



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

“ECOLOGIA DE *Eurythenes gryllus* (CRUSTACEA: AMPHIPODA: LYSSIANASSIDAE) DE LA PLANICIE ABISAL DEL GOLFO DE MEXICO.”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A :

EDUARDO NAJERA HILLMAN



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DRA. ELVA ESCOBAR BRIONES



FACULTAD DE CIENCIAS
2004 SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Ecología de Eurythenes gryllus (Crustacea: Amphipoda: Lyssianassidae) de la planicie abisal del Golfo de México."

realizado por Eduardo Nájera Hillman

con número de cuenta 400014199 , quien cubrió los créditos de la carrera de:

Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario	Dra.	Elva Escobar Briones	<i>Elva Escobar Briones</i>
Propietario	Dr.	Fernando Alvarez Noguera	<i>Fernando Alvarez</i>
Propietario	Dra.	Guillermina Alcaraz Zubeldia	<i>Guillermina Alcaraz</i>
Suplente	Dr.	Javier Alcocer Durand	<i>Javier Alcocer</i>
Suplente	Dra.	Luisa Isaura Falcón Alvarez	<i>Luisa Isaura Falcón</i>

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



INDICE

Indice de Tablas	i
Indice de Figuras	ii
Indice de Apéndices	vi
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	8
HIPÓTESIS	13
OBJETIVOS	14
ÁREA DE ESTUDIO	15
MATERIALES Y MÉTODOS	18
Trabajo de campo	18
Trabajo de laboratorio	22
<i>Identificación</i>	22
<i>Datos merísticos</i>	22
<i>Reconocimiento sexual</i>	25
<i>Microscopia óptica y electrónica de barrido</i>	27
Análisis elemental e isotópico estable	28
Análisis genético	28
<i>Extracción</i>	29
<i>Amplificación</i>	29
<i>Secuenciación</i>	29
<i>Análisis de secuencias</i>	30
RESULTADOS	31
Identificación y caracteres morfométricos	31
<i>Diagnosis</i>	31
<i>Caracteres morfométricos</i>	37
Microestructuras antenulares	40

Estructura poblacional	42
<i>Golfo de México</i>	42
<i>Océano mundial</i>	46
<i>Crecimiento alométrico</i>	52
Composición elemental e isotópica estable	53
Análisis genético	54
DISCUSIÓN	59
Características de la especie	59
Microestructuras antenulares	62
Estructura poblacional	63
Crecimiento alométrico	68
Composición elemental e isotópica estable	68
Análisis genético	74
CONCLUSIONES	77
RECOMENDACIONES Y PROPUESTAS PARA ESTUDIOS FUTUROS	80
AGRADECIMIENTOS	81
REFERENCIAS	83
APÉNDICES	96
Apéndice 1: Análisis elemental	96
Apéndice 2: Análisis de isotopía estable	97
Apéndice 3: Análisis genético	99
Apéndice 4: Alineamiento de secuencias	103
<i>a) Golfo de México</i>	103
<i>b) Gen Bank</i>	104

Indice de Tablas

Tabla 1. Distribución de anfipodos carroñeros de diversas especies del mar profundo citados en la literatura.	6
Tabla 2. Localización geográfica y profundidad de las localidades en donde se llevaron a cabo las recolectas en la planicie abisal del Golfo de México.	19
Tabla 3. Descripción del tratamiento analítico dado a los ejemplares de anfipodos provenientes de la planicie abisal del Golfo de México.	21
Tabla 4. Estructuras sexuales externas en anfipodos gamáridos. (+ = presencia, - = ausencia y ++ más desarrollados).	26
Tabla 5. Medidas morfológicas de las estructuras externas del anfipodo <i>Eurythenes gryllus</i> procedentes de diferentes zonas geográficas del océano mundial. n = 241.	37
Tabla 6. Significancia del efecto entre las categorías sexuales y las tres zonas geográficas para medidas obtenidas de <i>Eurythenes gryllus</i> en las tres colecciones.	51
Tabla 7. Proporción de isótopos estables de C y N de <i>Eurythenes gryllus</i> de la planicie abisal de Sigsbee y sus fuentes alimenticias potenciales.	53
Tabla 8. Posición geográfica y profundidad en donde se han obtenido secuencias del gen para 16S rRNA de <i>Eurythenes gryllus</i> y de <i>Abyssorhynchomene spp.</i> de diferentes zonas del océano mundial. Abreviaturas: ID = número de identificación; nd = datos no existentes.	56
Tabla 9. Matriz de distancias genéticas. Arriba de la diagonal distancias pareadas absolutas, debajo de la diagonal número total de pares de bases diferentes. ID = ID tabla 9.	57
Tabla 10. Comparación morfológica y morfométrica de especímenes de <i>Eurythenes gryllus</i> procedentes de las tres colecciones estudiadas con respecto a la literatura. Abreviatura: nd = datos no existentes.	60
Tabla 11.- Relación entre biomasa y longitud total en <i>Eurythenes gryllus</i> del Golfo de México en comparación con ecuaciones de crecimiento alométrico descritas para otras zonas del océano mundial.	68
Tabla 12. Valores promedio de la composición de isótopos estables de sedimento abisal, fauna abisal y peces pelágicos de referencias y de este estudio.	72

Índice de Figuras

- Fig. 1. Ejemplar de *Eurythenes gryllus* capturado en trampas carroñeras del Golfo de México. 3
- Fig. 2. Area de estudio y batimetría del Golfo de México. Imagen tomada y modificada de NOAA. 16
- Fig. 3. Localidades de recolecta del anfípodo *Eurythenes gryllus* en el Golfo de México, 1 al 5 campaña DGoMB, 9 campaña SIGSBEE. 18
- Fig. 4. Diagrama de la trampa para carroñeros. 20
- Fig. 5. Altura y longitud total de *Eurythenes gryllus*. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991). 23
- Fig. 6. Parámetros morfométricos de *Eurythenes gryllus*; a) medidas de alto y ancho de la coxa 4; b) medidas de longitud y distancia a la muesca del tercer segmento del pleon y el primer segmento del urosoma. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman. 24
- Fig. 7. Parámetros morfométricos de *Eurythenes gryllus*. a) medidas de alto y ancho del cefalon; b) medidas de longitud de las antenas 1 y 2. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman. 25
- Fig. 8. Fotografía de *calceoli* observados en antenas de *Gammarus lacustris*. Imagen tomada y modificada de Schmitz (1992). 27
- Fig. 9. a) Labio superior y epistoma de *Eurythenes gryllus*, vista lateral. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991); b) mandíbula derecha de *E. gryllus*, vista lateral. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991); c) mandíbula izquierda de *E. gryllus*, vista ventral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman; d) maxila 1 derecha del género *Eurythenes*, vista ventral. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991); e) maxilípodo de *E. gryllus*, vista ventral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman. 32
- Fig. 10. a) Coxas 1 y 2 de *Eurythenes gryllus*, vista lateral; b) gnatópodo 1 izquierdo de *E. gryllus*, vista lateral; c) gnatópodo 2 izquierdo de *E. gryllus*, vista lateral. Imágenes elaboradas por E. Nájera Hillman. 33
- Fig. 11. a) Urópodo 2 izquierdo de *Eurythenes gryllus*, vista lateral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman; b) telson de *E. gryllus*, vista dorsal. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991). 34

- Fig. 12. a) Antena 2 de *Eurythenes gryllus*. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991); b) maxila 2 izquierda de *E. gryllus*, vista ventral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman. **34**
- Fig. 13. a) Esquema de *Eurythenes gryllus*, muestra dactilos en todos los pereópodos, vista lateral. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991); b) coxa 4 izquierda de *E. gryllus*. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman; c) parte posterior del cuerpo de *E. gryllus*, vista lateral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman. **35**
- Fig. 14. a) Maxila 1 derecha de *Eurythenes gryllus* del Golfo de México, vista ventral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman; b) maxila 1 derecha del género *Eurythenes*, vista ventral. Esquema tomado y modificado de Barnard & Karaman (1991); c) urópodo 3 izquierdo de *E. gryllus* del Golfo de México, vista lateral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman. **36**
- Fig. 15. Relación entre la longitud total de *Eurythenes gryllus* y A) longitud antena 1; B) altura del cefalon; C) longitud de la antena 2; D) longitud del primer segmento del urosoma. **39**
- Fig. 16. Comparación de tendencias lineales en *Eurythenes gryllus* obtenidas de la relación entre la longitud total y A) proporción entre alto y ancho de la coxa 4; B) proporción entre la longitud y la distancia a la muesca del tercer segmento del pleon; C) longitud de la antena 1; D) longitud del primer segmento del urosoma. Línea punteada = Atlántico norte colección MacDonald; Línea de puntos largos = Atlántico norte colección Discovery; Línea sólida = Golfo de México. **39**
- Fig. 17.- Microestructuras quimiosensoriales en machos de *Eurythenes gryllus*. A) antena 1; B) antena 2 y C) flagelo accesorio. Microscopio óptico Olympus BX50. Imágenes elaboradas por E. Nájera Hillman. **40**
- Fig. 18.- Antena 1 y flagelo accesorio de *Eurythenes gryllus* macho. Microscopio óptico Olympus BX50. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman. **41**
- Fig. 19.- Estetas en: A) antena 1 de *E. gryllus* hembra, microscopio óptico Olympus BX50 y B) antena 2 de *E. gryllus* juvenil, microscopio electrónico de barrido JEOL SEM modelo JSM-54IOLV. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman. **41**

- Fig. 20. Histograma de frecuencias de la longitud total para el conjunto de hembras, machos y juveniles de *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal de Sigsbee en la porción central del Golfo de México. 42
- Fig. 21. Histograma de la proporción sexual de *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal de Sigsbee en la porción central del Golfo de México. 43
- Fig. 22. Histograma de frecuencias de *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal de Sigsbee de la longitud total en A) machos; B) hembras y C) juveniles. 44
- Fig. 23. Abundancia de *Eurythenes gryllus* por localidad en la planicie abisal de Sigsbee. 45
- Fig. 24. Distribución de tallas de *Eurythenes gryllus* por localidad de muestreo en el Golfo de México. 46
- Fig. 25. Proporción sexual de *Eurythenes gryllus* por localidad de muestreo en el Golfo de México. 46
- Fig. 26. Distribución de tallas en el Golfo de México y Atlántico norte para *Eurythenes gryllus*. 47
- Fig. 27. Distribución de sexos en diferentes zonas del océano mundial para *Eurythenes gryllus*.
Abreviaturas: A.N. Colecc.McD = Atlántico norte colección MacDonald, A.N. Colecc.Disc = Atlántico norte colección Discovery. 47
- Fig. 28. Histograma de frecuencias de la proporción sexual de *Eurythenes gryllus* en A) Atlántico Norte colección MacDonald; B) Atlántico norte colección Discovery y C) Golfo de México. Negro = hembras, blanco = machos y gris = juveniles. 48
- Fig. 29. Análisis de varianza de la longitud total de *Eurythenes gryllus* de las tres categorías sexuales y las tres localidades geográficas comparadas. 49
- Fig. 30. Análisis de varianza de las tres colecciones y las tres categorías sexuales de la longitud total de *Eurythenes gryllus*. Abreviaturas: A.NMcD = Atlántico norte colección MacDonald, A.NDisc = Atlántico norte colección Discovery, GdMéx = Golfo de México. 50
- Fig. 31. *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal de Sigsbee y del Atlántico norte. Tendencia lineal obtenida de la relación entre A) longitud total y altura del cefalon, B) altura del cefalon y longitud antena 2 y C) altura del cefalon y longitud antena 1. n = 241. 51

- Fig. 32. Crecimiento alométrico de *Eurythenes gryllus* de las tres colecciones. Abreviaturas: Golf. Méx. = Golfo de México; phf = peso húmedo fijado. 52
- Fig. 33. Composición isotópica estable de *Eurythenes gryllus* y fuentes alimenticias potenciales. 54
- Fig. 34. Electroforesis de A) extractos de ADN genómico de antenas y músculo de la base de los pleópodos de *Eurythenes gryllus* del Golfo de México; B) productos de la amplificación de ADN genómico de *E. gryllus*. 55
- Fig. 35. Posición geográfica en donde se han obtenido secuencias del gen para 16S rRNA mitocondrial de *Eurythenes gryllus* y *Abyssorchemene spp.* Los números corresponden al número de identificación (ID) de la tabla 9. Los números 1 y 2 corresponden a *E. gryllus* del Golfo de México, el 3 a *Eurythenes sp.*, el 4 y 5 a *Abyssorchemene sp 1* y 2 respectivamente y del 6 al 17 a *Eurythenes gryllus*. 58
- Fig. 36. Composición isotópica estable de: 1) *Eurythenes gryllus*; 2) *Mahi mahi*; 3) sedimento abisal del Golfo de México; 4) detrito costero de *Thalassia*; 5) dieta potencial de *E. gryllus*; 6) fauna abisal (Fisher *et al.*, 1994; Van Dover & Fry, 1989; Kennicutt *et al.*, 1985; Escobar *et al.*, 2002); 7) sedimento abisal (referencias en la tabla #); 8) peces y larvas de peces del Golfo de México (Fisher *et al.*, 1994; Van Dover & Fry, 1989; Kennicutt *et al.*, 1985; Escobar *et al.*, 2002); 7); 9) carbón orgánico particulado (Fisher *et al.*, 1994; Van Dover & Fry, 1989; Kennicutt *et al.*, 1985; Escobar *et al.*, 2002); 7). Cuadros grises = intervalos de valores obtenidos en este estudio. Cuadros de líneas punteadas = intervalos de valores promedio obtenidos en este estudio (Tabla 8) y de la literatura (Tabla 13). Cuadro negro = dieta potencial de *E. gryllus* inferida de una fracción de +1 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$ y +3 ‰ en $\delta^{15}\text{N}$. 71
- Fig. 37. Proporción de los componentes de la dieta de *Eurythenes gryllus* en el Golfo de México. 74

Índice de apéndices.

Apéndice 1: Análisis elemental	96
Apéndice 2: Análisis de isotópia estable	97
Apéndice 3: Análisis genético	99
Apéndice 4	103
a) Alineamiento de secuencias del gen para 16S rRNA mitocondrial de <i>Eurythenes gryllus</i> del Golfo de México Localidad 2 (23° N; 92° W); localidad 4 (24° N; 85° W). Abreviatura: Loc. = localidad Los guiones horizontales representan “gaps”	103
b) Comparación de secuencias del gen para 16S rRNA de <i>Eurythenes gryllus</i> procedentes de diferentes zonas del océano mundial. No. de haplotipo = no. de acceso en “Gen Bank”, posición geográfica en Tabla 8. Abreviaturas: Loc.2 = localidad 2 este estudio, Loc. 4 = localidad 4 este estudio. Nucleótidos idénticos representados por puntos, “gaps” por guiones y reemplazos por el nuevo nucleótido.	104

RESUMEN

Un total de noventa y cuatro anfipodos de la especie *Eurythenes gryllus* se recolectaron en tres cruceros con trampas para carroñeros en la planicie abisal de Sigsbee en el Golfo de México. Los especímenes se identificaron con base a características morfológicas, la elaboración de esquemas de características diagnósticas permitieron reconocer diferencias con esquemas presentados en la literatura. El análisis de datos merísticos reveló diferencias significativas entre individuos del Golfo de México y Atlántico norte. La distribución de tallas de *E. gryllus* en el Golfo de México mostró un patrón normal y los individuos mostraron una maduración sexual tardía indicando que la población no está sujeta a una depredación alta sobre las categorías más pequeñas. El intervalo de tallas (1.4 a 7.9 cm) fue menor a los reportados en la literatura y al encontrado en una población del Atlántico norte, lo que se relacionó con condiciones alimenticias más deficientes en el mar profundo del Golfo de México. La relación entre la longitud total y la biomasa se expresó por una curva de potencia, la ecuación $B = 0.0232L^{2.8674}$ presenta el mejor ajuste a los datos ($r^2 = 0.98$). Fotografías de las antenas mostraron la presencia de microestructuras quimiosensoriales con las que detectan el alimento. Los análisis de isótopos estables de C y N mostraron que el anfipodo se posiciona en un nivel trófico elevado con una alimentación basada en una cadena detritívora y de material reciclado y degradado en la columna de agua. La secuenciación del gen para 16S rDNA mitocondrial de *E. gryllus* de dos localidades del Golfo de México dieron secuencias similares a *E. gryllus* de otras zonas del océano mundial, sin embargo el porcentaje de diferencia (3.6 a 9.5 %) entre secuencias del Golfo de México y los océanos Pacífico y Atlántico reveló que se trata de una población aislada o independiente.

ABSTRACT

A total of 94 amphipods of the species *Eurythenes gryllus* were collected in the abyssal plain of the Gulf of Mexico using baited traps at three cruises. The specimens were identified based on morphological criteria; schemes of diagnostic features were useful on the recognition of differences with schemes shown on the literature. The meristic data analysis revealed significant differences between Gulf of Mexico and north Atlantic populations. The normal size-frequency distribution and the late sexual maturity of the individuals suggest that strong predation is not acting over the smallest instars. The shorter size range (1.4 to 7.9 cm) in relation with ranges reported on the literature and with one found on the north Atlantic was related with deficient food conditions on the deep Gulf of Mexico. The longitude – biomass allometric growth relationship obtained from 94 individuals was expressed by a power curve that fits the data with an equation $W = 0.0232L^{2.8674}$ ($r^2 = 0.98$). Microscope photography showed the presence of chemosensorial microstructures which are useful to the location of food. The C and N stable isotope analysis shown that the amphipod is positioned on a high trophic level with a feeding based on detritus and degraded exported materials from the water column. The sequences of the 16S RNA mitochondrial gene obtained from two locations of the Gulf of Mexico *E. gryllus* were similar to sequences obtained of amphipods from the Atlantic and Pacific, nevertheless the difference percentage (3.6 to 9.5 %) between them revealed that the Gulf of Mexico has an independent or isolated population.

INTRODUCCIÓN

El mar profundo

El noventa por ciento de la superficie de los océanos se encuentra más allá de la plataforma de los continentes y la mayoría reposa sobre 2 ó más kilómetros de agua (Gage & Tyler, 1991). El mar profundo (>200 m de profundidad) (Pequegnat, 1983) constituye por lo tanto el ambiente más común en la Tierra, el Golfo de México no es la excepción ya que se trata de un mar marginal profundo con una profundidad promedio aproximada de 2500 m y con áreas con profundidades mayores a los 3400 m (William *et al.*, 1999).

El mar profundo es un ambiente que ha sido considerado como estable y homogéneo en términos de los parámetros físicos y químicos (Lalli & Parsons, 1997). Debajo de la termoclina, la masa de agua del océano profundo es fría y mucho más homogénea (Nybakken, 1993). El intervalo de temperaturas va de -1°C a 4°C , la salinidad es notablemente constante con un valor ligeramente menor a 35, el contenido de oxígeno también es constante y raramente limitado (Lalli & Parsons, 1997). El oxígeno presente en las masas de agua profunda entra al agua cuando esta se encontraba en la superficie, virtualmente toda el agua de las profundidades se origina en la superficie del Ártico o Antártico, aquí el agua fría rica en oxígeno se hunde y fluye al norte o sur para formar el agua profunda de los océanos del mundo (Nybakken, 1993).

El sedimento del fondo es suave y se origina del hundimiento de organismos planctónicos muertos cubriendo la mayoría del suelo marino. Los substratos duros son limitados, son de origen autóctono y generalmente se encuentran en colinas y montes marinos del océano medio que sobresalen desde el fondo marino. En comparación con las corrientes superficiales la velocidad de las corrientes del fondo en el mar profundo es lenta (generalmente menor a 5 cm por segundo) pero más variables de lo que alguna vez se creyó (Lalli & Parsons, 1997).

El mar profundo ha sido considerado como uno de los ambientes con condiciones ambientales más extremas del planeta (Dayton & Hessler, 1972). La combinación de temperaturas bajas, presión alta, ausencia de luz y poco alimento representa una limitante para la vida en este ambiente. Posiblemente el factor limitante más importante en la ecología del océano profundo es la disponibilidad de alimento, toda la producción en el océano profundo es alóctona con excepción de ventilas hidrotermales e infiltraciones metanogénicas que son autóctonas.

Aporte alimentario al mar profundo

En el común del mar profundo la energía es abastecida directa o indirectamente por el aporte de materia orgánica hacia el fondo, de la cual la mayor parte proviene del proceso de producción de carbono por fotosíntesis y que es exportada desde la zona eufótica (Gage & Tyler, 1991). Rowe & Staresinic (1979) y Rowe (1981) han señalado las diferentes formas de materia orgánica que llega al mar profundo. La materia orgánica particulada (MOP) incluye carroña de origen animal junto con detrito vegetal de origen terrestre y costero así como materia orgánica proveniente de animales planctónicos, incluyendo sus heces, mudas y agregados fitoplanctónicos. Además se ha encontrado que los sedimentos contienen una porción de materia orgánica disuelta (MOD) la cual también constituye un fuente alimentaria significativa (Gage & Tyler, 1991).

En zonas tropicales la intensidad de la luz permite que la producción fitoplanctónica sea constante a lo largo del año, ya que en latitudes cercanas al Ecuador el periodo de luz permanece constante, lo que promueve una termoclina profunda que persiste durante todo el año (Hargrave, 1991). En consecuencia la energía luminosa es favorable pero la disponibilidad de nutrientes es desfavorable y de esta forma, en los mares tropicales, se observará un nivel bajo de producción (Barnes & Hughes, 1988), limitando aún más la disponibilidad de alimento en el mar profundo.

Las tasas bajas de crecimiento son característica de la mayoría de las especies del mar profundo lo que representa una adaptación a un ambiente de baja disponibilidad de alimento. La talla de los individuos del océano profundo presenta dos tendencias evolutivas; la evolución a tallas grandes que se observa en algunos crustáceos carroñeros como cangrejos litódidos, los anfípodos e isópodos; las tallas pequeñas, que reducen los requerimientos energéticos para el mantenimiento de la biomasa, son una adaptación a suministros limitados de alimento y puede permitir a los individuos escapar a la detección de depredadores grandes (Hargrave, 1991).

El hundimiento de cadáveres de organismos pelágicos grandes (peces y/o mamíferos) actúa como aporte de materia orgánica muy concentrada (Stockton & DeLaca, 1982), es evidente que estos eventos son impredecibles para organismos dependientes de este tipo de suministro energético (Premke *et al.*, 2003). En respuesta, anfípodos carroñeros como *Eurythenes gryllus* (Fig. 1) se caracterizan no sólo por su voracidad sino también por sus adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas relacionadas con su modo de vida carroñero (Dahl, 1979; Smith & Baldwin, 1982). Diversas fotografías submarinas muestran una respuesta rápida a carnada por

parte de la comunidad del mar profundo, por lo que la quimiorrecepción se ha considerado el sentido principal involucrado en la localización de alimento (Issacs, 1969; Dayton & Hessler, 1972). Algunas microestructuras quimiosensoriales como estetas antenulares organizadas en parches llamados calinóforos y *calceoli* han sido reconocidas así mismo en anfípodos (Kaufmann, 1994, Schmitz, 1992; Steele & Steele, 1993; Stapleton *et al.*, 1988; Lincoln & Hurley, 1981; Oshel & Steele, 1988).



Fig. 1. Ejemplar de *Eurythenes gryllus* capturado en trampas del Golfo de México.

La combinación de especies en grupos con diferentes mecanismos de alimentación, es útil para identificar factores que pueden estructurar redes alimentarias en el mar profundo. Los organismos que se alimentan de materia orgánica en suspensión y depositada, así como los carroñeros pueden determinar el flujo de energía desde el bentos hacia la columna de agua. El flujo de energía a través de estas comunidades contrastantes puede ser fundamentalmente diferente, basado en el potencial de los depredadores para consumirlos. Los carnívoros bentónicos del océano profundo pueden ser de cualquier tamaño, alimentándose de presas de la misma talla o menor (Hargrave, 1991). La mayoría de los organismos de talla grande parecen ser capaces de ingerir una variedad amplia de alimento desde presas o carroña (Gage & Tyler 1991), así como nemátodos pequeños, copépodos o poliquetos que son ingeridos junto con sedimento y partículas de detrito (Hargrave, 1991). La información sobre interacciones tróficas es limitada e impide establecer modelos

definidos. Por ejemplo: el contenido estomacal en peces bentopelágicos con vejiga natatoria se expulsa por la boca en el momento de la recuperación, los estómagos de crustáceos carroñeros comúnmente se recuperan llenos, pero el contenido estomacal se encuentra finamente molido en una mezcla inidentificable (Gage & Tyler 1991).

Isotopía estable

Desde mediados del siglo 20 la composición isotópica estable ha sido utilizada en la identificación del origen de las fuentes de materia orgánica y su transferencia en los ecosistemas. En particular las proporciones de $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ y $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ son útiles en la identificación de relaciones tróficas (Peterson & Fry, 1987; Kling, 1994). La proporción de isótopos estables de carbono propone un método único para aclarar la asimilación de carbono y su flujo a través de las redes alimentarias. Los valores de la composición de isótopos estables de carbono en animales reflejan los valores de su dieta, con una variación de ± 1 o 2‰ introducida por el metabolismo del animal (Minson *et al.*, 1975; de Niro & Epstein, 1978).

Los isótopos estables del nitrógeno permiten asignar el nivel trófico de los componentes en el ecosistema. La proporción de isótopos estables de nitrógeno incrementa de manera consistente con el incremento con cada nivel trófico. La comparación entre consumidores y sus recursos indica que los valores de la proporción de isótopos estables de nitrógeno incrementa 3.4‰ con cada nivel trófico (Minawaga & Wada, 1984). Por lo tanto, por medio del análisis de valores de la proporción de isótopos estables de nitrógeno en un ecosistema, es posible asignar su posición en la estructura trófica del ecosistema (Kling *et al.*, 1992; Hecky & Hesslein, 1995).

Eurythenes spp.

Los anfípodos *Eurythenes gryllus* son crustáceos malacostracos, peracáridos que pertenecen a la familia de los lysianássidos (suborden Gammaridea). Los primeros ejemplares registrados para esta especie se describieron con el nombre de *Gammarus gryllus* Lichtenstein (Mandt, 1822) de un individuo de 76 mm regurgitado por el ave *Procellaria glacialis* en la cercanía de Islandia. La especie se describió posteriormente bajo el nombre de *Lysianassa magellanica* por Milne-Edwards (1848) de un espécimen de 90 mm recolectado del contenido estomacal de un pez en Cabo de Hornos. El nombre genérico *Eurythenes* fue propuesto por Lilljeborg (1865) y se

sinonimizó *E. magallanicus* por *E. gryllus* por Stebbing (1906), nombre que no subsistió ya que se le había otorgado previamente a un género de Hymenoptera, lo cual conllevó a que se modificara la ortografía a *Eurythenes* por Smith (1884). En 1891 Sars crea un nuevo nombre genérico *Euporeia* que se utilizó ampliamente en la nomenclatura de Chevreux (1895, 1900, 1903, 1935). Los primeros ejemplares intactos recolectados con trampas datan de la cuarta campaña del B/O Hirondele en 1888 (de Monaco, 1889; Chevreux, 1889, 1900). Hacia 1905 Chevreux describió un anfípodo en un nuevo género y especie: *Katius obesus* que llevó a complicaciones en cuanto a la posición sistemática hasta que Barnard (1932) mostró la gran similitud existente entre los géneros *Eurythenes* y *Katius* fusionándolos. Stephensen (1933) transfirió el género *Katius* al género *Eurythenes* considerando que *K. obesus* representó a los machos y juveniles de la especie *Eurythenes gryllus* que había sido descrita a partir de las hembras. Sin embargo Shoemaker (1956) reconoció que cada especie tenía sus propias hembras y machos. Barnard (1961) mantuvo la inclusión de *Katius* dentro del género *Eurythenes* señalando que este último presenta problemas de la sistemática que deben ser resueltos aún. El trabajo de Thurston & Bett (1995) presenta diferencias en hembras ovígeras y larvas de recolectas mesopelágicas de *E. gryllus*, *E. obesus* y sugieren la existencia de una posible tercer especie en el Atlántico oriental.

El género *Eurythenes* cuenta con dos especies descritas a la fecha: *E. gryllus* y *E. obesus*, las cuales se diferencian por el tamaño de los dácilos de los pereópodos en proporción al sexto segmento, siendo cortos en *E. gryllus* (Fig. 13a) y elongados en *E. obesus*. Ambas especies son marinas con distribución cosmopolita y una distribución vertical amplia con migraciones desde la superficie hasta 6500 m (Barnard & Karaman, 1991).

Los anfípodos de la especie *Eurythenes gryllus* (Fig. 1) se han registrado en todos los océanos del mundo (Bowman & Manning, 1972), presentan una amplia distribución vertical, desde la superficie (Ainley *et al.*, 1986) hasta 7800 m de profundidad (Thurston *et al.*, 2002). La especie es estenoterma, de aguas frías por lo que en latitudes bajas se encuentra confinada a profundidades abisales (Smith & Baldwin, 1984), habitando el suelo marino o la columna de agua en latitudes altas. Varios estudios, mediante el uso de trampas con carnada, han mostrado que esta especie es uno de los carroñeros más comunes del océano profundo (Ingram & Hessler, 1983). *Eurythenes gryllus* es un elemento importante del megabentos móvil del mar profundo (Thurston *et al.*, 2002) que se alimenta vorazmente (Hargrave, 1985), digiere y asimila el

alimento rápidamente (Hargrave *et al.*, 1995) y ha sido relacionado a través de sus migraciones con el transporte vertical de materia orgánica del suelo marino a la columna de agua (Charmasson & Calmet, 1990). Otras especies de anfipodos carroñeros que habitan el mar profundo también presentan una distribución amplia (Tabla 1).

Tabla 1. Distribución de anfipodos carroñeros de diversas especies del mar profundo citados en la literatura.

Especie	Geográfica	Distribución		Referencia
		Vertical (metros)	Ubicación de las trampas (metros sobre el fondo)	
<i>Eurythenes gryllus</i>	Cosmopolita	0 a 7800	1500	(Thurston et al., 2002)
<i>Eurythenes obesus</i>	Cosmopolita	0 a 6500	1500	Barnard & Karaman (1991)
<i>Abyssorchomene abyssorum</i>	Atlántico nororiental, tropical y sur	2317 a 4894	1400	(Thurston, 1990; Stebbing, 1888)
	Pacífico sur e Indico	3474 a 8300	1400	(Dahl, 1959; Birstein & Vinogradov, 1964)
<i>Alicella gigantea</i>	Atlántico nororiental y tropical	4942 a 5285	-	(Thurston, 1990)
	Pacífico norte	>5800	1720	(Barnard & Ingram, 1986)
<i>Orchomenella gerulicorbis</i>	Atlántico nororiental y tropical	4380 a 5270	2330	(Thurston, 1990)
	Pacífico norte	>5600	5	(Ingram & Hessler, 1983)
<i>Paralicella caperesca</i>	Atlántico nororiental y tropical	3144 a 5940	1740	(Thurston, 1990)
	Pacífico norte	>5600	951	(Ingram & Hessler, 1983)
<i>Paralicella tenuipes</i>	Atlántico nororiental y tropical	3852 a 5270	1140	(Thurston, 1990)
	Pacífico norte	5600 a 6000	25	(Ingram & Hessler, 1983)

Genética

La selección natural y la deriva génica son mecanismos de la evolución que actúan a nivel de individuos dentro de poblaciones, una nueva especie surge cuando el flujo génico entre poblaciones se detiene. Un reto para los biólogos que estudian el mar profundo es identificar las barreras para el flujo génico que pueden llevar a un aislamiento reproductivo en la ausencia de aislamiento espacial o físico absoluto (France & Kocher, 1996a). La variabilidad en la frecuencia de aloenzimas se ha utilizado para conocer diferenciación genética entre poblaciones de anfipodos del mar profundo, p.e. *Eurythenes gryllus* (Bucklin *et al.*, 1987) y *Ventiella sulfuris* (France *et al.*, 1992). Algunos genes mitocondriales se han utilizado para conocer la diferenciación genética en organismos de mar profundo. Las secuencias de nucleótidos del gen mitocondrial para COI (citocromo oxidasa 1) se han analizado en poblaciones de *Ifremeria nautilei*, gastrópodo endémico de ventilas hidrotermales en el Pacífico sur occidental (Kojima *et al.*, 2000) y secuencias de nucleótidos del gen mitocondrial 16S rRNA en poblaciones de *E. gryllus* (France & Kocher, 1996a). El análisis de la diversidad de secuencias genómicas no sólo se ha hecho a nivel poblacional, sino también se ha realizado con estudios que permiten diferenciar especies por medio de taxonomía molecular, p.e. diversas familias de vestimentíferos en el Pacífico occidental (Kojima *et al.*, 2002, 2003).

Por medio de la descripción de las características generales, la estructura poblacional, el crecimiento, las características moleculares y la dieta del Anfipodo lysianásido *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal del Golfo de México, pretendemos ampliar el conocimiento sobre el mar profundo en general y sobre la ecología de *E. gryllus* en particular.

ANTECEDENTES

La literatura sobre anfípodos marinos tropicales se basa principalmente en estudios sobre ambientes costeros y estuarinos. Biernbaum & Wenner (1993) encontraron que la fauna de crustáceos bénticos en la plataforma continental de Carolina del Sur (194 a 212 m de profundidad) está compuesta por anfípodos lysianásidos similares a los capturados en latitudes altas y el mar profundo. Sin embargo, la dominancia de estos anfípodos es menor que la encontrada en trampas colocadas en aguas frías, lo que sugirió que otros taxa, además de los lysianásidos, son importantes consumidores de carroña en la plataforma continental de Carolina del Sur.

Existen algunos trabajos sobre anfípodos en mares tropicales abisales. Janßen *et al.*, (2000) capturaron anfípodos, peces, y decápodos del mar profundo en el Mar de Arabia. La estructura de la comunidad de carroñeros mostró que diferentes especies de carroñeros dominan el consumo de carnada en diferentes localidades lo que se relacionó con variación en la productividad de las aguas superficiales. Un número bajo de individuos del anfípodo *Eurythenes gryllus* fue capturado en la localidad más productiva, lo que indicó dependencia del hundimiento de alimento y el acceso posible a fuentes de alimento alternativas.

Bellan-Santini (1990) realizó una revisión de las especies de anfípodos del mar Mediterráneo y determinó cuatro categorías principales: euribáticas, batiales Atlántico-Mediterráneas, batiales endémicas y abisales endémicas. El 37 % de las especies de anfípodos fue fauna del mar profundo, de la cual el 71% de las especies fueron endémicas.

Eurythenes gryllus es una de las especies del mar profundo más estudiadas (Ingram & Hessler, 1987). El conocimiento sobre esta especie incluye estudios sobre su distribución y ocurrencia batimétrica. Smith & Baldwin (1984) y Charmasson & Calmet (1987) analizaron la distribución espacial y temporal *E. gryllus* en el Pacífico Norte y en el Atlántico Nororiental respectivamente. Ambos estudios muestran una tasa de captura mayor cerca del fondo (< 50 m sobre el suelo marino) y un incremento en la talla de los individuos capturados a mayor altura sobre el fondo (hasta 1400 m sobre el suelo marino). Una comparación estacional entre tasas de captura (Smith & Baldwin, 1984), talla de los individuos, proporción de sexos y color de los mismos (Charmasson & Calmet, 1987) reveló variación temporal en las poblaciones de *E. gryllus*.

El intervalo de tallas de especímenes de *E. gryllus* capturados en diferentes zonas del océano mundial muestra variación de acuerdo a la zona de captura. En el centro del océano Pacífico Norte el intervalo de tallas encontrado por Ingram & Hessler (1987) fue de 1.7-13.9 cm, siendo similar al intervalo (1.4-12.1 cm) encontrado por Charmasson & Calmet (1987) en el Atlántico Norte, pero contrastante con el sureste del Pacífico donde el intervalo fue de 2.4 a 7.6 cm (Thurston *et al.*, 2002).

Una población ha sido definida como un grupo de organismos de la misma especie que ocupan un área determinada. El tamaño de la población para organismos unitarios es simplemente el número de individuos en un área determinada (Mackenzie *et al.*, 1998). Las poblaciones no están compuestas por un conjunto de individuos idénticos, dos variables principales diferencian a los individuos en las poblaciones: sexo y edad, la proporción de sexos no es constante en las poblaciones (Krebs, 1985). La estructura de edades de una población es el número de individuos en cada clase de edad, cuando los organismos presentan etapas de crecimiento discretas (p.e. larvas de insectos) el número de individuos en cada etapa puede describir la estructura de la población, por otro lado clases por tallas, en especies donde las tasas de crecimiento no están determinadas, pueden ser más informativas (Mackenzie *et al.*, 1998). La estructura de tallas en crustáceos ha sido utilizada en diversos estudios, Santiago *et al.*, (2001) relacionaron las diferencias en la estructura de tallas de distintas poblaciones del camarón *Palaemonetes pugio* con el estado de la población de su depredador, el pez *Fundulus heteroclitus*. La distribución de tallas del anfípodo *Paramoera walkeri* a lo largo de un gradiente de profundidad en el Antártico fue analizado por Constantini *et al.*, (1996), relacionando la mayor diversidad de tallas con condiciones ambientales más favorables a mayor profundidad.

Estudios de la estructura poblacional de *E. gryllus* han determinado categorías utilizando una combinación de criterios morfológicos y datos de la frecuencia de tallas, p.e. Smith & Baldwin (1984) y Charmasson & Calmet (1987). Ingram & Hessler (1987) determinaron que los machos son maduros en menos categorías que las hembras por lo que la proporción sexual de 1:1 en los juveniles cambia a 3:1 en los maduros sexualmente. Así mismo determinaron categorías por edades y junto con una curva de crecimiento estimaron la edad de madurez, las hembras probablemente maduran a los nueve años mientras que los machos maduran a los cuatro años. Thurston *et al.* (2002) analizaron un total de 398 individuos de *E. gryllus*, procedentes de la Trinchera de Atacama en el Sureste del Pacífico, de los cuales sólo tres fueron machos y el resto

hembras. Histogramas de frecuencia de tallas fueron unimodales y no se pudieron separar en categorías. Diferencias sutiles en la morfología de estos especímenes mostraron un nivel de variación que va más allá de la variación conocida de *Eurythenes gryllus* lo que sugiere la posible especiación en esta entidad panoceánica.

La variación genética dentro de poblaciones y especies se puede estimar directamente por variación en el ADN o la frecuencia de aloenzimas (Mackenzie *et al.*, 1998). Los avances en biología molecular en los últimos 15 años han incrementado el uso de análisis genéticos en varios campos de la biología, estas herramientas moleculares han ayudado a responder preguntas ecológicas y evolutivas (France & Kocher, 1996b). La reacción en cadena de la polimerasa (PCR) para la amplificación de genes homólogos, es decir genes con ancestría común, y su posterior secuenciación son herramientas para análisis moleculares que permiten la comparación de genes homólogos de especies estrechamente relacionadas y de poblaciones dentro de las especies (Palumbi, 1996).

La capacidad de dispersión de *E. gryllus* se ha analizado a través de la diferenciación genética entre poblaciones. Bucklin *et al.* (1987) compararon frecuencias de aloenzimas de muestras obtenidas de un monte marino y de transectos realizados en la cuenca del Pacífico norte. Los individuos de *E. gryllus* de la cuenca marina no son significativamente heterogéneos, sin embargo las muestras de la cima del monte marino fueron genéticamente diferentes a todas las muestras de la cuenca. Sugiriendo que la dispersión de *E. gryllus* es horizontal principalmente, y debe existir una forma distinta de la especie en el monte marino que es genéticamente diferente a las formas de la cuenca. France & Kocher (1996a) estudiaron los patrones geográficos y batimétricos de ésta especie comparando la divergencia del gen 16S rRNA mitocondrial entre individuos de varias localidades en diferentes océanos (Pacífico, Ártico y Atlántico). La homogeneidad genética entre localidades dentro de la misma zona de profundidad a la escala de cuenca oceánica; y la divergencia genética entre organismos distribuidos a diferentes profundidades, con la mayor diversidad en la zona batial, sugieren que las condiciones físicas y ecológicas variables, como la interacción con organismos que habitan a diferentes profundidades, son mecanismos importantes que pueden llevar a la especiación de este grupo.

El género *Eurythenes* cuenta con dos especies descritas a la fecha: *E. gryllus* y *E. obesus*. Las características diagnosticas del género han sido descritas por Barnard & Karaman (1991), quienes

elaboraron claves de identificación para las familias y géneros de anfipodos gamarideos marinos, con base en características morfológicas.

La ecología de organismos del océano profundo en los trópicos ha sido estudiada con base en análisis poblacionales, genéticos, de sus fuentes alimentarias y adaptaciones especiales al medio donde habitan. La ecología de *Eurythenes gryllus* es poco conocida, sin embargo en el mar profundo, las comunidades de carroñeros están dominadas principalmente por anfipodos lysianasidos y peces grandes (Christiansen *et al.*, 1990; Pride *et al.*, 1991). *E. gryllus* es uno de los primeros carroñeros en llegar a la carnada y consumirla rápidamente lo que implica una estrategia alimentaria en la que el gasto energético para locomoción es compensado por la ingestión de grandes cantidades de carroña (Premke *et al.*, 2003). La quimiorrepción se ha considerado uno de los medios principales por el cual los anfipodos lysianasidos localizan el alimento (Kaufmann, 1994), y recientemente la mecanorrepción se ha propuesto como un mecanismo posible para la detección de alimento en carroñeros del mar profundo (Klages *et al.*, 2002), p.e. los ruidos de alimentación producidos por *E. gryllus* pueden ser detectados por otros carroñeros en las cercanías (Smith & Baldwin, 1984), El papel de *E. gryllus* en la dispersión y utilización de carroña en el mar profundo se ha analizado con base en la eficiente asimilación de alimento, lo que hace de esta especie un medio de dispersión de alimento en forma de biomasa (Sainte-Marie, 1992), ya que son depredados por otros habitantes del mar profundo como peces cyclopteridos (Nájera & Escobar, 2003).

Los análisis de isótopos estables de carbono han sido empleados en estudios geoquímicos para evaluar las fuentes de entrada de carbono orgánico en sedimentos (Craig, 1953; Sackett & Thompson, 1963). Recientemente el estudio de la proporción de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) ha mostrado que los animales adquieren un nivel ó marca isotópica natural desde su dieta, la fotosíntesis introduce variaciones en la $\delta^{13}\text{C}$ entre diferentes especies de plantas y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en animales pueden ser interpretados en términos de la contribución relativa de carbono desde las plantas en la base de las cadenas alimentarias (Fry, 1981). DeNiro & Epstein (1981) encontraron que los animales también reflejan la composición isotópica de nitrógeno de su dieta, sin embargo existe un enriquecimiento de acuerdo al nivel trófico. Este fenómeno ocurre sin importar el hábitat, la localidad, la tasa de crecimiento ó la edad de las especies (Roelke & Cifuentes, 1997).

Las interacciones nutricionales en el mar profundo tropical se han estudiado con base en análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno, Fisher *et al.*, (1994), encontraron que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en invertebrados de ventilas hidrotermales están por debajo de 11 ‰, lo que es significativamente menor que los valores encontrados en invertebrados del mar profundo que no habitan ventilas hidrotermales, este hallazgo es muy útil para identificar fauna dependiente de ventilas hidrotermales. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de invertebrados de ventilas hidrotermales presentan un intervalo (-9 a -37 ‰) que incluye el rango encontrado para fauna del mar profundo que no habita ventilas hidrotermales (-17 a -22 ‰). Cuando los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ se analizan en conjunto se pueden establecer enlaces tróficos entre diversos taxa.

HIPÓTESIS

- 1.- H_0 Los individuos de *Eurythenes gryllus* recolectados en la planicie abisal de Sigsbee (Golfo de México) no presentan diferencias morfológicas con respecto a individuos procedentes de otras zonas del océano mundial.
 H_1 Los individuos de *E. gryllus* recolectados en la planicie abisal de Sigsbee presentan diferencias morfológicas con respecto a individuos procedentes de otras zonas del océano mundial.

- 2.- H_0 Los patrones de la estructura poblacional de *E. gryllus* en el Golfo de México como: el intervalo y la distribución de tallas y la proporción de sexos son similares a los patrones de poblaciones de *E. gryllus* en otras zonas del océano mundial.
 H_1 Los patrones de la estructura poblacional de *E. gryllus* en el Golfo de México son diferentes a los patrones de poblaciones de *E. gryllus* en otras zonas del océano mundial.

- 3.- H_0 La curva de crecimiento alométrico de *E. gryllus* en el Golfo de México es similar a las curvas de crecimiento alométrico para otras poblaciones de *E. gryllus*.
 H_1 La curva de crecimiento alométrico de *E. gryllus* en el Golfo de México es diferente a las curvas de crecimiento alométrico para otras poblaciones de *E. gryllus*.

- 4.- H_0 La dieta de *E. gryllus* en el Golfo de México está basada en los materiales exportados de las capas superficiales, tales como cadáveres de peces pelágicos.
 H_1 La dieta de *E. gryllus* en el Golfo de México está basada en una mezcla de materiales exportados de la capas superficiales y cadáveres de organismos bénticos abisales.

- 5.- H_0 La secuencia del gen para 16S rRNA mitocondrial obtenida de *E. gryllus* del Golfo de México será homogénea con secuencias reportadas para individuos de la misma zona de profundidad (abisal) del Atlántico norte.
 H_1 La secuencia del gen para 16S rRNA mitocondrial obtenida de *E. gryllus* del Golfo de México será un haplotipo diferente a los reportados en la literatura dado el posible aislamiento de la cuenca del Golfo de México con respecto al Atlántico.

OBJETIVOS

Objetivo general

Describir las características generales, la estructura poblacional, la curva de crecimiento alométrico, la secuencia del gen para 16S rRNA mitocondrial y la dieta del anfípodo lysianassido *Eurythenes gryllus* de muestras recolectadas en seis localidades abisales del Golfo de México.

Objetivos particulares

1. Presentar las características generales de la morfología de *E. gryllus*.
2. Describir las proporciones sexuales, la distribución de tallas y proporciones morfométricas de los especímenes de *E. gryllus* provenientes de localidades abisales del Golfo de México.
3. Establecer la curva de crecimiento alométrico de *E. gryllus*.
4. Caracterizar la dieta de *E. gryllus* a partir de la composición elemental e isotópica estable de carbono y nitrógeno.
5. Secuenciar el segmento 16S rRNA de los especímenes de *E. gryllus* del Golfo de México
6. Comparar los resultados de la metas 1 a 5 con información procedente de otras localidades del océano mundial.

ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de México es un mar marginal con una profundidad promedio de 2500 m y una planicie abisal con profundidades mayores a los 3400 m. El área superficial que cubre es de 1.51×10^6 km², el volumen es de 2.43×10^6 km³, y representan el 0.4% y 0.2% del área superficial y volumen del océano mundial, respectivamente. La cuenca se localiza aproximadamente entre los 80 y 98° de longitud Oeste y los 18 y 30° de latitud Norte. El tamaño de esta cuenca la hace ideal para el estudio de la mayoría de los fenómenos oceánicos. El Golfo está conectado con el Mar Caribe a través del Canal de Yucatán y con el Océano Atlántico Norte a través del estrecho de Florida. Estas conexiones restringidas crean un ambiente aislado parcialmente que han considerado como un gran ecosistema marino (William *et al.*, 1999).

La planicie abisal de Sigsbee es considerada una de las superficies más grandes y continuas en la corteza terrestre. Se extiende desde los 90 a 95° Oeste y desde los 22 a 26° Norte, comprendiendo un área de 103,600 km². Un angosto escarpe se localiza entre la plataforma continental y la planicie (Ewig & Antoine, 1966), el Escarpe de Campeche se considera la frontera sur de la planicie abisal en la cuenca (Pica-Granados *et al.*, 1991), al oeste la planicie abisal se encuentra delimitada por las Cordilleras Mexicanas, que actúan como una barrera para el flujo de sedimento terrígeno (Antoine *et al.*, 1974), al norte el límite de la planicie está representado por el Escarpe de Sigsbee y al este por el Escarpe Occidental de Florida (Fig. 2).

La planicie está cubierta por una sección sedimentaria amplia (>9 km), los ríos Bravo y Mississippi comprenden la fuente principal de aporte de estos sedimentos (Bryant *et al.*, 1991), los sedimentos también son de origen pelágico exportados desde la capa eufótica oceánica de la cuenca (Pica-Granados *et al.*, 1991).

La continuidad del suelo de la planicie se ve interrumpida por una serie de montes y domos salinos denominados Montes de Sigsbee, localizados al sur de la planicie abisal (Antoine & Bryant, 1969).

La hidrodinámica en el centro de la cuenca está determinada por la circulación predominante en el Golfo de México, que se ve afectada por el movimiento hacia el oeste de los giros anticiclónico y ciclónico liberados desde la Corriente de Lazo (Vidal *et al.*, 1992). La velocidad de las corrientes en la zona profunda del Golfo (>2000 m) es menor a 30 cm/seg y se dan directamente por debajo de la Corriente de Lazo y de menos de 20 cm/seg en el resto del Golfo (Hamilton,

1990). Gracias a modelos de simulación se ha sugerido que un par de giros se desarrollan en el fondo y viajan a una velocidad máxima de 10 a 21 cm/seg entre los 1650 y 2250 metros de profundidad y actúan como un mecanismo de ventilación del agua del fondo a aguas superficiales (Welsh & Inoue, 2000).

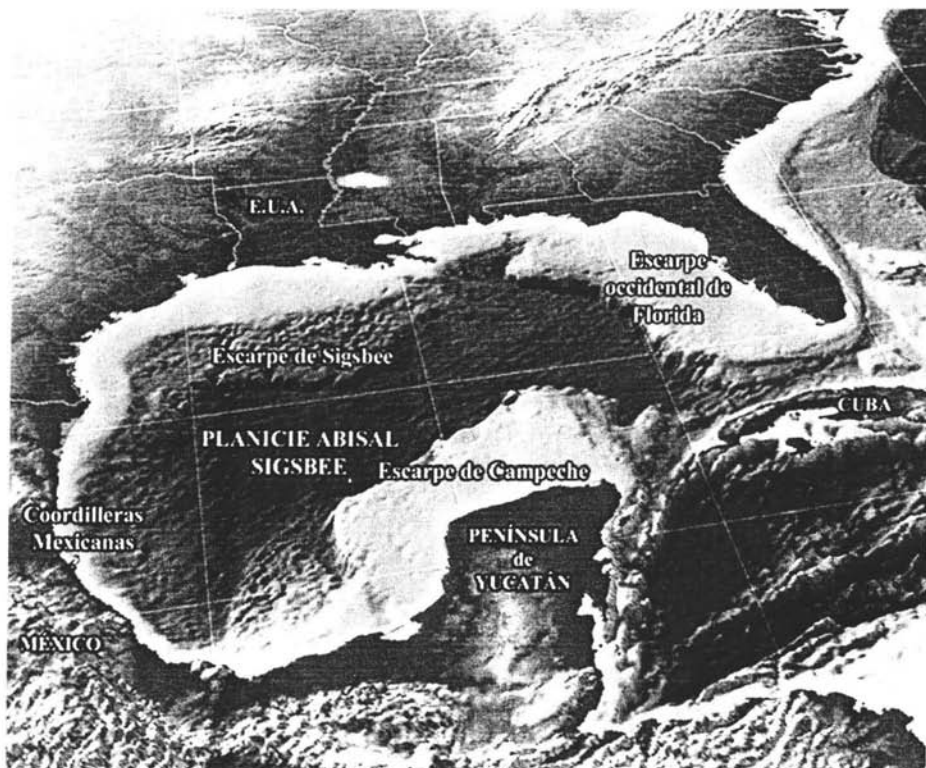


Fig. 2. Área de estudio y batimetría del Golfo de México. Imagen tomada y modificada de NOAA.

Las masa de agua por debajo de los 1500 m se ha relacionado con el Agua del Atlántico Norte Profundo que se distingue por una temperatura de 4.02°C y una salinidad de 34.98 (Nowlin & McLellan, 1967) con un valor promedio en la concentración de oxígeno disuelto de 5.0 ml/l (Díaz, 2003).

Las fuentes de alimento al mar profundo incluyen plancton, excretas y cadáveres de organismos pelágicos (Gage & Tyler, 1992; Tietjen, 1992) que son exportados al fondo desde la zona eufótica. En la porción oceánica del Golfo de México se presenta una condición oligotrófica en la cual la exportación de carbono orgánico al fondo es reducida. Este aporte limitado de carbono orgánico en el fondo se ve reflejado en los valores bajos de la abundancia del bentos (Escobar *et al.*, 1997; 1999), donde la meiofauna constituye alimento a organismos tróficos superiores (Longhurst & Pauly, 1987) que a la vez subsiste las bacterias en el sedimento (Escobar *et al.*, 1997; Coull *et al.*, 1997).

El oeste del Atlántico tropical se divide en tres provincias zoogeográficas principales: Caribeña, Antillana y Brasileña, de las cuales las dos primeras inciden en la fauna del Golfo de México. El sur de Florida y la costa de Tampico representan el límite norte de la Provincia Caribeña que se extiende al sur pasando por Centroamérica hasta el este de Venezuela al norte del delta del Orinoco. La Provincia Antillana está compuesta por islas en su totalidad, desde Bermuda al norte hasta las islas Windward (p.e Martinica y Dominica) en el sur, siendo su porción principal el archipiélago compuesto por islas desde Bahamas a Granada (Briggs, 1974). La costa norte del Golfo de México se ha considerado parte de otra provincia zoogeográfica, la Provincia Caroliniana (Pattillo & Nelson, 2000), sin embargo existe controversia al respecto (Hedgpeth, 1953; Briggs, 1974).

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo

Los ejemplares de anfipodos de la especie *Eurythenes gryllus* (Lichtenstein, 1822) se recolectaron en seis localidades en la Zona Económica Exclusiva (ZEE) del Golfo de México en las campañas binacionales de colaboración científica entre la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y la Universidad de Texas A & M (TAMU) en el marco del programa científico Deep Gulf of Mexico Benthos Study (DGoMB): Joint US/Mexico Studies of the Sigsbee Deep (JSSD) a bordo del B/O Gyre de TAMU en junio y agosto del 2002. Otros ejemplares se recolectaron en la campaña oceanográfica Comunidades Bentónicas del Mar Profundo en el Golfo de México (SIGSBEE) en junio de 1997.

Las recolectas se llevaron a cabo por medio de trampas para carroñeros cebadas que se colocaron en la planicie abisal en cada campaña (Fig. 3; Tabla 2).

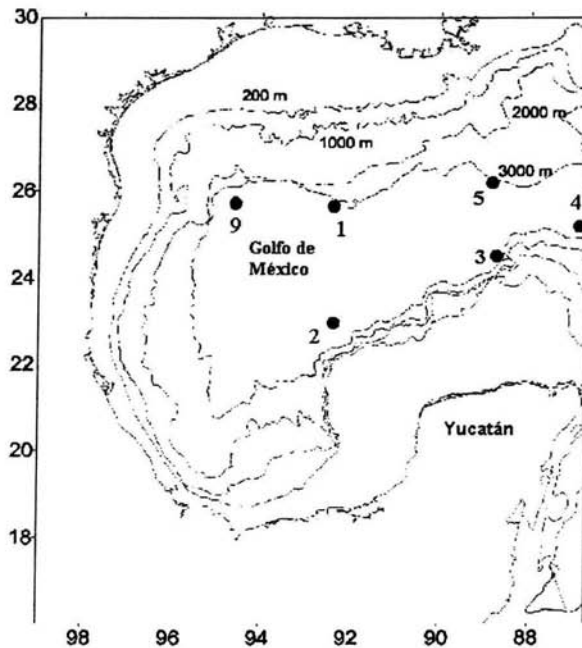


Fig. 3. Localidades de recolecta del anfipodo *Eurythenes gryllus* en el Golfo de México, 1 a 5 campaña DGoMB, 9 campaña SIGSBEE.

Tabla 2. Localización geográfica y profundidad de las localidades en donde se llevaron a cabo las recolectas en la planicie abisal del Golfo de México.

Campaña (fecha)	Localidad (número)	Latitud N	Longitud W	Prof. (m)
SIGSBEE (24.06.97)	9	25°14	93°27	3650
DGoMBS (06.06.02)	2	23°30	91°59	3732
DGoMB (12.06.02)	5	25°29	88°15	3308
DGoMB (03.08.02)	1	25°00	92°00	3530
DGoMB (06.08.02)	3	24°45	90°45	3678
DGoMB (10.08.02)	4	24°15	85°30	3410

El arreglo de la trampa fue de naturaleza autónoma (Fig. 4) y se construyó utilizando una esfera de flotación de 17" con una flotabilidad de 25.4 kg y un liberador acústico modelo 865-A ajustado a liberar un peso desechable después de 12 horas en el fondo. Las trampas empleadas fueron diseñadas para captura de cangrejos y langostinos hechas de malla de alambre con una luz de 1 pulgada recubiertas con vinil. Se empleó en todos los casos filete de atún congelado como cebo en dimensiones de 2 x 5 x 10 cm. La carnada se colocó dentro de una bolsa de plástico con orificios pequeños para promover la liberación de marcadores químicos como estimulante y para evitar que se fragmentara y desintegrara en el agua. La trampa se recuperó de noche una vez que llegó a la superficie por medio de un localizador de radio dirigido, la emisión lumínica estroboscópica de la lámpara y una bandera. El tiempo se ajustó para que la recuperación fuera de noche, ya que los organismos atrapados se pueden ver afectados con la luz y la temperatura ambiental debido a que el metabolismo duplica su actividad con cada 10°C de aumento. La trampa permaneció por un tiempo promedio de nueve horas en el fondo en cada localidad.

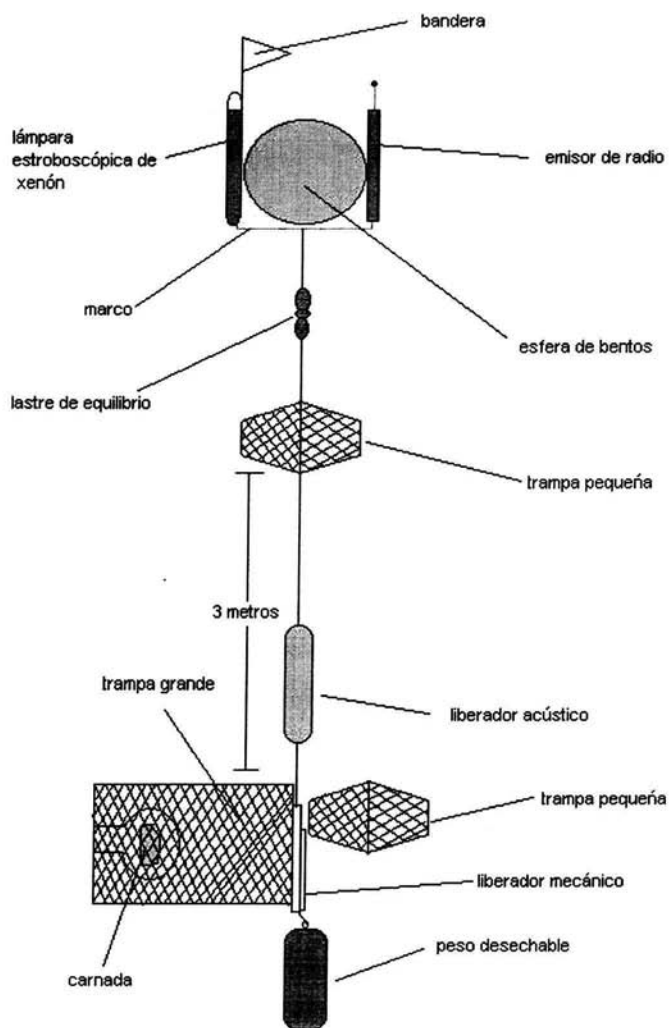


Fig. 4. Diagrama de la trampa para carroñeros.

En superficie se registró con video y cámara digital los ejemplares de anfipodos capturados, posteriormente se fijaron en etanol o formaldehído para análisis sistemáticos y genéticos; algunos se congelaron a 4°C y otros en nitrógeno líquido a -20°C; los primeros para caracterizar elemental e isotópicamente a los organismos para reconocer las proporciones de carbono y nitrógeno y establecer la composición isotópica de carbono y nitrógeno estables; los segundos con el propósito de realizar análisis genéticos entre componentes de diferentes localidades. Los organismos congelados a 4°C se transportaron en hielo seco al laboratorio y los congelados en nitrógeno líquido se transportaron en acetona y hielo seco. Todos los organismos fijados en etanol o formaldehído se depositaron en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR), del Instituto de Biología, UNAM, donde se catalogaron con los números de inventario CNCR 20582 a 20590 y CNCR 20678 a 20681. Los organismos fijados en formaldehído fueron transferidos a etanol al 70% en el laboratorio para su preservación.

En la campaña de junio de 1997 se capturaron 26 individuos, en junio del 2002 se capturaron 60 individuos y en la campaña de agosto del 2002 se capturaron 47 individuos (Tabla 3).

Tabla 3.- Descripción del tratamiento analítico dado a los ejemplares de anfipodos provenientes de la planicie abisal del Golfo de México.

Tratamiento	Junio 1997		Junio 2002		Agosto 2002	
	Localidad 9	Localidad 2	Localidad 5	Localidad 1	Localidad 3	Localidad 4
Etanol absoluto refrigerados 2°C	21	16		3	11	27
Formaldehído a temp. ambiente		13	5			
Congelados 4°C		26				
Congelados nitrógeno líquido -20°C				3	3	
Glutaraldehído y cacodilato sódico	5					
Total	26	60			47	

Trabajo de laboratorio

Identificación

La identificación de *Eurythenes gryllus* se llevó a cabo con base en características morfológicas siguiendo las claves de Barnard y Karaman (1991). Observaciones y diagramas se realizaron con la ayuda de un microscopio estereoscópico ZEISS STEMI SR equipado con una cámara clara.

Datos merísticos

Los individuos provenientes de la planicie abisal del Golfo de México se analizaron morfométricamente y se compararon con ejemplares provenientes de las colecciones Discovery y MacDonald procedentes del Atlántico norte y depositados en el Museo de Historia Natural de Londres y del Centro de Investigación Oceánico de Southampton. Cada uno de los individuos se midió con 0.01 mm de exactitud con un vernier desde la parte anterior de la cabeza hasta la punta del telson (Fig. 5), manteniendo recta la curvatura dorsal siguiendo el esquema de Smith & Baldwin (1984), a estos valores se les denominará longitud total (LT).

Los individuos se pesaron con una balanza analítica OHAUS portátil Plus modelo C305-S a una exactitud de 0.1 g. Para pesar a los individuos preservados en etanol, éstos se secaron brevemente al ambiente y se pesaron hasta obtener una medida constante de acuerdo al método utilizado por Ingram y Hessler (1987), a estos valores de biomasa se les denominará peso húmedo fijado (phf). Los individuos congelados se pesaron después de remover el exceso de hielo, a estos valores de biomasa se les denominará peso húmedo (ph). Con los valores de longitud y de biomasa se analizó la relación existente que permitió estimar el crecimiento alométrico de la especie para cada región geográfica. Las mediciones de longitud total, altura total (Fig. 5), alto y ancho de la coxa 4 (Fig. 6a), longitud y distancia a la muesca del tercer segmento del pleon y el primer segmento de urosoma (Fig. 6b), también se determinaron con un vernier. Las medidas de alto y

ancho del cefalón, longitud de la antena 1 y 2 (Fig. 7a y 7b respectivamente) y todas las anteriores en el caso de los especímenes más pequeños, fueron realizadas con un microscopio estereoscópico ZEISS STEMI SR dotado de un ocular graduado. La proporción de escala entre el microscopio y el sistema métrico decimal fue 8:1 cm a un aumento de 0.8x.

Los datos obtenidos de las medidas se analizaron por medio de un análisis de dos vías para reconocer si los especímenes de cada colección se diferenciaron entre sí, reflejando una diferencia latitudinal en las colecciones.

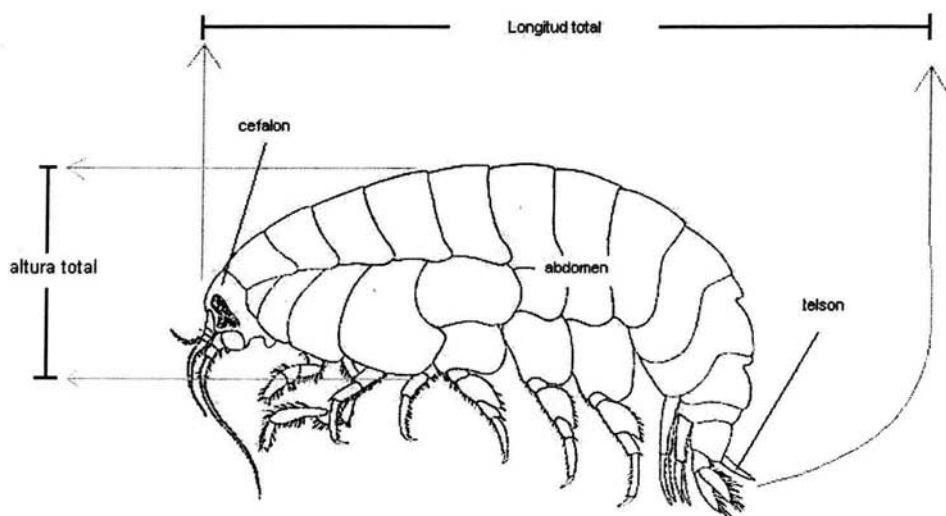


Fig. 5. *Eurythenes gryllus*, altura y longitud total. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991).

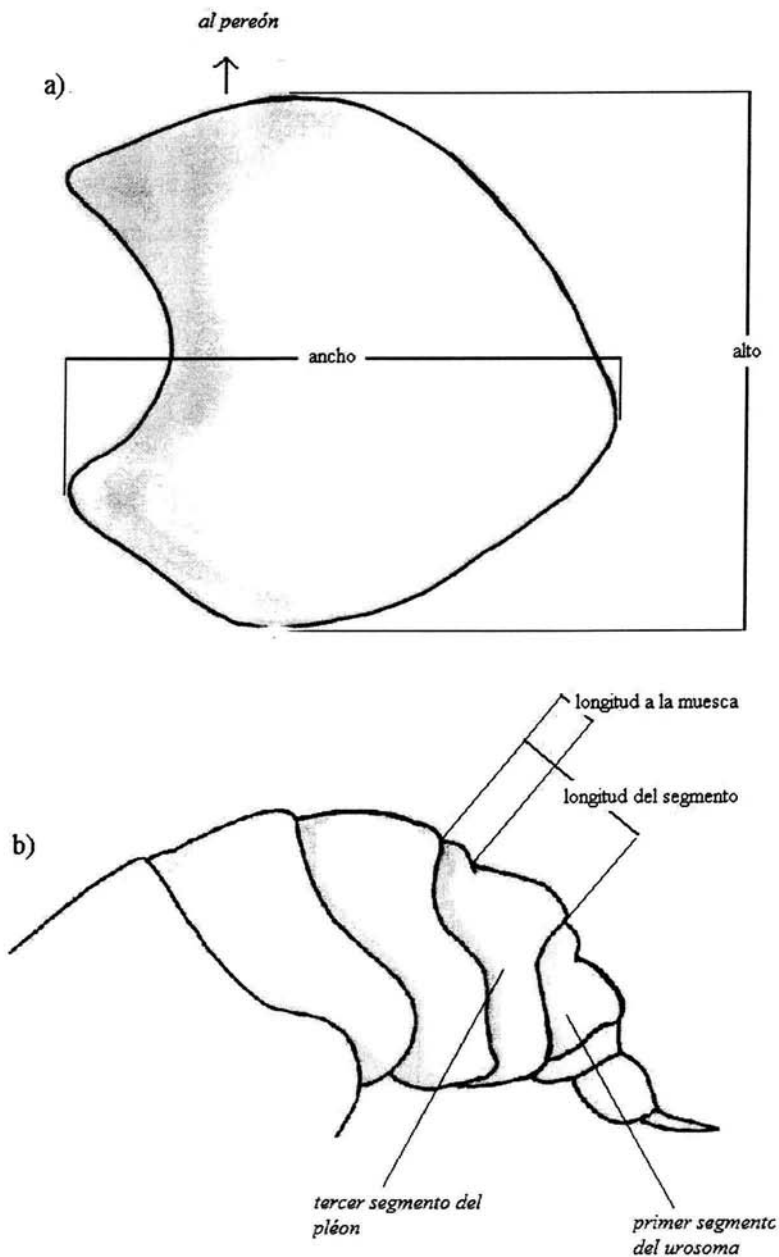


Fig. 6. Parámetros morfométricos de *Eurythenes gryllus*. a) medidas de alto y ancho de la coxa 4; b) medidas de longitud y distancia a la muesca del tercer segmento del pleon y el primer segmento del urosoma. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman.

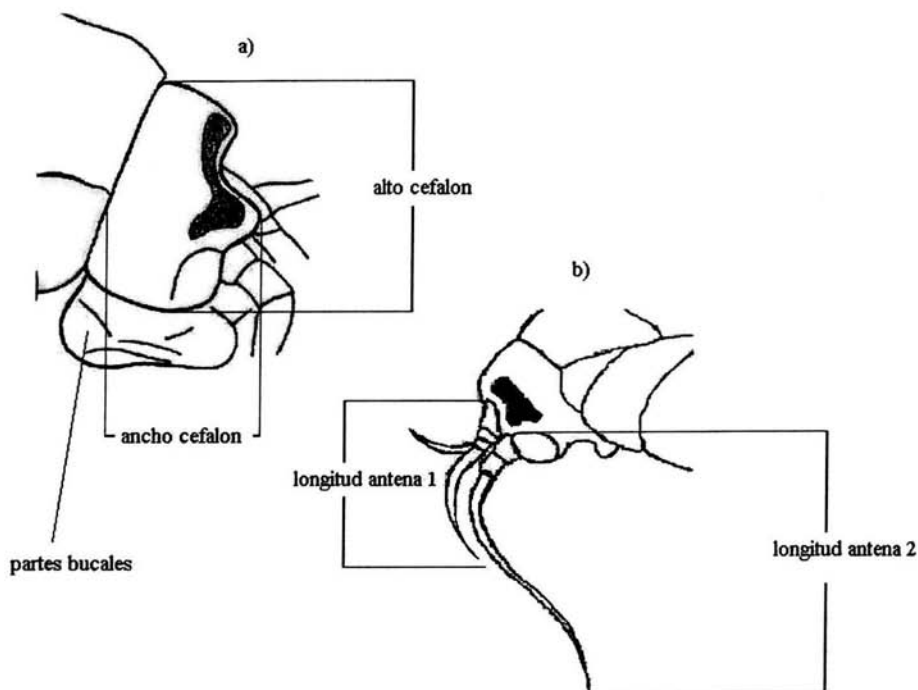


Fig. 7. Parámetros morfométricos de *Eurythenes gryllus*. a) medidas de alto y ancho del cefalon; b) medidas de longitud de las antenas 1 y 2. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman.

Reconocimiento sexual

El exoesqueleto de los anfípodos presenta estructuras externas que diferencian a los machos de las hembras y los juveniles (Tabla 4). Los machos de *Eurythenes gryllus* se reconocen observando la presencia de la papila penial en el lado ventral del pereonito 7 y las hembras por la presencia de poros genitales y oosteguitos. Las hembras y los machos se pueden separar en categorías maduras e inmaduras utilizando criterios morfológicos de madurez donde el solapamiento de oosteguitos marginalmente recubiertos de quetas indica la madurez en las hembras, la presencia de *calceoli* (microestructuras quimiosensoriales) en cada segmento de las antenas 1 y 2 indica madurez en los machos (Ingram & Hessler, 1987). Los individuos más pequeños analizados en este estudio no presentan oosteguitos ni *calceoli* y los poros genitales ó papilas peniales son imperceptibles; los machos y las hembras juveniles son parecidos por lo que

los individuos más pequeños (< 3 cm) sin presencia de papila penial u otra estructura sexual secundaria fueron considerados juveniles indiferenciados en este estudio.

Tabla 4. Estructuras sexuales externas en anfípodos gamáridos. (+ = presencia, - = ausencia y ++ más desarrollados)

Caracter (referencia)	Hembras	juveniles hembras	machos	juveniles machos	hembras ovígeras
<i>Antenas más largas</i> (Barnard & Karaman, 1991)	-	-	+	+	-
<i>Estetas y calceoli</i> (Barnard & Karaman, 1991; Ingram & Hessler, 1987)	-	-	+	+	-
<i>Gnatópodo 2 desarrollado</i> (Barnard & Karaman, 1991)	-	-	++	+	-
<i>Poros genitales</i> (Barnard & Karaman, 1991; Ingram & Hessler, 1987)	+	+	-	-	+
<i>Proyecciones peniales</i> (Barnard & Karaman, 1991; Ingram & Hessler, 1987)	-	-	+	+	-
<i>Oosteguitos</i> (Barnard & Karaman, 1991; Ingram & Hessler, 1987)	++	+	-	-	++
<i>Presencia de huevos</i> (Barnard & Karaman, 1991; Ingram & Hessler, 1987))	-	-	-	-	+

La microestructura en las antenas 1 y 2 de *Eurythenes gryllus* se examinó y fotografió con un microscopio Olympus BX50 equipado con una cámara Olympus SC35, usando azul de metileno para lograr mayor contraste en las antenas. Adicionalmente se realizaron observaciones con un microscopio JEOL SEM modelo JS^M-54IOLV en el laboratorio de microscopia electrónica del Instituto de Fisiología celular. Los individuos preservados en etanol al 70%, se deshidrataron en una serie de alcoholes en periodos de 2 horas hasta llegar a agua destilada. Posteriormente los individuos se bañaron en una solución de fosfato 0.1 M con pH 7 y se postfijaron con OsO₄ (tetraóxido de osmio) al 2%, a continuación se deshidrataron con baños de etanol de diferentes concentraciones. Los especímenes se secaron a punto crítico substituyendo el etanol con CO₂ al vacío en la deshidratadora Samdri-780. Una cubierta de Au (oro) y Pd (paladio) en proporción 1:1 se aplicó a los especímenes en el ionizador metálico JEOL-JFC 1100, los ejemplares se montaron en dados metálicos usando pegamento de Ag (plata) y se observaron al microscopio electrónico de barrido en alto vacío. Las microfotografías obtenidas se utilizaron para identificar microestructuras quimiosensoriales como los *calceoli* (Fig. 8) reconocidos en anfípodos por diversos autores (Kaufmann, 1994; Schmitz, 1992; Steele & Steele, 1993; Stapleton *et al.*, 1988; Lincoln & Hurley, 1981).

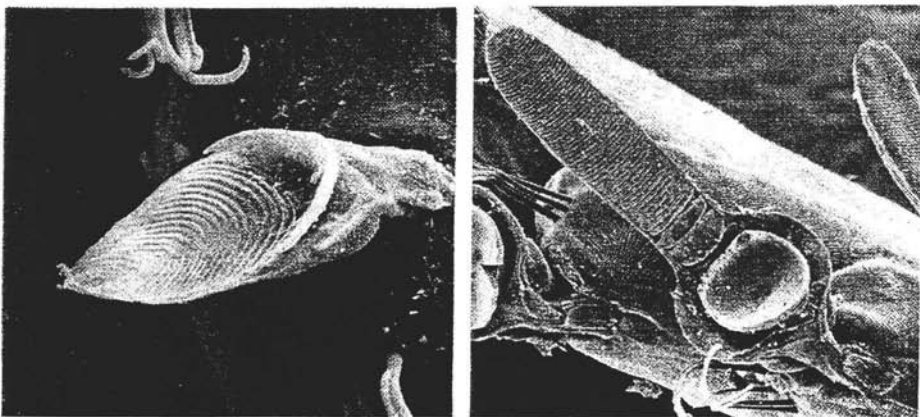


Fig. 8. Fotografía de *calceoli* observados en antenas de *Gammarus lacustris*. Imagen tomada y modificada de Schmitz (1992).

Análisis elemental e isotópico estable

Con la ayuda de un cuchillo plástico se cortó por la mitad a dos anfípodos de la especie *Eurythenes gryllus* congelados, el tejido blando se depositó en un envase de vidrio donde se aciduló con HCl 0.1 N y se lavó repetidas veces con agua bidestilada. Posteriormente se liofilizó a una presión promedio de 300 mmHg y temperatura de $-6^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ por 13 a 14 hrs. El material liofilizado se molió en un mortero de ágata y se pasó por una malla de 100 μm . Muestras de sedimento, restos de plantas y carroña de distintas especies de peces y crustáceos también fueron aciduladas y liofilizadas. Posteriormente se evaluó la composición elemental de cada muestra como porcentaje de C y N con un analizador elemental FISON EA 1108 acoplado a un muestreador automático AS200 (Apéndice 1) en la facultad de Química bajo la supervisión del Dr. A. Queré.

Parte de la muestra analizada por su composición elemental se analizó para conocer la composición isotópica de carbono y nitrógeno estables en el laboratorio de isotopía estable del Instituto de Geología bajo la supervisión del M. en C. P. Morales y la M. en C. E. Cienfuegos. Para ello se empleó un espectrómetro de masas Finnigan Mat 253 y Delta Plus XL (Apéndice 2). En el espectrómetro de masas se comparó la composición isotópica de la muestra con respecto a la composición isotópica del estándar de cada elemento y de esta forma conocer las proporciones $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Las fuentes alimenticias potenciales de *Eurythenes gryllus* se determinaron con base en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ya que en animales son cercanos a los valores de su dieta, con una variación a nivel de individuo o especie de ± 1 ‰ introducida por el metabolismo del animal (Minson *et al.*, 1975; De Niro & Epstein, 1978). El nivel trófico potencial de *Eurythenes gryllus* dentro de la red alimenticia abisal fue determinado con base en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ya que en animales se presenta un enriquecimiento o fraccionamiento de 3 ‰ con respecto al nivel trófico previo (De Niro & Epstein, 1978; Fry *et al.*, 1978; Hobson *et al.*, 1995).

Análisis genético

Estos análisis se realizaron en el laboratorio de biología molecular del Instituto de Biología con la ayuda de la M. en C. Paola Acuña.

Extracción

Se obtuvo ADN genómico de las antenas y músculo de la base de los pleópodos de individuos de *Eurythenes gryllus* provenientes de la planicie abisal del Golfo de México preservados en etanol al 70%. Se agregaron 500 µl de amortiguador STE, 200 µl de proteinasa K y 75 µl de amortiguador SDS al 10%, para la digestión del tejido. El ADN se extrajo por medio de fenol y cloroformo en una proporción de volumen de 2:1. Finalmente el ADN fue resuspendido en 100 µl de agua bidestilada y se conservó a -20°C.

Amplificación

Los fragmentos de longitudes similares se obtuvieron y compararon con primers que previamente se han sido usados en el mismo grupo y especie (France & Kocher, 1996a) evitando la producción de fragmentos distintos a los requeridos (Kojima *et al.*, 2000). Una porción del gen 16S rRNA se amplificó por PCR utilizando primer universales 16Sar (5'-CGCCTGTTTATCAAAAACAT-3') y 16Sbr (5'-CCGGTTTGAAGTTCAGATCATG-3'). Estos primers generaron productos con una longitud de 550 pares de bases. El ciclaje termal utilizado fue de 2 min. a 94°C de denaturación inicial, 1.45 min. a 94°C, 1 min. a 49°C y 1.15 min. a 72°C por 35 ciclos seguido por 7 min. extras a 72 °C. Los controles negativos (sin ADN) se utilizaron en cada amplificación. La mezcla maestra y el ciclo termal no se han utilizado para *E. gryllus* (ver Introducción y Apéndice 3).

Secuenciación

Una nueva amplificación se llevó a cabo para obtener productos marcados con dideoxinucleótidos fluorescentes necesarios para la secuenciación. Las muestras se purificaron a través de columnas preparadas en tubos recolectores preparados con 50 mg de Sephadex y 800 µl de agua destilada y esterilizada. Posteriormente se resuspendió la muestra y se analizó en un

secuenciador ABI PRISIM 310 de un solo capilar. Todos los reactivos y técnicas utilizados para el análisis molecular se presentan con detalle en el Apéndice 3.

Análisis de las secuencias

Las secuencias obtenidas se alinearon en ambas direcciones a mano primero y con el programa Sequencher™ versión 3.1 después, lo que permitió obtener secuencias limpias. Posteriormente se realizó una búsqueda en la base de datos de Gen Bank para comparar las secuencias de 16S rRNA obtenidas de los anfípodos del Golfo de México con secuencias de 16S rRNA obtenidas anteriormente, lo que permitió determinar que realmente se trataba de ADN obtenido de *Eurythenes gryllus*. Finalmente se realizó un alineamiento múltiple con el programa Clustal X, y se obtuvieron las distancias pareadas con el programa PAUP V.40B10 (Swofford, 2002) considerando distancias absolutas.

RESULTADOS

Identificación y caracteres morfométricos

Diagnosis

En el género *Eurythenes* las partes bucales conforman un paquete cúbico. El labio superior y el epistoma (superficie anterior de la cabeza) se prolongan diferencialmente (Fig. 9a), son prominentes y están desunidos entre sí. El epistoma carece de filo y domina en tamaño y proyección. En la mandíbula (Figs. 9b y 9c) el incisivo (parte apical anterior de la mandíbula) es ordinario con forma de cuchilla; el molar (protuberancia de la mandíbula, localizada en el margen medio) es simple y enorme, con superficie triturativa; el palpo opuesto al molar, consta de tres segmentos, el primer segmento del palpo es corto y el segundo y tercer segmentos tienen quetas. Entre el palpo y el incisivo hay una excavación profunda en forma de “ese”. El lóbulo interno de la maxila 1 (Fig. 9d) está cubierto apicalmente con quetas. El palpo de la maxila 1 es grande y tiene dos artejos. Los lóbulos interno y externo del maxilípodo (Fig. 9e) están bien desarrollados, el palpo es más largo que el lóbulo interno con un segmento distal pequeño bien desarrollado. La coxa 1 es pequeña y cubierta parcialmente por la coxa 2 (Fig. 10a). El gnatópodo 1 (Fig. 10b) es corto, levemente subquelado con la palma oblicua y el quinto segmento más corto que el sexto, el dactilo es grande. El sexto segmento del gnatópodo 2 es mucho más corto que el quinto segmento, este gnatópodo también es subquelado (Fig. 10c). La rama interna del urópodo 2 no tiene muescas (Fig. 11a). El urópodo 3 es ordinario, con la rama interna un poco más corta y la rama externa con dos segmentos. El telson (Fig. 11b) es elongado siendo el largo dos veces el ancho y presenta una hendidura profunda en el telson que comienza después del primer tercio (Barnard, 1961; Barnard & Karaman, 1991).

Otras características del género *Eurythenes* incluyen a la antena 2 (Fig. 12a) en la que el primer segmento está engrosado y es subsférico. Ambas placas de la maxila 2 (Fig. 12b) son subigualmente anchas, no se tocan las puntas y tienen quetas en la parte media (Barnard, 1961; Barnard & Karaman, 1991).

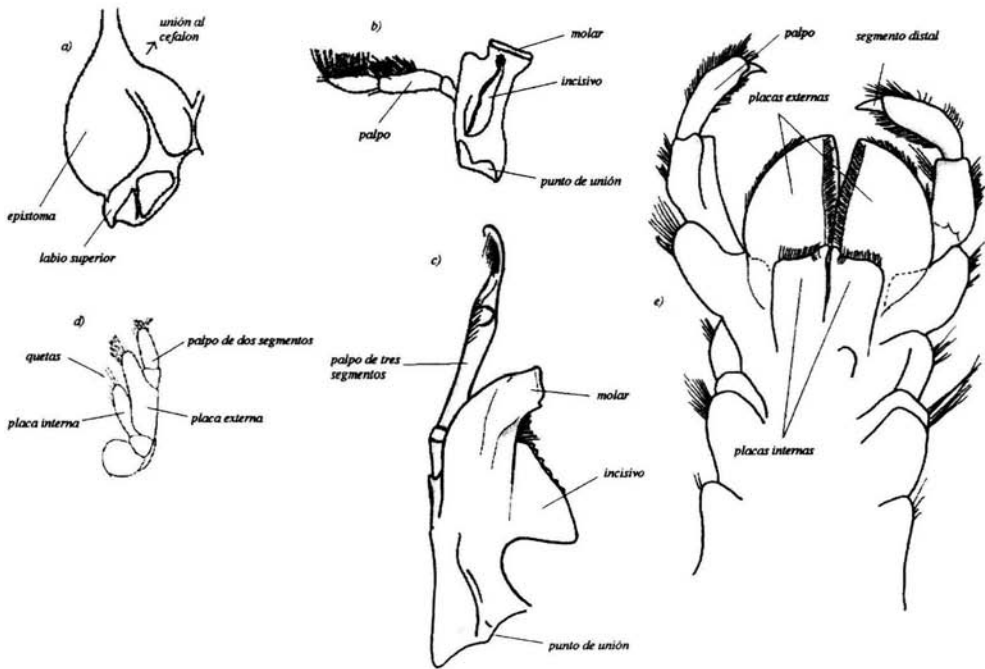


Fig. 9. a) Labio superior y epistoma de *Eurythenes gryllus*, vista lateral. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991); b) mandíbula derecha de *E. gryllus*, vista lateral. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991); c) mandíbula izquierda de *E. gryllus*, vista ventral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman; d) maxila 1 derecha del género *Eurythenes*, vista ventral. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991); e) maxilípido de *E. gryllus*, vista ventral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman.

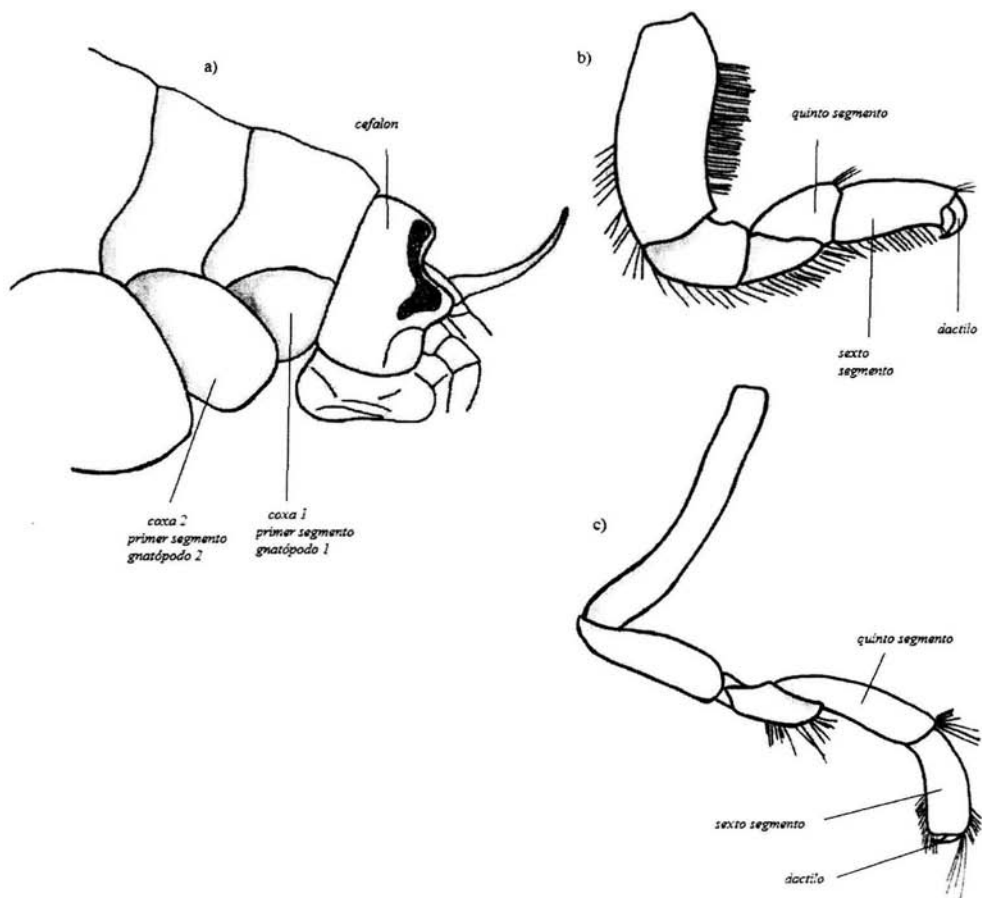


Fig. 10. a) Coxas 1 y 2 de *Eurythenes gryllus*, vista lateral; b) gnatópodo 1 izquierdo de *E. gryllus*, vista lateral; c) gnatópodo 2 izquierdo de *E. gryllus*, vista lateral. Imágenes elaboradas por E. Nájera Hillman.

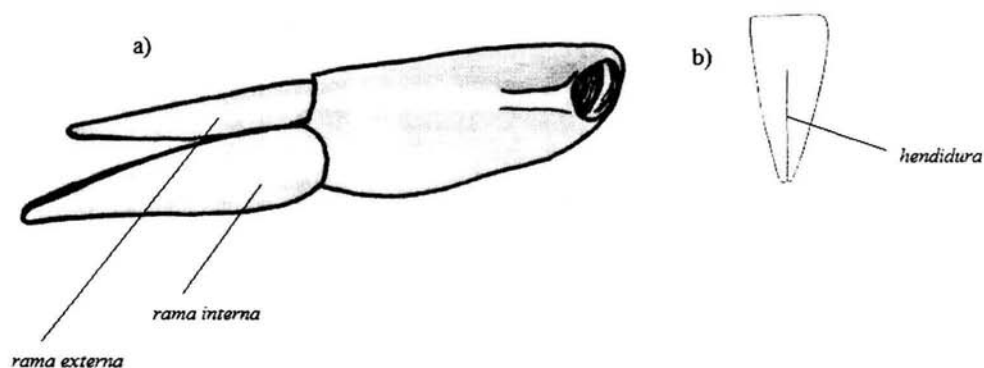


Fig. 11. a) Urópodo 2 izquierdo de *Eurythenes gryllus*, vista lateral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman; b) telson de *E. gryllus*, vista dorsal. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991).

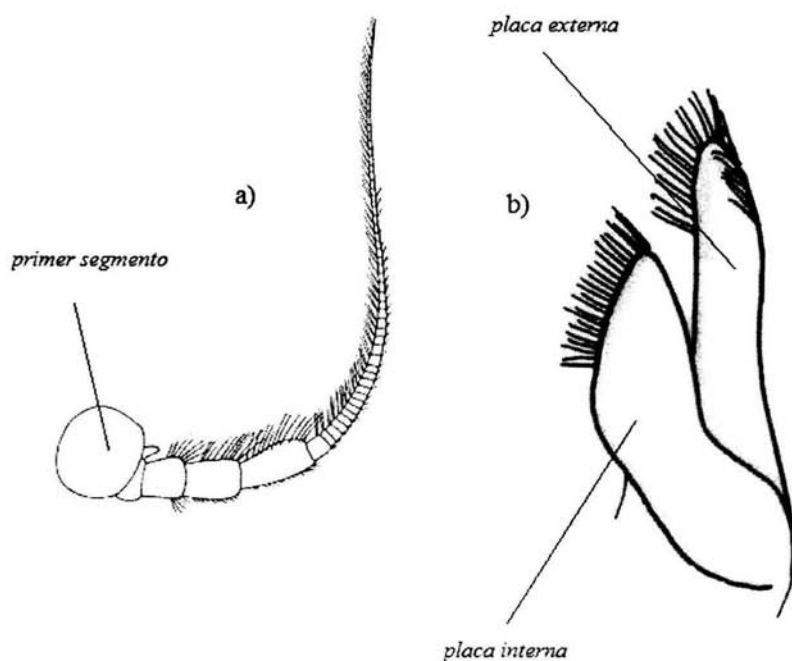


Fig. 12. a) Antena 2 de *Eurythenes gryllus*. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991); b) maxila 2 izquierda de *E. gryllus*, vista ventral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman.

En *Eurythenes gryllus* los dactilos de los pereópodos son cortos (fig. 13a), la coxa 4 es la más grande y tiene forma de hacha (Fig. 13b) y presenta muescas dorsales en los pleonitos 3 y 4 (Fig. 13c). La maxila 1 en *E. gryllus* del Golfo de México presentó placas fusionadas mientras que el esquema reportado en la diagnosis del género presenta dos placas (Figs. 14a y 14b respectivamente) y en el urópodo 3 de *E. gryllus* del Golfo de México ambas ramas tienen la misma longitud y sólo cuentan con un segmento (Fig. 14c) lo que difiere con la descripción dada anteriormente en la diagnosis del género, en la que la rama externa tiene dos segmentos y la interna es más corta.

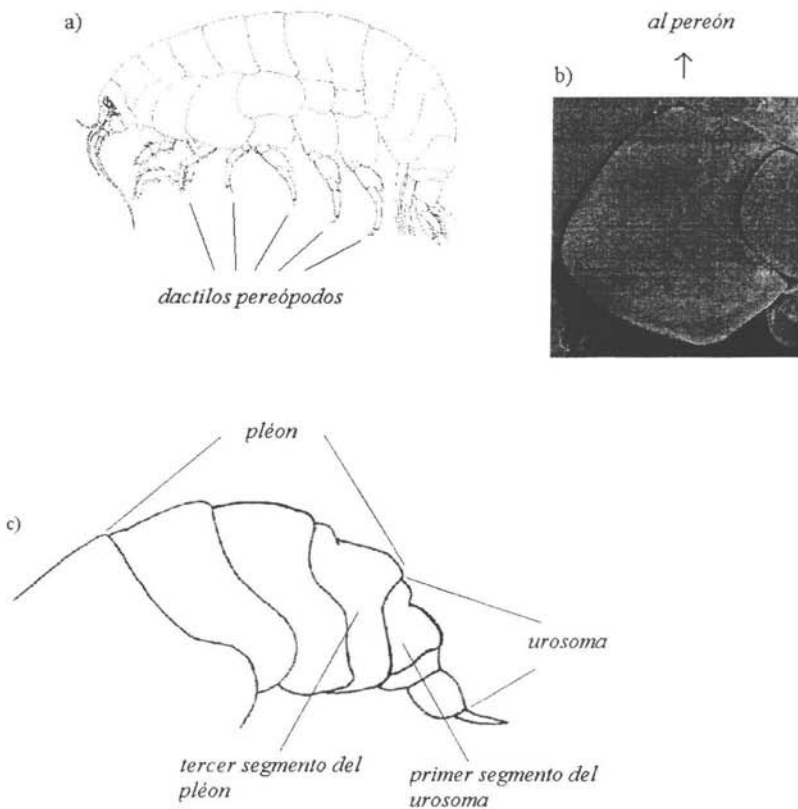


Fig. 13. a) Esquema de *Eurythenes gryllus*, muestra dactilos en todos los pereópodos, vista lateral. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991); b) coxa 4 izquierda de *E. gryllus*. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman; c) parte posterior del cuerpo de *E. gryllus*, vista lateral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman.

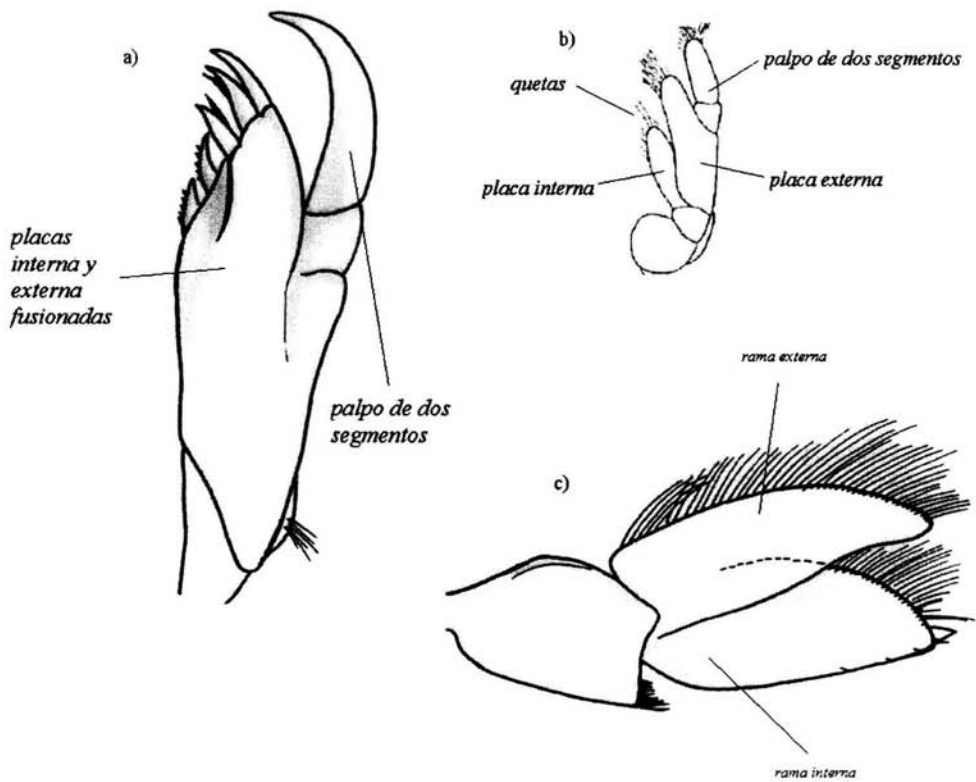


Fig. 14. a) Maxila 1 derecha de *Eurythenes gryllus* del Golfo de México, vista ventral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman; b) maxila 1 derecha del género *Eurythenes*, vista ventral. Esquema tomado y modificado de Barnard & Karaman (1991); c) urópodo 3 izquierdo de *E. gryllus* del Golfo de México, vista lateral. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman.

Caracteres morfológicos

Todos los individuos revisados en este estudio presentan las características diagnósticas del género *Eurythenes* y características de la especie *E. gryllus*, con variaciones tanto morfológicas con respecto a la literatura como morfométricas con respecto al Atlántico norte (Tabla 5).

Tabla 5.- Medidas morfológicas de las estructuras externas del anfípodo *Eurythenes gryllus* procedentes de diferentes zonas geográficas del océano mundial. n = 241

	Promedio (cm)	Desv. Estándar	Mínimo (cm)	Máximo (cm)
<u>Golfo de México (n = 94)</u>				
Longitud total	3.71	1.24	1.40	7.90
Proporción alto/ancho Cx4	1.02	0.09	0.75	1.19
Altura cefalon	0.41	0.13	0.25	0.75
Longitud antena 1	0.41	0.16	0.20	0.96
Proporción longitud/muesca pleonito 3	2.79	1.11	0.30	8.00
Longitud antena 2	0.97	0.37	0.41	1.73
Longitud urosomito 1	0.34	0.15	0.05	0.70
<u>Atlántico Norte: Colección MacDonald (n = 117)</u>				
Longitud total	2.33	1.39	1.25	6.65
Proporción alto/ancho Cx4	0.98	0.18	0.13	1.33
Altura cefalon	0.26	0.14	0.14	0.75
Longitud antena 1	0.30	0.18	0.10	1.00
Proporción longitud/muesca pleonito 3	3.09	1.93	0.82	8.00
Longitud antena 2	0.69	0.39	0.24	1.99
Longitud urosomito 1	0.16	0.20	0.04	1.10
<u>Atlántico Norte: Colección Discovery (n = 30)</u>				
Longitud total	4.29	2.24	2.18	11.50
Proporción alto/ancho Cx4	1.02	0.08	0.89	1.19
Altura cefalon	0.48	0.20	0.25	1.06
Longitud antena 1	0.47	0.28	0.21	1.20
Proporción longitud/muesca pleonito 3	3.73	2.36	2.07	10
Longitud antena 2	1.25	0.58	0.69	3.20
Longitud urosomito 1	0.28	0.20	0.10	1.08

La relación linear, obtenida a partir de 94 individuos procedentes del Golfo de México, entre la longitud total y diversas estructuras morfológicas no muestran una correlación significativa ($r^2 > 0.95$). La relación entre la longitud total y la longitud de la antenas 1 y 2, la altura del cefalon y la longitud del primer segmento del urosoma muestran valores elevados de r^2 (Fig. 15). La relación linear entre la longitud total y la longitud de la antena 2 es descrita por la ecuación 1:

$$LA2 = 0.2897LT - 0.0883 \quad (1)$$

Donde LA2 = longitud de la antena 2 y LT = longitud total.

La ecuación presenta una $r^2 = 0.9267$.

La comparación entre medias e intervalos de las diferentes mediciones realizadas en individuos de *Eurythenes gryllus* procedentes del Golfo de México muestra diferencias con ejemplares del Atlántico Norte (colecciones Discovery y MacDonald, Tabla 6). La relación entre la longitud total y diversas estructuras morfológicas (Fig. 16) es variable dependiendo de la procedencia de los individuos. La variación observada se refleja en las pendientes de las líneas de tendencia obtenidas. La variación más notable se presenta cuando comparamos las relaciones entre la longitud total y la proporción entre el alto y ancho de la coxa 4 (Fig 16a), la proporción entre la longitud y la distancia a la muesca del tercer segmento del pleon (Fig. 16b) y la longitud del primer segmento del urosoma (Fig. 16d).

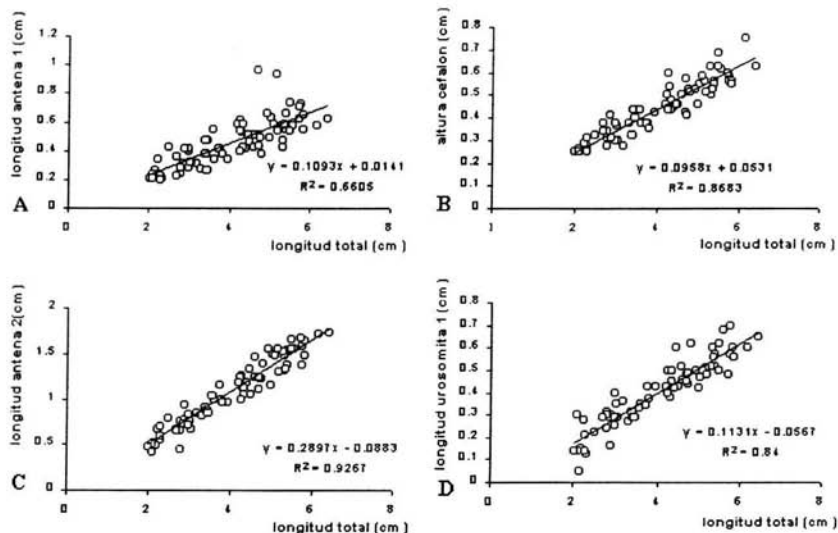


Fig. 15. Relación entre la longitud total de *Eurythenes gryllus* y A) longitud antena 1; B) altura del cefalon; C) longitud de la antena 2; D) longitud del primer segmento del urosoma.

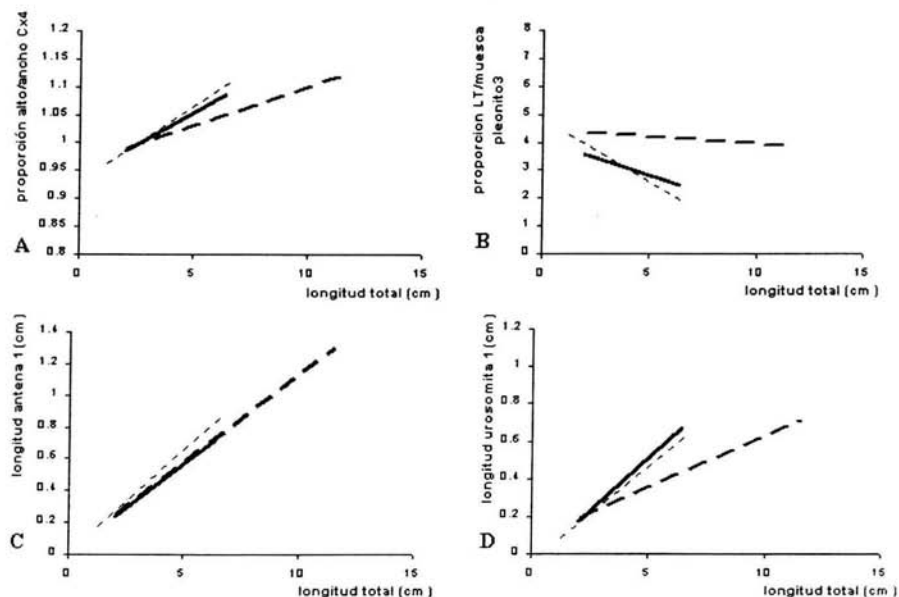


Fig. 16. Comparación de tendencias lineales en *Eurythenes gryllus* obtenidas de la relación entre la longitud total y A) proporción entre alto y ancho de la coxa 4; B) proporción entre la longitud y la distancia a la muesca del tercer segmento del pleon; C) longitud de la antena 1; D) longitud del primer segmento del urosoma. Línea punteada = Atlántico norte colección MacDonal; Línea de puntos largos = Atlántico norte colección Discovery; Línea solida = Golfo de México.

Microestructuras antenulares

Los machos de *Eurythenes gryllus* presentaron calceoli en la superficie ventral en cada segmento del flagelo de las antenas 1 y 2 (Fig. 17a y b), sin embargo estas estructuras están ausentes en el flagelo accesorio de la antena 1 (Fig. 17c). Tanto en las antenas 1 y 2 como en el flagelo accesorio se pudieron observar estetas organizadas en parches llamados calinóforos (Fig. 17), la longitud y densidad de las estetas fue más reducida en el flagelo de la antena 1; un mechón de estetas largas se localizó en la base de la antena 1 (Fig. 18). Las hembras y juveniles de *E. gryllus* sólo presentaron estetas antenulares (Fig. 19a y b), que en los juveniles fueron menos abundantes.

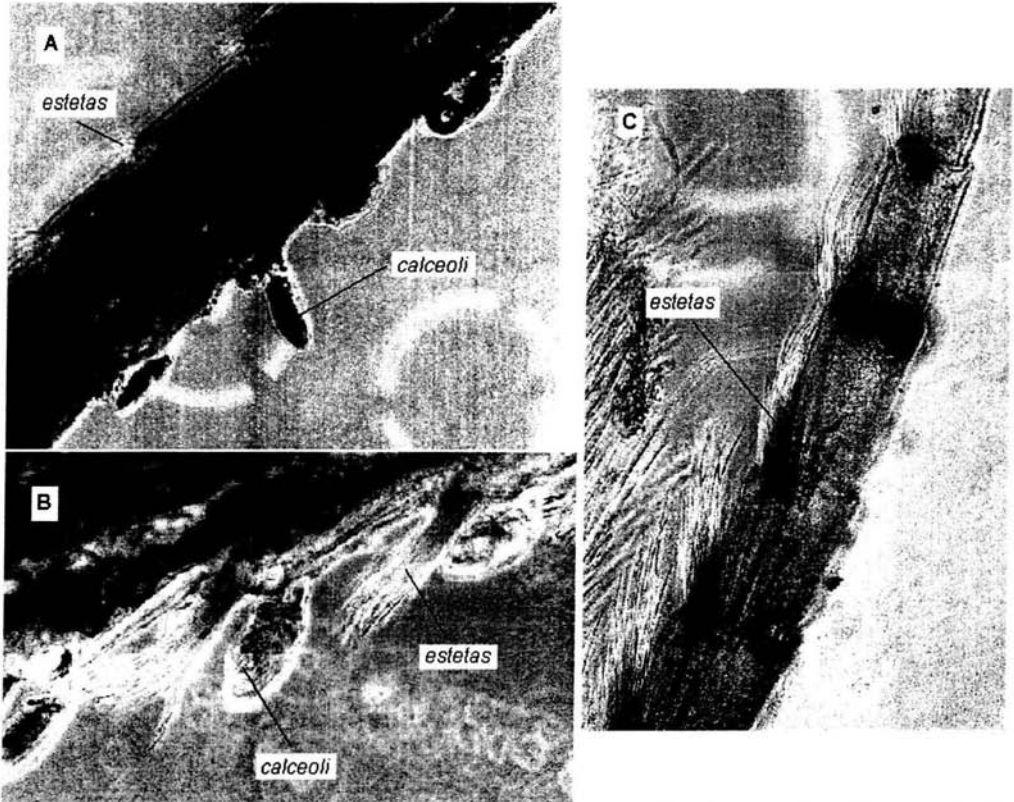


Fig. 17.- Microestructuras quimiosensoriales en machos de *Eurythenes gryllus*. A) antena 1; B) antena 2 y C) flagelo accesorio. Microscopio óptico Olympus BX50. Imágenes elaboradas por E. Nájera Hillman.

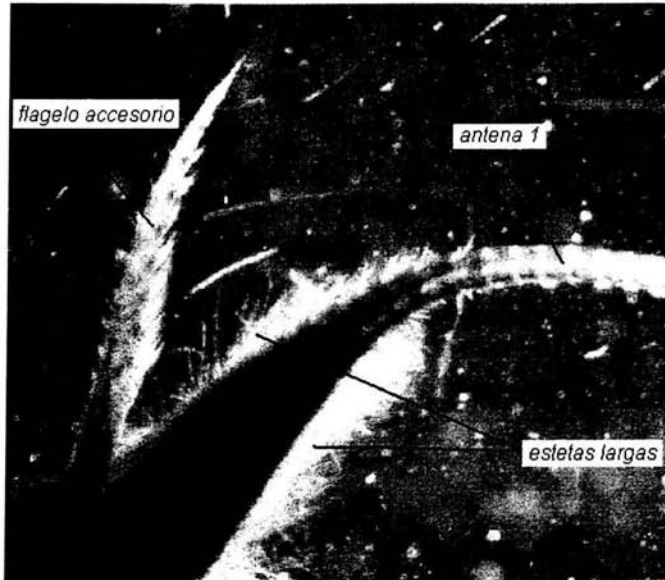


Fig. 18.- Antena 1 y flagelo accesoria de *Eurythenes gryllus* macho. Microscopio óptico Olympus BX50. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman.

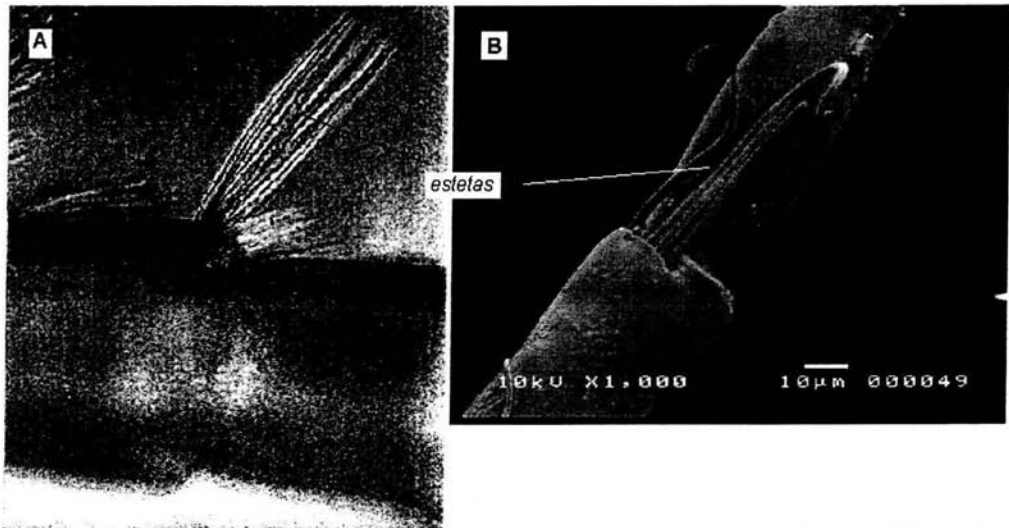


Fig. 19.- Estetas en: A) antena 1 de *E. gryllus* hembra, microscopio óptico Olympus BX50 y B) antena 2 de *E. gryllus* juvenil, microscopio electrónico de barrido JEOL SEM modelo JSM-54IOLV. Imagen elaborada por E. Nájera Hillman.

Estructura poblacional

Golfo de México

La distribución de tallas (Fig. 20) en individuos de *Eurythenes gryllus*, recolectados en la planicie abisal del Golfo de México sigue un patrón normal, presenta un incremento en la frecuencia en individuos de uno a tres centímetros y un decremento en la frecuencia a tallas mayores de tres centímetros, con excepción de los individuos con tallas entre los tres y cuatro centímetros que muestran una frecuencia menor a la observada en individuos de tallas mayores (4.1 a 6 cm).

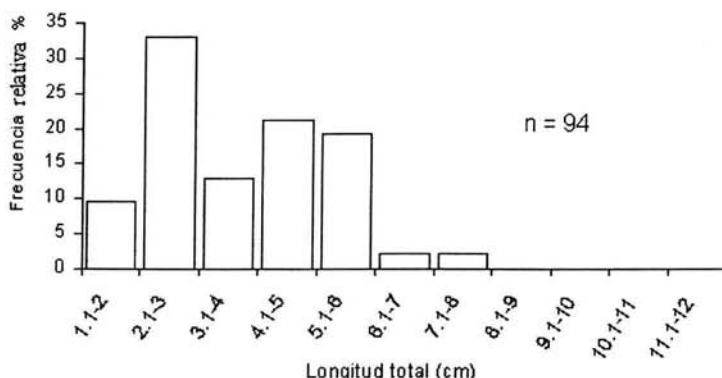


Fig. 20. Histograma de frecuencias de la longitud total para el conjunto de hembras, machos y juveniles de *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal de Sigsbee en la porción central del Golfo de México.

La proporción sexual de machos y hembras fue de 2:1 (Fig. 21) y mostró un predominio de machos y juveniles, con treinta y ocho y treinta y seis individuos respectivamente. Los individuos sin papilas peniales con oostegitos y poros genitales fueron veinte y se consideraron hembras. Los individuos que no presentaron ningún carácter sexual secundario se consideraron juveniles. Tanto machos como hembras presentaron un intervalo de tallas de dos a ocho centímetros, las tallas con mayor frecuencia están representadas por individuos con longitudes totales entre los cuatro y seis centímetros (Figs. 22a y 22b). Los juveniles presentan un intervalo de tallas de uno a cuatro centímetros, siendo más abundantes los individuos con una longitud total entre dos y tres centímetros (Fig. 19c).

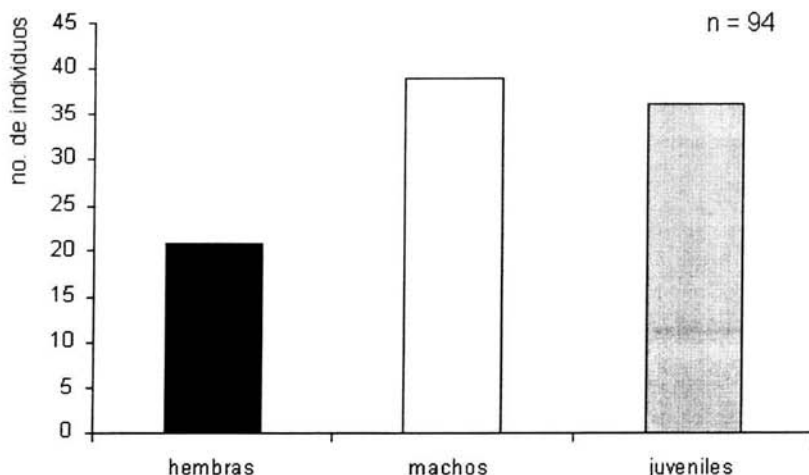


Fig. 21. Histograma de la proporción sexual de *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal de Sigsbee en la porción central del Golfo de México.

El número de individuos capturados en las trampas varió en cada localidad (Fig. 23). Las localidades dos y cuatro presentaron la mayor cantidad de individuos capturados ($n = 40$, $n = 26$, respectivamente). La localidad dos presentó organismos de todas las tallas (1 a 8 cm) y la localidad cuatro presentó individuos entre dos y siete centímetros solamente. La localidad cuatro mostró un decremento constante en la frecuencia de organismos con el incremento en la talla mientras que la localidad dos no mostró patrón alguno. La localidad cinco ($n = 5$) sólo presentó individuos entre los cuatro y seis centímetros. La localidad uno ($n = 3$) presentó individuos con tallas de dos a tres centímetros discontinuado a los de cinco a seis centímetros, ambas localidades, cinco y uno, presentaron el menor número de individuos capturados ($n = 5$ y $n = 3$, respectivamente). Las localidades nueve y tres ($n = 8$ y $n = 11$, respectivamente) tuvieron un número intermedio de captura con representantes con tallas de dos a seis centímetros y un sólo individuo en la categoría de siete a ocho centímetros en la localidad tres. En general observamos variación en el número y tamaño de los individuos capturados entre las localidades muestreadas (Fig. 24).

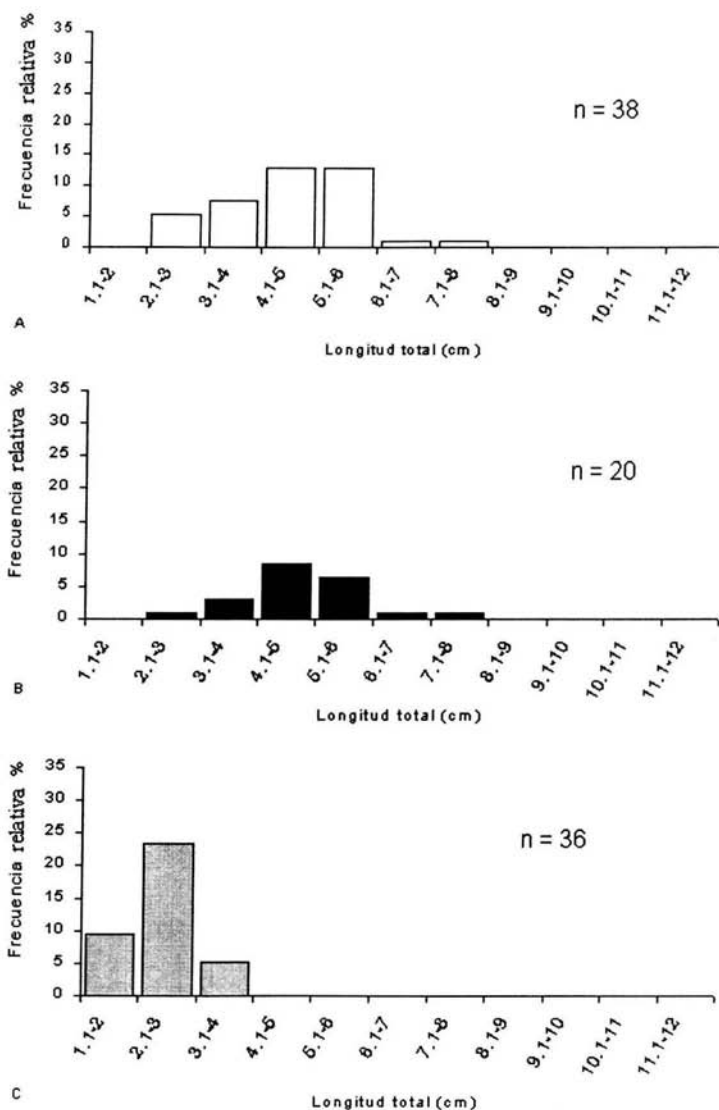


Fig. 22. Histograma de frecuencias de *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal de Sigsbee de la longitud total en A) machos; B) hembras y C) juveniles.

Las localidades con mayor número de individuos capturados presentaron individuos de las tres categorías sexuales (machos, hembras y juveniles), mientras que las localidades con menor

captura sólo presentaron dos categorías (Fig. 25). En las localidades dos, tres y cuatro encontramos hembras, machos y juveniles con mayor cantidad de machos y juveniles. En las localidades cinco y nueve no hubo presencia de juveniles y en ambos casos la frecuencia de machos fue mayor. En la localidad uno no se encontraron hembras, tan sólo machos y juveniles siendo los machos más abundantes.

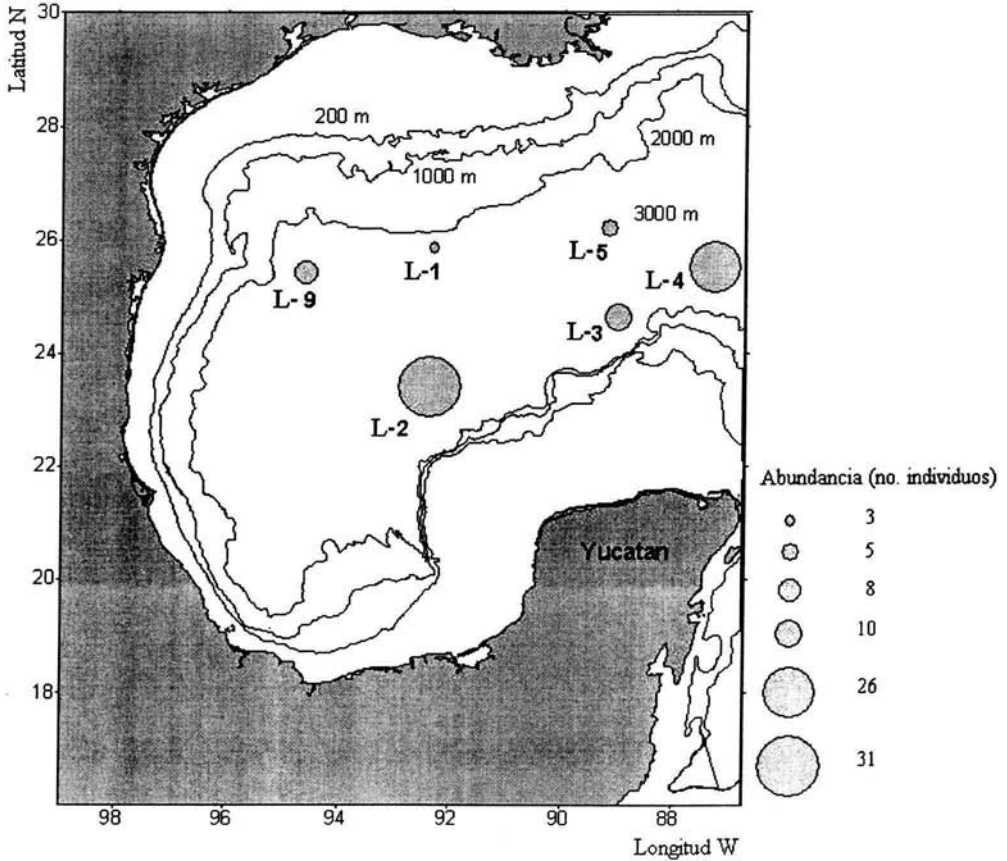


Fig. 23. Abundancia de *Eurythenes gryllus* por localidad en la planicie abisal de Sigsbee.

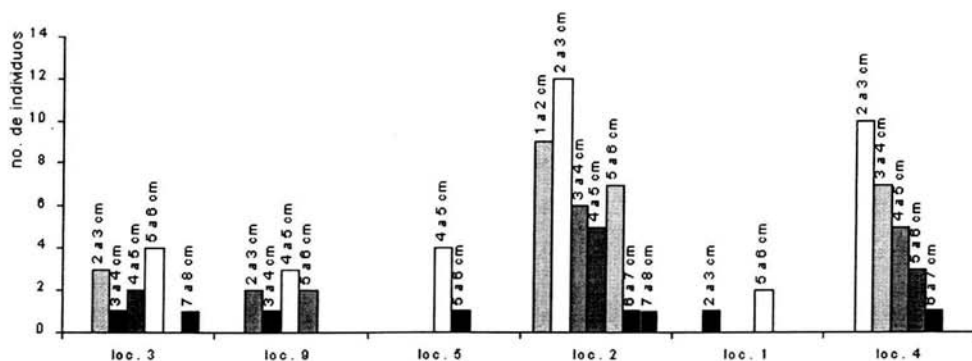


Fig. 24. Distribución de tallas de *Eurythenes gryllus* por localidad de muestreo en el Golfo de México.

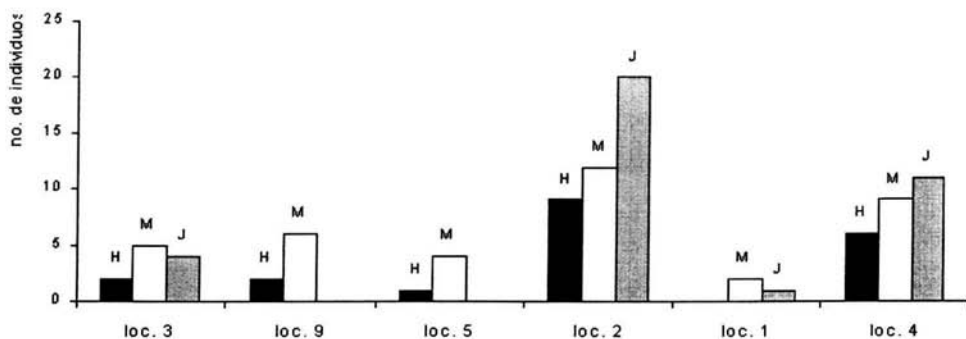


Fig. 25. Proporción sexual de *Eurythenes gryllus* por localidad de muestreo en el Golfo de México

Océano mundial

La estructura de tallas de *Eurythenes gryllus* del Golfo de México difirió además de entre localidades (Fig. 24) también entre zonas geográficas del Atlántico norte como se aprecia de las colecciones MacDonald y Discovery (Fig. 26).

Las tallas más chicas (< 2 cm) se encontraron en individuos procedentes del Atlántico Norte colección MacDonald y en el Golfo de México. Las tallas más grandes (> 11 cm) en individuos que provinieron así mismo del Atlántico Norte colección Discovery. Los individuos procedentes del Atlántico norte (colección MacDonald) y de la planicie abisal del Golfo de México presentaron un decremento en frecuencia conforme aumentó la talla mientras que los individuos

procedentes del Atlántico norte (colección Discovery) presentaron una distribución homogénea. Las hembras, machos y juveniles estuvieron presentes en las tres zonas, Golfo de México y Atlántico norte ambas colecciones, del océano mundial analizadas en este estudio, sin embargo la proporción de sexos varió entre zonas (Fig. 27). En el Atlántico norte (colección MacDonald) presentó juveniles con mayor abundancia y la proporción de machos y hembras fue 1.25:1. En el Atlántico norte (colección Discovery) existe una proporción homogénea entre categorías sexuales y la proporción entre machos y hembras fue 0.8:1 y en el Golfo de México los machos y juveniles fueron más abundantes y la proporción entre machos y hembras fue 2:1.

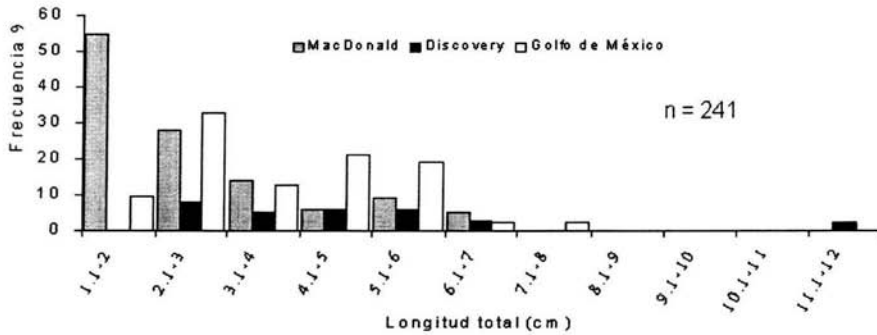


Fig. 26. Distribución de tallas en el Golfo de México y Atlántico norte para *Eurythenes gryllus*.

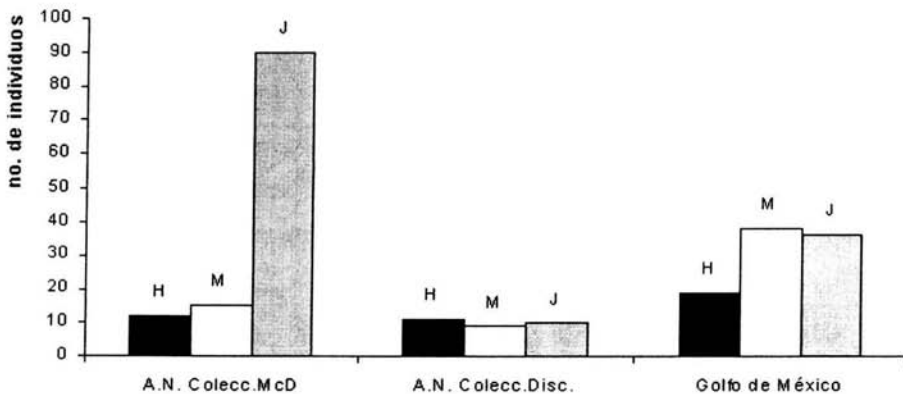


Fig. 27. Distribución de sexos en diferentes zonas del océano mundial para *Eurythenes gryllus*. Abreviaturas: A.N. Colecc.McD = Atlántico norte colección MacDonald, A.N. Colecc.Disc = Atlántico norte colección Discovery.

La distribución de tallas de los machos varió según su procedencia. La mayor abundancia de machos fue en la colección MacDonald (Fig. 28a), ésta estuvo distribuida entre individuos con tallas de dos a cuatro centímetros y de cinco a seis centímetros, en la colección Discovery (Fig. 28b) la mayor abundancia estuvo representada por individuos con tallas entre los tres y cinco centímetros, y en el Golfo de México (Fig. 28c) la mayor frecuencia la ocuparon individuos entre los cuatro y seis centímetros. Las hembras procedentes del Atlántico norte (colecciones MacDonald y Discovery, Fig. 28a y 28b), presentaron una distribución de tallas en la que los individuos con tallas de cinco a siete centímetros fueron los más abundantes, mientras que las hembras procedentes del Golfo de México (Fig. 28c) estuvieron representadas por tallas entre los cuatro y seis centímetros. En las tres regiones geográficas analizadas en este estudio, Golfo de México y dos colecciones del Atlántico norte, los juveniles con tallas menores a los tres centímetros presentaron la frecuencia mayor (Fig. 28).

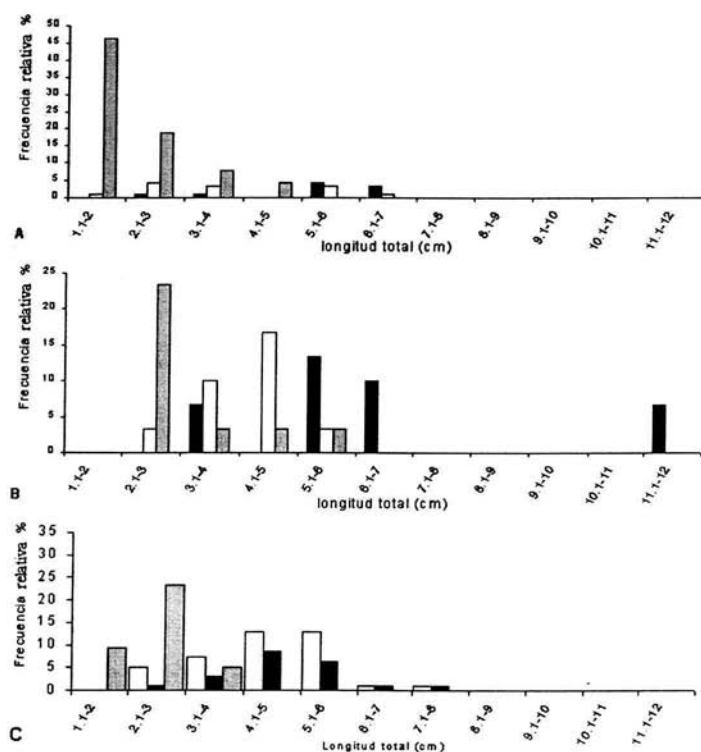


Fig. 28. Histograma de frecuencias de la proporción sexual de *Eurythenes gryllus* en A) Atlántico Norte colección MacDonald; B) Atlántico norte colección Discovery y C) Golfo de México. Negro = hembras, blanco = machos y gris = juveniles.

Los resultados del análisis de varianza entre la longitud total (LT) de individuos de *E. gryllus* procedentes del Golfo de México y del Atlántico Norte colecciones Discovery y MacDonald, mostraron que el efecto entre sexo y zona es significativo ($F = 4.15$, $p = 0.002$).

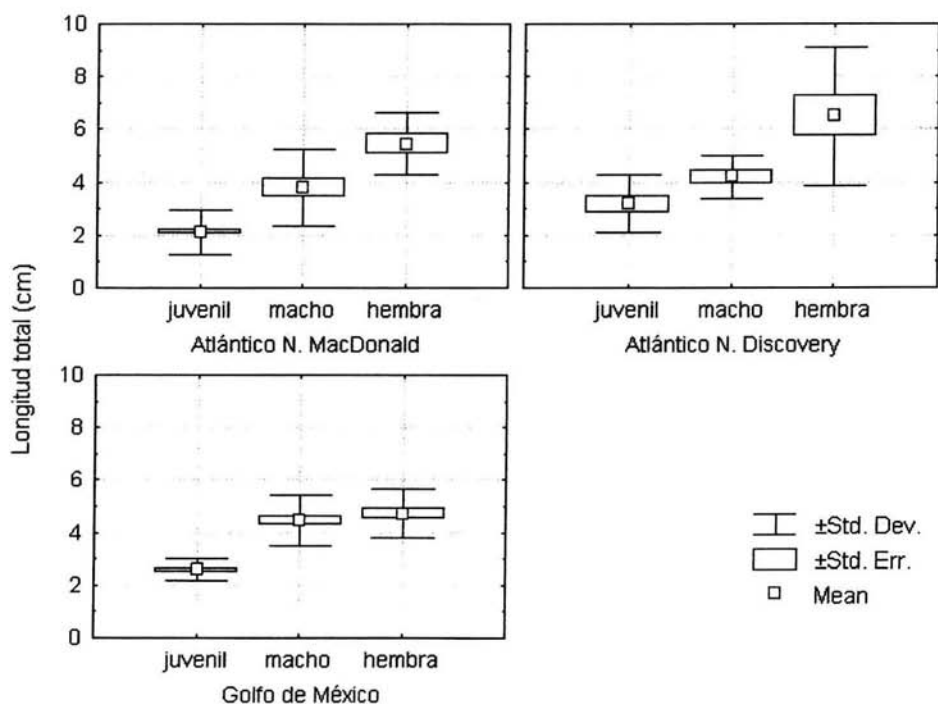


Fig. 29. Análisis de varianza de la longitud total de *Eurythenes gryllus* de las tres categorías sexuales y las tres localidades geográficas comparadas.

Las hembras presentaron la talla más grande en las tres colecciones analizadas, los machos presentaron una talla intermedia y los juveniles la talla más chica (Fig. 29). Los juveniles y hembras del Atlántico norte (colección Discovery) fueron más grandes que los juveniles y hembras del Atlántico norte (colección MacDonald) y del Golfo de México; los machos fueron más grandes en el Golfo de México. Los juveniles y machos del Atlántico norte (colección MacDonald) fueron más pequeños que los juveniles y machos de las otras dos zonas, las hembras

fueron más pequeñas en el Golfo de México (Fig. 30). En el Golfo de México encontramos machos más grandes y hembras más pequeñas que en el Atlántico norte.

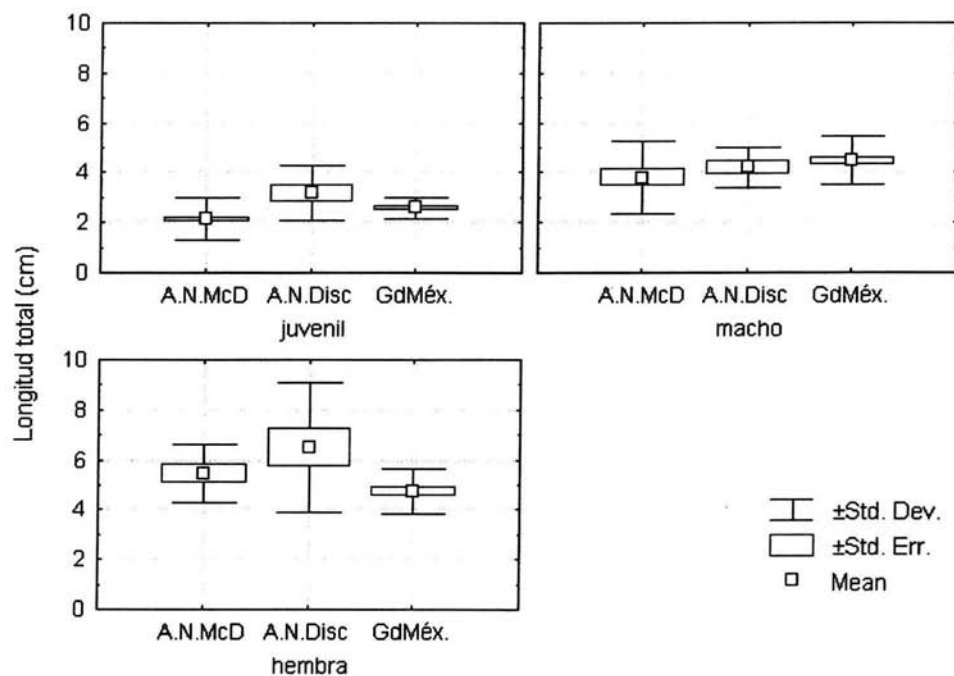


Fig. 30. Análisis de varianza de las tres colecciones y las tres categorías sexuales de la longitud total de *Eurythenes gryllus*. Abreviaturas: A.NMcD = Atlántico norte colección MacDonald, A.NDisc = Atlántico norte colección Discovery, GdMéz = Golfo de México.

Las diferencias entre las tres colecciones y las tres categorías sexuales fueron igualmente significativas para las variables altura del cefalon y longitud de las antenas 1 y 2 (Tabla 6). La relación entre la longitud total y la altura del cefalon mostró un valor de $r^2 = 0.9277$ (Fig. 31a). La altura del cefalon no estuvo relacionada significativamente con la longitud de las antenas (Fig. 31 b y c) lo que indicó que estas estructuras morfológicas presentan un desarrollo independiente al crecimiento del cefalon.

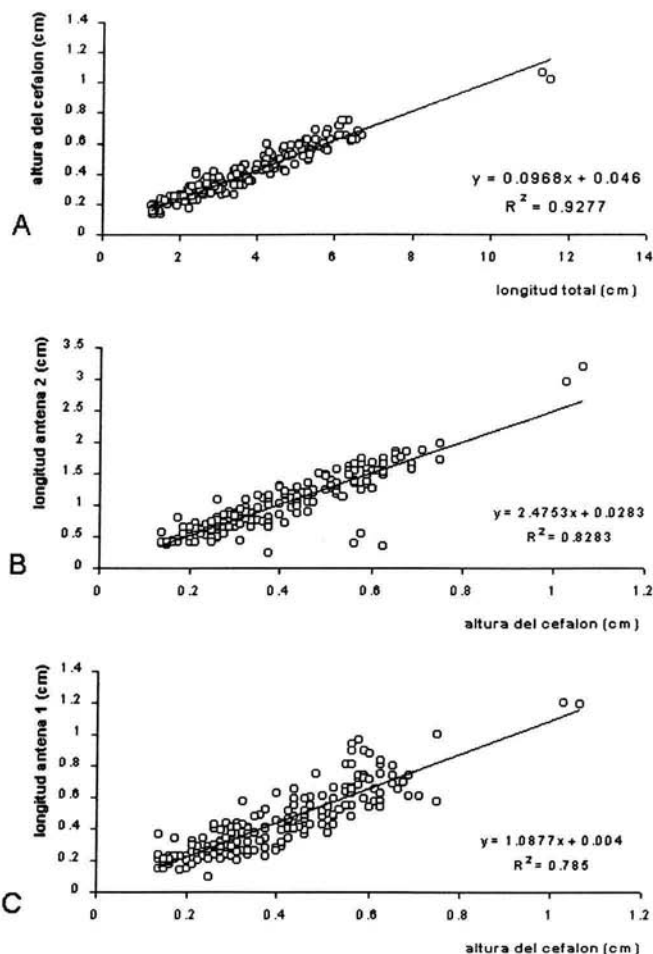


Fig. 31. *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal de Sigsbee y del Atlántico norte. Tendencia lineal obtenida de la relación entre A) longitud total y altura del cefalon, B) altura del cefalon y longitud antena 2 y C) altura del cefalon y longitud antena 1. n = 241

Tabla 6. Significancia del efecto entre las categorías sexuales y las tres zonas geográficas para medidas obtenidas de *Eurythenes gryllus* en las tres colecciones.

Variable	F (grados de libertad)	p (grado de confianza)
Altura del cefalon	2.77	0.028
Longitud antena 1	2.90	0.022
Longitud antena 2	3.04	0.018

Crecimiento alométrico

La relación entre biomasa y longitud total se representó por una curva de potencia. La ecuación $B = 0.0232L^{2.87}$ (B = biomasa en g, L = longitud total en cm) presenta el mejor ajuste a los datos ($r^2 = 0.9833$) obtenidos de *E. gryllus* capturados en la planicie abisal del Golfo de México. De la misma forma se obtuvieron curvas de potencia para individuos procedentes del Atlántico norte (colecciones MacDonal y Discovery). El crecimiento alométrico de *Eurythenes gryllus* presentó variaciones menores según su procedencia (Fig. 32). Los individuos del Atlántico norte (colección Discovery) presentaron un crecimiento alométrico similar a los individuos procedentes del Golfo de México; los individuos procedentes del Atlántico norte (colección MacDonal) presentaron una biomasa menor que los anfipodos del Golfo de México y del Atlántico norte (colección Discovery).

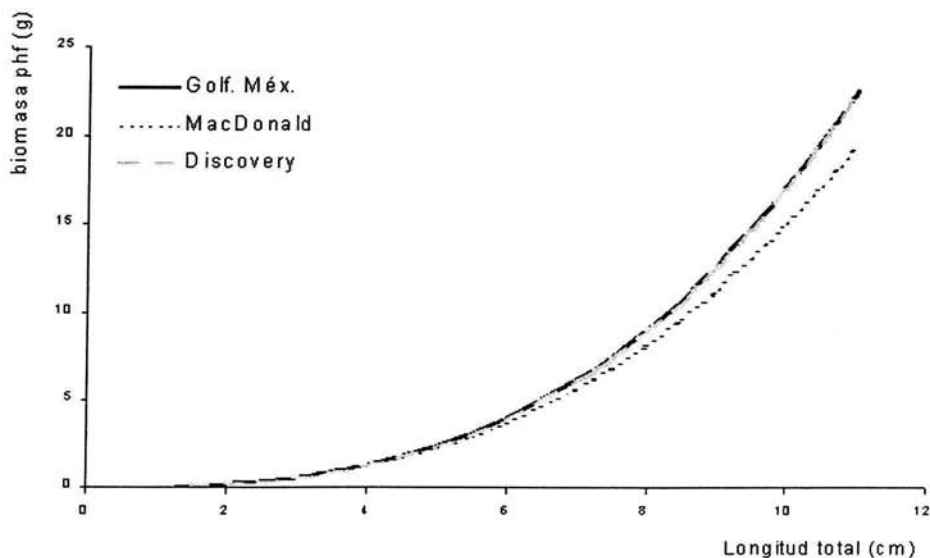


Fig. 32. Crecimiento alométrico de *Eurythenes gryllus* de las tres colecciones. Abreviaturas: Golf. Méx. = Golfo de México; phf = peso húmedo fijado.

Composición elemental e isotópica estable

La composición elemental del tejido blando del anfípodo varió de 40.7 a 47.1 % (43.8 ± 4.5) de carbono y 11.9 a 15.5 % (13.6 ± 2.5) de nitrógeno. La proporción de C/N de *Eurythenes gryllus* fue en promedio de 3.2.

Los análisis de isotopía estable de tejido blando de *E. gryllus* muestran valores de $\delta^{13}\text{C}$ en un intervalo de -19.03 a -18.96 ‰ y valores de $\delta^{15}\text{N}$ en un intervalo de $+9.37$ a $+10.79$ ‰. Considerando un enriquecimiento en el siguiente nivel trófico de 1 ‰ y 3 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ respectivamente, la dieta de *E. gryllus* se estimó en valores de $\delta^{13}\text{C}$ cercanos a -20.00 ‰ y de $\delta^{15}\text{N}$ cercanos a $+7.00$ ‰. Los análisis de isotopía estable de fuentes alimenticias potenciales de *E. gryllus* mostraron que ninguno de los materiales analizados como fuentes alimentarias potenciales, tejido de peces pelágicos, detrito vegetal costero y materia orgánica en sedimento, contribuyó directamente a su dieta (Tabla 7 y Fig. 33). La materia orgánica del sedimento abisal mostró valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ dos niveles tróficos por debajo de *Eurythenes gryllus* haciéndola una vía potencial a su dieta.

Tabla 7.- Proporción de isótopos estables de C y N de *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal de Sigsbee y sus fuentes alimenticias potenciales.

Fuente alimentaria potencial	$\delta^{13}\text{C}$ ‰	$\delta^{15}\text{N}$ ‰
<i>E. gryllus</i>	-19.03 a -18.96	+9.37 a +10.79
Pez pelágico (Mahi Mahi)	-17.5 a -16.2	+9.11 a +9.79
Materia orgánica del sedimento abisal	-20.05 a -20.95	+3.45 a +4.89
Detrito vegetal costero (<i>Thalassia</i>)	-10.95 a -11.55	-0.16 a +1.58

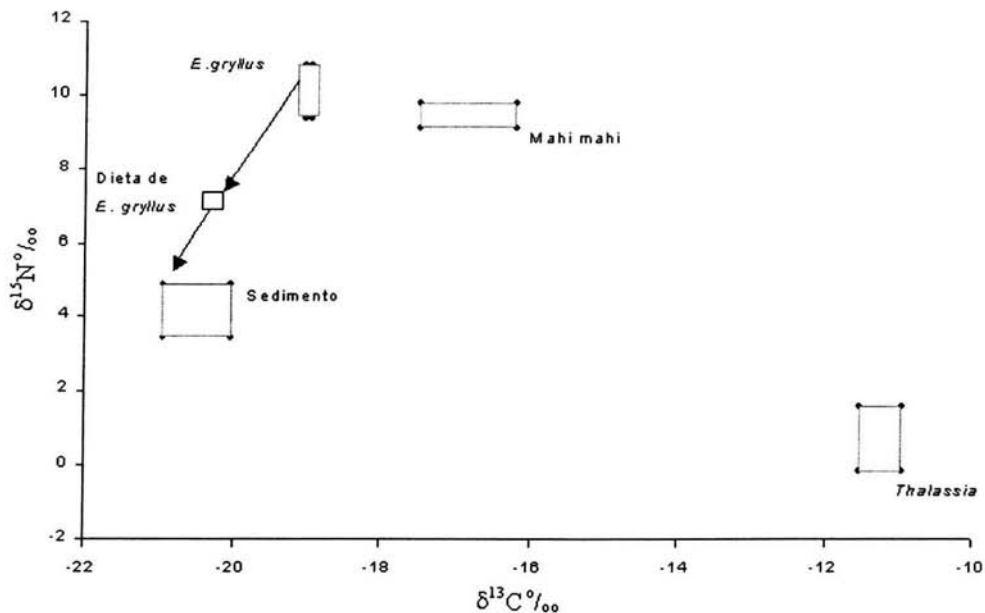


Fig. 33. Composición isotópica estable de *Eurythenes gryllus* y fuentes alimenticias potenciales.

Análisis genéticos

La figura 34a muestra la imagen de electroforesis del ADN genómico obtenido de las antenas (localidad tres) y de músculo de la base de los pleópodos (localidades dos y cuatro) de individuos de *Eurythenes gryllus* procedentes de la planicie abisal del Golfo de México. Las reacciones de amplificación del gen 16S rRNA mostraron bandas únicas y limpias, con productos de PCR de \approx 500 pares de bases a partir de ADN genómico de individuos procedentes de las localidades dos y cuatro (Fig 34b).

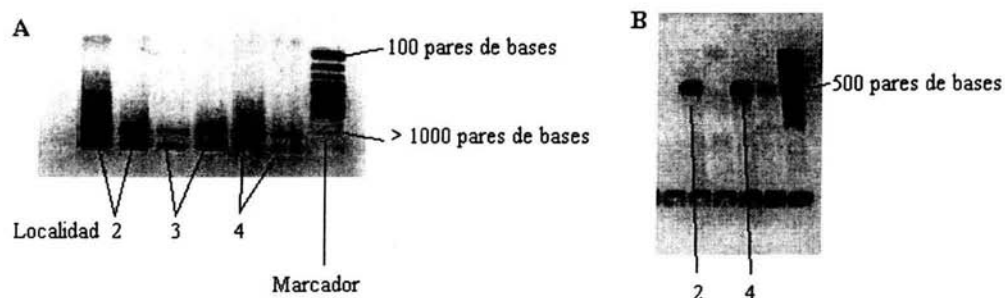


Fig. 34. Electroforesis de A) extractos de ADN genómico de antenas y músculo de la base de los pleópodos de *Eurythenes gryllus* del Golfo de México; B) productos de la amplificación de ADN genómico de *E. gryllus*.

Las secuencias limpias obtenidas para las localidades dos y cuatro tuvieron una longitud de 418 y 454 pares de bases respectivamente (Apéndice 4a). Las secuencias de *E. gryllus* del Golfo de México y secuencias de *E. gryllus* y de especies del género *Abyssorchomene* procedentes de diferentes zonas del océano mundial (Tabla 8) se compararon por medio de un *Blast* (Apéndice 4b) y por medio de la obtención de distancias pareadas considerando distancias absolutas (Tabla 9). Las secuencias del Golfo de México (Localidades dos y cuatro) no mostraron diferencias entre sí; mostraron un nivel bajo de diferencia con secuencias del océano Atlántico (3.6 a 3.9 %) y con secuencias del océano Pacífico (3.9 a 4.1 %), un nivel medio con secuencias de la ladera de un monte marino en el océano Pacífico (4.1 a 9.5 %) y un nivel alto con la secuencia de *Eurythenes sp.* (18 %). Las diferencia con secuencias de *Abyssorchomene sp. 1* y *2* fue del 25 %.

Tabla 8. Posición geográfica y profundidad en donde se han obtenido secuencias del gen para 16S rRNA de *Eurythenes gryllus* y de *Abyssorchomene spp.* de diferentes zonas del océano mundial. Abreviaturas: ID = número de identificación; nd = datos no existentes.

ID	Especie	Zona (posición geográfica)	Número de acceso en Gen Bank	Profundidad (m)
1	<i>Eurythenes gryllus</i>	Golfo de México, Localidad 2 (23°N; 91°W)	nd	3732
2	<i>Eurythenes gryllus</i>	Golfo de México, Localidad 4 (24°N; 85°W)	nd	3410
3	<i>Eurythenes sp.*</i>	Canal noroeste, Bahamas (25°N; 78°W)	U40449	1122
4	<i>Abyssorchomene sp. 1</i>	Cuenca San Nicolas, Pacífico norte (33°N; 119°W)	U40451	1176
5	<i>Abyssorchomene sp. 2</i>	Cuenca San Clemente, Pacífico norte (32°N; 118°W)	U40450	1930
6	<i>Eurythenes gryllus</i>	Ladera de Horizonte Guyot, monte marino del Pacífico norte (20°N; 169°W)	U40448	3193
7	<i>Eurythenes gryllus</i>	Ladera de Horizonte Guyot, monte marino del Pacífico norte (20°N; 169°W)	U40447	3193
8	<i>Eurythenes gryllus</i>	Ladera de Horizonte Guyot, monte marino del Pacífico norte (20°N; 169°W)	U40446	3193
9	<i>Eurythenes gryllus</i>	Ladera de Horizonte Guyot, monte marino del Pacífico norte (20°N; 169°W)	U40445	3982
10	<i>Eurythenes gryllus</i>	Base de Horizonte Guyot, monte marino del Pacífico norte (20°N; 169°W)	U40444	4920
11	<i>Eurythenes gryllus</i>	Base de Horizonte Guyot, monte marino del Pacífico norte (19°N; 168°W)	U40443	5178
12	<i>Eurythenes gryllus</i>	Pacífico norte Central (31°N; 159°W)	U40442	≈ 5770
13	<i>Eurythenes gryllus</i>	Pacífico norte Central (31°N; 159°W)	U40441	≈ 5770
14	<i>Eurythenes gryllus</i>	Lengua del océano, Bahamas (25°N; 78°W)	U40440	1309
15	<i>Eurythenes gryllus</i>	Cuenca de Islandia (59°N; 21°W)	U40439	≈ 2900
16	<i>Eurythenes gryllus</i>	Planicie abisal de Iberia (46°N; 17°W)	U40438	4695
17	<i>Eurythenes gryllus</i>	Escarpe Alfa, Cuenca de Canada (86°N; 111°W)	U40437	2076

* Pertenece a *Eurythenes sp.* propuesta por France & Kocher (1996a) como una especie distinta a *E. gryllus*.

Tabla 9. Matriz de distancias genéticas. Arriba de la diagonal distancias pareadas absolutas, debajo de la diagonal número total de pares de bases diferentes. ID = ID tabla 9.

ID	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1	-	0.00	0.187	0.252	0.247	0.091	0.093	0.095	0.041	0.041	0.039	0.041	0.039	0.036	0.039	0.036	0.039
2	0	-	0.187	0.252	0.247	0.093	0.095	0.097	0.041	0.041	0.039	0.041	0.039	0.036	0.039	0.036	0.039
3	76	76	-	0.280	0.260	0.192	0.194	0.194	0.192	0.184	0.184	0.192	0.189	0.189	0.187	0.184	0.189
4	101	101	113	-	0.074	0.0252	0.254	0.254	0.244	0.249	0.249	0.254	0.251	0.244	0.244	0.249	0.249
5	99	99	105	30	-	0.244	0.246	0.246	0.241	0.249	0.249	0.254	0.251	0.244	0.241	0.249	0.249
6	37	38	78	101	98	-	0.002	0.005	0.088	0.080	0.078	0.085	0.083	0.075	0.078	0.085	0.083
7	38	38	79	102	99	1	-	0.002	0.090	0.083	0.080	0.088	0.085	0.078	0.080	0.088	0.085
8	39	40	79	102	99	2	1	-	0.093	0.085	0.083	0.090	0.088	0.080	0.083	0.090	0.088
9	17	17	78	98	97	36	37	38	-	0.044	0.041	0.044	0.041	0.044	0.046	0.039	0.041
10	17	17	75	100	100	33	34	35	18	-	0.002	0.014	0.012	0.031	0.034	0.009	0.034
11	16	16	75	100	100	32	33	34	17	1	-	0.012	0.009	0.029	0.031	0.007	0.031
12	17	17	78	102	102	35	36	37	18	6	5	-	0.002	0.036	0.039	0.014	0.034
13	16	16	77	101	101	34	35	36	17	5	4	1	-	0.034	0.036	0.012	0.031
14	15	15	77	98	98	31	32	33	18	13	12	15	14	-	0.002	0.036	0.031
15	16	16	76	98	97	32	33	34	19	14	13	16	15	1	-	0.039	0.034
16	15	15	75	100	100	35	36	37	16	4	3	6	5	15	16	-	0.029
17	16	16	77	100	100	34	35	36	17	14	13	14	13	13	14	12	-

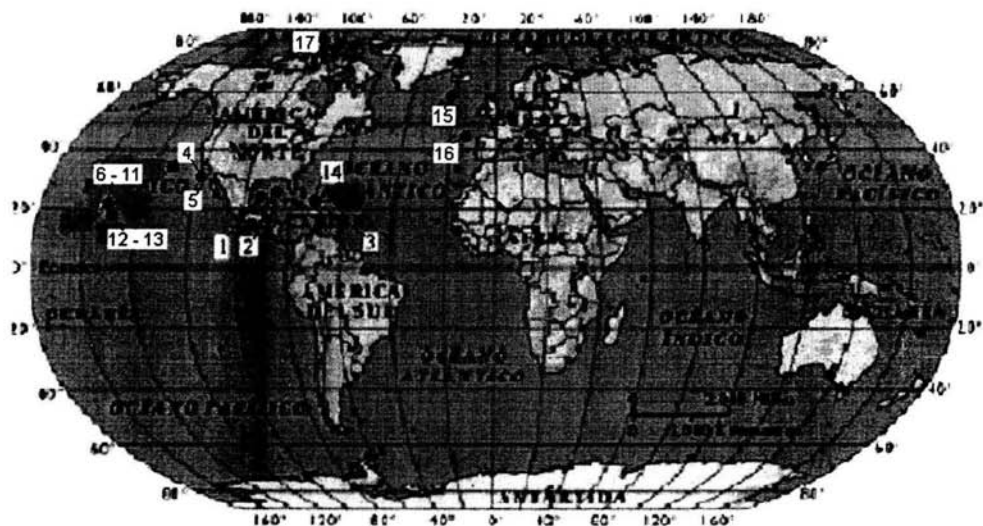


Fig. 35. Posición geográfica en donde se han obtenido secuencias del gen para 16S rRNA mitocondrial de *Eurythenes gryllus* y *Abyssorchomene* spp. Los números corresponden al número de identificación (ID) de la tabla 9. Los números 1 y 2 corresponden a *E. gryllus* del Golfo de México, el 3 a *Eurythenes* sp., el 4 y 5 a *Abyssorchomene* sp 1 y 2 respectivamente y del 6 al 17 a *Eurythenes gryllus*.

DISCUSIÓN

Características de la especie

El suborden Gammaridea es un taxón con muchas especies (Bousfield, 1982; Barnard & Barnard, 1983; Barnard & Karaman, 1991); la mayoría de éstas con un intervalo de ocurrencia, batimétrico y geográfico, relativamente restringido (Barnard & Barnard, 1990). *Eurythenes gryllus* es una excepción, ya que se ha registrado en todos los océanos y con una distribución vertical amplia (Bowman & Manning, 1972).

Existe variación morfológica entre los individuos de *E. gryllus* recolectados en diversas zonas del océano mundial. Barnard (1961) describió especímenes grandes y pequeños del hemisferio sur, notando diferencias morfológicas entre ellos. Estas diferencias se observaron en la estructura de la cabeza, la antena 2, la coxa 4, los gnatópodos y los pereópodos 5 a 7 por lo que se propusieron como especies diferentes, *E. gryllus* y *Eurythenes sp.* Bowman & Manning (1972) al encontrar diferencias en la excavación dorsal del último segmento del pleon y del primer segmento del urosoma, en el sexto segmento de los gnatópodos 1 y 2, en la coxa 4, y en la base del pereópodo 7 entre los especímenes recolectados en el océano Ártico, el Pacífico oriental subtropical y el Atlántico occidental subtropical. La mezcla de caracteres dentro de estos grupos de especímenes sugiere que pudiera tratarse de una separación a nivel poblacional. Ingram & Hessler (1983) afirmaron que los especímenes del Pacífico norte difieren en varios aspectos morfológicos de los individuos de *E. gryllus* del Atlántico, las hembras del Pacífico presentan cinco pares de oostegitos mientras que las hembras del Atlántico sólo cuatro y su longitud total promedio es ligeramente más pequeña (Pacífico = 12.7 cm; Atlántico = 12.1cm).

Los individuos analizados en este estudio (Golfo de México, Atlántico norte colecciones Discovery y MacDonald) también presentaron variación en la proporción del alto y ancho de la coxa 4, la concavidad del margen posterior en los individuos del Golfo de México de la colección MacDonald ésta es menos pronunciada que la concavidad del margen posterior de la coxa 4 de los individuos del Atlántico norte (colección Discovery) (Fig. 16a). La proporción entre la longitud y la distancia a la muesca dorsal del último segmento del pleon (Fig. 6b) mostró que la muesca es más grande en individuos procedentes del Golfo de México y del Atlántico norte (colección MacDonald) en comparación con el tamaño de la muesca dorsal en individuos del Atlántico norte (colección Discovery, Fig. 16d).

Tabla 10. Comparación morfológica y morfométrica de especímenes de *Eurythenes gryllus* procedentes de las tres colecciones estudiadas con respecto a la literatura. Abreviatura: nd = datos no existentes.

Caracter	ESTE ESTUDIO			LITERATURA
	Atlántico norte colección MacDonald	Atlántico norte colección Discovery	Golfo de México	Barnard & Karaman (1991)
<i>Coxa 4</i>	Concavidad del margen posterior poco pronunciada	Concavidad del margen posterior pronunciada	Concavidad del margen posterior poco pronunciada	nd
<i>Tercer segmento del pleon</i>	Muesca dorsal grande	Muesca dorsal pequeña	Muesca dorsal grande	nd
<i>Maxila 1</i>	nd	nd	Placas fusionadas con dientes en la parte apical	Dos placas cubiertas apicalmente con quetas
<i>Urópodo 3</i>	nd	nd	Ramas equidistantes y rama externa con un solo segmento	Rama interna corta y rama externa con dos segmentos

Existen diferencias significativas en la longitud total (LT), la altura del cefalón (AC) y la longitud de las antenas (LA 1 y 2) entre zonas y sexos (ver Figs. 29, 30 y Tabla 6). Barnard & Karaman (1991) describieron, como característica diagnóstica del género *Eurythenes* la maxila 1 conformada por una placa interna y una externa cubiertas apicalmente con quetas (Fig. 14b), sin embargo los individuos de *E. gryllus* recolectados en el Golfo de México presentaron placas fusionadas con proyecciones o “dientes” afilados en la parte apical conformando la maxila 1 (Fig. 14a). El urópodo 3 descrito para el género *Eurythenes* por Barnard & Karaman (1991) tiene “la rama interna un poco más corta y la rama externa compuesta por dos segmentos”, no existe esquema de esta estructura en la literatura, sin embargo el urópodo 3 de los individuos de *E. gryllus* del Golfo de México presenta ramas con la misma longitud y la rama externa compuesta por un sólo segmento (Fig. 14c).

De esta forma los individuos de *E. gryllus* recolectados en el Golfo de México no sólo presentaron diferencias proporcionales y de tamaño en sus estructuras con respecto a los individuos procedentes del Atlántico Norte sino que también mostraron diferencias morfológicas con respecto a las descripciones existentes en la literatura (Tabla 10).

Aún cuando la diversidad de la fauna béntica en el mar profundo es grande (Hessler & Sanders, 1967; Sanders, 1968), existen patrones de diversidad significativamente diferentes entre los taxa numéricamente dominantes. Sanders & Grassle (1971) encontraron que en muestras epibénticas del mar profundo por cada mil individuos existen de tres a cinco especies de ofiuroides, aproximadamente 25 especies de bivalvos y 85 a 90 especies de peracáridos. Esta información se puede relacionar con la observación de que en general los ofiuroides presentan intervalos de profundidad y zoogeográficos más amplios que los bivalvos que a su vez presentan intervalos verticales y horizontales más amplios que los peracáridos. La tolerancia fisiológica en los ofiuroides es mayor que en los peracáridos e intermedia en los bivalvos. Por lo tanto se podría esperar un endemismo regional pronunciado en los peracáridos en relación a los otros dos grupos. La comparación de la diversidad de bivalvos y peracáridos entre transectos realizados en el Atlántico occidental templado y el tropical se observó que casi dos tercios de las especies de bivalvos se encontraron en ambas zonas mientras que sólo el 15 % de las especies de peracáridos se encontraron en ambas zonas (Hessler, 1970).

Los patrones de diversidad y distribución se pueden correlacionar, en parte, con el tipo de reproducción de cada uno de los grupos (ofiuroides, bivalvos y peracáridos). Los ofiuroides presentan una etapa de dispersión pelágica. Los bivalvos presentaron una etapa de dispersión más restringida, también mesopelágica (Ockelmann, 1965). Todos los peracáridos presentan desarrollo directo, maduran a sus crías dentro del marsupio, por lo tanto no existe etapa larvaria de dispersión en la columna de agua. Debido a la falta de una etapa de dispersión, la tendencia para que el flujo génico entre dos puntos del suelo oceánico sea atenuado es mayor en los peracáridos que en los ofiuroides. Así una perturbación que puede alterar el porcentaje en la composición de alelos en un ofiuoideo, puede ocasionar extinción local o la evolución de una especie en los peracáridos. Estas razones permiten sugerir que la tendencia de especiación es mayor en los peracáridos, menor en los ofiuroides e intermedia en los bivalvos (Sanders & Grassle, 1971). Los organismos marinos responden en sus patrones de distribución a una diversidad amplia de factores abióticos y bióticos tanto en el plano batimétrico como espacial horizontal.

Eurythenes gryllus es una especie con distribución eurigráfica, esto es que tiene un alcance geográfico que se extiende por muchos grados de latitud o longitud y que se han reconocido como cosmopolitas, pantropicales, circumtropicales y circumpolares (Menzies *et al.*, 1973). La

relación con la distribución batimétrica la caracteriza como estenobática, limitada a un intervalo estrecho de profundidad (Smith & Baldwin, 1984), cuya tolerancia está limitada a aguas frías considerándola estenotérmica y su capacidad de dispersión es horizontal principalmente a lo largo del fondo (France & Kocher, 1996a). Este tipo de dispersión es común con otras especies abisales (Menzies *et al.*, 1973).

El Golfo de México es un mar marginal profundo conectado con el Mar Caribe a través del Canal de Yucatán y con el Océano Atlántico Norte a través de los estrechos de Florida. Estas conexiones son restringidas y crean un ambiente semiaislado parcialmente que se puede considerar como un gran ecosistema de características propias (William *et al.*, 1999). De esta forma la distribución de la población de *Eurythenes gryllus* en el Golfo de México está restringida a la planicie abisal de Sigsbee y por lo tanto la población está aislada por la reducida tasa de circulación del resto del Océano Atlántico. Este aislamiento, aunado con las características descritas anteriormente para los peracáridos, puede ser la causa de la variación morfológica encontrada en *E. gryllus* procedentes del Golfo de México con respecto al Atlántico norte y en la literatura.

Microestructuras antenulares

Los anfípodos presentan una variedad de estructuras sensoriales conocidas que han sido reconocidas para otros crustáceos (Schmitz, 1992). Los anfípodos carroñeros de la superfamilia Lysianassoidea parecen eficientes en la localización, detección y utilización de detrito y carroña que cae episódicamente. La quimiorrecepción y la mecanorrecepción incluyen los mecanismos más probables por los cuales los anfípodos localizan los materiales exportados de las capas superficiales. La visión también pueden ser usadas por estos animales (Kaufmann, 1994). En trampas cebadas colocadas en el mar profundo los carroñeros aparecen rápidamente y en gran número (Hessler *et al.*, 1978). Uno de los carroñeros que aparecen más rápido (12 minutos después del despliegue de la trampa) y en mayor número (hasta 618 individuos) es *E. gryllus*, acercándose a la carroña en grupos que nadan contra la corriente (Premke *et al.*, 2003).

Los machos de *E. gryllus* del Golfo de México analizados en este estudio presentaron *calceoli* y estetas organizadas en parches llamados calinóforos en las antenas 1 y 2 (ver Figs. 17 y 18). Las

hembras y los juveniles sólo presentaron estetas (ver Fig. 19a y b). Los *calceoli* son estructuras microscópicas complejas encontradas sólo en las antenas 1 y 2 de anfípodos gamarídeos machos (Lincoln & Hurley, 1981). Con base en la morfología de estas estructuras se ha sugerido que se trata de receptores de sonido (Lincoln, 1985), sin embargo para anfípodos que viven en costas rocosas expuestas al oleaje (p.e. *Gammarellus angulosus*) esta función es poco probable, ya que en un ambiente con tanto ruido sería imposible reconocer los sonidos producidos por otro individuo. Los *calceoli* sólo se encuentran en machos lo que sugiere que desempeñan un papel en el comportamiento sexual de los machos, ya sea en la interacción entre machos ó entre machos y hembras (Steele & Steele, 1993).

Basándose en información electrofisiológica y de comportamiento se ha reconcido que las estetas antenulares tienen una función olfativa y operan en la detección de alimento y de feromonas (Kaufmann, 1994).

Estructura poblacional

Una comunidad donde la depredación es intensa (la mortalidad es elevada por cualquier otra causa), se caracteriza por poblaciones de edad y tallas pequeñas compuestas por categorías jóvenes (Hessler & Sanders, 1967). El potencial reproductivo de estas especies depredadas será alto y la selección favorecerá la maduración temprana para contrarrestar la alta mortalidad (Grassle & Sanders, 1973). Las especies de diferentes grupos animales del mar profundo presentan patrones diferentes en la distribución de tallas. Schoener (1968) reconoció que las poblaciones de dos especies de ofiuroideos, *Ophiura Ijungmani* y *Ophiomuseum limani*, están compuestas casi en su totalidad por individuos pequeños. Con base en diferencias las estacionales en la distribución de tallas concluyó que la reproducción es estacional en lugar de continúa, y sugirió que el patrón observado se atribuye a una mortalidad intensa en las fases juveniles. Por otro lado en el tanaidáceo *Neotanais americanus* (Gardiner, 1971) y en los isópodos *Eugerdia tetarta* y *Chelator insignis* las categorías pequeñas no son numéricamente dominantes (Hessler, 1970), sugiriendo que la depredación es un factor improbable que determina el patrón de distribución de tallas, siendo reguladas por la baja disponibilidad de alimento. Este mismo patrón se ha reconocido también en bivalvos del mar profundo, p.e. *Silicula fragilis* (Grassle & Sanders, 1973).

La distribución de tallas de *Eurythenes gryllus* capturados en el centro del océano Pacífico norte (Ingram & Hessler, 1987) y sureste (Thurston *et al.*, 2002) presentaron un patrón distinto donde los individuos más pequeños (< 2 cm) son los menos abundantes. La distribución de tallas de *E. gryllus* del Golfo de México y del Atlántico Norte colección Discovery mostró un patrón de dominancia de individuos entre 2.1 y 3 cm y la distribución de tallas en el Atlántico Norte colección MacDonald mostró una dominancia de individuos en la categoría de 1 a 2 cm (ver Fig. 22). La colección de *E. gryllus* de las campañas SIDANE y EPICEA procedentes del Atlántico noroeste muestran una frecuencia de tallas plurimodal (Charmasson, 1998), que se interpretó como resultado de mudas sucesivas promovidas por pulsos estacionales y que coincide con la recolecta de ejemplares de otras localidades templadas del océano mundial (Wickins, 1983; Baldwin & Smith, 1987; Ingram & Hessler, 1987). En el caso de Baldwin & Smith (1987) se reconocieron machos de talla (LT) inferior a 2 cm en comparación con hembras, siendo la menor 1.8 cm concluyendo que las tallas de organismos en el océano Pacífico son mayores a las del océano Atlántico (Charmasson, 1998). En el Golfo de México se reconocieron pocos machos y hembras con tallas menores a los tres centímetros.

Wickins (1983) reconoció que el grupo de organismos indeterminados es amplio alcanzando las tallas de 27.5 a 53.5 mm sin caracteres sexuales aparentes, lo cual se compara de manera similar con la abundancia de juveniles (indeterminados) con tallas entre los 20 y 40 mm del Golfo de México (Figs. 21 y 22c) que puede relacionarse con la falta de pulsos estacionales de alimento exportado al fondo en el Golfo de México, ya que la baja disponibilidad de alimento puede retrasar la maduración sexual.

La aparición de *calceoli* en la base de los artejos de los flagelos antenales constituye una modificación morfológica que atestigua el grado de madurez de los machos en *E. gryllus* (Steele & Brunel, 1968) y se estudió detalladamente por su presencia y abundancia por Charmasson (1998) y difiere de la gráfica de frecuencia por tallas. Lo anterior conlleva a sugerir la necesidad de analizar a futuro este factor para describir la estructura de edades de los machos. El trabajo de Charmasson (1998) en el Atlántico noreste reconoció ocho estadios libres.

Thurston & Bett (1995) analizaron la distribución de tallas en crías de *E. gryllus* encontradas en el marsupio de hembras capturadas con redes de arrastre en el noreste del océano Atlántico, y encontraron que ninguno de los individuos poseía una talla mayor a 1.22 cm y su longitud total promedio fue de 1.1 cm. Por lo tanto es probable que ninguno de los estudios anteriores,

incluyendo el presente, hayan considerado a las crías de *E. gryllus* en los análisis de distribución de tallas (ver Tabla 5). Las crías retienen vitelo en el intestino y pueden ser liberados del marsupio hasta alcanzar una talla mayor, por lo que no son atraídos a trampas cebadas (Thurston *et al.*, 2002). Por otro lado, aún cuando las crías necesitaran comer carroña, un cambio en la dieta relacionado con la talla es poco probable en *E. gryllus* ya que las crías presentan partes bucales totalmente funcionales (Thurston & Bett, 1995).

La abundancia de los individuos más pequeños de *E. gryllus* en este estudio y otros anteriores no fue posible determinar, sin embargo los resultados presentados por Ingram & Hessler (1987), por Thurston *et al.* (2002) y la distribución de tallas de individuos en el Golfo de México junto con la ausencia de individuos pequeños (< 2 cm) en el Atlántico Norte en la colección Discovery sugieren que las tallas pequeñas no son dominantes. Ingram & Hessler (1987) determinaron que la talla de madurez en machos y hembras es de 7 y 10.9 cm respectivamente, ninguna de las hembras del Golfo de México presentó señales de madurez y sólo los machos más grandes presentaron *calceoli* en el flagelo de las antenas 1 y 2, indicando que *E. gryllus* presenta una maduración tardía en el Golfo de México donde el aporte autóctono de alimento es reducido. El reconocimiento de hembras se basa en la observación de oostegitos y su longitud en el quinto par de pereópodos (coxipodito) ya que los oostegitos van evolucionando desde un punto de unión hasta la presencia de setas. El trabajo de Charmasson (1998) da una proporción de 1:0 machos-hembras en organismos cuya clase modal es de 15 mm, 1:0.19 machos-hembras en organismos cuya clase modal es de 25-27 mm y 1:0.95 machos-hembras en organismos cuya clase modal es de 31-35 mm reconociéndose hasta nueve clases de talla en hembras, en el Atlántico noreste las tallas máximas observadas fueron de 77 mm en machos y 121 mm en hembras. Excepciones se han reconocido en la zona BIOTRANS/NOAMP en la zona del Atlántico noreste donde Christiansen *et al.* (1990) observaron organismos de hasta 130 mm en hembras y de 90 mm en machos, ligeramente menores a las reconocidas en el Pacífico.

Algunos especímenes han sido recuperados de los estómagos de peces abisales, pero la mayoría han sido obtenidos con trampas colocadas en el suelo marino o la columna de agua (Thurston & Bett, 1995). La depredación no parece determinar la distribución de tallas en *Eurythenes gryllus* en el Golfo de México.

Sokolova (1990) estableció que la cantidad de invertebrados grandes en el mar profundo disminuye desde las regiones de alta productividad cerca de los continentes hacia las áreas de

baja productividad en el mar abierto. Conforme las condiciones alimenticias se deterioran se puede observar un decremento en el tamaño promedio de invertebrados pertenecientes a diferentes grupos alimenticios (detritívoros, suspensívoros y carnívoros) y de diferentes taxa, sipuncúlidos, holoturoideos, tunicados, esponjas, corales y anémonas (Sokolova, 1990). En mar abierto de zonas tropicales la termoclina profunda persiste durante todo el año o a lo largo de muchos años disminuyendo la disponibilidad de nutrientes y en consecuencia en los mares tropicales se observa un nivel bajo de producción primaria (Barnes & Hughes, 1988) que limita aún más la exportación y disponibilidad de alimento alóctono al mar profundo.

El decremento en la talla bajo condiciones limitadas de alimento ocurre con disminución en el intervalo de tallas en poblaciones de una especie y con la pérdida de especies grandes de niveles tróficos altos incapaces de subsistir en la comunidad (Sokolova, 1990). La disminución en el intervalo de tallas relacionado con condiciones deficientes de alimento se observó en el anfípodo *Paramoera walkeri* a lo largo de un gradiente de profundidad en el Antártico, el trabajo de Constantini *et al.*, (1996), concluyó que la menor diversidad de tallas en ésta especie se debe a condiciones ambientales desfavorables.

El intervalo de tallas de especímenes de *Eurythenes gryllus* capturados en diferentes zonas del océano mundial muestra variación de acuerdo a la zona de captura. En el centro del océano Pacífico norte el intervalo de tallas encontrado por Ingram & Hessler (1987) fue de 1.7 a 13.9 cm, similar al intervalo 1.4 a 12.1 cm encontrado por Charmasson & Calmet (1987) en el Atlántico norte. Los individuos de *E. gryllus* del Golfo de México analizados en este estudio también presentaron intervalos de tallas variables, 1.4 a 7.9 cm, de 1.25 a 6.65 cm para el Atlántico norte colección MacDonald y de 2.18 a 11.50 para en el Atlántico norte colección Discovery. Los intervalos de tallas encontrados en *E. gryllus* procedentes del Golfo de México y Atlántico Norte colección MacDonald son más estrechos que los intervalos encontrados para la colección Discovery del Atlántico Norte (ver Fig. 26 y Tabla 5) y que los conocidos en la literatura, lo que sugiere que las poblaciones de *E. gryllus* en la planicie abisal de Sigsbee (Golfo de México) y Atlántico Norte colección MacDonald están sujetas a condiciones alimenticias más deficientes, en el caso del Golfo de México se trata de un mar tropical por lo que esta limitante de alimento es esperada.

Al considerarse que en cada clase de talla la distribución de individuos sigue un patrón normal, la talla media de esta clase es igual a la moda. El factor de crecimiento puede por lo tanto evaluarse

a partir de la media de dos clases adyacentes. Este cálculo conocido como índice de Przibram (1929) ha mostrado que el crecimiento entre juveniles del Atlántico noreste es de 1.32 a 1.24, en machos de 1.32 a 1.11 y en hembras de 1.26 a 1.11 disminuyendo siempre hacia las tallas mayores (Charmasson, 1998) y es un patrón común observado en otras especies de crustáceos (Hessler et al., (1978; Childress & Price, 1978). Esta disminución en tallas mayores se explica a partir de la movilización de reservas a productos de reproducción y que influyen notablemente en la composición elemental (C:N) de los individuos (Sterner & Elser, 2002) y puede variar entre hembras y machos dado las diferencias en el número de mudas que presentan, p.e. *Gnatophausia ingens* (Childress & Price, 1978) y *Hirondella gigas* (Hessler et al., 1978).

La ausencia de hembras ovígeras se explica a partir de observaciones previas en las cuales se ha reconocido que durante el periodo de incubación las hembras no se alimentan (Hessler et al., 1978; Sainte-Marie & Lamarche, 1985). Este periodo es variable y puede alcanzar catorce meses (Bishop & Shalla, 1994) espaciando cada periodo reproductivo aproximadamente tres años.

El aporte de nutrientes decrece conforme aumenta la profundidad, lo que se ha relacionado con el decremento en la talla de las especies en el mar profundo (Thiel, 1979). Sin embargo existe mucha controversia al respecto ya que patrones opuestos se han encontrado en ofiuroides (Gage & Tyler, 1982), nemátodos (Shirayama, 1983), isópodos (Wilson, 1983a) entre otros. Estas diferencias pueden ser adjudicadas a los métodos de muestreo. Mismo que puede resolverse al estandarizar alguna categoría común entre las poblaciones analizadas (Rex & Etter, 1998). Las colecciones del Atlántico norte (MacDonald y Discovery) agruparon individuos de *Eurythenes gryllus* recolectados en trampas colocadas sobre el suelo marino y a unos metros en la columna de agua; la mayoría de los individuos del Golfo de México fueron recolectados en el fondo. El efecto de la profundidad en la talla de los especímenes analizados en este estudio es impreciso debido a la mezcla de organismos del fondo y de la columna de agua en los análisis de varianza de la longitud total.

Las hembras de *Eurythenes gryllus* son significativamente más grandes que los machos, aproximadamente 0.5 veces más grandes en el Atlántico Norte y en menor proporción en el Golfo de México (ver Fig. 25). Ingram & Hessler (1983) señalaron que después de la categoría 8 (8 cm), la tasa de crecimiento de los machos disminuye a la mitad respecto a la tasa de crecimiento de categorías anteriores, en contraste la tasa de crecimiento de las hembras permanece constante, es decir las hembras de categorías mayores a la 8 son más grandes que los machos de la misma

categoría. Hessler *et al.* (1978) y Thurston (1979) también conocieron diferencias en la tasa de crecimiento de hembras y machos en otras especies de anfipodos lysianassidos del mar profundo. La dominancia de juveniles en el Atlántico norte (colección MacDonald), así como el menor tamaño de los juveniles y los machos con respecto al Golfo de México y al Atlántico norte (colección Discovery) permite reconocer que se trata de una población más joven (ver Figs. 27 y 30).

Crecimiento alométrico

La relación entre la longitud total y la biomasa en diferentes poblaciones de *E. gryllus* ha sido expresada por una curva de potencia que es la forma estándar para el crecimiento alométrico (Tessier, 1960). Utilizando las ecuaciones reportadas en la literatura así como las obtenidas en este estudio (Tabla 11) se obtuvieron datos de biomasa que mostraron que comparativamente entre las diferentes zonas del océano mundial tienen la misma tasa de crecimiento. Por lo tanto no existe diferencia en el crecimiento alométrico entre las poblaciones de *E. gryllus*.

Tabla 11.- Relación entre biomasa y longitud total en *Eurythenes gryllus* del Golfo de México en comparación con ecuaciones de crecimiento alométrico descritas para otras zonas del océano mundial.

Localidad	Ecuación	Referencia
Atlántico noreste (46-48°N, 18-22°W)	$B = 0.000051L^{2.81}$	Charmasson (1998)
Atlántico noreste (45-46°N, 12-16°W)	$B = 0.0323L^{2.81}$	Charmasson & Calmet (1987)
Pacífico norte central (28-31°N, 155-160°W)	$B = 0.0278L^{2.81}$	Ingram & Hessler (1987)
Atlántico norte (MacDonald) (45-47°N, 8-17°W)	$B = 0.0279L^{2.73}$	Este estudio
Atlántico norte (Discovery) (21-62°N, 13-31°W)	$B = 0.0214L^{2.90}$	Este estudio
Golfo de México (23-25°N, 85-93°W)	$B = 0.0232L^{2.87}$	Nájera & Escobar (2003); este estudio

Composición elemental e isotópica estable

En aguas oceánicas con pocos nutrientes el fitoplancton muestra una proporción entre carbono y nitrógeno de 6.6 con base en la proporción de Redfield = C₁₀₆:N₁₆:P₁. El fitoplancton cultivado bajo esta proporción de nutrientes se desvía de esta relación y muestra tasas de crecimiento

máximas lo que indica que en los océanos el fitoplancton no se encuentra limitado en nutrientes (Barnes & Mann, 1991). Una proporción mayor a la de Redfield (>6.6) de carbono y nitrógeno sugiere una falta de nitrógeno (Valiela, 1995).

El fraccionamiento isotópico entre los diferentes niveles tróficos están relacionados a la disponibilidad de nitrógeno, donde los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de un organismo varían al incrementar o disminuir nitrógeno en su dieta. Adams & Sterner (2000) mostraron un incremento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en *Daphnia magna* con el decremento en el contenido de nitrógeno en su dieta. Conforme el nitrógeno disponible disminuye los organismos se ven forzados a utilizar recursos internos de nitrógeno, la excreción preferencial de ^{14}N de esta reserva de nitrógeno puede resultar en un incremento de la $\delta^{15}\text{N}$ del organismo, por lo que el enriquecimiento isotópico asociado a la baja disponibilidad de nitrógeno puede confundirse con la variación de la $\delta^{15}\text{N}$ encontrada entre niveles tróficos (Adams & Sterner, 2000). *Eurythenes gryllus* mostró una proporción promedio de carbono y nitrógeno de 3.2 (valores promedio: 43.9 % de C y 13.7 % de N), menor a la proporción de Redfield, lo que indica que no se encuentra limitado en nitrógeno y por lo tanto los valores de $\delta^{15}\text{N}$ únicamente reflejan la posición trófica del organismo.

La dieta del anfípodo *Eurythenes gryllus* se basa en carroña (Stockton & DeLaca, 1982) sin embargo la frecuencia de hundimiento de cadáveres en zonas oligotróficas es baja e impredecible (Premke *et al.*, 2003) por lo que esta especie podría enfrentar periodos de inanición. El hábito alimenticio necrófago y voraz, y el hecho de que su hábitat es limitado en alimento, permite sugerir que estos anfípodos ingieren una gran cantidad de alimento distinto que es utilizado eficientemente (Smith & Baldwin, 1982). Dahl (1979) reconoció que el alimento es almacenado en el intestino en tal cantidad que ocupa toda la cavidad abdominal. Hargrave *et al.* (1995) mostraron que *E. gryllus* es una especie oportunista que presenta una digestión rápida, que evacúa el intestino para alimentarse de nuevo en aproximadamente diez días. Esta estrategia es eficiente en un ambiente con un abastecimiento impredecible de alimento (Charmasson, 1998). Los cadáveres de peces exportados de la superficie y/o de diferentes profundidades en la columna de agua, son componentes significativos en el régimen alimenticio de estos anfípodos. En localidades oligotróficas del Golfo de México la pesquería y el desecho de alimento desde embarcaciones en altamar contribuye a enriquecer zonas del océano que proveería poco alimento a carroñeros, es posible que estos anfípodos no sean carroñeros estrictos. Existe evidencia de

depredación en presas inmovilizadas (Ingram & Hessler, 1983) y al parecer utilizan materia orgánica depositada en el fondo como alimento (Hessler *et al.*, 1978).

La cantidad de organismos carroñeros atraídos a la carnada puede verse reducida en zonas altamente productivas debido a una gran abundancia de fuentes alimenticias disponibles (Smith & Baldwin, 1984). Los resultados de Janßen *et al.*, (2000) muestran que *Eurythenes gryllus* es poco abundante en las zonas productivas del Mar Árabe occidental reflejando una independencia a la exportación de cadáveres y al acceso de fuentes alternas alimenticias. El uso de isótopos estables de carbono y nitrógeno puede ayudar a establecer la contribución de diferentes fuentes alimenticias en la dieta de *E. gryllus*.

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, encontrados en este estudio (-20.95 a -10.95 $\delta^{13}\text{C}$ ‰ y -0.16 a $+10.79$ $\delta^{15}\text{N}$ ‰), sugieren que la fauna se alimenta también de materia orgánica del sedimento abisal y tal vez de fauna abisal (-22 a -17 $\delta^{13}\text{C}$ ‰ y > 10 $\delta^{15}\text{N}$ ‰. Fisher *et al.*, 1994) que podrían contribuir como los componentes principales en la dieta de *E. gryllus* (ver Fig. 33). Fry *et al.* (1984) encontraron que los crustáceos benthicos en el Golfo de México presentan un enriquecimiento de 0.9 ‰ en la $\delta^{13}\text{C}$ relativo a los valores de su dieta, y un enriquecimiento aproximado a $+3$ $\delta^{15}\text{N}$ ‰ por cada nivel trófico ha sido sugerido por varios autores (Minawaga & Wada, 1984; De Niro & Epstein, 1978; Fry *et al.*, 1978; Hobson *et al.*, 1995). De esta forma, los valores de la dieta potencial de *E. gryllus* corresponden a los valores esperados para fauna que se esté alimentando de materia orgánica del sedimento, o bacterias y saprófagos, en la planicie abisal de Sigsbee (Fig. 36, Tabla 12). Lo anterior es consistente con el modelo propuesto para carbono orgánico y nitrógeno elemental de este estudio. *E. gryllus* se ha reconocido como consumidor del ambiente pelágico, incrementando su talla en proporción a la cantidad de alimento disponible; pueden ser facultativos también usando detrito como se ha descrito para *Paralicella* en quien se ha encontrado sedimento en su tracto digestivo en ejemplares de siete milímetros (Janßen *et al.*, 2000). Lo que no se ha hecho aparentemente es usar isótopos estables. Grandes cantidades de gasto energético es invertido en locomoción y compensados por la ingestión de grandes cantidades de carroña.

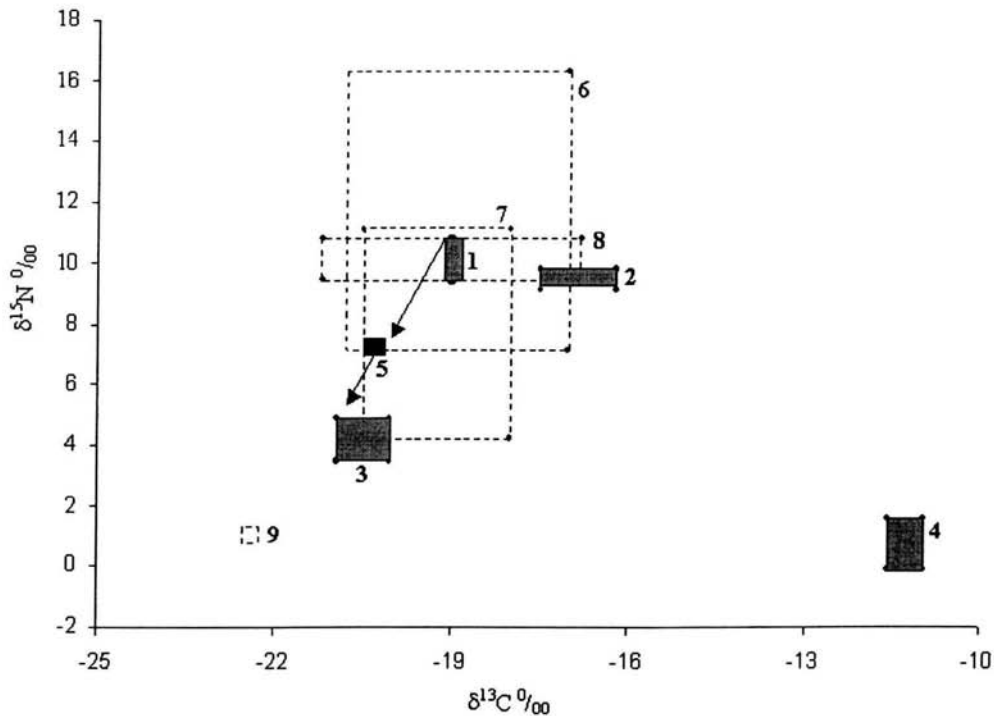


Fig. 36. Composición isotópica estable de: 1) *Eurythenes gryllus*; 2) *Mahi mahi*; 3) sedimento abisal del Golfo de México; 4) detrito costero de *Thalassia*; 5) dieta potencial de *E. gryllus*; 6) fauna abisal (Fisher *et al.*, 1994; Van Dover & Fry, 1989; Kennicutt *et al.*, 1985; Escobar *et al.*, 2002); 7) sedimento abisal (referencias en la tabla #); 8) peces y larvas de peces del Golfo de México (Fisher *et al.*, 1994; Van Dover & Fry, 1989; Kennicutt *et al.*, 1985; Escobar *et al.*, 2002); 9) carbón orgánico particulado (Fisher *et al.*, 1994; Van Dover & Fry, 1989; Kennicutt *et al.*, 1985; Escobar *et al.*, 2002); 7). Cuadros grises = intervalos de valores obtenidos en este estudio. Cuadros de líneas punteadas = intervalos de valores promedio obtenidos en este estudio (Tabla 8) y de la literatura (Tabla 13). Cuadro negro = dieta potencial de *E. gryllus* inferida de una fracción de + 1 ‰ en $\delta^{13}\text{C}$ y + 3 ‰ en $\delta^{15}\text{N}$.

Tabla 12. Valores promedio de la composición de isótopos estables de sedimento abisal, fauna abisal y peces pelágicos de referencias y de este estudio.

Fuente alimentaria potencial	$\delta^{13}\text{C} \text{‰}$	$\delta^{15}\text{N} \text{‰}$	Referencia
<i>Eurythenes gryllus</i>	-19.0	+10.1	Este estudio
Materia orgánica del sedimento abisal			
	-20.5	+4.2	Este estudio
Golfo de México	-20.6	+6.5	Macko <i>et al.</i> , (1984)
	-18.5	+3.6	Macko <i>et al.</i> , (1984)
Golfo de California	-18.0	+11.1	Escobar <i>et al.</i> , (2002)
Carbono orgánico particulado (COP) abisal del Golfo de México	-22.4	+1.0	González (2004)
Fauna abisal de diversas zonas del océano mundial.			
Holoturoideos	-19.1	+16.3	Fisher <i>et al.</i> , (1994)
Picnogonido	-19.8	+14.9	Fisher <i>et al.</i> , (1994)
Anemona	-19.3	+16.0	Fisher <i>et al.</i> , (1994)
Medusa	-18.7	+7.1	Fisher <i>et al.</i> , (1994)
Moluscos	-17.0	+14.1	Van Dover & Fry (1989)
Equinodermos	-17.1	+14.0	Van Dover & Fry (1989)
Cangrejo	-17.2	-	Kennicutt <i>et al.</i> , (1985)
Cangrejo (<i>Neolithodes diomedae</i>)	-18.2	+15.5	Escobar <i>et al.</i> , (2002)
Peces (Golfo de México)			
Larvas de Sábalo	-21.2	-	Thayer <i>et al.</i> , (1983)
Larvas de Lisa	-20.9	-	Thayer <i>et al.</i> , (1983)
Macarela	-17.7	+10.8	Roelke & Cifuentes (1997)
Mahi mahi	-16.8	+9.45	Este estudio

El incremento en la demanda por productos marinos ha incrementado la presión pesquera en el Golfo de México por lo tanto existe un incremento en desechos producto de la fauna descartada por la pesca, lo que puede favorecer, artificialmente, a un gran número de carroñeros. Artes de pesca que utilizan sistemas como redes de arrastre, redes agalleras y palangres son poco específicas por lo que la pesca resulta en grandes cantidades de especies no deseadas que se desechan por razones económicas ó legales (Patillo & Nelson, 2000). La pesca con redes de arrastre por parte de la industria camaronera desecha 10 kg de peces, pertenecientes a 115 especies, por cada 0.5 kg de camarón (McKinney, 1991). De esta forma los cadáveres de peces

descartados por la pesca pueden contribuir de manera considerable en la dieta de *Eurythenes gryllus*.

Un estimado de la contribución relativa de dos recursos en la dieta de un consumidor puede ser calculado con la ecuación de mezcla isotópica (Eq. 2) propuesta por Schultz & Calder (1976):

$$P_a = (\delta^{13}C - \delta^{13}C_b) / (\delta^{13}C_a - \delta^{13}C_b) \quad (2)$$

Donde: $\delta^{13}C = \delta^{13}C$ del tejido del consumidor

$\delta^{13}C_a = \delta^{13}C$ del recurso "a"

$\delta^{13}C_b = \delta^{13}C$ del recurso "b"

$P_a =$ proporción de la dieta derivada del recurso "a"

Utilizando esta ecuación y los valores de $\delta^{13}C$ de la dieta potencial (-20 ‰) como recurso "a" y el valor promedio de $\delta^{13}C$ para pez pelágico (-17.2 ‰), obtenido de *mahi mahi* ($\delta^{13}C$ de -17.5 a -16.2) (este estudio, Tabla 7) y macarela ($\delta^{13}C$ -19.3 a -16.2) (Roelke & Cifuentes, 1997), como recurso "b". Encontramos que los cadáveres de peces pelágicos representan aproximadamente un tercio en la dieta de *E. gryllus* y la dieta potencial representa los dos tercios restantes (1.8/2.8) en la dieta de *E. gryllus* en el Golfo de México. Para conocer la proporción de los componentes que conforman la dieta potencial consideramos el valor promedio de $\delta^{13}C$ de la materia orgánica del sedimento abisal del Golfo de México (-20.5 ‰) (este estudio, Tabla 7) como recurso "a" y el valor promedio de $\delta^{13}C$ para fauna abisal (-18.3 ‰), obtenido de los valores de la tabla 12 como recurso "b". Encontramos que la fauna abisal representa aproximadamente un cuarto de la dieta potencial de *E. gryllus* del Golfo de México y la materia orgánica del sedimento representa los tres cuartos restantes (1.7/2.2) (Fig. 37). Debido a la limitante que representa una ecuación de mezcla de únicamente dos recursos cabe señalar que estas proporciones pueden variar según se utilicen los valores en la ecuación.

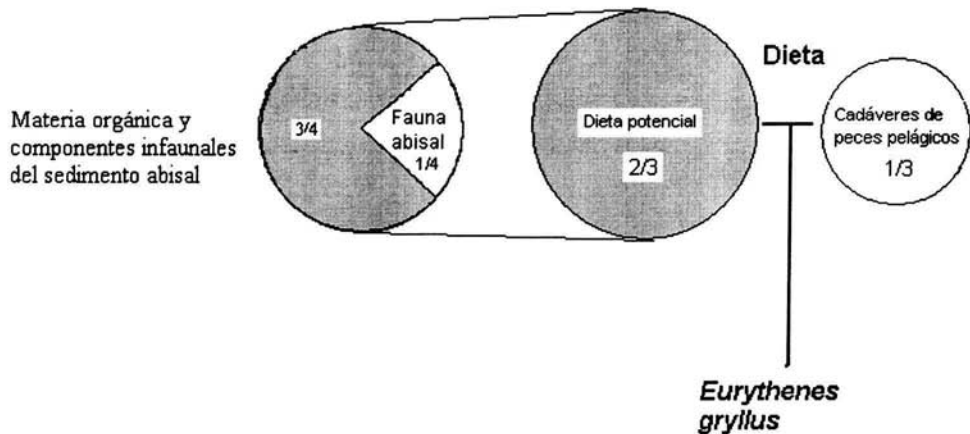


Fig. 37. Proporción de los componentes de la dieta de *Eurythenes gryllus* en el Golfo de México.

Análisis genéticos

La variación genética dentro de una especie será mayor cuando los procesos evolutivos (flujo génico, deriva génica y/o selección natural) actúen sobre una población subdividida. En una población completamente aislada, por largos periodos de tiempo la deriva génica puede llevar a la conservación de diferencias genéticas, y potencialmente a la especiación. El flujo génico entre poblaciones es una fuerza que frena la especiación, mientras más grande sea el intercambio genético menor la probabilidad para la deriva génica (Stalkin, 1987).

Las características topográficas, minicuevas, montes, capas anóxicas, etc. del suelo en el mar profundo pueden representar barreras para el flujo génico de organismos bénticos de baja dispersión y aíslan poblaciones por lo podrían experimentar diferenciación entre ellas (France, 1994). Por otro lado, la falta de una etapa larvaria de dispersión en algunos taxa de fauna abisal (p.e. anfípodos e isópodos) puede estorbar al flujo génico, favoreciendo la existencia de distribuciones restringidas. Especies cosmopolitas de holoturoideos, tanaidáceos, gasterópodos e isópodos del mar profundo presentaron variación geográfica en caracteres taxonómicos (Wilson & Hessler, 1987). Algunas especies del mar profundo consideradas como cosmopolitas se han dividido en especies o subespecies con distribuciones restringidas; p.e. el isópodo *Eurycope complanata* es ahora un complejo de doce especies, cada una con una distribución restringida

(Wilson, 1983b); el pez *Coryphaenoides armatus*, considerado originalmente euritópico, incluye ahora subespecies limitadas geográficamente adicional a una especie estrechamente relacionada (Wilson & Waples, 1984). Los análisis genéticos de frecuencias de aloenzimas (Bucklin *et al.*, 1987) y de secuencias del gen 16S rRNA (France & Kocher, 1996a), han sugerido que el anfípodo *Eurythenes gryllus* puede presentar una variante a nivel de especie, con una distribución limitada a crestas de montes marinos y aguas más someras, sobre los taludes continentales.

La matriz de distancias genéticas mostró que las secuencias limpias del gen para 16S rRNA obtenidas de *Eurythenes gryllus* del Golfo de México no presentan diferencias entre sí. Por lo tanto consideramos que estas secuencias son idénticas y representan una zona geográfica más en la que ocurre *E. gryllus*.

Las secuencias obtenidas de *E. gryllus* de la planicie abisal del Golfo de México presentaron diferencias de 4.1 a 3.6 % al compararlas con secuencias obtenidas de individuos del fondo marino de los océanos Atlántico y Pacífico (ver Tabla 9). En el periodo Triásico, cuando el territorio nacional formaba parte de la Pangea y sólo tenía emergida la faja central, existió una depresión que dio origen a la cuenca del Golfo de México y permitió la comunicación entre el Protoatlántico y el Pacífico (López-Ramos, 2001). La comunicación entre el Protoatlántico y el Pacífico continuó hasta el Cretácico superior, cuando se evidencia un levantamiento generalizado del territorio mexicano (Ferrusquía, 1993). Esta conexión pudo permitir el flujo génico entre poblaciones de *Eurythenes gryllus* del antiguo Golfo de México y poblaciones de los océanos Atlántico y Pacífico, por lo que el porcentaje de diferencia (3.6 a 4.1 %) fue similar entre secuencias de *E. gryllus* del Golfo de México con secuencias de individuos del Atlántico y Pacífico.

La forma actual de la topografía del Golfo de México, un mar marginal profundo con conexiones restringidas al océano Atlántico norte y Mar Caribe, representa un aislamiento por restricción geográfica para *E. gryllus*, lo que pudo frenar el flujo génico y dar oportunidad a la deriva génica. El canal de Yucatán es la conexión más directa con el mar Caribe y éste con los diversos pasos o canales desde Venezuela hasta el sur de Cuba, ya que el estrecho de Florida tiene solamente 1800 m de profundidad. El flujo génico se confirmó con el bajo porcentaje de diferencias entre secuencias del Atlántico norte (0.2 % a 3.9 %), similar que entre secuencias del Golfo de México y Atlántico norte (3.6 a 3.9 %). Las diferencias morfológicas, de *E. gryllus* del Golfo de México con ejemplares del Atlántico norte de las colecciones revisadas (Discovery

y MacDonald) y otras de la literatura (ver Tabla 10), incluyen variación proporcional en la coxa 4 y la muesca del tercer segmento del pleon y estructural en la maxila 1 y el urópodo 3, estas diferencias pueden ser un factor que apoya la existencia del aislamiento de *E. gryllus* en el Golfo de México, sin embargo las diferencias observadas pueden ser unicamente de caracter fenotípico. El aislamiento o conectividad puede estar asociado a las condiciones ecológicas y físicas específicas del mar profundo. Las evidencias fisiológicas y los patrones de distribución sugieren la importancia de la constancia de la temperatura, concentración de oxígeno disuelto y salinidad como factores ambientales determinantes que caracterizan el mar profundo en general (Wilson & Hessler, 1987; Gage & Tyler, 1991) y para explicar el patron extenso de distribución geográfico de *E. gryllus* (George, 1979). Las poblaciones una vez aisladas, con presiones selectivas variables asociadas a factores ambientales, pueden acelerar la diferenciación genética y la especiación (Palumbi, 1994). Posiblemente el factor ambiental más importante en la ecología del océano profundo es la disponibilidad de alimento (Gage & Tyler, 1991). En este estudio hemos observado la variación en el intervalo de tallas de las poblaciones de *E. gryllus* y que están asociadas a la disponibilidad de alimento. La comparación de secuencias de *Eurythenes gryllus* del Golfo de México y de individuos capturados en la ladera de un monte marino en el océano Pacífico (France & Kocher, 1996a) mostraron un nivel medio de porcentaje de diferencias (4.1 a 9.5 %) y alto aún con *Eurythenes sp.* (18 %) del canal noroeste en las Bahamas a una profundidad de 1122 m (France & Kocher, 1996a) lo que sugiere las diferencias entre las poblaciones someras y las profundas.

CONCLUSIONES

1. La revisión de las características generales de la anatomía externa y morfología del anfípodo de la especie *Eurythenes gryllus*, recolectado en la planicie abisal de Sigsbee, mostró que existen diferencias con respecto a *E. gryllus* del Atlántico norte y con respecto a descripciones de la literatura en: a) las proporciones de la coxa 4 y la muesca dorsal del tercer segmento del pleon y b) las placas de la maxila 1 y el exópodo del urópodo 3, respectivamente. Estas diferencias sugieren que se trata de una población separada y pueden ser de carácter fenotípico, por lo que rechazamos la hipótesis nula y tomamos la hipótesis alternativa.

2. a) La proporción entre machos y juveniles en *E. gryllus* del Golfo de México fue de 1:0.95, la proporción entre machos y hembras fue de 2:1 y la proporción de hembras y juveniles fue de 2: 0.95. Estas proporciones fueron diferentes a las del Atlántico norte y a las de otros estudios, pero no se observó ningún patrón particular.

b) La distribución de tallas de *E. gryllus* en la planicie abisal de Sigsbee siguió un patrón normal en contraste con patrones polimodales reconocidos en el Atlántico norte. Los individuos con tallas entre 2 y 3 cm fueron los más abundantes. Este intervalo de tallas en el Golfo de México fue menor al observado en el Atlántico norte (colección Discovery) y al reportado para otras zonas del océano mundial, lo que indicó que la población del Golfo de México está sujeta a condiciones alimenticias más deficientes.

c) El análisis de varianza de las tres colecciones y las tres categorías sexuales de la longitud total mostraron diferencias significativas ($F = 4.15$, $p = 0.002$). *Eurythenes gryllus* fue más grande en el Atlántico norte (colección Discovery), intermedio en el Golfo de México y más chico en el Atlántico norte (colección MacDonald). En general las hembras de *Eurythenes gryllus* presentaron la talla más grande, los machos intermedia y los juveniles la más pequeña.

Los patrones de la estructura poblacional de *E. gryllus* en el Golfo de México fueron diferentes a los patrones de poblaciones en otras zonas del océano mundial por lo que

rechazamos la hipótesis nula y se confirma la hipótesis alternativa y sugieren que existen factores ambientales latitudinales que determinan la estructura poblacional.

3. La curva de crecimiento alométrico de *E. gryllus* del Golfo de México se describe por la ecuación $B = 0.0232L^{2.87}$ y fue similar a las curvas de crecimiento alométrico descritas para *E. gryllus* de otras zonas del océano mundial. Esto indicó que el incremento en el biomasa con respecto a la longitud total no refleja diferencias las diferentes poblaciones y se confirma la hipótesis nula.
4. *Eurythenes gryllus* en el Golfo de México se sostiene en $\approx 30\%$ en cadáveres de fauna pelágica y mesopelágica y en $\approx 70\%$ de materia orgánica y componentes infaunales en el sedimento que detecta por las estetas quimiosensoriales localizadas en las antenas. La composición isotópica fue de -19.03 a -18.96 ‰ $\delta^{13}\text{C}$ que sugiere su alimento basado en una cadena detritívora y de material reciclado y degradado en la columna de agua; y de $+9.37$ a $+10.79$ ‰ $\delta^{15}\text{N}$ que posiciona a *E. gryllus* en un nivel trófico elevado (nivel 3 c carnívoro).
5. La amplificación del gen para 16S rRNA mitocondrial de anfípodos lysianassidos abisales de dos localidades del Golfo de México dieron secuencias comparables a *E. gryllus* de otras zonas del océano mundial en un porcentaje de diferencia de 3.5 a 9.5 %, confirmando la identificación morfológica. Las secuencias del Golfo de México fueron idénticas entre sí. La especie amplía su patrón de distribución al mar marginal en un patrón euritópico, euribático, estenotermo. Rechazamos la hipótesis nula y tomamos la hipótesis alternativa.

Este estudio contribuye con conocimiento de los factores que afectan la distribución y diversidad de los anfípodos carroñeros abisales del Golfo de México; al reconocimiento de factores, como la disponibilidad de alimento y su relación con las capas superiores de agua, que modifican la biología y estructura de las poblaciones; a comprender el papel que desempeñan en la estructura trófica del mar profundo (por medio del análisis de isótopos

estables) y con una estrategia nueva para amplificar el gen 16S rRNA mitocondrial ya que el ciclo termal y la mezcla maestra nunca habian sido utilizados en ésta especie.

Los resultados se presentaron parcialmente en la reunión The Oceanography Society - Oceanology International Americas (TOS-OIA) 2003 Ocean Conference con el trabajo "Ecology of *Eurythenes gryllus*, Scavenger of the Deep-Sea Gulf of México" (Alvarez *et al.*, 2003) y se publicaron como una nota de divulgación en Deep-Sea Newsletter con el título "Notes on population structure of the scavenger amphipod *Eurythenes gryllus* from the central Gulf of México" (Nájera & Escobar, 2003).

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

RECOMENDACIONES Y PROPUESTAS PARA ESTUDIOS FUTUROS

Estudios futuros sobre la distribución de *Eurythenes gryllus* en el Golfo de México deberán incluir recolectas en el Mar Caribe así como en los estrechos de Yucatán y Florida para establecer si existe emigración ó inmigración hacia y desde la planicie abisal de Sigsbee en la porción central del Golfo de México. Por medio de análisis de sistemática molecular se podrán establecer estos vínculos.

Análisis elemental e isotópico estable de diversos componentes de la fauna y sedimento abisal, y e fauna de la columna de agua y superficie, así como el desarrollo de una ecuación de mezcla isotópica que considere más de dos componentes, serán necesarios para establecer la dieta de *E. gryllus* con más certeza.

E. gryllus presenta algunos cambios somáticos que pueden ser utilizados para diferenciar categorías. Los cambios morfológicos están asociados al desarrollo de caracteres sexuales secundarios. En este estudio no se encontraron hembras maduras, por lo tanto será necesario recolectarlas con redes de arrastre ya que éstas no son atraídas a trampas con carnada. Para establecer la tasa de crecimiento será necesario establecer el incremento en la talla entre categorías, por lo que es necesario conocer la talla promedio de cada categoría. Kurata (1962) mostró que en crustáceos la talla y la tasa de crecimiento están relacionados con la edad, por lo tanto es posible determinar la edad aproximada de *E. gryllus* en cualquier categoría.

Observaciones utilizando carnada marcada con ^{14}C en anfipodos han mostrado que el alimento es convertido en lípidos como producto de reserva (Wirsen & Jannasch, 1983). Por lo tanto la evaluación del contenido lipídico será útil en el reconocimiento de reservas alimenticias.

Una revisión sistemática y morfológica será necesaria para esclarecer la identidad de las especies del género *Eurythenes* ya los esquemas y descripciones que representan la estructura de partes bucales así como otras estructuras externas en *E. gryllus*, *E. obesus* y *E. sp.* (propuesta por diversos autores) son insuficientes y confusas.

Otros factores ambientales como la velocidad y dirección de las corrientes en el fondo del Golfo de México deberán considerarse para evaluar la densidad de la población de *E. gryllus*. Se ha reconocido que estos anfipodos nadan contra la corriente en respuesta al despliegue de trampas con carnada.

AGRADECIMIENTOS

Al apoyo institucional de ICMyL UNAM CU y la Unidad Académica de Sistemas Oceanográficos y Costeros durante la administración del Dr. Adolfo Gracia Gasca.

Al Dr. Gilbert T. Rowe por la colaboración internacional con el ICMyL y facilidades para los muestreos.

Los programas CONACYT 050PÑ-1297, DGAPA UNAM IN211200 y el Mineral Management Service (MMS) a través del programa de investigación DGoMB-JSSD financiaron el tiempo de buque, los materiales y el trabajo de laboratorio, el proyecto 40158 F, Variación de la estructura comunitaria del bentos en el Golfo de México, dio la beca de tesis de licenciatura. El costo de los viajes y hospedaje fue financiado por DGoMB-JSSD.

A los tripulantes de los buques oceanográficos Gyre y Justo Sierra por su apoyo durante las campañas DGoMB y SIGSBEE.

Al Dr. Fernando Alvarez y al M.C. Jose Luis Villalobos de la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología por espacio otorgado y apoyo con infraestructura y asesoría.

Al Dr. J. Lowry del Museo de Historia Natural de Australia, por la validación e identificación de los especímenes de anfipodos. El M.C. Ignacio Winfield asesoró y ayudo en la toma de datos merísticos.

Al museo Nacional de Londres de Historia Natural y a la Universidad de Southampton por los prestamos para el estudio de especímenes del Atlántico norte.

Los análisis de composición elemental se realizaron en el programa de estudios de posgrado de la Facultad de Química bajo la supervisión del Dr. A. Queré.

Los análisis de isotopía estable se realizaron en el Laboratorio de isotopía estable del Instituto de Geología bajo la supervisión del M.C. P. Morales y la M.C. Edith Cienfuegos. A Manuel Gonzáles, posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, por apoyo con datos de COP de la tesis de maestría en desarrollo.

A la M.C. Paola Acuña, posgrado en ciencias del Mar y Limnología y la Dra. Laura Márquez del Laboratorio de Biología Molecular del Instituto de Biología por las facilidades brindadas para amplificar y secuenciar el tejido de los anfipodos abisales. Al Dr. Scott France USL por los materiales de Tongue of the Ocean e intercambio para establecer los protocolos de amplificación y secuenciación. A la Dra. Luisa Falcón por su apoyo con la alineación usando el software SequencerTM.

Al personal de cómputo del ICML (Ignacio y Rocío) por su ayuda.

A los integrantes del jurado Drs. Fernando Alvarez, Instituto de Biología; Javier Alcocer, PILT FES-Iztacala; Luisa Falcon, Instituto de Ecología y Guillermina Alcaraz, Facultad de Ciencias por su revisión crítica y comentarios.

A la Dra. Elva Escobar por el intercambio de ideas, motivación, guía y ejemplo a través del desarrollo de ésta tesis, por compartir su experiencia en altamar y abrir un panorama amplio hacia el mundo de la ciencia.

A mis compañeros de la Facultad de Ciencias por hacer del paso por Ciudad Universitaria un momento más agradable. A Ernesto por su amistad, momentos y teorías compartidas en altamar y tierra firme, a Fernanda por ser una amiga confiable, a Olmo por su amistad desde el inicio de la

carrera. A Constanza y Alejandra por ser grandes amigas y escuchar, por su humildad y consejos de baile. A toda la banda Conrado, Angel, Rene, Joselin, Lety, Kim, Diego, Tulio, Cheche, etc.

A mis amigos de la vida por su compañía y enriquecer mi vida. A Memel por estar siempre, por la risa y ser un hermano, al Chivo por compartir la búsqueda, a Alan por nunca rajarse y por la buena vida y al Punk por la diversión y el reto.

A mi familia. Papá, Mamá y Manolo por enseñarme, por ayudarme, por su amor y compañía, por sus talentos y fe. Por nunca dejarme caer e impulsarme a mejorar.

A Guada por nosotros, por encontrarte, por amarme y dejar que te ame. Por ser parte de mi presente, sueños, viajes y recuerdos.

Referencias

Formato seguido de: Deep-Sea Research.

- ADAMS, T.S. & STERNER, R.W. (2000) The effect of dietary nitrogen content of trophic level ^{15}N enrichment. *Limnol. Oceanogr.* **45**, 601-607
- AINLEY, D.G., FRASER, W.R., SULLIVAN, C.W., TORRES, J.J., HOPKINS, T.L. & SMITH, W.O. (1986) Antarctic mesopelagic micronekton: evidence from seabirds that pack ice affects community structure. *Sci.* **232**, 847-849.
- ANTOINE, J.W. & BRYANT, W.R. (1969) Distribution of salt and salt structures in Gulf of Mexico. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.* **53**, 2543-2550.
- ANTOINE, J.W., MARTIN, R.G., PYLE, T.G. & BRYANT, W.R. (1974) Continental margins of the Gulf of Mexico. En: *The geology of continental margins*. Burk, C.A. & Drake, C.L. (Eds.). Springer-Verlag. New York. 683-693.
- BALDWIN, R.J. & SMITH, K.L. (1987) Temporal variation in the catch rate, length, color and sex of the necrophagous amphipod *Eurythenes gryllus*, from the central and eastern north Pacific. *Deep-Sea Research.* **34**, 425-439.
- BARNARD, J.L. (1961) Gammaridean amphipoda from depths of 400 to 6000 meters. *Galathea Rep.* **5**, 23-128.
- BARNARD, J.L. & BARNARD, C.M. (1983) *Freshwater amphipoda of the world*. Hayfield. Mt. Vernon, Virginia. pp 830.
- BARNARD, J.L. & BARNARD, C.M. (1990) *Geographic index to marine Gammaridea (Amphipoda)*. Smithsonian Institution. Washington D.C. pp 139.
- BARNARD, J.L. & INGRAM, C.L. (1986) The supergiant amphipod *Alicella gigantea* Chevreux from the North Pacific Gyre. *J. Crust. Biol.* **6**, 825-839.
- BARNARD, J.L. & KARAMAN, G.S. (1991) *Records of the Australian Museum: the Families and Genera of Marine Gammaridean Amphipoda (Except Marine Gammaroids)* Part. I & II. Suppl. 13. pp. 825.
- BARNARD, K.H. (1932) Amphipoda. *Discovery Rep.* **5**, 1-326.
- BARNES, R.S.K. & MANN, K.H. (1991) *Fundamentals of aquatic ecology*. Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp 270.
- BARNES, R.S.K. & HUGHES, R.N. (1988) *An Introduction to Marine Ecology*. 2nd Edition. Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp 351.

- BELLAN-SANTINI, D. (1990) Mediterranean deep-sea amphipods: composition, structure, and affinities of the fauna. *Prog. Oceanogr.* **24**, 275-287.
- BIERNBAUM, C.K. & WENNER, E.L. (1993) Trapping of necrophagous crustaceans on the upper continental slope off south carolina, U.S.A. *J. Crust. Biol.* **13**, 601-608.
- BIRSTEIN, Y.A. & VINOGRADOV, M.E. (1964) Pelagic gammarids from the northern part of the Indian Ocean. *T. Inst. Oceanol.* **65**, 152-196.
- BISHOP, J.D.D. & SHALLA, S.H. (1994) Discrete seasonal reproduction in the abyssal peracarid crustacean. *Deep-Sea Research.* **41**, 1789-1800.
- BOWMAN, T.E. & MANNING, R.B. (1972) Two arctic bathyal crustaceans: the shrimp *Bythocaris cryonesus* new species, and the amphipod *Eurythenes gryllus*, with *in situ* photographs from ice island T-3. *Crustaceana* **23**, 187-201
- BRIGGS, J.C. (1974) *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill Book Company. USA. pp 475.
- BRYANT, W.R., LUGO, J., CÓRDOVA, C. & SALVADOR, A. (1991) Physiography and Bathymetry. En: *The Gulf of Mexico Basin. The Geology of North America*. Salvador, A. (Ed.). The Geological Society of America, Inc. pp.13-30
- BUCKLIN, A., WILSON, R.R. & SMITH, K.L. (1987) Genetic differentiation of seamount and basin populations of the deep-sea amphipod *Eurythenes gryllus*. *Deep-Sea Research I.* **34**, 1795-1810.
- CHARMASSON, S.S. (1998) Cycle du combustible nucléaire et milieu marin. Devenir des effluents rhodaniens en Méditerranée et des déchets immergés en Atlantique nord-est CEA/SACLAY 91191 *Rapport R-5826*. pp 365.
- CHARMASSON, S.S. & CALMET, D.P. (1987) Distribution of scavenging Lysianassidae amphipods *Eurythenes gryllus* in the northeast Atlantic: comparison with studies held in the Pacific. *Deep-Sea Research I.* **34**, 1509-1523.
- CHARMASSON, S.S. & CALMET, D.P. (1990) Scavenging amphipods *Eurythenes gryllus* from the north-east Atlantic and radioactive waste disposal. En: *Oceanic processes in marine pollution. 6. Physical and chemical processes: transport and transformation*. Baumgartner, D.J & Deudall, I.W. (Eds.) Robert E. Krieger Publishing Co. pp 227-233.
- CHEBREUX, E. (1900) Amphipodes provenant des campagnes de l'Hirondelle (1885-1888) *Résult Camp. Scient. Prince Albert I* **16**, 1-195

- CHEVREUX, E. (1935) Amphipodes provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert Ier de Monaco. *Résult. Camp. Scient. Prince Albert I* **90**, 1-214.
- CHILDRESS, J.J. & PRICE, M.H. (1978) Growth rate of the bathypelagic crustacean *Gnathophausia ingens* (Mysidacea; Lophogastridae). En: Dimensional growth and population structure. *Mar. Biol.* **50**, 47-62.
- CHRISTIANSEN, B., PFANNKUCHE, O. & THIEL, H. (1990) Vertical distribution and population structure of the necrophagous amphipod *Eurythenes gryllus* in the West European Basin. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **66**, 35-45.
- CONSTANTINI, M.L., FAZI, S. & ROSSI, L. (1996) Size distribution of the amphipod *Paramoera walkeri* (Stebbing) along a depth gradient in Antártica. *Hydrobiol.* **337**, 107-112.
- COULL, B.C., ELLISON, R.I., FLEEGER, J.W., HIGGINS, R., HOPE, W.D., HUMON, W.D., RIEYER, R.M., STERRER, W.E., THIEL, H. & TIETJEN, J.H. (1997) Quantitative estimates of the meiofauna from the deep-sea off North Carolina. *Mar. Biol.* **39**, 233-240.
- CRAIG, H. (1953) The geochemistry of stable carbon isotopes. *Geochim. Cosmochim. Acta.* **3**, 53-92.
- CRAIG, H. (1957) Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass-spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochim. Cosmochim. Acta.* **12**, 133-149.
- DAHL, E. (1959) Amphipoda from depths exceeding 6000 meters. *Galathea Rep.* **1**, 211-241.
- DAHL, E. (1979) Deep-sea carrion feeding amphipods: evolutionary patterns in niche adaptation. *Oikos* **33**, 167-175
- DAYTON, P.K. & HESSLER, R.R. (1972) Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep-Sea Research.* **19**, 199-208
- DeNIRO, M.J. & EPSTEIN, S. (1978) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta.* **42**, 495-506.
- DeNIRO, N. & EPSTEIN, S. (1981) Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta.* **45**, 341-351.
- DIAZ, C. (2003) Estructura comunitaria meiofaunal del mar profundo del Golfo de México: variaciones atribuidas al método de separación de muestras. Tesis de Maestría. UNAM. pp. 87.

- ELSER, J.J., DOBBERFUHL, D., MACKAY, N.A. & SCHAMPEL, J.H. (1996) Organism size, life history and N:P stoichiometry: towards a unified view of cellular and ecosystem processes. *Bio. Sci.* **46**, 674-684.
- ELSER, J.J., DOWLING, T. DOBBERFUHL, D. & O'BRIEN, J. (2000) The evolution of ecosystem processes: ecological stoichiometry of a key herbivore in temperate and arctic habitats. *J. Evol. Biol.* **13**, 845-853.
- ESCOBAR, E., LÓPEZ, M., SOTO, L.A. & SIGNORET, M. (1997) Densidad y biomasa de la meiofauna del talud continental y superior de dos regiones del Golfo de México. *Ciencias Marinas*. **23**, 463-487.
- ESCOBAR, E., SIGNORET, M. & HERNÁNDEZ, D. (1999) Variación de la densidad de la infauna macrobentónica en un gradiente batimétrico: Oeste del Golfo de México. *Ciencias Marinas*. **25**, 193-212.
- ESCOBAR, E., MORALES, P., CIENFUEGOS, E. & GONZALES, M. (2002) Carbon sources and trophic position of two abyssal species of Anomura, *Munidopsis alvisca* (Galatheididae) and *Neolithodes diomedea* (Lithodidae). *Contrib. Stud. E. Pac. Crust.* **1**, 37-43.
- EWIG, M. & ANTOINE, J.W. (1966). New seismic data concerning sediments and diapiric structures in Sigsbee Deep and continental slope, Gulf of Mexico. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.* **50**, 479-504.
- FERRUSQUÍA, I. (1993) Geology of Mexico: A synopsis. En: *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*. Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A. & Fa, J. (Eds.). Oxford University Press. pp. 3-107.
- 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.
- FRANCE, S.C. (1994) Genetic population structure and gene flow among deep-sea amphipods, *Abyssorchomene* spp., from six California continental borderland basins. *Mar. Biol.* **118**, 67-77.
- FRANCE, S.C. & KOCHER, T.D. (1996a) Geographic and bathymetric patterns of mitochondrial 16S rRNA sequence divergence among deep-sea amphipods, *Eurythenes gryllus*. *Mar. Biol.* **126**, 633-43.

- FRANCE, S.C. & KOCHER, T.D. (1996b) DNA sequencing of formalin-fixed crustaceans from archival research collections. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* **5**, 304-313.
- FRANCE, S.C., HESSLER, R.R. & VRIJENHOEK, R.C. (1992) Genetic differentiation between spatially-disjunct populations of the deep-sea, hydrothermal vent-endemic amphipod *Ventiella sulfuris*. *Mar. Biol.* **114**, 551-559.
- FRY, B. (1981) Natural stable carbon isotope tag traces texas shrimp migrations. *Fish. Bull.* **79**, 337-345.
- FRY, B., JOERN, A. & PARKER, P.L. (1978) Grasshopper food web analysis: use of carbon isotope ratios to examine feeding relationships among terrestrial herbivores. *Ecol.* **59**, 498-506.
- FRY, B., ANDERSON, R.K., ENTZEROTH, L., BRID. J.L. & PARKER. P.L. (1984) ¹³C enrichment and oceanic food web structure in the Northwestern Gulf of Mexico. *Contrib. Mar. Sci.* **27**, 49-63.
- GAGE, J.D. & TYLER, P.A. (1982) Depth-related gradients in size structure and the bathymetric zonation of deep-sea brittle stars. *Mar. Biol.* **71**, 299-308.
- GAGE, J.D. & TYLER, P.A. (1991) *Deep-Sea Biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge University Press. Great Britain. pp 504.
- GARDINER, L.F. (1971) The systematics, postmarsupial development, and ecology of the deep-sea family Neotanaidea (Crustacea, Tanaidacea). Ph.D. Dissertation, Univ. of Rhode Island.
- GEORGE, R.Y. (1979) What adaptive strategies promote immigration and speciation en deep-sea environment. *Sarsia* **64**, 61-65.
- GONZALES, O.M. (2004) Fuentes de material orgánica como alimento para el bentos del mar profundo (exportación de carbono orgánico particulado). Tesis de maestría en proceso, ICMYL.
- GRASSLE, J.F. & SANDERS, H.L. (1973) Life histories and the role of disturbance. *Deep-Sea Research.* **20**, 643-659.
- HAMILTON, P. (1990) Deep currents in the Gulf of Mexico. *J. Phys. Oceanogr.* **20**, 85-90.
- HARGRAVE, B.T. (1985) Feeding rates of abyssal scavenging amphipods (*Eurythenes gryllus*) determined by *in situ* time-lapse photography. *Deep-Sea Research.* **32**, 443-450.

- HARGRAVE, B.T. (1991) Ecology of deep-water zones. En: *Fundamentals of Aquatic Ecology*. Barnes, R.S.K. & Mann, K.H. (Eds.). Blackwell scientific publications. pp. 77-90.
- HARGRAVE, B.T., PHILLIPS, G.A. PROUSE, N.J. & CRANFORD, P.J. (1995) Rapid assimilation and digestion of bait by the deep-sea amphipod *Eurythenes gryllus*. *Deep-Sea Research I*. **42**, 1905-1921.
- HECKY, R.E. & HESSLEIN, R.H. (1995) Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *J.N. Am. Benthol. Soc.* **14**, 631-653.
- HEDGPETH, J.W. (1953) *An introduction to the zoogeography of the northwestern Gulf of Mexico with reference to the invertebrate fauna*. Bacehuys Publishers. USA. pp 224.
- HESSLER, R.R. (1970) The Desmosomatidae (Isopoda, Asellota) of the Gay Head-Bermuda transect. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* **15**, 1-185.
- HESSLER, R.R. & SANDERS, H.L. (1967) Faunal diversity in the deep-sea. *Deep-Sea Research*. **14**, 65-78.
- HESSLER, R.R., INGRAM, C.L., YAYANOS, A.A. & BURNETT, B.R. (1978) Scavenging amphipods from the central floor of the Philippine Trench. *Deep-Sea Research*. **25**, 1029-1047.
- HOBSON, K.A., AMBROSE, W.G.Jr. & RENAUD, P.E.. (1995) Sources of primary production, benthic-pelagic coupling and trophic relationships within the Northeast Water Polynya: insights from $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **128**, 1-10.
- INGRAM, C.L. & HESSLER, R.R. (1983) Distribution and behavior of scavenging amphipods from the central North Pacific. *Deep-Sea Research*. **30**, 683-706.
- INGRAM, C.L. & HESSLER, R.R. (1987) Population biology of the deep-sea amphipod *Eurythenes gryllus*: inferences from instar analices. *Deep-Sea Research*. **34**, 1889-1910.
- ISSACS, J.D. (1969) The nature of oceanic life. *Sci. Am.* **221**, 146-162.
- JANßEN, F., TREUDE, T. & WITTE, U. (2000) Scavenger assemblages under differing trophic conditions: a case study in the deep Arabian Sea. *Deep-Sea Research. II*. **47**, 2999-3026.
- KAUFMANN, R. S. (1994) Structure and function of chemoreceptors in scavenging lysianassoid amphipods. *J. Crust. Biol.* **14**, 54-71.
- KENNICUTT, M., BROOKS, J., BIDIGARE, R., FAY, R., WADE, T. & McDONALD, T. (1985) Vent-type taxa in a hydrocarbon seep region on the Louisiana slope. *Nature* **317**, 45-55.

- KLAGES, M., MUYAKSHIN, S., SOLTWEDEL, T. & ARNTZ, W.E. (2002) Mechanoreception, a possible mechanism for food fall detection in deep-sea scavengers. *Deep-Sea Research I*. **49**, 143-155.
- KLING, G.W. (1994) Ecosystem-scale experiments: the use of stable isotopes in freshwaters. En: *Environmental chemistry of lakes and reservoirs. Advances in Chemistry*. Baker, L.A. (Ed.) American Chemical Society, Washington, DC. pp. 91-120.
- KLING, W.K., FRY, B. & O'BRIEN, W.J. (1992) Stable isotops and planktonic trophic structure in arctic lakes. *Ecology* **73**, 561-566.
- KOJIMA, S., SEGAWA, R., FUJIWARA, Y., HAHIMOTO, J., & OHTA, S. (2000) Genetic differentiation of populations of a hydrothermal vent-endemic gastropod, *Ifremeria nautilei*, between the North Fiji Basin and the Manus Basin revealed by nucleotide sequences of mitochondrial DNA. *Zoological Sci.* **17**, 1167-1174.
- KOJIMA, S., OHTA, S., MIURA, T., FUJIWARA, Y., FUJIKURA, K., & HASHIMOTO, J. (2002) Molecular taxonomy of vestimentiferans of the western Pacific and their phylogenetic relationship to species of the eastern Pacific II. Family Escarpiidae and Arcovestiidae. *Mar. Biol.* **141**, 57-64.
- KOJIMA, S., OHTA, S., YAMAMOTO, T., MIURA, T., FUJIWARA, Y., FUJIKURA, K., HASHIMOTO, J., & YAMAGUECHI, T. (2003) Molecular taxonomy of vestimentiferans of the western Pacific, and their phylogenetic relationship to speceis of the eastern Pacific III. Alaysia-like vestamentiferans and relationships among families. *Mar. Biol.* **142**, 625-635.
- KREBS, C.J. (1985) *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia*. Segunda edición. Harla. México. pp. 753.
- KURATA, H. (1962) Studies on the age and growth of Crustacea. *Bull. Hokkaido Reg. Fish. Research. Lab.* **24**, 1-115.
- LALLI, M. C. & PARSONS, R. T. (1997) *Biological Oceanography an Introduction*. 2nd Edition, pp. 306.
- LICHTENSTEIN, H. (1822) Disertatio inauguralis quam consensu er auctoritate gratiosi medicorum ordinis in Universitate literaria berolinensi ut summi in medicina et chirugia honores rite sibi concedantur die xxii M. Julii A. MDCCCXXII. En: Observationes in

- historiam naturalem et anatomiam compartum in itinere Groenlandico factae. (Mandt. M.W. ed.). (No se encontró el original, referencia tomada de THURSTON, 1990: 257-274).
- LINCOLN, R.J. (1985) Morphology of a calceolus, an antennal receptor of gammaridean Amphipoda (Crustacea). *J. Nat. Hist.* **19**, 921-927.
- LINCOLN, R.J. & HURLEY, D. E. (1981) The calceolus, a sensory structure of gammaridean amphipods. *Bull Br. Mus. (Nat. Hist.)* **40**, 103-116.
- LONGHURST, A.R. & PAULY, D. (1987) Ecology of tropical oceans. En: *Biological communities of tropical oceans*. Academic Press, Inc. USA. pp. 62-104.
- LÓPEZ-RAMOS, E. (2001) Evolución tectónica de América Central, Del Sur y el Caribe. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Llorente, J. & Morrone, J.J. (Eds.). pp. 15-22.
- MACKENZIE, A., BALL, A.S. & VIRDEE, S.R. (1998) *Instant notes in ecology*. Bios Scientific Publishers. USA. pp. 321.
- McKINNEY, L. (1991) Managing America's Sea: the Gulf of México. En: *The environmental and economic status of the Gulf of Mexico*. Folk, G. (Ed.). Gulf of Mexico program office. pp 173-184
- MENZIES, R.J., GEORGE, R.Y. & ROWE, G.T. (1973) *Abyssal environment and ecology of the world oceans*. Wiley Interscience Publications. pp 488.
- MINAWAGA, 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.
- 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.* **245**, 602.
- NÁJERA, H.E. & ESCOBAR, B.E. (2003) Notes on population structure of the scavenger amphipod *Eurythenes gryllus* from the central Gulf of Mexico. *Deep-Sea Newsletter.* **32**, 8-10.
- NOWLIN, W.D. & McLELLAN, H.J. (1967) A characterization of Gulf of Mexico waters in winter. *J. Mar. Research.* **25**, 29-59.
- NYBAKKEN, W. J. (1993) *Marine Biology an Ecological approach*. Third Edition, 445 pp.

- OCKELMANN, K.W. (1965) Developmental types in marine bivalves and their distribution along the Atlantic coast of Europe. *Proc. 1st Europe. Malac. Congr.* **1962**, 25-35.
- OSHEL, P.E. & STEELE, V.J. (1988) Comparative morphology of amphipod setae, and proposed classification of setal types. *Crustaceana Suppl.* **13**, 90-99.
- OWENS, N.J.P (1987) Natural variations in the 15N in the marine environment. *Adv. Mar. Biol.* **24**, 389-451.
- PALUMBI, S.R. (1994) Genetic divergence, reproductive isolation and marine speciation. *A. Rev. Ecol. Syst.* **25**, 547-572.
- PALUMBI, S.R. (1996) Nucleic acids II: the polymerase chain reaction. En: *Molecular Systematics*. Hillis, D.M., Moritz, C., y Mable, B.K (eds.). Sunderland, Mass., Sinauer Associates. pp. 205-247.
- PATTILLO, M.E. & NELSON, D.M. (2000) The northern Gulf of Mexico. En: *Seas at the millennium: an environmental evaluation*. Vol 1. Sheppard, C. (Ed.). Pergamon. pp. 435-456.
- PEQUEGNAT, W.E. (1983) The ecological communities of the continental slope and adjacent regimes of the northern Gulf of Mexico. *Prepared by TerEco Corporation for Mineral Management Service, U.S. Department of the Interior*. Contract AA851-CT1-12. pp 398.
- PETERSON, B.J. & FRY, B. (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**, 293-320.
- PICA-GRANADOS, Y., POCE VÉLEZ, M.G. & BARRON-ECHAURY, A. (1991) Oceanografía geológica del Golfo y Mar Caribe. En: *Oceanografía de mares mexicanos*. De la Lanza, G. (comp.). AGT Editor, S.A. pp. 1-29.
- PREMKE, K., MUYAKSHIN, S., KLAGES, M. & WEGNER, J. (2003) Evidence for long range chemoreceptive tracking of food odour in deep-sea scavengers by scanning sonar data. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **285**, 283-294
- PRIEDE, I.G., BAGLEY, P.M., ARMSTRONG, J.D., SMITH Jr., K.L. & MERRETT, N.R. (1991) Direct measurements of active dispersal of food-falls by deep-sea demersal fishes. *Nature* **351**, 647-649.
- PRZIBRAM, H. (1929) Quanta in biology. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh.* **49**, 224-231.

- REX, M.A. & ETTER, R.J. (1998) Bathymetric patterns fo body size: implications for deep-sea biodiversity. *Deep-Sea Rearch*. II. **45**, 103-127.
- ROELKE, L.A. & CIFUENTES, L.A. (1997) Use of stable isotopes to assess groups of king mackerel, *Scomberomorus cavalla*, in the Gulf of Mexico and southeastern Florida. *Fish. Bull.* **95**, 540-551.
- ROWE, G.T. & STARESINIC, N. (1979) Sources of organic matter to the deep-sea benthos. *Ambio S. Rep.* **6**, 19-24.
- ROWE, G.T. (1981) The deep-sea ecosystem. En: *Analysis of Marine Ecosystems*. Longhurst, A.R. (Ed.) Academic Press. London. pp 235-267.
- SACKETT, R.M. & THOMPSON, R.T. (1963) Isotopic organic carbon composition of recent continental derived clastic sediments fo eastern Gulf coast, Gulf of Mexico. *Bull. Am. Assoc. Pet. Geol.* **47**, 525-531.
- SAINTE-MARIE, B. (1992) Foraging scavenging deep-sea lysianassoid amphipods. En: *Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Rowe, G.T. & Pariente, V. (Eds.) Kluwer Acad. Publ. pp. 400.
- SAINTE-MARIE, B. & LAMARCHE, G. (1985) The diets of six species of the carrion feeding lysianossid amphipod genus *Anonyx* and their realtion with morphology and swimming behavior. *Sarsia*. **70**, 119-126.
- SANDERS, H.L. (1968) Marine benthic diversity: a compartive study. *Amer. Nat.* **102**, 243-282.
- SANDERS, H.L. & GRASSLE, J.F. (1971) The interactions of diversity, distribution and mode of reproduction among major groupings of the deep-sea benthos. En: *The ocean world*. Michitaka, U. (Ed.). Japan Society for the promotion of Science. pp. 260-262.
- SANTIAGO, C.B., BHAN, S., SMITH, G.M. & WEIS, J.S. (2001) Some factors affecting size distribution and density of grass shrimp (*Palamonetes pugio*) populations in two New Jersey estuaries. *Hydrobiol.* **450**, 231-241.
- SHIRAYAMA, Y. (1983) Size structure of deep-sea meio- and macrobenthos in the western Pacific. *Inter. Rev. Gesampten Hydrobiol.* **68**, 799-810.
- SCHMITZ, E. H.(1992) Amphipoda. En: *Microscopic Anatomy of Invvertebrates. Vol. 9 Crustacea*. (Harrison, F. W. & Hunes, A.G. Eds.) Wiley-Liss Inc. pp. 443-528
- SHOEMAKER, C.R. (1956) Notes on the amphipods *Eurythenes gryllus* (Lichtenstein) and *Katius obesus* (Chevreux). *Proc. Biol. Soc. Wash.* **69**, 177-178.

- SHULTZ, D.J. & CALDER, J.A. (1976) Organic carbon $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ variations in estuarine sediments. *Geochim. Cosmochim. Acta.* **40**, 381-385.
- SMITH, K.L. & BALDWIN, R.J. (1982) Scavenging deep-sea amphipods: effects of food odour on oxygen consumption and a proposed metabolic strategy. *Mar. Biol.* **68**, 287-298.
- SMITH, K. L. & BALDWIN, R.J. (1984) Vertical distribution of the necrophagus amphipod, *Eurythenes gryllus*, in the North Pacific: spatial and temporal variation. *Deep- Sea Research*. **30**, 1179-1196.
- SOKOLOVA, N.N. (1990) On size of the deep-sea macrobenthic invertebrates. *Prog. Oceanog.* **24**, 251-252.
- STALKIN, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Sci.* **236**, 787-792.
- STAPLETON, J. L.; WILLIAMS, W. D. & BARNARD, J. L. (1988) The morphology of the calceolus of an Australian crangonyctoid fresh water amphipod. *Crustaceana.* **55**, 157-162.
- STEBBING, T.R.R. (1888) Report on the amphipoda collected by H.M.S. *Challenger* during the years 1873-1876. *Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger* **29**, 1-1737.
- STEELE, V.J. & STEELE, D.H. (1993) Presence of two types of calceoli on *Gammarellus angulosus* (Amphipoda: Gammaridea) *J. Crust. Biol.* **13**, 538-543.
- STEPHENSON, K. (1933) The Godthaab Expedition 1928 Amphipoda. *Meddr Gröland* **79**, 1-88.
- STERNER, R.W. (1997) Modelling interactions of food quality and quantity in homeostatic consumers. *Freshwater Biol.* **38**, 473-481.
- STERNER, R.W. & ELSER, J.J. (2002) *Ecological stoichiometry. The biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press. pp 438.
- STOCKTON, W.L. & DE LACA, T.E. (1982) Food falls in the deep sea: occurrence, quality and significance. *Deep-Sea Research*. **29**, 157-169.
- SWOFFORD, D.L. (2002) PAUP. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Version 4.=B10). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates.
- TEISSER, G. (1960) Relative growth. En: *The physiology of Crustacea*, Vol. 1, Waterman, T.H. (Ed.). Academic Press, New York, pp. 537-560.

- THAYER, G.W., GOVONI, J.J. & CONNALLY, D.W. (1983) Stable carbon isotope ratios of the planktonic food web in the northern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* **33**, 247-256.
- THIEL, H. (1979) Structural aspects of the deep-sea benthos. *Ambio Special Rep.* **6**, 25-31.
- THURSTON, M.H. (1979) Scavenging abyssal amphipods from the North-East Atlantic Ocean. *Mar. Biol.* **51**, 55-68.
- THURSTON, M.H. (1990) Abyssal necrophagous amphipods (Crustacea:Amphipoda) in the northeast and tropical Atlantic Ocean. *Prog. Oceanog.* **24**, 257-274.
- THURSTON, M.H. & BETT, B.J. (1995) Hatchling size and aspects of biology in the deep-sea amphipod genus *Eurythenes* (Crustacea: Amphipoda). *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* **80**, 201-216.
- THURSTON, M.H., PETRILLO, M. & DELLA CROCE, N. (2002) Population structure of the necrophagous amphipod *Eurythenes gryllus* (Amphipoda:Gammaridea) from the Atacama Trench (south-east Pacific Ocean). *J. Mar. Biol. As. U.K.* **82**, 205-211.
- TIETJEN, J.H. (1992) Abundance and biomass of metazoan meiobenthos in the deep-sea. En: *Deep-sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Rowe, G.T. & Pariente, V. (Eds.). Kluwer Acad. Publ. pp. 45-62.
- VALIELA, I. (1995) *Marine ecological processes*. 2nd Edition. Springer. New York. pp 686.
- VAN DOVER, C.L. & FRY, B. (1989) Stable isotopic compositions of hydrothermal vent organisms. *Mar. Biol.* **102**, 257-263.
- VIDAL, V.M., VIDAL, F.V., & PÉREZ-MOLERO, J.M. (1992) Collision of a loop current anticyclonic ring against the continental shelf slope of the Western Gulf of Mexico. *J. Geophys. Research.* **97**, 2155 – 2172
- WELSH, S.E. & INOUE, M. (2000) Loop current rings and the deep circulation in the Gulf of Mexico. *J. Geophys. Research C. Oceans* **105**, 16951 – 16959.
- WICKINS, J.F. (1983) Catches of large lysianassid amphipods in baited traps at the nuclear energy authority dump site during June 1979. *Deep-Sea Research.* **30**, 83-86.
- WILLIAM, J., WISEMAN, Jr. & WILTON, S. (1999) Physical Oceanography Characteristics of the Gulf of Mexico: Processes that regulate its Biology. En: *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem Assessment, Sustainability and Management*. Kumpf, Steidinger y Sherman, (Eds.). pp. 77-92.

- WILSON, G.D.F (1983a) Variation in the deep-sea isopod *Eurycope iphthima* (Asellota, Eutyropidae): depth related clines in rostral morphology and in population structure. *J. Crust. Biol.* **3**, 127-140.
- WILSON, G.D.F. (1983b) Dispersal and speciation in the deep-sea janiroidean isopods (Asellota, Crustacea). *Am. Zool.* **23**, 921.
- WILSON, G.D. & HESSLER, R.R. (1987) Speciation in the deep sea. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**, 185-207.
- WILSON, R.R. & WAPLES, R.S. (1984) Electrophoretic and biometric variability in the abyssal grenadier *Coryphaenoides armatus* of the western north Atlantic, eastern south Pacific and eastern north Pacific oceans. *Mar. Biol.* **80**, 227-237.
- WIRSEN, C.O. & JANNASCH (1983) In situ studies on deep-sea amphipods and their intestinal microflora. *Mar. Biol.* **78**, 69-73.

APÉNDICES

Apéndice 1: Análisis elemental

Análisis elemental. Las muestras se depositan dentro de una cápsula de estaño (Sn) que se coloca a la vez en el muestreador automático de donde son purgados con un flujo continuo de helio (He) y después a intervalos predeterminados depositados en un tubo vertical de cuarzo mantenido a 1020°C (denominado reactor de combustión). El flujo de helio (He) se enriquece temporalmente con oxígeno (O₂) puro cuando las muestras son depositadas dentro del reactor de combustión y la muestra y su contenedor se funden y el estaño promueve una reacción violenta (denominado flash de combustión) en una atmósfera temporalmente enriquecida de oxígeno. Las sustancias térmicamente resistentes son oxidadas completamente bajo estas condiciones favorables.

La combustión cuantitativa se alcanza dirigiendo la mezcla de gases a una capa catalizadora. Posteriormente la mezcla de gases resultante pasa sobre cobre para remover el exceso de oxígeno y para reducir los óxidos de nitrógeno a nitrógeno elemental.

La mezcla resultante se dirige a la columna cromatográfica (Porapak QQS marca Analytical Control) donde los componentes individuales son separados y lavados como nitrógeno (N₂), bióxido de carbono (CO₂), agua y dióxido de azufre (SO₂) con ayuda de un detector de conductividad térmico cuya señal alimenta a la estación de trabajo automática FISONS conocida como EAGER 200. El instrumento es calibrado con el análisis de compuestos estándar (p.e. acetanilida para análisis de carbono, nitrógeno e hidrógeno o sulfanilamida para azufre) usando el método de regresión lineal incorporado en la estación de trabajo.

Apéndice 2: Análisis de isotopía estable

Análisis de isotopía estable. El tejido se deposita dentro de una cápsula de estaño que se coloca a la vez en el muestreador automático de donde se purga con un flujo continuo de helio y se quema en un flash de combustión a una temperatura aproximada de 1000°C, posteriormente el flujo con la mezcla resultante de gases pasa por un sistema de columnas de cuarzo, una trampa para retener el agua y una columna cromatográfica en donde se separan los gases, éstos viajan a través de tubos capilares y llegan a una fuente de iones para su posterior análisis en el espectrómetro de masas.

El espectrómetro de masas es un aparato diseñado para separar moléculas de acuerdo a 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 por un analizador magnético de acuerdo a sus masas mediante un campo magnético. Finalmente los haces de iones, una vez separados, son medidos con un instrumento capaz de detectar bajas corrientes. Las relaciones isotópicas tienen que estandarizarse de acuerdo a materiales de referencia.

Fraccionamiento. En la naturaleza diferentes procesos fisicoquímicos (p.e. el metabolismo) redistribuyen los isótopos en los diferentes componentes, este proceso se conoce como fraccionamiento isotópico el cual se observa en términos de enriquecimiento ó empobrecimiento del isótopo pesado. Una sustancia enriquecida es el carbonato con $\delta^{13}\text{C} = 6 \text{ ‰}$, las plantas presentan $\delta^{13}\text{C} = -27 \text{ ‰}$ que corresponde a sustancias empobrecidas.

Carbono. En el espectrómetro de masas se compara directamente la composición isotópica de CO_2 de la muestra ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{muestra}}$) con respecto a la composición isotópica del estándar de trabajo ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{VPDB}}$) que es carbonato de la formación marina cretácica PeeDee en Carolina del Sur (Craig, 1957) y de esta forma conocer la $\delta^{13}\text{C}$ (Ecuación 3)). Los carbonatos de origen marino contienen la mayor cantidad de carbono y oxígeno de la tropósfera por lo que se utilizan como patrón de referencia. La reserva física de carbonato de la formación cretácica PeeDee se agotó hace algunos años por lo que se utilizan nuevos materiales de referencia, como el NBS-19 (carbonato de calcio en roca) ó NBS-18 (carbonatita) que están referidos a la fuente original de carbonato. La ecuación se emplea se describe en la ecuación 3.

$$\delta^{13}\text{C} = \left[\left(\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{muestra}}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{VPDB}}} - 1 \right) \times 10^3 \right] \quad (3)$$

Donde: $\delta^{13}\text{C}$ es la composición isotópica con respecto a carbonato de la formación marina PeeDee

$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{muestra}}$ es la composición isotópica de muestra

$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}_{\text{VPDB}}$ es la composición isotópica del estándar de trabajo

El análisis isotópico de carbono (e hidrógeno) en material orgánico debe utilizar los materiales de referencia NBS-22 (8539), PEFI (8540) y sacarosa ANU (8542) (Hut, 1987).

Cuando el carbono orgánico es transferido a otro nivel trófico la $\delta^{13}\text{C}$ presenta un enriquecimiento ó empobrecimiento de $\pm 1 \text{ ‰}$.

El fitoplancton de origen marino presenta una $\delta^{13}\text{C}$ de -16 a -22 ‰ (Kline *et al.*, 1993), la fauna del océano profundo de -17 a -22 ‰ e invertebrados de ventilas hidrotermales de -9 a -37 ‰ (Fisher *et al.*, 1994).

Nitrógeno. Como punto de referencia para el nitrógeno se escogió el nitrógeno atmosférico, por ser éste la fuente principal de nitrógeno en la tropósfera. Existen varios materiales de referencia para nitrógeno que se utilizan en el análisis de muestras orgánicas, entre ellos encontramos sulfato de amonio, nitrato de potasio y nitrógeno gaseoso, que presentan diferentes $\delta^{15}\text{N}$ con respecto al nitrógeno atmosférico.

En tejidos animales los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en los consumidores están enriquecidos hasta en 3.4 ‰ con respecto al nivel trófico inferior.

Valores de $\delta^{15}\text{N}$ en material biológico marino presentan un intervalo de -2 a 20 ‰ (Owens 1987), los valores más bajos están asociados a plancton fijador de nitrógeno, valores de 11 a 16 ‰ han sido reportados para fauna del océano profundo (Van Dover & Fry, 1989) y bacterias de ventilas hidrotermales muestra un intervalo de -9.6 a 1.6 ‰ en la $\delta^{15}\text{N}$ (Fisher *et al.*, 1994).

Apéndice 3: Análisis genético

Extracción. El DNA genómico se extrajo del músculo del pleopodo de los individuos congelados en nitrógeno líquido. En una mesa de trabajo el tejido fue fragmentado (desmenuzado) y parcialmente deshidratado en un pañuelo desechable estéril, posteriormente se agregaron 500 µl de amortiguador STE, 200 µl de proteinasa K y 75 µl de amortiguador SDS al 10%, después de mezclar bien, la muestra se incubó a 50°C durante veintidós horas lo que permitió la disolución del tejido por acción de la proteinasa K. A continuación dentro de una campana de extracción se agregaron 600 µl de fenol mezclando suavemente e incubando a temperatura ambiente durante 5 minutos, después se centrifugó a velocidad alta durante cinco minutos en una centrífuga Eppendorf 5415C, se tomó el sobrenadante con una micropipeta sin alterar la interfase y se depositó en un tubo Eppendorf limpio, se agregaron 600 µl de fenol y se repitió el proceso de incubación y centrifugación, tomando nuevamente el sobrenadante y colocándolo en un tubo limpio se agregaron 600 µl de cloroformo, se incubó a temperatura ambiente durante dos minutos y se centrifugó a velocidad alta durante tres minutos, posteriormente se tomó el sobrenadante depositándolo en un tubo limpio. El fenol y el cloroformo separan y deshacen todas las moléculas diferentes al ADN. Nuevamente en la mesa de trabajo se agregó un décimo de la muestra (aproximadamente 45 µl) de Cloruro de Sodio 2M y dos y media veces el volumen de la muestra de alcohol 96° enfriado a -20°C. Estas sustancias provocan que el ADN se desenrolle permitiendo la liberación de moléculas diferentes atrapadas dentro del ADN. La muestra se dejó precipitando en un congelador a -20°C durante 24 hrs. Este precipitado se centrifugó durante 10 minutos a velocidad alta, el botón de ADN resultante se lavó con alcohol al 70% y secó al ambiente. Finalmente el ADN fue resuspendido en 100 µl de agua bidestilada y se conservó a -20°C (método tomado y modificado de Palumbi, 1996).

Para comprobar la extracción se corrieron las muestras junto con un marcador de ADN en un electrophoretic gel system: Termo AC Minicell Primo AC320 durante 20 minutos, para posteriormente comparar la posición de las bandas de ADN de las muestra con el marcador en una lámpara de luz ultravioleta. Las bandas de las muestras deben corresponder en posición a la banda de mayor número de pares de bases del marcador.

Amplificación. Una porción del gen 16S rRNA se amplificó por PCR utilizando los primers universales 16Sar (5'-CGCCTGTTTATCAAAAACAT-3') y 16Sbr (5'-CCGGTTTGAAGTCAGATCATG-3') en un ciclador termal Eppendorf Mastercycler gradient. Para obtener los productos deseados fue necesario preparar una "mezcla maestra" nunca antes utilizada con las siguientes proporciones:

Primer 1	1.0 µl x (#muestras + control)
Primer 2	1.0 µl x (#muestras + control)
Buffer 10x TaqDNA Pol.	5.0 µl x (#muestras + control)
dNTPs	1.0 µl x (#muestras + control)
MgCl ₂	1.5 µl x (#muestras + control)
Taq Polimerasa	0.25 µl x (#muestras + control)

Es importante que la Taq Polimerasa permanezca el menor tiempo posible fuera del congelador. Una vez lista la mezcla maestra se divide el volumen resultante entre el número de muestras teniendo en cuenta el control y se reparte en tubos de 0.2 ml previamente marcados. Posteriormente se agrega 1.0 µl de templado de ADN a cada tubo, excepto el control. Finalmente se agrega agua destilada y esterilizada para completar un volumen total de 50 µl en cada tubo.

El ciclo termal utilizado comprende un periodo de denaturación inicial de 2 minutos a 94°C, 35 ciclos con periodos de denaturación de 1.45 minutos a 94°C, de asociación de 1 minuto a 49°C y de extensión de 1.15 min. a 72°C seguido por 7 minutos extras a 72 °C. Controles negativos (sin ADN) se utilizaron en cada amplificación. Este ciclo termal se probó por primera vez en este estudio y se diferencia de otros publicados (France & Kocher, 1996), en el tiempo de denaturación, asociación y extensión así como en las temperaturas de los mismos.

Para evaluar los resultados de la PCR (reacción en cadena de la polimerasa) es necesario correr el total de la muestra de reacción en un gel de agarosa (electroforesis) para determinar si el peso molecular indicado por las bandas corresponde al peso molecular del gen que se desea amplificar. Las bandas se pueden cortar y transferir a tubos de 2 ml para aprovechar la muestra.

Secuenciación. Una nueva amplificación es necesaria para obtener productos marcados con terminadores dideoxinucleótidos fluorescentes necesarios para la secuenciación. Por lo que es necesario preparar un nueva mezcla maestra con las siguientes proporciones:

Reactivo Big dye	4 μ l
Buffer 5x	2 μ l
Uno de los primers utilizados para la amplificación original	1 μ l
Templado de ADN	4 μ l
H ₂ O	1 μ l

La mezcla se puede preparar con cada uno de los primers utilizados (por separado), para comparar y corroborar los resultados de la secuenciación.

Veinticinco ciclos con períodos de denaturación a 96°C por 10 segundos, asociación a 50°C por 5 segundos y extensión a 60°C por 4 minutos comprenden el ciclo termal en un Gene Amplifier PCR System 9700. Los productos obtenidos se pueden preservar a 4°C por tiempo indefinido.

Las muestras se purifican a través de columnas preparadas en tubos colectores preparados con 50 mg de Sephadex y 800 μ l de agua destilada y esterilizada. Después de homogenizar la preparación se centrifuga a 2800 rev/minuto por 2 minutos y se recupera el agua colectada. A continuación se pasa la columna a un tubo Eppendorf limpio y se agrega toda la muestra, nuevamente se centrifuga a 2800 rev./minuto por 3 minutos y se recupera el ADN. El ADN obtenido se seca en una centrifuga de vacío Eppendorf Vacufuge por 20 minutos.

Para que la muestra esté lista para ser analizada en el secuenciador es necesario resuspender el ADN agregando 20 μ l de formamida, distribuir la muestra en tubos de 0.5 ml con tapones con un orificio por el cual se introduce el capilar en el secuenciador. Finalmente se denaturaliza la muestra a 95°C por 3 minutos y posteriormente se coloca en hielo por 10 minutos para detener cualquier reacción. Una vez terminado este proceso la muestra está lista para ser introducida al secuenciador ABI PRISIM 310 de un capilar y se esperan los resultados.

Soluciones empleadas

- 10x amortiguador *Taq* polimerasa (pH 8.3)

Tris-HCl, pH 8.3	10 mM
MgCl ₂	1.5 mM
KCl	50 mM
NP-40	0.01%

TritonX 100 0.01%

- Mezcla de dNTP 10x

dATP 2.0 mM

dGTP 2.0 mM

dCTP 2.0 mM

dTTP 2.0 mM

- Buffer STE (pH 7.6, hecho comúnmente como 100x)

Tris-HCl, pH 7.6 10 mM

EDTA 1 mM

- Reactivo Big dye

dNTP proporción desconocida

ddNTP proporción desconocida

Buffer 10x proporción desconocida

MgCl₂ proporción desconocida

Taq Polimerasa proporción desconocida

- Gel agarosa

Agarosa 0.75 g

Buffer TAE 1% 75 ml

- Buffer TAE (pH 7.8, hecho comúnmente como 50x)

Tris-HCl 40 mM

Ácido acético 0.114%

EDTA, pH 8.0 1 mM

Apéndice 4

a) Alineamiento de secuencias del gen para 16S rRNA mitocondrial de *Eurythenes gryllus* del Golfo de México Localidad 2 (23° N; 92° W); localidad 4 (24° N; 85° W).

Abreviatura: Loc. = localidad

Los guiones horizontales representan “gaps”

```
Loc.2 1  gcccagtgattaattaaacggctgcggatatattgaccgtgctaaggtagcatagtcattt 60
          |||
Loc.4 8  gcccagtgattaattaaacggctgcggatatattgaccgtgctaaggtagcatagtcattt 67
          |||

Loc.2 61  gtcttttaattgggggctggaatgaagggtttaacaaaagatagtgctttattttaaat 120
          |||
Loc.4 68  gtcttttaattgggggctggaatgaagggtttaacaaaagatagtgctttattttaaat 127
          |||

Loc.2 121  ttgtaatttataataaagggtaaaaatactttgggtgtgattaagggacgacaagaccctaa180
          |||
Loc.4 128  ttgtaatttataataaagggtaaaaatactttgggtgtgattaagggacgacaagaccctaa187
          |||

Loc.2 181  aagctttatTTTT-aatatgagtttgagtttaaaataaaacagaaagttaactggggta239
          |||
Loc.4 188  aagctttatTTTTaaatatgagtttgagtttaaaataaaacagaaagttaactggggta247
          |||

Loc.2 240  gtttttttgtaaaatctgaagggtgtaaaaggcatataaaatggaagttaggtccttttag299
          |||
Loc.4 248  gtttttttgtaaaatctg-aggttgtaaaaggcatataaaatgg-agttaggtccttttag305
          |||

Loc.2 300  ataaggataaatttgagtgagttactttagggataacagcgtaatagtcctagggagaatc359
          |||
Loc.4 306  ataaggataaatttgagtgagttactttagggataacagcgtaatagtcctagggag-atc364
          |||

Loc.2 360  gtatctatgggaattgattgcgacctcgatggttgaattaaaagctcagtgtaga 413
          |||
Loc.4 365  gtatctatggg-attgattgcgacctcgatggttgaattaaaagctcagtgtaga 417
          |||
```

b) Comparación de secuencias del gen para 16S rRNA de *Eurythenes gryllus* procedentes de diferentes zonas del océano mundial.

No. de haplotipo = no. de acceso en “Gen Bank”, posición geográfica en Tabla 8.

Abreviaturas: Loc.2 = localidad 2 este estudio, Loc. 4 = localidad 4 este estudio.

Nucleótidos idénticos representados por puntos, “gaps” por guiones y reemplazos por el nuevo nucleotido.

Blast no. 1079045534-25792-186704226994.BLASTQ3,

Secuencias alineadas:

Loc. 2 *Eurythenes gryllus*
 U40440 *Eurythenes gryllus*
 U40438 *Eurythenes gryllus*
 U40441 *Eurythenes gryllus*
 U40439 *Eurythenes gryllus*
 U40437 *Eurythenes gryllus*
 U40443 *Eurythenes gryllus*
 U40442 *Eurythenes gryllus*
 U40444 *Eurythenes gryllus*
 U40445 *Eurythenes gryllus*
 U40448 *Eurythenes gryllus*
 U40447 *Eurythenes gryllus*
 U40446 *Eurythenes gryllus*
 U40449 *Eurythenes sp.*
 U40450 *Abyssochomene sp.*
 U40451 *Abyssochomene sp.*

Loc. 2	1	gcccagtgatta--attaacggctgcggtatattgaccgtgctaaggtagcatagtc	58
U40440	26--.....	83
U40438	19--.....	76
U40441	24--.....	81
U40439	31--.....	88
U40437	38--.....	95
U40443	36--.....	93
U40442	25--.....	82
U40444	26--.....	83
U40445	14--.....	71
U40448	18t--g.....	75
U40447	26t--g.....	83
U40446	25t--g.....	82
U40449	37t.....c.....a.....	81
U40450	33	--.....a.....t.....a.....t.....a.....	78
U40451	19at.....a.....t.....a.....t.....a.....	78

Loc. 2 59 ttgtcttttaattgggggctggaatgaagggtttaacaaagatagtgtctttatttta 118
 U40440 84a..... 143
 U40438 77a.....g.....g..... 136
 U40441 82a.....g..... 141
 U40439 89a..... 148
 U40437 96a..... 155
 U40443 94a.....g.....g..... 153
 U40442 83a.....g..... 142
 U40444 84a.....g.....g..... 143
 U40445 72a..... 131
 U40448 76a.....g.....g..... 135
 U40447 84a.....g.....g..... 143
 U40446 83a.....g.....g..... 142
 U40449 82c.....t.....g.....a.....ga.c.....t..... 141
 U40450 79t.....aaa.....a.....t..... 134
 U40451 79t.....aaa.....ag..t..... 134

Loc. 2 119 atttgtaattataataagggtaaaaatactttgggtgattgaaggacgacaagacct 178
 U40440 144g.a.....c..... 203
 U40438 137a.....c..... 196
 U40441 142a.....c..... 201
 U40439 149g.a.....c.....g..... 208
 U40437 156g.....a.....c.....a..... 215
 U40443 154a.....c..... 213
 U40442 143a.....c..... 202
 U40444 144a.....c..... 203
 U40445 132g.g...a.....c..... 191
 U40448 136g.a.g.a.....c.aa.ca..... 195
 U40447 144g.a.g.a.....c.aa.ca..... 203
 U40446 143g.a.g.a.....c.aa.ca..... 202
 U40449 142t.g.g.a.t.....cag..gc.....t..... 201
 U40450 182c.....t..... 197
 U40451 182t..... 197

Loc. 2 179 aaaagcttta-tttt-taatatgagtttgagtttaaaaataaacagaaagttaactggg 236
 U40440 204-...-...c.ag.....g.t..... 261
 U40438 197-...-...g.a.....t..g.....g..... 254
 U40441 202-...-...g.a.....t..g.t.ttg.....g..... 259
 U40439 209-...-...c.ag.....g.t..... 266
 U40437 216-...-...c.a.....g.g.....g..... 273
 U40443 214-...-...g.a.....t..g.t..g..... 271
 U40442 203-...-...g.a.....t.c.g.t.ttg..... 260
 U40444 204-...-...g.a.....t..g.t..g..... 261
 U40445 192-...-...g.g.a.....t..g.t..... 249
 U40448 196t...-g...t.t.a.....gg.g.gt.t...g..... 253
 U40447 204t...-g...t.t.a.....gg.g.gt.t...g..... 261
 U40446 203-...-...t.g.ct.t.a.....gg.g.gt.t...g..... 260
 U40449 202 215
 U40450 198 211
 U40451 198 211

Loc. 2 237 gtagttttttgtaaaatctgaaggttgtaaaaggcatataaaatggaagttaggtcctt 296
 U40440 262-...-...g.....g...-g..... 319
 U40438 255-...-...g.....g...-g..... 312
 U40441 260-...-...g.....g...-g..... 317
 U40439 267-...-...a.....g...-g..... 324
 U40437 274-...-...a.g.gg.g.-..... 331
 U40443 272-...-...g.....g...-g..... 329
 U40442 261-...-...g.....g...-g..... 318
 U40444 262-...-...g.....g...-g..... 319
 U40445 250-...-...g.....g...-g..... 307
 U40448 254-...-...g.t.a.....g...-g..... 311
 U40447 262-...-...g.t.a.....g...-g..... 319
 U40446 261-...-...g.t.a.....g...-g..... 318
 U40449 306 315

Loc. 2 297 tagataaggataatttgagtgagttactttagggataacagcgaatagtcctagggaga 356
 U40440 320a..... 378
 U40438 313a..... 371
 U40441 318 376
 U40439 325a..... 383
 U40437 332 390
 U40443 330a..... 388
 U40442 319 377
 U40444 320 ..c.....a..... 378
 U40445 308a..... 366
 U40448 312a.....ac.t..... 370
 U40447 320a.....ac.t..... 378
 U40446 319a.....ac.t..... 377
 U40449 316 ..t.....tg...aga.....acttc..... 374
 U40450 318t.a..... 354
 U40451 328 354

Loc. 2 357 atcgtatctatgggaattgattgacacctcgatgtgaattaaagctcagtgtagagca 416
 U40440 379-g.....g..... 437
 U40438 372a..... 430
 U40441 377a..... 435
 U40439 384-g.....g..... 442
 U40437 391 447
 U40443 389a..... 447
 U40442 378a..... 436
 U40444 379a..... 437
 U40445 367 ..c.....-gc..... 423
 U40448 371 ..c.....-g.....t..... 429
 U40447 379 ..c.....-g.....g...t..... 437
 U40446 378 ..c.....-g.....g...t..... 436
 U40449 375 ...t.....a.-g.a.....g...t...gt..... 433
 U40450 381 408
 U40451 377 408

Loc. 2 417 ga 418
 U40440 438 .. 439
 U40438 431 . 431
 U40441 436 .. 437
 U40439 443 .. 444
 U40437 448 . 448
 U40443 437 .. 438
 U40442 438 . 438
 U40444 430 .. 431
 U40445 438 .. 439
 U40448 437 .. 438

Blast no. 1079043006-27689-142451870373.BLASTQ3,

Secuencias alineadas:

Loc. 4 *Eurythenes gryllus*
U40440 *Eurythenes gryllus*
U40439 *Eurythenes gryllus*
U40438 *Eurythenes gryllus*
U40443 *Eurythenes gryllus*
U40437 *Eurythenes gryllus*
U40445 *Eurythenes gryllus*
U40444 *Eurythenes gryllus*
U40442 *Eurythenes gryllus*
U40448 *Eurythenes gryllus*
U40447 *Eurythenes gryllus*
U40446 *Eurythenes gryllus*
U40449 *Eurythenes* sp.
U40451 *Abyssochomene* sp. 2
U40450 *Abyssochomene* sp. 1

Loc. 4	1	aaggcctgccagtgatt--a--attaacggctgCGGTatattgaccgtgctaaggtag	56
U40440	19--..	74
U40439	24--..	79
U40438	12--..	67
U40443	29--..	84
U40437	31--..	86
U40445	7--..	62
U40444	19--..	74
U40441	17--..	72
U40442	18--..	73
U40448	11-t-g	66
U40447	19-t-g	74
U40446	18-t-g	73
U40449	15tgg-t.....t.....C.....	72

Loc. 4	57	catagtcatttgccttttaattggggcctggaatgaagggtttaacaaagatagtgtct	116
U40440	75a.....	134
U40439	80a.....	139
U40438	68a.....g.....	127
U40443	85a.....g.....	144
U40437	87a.....	146
U40445	63a.....	122
U40444	75a.....g.....	134
U40441	73a.....g.....	132
U40442	74a.....g.....	133
U40448	67a.....g.....	126
U40447	75a.....g.....	134
U40446	74a.....g.....	133
U40449	73a.....C.....t.....g.....a.....ga.C.....	132

Loc. 4 117 ttatTTTaaatttgtaatttataataagggtaaaaatactttggTgtgattaagggacga 176
 U40440 135g.a.....C..... 194
 U40439 140g.a.....C.....g..... 199
 U40438 128 ..g.....a.....C..... 187
 U40443 145 ..g.....a.....C..... 204
 U40437 147g.....a.....C.....a..... 206
 U40445 123g.g...a.....C..... 182
 U40444 135 ..g.....g.....a.....C..... 194
 U40441 133g.....a.....C..... 192
 U40442 134g.....a.....C..... 193
 U40448 127 ..g.....g...a.g.a.....C.aa.ca..... 186
 U40447 135 ..g.....g...a.g.a.....C.aa.ca..... 194
 U40446 134 ..g.....g...a.g.a.....C.aa.ca..... 193
 U40449 133 ..t.....t..g.g.a..t.....cag...gc..... 192

Loc. 4 177 caagaccctaaaagctttatTTTTaaatagagtttgagttTaaaataaaacagaaagt 236
 U40440 195-..C.ag.....g..t..... 253
 U40439 200-..C.ag.....g..t..... 258
 U40438 188-..g.a.....t..g...g... 246
 U40443 205-..g.a.....t..g...t..g... 263
 U40437 207-..C.a.....g..g...g... 265
 U40445 183-..g.g.a.....t..g...t.. 241
 U40444 195-..g.a.....t..g...t..g... 253
 U40441 193-..g.a.....t..g...t.tg... 251
 U40442 194-..g.a.....t.c.g..t.tg... 252
 U40448 187t.g...t.t...a.....gg.g.g.t..t.- 245
 U40447 195t.g...t.t...a.....gg.g.g.t..t.- 253
 U40446 194t.g..ct.t...a.....gg.g.g.t..t.- 252
 U40449 193 t..... 215

Loc. 4 237 taactgggtagtTTTTtgTaaatctgaggttgTaaaaggcatataaaatggagttag 296
 U40440 254a.....g..g... 313
 U40439 259a.....g..g... 318
 U40438 247g.....g..g... 306
 U40443 264g.....g..g... 323
 U40437 266a..g...gg...ga... 325
 U40445 242g.....g... 301
 U40444 254g.....g..g... 313
 U40441 252g.....g..g... 311
 U40442 253g.....g..g... 312
 U40448 246 ..g.....g.t.a.....g..g... 305
 U40447 254 ..g.....g.t.a.....g..g... 313
 U40446 253 ..g.....g.t.a.....g..g... 312
 U40449 306 309

Loc. 4 297 gtcctttagataaggataatttgagtgagttactttaggataacagcgtaatagtccta 356
 U40440 314a..... 373
 U40439 319a..... 378
 U40438 307a..... 366
 U40443 324a..... 383
 U40437 326a..... 385
 U40445 302a..... 361
 U40444 314c.....a..... 373
 U40441 312a..... 371
 U40442 313a..... 372
 U40448 306a.....ac.t... 365
 U40447 314a.....ac.t... 373
 U40446 313a.....ac.t... 372
 U40449 310t.....tg...aga.....acttc. 369

Loc. 4 357 gggagatcgtatctatgggattgattgcgacctcgatgttgaattaaaagctcagtgtag 416
 U40440 374g.....g. 433
 U40439 379g.....g. 438
 U40438 367a..... 426
 U40443 384a..... 443
 U40437 386 445
 U40445 362c.....gc..... 421
 U40444 374a..... 433
 U40441 372a..... 431
 U40442 373a..... 432
 U40448 366c.....g.....t..... 425
 U40447 374c.....g.....g...t..... 433
 U40446 373c.....g.....g...t..... 432
 U40449 370t.....a.g.a..... 416

Loc. 4 417 a-caaaagctacggggtgagggtttgttcaacctttaa 454
 U40440 434 .g.g.....a..... 467
 U40439 439 .g.g.....a..... 476
 U40438 427 .g.gg.....a..... 464
 U40443 444 .g.gg.....a..... 482
 U40437 446 .gt.g.....a..... 484
 U40445 422 .gt.g.....a..... 459
 U40444 434 .g.gg.....a..... 466
 U40441 432 .g.g.....a..... 453
 U40442 433 .g.g.....a..... 456
 U40448 426 .g.g.....a.t..... 464
 U40447 434 .g.g.....a.t..... 472
 U40446 433 .g.g.....a.t..... 471