gen) con filtros (en el primer caso) y amortiguadores que "lavan" el producto de PCR. Posteriormente, el ADN se visualiza (de forma similar que el producto de PCR) para tener la certeza de no haber perdido el producto en la purificación.

4. Reacción de secuenciación y filtrado

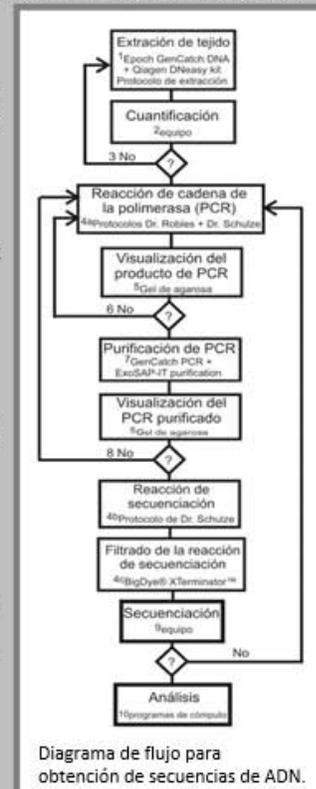
A partir de la visualización del purificado, se puede tener una idea de la cantidad de ADN que se utilizará para la reacción de secuenciación. El objetivo principal de la reacción de secuenciación es el de teñir el producto de PCR purificado con nucleótidos (*BigDye terminator mix*) a partir de cada uno de los cebadores. El filtrado de la reacción de secuencia se llevará a cabo con filtros de sefadex, así como con "*BigDye[®] X Terminator[™] Purification*", para remover impurezas de moléculas y recobrar el fragmento de ADN deseado sin degradar.

5. Secuenciación

La reacción de secuencia filtrada se analizó en el equipo Sequencer (3100 sequencer), el cual consiste en una electroforesis (dispersión de partículas en un campo eléctrico). El polímero actúa como gel en el secuenciador y detecta de esta forma todos los nucleótidos de la muestra. El resultado es la secuencia del gen deseado.

6. Análisis de secuencias

El programa Sequencher y BioEdit reunió las secuencias obtenidas de cebadores separados y permitió el análisis y corrección de bases en la secuencia. Con los programas Mega v.5.03 (Tamura *et al.*, 2011) y DnaSP v.5.10.01 (Librado & Rozas, 2009) se trabajaron las secuencias completas para realizar diferentes pruebas estadísticas e inferencias.



Secuenciación de ADN

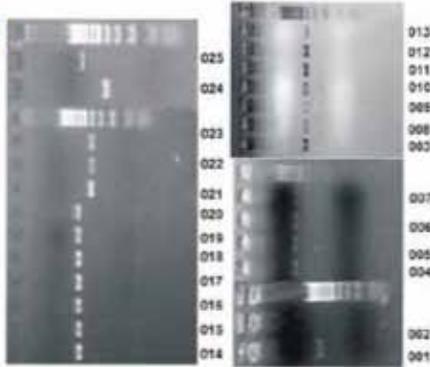
7. Purificación de PCR

Kit de purificación GenCatch PCR
Fragmentos de ADN de 100pb-10kb

Reacción de secuenciación

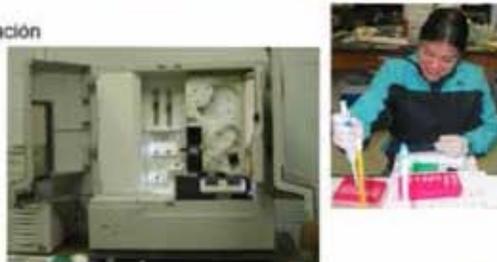
Agua
Buffer
BigDye
P1 o 2
Purificado de PCR

Colorear los nucleótidos
Segunda amplificación – un primer



Filtrado de reacción de secuenciación

Filtros de Sefadex



9. Secuenciación

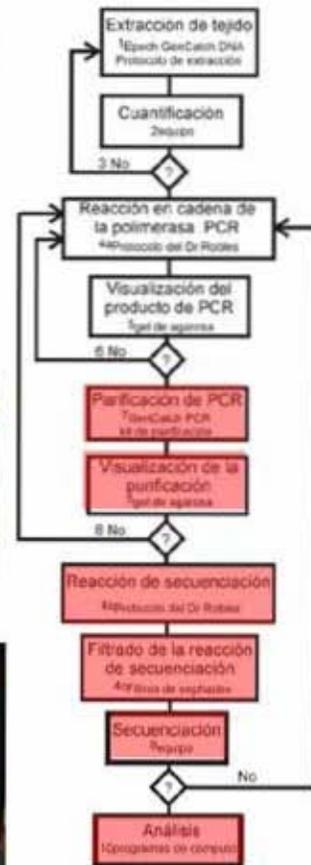
Secuenciador (3100 sequencer)
Electroforesis
Obtención de secuencias



10. Análisis

Programa Sequencher
Alineamiento
PAUP

Desarrollo y pruebas
para muestras "conflictivas"



Parte II. Total de secuencias obtenidas para el análisis y con las cuales se obtuvo una secuencia final por individuo.

Se obtuvieron un total de 95 secuencias para individuos de las especies *A. muricola* (49), *M. geyeri* (36) y *M. exuta* (10), junto con 22 secuencias de diferentes especies de galateidos (*M. aculeata*, *M. bracteosa*, *M. crassa*, *M. lauensis*, *M. producta*, *M. recta*, *M. scotti*, *M. subsquamosa* y *Galacantha rostrata*). En la siguiente tabla se resume el número total de secuencias obtenidas y la segunda tabla "Descripción" se desglosa la información.

Numero de réplicas de secuencias por gen, especie y localidad. Abreviaturas.- GM: golfo de México, SO: suroeste, MC: mar Caribe, GG: golfo de Guinea, Ch: Chapopote, CA:cañón Alaminos, GB: Garden Banks, CV: cañón Verde, VA: valle Atwater, EF: escarpe de Florida, SnC: San Croix, R: Regab, I: individuo, (n): réplica por individuo.

Gen	Especie	GM SO Ch	GM NO CA	GM NO GB	GM NE CV	GM NE VA	GM NE EF	MC SnC	GG R
12	<i>M. geyeri</i>	I(1),I(1),I(1)	I(1)				I(2), I(1)	I(1)	I(4)
	<i>M. exuta</i>	I(1),I(1),I(2)							
	<i>A. muricola</i>	I(3),I(5),I(2), I(1)	I(5)		I(2)	I(2)			I(1)
16	<i>M. geyeri</i>	I(1),I(1),I(1)	I(1)				I(1), I(1)	I(1)	I(1)
	<i>M. exuta</i>	I(1),I(1),I(1)							
	<i>A. muricola</i>	I(2),I(2),I(1) I(1),I(1),I(1)	I(2)	I(1),I(1)	I(2)	I(1)			I(1)
COI	<i>M. geyeri</i>	I(1),I(1),I(1)	I(1)				I(2)	I(2)	I(1), I(2)
	<i>M. exuta</i>	I(1),I(1),I(1)							
	<i>A. muricola</i>	I(1),I(1),I(1),I(1), I(1)		I(1)	I(1)	I(1)			

Descripción de las secuencias de los fragmentos de genes (12s, 16s y COI) obtenidas en el presente trabajo.

Abreviaturas.- id: número de identificación, Pb: pares de bases totales, M: *Munidopsis*, G: Galacantha, A: *Alvinocaris*, GM: golfo de México, NE: noreste, F: Florida, N: norte, Alam: Alaminos, MC: mar Caribe, GG: golfo de Guinea, P: Pacífico, CPN: cresta del Pacífico norte, S: sur, SO: suroeste.

Especie	id ejemplar	Gen	Pb	Localidad	id archivo *fas	Secuencia 1	Secuencia 2
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8791	12	303	GM Chapopote	8791MgCh12	Seq1_2a.12R_2009-11-17_D01	Seq1_2.12F_2009-11-17_C02
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8791	16	445	GM Chapopote	8791MgCh16	r7_7_012.16H_08	r7_7_004.16L_07
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8791	COI	514	GM Chapopote	8791MgChc	Seq1_1.COIR_2009-11-17_C03	Seq1_1.COIF_2009-11-17_D03
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8799	12	384	GM Chapopote	8799MgCh12	r7_5_032.12A_16	r7_5_021.12B_09
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8799	16	441	GM Chapopote	8799MgCh16	r7_5_028.16H_08	r7_5_017.16L_01
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8799	COI	485	GM Chapopote	8799MgChc	r7_9_005.coir	r7_9_015.coif
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8794	12	339	GM Chapopote	8794MgCh12	r7_5_033.12A_01	r7_5_022.12B_11
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8794	16	458	GM Chapopote	8794MgCh16	r7_5_030.16H_12	r7_5_019.16L_05
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8794	COI	436	GM Chapopote	8794MgChc	r7_9_006.coir	r7_9_016.coif
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8784	12	314	GM NE Escarpe F	8784MgNE12c	r7_6_064.12F_16	r7_6_040.12R_15
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8784	12	359	GM NE Escarpe F	8784MgNE12	Seq2_2.12R_2009-11-19_B05	Seq2_2.12F_2009-11-19_F05
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8784	16	484	GM NE Escarpe F	8784MgNE16	Seq3_4.16L_2009-11-24_G07	Seq3_4.16H_2009-11-24_B07
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8784	COI	504	GM NE Escarpe F	8784MgNEc	r7_9_035.COIF_14	r7_9_027.COIR_13
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8784	COI	424	GM NE Escarpe F	8784MgNEcb	Seq4_01.COIR_2009-11-26_A10	Seq4_01.COIF_2009-11-26_G09
<i>M. geyeri</i>	USNM310877	12	252	GM NE Escarpe F	310877MgNE12	Seq2_4.12R_2009-11-19_D05	Seq2_4.12F_2009-11-19_H05
<i>M. geyeri</i>	USNM310877	16	447	GM NE Escarpe F	310877MgNE16	Seq43_01.16L_2009-11-26_F12	Seq3_1.16L_2009-11-24_D07
						Seq43_01.16H_2009-11-26_H12	Seq3_1.16H_2009-11-24_G06
						Seq3_4.16L_2009-11-24_G07	Seq3_4.16H_2009-11-24_B07
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8912	12	284	GM N Cañón Alam	8912MgNAC12	r7_7_047.12R_14	r7_7_038.12F_11
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8912	16	448	GM N Cañón Alam	8912MgNAC16	r7_7_031.16H_14	r7_7_023.16L_13
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8912	COI	468	GM N Cañón Alam	8912MgNACc	r7_9_001.coir	r7_9_011.coif
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8923	12	364	MC Sn Croix	8923MgMC12	Seq3_2.12R_2009-11-24_E06	Seq3_2.12F_2009-11-24_B06
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8923	16	419	MC Sn Croix	8923MgMC16	Seq4_01.16L_2009-11-26_A09	Seq4_01.16H_2009-11-26_D09
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8923	COI	496	MC Sn Croix	8923MgMCc	r7_10_008.COIF_15	r7_10_004.COIR_07
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8923	COI	482	MC Sn Croix	8923MgMCcb	Seq2_1.COIR_2009-11-19_E04	Seq2_1.COIF_2009-11-19_G04
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8862	COI	440	GG Regab	8862MgGGc	r7_10_005.COIF_09	r7_10_001.COIR_01
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8863	12	307	GG Regab	8863MgG12d	r7_6_067.12F_05	r7_6_043.12R_06
						r7_6_065.12F_01	r7_6_042.12R_04
						r7_6_066.12F_03	r7_6_041.12R_02
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8863	12	303	GG Regab	8863MgG12c	Seq2_1.12R_2009-11-19_A05	Seq2_1.12F_2009-11-19_E05
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8863	12	369	GG Regab	8863MgG12b	Seq4_02.12R_2009-11-26_F11	Seq4_02.12F_2009-11-26_B12
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8863	12	369	GG Regab	8863MgG12	Seq2_1.12R_2009-11-19_A05	Seq4_02.12R_2009-11-26_F11
						Seq4_02.12F_2009-11-26_B12	Seq2_1.12F_2009-11-19_E05
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8863	16	240	GG Regab	8863MgG16	Seq4_02.16L_2009-11-26_B09	Seq4_02.16H_2009-11-26_E09
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8863	COI	468	GG Regab	8863MgGcb	r7_10_006.COIF_11	r7_10_002.COIR_03
<i>M. geyeri</i>	ULLZ-8863	COI	499	GG Regab	8863MgGc	r7_9_036.COIF_16	r7_9_028.COIR_15
<i>M. exuta</i>	ULLZ-8792	12	262	GM Chapopote	8792MsCh12	r7_7_026.12sR_04	r7_7_018.12sF_03
<i>M. exuta</i>	ULLZ-8792	16	480	GM Chapopote	8792MsCh16	r7_7_014.16H_12	r7_7_006.16L_11
<i>M. exuta</i>	ULLZ-8792	COI	431	GM Chapopote	8792MsChc	r7_9_004.coir	r7_9_014.coif
<i>M. exuta</i>	ULLZ-8861	12	430	GM Chapopote	8861Ms12	r6_8_36.12B_02	r6_8_36.12A_03
<i>M. exuta</i>	ULLZ-8861	16	378	GM Chapopote	8861Ms16	r6_8_27.16L_13	r6_8_27.16H_16
<i>M. exuta</i>	ULLZ-8861	COI	506	GM Chapopote	8861MsChc	r7_10_007.COIF_13	r7_10_003.COIR_05
<i>M. exuta</i>	CNCR24866	12	361	GM Chapopote	jMsCh12	Seq1_7a.12R_2009-11-17_B01	Seq1_7.12F_2009-11-17_H02
<i>M. exuta</i>	CNCR24866	12	359	GM Chapopote	jMsCh12b	Seq2_2.12R_2009-11-19_B05	Seq2_2.12F_2009-11-19_F05
<i>M. exuta</i>	CNCR24866	16	462	GM Chapopote	jMsCh16	Seq3_5.16L_2009-11-24_H07	Seq3_5.16H_2009-11-24_C07
<i>M. exuta</i>	CNCR24866	COI	507	GM Chapopote	jMsChc	Seq2_2.COIR_2009-11-19_F04	Seq2_2.COIF_2009-11-19_H04

Especie	Id ejemplar	Gen	Pb	Localidad	Id archivo *fas	Secuencia 1	Secuencia 2
<i>M aculeata</i>	USNM195006	12	193	P CPN 21°N	19Mac12	Seq5_04.12R_2009-11-29_F02	Seq5_04.12F_2009-11-29_B02
<i>M bracteosa</i>	USNM1100633	12	398	P Bahía Monterey	Mbrac12	Seq1_9.12R_2009-11-17_A02	Seq1_9.12F_2009-11-17_B03
<i>M bracteosa</i>	USNM1100633	16	479	P Bahía Monterey	Mbrac16	Seq4_03.16I_2009-11-26_C09	Seq4_03.16H_2009-11-26_F09
<i>M crassa</i>	USNM216279	12	371	P Panamá	21Mcr12	Seq5_01.12R_2009-11-30_A04	Seq1_9.12F_2009-11-30_F03
<i>M crassa</i>	USNM216279	COI	129	P Panamá	21McrC	Seq3_4.COIR_2009-11-24_D08	Seq3_1.COIF_2009-11-24_E08
						Seq3_1.COIR_2009-11-24_A08	Seq4_4.COIF_2009-11-24_H08
<i>M crassa</i>	USNM204595	COI	133	MC Islas Aves	20McrC	Seq3_2.COIR_2009-11-24_D08	Seq3_2.COIF_2009-11-24_F08
<i>M crassa</i>	USNM243938	12	360	A NO Carolina S	24Mcr12	Seq5_02.12R_2009-11-30_B04	Seq5_02.12F_2009-11-30_F03
<i>M crassa</i>	USNM1128505	12	371	P SO	11Mcr12	Seq5_02.12R_2009-11-29_D02	Seq5_02.12F_2009-11-29_H01
<i>M laevis</i> ?	ULLZ-8914	16	444	P SO	8914Ms16	r7_7_045.16H_10	r7_7_036.16L_07
<i>M laevis</i> ?	ULLZ-8914	COI	506	P SO	8914Msc	r7_9_002.coir	r7_9_012.coif
<i>M producta</i>	USNM10077	COI	84	P Panamá	10MprC	Seq4_03.COIR_2009-11-26_E10	Seq4_03.COIF_2009-11-26_B11
<i>M producta</i>	USNM10077	COI	178	P Panamá	10MprCb	Seq5_01.COIR_2009-11-29_B03	Seq5_01.COIF_2009-11-29_G02
<i>M recta</i>	USNM1100643	12	220	P CPN	Mrec12c	Seq1_8.12R_2009-11-17_A01	Seq1_8.12F_2009-11-17_A03
<i>M recta</i>	USNM1100643	12	369	P CPN	Mrec12b	Seq4_01.12R_2009-11-26_E11	Seq4_01.12F_2009-11-26_A12
<i>M recta</i>	USNM1100643	12	370	P CPN	Mrec12	Seq1_8.12R_2009-11-17_A01	Seq4_01.12R_2009-11-26_F11
						Seq1_8.12F_2009-11-17_A03	Seq4_01.12F_2009-11-26_A12
<i>M recta</i>	USNM1100643	16	470	P CPN	Mrec16	Seq3_2.16I_2009-11-24_E07	Seq3_2.16H_2009-11-24_H06
<i>M scotti</i>	USNM1100639	12	215	P Juan de Fuca	11Msc12	Seq5_01.12R_2009-11-29_C02	Seq5_01.12F_2009-11-29_C01
<i>M subsquamosa</i>	USNM228067	COI	84	P Galápagos	22MsuC	Seq4_02.COIR_2009-11-26_D10	Seq4_02.COIF_2009-11-26_A11
<i>M subsquamosa</i>	USNM228067	COI	84	P Galápagos	22MsuCb	Seq5_03.COIR_2009-11-29_D03	Seq5_03.COIF_2009-11-29_A03
<i>G rostrata</i>	ULLZ-8023	16	454	GM N	8023Gr16	r7_6_04.16L_07	r7_6_014.16H_12
<i>A muricola</i>	ULLZ-8814	12	305	GM Chapopote	8814ACh12	r7_7_025.12sR_02	r7_7_017.12sF_01
<i>A muricola</i>	ULLZ-8814	12	308	GM Chapopote	8814ACh12b	r7_6_044.12R_08amuricola8814	r7_5_007.12F_13amuricola8814
<i>A muricola</i>	ULLZ-8814	12	363	GM Chapopote	8814ACh12c	Seq3_3.12R_2009-11-24_F05	Seq3_3.12F_2009-11-24_C06
<i>A muricola</i>	ULLZ-8814	16	454	GM Chapopote	8814ACh16	r7_7_013.16H_10	r7_7_005.16L_09
<i>A muricola</i>	ULLZ-8814	16	518	GM Chapopote	8814ACh16b	Seq2_2.16I_2009-11-19_B04	Seq2_2.16H_2009-11-17_F03
<i>A muricola</i>	ULLZ-8814	COI	472	GM Chapopote	8814AChC	r7_9_029.COIF_02	r7_9_021.COIR_01
<i>A muricola</i>	ULLZ-8815	12	290	GM Chapopote	8815ACh12	r7_5_016.12R_16	r7_5_008.12F-15
<i>A muricola</i>	ULLZ-8815	12	280	GM Chapopote	8815ACh12b	r7_5_016.12R_16	r7_5_008.12F-15
<i>A muricola</i>	ULLZ-8815	12	344	GM Chapopote	8815ACh12c	Seq1_4a.12R_2009-11-17_F01	Seq1_4a.12F_2009-11-17_F02
<i>A muricola</i>	ULLZ-8815	12	263	GM Chapopote	8815ACh12d	Seq4_03.12R_2009-26-17_G11	Seq4_03.12F_2009-11-26_C12
<i>A muricola</i>	ULLZ-8815	12	367	GM Chapopote	8815ACh12e	Seq1_4a.12R_2009-11-17_F01	Seq4_03.12R_2009-26-17_G11
						Seq4_03.12F_2009-11-26_C12	Seq1_4a.12F_2009-11-17_F02
<i>A muricola</i>	ULLZ-8815	16	455	GM Chapopote	8815ACh16	r7_7_015.16H_14	r7_7_007.16L-13
<i>A muricola</i>	ULLZ-8815	16	487	GM Chapopote	8815ACh16b	r7_7_015.16H_14	r7_7_007.16L-13
<i>A muricola</i>	ULLZ-8915	COI	464	GM Chapopote	8815AChC	r7_9_030.COIF_04	r7_9_022.COIR_03
<i>A muricola</i>	ULLZ-8816	12	197	GM Chapopote	8816ACh12b	r7_5_034.12R_03	r7_5_023.12F-13
<i>A muricola</i>	ULLZ-8816	12	302	GM Chapopote	8816ACh12	r7_6_062.12F_12	r7_6_038.12R-11
<i>A muricola</i>	ULLZ-8816	16	389	GM Chapopote	8816ACh16	r7_5_029.16H_10	r7_5_018.16L-03
<i>A muricola</i>	ULLZ-8916	COI	417	GM Chapopote	8816AChC	r7_9_031.COIF_06	r7_9_023.COIR_05
<i>A muricola</i>	ULLZ-8817	12	208	GM Chapopote	8817ACh12	r7_5_035.12R_05	r7_5_029.12F-15
<i>A muricola</i>	ULLZ-8817	16	434	GM Chapopote	8817ACh16	r7_5_031.16H_14	r7_5_020.16L_07
<i>A muricola</i>	ULLZ-8917	COI	456	GM Chapopote	8817AChC	r7_9_032.COIF_08	r7_9_024.COIR_07
<i>A muricola</i>	ULLZ-8818	16	435	GM Chapopote	8818ACh16	r7_6_05.16L_09	r7_6_015.16H_14
<i>A muricola</i>	ULLZ-8818	COI	395	GM Chapopote	8818AChC	r7_9_033.COIF_10	r7_9_025.COIR_09

Especie	id ejemplar	Gen	Pb	Localidad	id archivo *fas	Secuencia 1	Secuencia 2
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8819	16	427	GM Chapopote	8819ACh16	r7_6_06.16L_11	r7_6_016.16H_16
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8919	COI	456	GM Chapopote	8819AChC	r7_9_034.COIf_12	r7_9_026.COIr_11
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8907	12	243	GM N Cañón Verde	8907ANGC12	Seq1_5a.12R_2009-11-17_H01	Seq1_6.12F_2009-11-17_G02
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8907	12	371	GM N Cañón Verde	8907ANGC12b	Seq4_04.12R_2009-11-26_H11	Seq4_04.12F_2009-11-26_D12
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8907	16	457	GM N Cañón Verde	8907ANGC16	r7_7_030.16H_14	r7_7_022.16L-11
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8907	16	479	GM N Cañón Verde	8907ANGC16b	Seq2_4.16L_2009-11-19_D04	Seq2_4.16H_2009-11-19_H03
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8907	COI	472	GM N Cañón Verde	8907ANGCc	r7_9_040.COIf_07	r7_9_038.COIr_03
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8908	12	376	GM N Garden Banks	8908ANGB12	Seq1_3a.12R_2009-11-17_E01	Seq1_3.12F_2009-11-17_D02
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8908	16	466	GM N Garden Banks	8908ANGB16	r7_7_043.16H_06	r7_7_034.16L-03
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8909	16	458	GM N Garden Banks	8909ANGB16	r7_7_044.16H_08	r7_7_035.16L-05
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8909	COI	496	GM N Garden Banks	8909ANGBc	r7_9_007.COIr	r7_9_017.COIf
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8910	12	223	GM N Cañón Alam	8910ANAC12b	r7_7_048.12R-16	r7_7_039.12F_13
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8910	12	836	GM N Cañón Alam	8910ANAC12c	r7_7_048.12R-16	r7_7_039.12F_13
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8910	12	234	GM N Cañón Alam	8910ANAC12e	Seq1_5a.12R_2009-11-17_G01	Seq1_5a.12F_2009-11-17_E02
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8910	12	375	GM N Cañón Alam	8910ANAC12	Seq3_1.12R_2009-11-24_D06	Seq3_1.12F_2009-11-24_A06
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8910	12	363	GM N Cañón Alam	8910ANAC12d	Seq1_5a.12R_2009-11-17_G01	Seq3_1.12R_2009-11-24_D06
						Seq1_5a.12F_2009-11-17_E02	Seq3_1.12F_2009-11-24_A06
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8910	16	457	GM N Cañón Alam	8910ANAC16b	r7_7_032.16H_16	r7_7_024.16L-15
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8910	16	484	GM N Cañón Alam	8910ANAC16	Seq2_3.16L_2009-11-19_C04	Seq2_3.16H_2009-11-19_G03
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8911	12	259	GM N Valle Atwater	8911ANAT12	r7_7_040.12F-15	adriana 01_14
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8911	12	376	GM N Valle Atwater	8911ANAT12b	Seq2_3.12R_2009-11-19_C05	Seq2_3.12F_2009-11-19_G05
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8911	16	544	GM N Valle Atwater	8911ANAT16	Seq2_1.16L_2009-11-19_A04	Seq2_1.16H_2009-11-19_E03
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8911	COI	472	GM N Valle Atwater	8911ANATC	r7_9_039.COIf_05	r7_9_037.COIr_01
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8921	12	376	GG Regab	8921AGG12	Seq1_1a.12R_2009-11-17_C01	Seq1_1.12F_2009-11-17_B02
<i>A. muricola</i>	ULLZ-8921	16	462	GG Regab	8921AGG16	Seq3_3.16L_2009-11-24_F07	Seq3_3.16H_2009-11-24_A07

Anexo V. Tipo de caracteres utilizados para el análisis de individuos de la especie *Alvinocaris muricola*.

Son 61 morfológicos y 2 ecológicos (más dos opcionales), en total 63 caracteres (65 considerando los opcionales).

Carácter	Descripción	Estado de carácter	
		1, si	0, no
Caparazón			
1	Deprimido dorsoventralmente	1, si	0, no
2	Tegumento fuertemente calcificado	1, si	0, no
3	Superficie dorsal sin espinas (pueden haber otras ornamentaciones como elevaciones y escamas*)	1, si	0, no
4	Superficie dorsal con sólo 2 espinas epigástricas (*)	1, si	0, no
5	Superficie dorsal con 2 a 20 espinas (*)	0, si	1, no
6	Superficie dorsal con más de 20 espinas	1, si	0, no
7	Una espina prominente en la parte media de la región gástrica	1, si	0, no
8	Margen anterior con espina antenal	1, si	0, no
9	Margen lateral con espina anterolateral	0, si	1, no
10	Espina anterobranquial (posterior a la anterolateral) notablemente más grande que la anterolateral.	1, si	0, no
11	Espina anterobranquial casi de la misma talla que la anterolateral	1, si	0, no
12	Margen lateral con una a 5 espinas comenzando por la anterolateral (sin incluir tubérculos sin filo)	1, si	0, no
13	Margen lateral con más de 5 espinas comenzando por la anterolateral (sin incluir tubérculos sin filo)	0, si	1, no
14	Presencia de elevaciones transversales ciliadas	0, si	1, no
15	Surco cervical bien definido	1, si	0, no
16	Espinas en la parte posterior del margen del caparazón	1, si	0, no

Carácter	Descripción	Estado de carácter	
		1, si	0, no
Pubescencia			
17	Con notable presencia de pubescencia en el cuerpo	1, si	0, no
Rostro			
18	Con carina dorsal bien definida	1, si	0, no
19	Con espinas supraoculares	0, si	1, no
20	Con espinas laterales grandes (de uno o ambos lados)	1, si	0, no
21	Con dientes laterales muy pequeños	1, si	0, no
22	Espiciforme: poco ancho en la base	0, si	1, no
23	Menos espinado: ancho en la base, estrecho distal	1, si	0, no
24	Triangular ancho	1, si	0, no
Ocular			
25	Ojos reducidos	1, si	0, no
26	Ojos móviles con facilidad	0, si	1, no
27	Córnea sin espinas	0, si	1, no
28	Pedúnculo ocular con espina mesial	1, si	0, no
29	Pedúnculo ocular con espina lateral	1, si	0, no
Maxilípedos			
30	Maxilípodo uno sin flagelo	1, si	0, no
31	Maxilípodo tres con epípoditos bien desarrollados	0, si	1, no
32	Mero del tercer maxilípodo con espina distodorsal en el margen extensor	1, si	0, no
33	Mero del tercer maxilípodo con más de una espina o tubérculo en el margen extensor	1, si	0, no
34	Mero del tercer maxilípodo con dos a cuatro espinas bien desarrolladas en el margen flexor (pueden haber otras, pero sin ser bien definidas)	0, si	1, no
35	Mero del tercer maxilípodo con más de cuatro espinas en el margen flexor (pueden haber otras, pero sin ser bien definidas)	1, si	0, no
36	Isquio del tercer maxilípodo con la cresta mesial denticulada.	0, si	1, no

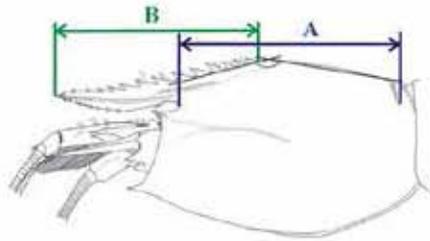
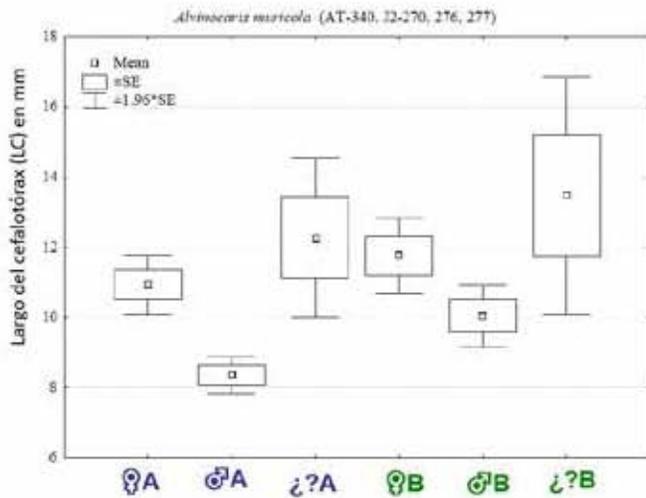
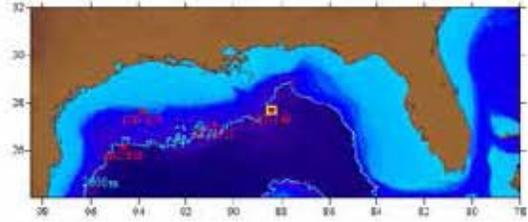
Pedúnculo de la anténula			
37	Segmento basal con un proceso denticulado en la parte mesial terminando con una espina bien desarrollada	0, si	1, no
38	Segmento basal con un proceso denticulado en la parte mesial terminando con una espina pequeña o tubérculo	1, si	0, no
39	Segmento basal con espina distolateral	0, si	1, no
40	Segmento basal con espina distodorsal	0, si	1, no
Pedúnculo de la antena			
41	Segmento basal con una espina	0, si	1, no
42	Segundo segmento con espina distomesial (no como tubérculo)	0, si	1, no
43	Segundo segmento, espina distolateral más larga que la espina (o proceso) distomesial	1, si	0, no
Pereiopodos			
44	Presencia de epipoditos	0, si	1, no
45	Primer par de pereiopodos sobrepasan el largo de los quelípedos	1, si	0, no
46	Dactilo fuertemente curvado en la parte distal	1, si	0, no
47	Dactilo con 13 o más dientes en el margen flexor	1, si	0, no
48	Dactilo con menos de 13 dientes en el margen flexor	1, si	0, no
49	Dientes del dactilo disminuyendo en distancia y tamaño hacia la base	0, si	1, no
50	Propodio de talla similar al dactilo	1, si	0, no
Quelípedos			
51	Propodio (mano fija) con carina denticulada en el margen distolateral	1, si	0, no
52	Mero con 4 espinas distales (distomesial, distodorsal, distolateral, distoventral)	0, si	1, no
53	Mero con hilera de espinas dorsales	0, si	1, no
54	Mero de longitud similar al propodio (mano fija)	1, si	0, no
55	Presencia de epipoditos	0, si	1, no

Carácter	Descripción	Estado de carácter	
Abdomen			
56	Armado con espinas	0, si	1, no
57	Somitas 2 a 4 con dos carinas paralelas dorsales	1, si	0, no
58	Somita 2 y 3 con las dos carinas paralelas, 4 con una sola carina dorsal	1, si	0, no
59	Somita 6, con los dos lóbulos laterales, circulares y bien definidos	1, si	0, no
60	Somita 6 con lóbulo posteromedio extendido sobre la parte anterior del telson	1, si	0, no
Telson			
61	Con 8 placas	0, si	1, no
62	Con 10 placas	1, si	0, no
Ecológicos			
63	Distribución abisal (a partir de los 2000m, Rally & Parsons, 2004)	1, si	0, no
64	Registrado en ambientes quimiosintéticos	1, si	0, no
Opcionales:			
65	Distribución en el Atlántico	0, si	1, no
66	Distribución en el Pacífico	1, si	0, no
67	En ventilas hidrotermales	1, si	0, no
68	En infiltraciones frías	1, si	0, no
69	Cadáver de ballena	1, si	0, no

Revisión de organismos de la especie

Alvinocaris muricola Williams 1988

J2-270, 276, 277 AT-340: 54 hembras, 8 hembras ovig. y 31 machos



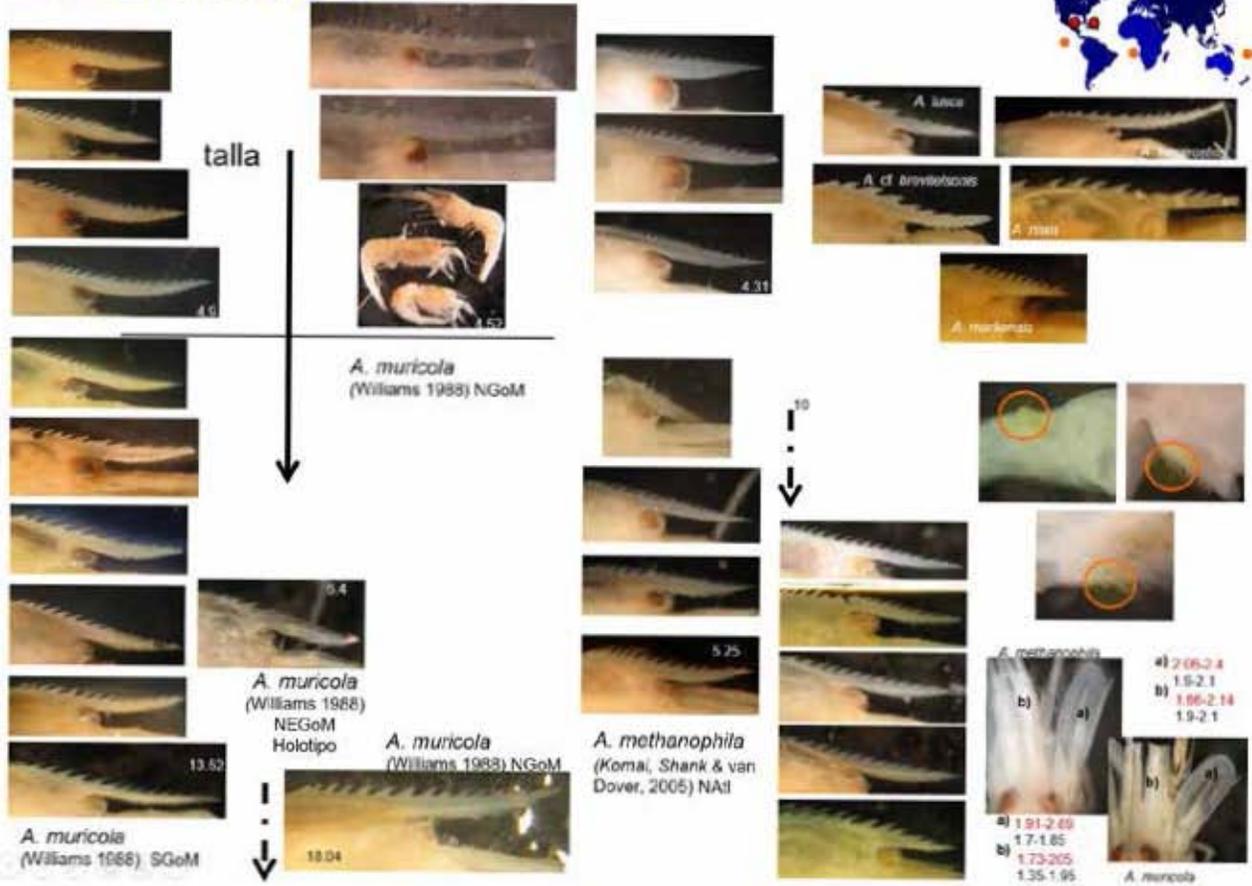
	Valid N	Mean	Minim	Maxim	Std. Dev	Standard Error	
F.CL	114	10.93	3.69	20.99	4.58	0.43	t38= 1.060
M.CL	39	8.39	5.46	11.59	1.71	0.27	p=0.3160
Ns.CL	15	12.27	4.52	19.85	4.52	1.17	
F.R+t	102	11.77	3.81	25.22	5.55	0.55	z5= -0.8858
M.R+t	36	10.05	5.30	16.15	2.75	0.46	p=0.3617
Ns.R+t	15	13.48	4.32	21.96	6.70	1.73	

♂ más alargado
 Margen posterior del telson → diente medio
 Dedos de quela muy elongados
 Pereopodos <gruesos y <setosos
 Rostro



Algunos ejemplares revisados mostrando diferentes tallas

Análisis morfológico



76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98
83	0.002	0.002	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004
84	0.002	0.002	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004
85	0.002	0.002	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004
86	0.000	0.000	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002
87	0.002	0.002	0.004	0.004	0.000	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.002	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004
88	0.002	0.002	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.004	0.002	0.004	0.002	0.004	0.002	0.004	0.002	0.004	0.002	0.004	0.002	0.004	0.004
89	0.000	0.000	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.000	0.002	0.002	0.002	0.000	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002
90	0.132	0.132	0.135	0.135	0.132	0.132	0.135	0.135	0.135	0.132	0.132	0.129	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132
91	0.132	0.132	0.135	0.135	0.132	0.132	0.135	0.135	0.135	0.132	0.132	0.129	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132
92	0.132	0.132	0.135	0.135	0.132	0.132	0.135	0.135	0.135	0.132	0.132	0.129	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132	0.132
93	0.193	0.193	0.196	0.196	0.193	0.193	0.196	0.193	0.190	0.193	0.193	0.196	0.193	0.152	0.152	0.152	0.152	0.152	0.152	0.152	0.152	0.152
94	0.193	0.193	0.196	0.196	0.193	0.193	0.196	0.193	0.190	0.193	0.193	0.196	0.193	0.152	0.152	0.152	0.152	0.152	0.152	0.152	0.152	0.152
95	0.190	0.190	0.193	0.193	0.190	0.187	0.190	0.190	0.187	0.190	0.190	0.193	0.190	0.157	0.157	0.157	0.157	0.157	0.157	0.157	0.157	0.157
96	0.190	0.190	0.193	0.193	0.190	0.187	0.190	0.190	0.187	0.190	0.190	0.193	0.190	0.157	0.157	0.157	0.157	0.157	0.157	0.157	0.157	0.157
97	0.186	0.186	0.189	0.189	0.189	0.189	0.189	0.186	0.189	0.186	0.189	0.183	0.186	0.172	0.172	0.172	0.172	0.174	0.168	0.168	0.168	0.168
98	0.165	0.165	0.168	0.168	0.168	0.163	0.168	0.165	0.168	0.165	0.168	0.162	0.165	0.168	0.168	0.168	0.185	0.185	0.179	0.179	0.179	0.089

Grupo de *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*.

II. Estimado de divergencia evolutiva entre secuencias utilizando el modelo de Kimura 2-parámetros, para 45 secuencias nucleotídicas del fragmento de gen COI, mismo grupo de datos con los que se realizó el análisis Neighbor-Joining (vecino más cercano) en la Fig. 28a, incluyendo a *Sinkaia crosnieri*.

Especies y número de identificación de colección ULLZ o GenBank en paréntesis: 1-8. *M. geyeri* (8784MgNEc, 8791MgChc, 8794MgChc, 8799MgChc, 8912MgNACc, 8923MgMCC, 8863MgGc, 8862mgeyerGG), 9-10. *Munidopsis* sp. A (KX016552, KX016553), 11-16. *M. bracteosa* (DQ677684-DQ677689), 17-20. *M. exuta* (DQ677690, 8861MexChc, 8792MexChc, cncr24866e), 21-29. *M. recta* (DQ677695- DQ677702, KY581549), 30-33. *M. scotti* (DQ677703-DQ677705, KY581548), 34-37. *M. antonii* (DQ677677, DQ677678, DQ677681, DQ677682), 38. *M. segonzaci* (DQ677683), 39. *M. tiburón* (DQ677673), 40. *M. livida* (KX016546), 41-42. *M. kensmithi* (DQ677706, DQ677709), 43. *M. lauensis* (MH717895), 44. *M. verrilli* (MH717896), 45. *Sinkaia crosnieri* (EU420129).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	
1																				
2	0.00																			
3	0.00	0.00																		
4	0.00	0.00	0.00																	
5	0.00	0.00	0.00	0.00																
6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00															
7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00														
8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00													
9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00												
10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00											
11	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01										
12	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01									
13	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00								
14	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00							
15	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00						
16	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00	0.00					
17	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02				
18	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02			
19	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00
20	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01

29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45
30	0.03															
31	0.04	0.00														
32	0.04	0.00	0.00													
33	0.03	0.01	0.01	0.01												
34	0.03	0.03	0.04	0.04	0.03											
35	0.03	0.04	0.04	0.04	0.03	0.00										
36	0.03	0.04	0.04	0.04	0.03	0.00	0.00									
37	0.03	0.04	0.04	0.04	0.03	0.01	0.01	0.01								
38	0.05	0.06	0.06	0.06	0.05	0.04	0.04	0.04	0.04							
39	0.09	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.10	0.09						
40	0.11	0.12	0.13	0.13	0.13	0.11	0.11	0.12	0.11	0.12	0.14					
41	0.13	0.12	0.13	0.13	0.12	0.12	0.12	0.12	0.11	0.08	0.13	0.14				
42	0.12	0.12	0.12	0.12	0.12	0.12	0.12	0.11	0.08	0.12	0.14	0.01				
43	0.14	0.13	0.13	0.13	0.14	0.13	0.13	0.13	0.12	0.13	0.17	0.14	0.14			
44	0.14	0.14	0.14	0.13	0.14	0.15	0.15	0.15	0.14	0.14	0.16	0.15	0.14	0.16		
45	0.20	0.22	0.22	0.22	0.21	0.22	0.23	0.23	0.22	0.22	0.24	0.25	0.25	0.26	0.26	

III. Estimado de divergencia evolutiva entre secuencias utilizando el modelo de Kimura 2-parámetros, para 14 secuencias nucleotídicas del fragmento de gen COI, mismo grupo de datos con los que se realizó el análisis Neighbor-Joining (vecino más cercano) en la Fig. 28b excluyendo a *Sinkaia crosnieri*.

Especies y número de identificación de colección ULLZ o GenBank en paréntesis: 1. *M. lauensis* (MH717895), 2. *M. verrilli* (MH717896), 3. *M. bracteosa* (DQ677684), 4-10. *M. geyeri* (8784MgNEc, 8791MgChc, 8794MgChc, 8799MgChc, 8912MgNACc, 8923MgMCc, 8863MgGc), 11. *M. recta* (DQ677695), 12-14. *M. exuta* (8861MexChc, 8792MexChc, cncr24866e).

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1													
2	0.162												
3	0.141	0.134											
4	0.141	0.133	0.006										
5	0.141	0.136	0.008	0.002									
6	0.141	0.136	0.008	0.002	0.000								
7	0.141	0.136	0.008	0.002	0.000	0.000							
8	0.141	0.136	0.008	0.002	0.000	0.000	0.000						
9	0.141	0.136	0.008	0.002	0.000	0.000	0.000	0.000					
10	0.143	0.138	0.010	0.004	0.002	0.002	0.002	0.002	0.002				
11	0.136	0.144	0.016	0.022	0.024	0.024	0.024	0.024	0.024	0.027			
12	0.141	0.133	0.018	0.020	0.022	0.022	0.022	0.022	0.022	0.024	0.018		
13	0.143	0.136	0.016	0.018	0.020	0.020	0.020	0.020	0.022	0.016	0.002		
14	0.151	0.138	0.018	0.020	0.022	0.022	0.022	0.022	0.024	0.022	0.008	0.006	

Anexo VII. Origen de datos para los sitios Web de las capas ambientales. El número hace referencia al sitio Web de la Tabla 16.

ID	Referencia
1	Chubar, P., Waters, B., Raineault, N., Robert, E., & Merle, S. (2016, June). Seeps and Ecosystems of the Cascadia Margin (Rep.). Retrieved June 05, 2018, from NOAA Website: https://www.pmel.noaa.gov/eoi/pdfs/2016-PacificCoast-NA072-CruiseReport-lores.pdf
2	Åström, Emmelie KL, Michael L. Carroll, William G. Ambrose Jr, and JoLynn Carroll. "Arctic cold seeps in marine methane hydrate environments: impacts on shelf macrobenthic community structure offshore Svalbard." <i>Marine Ecology Progress Series</i> 552 (2016): 1-18.
2	Batang, Zenon B., Evangelos Papathanassiou, Abdulaziz Al-Suwailem, Chris Smith, Maria Salomidi, George Petihakis, Nabeel M. Alikunhi et al. "First discovery of a cold seep on the continental margin of the central Red Sea." <i>Journal of Marine Systems</i> 94 (2012): 247-253.
1-3, 6	BOEM Gulf of Mexico Seismic Water Bottom Anomalies Map Gallery
2	Bowden, David A., Ashley A. Rowden, Andrew R. Thurber, Amy R. Baco, Lisa A. Levin, and Craig R. Smith. Cold seep epifaunal communities on the Hikurangi Margin, New Zealand: composition, succession, and vulnerability to human activities. <i>PLoS One</i> 8, no. 10 (2013): e76869.
2	Chubar et al., 2016; Ruff et al., 2015; Sahling et al., 2008; Mazurenko et al., 2003; Sellanes et al., 2008; Levin et al., 2007; Greinert et al., 2010; BOEM, 2016
2-5	Chubar, P., Waters, B., Raineault, N., Robert, E., & Merle, S. (2016, June). Seeps and Ecosystems of the Cascadia Margin (Rep.). Retrieved June 05, 2018, from NOAA Website: https://www.pmel.noaa.gov/eoi/pdfs/2016-PacificCoast-NA072-CruiseReport-lores.pdf
6	Gafeira, Joana, Margaret Dolan, and Xavier Monteys. "Geomorphometric characterization of pockmarks by using a GIS-based semi-automated toolbox." <i>Geosciences</i> 8, no. 5 (2018).
1- 4	Greinert, Jens, K. B. Lewis, Jörg Bialas, Ingo A. Pecher, A. Rowden, D. A. Bowden, Marc De Batist, and Peter Linke. "Methane seepage along the Hikurangi Margin, New Zealand: Overview of studies in 2006 and 2007 and new evidence from visual, bathymetric and hydroacoustic investigations." <i>Marine Geology</i> 272, no. 1-4 (2010): 6-25.
2,3	Han, XiQiu, KeHong Yang, and YongYang Huang. "Origin and nature of cold seep in northeastern Dongsha area, South China Sea: evidence from chimney-like seep carbonates." <i>Chinese Science Bulletin</i> 58, no. 30 (2013): 3689-3697.
2	Hoshino, Tatsuhiko, Tomohiro Toki, Akira Ijiri, Yuki Morono, Hideaki Machiyama, Juichiro Ashi, Kei Okamura, and Fumio Inagaki. "Atribacteria from the seafloor sedimentary biosphere disperse to the hydrosphere through submarine mud volcanoes." <i>Frontiers in microbiology</i> 8 (2017): 1135.
2	Jessen, Gerhard L., Silvio Pantoja, Marcelo A. Gutierrez, Renato A. Quinones, Rodrigo R. Gonzalez, Javier Sellanes, Matthias Y. Kellermann, and Kai-Uwe Hinrichs. "Methane in shallow cold seeps at Mocha Island off central Chile." <i>Continental Shelf Research</i> 31, no. 6 (2011): 574-581.
2	Jin, Y., Shoji, H., Obzhirov, A., & Baranov, B. (Eds.). (2013, February). Operation Report of Sakhalin Slope Gas Hydrate Project 2012, R/V Akademik M. A. Lavrentyev Cruise 59 (Rep.). Retrieved June 08, 2018, from Kitami Institute Website: http://www-ner.office.kitami-it.ac.jp/SSGH12_Report.pdf
2	Johnson, H. P. et al. Analysis of bubble plume distributions to evaluate methane hydrate decomposition on the continental slope, <i>Geochemistry Geophysics Geosystems</i> (DOI: 10.1002/2015GC005955 (2015).
1,2	Levin, Lisa A., and Guillermo F. Mendoza. "Community structure and nutrition of deep methane-seep macrobenthos from the North Pacific (Aleutian) Margin and the Gulf of Mexico (Florida Escarpment)." <i>Marine Ecology</i> 28, no. 1 (2007): 131-151.
1-4, 6	Mazurenko, L. L., and V. A. Soloviev. "Worldwide distribution of deep-water fluid venting and potential occurrences of gas hydrate accumulations." <i>Geo-Marine Letters</i> 23, no. 3-4 (2003): 162-176.
6	Michel, G., Dupré, S., Baltzer, A., Ehrhold, A., Imbert, P., Pitel, M., et al. (2017). Pockmarks on the South Aquitaine Margin continental slope: The seabed expression of past fluid circulation and former bottom currents. <i>Comptes Rendus Geoscience</i> , 349(8), 391-401. https://doi.org/10.1016/j.crte.2017.10.003
2	MIMES CRUISE REPORT An Expedition aboard R/V Pelagia as Part of the MEDIFLUX Project June-July 2004, Iraklion-Limassol-Limassol (Rep.). (2004, June/July). Retrieved June 08, 2018, from Archimer Website: http://archimer.ifremer.fr/doc/00175/28649/27076.pdf
2	Olu, K., Cordes, E. E., Fisher, C. R., Brooks, J. M., Sibuet, M., & Desbruyères, D. (2010). Biogeography and Potential Exchanges Among the Atlantic Equatorial Belt Cold-Seep Faunas. <i>PLoS ONE</i> , 5(8). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011967
2,4- 6	Paull, C. K. et al. Seafloor geomorphic manifestations of gas venting and shallow sub bottom gas hydrate occurrences, <i>Geosphere</i> , doi: 10.1130/GES01012.1 (2015).

ID	Referencia
2-4	Pierre, Catherine, Marie-Madeleine Blanc-Valleron, Jérôme Demange, Omar Boudouma, Jean-Paul Foucher, Thomas Pape, Tobias Himmler, Noemi Fekete, and Volkhard Spiess. "Authigenic carbonates from active methane seeps offshore southwest Africa." <i>Geo-Marine Letters</i> 32, no. 5-6 (2012): 501-513.
2	Riedel, M., Hyndman, R. D., Spence, G. D. & Chapman, N. R. Seismic Investigations of a Vent Field Associated with Gas Hydrates, Offshore Vancouver Island, <i>Journal of Geophysical Research, Solid Earth</i> , Vol 107, No. B9, 2200, doi:10.1029/2001 (2002).
2	Riedel, Michael, Martin Scherwath, M. Römer, Mario Veloso, M. Heesemann, and G. D. Spence. "Distributed natural gas venting offshore along the Cascadia margin." <i>Nature communications</i> 9, no. 1 (2018): 3264.
2	Römer, Miriam, Heiko Sahling, Thomas Pape, Gerhard Bohrmann, and Volkhard Spieß. "Quantification of gas bubble emissions from submarine hydrocarbon seeps at the Makran continental margin (offshore Pakistan)." <i>Journal of Geophysical Research: Oceans</i> 117, no. C10 (2012).
2	Römer, Miriam, Marta Torres, Sabine Kasten, Gerhard Kuhn, Alastair GC Graham, Susan Mau, Crispin TS Little et al. "First evidence of widespread active methane seepage in the Southern Ocean, off the sub-Antarctic island of South Georgia." <i>Earth and Planetary Science Letters</i> 403 (2014): 166-177.
1-3, 6	Ruff, S. E., Biddle, J. F., Teske, A. P., Knittel, K., Boetius, A., & Ramette, A. (2015). Global dispersion and local diversification of the methane seep microbiome. <i>Proceedings of the National Academy of Sciences</i> , 112(13), 4015-4020. https://doi.org/10.1073/pnas.1421865112
2	Sahling, H., Berges, B., Boelmann, J., Dimmler, W., Gegrags, P., Glockzin, M., et al. (2012, August/September). Gas emissions at the Svalbard continental margin (Rep. No. 291). Retrieved June 6, 2018, from Berichte, MARUM – Zentrum für Marine Umweltwissenschaften, Fachbereich Geowissenschaften, Universität Bremen website: https://elib.suub.uni-bremen.de/peid=P00103879(ISSN)0931-0800
1-6	Sahling, H., Masson, D. G., Ranero, C. R., Hühnerbach, V., Weinrebe, W., Klaucke, I., et al. (2008). Fluid seepage at the continental margin offshore Costa Rica and southern Nicaragua. <i>Geochemistry, Geophysics, Geosystems</i> , 9(5). https://doi.org/10.1029/2008gc001978
1,2	Sellanes, J., E. Quiroga, and C. Neira. "Megafauna community structure and trophic relationships at the recently discovered Concepción Methane Seep Area, Chile, ~ 36 S." <i>ICES Journal of Marine Science</i> 65, no. 7 (2008): 1102-1111.
2	Skarke, A., Ruppel, C., Kodis, M., Brothers, D., & Lobecker, E. (2014). Widespread methane leakage from the sea floor on the northern US Atlantic margin. <i>Nature Geoscience</i> , 7(9), 657-661. https://doi.org/10.1038/ngeo2232
2	Zhang, Xin, Zengfeng Du, Ronger Zheng, Zhendong Luan, Fujun Qi, Kai Cheng, Bing Wang et al. "Development of a new deep-sea hybrid Raman insertion probe and its application to the geochemistry of hydrothermal vent and cold seep fluids." <i>Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers</i> 123 (2017): 1-12.

Anexo VIII. Resultados en extenso del análisis de nicho ecológico.

1. Resultados del análisis de Máxima Entropía

Especie	A.muricola	A.muricola	M.exuta	M.exuta	M.geyeri	M.geyeri
Información	todas las capas	temperatura y batimetría	todas las capas	temperatura y silicatos	todas las capas	temperatura, silicatos y batimetría
#Training samples	24	24	15	15	27	27
Regularized training gain	1.396	1.6021	0.7702	0.505	1.7976	1.6389
Unregularized training gain	1.7874	1.9708	1.1582	0.8593	2.2269	1.9684
Iterations	360	300	300	240	500	420
Training AUC	0.9462	0.9512	0.9008	0.876	0.9616	0.9491
#Background points	10012	10024	10015	10015	10027	10025
batimetría contribution	100	30.4848	33.6484	38.6467	23.6555	27.5689
batimetría permutation importance	100	17.9868	0	61.3533	10.7679	8.9834
Entropy	7.8159	51.5284	0.257	38.1721	0	63.4477
Prevalence (average of logistic output over background sites)	0.1172	83.6975	0	61.8279	4.6525	45.4102
Fixed cumulative value 1 cumulative threshold	1	7.3594	0	0.4186	0.4448	10.2418
Fixed cumulative value 1 logistic threshold	0.0186	8.9431	0	0.3186	0	44.348
Fixed cumulative value 1 area	0.6681	1.2257	0	0.3186	0	1.3809
Fixed cumulative value 1 training omission	0	1.5249	0.4428	0.4186	0	1.6219
Fixed cumulative value 5 cumulative threshold	5	1.4464	46.899	8.7069	3.0119	1.1347
Fixed cumulative value 5 logistic threshold	0.0517	1.1464	10.0015	0.2989	56.3728	0.8222
Fixed cumulative value 5 area	0.3765	0.7256	8.7514	1	1.0947	0.7345
Fixed cumulative value 5 training omission	0	1.1677	40.1045	0.1121	38.8095	1.3321
Fixed cumulative value 10 cumulative threshold	10	7.6102	0	0.7197	2.8734	7.573
Fixed cumulative value 10 logistic threshold	0.1297	0.0964	0	0	0	0.0921
Fixed cumulative value 10 area	0.228	1	0	5	7.1102	1
Fixed cumulative value 10 training omission	0	0.0136	0	0.2625	1.9873	0.0124
Minimum training presence cumulative threshold	16.0171	0.5154	0	0.6044	0	0.5802
Minimum training presence logistic threshold	0.2489	0	0	0.0667	0	0
Minimum training presence area	0.1639	5	6.7723	10	0	5
Minimum training presence training omission	0	0.0693	27.6827	0.3098	37.3278	0.0559
10 percentile training presence cumulative threshold	23.8179	0.2801	25.4405	0.5301	10.3641	0.3064
10 percentile training presence logistic threshold	0.3601	0	0	0.0667	1.5276	0
10 percentile training presence area	0.1198	10	0.5076	2.1394	1.5308	10
10 percentile training presence training omission	0.0833	0.1486	0.7701	0.1431	1.7962	0.1275
Equal training sensitivity and specificity cumulative threshold	23.8406	0.193	0.7702	0.6722	1.7976	0.2022
Equal training sensitivity and specificity logistic threshold	0.3604	0	0.7701	0	1.793	0.037
Equal training sensitivity and specificity area	0.1198	11.0975	0.7701	44.8586	1.7844	9.8729
Equal training sensitivity and specificity training omission	0.125	0.1666	0.7701	0.4986	1.7976	0.1252
Maximum training sensitivity plus specificity cumulative threshold	16.0171	0.1813	0.7701	0.2106	1.7976	0.2039
Maximum training sensitivity plus specificity logistic threshold	0.2489	0	0.7652	0.0667	1.7976	0
Maximum training sensitivity plus specificity area	0.1639	18.9839	0.5443	54.2345	1.6899	15.7761
Maximum training sensitivity plus specificity training omission	0	0.2837	0.7292	0.5475	1.7926	0.2157
Balance training omission, predicted area and threshold value cumulative threshold	8.1755	0.125	0.7514	0.1591	1.7578	0.1462
Balance training omission, predicted area and threshold value logistic threshold	0.0902	0.0833	0.2358	0.1333	0.7969	0.0741
Balance training omission, predicted area and threshold value area	0.2651	19.0035	0.0997	44.8586	0.2183	18.2828
Balance training omission, predicted area and threshold value training omission	0	0.2838	0.0335	0.4986	0.0957	0.2463
Equate entropy of thresholded and original distributions cumulative threshold	8.9507	0.125	0.0856	0.2106	0.396	0.1302
Equate entropy of thresholded and original distributions logistic threshold	0.1082	0.125	0.0127	0.0667	0.4533	0.1481
Equate entropy of thresholded and original distributions area	0.2475	11.0975	0.0417	2.1394	0.0526	9.8729
Equate entropy of thresholded and original distributions training omission	0	0.1666	0.0207	0.1431	0.0376	0.1252

Resultados de diferentes parámetros en el modelado de distribución de las especies *Alvinocaris muricola*, *Munidopsis exuta* y *M. geyeri*.

Tabla de datos

Análisis con todas las variables ambientales	<i>Alvinocaris muricola</i>	<i>Munidopsis exuta</i>	<i>Munidopsis geyeri</i>
AUC (área bajo la curva)	0.971	0.896	0.964
" <i>Training grain</i> " regularizado	1.864	0.606	1.723
" <i>Training grain</i> " sin regularizar	2.471	1.059	2.256
Iteraciones	500	420	500
Porcentaje de registros utilizados para entrenamiento	25	15	27
Puntos utilizados (fondo)	10,022	10,015	10,025
Entropía	7.373	8.605	7.500
Lambda: lineal/cuadrático/ <i>cross-products</i>	0.365	0.586	0.308
Categorico	0.250	0.321	0.250
<i>Threshold</i>	1.760	1.850	1.730
<i>Hinge</i>	0.500	0.500	0.500
Análisis con las variables ambientales elegidas	<i>Alvinocaris muricola</i>	<i>Munidopsis exuta</i>	<i>Munidopsis geyeri</i>
AUC (área bajo la curva)	0.959	0.901	0.958
" <i>Training grain</i> " regularizado	1.713	0.632	1.626
" <i>Training grain</i> " sin regularizar	2.153	1.100	2.047
Iteraciones	500	460	440
Porcentaje de registros utilizados para entrenamiento	24	15	27
Puntos utilizados (fondo)	10,022	10,015	10,027
Entropía	7.499	8.580	7.585
Lambda: lineal/cuadrático/ <i>cross-products</i>	0.365	0.586	0.308
Categorico	0.250	0.321	0.250
<i>Threshold</i>	1.760	1.850	1.730
<i>Hinge</i>	0.500	0.500	0.500

Resultados del análisis de la contribución de todas las variables para *Alvinocaris muricola*.

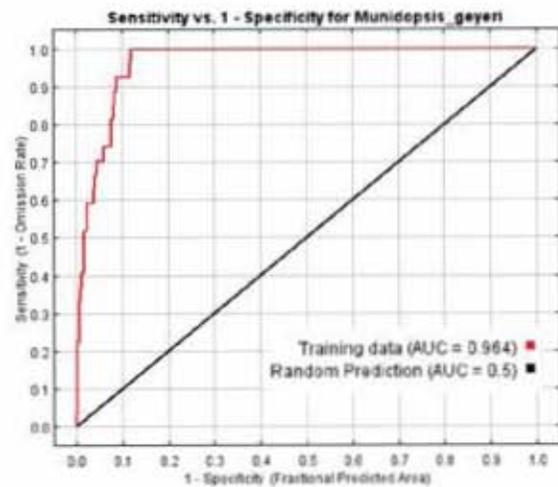
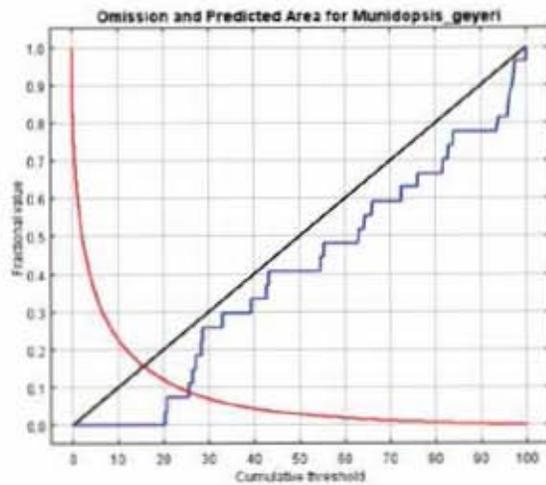
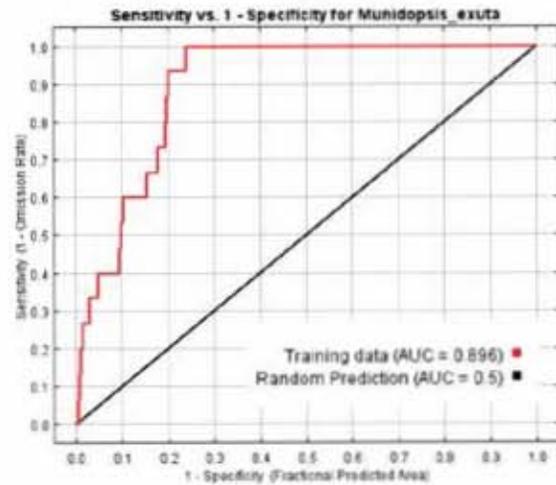
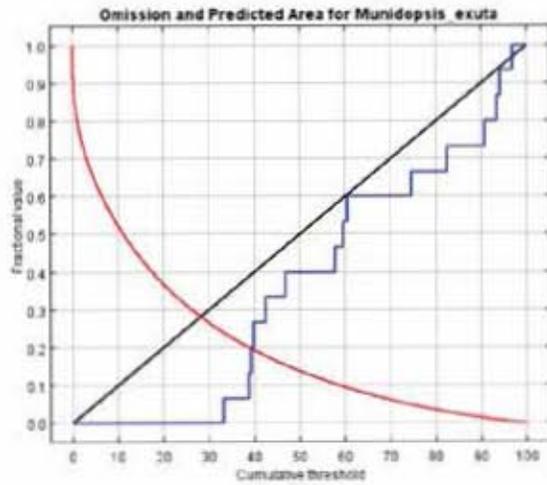
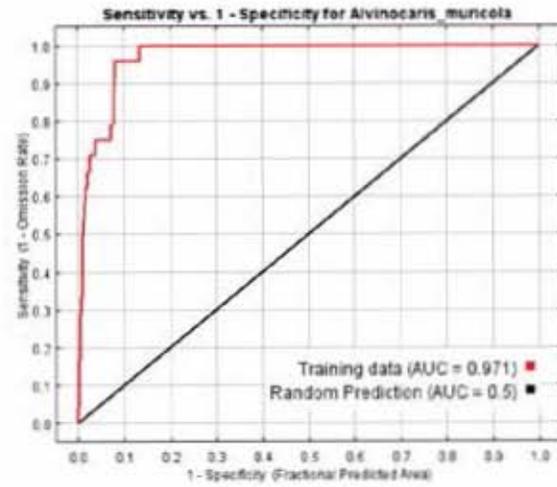
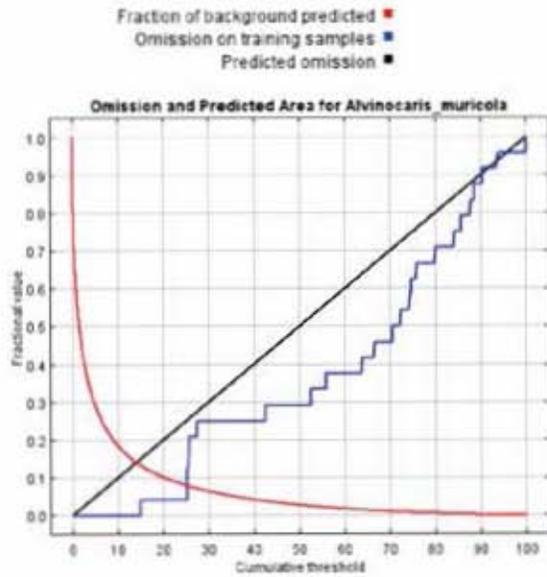
Variable	% de contribución	Importancia en permutación
batimetría	54.7	27.1
temperatura	11.8	20.6
oxígeno disuelto	9.8	5.9
silicatos	9.6	30.1
plancton	5.6	0
velocidad de corriente	4.5	1.9
nitratos	2.3	6.6
hierro	0.9	1.1
salinidad	0.5	4.8
fosfato	0.2	1.6
productividad primaria	0	0

Resultados del análisis de la contribución de todas las variables para *Munidopsis exuta*.

Variable	% de contribución	Importancia en permutación
silicatos	49.3	36.3
batimetría	35.5	52.7
velocidad de corriente	9.3	1.7
temperatura	3.6	6
plancton	2	0
hierro	0.1	3.3
salinidad	0	0
oxígeno disuelto	0	0
nitratos	0	0
fosfato	0	0
productividad primaria	0	0

Resultados del análisis de la contribución de todas las variables para *Munidopsis geyeri*.

Variable	% de contribución	Importancia en permutación
temperatura	66.7	11.3
batimetría	13.5	8.6
oxígeno disuelto	6.9	22.1
silicato	3	34.9
plancton	3	0
hierro	2.2	14.4
nitratos	2.2	4.4
productividad primaria	1.4	0
velocidad de corriente	0.8	1.5
salinidad	0.2	2.9
fosfato	0.2	0



Gráficas de omisión (columna izquierda) y área de predicción con área bajo la curva (AUC) (columna derecha) para las tres especies, con todas las variables ambientales.

Resultados del análisis de la contribución de las variables elegidas para *Alvinocaris muricola*.

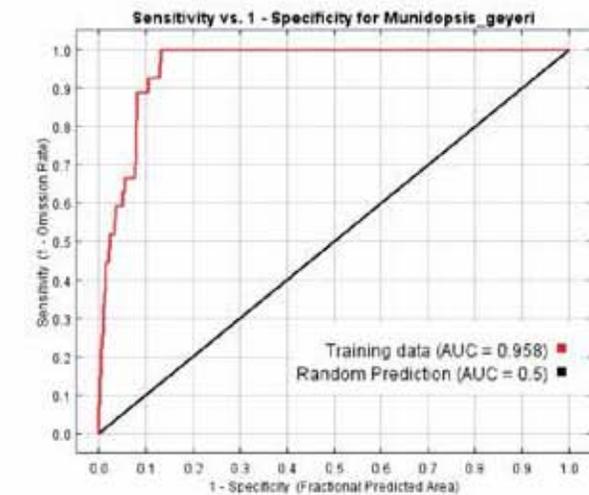
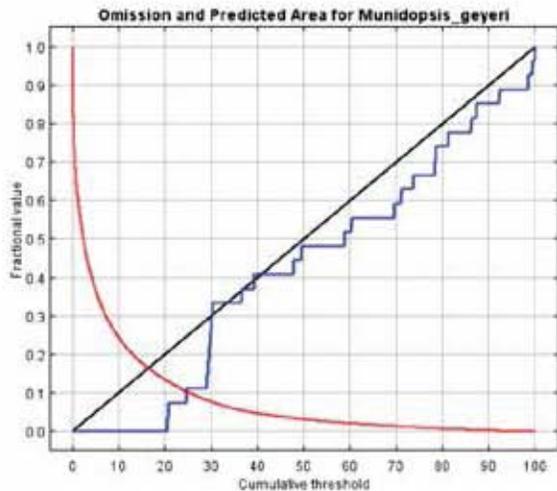
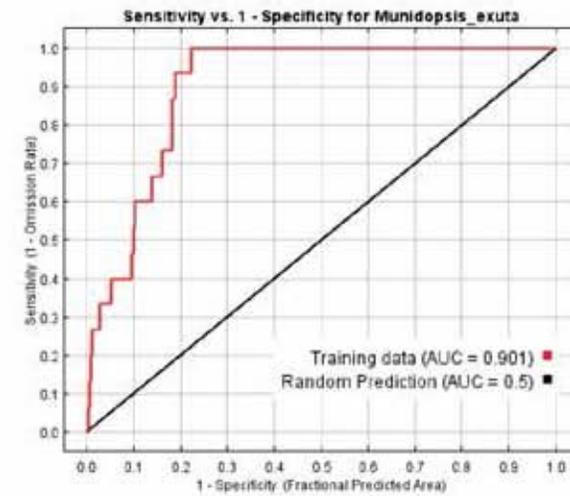
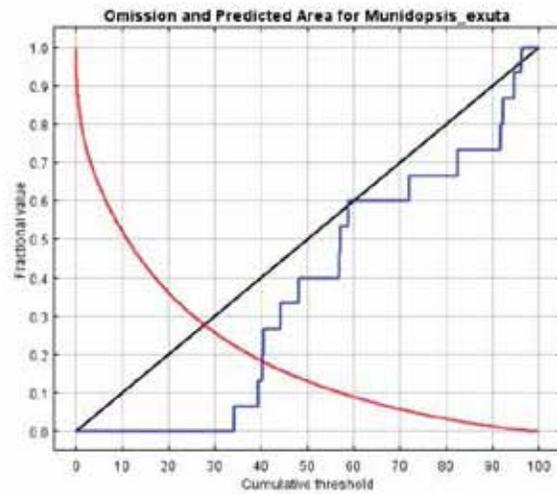
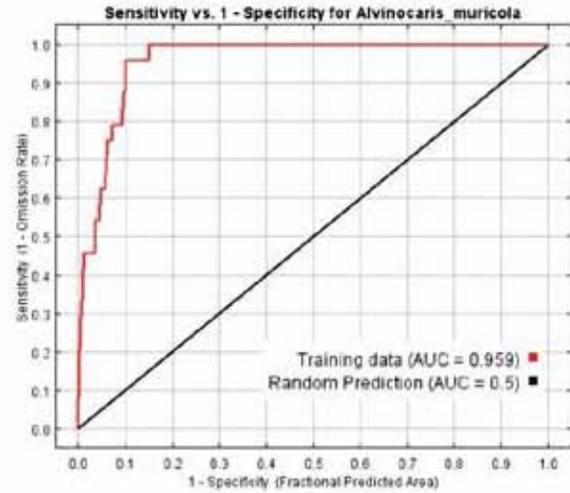
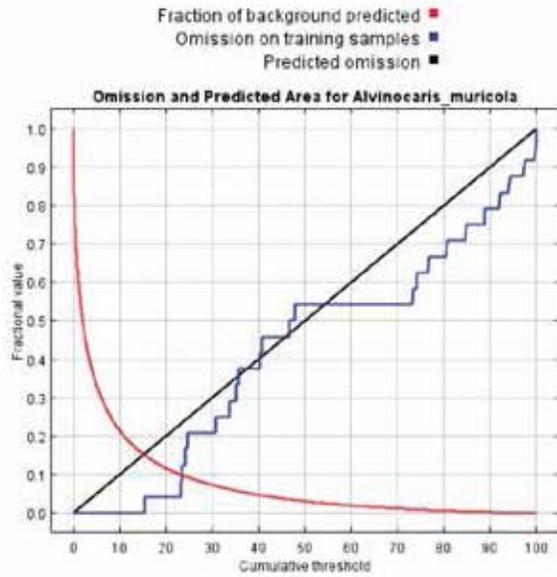
Variable	% de contribución	Importancia en permutación
batimetría	57.7	37.5
temperatura	14.8	12.8
silicatos	13	34
oxígeno disuelto	8.6	6.4
nitratos	5.8	9.3

Resultados del análisis de la contribución de las variables elegidas para *Munidopsis exuta*.

Variable	% de contribución	Importancia en permutación
silicatos	52.7	36.4
batimetría	33.9	58.2
velocidad de corriente	9	3.2
temperatura	4.4	2.2

Resultados del análisis de la contribución de las variables elegidas para *Munidopsis geyeri*.

Variable	% de contribución	Importancia en permutación
temperatura	67.1	7.9
oxígeno disuelto	11.8	23.6
batimetría	10	13
silicatos	6.2	43
hierro	2.6	6.5
nitratos	2.5	6



Gráficas de omisión (columna izquierda) y área de predicción con área bajo la curva (AUC) (columna derecha) para las tres especies con las variables ambientales elegidas.