

03067



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Unidad Académica de los Ciclos Profesional y de

Posgrado del Colegio de Ciencias y Humanidades

Proyecto Académico Especialización, Maestría

y Doctorado en Ciencias del Mar

**ECOFISIOLOGIA DE SEIS MACROCRUSTACEOS DOMINANTES
(DECAPODA) DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL DEL
NW DEL GOLFO DE MEXICO**

T E S I S

Que para obtener el grado de:

Maestría en Ciencias del Mar

(Oceanografía Biológica y Pesquera)

PRESENTA:

ANDREA BOLONGARO-CREVENNA RECASENS

Diciembre de 1997

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

CONTENIDO

RESUMEN	3
INTRODUCCION	4
ANTECEDENTES	7
AREA DE ESTUDIO	9
MATERIAL Y METODO	
Muestreo	12
Trabajo en laboratorio	13
Consumo de oxígeno en animales en ayuno	13
Concentración de glucosa en animales en ayuno	14
Concentración de glucosa y glucógeno en animales recién alimentados	15
Consumo de oxígeno de hepatopáncreas en animales recién alimentados	16
RESULTADOS	
A. PATRONES DE DISTRIBUCION	
Distribución estacional del complejo de macrocrustáceos	18
Distribución batimétrica del complejo de macrocrustáceos	19
Densidad y biomasa de seis especies de macrocrustáceos	21
a) Distribución estacional	22
b) Distribución batimétrica	23
Intervalo batimétrico de distribución por especie	26
B. RESPUESTAS FISIOLOGICAS	
Metabolismo respiratorio de animales en ayuno	28
Metabolismo respiratorio y concentración de glucosa de animales en ayuno	33
Metabolismo respiratorio y concentración de glucosa de animales recién alimentados	37
DISCUSION	40
CONCLUSIONES	50
LITERATURA CITADA	52
AGRADECIMIENTOS	55

RESUMEN

Se estudiaron las variaciones estacionales de la actividad metabólica de seis especies de macrocrustáceos que coexisten en la plataforma continental del NW del Golfo de México: *Penaeus aztecus*, *Scyrcionia brevirrostris*, *Calappa sulcata*, *Hepatus ephelyticus*, *Portunus spinicarpus* y *Callinectes similis*. Estas especies presentaron variaciones espacio-temporales en su distribución y abundancia. La densidad y biomasa promedio de los macrocrustáceos presentaron una relación inversa con la profundidad ($r^2=0.82$). En lluvias se registraron valores mayores (0.007 ind/m²; 0.0041 g C/m²) y en sequía menores (0.0016 ind./m²; 0.0013 g C/m²). La mayor biomasa se asoció con los pulsos estacionales de aporte continental de los ríos Pánuco, Soto la Marina y de la Laguna Madre.

Las especies estudiadas presentaron ritmos fisiológicos diferentes en función a las adaptaciones morfológicas y a los cambios climático-estacionales. Los peneidos presentaron ritmos circádicos desfasados. La tasa metabólica en *P. aztecus* fué mayor durante la noche (3.31 mg/O₂/h/ g pslc) y en *S. brevirrostris* mayor durante el día (3.19 mg/O₂/ h/ g pslc)). Se interpretó estos resultados como una estrategia para evitar las presiones generadas por la competencia y tener un óptimo aprovechamiento de los recursos disponibles en el sistema de plataforma continental. Los bajos valores de biomasa y densidad de *C. sulcata* (0.00009 ind/m²; 0.00002 g C/m²) y *H. ephelyticus* (0.00001 ind./m²; 0.00009 gC/m²) así como sus ritmos circádicos no desfasados permiten inferir que éstas especies no están expuestas a fuertes presiones de competencia. La tasa metabólica de los portúnidos fué significativamente diferente a la de las otras especies con valores intermedios entre calápidos y peneidos (1.06 mg O₂/h/ g pslc). Los peneidos tuvieron una tasa metabólica significativamente mayor (3.31 mg O₂/h/g pslc) debido a su alto nivel de actividad. Los calápidos reportaron las tasas metabólicas más bajas (0.60 mg O₂/h/g pslc).relacionadas con una menor movilidad. En los peneidos se asoció el mayor consumo de oxígeno de los organismos con la hora de alimentación.

INTRODUCCION

El presente estudio se llevó a cabo en la plataforma continental del noroccidente del Golfo de México, región que se caracteriza por la influencia continental de tres ríos (Río Bravo, Río Soto la Marina y Río Pánuco), así como por la presencia de dos lagunas costeras (Laguna Madre y Laguna de Tamiahua).

La plataforma continental se caracteriza por tener influencia del continente a través de las descargas de los ríos y el intercambio de masas de agua de las lagunas costeras y estuarios. Estos sistemas aportan nutrientes y materia orgánica produciendo así áreas altamente productivas, principalmente en los deltas y sobre la plataforma interna (Barnes, 1980; Antoine, 1971). Una parte de la producción primaria planctónica se aporta a la comunidad del bentos mediante la sedimentación de las microalgas (Flint y Rabalais, 1981). Otro factor hidrológico que influye en la aportación de nutrientes y materia orgánica a la comunidad bentónica, es la circulación de las corrientes superficiales y los giros anticiclónicos en el Golfo de México, lo que promueve la producción béntica a lo largo de la plataforma continental externa y el talud superior (Escobar y Soto, 1997). En las zonas de la plataforma externa con mayor profundidad y en donde la luz ya no penetra, las comunidades bentónicas se mantienen principalmente por el aporte de carbón orgánico particulado (Barnes, 1980). El ambiente de plataforma sostiene poblaciones de organismos marinos neríticos y bentónicos, entre los que se encuentran los crustáceos decápodos. El bentos es un componente importante del ecosistema acuático, ya que representa un eslabón en la dinámica trófica de pesquerías, entre las que destacan la de los crustáceos decápodos. Debido a su reducida movilidad, el bentos puede ser un buen indicador de los cambios ambientales que ocurren en ciertas áreas del ecosistema marino (Flint y Rabalais, 1981).

El comportamiento y los ritmos fisiológicos de organismos marinos están estrechamente relacionados a las fluctuaciones diarias de las variables ambientales. Entre

los factores físicos que juegan un papel importante en las fluctuaciones metabólicas figuran la temperatura, la salinidad, la textura y composición de sedimentos (materia orgánica y oxígeno disuelto) y la presión hidrostática (en plataforma externa principalmente), (Bolt, *et al.*, 1989; Natarajan, 1989). Se ha demostrado que en condiciones naturales existe un reloj interno de los organismos cuyas respuestas periódicas están sincronizadas con el ambiente (Palmer, 1989 a,b).

Entre las respuestas fisiológicas, la tasa respiratoria ha sido considerada como un buen indicador de la actividad de los organismos acuáticos, pues está relacionada con las necesidades de energía para la alimentación, la migración ó el escape de los depredadores (Rosas *et al.*, 1992). En los crustáceos decápodos el consumo de oxígeno es utilizado como un indicador de la energía utilizada en la actividad muscular general, la actividad cardíaca, la regulación del medio interno y el movimiento del escafognatito entre otros (Findley, *et al.*, 1978; Houlihan, *et al.*, 1985; Rosas *et al.*, 1992b). Los valores máximos de consumo de oxígeno se atribuyen a un aumento en la actividad de los organismos, y a la vez ésta mayor actividad puede deberse a movimientos para evadir a los depredadores, a patrones de movimiento y migración, a la actividad alimenticia ó a la reproducción.

Los ritmos fisiológicos de los crustáceos también pueden estar asociados con diferentes tipos de fluctuaciones como es la disponibilidad del alimento y las estrategias para la alimentación o competencia entre las especies (Gherardi *et. al.*, 1989). El estudio de estos procesos contribuyen a establecer los mecanismos mediante los cuales la energía es asimilada y empleada en las comunidades marinas.

En la plataforma continental se distribuyen especies de macroinvertebrados bentónicos algunos de los cuales han tenido que desarrollar estrategias de vida que les permitan coexistir en un ambiente con recursos limitados (Rosas, *et al.*, 1992b). El estudio de la diversidad y abundancia de los crustáceos decápodos así como de los procesos

ecofisiológicos asociados con su adaptación tiene interés por la importancia ecológica y económica de muchas de estas especies.

Bajo la hipótesis de que cuando especies filogenéticamente cercanas están presentes en un ambiente donde probablemente explotan los mismos recursos, éstas desarrollan estrategias adaptativas para coexistir, se han seleccionado tres pares de especies filogenéticamente cercanas y afines de acuerdo a sus características morfofisiológicas; éstas son: *Penaeus aztecus* y *Sicyonia brevirostris* representantes de la familia Penaeidae; *Callinectes similis* y *Portunus spinicarpus* representantes de la familia Portunidae y *Calappa sulcata* y *Hepatus ephelyticus* representantes de la familia Calappidae. Adicionalmente se escogió al camarón blanco *Penaeus setiferus* cuando la disponibilidad de *P. aztecus* no fue suficiente para desarrollar la fase experimental

El objetivo de la presente investigación es realizar un estudio ecofisiológico con la finalidad de conocer las variaciones estacionales de la actividad metabólica de seis especies de macrocrustáceos que coexisten en el ambiente de plataforma en el NW del Golfo de México, para lo cual se plantearon las siguientes metas:

- Describir la distribución y abundancia espacio-temporal (estacional y por intervalo batimétrico) del complejo de macrocrustáceos y de las seis especies.
- Determinar las variaciones diarias en el consumo de oxígeno y los niveles de glucosa en hemolinfa y glucógeno en el hepatopáncreas de animales sin alimento y recién alimentados.

ANTECEDENTES

El estudio de los componentes bentónicos del ambiente de plataforma en el Golfo de México es importante para poder conocer la estructura y dinámica de la comunidad del bentos. En este sentido es necesario realizar una evaluación de diversos factores, como son los patrones de distribución y abundancia de las especies, la estimación de la biomasa y la densidad, el gasto metabólico, etc.

Existen diversos trabajos sobre el ambiente de plataforma en el Golfo de México, los cuales abarcan desde una caracterización fisicoquímica y biológica de la columna de agua (Vidal *et al.*, 1988; Vidal *et al.*, 1994; Zamudio, 1997; Alexander, 1996) hasta el estudio de la fauna del fondo marino (Flint y Rabalais, 1981; Flint, 1981; Rowe, 1974; Escobar y Soto, 1997). Entre los estudios del bentos en el noroeste de la Plataforma Continental del Golfo de México se encuentran algunos enfocados a la descripción taxonómica y patrones de distribución (Rodríguez, 1993; Florido y Peralta, 1991; García-Montes *et al.*, 1988), así como a la evaluación de la biomasa béntica (Escobar y Soto, 1997). Entre estos trabajos cabe resaltar el realizado por Escobar y Soto, (1997) donde registran una variabilidad espacio temporal de la biomasa béntica asociada a las condiciones ambientales definidas por giros anticiclónicos, mezclas convectivas, los vientos del norte, y las desembocaduras de los ríos.

En relación con los ritmos fisiológicos de los crustáceos decápodos existen varios estudios en los que se ha demostrado la existencia de variaciones diarias en el consumo de oxígeno (Díaz-Iglesia, 1976; Rosas *et al.*, 1992b; Vanegas *et al.*, 1988), la tasa cardíaca (Ansell, 1973) y los niveles de glucosa sanguínea (Dean y Venberg, 1965a; Spaargaren y Haefner, 1987; Lynch y Webb, 1973; Rosas *et al.*, 1992a). De acuerdo con varios autores, estos ritmos están controlados por las variaciones diarias de la salinidad, temperatura, alimentación, fotoperiodo, etc. (Dean y Venberg, 1965a; Natarajan, 1989; Rosas, 1989; Vanegas *et al.*, 1988). En los ambientes marinos donde las condiciones ambientales

tienden a ser más estables, estos ritmos han sido asociados con las variaciones diarias en la concentración de oxígeno, con el alimento disponible y con las estrategias necesarias para reducir la competencia (Rosas *et al.*, 1992b).

En un estudio reciente Sánchez *et al.*, (1991) detectaron una asociación entre el consumo de oxígeno, grosor del caparazón y actividad de seis especies de crustáceos decápodos. Entre estas especies y por sus características morfofisiológicas se identificaron tres grupos de organismos; los camarones *Penaeus aztecus* y *Sicyonia brevirostris*, los portúnidos *Callinectes similis* y *Portunus spinicarpus* y los cangrejos *Calappa sulcata* y *Hepatus ephelyticus*. Estas especies se han identificado como componentes dominantes de la Plataforma Continental del Golfo de México (Soto, 1980).

Gibson y Barker, (1979) publicaron un amplio estudio sobre el hepatopáncreas de los decápodos tratando aspectos de la anatomía, histología, morfofisiología y metabolismo de este órgano. Por su parte, Al Mohanna y Not (1987) describieron el proceso digestivo en *P. semisulcatus* destacando la función del hepatopáncreas en la absorción y digestión de las partículas alimenticias, mediante una serie de procesos que incluyen la secreción de enzimas digestivas, la digestión y absorción, almacenamiento de reservas y la eliminación de productos de desecho, resultantes del rompimiento del alimento ingerido. En un estudio reciente Rosas *et al.*, (1995) determinaron el papel del hepatopáncreas en el metabolismo respiratorio de machos adultos del camarón blanco *P. setiferus*, éstos autores encontraron que existe una alta correlación entre el metabolismo respiratorio y la actividad de alimentación.

AREA DE ESTUDIO

La zona de estudio se localiza en la plataforma continental del de NW del Golfo de México entre los paralelos 21° y 26° de latitud norte, frente a los estados de Veracruz y Tamaulipas, México (Fig.1). Según la clasificación de Antoine (1971) el área de estudio queda comprendida dentro de la Plataforma Oriental Mexicana, caracterizada por ser estrecha y con una cordillera submarina paralela a la línea de costa. Esta cordillera actúa como una barrera bajo la cual hay gran acumulación de sedimentos y materia orgánica (Pequegnat y Pequegnat, 1970). Esta provincia se localiza frente a las costas de Tamaulipas y norte de Veracruz en donde resaltan por su extensión la Laguna Madre y la Laguna de Tamiahua, así como las desembocaduras de los ríos Pánuco, Soto la Marina, Tuxpan, Cazes, Tecolutla y Nautla. En esta región la plataforma es estrecha, generalmente menos de 50 km de ancho. Los sedimentos superficiales de la plataforma son lodos y arenas finas. Se encuentran parches de grava y arena con cuarzo mezclada con lodo en las plataformas media e interna al norte de Tamiahua, y a lo largo de la plataforma interna al norte de los ríos Pánuco y Soto la Marina (Escobar y Soto, 1997)

Vidal *et al.* (1988; 1989 y 1990) han registrado dos condiciones hidrográficas principales en el área de estudio: de mezcla y estratificada, las cuales dependen del patrón general de circulación en el Golfo de México, la estación climática y los rasgos fisiográficos de la zona entre otros. La condición de mezcla se caracteriza por establecerse con la llegada de los vientos "nortes" en noviembre y dura hasta finales de febrero. En la columna de agua se presenta una mezcla convectiva cuyo efecto alcanza los 150 m de profundidad. Se presenta una termoclina profunda (80 a 160 m) y la temperatura y salinidad del agua son menores (12°C y 31 ‰) a causa de un mayor flujo de agua dulce proveniente de los principales ríos.

La condición estratificada se presenta en abril y prevalece hasta septiembre con la llegada de la temporada de lluvias. Esta condición produce gradientes verticales y

horizontales; así se tiene la presencia de una termoclina estacional cerca de los 18 m limitada por agua oceánica (23°C y 36.5 % de salinidad). El flujo de agua continental origina una pluma superficial (2-5 m) que se extiende cerca de los 50 km. Durante la temporada lluviosa la descarga de los principales ríos generan una fina capa de agua de baja salinidad (30 %) y baja temperatura (21 a 23°C), que puede ser trazada casi a 100 km de las desembocaduras de las lagunas costeras Laguna Madre y Tamiahua y los ríos Soto la Marina y Pánuco (Soto y Escobar, 1995; Escobar y Soto, 1997).

Las principales estructuras hidrológicas del área de estudio son la desembocadura del Río Pánuco en la porción sur y la presencia de la Laguna Madre en la zona norte. Los sedimentos terrígenos están confinados a áreas influenciadas por las principales plumas de los ríos. Estos sedimentos son principalmente biogénicos (Escobar y Soto, 1997). Los nutrientes que llegan de los ríos soportan gran parte de la producción primaria en aguas superficiales, siendo ésta una de las principales fuentes de carbono hacia el sedimento (Cruz-Kaegi y Rowe, 1992). El carbono orgánico que llega al sedimento, puede ser una de las principales fuentes alimenticias que influyen sobre el metabolismo béntico (Escobar y Soto, 1997).

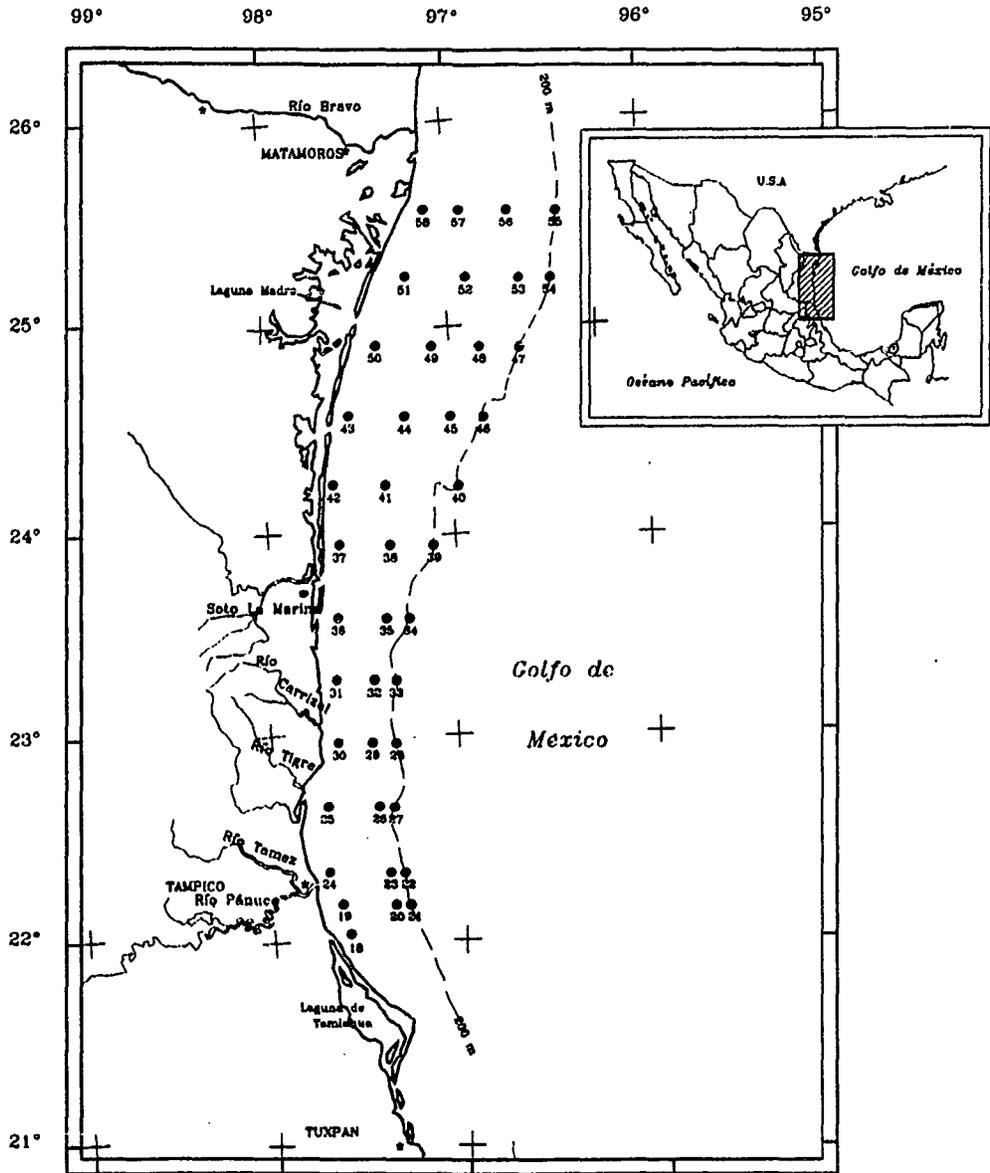


Figura 1. Area de estudio. Línea punteada: isobata 200 m. ● Identificación de estación.

MATERIALES Y METODOS

El material biológico se obtuvo durante los cruceros oceanográficos OGMEX 8 (septiembre de 1989), OGMEX 9 (abril de 1990) Y OGMEX 10 (noviembre de 1990) a bordo del Buque Oceanográfico "Justo Sierra". Durante estos cruceros se colectaron muestras de fauna bentónica mediante redes de arrastre tipo camaronera de 35, 60 y 65 pies de ancho.

Cada muestra se tomó con un arrastre que cubrió 1 milla náutica por localidad a una velocidad promedio de 2 nudos. Durante la Campaña OGMEX 8 se realizaron muestreos en 38 localidades cubriendo un área de 0.75 km², en 32 durante el OGMEX 9 cubriendo un área de 0.63 km² y en 33 durante el OGMEX 10 en un área de 0.92 km². Las estaciones de muestreo se distribuyeron en 18 transectos perpendiculares a la línea de costa con 3 a 4 estaciones por transecto, abarcando profundidades desde los 17 hasta los 208 metros. Para la realización del muestreo se consideraron 3 estratos batimétricos: plataforma interna (17 a 50 m), plataforma media (50 a 100 m) y plataforma externa (100 a 200 m). Así mismo se incluyó 3 variables estacionales: temporadas de sequía (abril), lluvias (septiembre) y nortes (noviembre) (Tabla 1).

Los ejemplares de la carcinofauna obtenidos fueron identificados a especie según las claves de Williams (1984); se anotó el número de individuos, su peso húmedo (g ph), su talla en cm (L.T.) y su sexo (o estadio). La biomasa se estimó en términos de carbón orgánico asumiendo el factor de conversión de 4.3 % para convertir el valor de peso húmedo a carbón orgánico según la tabla propuesta por Rowe (1983). Para cada localidad se obtuvieron registros de salinidad y temperatura determinados con la sonda CTD (conductividad, temperatura y presión).

Los datos de la distribución y abundancia de las especies estudiadas obtenidos durante los muestreos se procesaron de la siguiente forma: Se calcularon las biomásas y

densidades de cada especie para cada una de las variables. Se realizó un análisis de varianza de Kruskal-Wallis por intervalos y una X^2 para evaluar las diferencias de biomasa y densidad entre las variables espacio-temporales.

Trabajo de laboratorio

Se realizó una serie de experimentos fisiológicos para medir el metabolismo respiratorio y glucídico de las especies estudiadas durante los cruceros OGMEX 9 (sequía) Y 10 (nortes) a bordo del B/O "Justo Sierra".

Los organismos utilizados en los experimentos fueron elegidos aleatoriamente a partir de las muestras colectadas durante los arrastres siendo juveniles y preadultos. Una vez obtenidos los animales se transfirieron a un tanque de 60 l con un flujo continuo de agua de mar para mantenerlos durante 24 h como periodo de aclimatación, a una temperatura de $27^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ y a una salinidad de 34 ‰, así mismo se mantuvieron con un fotoperiodo natural de 11 h luz y 13 h oscuridad. Durante el periodo de aclimatación los organismos permanecieron sin alimento.

Consumo de oxígeno en animales en ayuno

Una vez transcurrido el periodo de aclimatación se seleccionaron 10 organismos de cada especie y fueron colocados individualmente en 11 cámaras conectadas a un respirómetro de flujo, de acuerdo al diseño descrito por Díaz *et al.* (1989) y siguiendo el procedimiento por Sánchez *et al.* (1991).

Se realizaron mediciones de consumo de oxígeno de los organismos cada 2 h durante un ciclo de 24 h. Una vez terminado el ciclo se sacrificó a los animales, se obtuvo el peso húmedo y se congelaron a -20°C . Los datos de consumo de oxígeno se reportaron como $\text{mg O}_2/\text{h/g pslc}$ (peso seco libre de cenizas). Para determinar el consumo de oxígeno

por peso específico se utilizó la relación $Y = aX^b$ donde X = peso específico en g pslc y a = consumo de oxígeno por individuo en mg O/h/g pslc (Sánchez *et al.*, 1991)

Las mediciones del consumo de oxígeno de los animales durante el periodo de oscuridad se realizaron con luz roja para disminuir cualquier ritmo de actividad anormal. Con los datos de consumo de oxígeno se calcularon coeficientes de regresión para cada periodo de 12 h y se compararon con una ANCOVA (Zar, 1984). Para probar si existen diferencias significativas entre los valores obtenidos en las mediciones para cada uno de los experimentos en los distintos tiempos se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (Zar, 1994). La energía consumida por los organismos durante los experimentos fué estimada de la Amplitud Metabólica, la cual se calculó a partir de la diferencia entre el máximo y mínimo consumo de oxígeno en un ciclo de 24 h para cada especie, de acuerdo al método de Díaz-Iglesia (1976). Este índice se utilizó para para comparar diferencias en la actividad metabólica de las especies estudiadas durante las temporadas de sequía y lluvias.

Concentración de glucosa en animales en ayuno

Después del periodo de aclimatación se seleccionaron 24 organismos en el estado de intermuda para la determinación de glucosa en hemolinfa.

En el caso de los cangrejos braquiuros, se extrajeron 100 μ l de hemolinfa de la membrana artropoidal del quinto pereiópodo utilizando una jeringa hipodérmica. Se utilizó una solución de citrato de sodio al 12.5 % como anticoagulante (Martin *et al.*, 1991). En los camarones se punzó la membrana de la cavidad pericárdica. Las muestras se obtuvieron con la menor manipulación posible de los organismos para evitar el estrés y se tomaron en menos de 30 segundos. La glucosa en la hemolinfa se determinó por el método de la oxidasa glucosa utilizando un kit comercial (Merckotest 3393). Se realizaron réplicas con al menos 3 animales cada 4 h durante el ciclo de 24 h de la fase experimental, previamente descrito.

Debido a que se encontró un número insuficiente de cangrejos de la especie *P. spinicarpus*, se incluyeron algunos ejemplares de *Portunus gibbesii* de talla similar a los de *P. spinicarpus* para poder comparar las concentraciones de glucosa en portúnidos

Para establecer diferencias estadísticas significativas entre las concentraciones de glucosa en las fases de oscuridad y las fases de luz para cada especie se promediaron los datos de cada periodo de 12 h y se utilizó la prueba no-paramétrica de Mann-Whitney (Zar, 1984).

Concentración de glucosa y glucógeno en animales recién alimentados

Con el objetivo de evaluar las variaciones en el consumo de oxígeno, las concentraciones de glucosa en hemolinfa y de glucógeno en hepatopáncreas de un representante de la familia Penaeidae se realizó un nuevo experimento con organismos de la especie *P. setiferus* capturados en junio de 1992, debido a que no fué posible contar con la disponibilidad de *P. aztecus*.

En la plataforma continental frente a la Laguna de Términos, Campeche se capturaron 39 ejemplares de *P. setiferus*, adultos y de sexo masculino. En el laboratorio los camarones se pusieron en tanques de 1000 l con un flujo de agua de mar aereada, bajo un fotoperiodo de 14 h luz /10 h oscuridad. Después del periodo de aclimatación de 24 h los animales se dejaron sin alimento durante 72 h. Durante el experimento la salinidad se mantuvo en 32‰ y la temperatura a $28\text{ }^{\circ}\text{C}\pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Se realizaron mediciones de consumo de oxígeno de los camarones de manera similar a la descrita para organismos en ayuno. Las lecturas se tomaron al tiempo 0 (animales con 72 h de ayuno), 1, 2, 4, 6 y 24 h después de haberlos alimentado a saciedad con calamar fresco (*Loligo brevis*).

Después del periodo de aclimatación de 24 h se sacrificaron tres organismos para tomar muestras de hemolinfa y de hepatopáncreas a fin de determinar los niveles de glucosa en hemolinfa y de glucógeno en hepatopáncreas en ayuno. Enseguida se procedió a alimentar a los restantes a saciedad durante media hora con calamar fresco (*Loligo brevis*). Las mediciones se realizaron con tres animales en cada tiempo; a la primera hora después de alimentarlos, a la segunda, a la cuarta, a la sexta y 24 h después.

La determinación de glucosa en animales alimentados se realizó como se describió para los no alimentados. Para la determinación de glucógeno en hepatopáncreas se utilizaron los mismos organismos que para la glucosa; así, una vez extraída la hemolinfa se procedió enseguida a extraerles el hepatopáncreas, se tomó su peso húmedo y se seccionó en dos partes. Una mitad se utilizó para la determinación de glucógeno, aplicando la técnica del reactivo antrona propuesta por Carrol *et al.*, (1955). La segunda mitad se mantuvo en una solución salina fisiológica para crustáceos (Prosser, 1977), para determinar posteriormente la tasa respiratoria del hepatopáncreas.

Consumo de oxígeno de hepatopáncreas en animales recién alimentados

Los hepatopáncreas en solución fisiológica se colocaron cada uno en una cámara dentro de un microrespirómetro de la marca Strathkelvin modelo 790 conectado a un termoregulador (28.5°C). Las mediciones de oxígeno se realizaron durante una hora tomando la concentración de oxígeno con un sensor polarográfico al inicio, a los 30 minutos y a los 60 minutos. Esto se realizó para las tres réplicas en cada tiempo de medición.

Se utilizó un análisis de varianza para comparar los datos obtenidos. Para determinar diferencias entre las medias del consumo de oxígeno de los organismos, consumo de oxígeno del hepatopáncreas, concentración de glucosa en hemolinfa y de

glucógeno en hepatopáncreas se utilizó la prueba de rango múltiple de Duncan (Zar, 1974).

Se realizó un análisis de covarianza entre la tasa de consumo de oxígeno de los organismos y la concentración de glucosa en la hemolinfa, así como entre el consumo de oxígeno del hepatopáncreas y la concentración de glucógeno en la glándula digestiva.

RESULTADOS

A. PATRONES DE DISTRIBUCION

Distribución estacional del complejo de macrocrustáceos

Se colectaron 8,370 macrocrustáceos, pertenecientes a 53 especies los cuales representaron una biomasa (ph) total de 132.8 kg (Tabla 1). Los resultados del presente estudio muestran que la captura total de macrocrustáceos fué significativamente mayor en la época de lluvias con una abundancia de 5,233 individuos y una biomasa de 71.9 kg de peso húmedo. Estos valores contrastan con los mínimos detectados en la temporada de sequía, cuando se obtuvieron 1,011 individuos con una biomasa total de 18.8 kg representando el 19% y 26% respectivamente. La abundancia y biomasa durante la temporada de nortes registraron valores intermedios entre las otras dos temporadas. En esta época se obtuvieron 2,126 individuos con una biomasa de 41.9 kg de peso húmedo (Tabla 1).

Tabla 1. Abundancia y biomasa del complejo de macrocrustáceos por crucero. n= número de localidades muestreadas. g C= 0.043 g ph como factor de conversión.

Crucero	Estrato batimétrico	n	Area muestreada (m ²)	Abundancia Total	Biomasa Total g C
OGMEX 9 (sequía)	< 50 m	13	256981	590	422
	50-100 m	6	118607	222	111
	> 100 m	13	256981	199	278
	Subtotal	32	632570	1011	811
OGMEX 8 (lluvias)	< 50 m	15	296517	3008	1609
	50-100 m	12	279214	1790	1295
	> 100 m	11	217446	435	192
	Subtotal	38	751176	5233	3096
OGMEX 10 (nortes)	< 50 m	14	378412	1537	1049
	50-100 m	10	262629	360	422
	> 100 m	9	279573	229	334
	Subtotal	33	920614	2126	1805
TOTAL		104	2304360	8370	5711

Densidad y Biomasa

La biomasa de los macrocrustáceos epibénticos varió significativamente entre los tres cruceros [$H(2, N=65)=9.031$ $p=0.0109$ χ^2 $p=0.0078$]. Las mayores densidades y biomasa se obtuvieron durante la época de lluvias (septiembre), alcanzando valores promedio de 0.007 ind./m² y 0.004 g C/m², respectivamente, contrastando con los valores promedio bajos de la temporada de sequía en la que se cuantificó una densidad de 0.0016 ind./m² y una biomasa de 0.0013 g C/m² (Tabla 2).

Tabla 2. Valores promedio de densidad (ind./m²) y biomasa (g C/m²) del complejo de macrocrustáceos del NW del Golfo de México por crucero. Desviación estándar entre paréntesis.

Crucero	Densidad (ind./m ²)	Biomasa (g C/m ²)
OGMEX 9 (sequía)	0.0016 (±0.0023)	0.0013 (±0.0016)
OGMEX 8 (lluvias)	0.0070 (±0.0146)	0.0041 (±0.0071)
OGMEX 10 (nortes)	0.0024 (±0.0020)	0.0020 (±0.0012)

Distribución batimétrica del complejo de macrocrustáceos

En los tres cruceros OGMEX 8, 9 y 10, la biomasa del complejo de macrocrustáceos varió significativamente con la profundidad durante todos los cruceros [$H(2, N=65) =9.2664$ $P=0.00972$] presentando una relación inversa respecto a la profundidad ($r^2 =0.82$). Más del 47% de la biomasa del complejo de macrocrustáceos fué registrada a lo largo de la plataforma interna principalmente en áreas expuestas a la desembocadura de los ríos y de la Laguna Madre.

El análisis de la distribución y abundancia de los macrocrustáceos con respecto a la profundidad muestra que el gradiente batimétrico tiene un efecto marcado sobre estas variables. En los tres cruceros, las mayores concentraciones se detectaron en la plataforma interna, disminuyendo progresivamente hacia la plataforma externa (Tabla 3; Figura 2). En la plataforma interna, durante la temporada de lluvias, se obtuvo el valor máximo de densidad (0.010 ind./m²), aportando una biomasa de 0.0054 g C/m². La densidad más baja ocurrió en la plataforma externa durante las temporadas de nortes y de secas en donde la población alcanzó 0.0008 ind./m², con una biomasa de 0.0010 g C/m².

Tabla 3. Valores promedio de densidad (ind./m²) y biomasa (g C/m²) del complejo de macrocrustáceos del NW del Golfo de México por estrato batimétrico durante los cruceros OGMEX 8, 9 y 10. Desviación estándar entre paréntesis.

Crucero	Estrato batimétrico	Densidad (ind./m ²)	Biomasa (g C/m ²)
OGMEX 9 (sequía)	< 50 m	0.0023 (0.0029)	0.0016 (0.0019)
	50-100 m	0.0019 (0.0024)	0.0009 (0.0010)
	> 100 m	0.0008 (0.0006)	0.0011 (0.0014)
OGMEX 8 (lluvias)	< 50 m	0.0101 (0.0197)	0.0054 (0.0088)
	50-100 m	0.0075 (0.0120)	0.0055 (0.0070)
	> 100 m	0.0020 (0.0027)	0.0009 (0.0008)
OGMEX 10 (nortes)	< 50 m	0.0042 (0.0018)	0.0028 (0.0009)
	50-100 m	0.0013 (0.0007)	0.0017 (0.0008)
	> 100 m	0.0008 (0.0004)	0.0010 (0.0010)

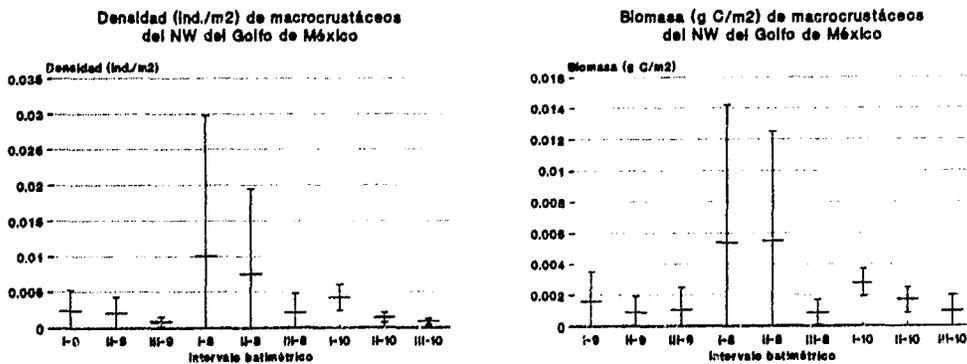


Figura 2. Variación de la densidad (ind./m²) y biomasa (g C/m²) del complejo de macrocrustáceos del NW del Golfo de México por estrato batimétrico en los cruceros OGMEX 9 (sequía), OGMEX 8 (lluvias) y OGMEX 10 (nortes). I= <50 m, II=50-100 m, III= >100m. Los números indican el número de crucero. \pm D.S.

Densidad y biomasa de seis especies de macrocrustáceos

Del total de macrocrustáceos capturados cabe destacar la importancia por su abundancia y biomasa de cinco de ellas, objeto del presente estudio: *P. aztecus*, *S. brevisrostris*, *C. sulcata*, *C. similis* y *P. spinicarpus*. La sexta especie considerada para la pareja de calapas fué *H. ephelyticus*, cuya abundancia fué menor.

La abundancia en número de individuos de estas especies durante la temporada de lluvias (OGMEX 8) llega hasta valores del 65% del total de los macrocrustáceos capturados y que su biomasa representa el 72.9%. Para la temporada de nortes (OGMEX 10) los valores disminuyeron hasta representar el 30.2% y 46.7%, respectivamente, valores que continúan siendo una fracción importante de la captura total (Tabla 4).

Tabla 4. Abundancia y biomasa relativas expresadas en % de las seis especies consideradas en este estudio con respecto al total del complejo de macrocrustáceos en cada crucero. n = número de localidades muestreadas.

	Crucero	n	Abundancia Total	Biomasa Total (g pn)	Abundancia Rel. (%)	Biomasa Rel. (%)
Suma de 6 spp.	OGMEX 9		455	9378	45	49.7
Otros macrocrustáceos	(sequía)	32	556	9484	55	50.3
Total			1011	18863	100	100
Suma de 6 spp.	OGMEX 8		3428	52512	65.5	72.9
Otros macrocrustáceos	(lluvias)	38	1805	19476	34.5	27.1
Total			5233	71988	100	100
Suma de 6 spp.	OGMEX		673	19611	30.2	46.7
Otros macrocrustáceos	10	33	1553	22357	69.8	53.3
Total	(nortes)		2126	41968	100	100

a) Distribución estacional:

La distribución de las biomasa y densidad de organismos dentro de la zona NW del Golfo de México varió significativamente entre los tres cruceros OGMEX 8, 9 y 10 ($p < 0.05$). Se observa que los valores promedio más altos de densidad se registraron durante la temporada de lluvias, donde especies como *P. spinicarpus* y *S. brevirostris* alcanzaron densidades de 0.00185 y 0.00132 individuos/m², contrastando con valores promedio muy bajos en las temporadas de secas y nortes (Tabla 5a).

Tabla 5a. Valores promedio de densidad (ind./m²) de seis especies de macrocrustáceos por estación climática. Desviación estándar entre paréntesis.

Crucero	<i>P. aztecus</i> (ind./m ²)	<i>S. brevisrostris</i> (ind./m ²)	<i>C. sulcata</i> (ind./m ²)	<i>H. ephelyticus</i> (ind./m ²)	<i>P. spinicarpus</i> (ind./m ²)	<i>C. similis</i> (ind./m ²)
OGMEX 9 (sequía)	0.00046 (0.00168)	0.00007 (0.000244)	0.00001 (0.000032)	0	0.00015 (0.000357)	0.00003 (0.000088)
OGMEX 8 (lluvias)	0.00072 (0.00123)	0.00132 (0.00438)	0.0002 (0.000897)	0.00009 (0.000426)	0.00185 (0.000441)	0.00039 (0.00138)
OGMEX 10 (nortes)	0.00040 (0.00054)	0.00010 (0.000235)	0.00003 (0.000049)	0.00002 (0.000044)	0.00012 (0.000205)	0.0001 (0.00018)

El contenido de biomasa también varió con la época del muestreo. Los mayores valores promedio de biomasa se presentaron durante la estación lluviosa, principalmente en las especies *P. aztecus*, *P. spinicarpus* y *C. similis* con valores de 0.00093, 0.00062 y 0.0061 g C/m², respectivamente. Excepto por *P. aztecus* que presentó valores promedio de biomasa relativamente mayores durante las tres temporadas de estudio, las demás especies mostraron una disminución importante de esta variable durante las temporadas de secas y nortes (Tabla 5b).

Tabla 5b. Valores promedio de biomasa (g C/m²) de seis especies de macrocrustáceos por estación climática. Desviación estándar entre paréntesis.

Crucero	<i>P. aztecus</i> (g C/m ²)	<i>S. brevisrostris</i> (g C/m ²)	<i>C. sulcata</i> (g C/m ²)	<i>H. ephelyticus</i> (g C/m ²)	<i>P. spinicarpus</i> (g C/m ²)	<i>C. similis</i> (g C/m ²)
OGMEX 9 (sequía)	0.00042 (0.00124)	0.00007 (0.000244)	0.00009 (0.000297)	0	0.00005 (0.000177)	0.00005 (0.000167)
OGMEX 8 (lluvias)	0.00093 (0.00169)	0.00049 (0.00163)	0.00034 (0.000735)	0.00002 (0.000618)	0.00062 (0.00212)	0.00061 (0.00233)
OGMEX 10 (nortes)	0.0005 (0.000633)	0.00003 (0.000062)	0.0003 (0.000511)	0.00003 (0.000073)	0.00004 (0.000077)	0.00009 (0.000197)

b) Distribución batimétrica

La distribución de la biomasa y la densidad de las seis especies estudiadas varió significativamente con respecto a la profundidad ($p < 0.05$), mostrando una tendencia general a disminuir conforme aumenta el intervalo batimétrico. Este patrón es muy similar al de los macrocrustáceos totales capturados sobre la plataforma.

La biomasa y densidad fluctuaron en un orden de magnitud con respecto a la profundidad. Por ejemplo, para las capturas de la temporada de lluvias, *P. aztecus* presentó variaciones de densidad que van de 0.00197 ind/m² en la plataforma interna, a 0.00022 ind/m² en la plataforma media y de 0.00004 ind/m² en la plataforma externa (**Tabla 6a**). Tal patrón de densidad se repitió para temporadas climáticas diferentes. De las seis especies estudiadas la única que presentó una distribución ligeramente diferente fue *P. spinicarpus*, cuya densidad en la temporada de lluvias fué relativamente constante en las tres profundidades muestreadas.

La distribución de la biomasa en los tres intervalos batimétricos mostró la misma tendencia que la densidad: disminuyó con el incremento de la profundidad (**Tabla 6b**). Se presentan también excepciones como es el caso de la biomasa de *C. similis* donde las mayores concentraciones se registraron en la plataforma media independientemente de la temporada de muestreo (**Tabla 6b**).

Tabla 6a. Valores promedio de densidad (ind./m²) de seis especies de macrocrustáceos por intervalo batimétrico. Desviación estándar entre paréntesis.

Crucero	Estrato batim.	<i>P. aztecus</i> (ind./m ²)	<i>S. brevisrostris</i> (ind./m ²)	<i>C. sulcata</i> (ind./m ²)	<i>H. ephelyticus</i> (ind./m ²)	<i>P. spinicarpus</i> (ind./m ²)	<i>C. similis</i> (ind./m ²)
OGMEX 9 (sequía)	< 50 m	0.00197 (0.00263)	0.00019 (0.00037)	0.0001 (0.000042)	0 (0.000014)	0.00024 (0.000502)	0.00001 (0.000019)
	50-100 m	0.00022 (0.000299)	0	0	0.00001 (0.000019)	0.00023 (0.00033)	0.00014 (0.000162)
	> 100 m	0.00004 (0.000113)	0	0.00001 (0.000028)	0	0.00003 (0.000071)	0
OGMEX 8 (lluvias)	< 50 m	0.00120 (0.00153)	0.00278 (0.00682)	0.00051 (0.00143)	0.00025 (0.000674)	0.00203 (0.00604)	0.00028 (0.000578)
	50-100 m	0.00084 (0.00115)	0.00094 (0.00141)	0.00003 (0.000043)	0	0.00238 (0.0361)	0.00090 (0.00229)
	> 100 m	0.00003 (0.000075)	0	0	0	0.0011 (0.00227)	0.00001 (0.000028)
OGMEX 10 (nortes)	< 50 m	0.00054 (0.000674)	0.00019 (0.000329)	0.00005 (0.000056)	0.00005 (0.000054)	0.00006 (0.000194)	0.00017 (0.000214)
	50-100 m	0.00051 (0.000411)	0.00005 (0.000089)	0.00003 (0.000045)	0	0.00026 (0.000223)	0.00009 (0.000165)
	> 100 m	0.00005 (0.000098)	0	0.00001 (0.000022)	0	0.00004 (0.000088)	0

Tabla 6b. Valores promedio de biomasa (g C/m²) de seis especies de macrocrustáceos por intervalo batimétrico. Desviación estándar entre paréntesis.

Crucero	Estrato batim.	<i>P. aztecus</i> (g C/m ²)	<i>S. brevisrostris</i> (g C/m ²)	<i>C. sulcata</i> (g C/m ²)	<i>H. ephelyticus</i> (g C/m ²)	<i>P. spinicarpus</i> (g C/m ²)	<i>C. similis</i> (g C/m ²)
OGMEX 9 (sequía)	< 50 m	0.0008 (0.00188)	0.00007 (0.000153)	0.00012 (0.000391)	0 (0.000003)	0.00009 (0.000268)	0.00001 (0.000012)
	50-100 m	0.00038 (0.000559)	0	0	0 (0.000006)	0.00008 (0.000118)	0.00026 (0.000306)
	> 100 m	0.00011 (0.000292)	0	0.0001 (0.000258)	0	0.00001 (0.000019)	0
OGMEX 8 (lluvias)	< 50 m	0.00089 (0.00118)	0.00099 (0.00253)	0.00042 (0.000931)	0.00006 (0.00109)	0.00109 (0.00339)	0.00027 (0.000528)
	50-100 m	0.00179 (0.00245)	0.00040 (0.000639)	0.00057 (0.00073)	0	0.00042 (0.000416)	0.00155 (0.00394)
	> 100 m	0.00012 (0.000264)	0	0.00002 (0.000075)	0	0.00027 (0.000506)	0.00006 (0.000192)
OGMEX 10 (nortes)	< 50 m	0.00042 (0.000535)	0.000051 (0.000079)	0.00045 (0.000637)	0.00007 (0.000099)	0.00003 (0.000084)	0.00012 (0.000151)
	50-100 m	0.00093 (0.000732)	0.000028 (0.000049)	0.00031 (0.000432)	0	0.00008 (0.000083)	0.00015 (0.00029)
	> 100 m	0.00015 (0.000294)	0.00007 (0.000169)	0.00007 (0.000169)	0	0.00001 (0.000019)	0

En el caso de los portúnidos *C. similis* y *P. spinicarpus* sus densidades y biomásas no siguieron la regla general de disminuir con respecto a la profundidad. La mayor densidad de *P. spinicarpus* ocurrió durante la temporada de lluvias, con una distribución batimétrica aproximadamente constante (0.00203 a 0.00110 ind./m²), pero con variaciones importantes en biomasa (0.00109 a 0.00027 g C/m²) (**Tablas 6a y 6b**). Durante ésta misma temporada se registró la presencia de individuos de la especie *P. spinicarpus* mayores en la plataforma interna, mientras que en las plataformas media y externa los individuos colectados tuvieron las menores biomásas (**Tabla 6b**).

Durante la temporada de lluvias se observó que los pesos promedio de *C. similis* y *P. spinicarpus* estimados de la división de los g (C/m²) / (ind./m²) muestran que para una misma temporada (lluvias) la biomasa de este par de portúnidos se distribuye en intervalos batimétricos distintos. Mientras que en *P. spinicarpus* se observa que el peso promedio máximo lo alcanza en la plataforma interna, los organismos de la especie *C. similis* lo obtienen en la plataforma externa.

Intervalo batimétrico de distribución por especie

La profundidad a la que se registró la presencia de las seis especies estudiadas varió en cada uno de los cruceros oceanográficos OGMEX 8, 9, y 10. En la plataforma interna fué constante la presencia de las seis especies, mientras que en las plataformas media y externa varió su presencia según la época del año (**Figura 3**).

En la plataforma interna siempre se detectó la presencia de al menos un ejemplar de las seis especies estudiadas. Por su parte, la plataforma media se caracterizó por la ausencia de *H. ephelyticus* en las tres temporadas de observación, por la ausencia de *S. brevisrostris* durante la temporada de secas y la permanencia de *P. spinicarpus* durante las tres temporadas. La plataforma externa se caracterizó por la ausencia de *S. brevisrostris* y *H. ephelyticus*, y por la presencia de *P. spinicarpus* durante los tres periodos de observación; *C.*

similis sólo aparece en este intervalo batimétrico durante la temporada de lluvias, replegándose hacia zonas más someras en las temporadas de nortes y sequía. Atendiendo la presencia o ausencia de cada especie en los ambientes descritos se detalla lo siguiente (Figura 3):

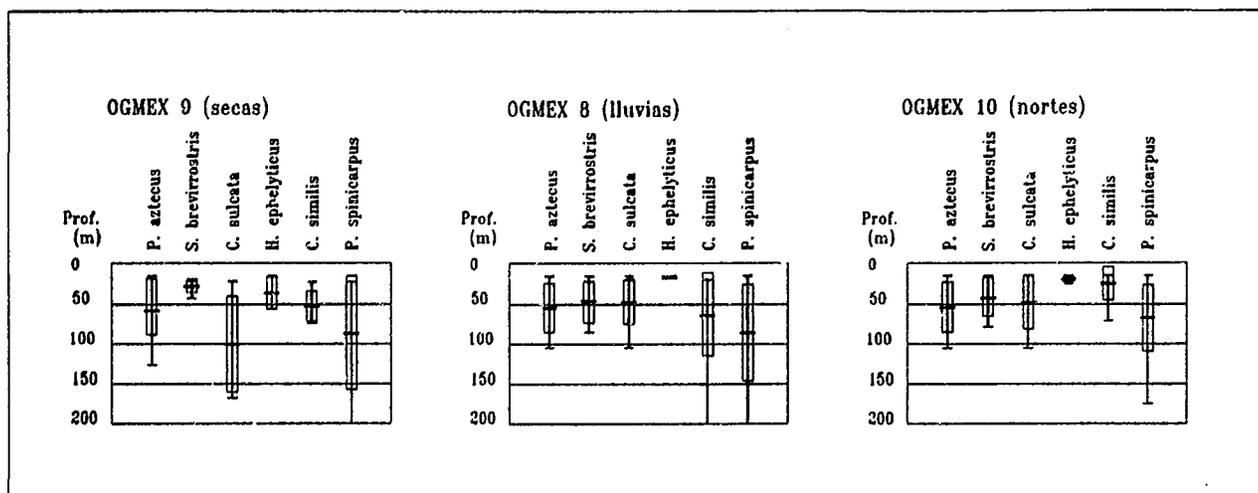


Figura 3. Intervalo batimétrico de distribución por especie en cada crucero. Cada barra considera los intervalos máximo, mínimo, promedio y una desviación estándar.

P. aztecus tuvo un intervalo de distribución constante durante las tres temporadas de muestreo registrándose desde los 17 a los 126 m de profundidad con un promedio de 57 m; su máxima profundidad la alcanzó durante la temporada de sequía.

S. brevirrostris se detectó desde una profundidad de 17.4 m hasta 94 m; su presencia se mantuvo constante en las tres épocas de muestreo en la plataforma interna, extendiendo su distribución hacia la plataforma media durante las temporadas de lluvias y nortes; durante la sequía se le encontró únicamente en la plataforma interna.

C. sulcata se detectó en las plataformas interna y media durante las tres temporadas; el intervalo de distribución de profundidad de esta especie fue desde los 17 hasta los 126 m; la máxima profundidad en la que se reportó su presencia fue en época de nortes.

H. ephelyticus es la especie en la que se observó el intervalo de distribución más restringido ya que sólo se le observó de 17 a 30 m de profundidad durante las tres temporadas.

C. similis varió notablemente su intervalo de distribución según la época del año, desde los 17 m hasta los 202 m. Así, durante las lluvias cubrió un intervalo desde la plataforma interna hasta la externa; durante los nortes estuvo ausente en la plataforma externa, concentrándose en la interna y media; y durante las sequía se restringió su presencia a la plataforma media (43-67 m).

P. spinicarpus mantuvo constante su presencia en los tres estratos de la plataforma durante las épocas de lluvias, nortes y sequía, siendo la especie que se encontró a las mayores profundidades (hasta 225 m).

B. RESPUESTAS FISIOLÓGICAS

Metabolismo respiratorio en animales en ayuno

La tasa respiratoria de las especies estudiadas reveló patrones de comportamiento uni, bi y trimodales durante los ciclos de 24 h en las temporadas de lluvias y sequía. En las especies filogenéticamente próximas, las tasas dependieron de la temperatura ambiental del agua; sin embargo, difirieron considerablemente en los periodos durante los que se registró la máxima actividad. En los camarones peneidos *P. aztecus*, *S. brevirostris* y *P. setiferus* las

tasas respiratorias y la amplitud metabólica respondieron a los cambios de la temperatura estacional (Tabla 7, Fig. 4).

Tabla 7. Variaciones estacionales de máximo y mínimo consumo de oxígeno y amplitud metabólica de siete especies de crustáceos decápodos del NW del Golfo de México.

Sequía	Consumo máximo (mg/O ₂ /h/pslc)	Consumo mínimo (mg/O ₂ /h/pslc)	Amplitud metabólica
<i>P. aztecus</i>	3.31 ± 0.06	1.23 ± 0.02	2.08 N
<i>S. brevisrostris</i>	3.19 ± 0.06	0.42 ± 0.13	2.77 D
<i>C. sulcata</i>	0.60 ± 0.01	0.34 ± 0.01	0.26 D
<i>H. ephelyticus</i>	0.47 ± 0.01	0.27 ± 0.02	0.20 N
<i>C. similis</i>	1.06 ± 0.03	0.65 ± 0.01	0.41 N
<i>P. spinicarpus</i>	1.51 ± 0.06	0.48 ± 0.02	1.03 D
Lluvias			
<i>P. aztecus</i>	1.61 ± 0.08	0.37 ± 0.03	1.24 N
<i>S. brevisrostris</i>	1.89 ± 0.02	0.40 ± 0.04	1.49 N
<i>C. sulcata</i>	0.88 ± 0.06	0.32 ± 0.04	0.56 N
<i>P. setiferus</i>	1.22 ± 0.06	0.43 ± 0.05	0.79 N

p < 0.05; N, máxima actividad metabólica durante la noche; D, máxima actividad metabólica durante el día.

La tasa respiratoria de *S. brevisrostris* durante la sequía mostró un patrón trimodal, alcanzando el mayor consumo de oxígeno durante la fase de luz del experimento (13:00 h), y el menor consumo durante la oscuridad (01:00 h) (p < 0.05). Los restantes dos valores máximos se registraron a las 09:00 y 23:00 h (p > 0.05). En las lluvias, las tasas de respiración siguieron un patrón similar, alcanzando el máximo consumo de oxígeno a las 03:00, 13:00 y 19:00 h (p > 0.05), y un mínimo a las 17:00 h (p < 0.05). Como un resultado de la fluctuación de la temperatura del agua durante las temporadas de sequía y lluvias, la

amplitud metabólica de estas especies se redujo cerca del 42% durante los meses fríos del año.

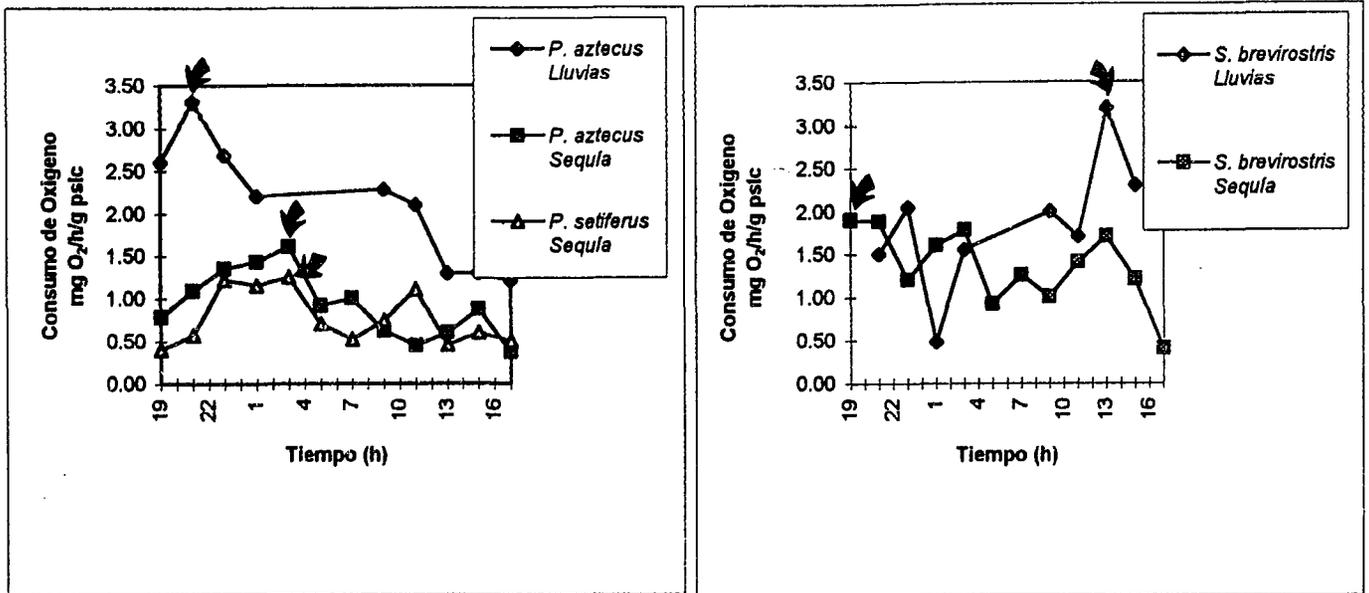


Figura 4. Ritmo respiratorio de *P. aztecus* y *S. brevisrostris*. Las flechas indican el máximo consumo de oxígeno.

En contraste, las otras dos especies de camarones peneidos, *P. aztecus* y *P. setiferus*, mostraron un máximo consumo de oxígeno durante la noche y el mínimo durante el día. En ambas especies, los valores máximos registrados para cada estación fueron significativamente diferentes ($p < 0.05$). Durante la temporada de sequía el ritmo metabólico de *P. aztecus* y *P. setiferus* mostró ser similar en tiempo y magnitud. La tasa respiratoria de *P. aztecus* alcanzó su valor máximo a las 21:00 h (3.31 mg O₂/h/g pslc) en la sequía, después del cual fué disminuyendo progresivamente durante la fase de oscuridad hasta que el consumo de oxígeno fué mínimo entre las 13:00 y 17:00 h (1.23 mg O₂/h/g pslc). En las lluvias, estas especies también exhibieron su máximo consumo de oxígeno durante la noche con un máximo a las 03:00 h (1.6 mg O₂/h/g pslc), el cual representó un retraso de 6 h con respecto al máximo consumo durante la sequía. Es interesante resaltar que los mínimos valores de consumo de oxígeno de *P. aztecus* ocurrieron a las 17 h tanto en la temporada de

lluvias como en la de sequía. La amplitud metabólica estimada del camarón café *P. aztecus* se redujo cerca del 42% en las lluvias en relación con la registrada en las sequía ($p < 0.05$) (Tabla 7).

El cangrejo portúnido *P. spinicarpus* mostró un ritmo respiratorio bimodal con un máximo consumo de oxígeno a las 03:00 y 13:00 h (1.57 y 1.44 mg O₂/h/g pslc) en la sequía. Los valores mínimos se obtuvieron a las 09:00 y 15:00 h (0.48 y 0.70 mg O₂/h/g pslc, respectivamente; $p < 0.05$) (Fig. 5). La tasa respiratoria de *C. similis* fué característicamente unimodal con un pico en el consumo de oxígeno registrado entre las 21:00 y las 23:00 h (1.05 y 1.07 mg O₂/h/g pslc; $P > 0.05$) y un valor mínimo a las 13:00 y 15:00 h (0.65 mg O₂/h/g pslc). Hubo un ligero incremento en la tasa respiratoria de estas especies entre las 01:00 y 13:00, aunque éste no fué estadísticamente significativo ($P > 0.05$) (Fig. 5). La comparación de la amplitud metabólica de estos dos portúnidos reveló que *P. spinicarpus* tuvo una tasa de consumo de oxígeno 251% mayor que *C. similis* ($p < 0.05$) (Tabla 7). Similarmente cada tasa metabólica resultó ser significativamente menor con aquellas obtenidas para las dos especies de camarones estudiados aquí.

C. sulcata desplegó un patrón trimodal en la tasa respiratoria durante la sequía, con valores máximos obtenidos a las 03:00 h (0.59 mg O₂/h/g pslc), 15:00 h (0.61 mg O₂/h/g pslc) y a las 23:00 h (0.54 mg O₂/h/g pslc; $P > 0.05$) (Fig. 6). El menor valor obtenido durante esta época fué a las 13:00 y 21:00 h (0.34 mg O₂/h/g pslc). Aunque el consumo de oxígeno de este cangrejo registrado entre las 09:00 y las 11:00 h, fué significativamente menor que los valores máximos citados arriba, nunca alcanzó el nivel mínimo registrado a las 13:00 y 21:00 h ($p < 0.05$). Durante las lluvias la tasa respiratoria de *C. sulcata* presentó básicamente el mismo patrón trimodal con valores mayores a las 23:00, 03:00 y 15:00 h (Fig. 6). La amplitud metabólica de esta especie en las lluvias resultó ser dos veces el valor registrado en las sequía (Tabla 7; Fig. 6) el cual claramente difiere de la amplitud descrita para los camarones peneidos.

H. ephelyticus desplegó durante la sequía un ritmo respiratorio bimodal con valores máximos (0.45-0.5 mg O₂/h/g psc) entre 01:00, 03:00 y 21:00 h (P > 0.05) (Fig. 6). El mínimo consumo de oxígeno para esta especie fué a las 13:00 h (0.27 mg O₂/h/g psc) y estadísticamente difirió de los valores obtenidos a las 09:00, 11:00, 15:00 y 23:00 h (Fig. 6) (p < 0.05). La amplitud metabólica de *H. ephelyticus* en la sequía fué 77% de la obtenida en *C. sulcata* y 7% de la obtenida en *S. brevisrostris* (Tabla 7). Durante las lluvias el consumo de oxígeno de *H. ephelyticus* no se obtuvo debido a que esta especie no se colectó en los arrastres durante esta temporada.

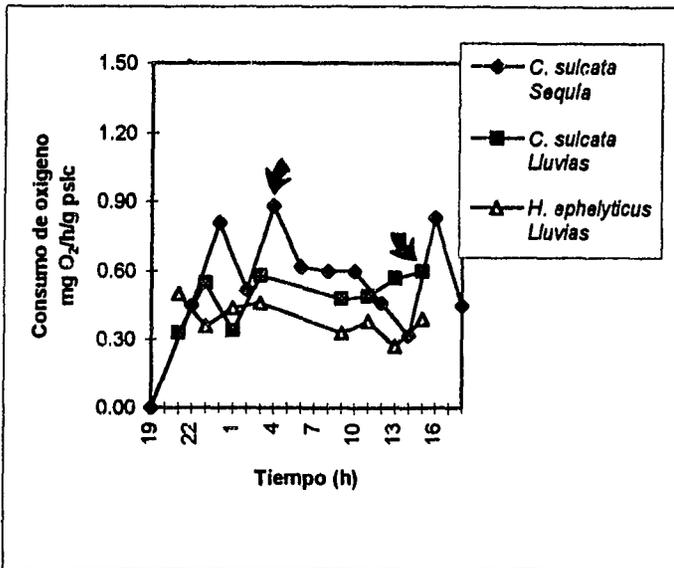


Figura 5. Ritmo respiratorio de *C. sulcata* y *H. ephelyticus*. Las flechas indican el máximo consumo de oxígeno.

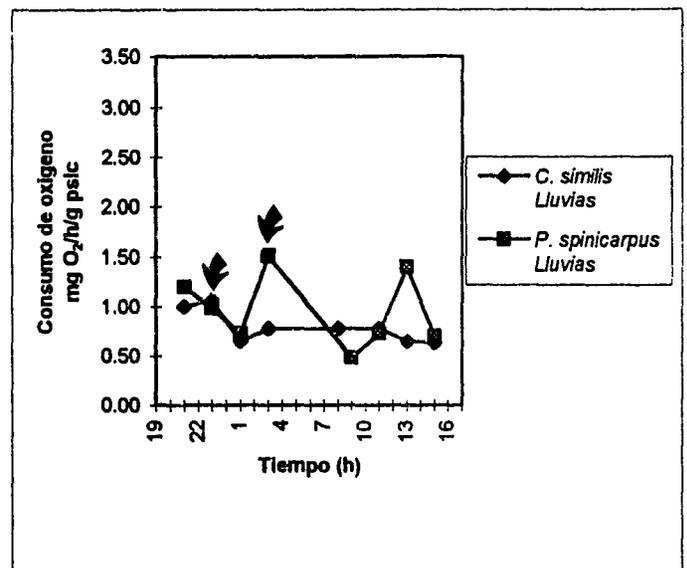


Figura 6. Ritmo respiratorio de *C. similis* y *P. spinicarpus*. Las flechas indican el máximo consumo de oxígeno.

Metabolismo respiratorio y concentración de glucosa en hemolinfa de animales en ayuno

Los resultados obtenidos muestran que tanto la tasa metabólica como la concentración de glucosa en la hemolinfa cambian con los patrones de actividad diaria (Tabla 8; Figs. 7-9).

Tabla 8. Consumo de oxígeno (mg O₂/h/g pslc) y concentración de glucosa (mmol/l) durante el día (D) y la noche (N) de siete especies de macrocrustáceos del NW del Golfo de México, (x±ES).

	A = Día B = Noche	CONSUMO DE OXIGENO mg O ₂ /h/g pslc	GLUCOSA mmol/l
<i>P. aztecus</i>	A B	2.36 3.04	1.07 ± 0.28 1.71 ± 0.42
<i>S. brevirostris</i>	A B	1.93 1.38	1.06 ± 0.5 0.98 ± 0.41
<i>C. sulcata</i>	A B	0.21 0.16	0.90 ± 0.05 0.88 ± 0.12
<i>H. ephelyticus</i>	A B	0.38 0.36	0.85 ± 0.21 0.90 ± 0.05
<i>C. similis</i>	A B	0.67 0.88	0.82 ± 0.12 1.12 ± 0.20
<i>P. spinicarpus</i>	A B	0.74 0.87	0.76 ± 0.03 1.09 ± 0.25

En *P. aztecus* la tasa metabólica y la concentración de glucosa fueron mayores durante las horas de oscuridad, mientras que en *S. brevirostris* los valores máximos se registraron para las horas de luz ($p < 0.05$; Fig. 7). El valor máximo de consumo de oxígeno para *P. aztecus* fué 1.57 veces mayor que el registrado en *S. brevirostris*; similarmente en *P. aztecus* la concentración máxima de glucosa fué 1.61 veces mayor que el valor máximo registrado en *S. brevirostris*.

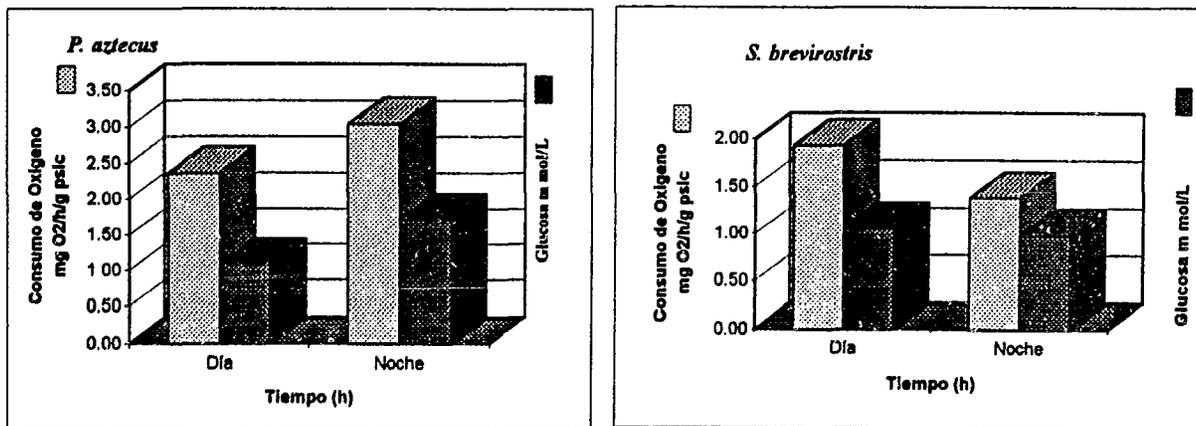


Figura 7. Consumo de oxígeno y concentración de glucosa en hemolinfa de *P. aztecus* y *S. brevisrostris*.

El cangrejo calápido *H. ephelyticus* tuvo valores constantes de consumo de oxígeno y concentración de glucosa a lo largo del ciclo de 24 h ($P > 0.05$; Fig. 8). En contraste *C. sulcata* mostró una concentración de glucosa constante ($P > 0.05$), pero el consumo de oxígeno fué significativamente mayor durante el día ($0.21 \text{ mg O}_2/\text{h/g g psic}$) ($p < 0.05$; Tabla 8; Fig. 9). No se encontraron diferencias significativas entre la concentración de glucosa de las dos especies; sin embargo, el consumo de oxígeno de *H. ephelyticus* fué 1.8 veces mayor que el máximo valor registrado para *C. sulcata* ($p < 0.05$) (Tabla 8).

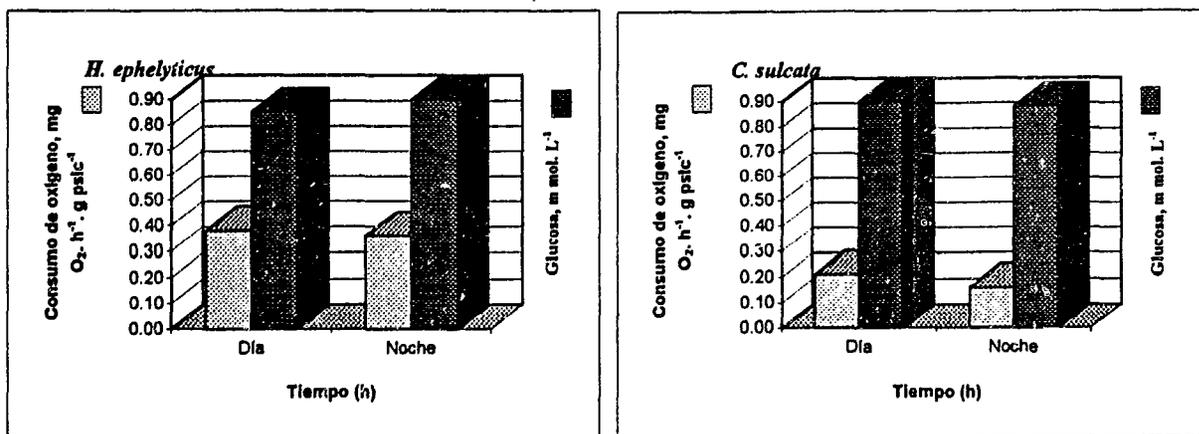


Figura 8. Consumo de oxígeno y concentración de glucosa en hernolinfa de *C. sulcata* y *H. ephelyticus*.

En los cangrejos portúnidos, *C. similis* y *P. spinicarpus* la tasa metabólica y la concentración de glucosa fueron significativamente mayores durante las horas de oscuridad, ($p < 0.05$) (Tabla 8; Fig. 9). No se encontraron diferencias significativas entre las especies para ambos parámetros metabólicos ($P > 0.05$), siendo estos valores menores 3.49 y 1.57 veces en relación al máximo registrado para *P. aztecus*. El máximo consumo de oxígeno en las dos especies de portúnidos fué 2.21 veces menor que el valor registrado para *S. brevis*. Sin embargo, la concentración de glucosa entre las tres especies no mostró diferencias significativas ($P > 0.05$; Tabla 8).

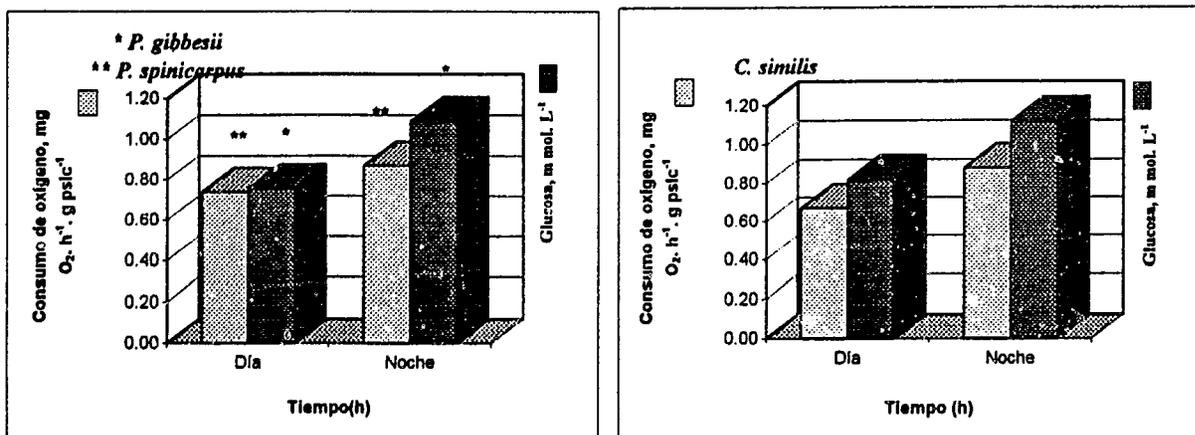


Figura 9. Consumo de oxígeno y concentración de glucosa en hemolinfa de *C. similis* y *P. spinicarpus*.

Existe una estrecha relación entre el nivel de consumo de oxígeno y la concentración de glucosa en la hemolinfa (Fig. 10). Mientras las especies con capacidad natatoria como los camarones peneidos tienen valores altos de consumo de oxígeno y concentración de glucosa en hemolinfa ($3.04 \text{ mg O}_2/\text{h/g psic}$; 1.71 mmol/l), las especies con menor movilidad como los cangrejos calápidos mostraron valores reducidos de consumo de oxígeno ($0.38 \text{ mg O}_2/\text{h/g psic}$) asociado a bajas concentraciones de glucosa (0.9 mmol/l). Las especies con hábitos natatorios esporádicos como los cangrejos portúnidos mostraron valores intermedios en ambas respuestas ($0.88 \text{ mg O}_2/\text{h/g psic}$; 1.12 mmol/l) respectivamente.

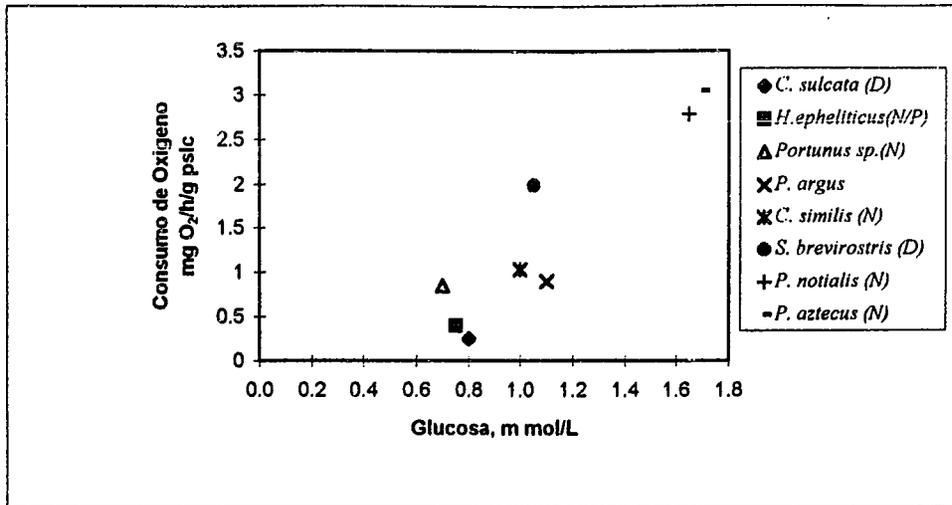


Figura 10. Relación entre el consumo de oxígeno y glucosa en hemolinfa de varias especies de macrocrustáceos durante su periodo de máxima actividad. D=día N=noche (Tomada de Rosas *et. al.*, 1992a).

Metabolismo respiratorio y concentración de glucosa de animales recién alimentados.

En animales recién alimentados se observó que tanto el metabolismo respiratorio de los organismos y del hepatopáncreas como los niveles de glucosa en hemolinfa y glucógeno en hepatopáncreas cambiaron a lo largo del tiempo (Tabla 9). En los organismos estudiados la tasa de consumo de oxígeno fué mayor entre la 1ª y 4ª horas después de alimentarse ($p < 0.05$) que en el tiempo cero. Subsecuentemente hubo una reducción de cerca del 28% en el consumo de oxígeno (como se observó a las 6 h después de alimentación), regresando al nivel inicial después de 24 h de alimentación (Tabla 9).

El hepatopáncreas aumentó su peso de 0.62 a 1.28 g ps/animal después de 1 h de alimentarlos, disminuyendo gradualmente a las 2 y 6 h. El valor más bajo se obtuvo 24 h después de alimentación (Tabla 9). El consumo de oxígeno del hepatopáncreas permaneció

constante entre el tiempo cero y 1 h, con un promedio de 1305 mg O₂/(g ps/h) (Tabla 9). Se detectó un aumento gradual hasta que alcanzó su máximo nivel 6 h después de la alimentación, el cual fué 56% mayor que el registrado en los animales en ayuno (Tabla 9; P<0.05). El consumo de oxígeno del hepatopáncreas regresó a los niveles de ayuno 8 h después de alimentarse a los animales.

La concentración de glucosa en hemolinfa aumentó significativamente después de 1 h de haberse alimentado a los animales (Tabla 9). En los organismos en ayuno se registró un valor de 1.66 mmol/l y en los organismos alimentados un valor de 5.4 mmol/l. Después de la alimentación, el nivel de glucosa en hemolinfa permaneció estable con un valor promedio de 5.5 mmol/l entre la primera y la sexta hora de haberlos alimentado; a las 24 h la concentración de glucosa bajó a 1.28 mmol/l, valor observado en los animales en ayuno (p<0.05).

El glucógeno en hepatopáncreas mostró un aumento gradual después de 2 h de la alimentación, alcanzando un valor máximo de 10.2 veces mayor que el de animales en ayuno a las 6 h (Tabla 9). Los niveles de glucógeno a las 24 h fueron significativamente menores que aquellos observados antes de la alimentación.

El coeficiente de correlación entre el consumo de oxígeno de los animales y la concentración de glucosa en hemolinfa fue de ($r=0.78$), al igual que el de consumo de oxígeno del hepatopáncreas y la concentración de glucógeno en hepatopáncreas ($r=0.99$; Tabla 10). En ambos casos los valores de r y de p confirman una relación positiva entre las respuestas (p<0.05).

Tabla 9. Consumo de oxígeno, concentración de glucosa en hemolinfa y concentración de glucógeno en hepatopáncreas de *P. setiferus* con relación al tiempo de alimentación. Valores promedio. ESM entre paréntesis.

Organismos intactos			Hepatopáncreas		
Tiempo	VO ₂ mg O ₂ /g psic/h	Glucosa mmol/l	Peso húmedo (g)	VO ₂ (mg O ₂ / g psic/h)	Glucógeno (mg/ 100 g ps)
0	1.01±0.22	1.66±0.01	0.62±0.01	1300±130	1.7±0.14
1	1.56±0.09	5.46±0.40	1.28±0.17	1310±107	2.08±0.43
2	1.25±0.75	5.71±0.01	1.02±0.07	1507±204	4.10±0.43
4	1.45±0.19	5.67±0.19	0.80±0.01	-	12.06±0.84
6	1.12±0.10	5.45±0.02	0.92±0.05	2027±112	17.41±0.14
8	-	-	-	1250±112	-
24	0.93±0.07	1.28±0.01	0.59±0.06	-	0.74±0.06
n	6	3	3	3	3
Total	6	18		15	

Tabla 10. Correlación entre la tasa de consumo de oxígeno (mg O₂/g ph/h) y glucosa en hemolinfa (mmol/L) (A); entre el consumo de oxígeno del hepatopáncreas (mg O₂/g ph/h) y glucógeno (mg/g) (B) de *P. setiferus*.

	a	b	r	p<
A	0.83	0.09	0.78	0.05
B	1185.30	0.70	0.99	0.002

Y= a+bx. Valores de todos los grupos.

6. DISCUSION

En la presente investigación las seis especies de macrocrustáceos estudiadas presentaron diferentes comportamientos fisiológicos atribuidos tanto a las adaptaciones morfológicas como a los cambios climático-estacionales. Estos cambios estacionales determinan también la distribución y abundancia de estas especies en la plataforma continental del NW del Golfo de México.

En los crustáceos la adaptación está relacionada a respuestas fisiológicas, morfológicas y etológicas que varían de acuerdo a su nivel metabólico y grosor del exoesqueleto (Sánchez *et. al.*, 1991). La estrecha relación entre la tasa metabólica y la concentración de glucosa en hemolinfa se puede relacionar con su estilo de vida (Fig.10). Se observó que los camarones peneidos presentaron una tasa metabólica significativamente mayor a la obtenida con las otras especies de macrocrustáceos (Fig.10). Esta mayor tasa podría atribuirse al alto nivel de actividad normalmente observado en estos organismos. Diversos autores han demostrado que los camarones peneidos suelen recorrer grandes distancias cuando migran hacia las zonas donde se reclutan como reproductores (Sheridan *et. al.*, 1987).

Los resultados aquí presentados evidencian la correlación existente entre actividad metabólica y reservas de glucógeno, utilizado por los organismos para dar soporte al metabolismo respiratorio y a la actividad (Tabla 9). Así mismo, se demuestra que el origen alimentario de la glucosa representa un aporte importante al soporte energético necesario para la actividad sostenida durante los picos de actividad. Así, la tasa metabólica, la forma hidrodinámica del cuerpo y el reducido grosor del exoesqueleto en los camarones peneidos podrían considerarse estrategias adaptativas vinculadas con el ciclo de vida de estas especies (Sánchez *et. al.*, 1991; Rosas *et. al.*, 1992 a y b).

Al medir los ritmos circadianos del metabolismo respiratorio se observó que especies filogenéticamente cercanas como son *P. aztecus* y *S. brevirostris* presentan comportamientos circádicos diferentes; ésto sugiere que existe una estrategia de diferenciación en la actividad, que facilita el aprovechamiento de los recursos disponibles evitando así la competencia interespecífica. Si especies filogenéticamente cercanas comparten los mismos nichos, es de esperar que desplieguen estrategias adaptativas que les ayuden a coexistir. Las diferencias en el comportamiento circadiano del metabolismo respiratorio entre las distintas especies aquí estudiadas constituyen evidencias de estas estrategias. De los resultados obtenidos en los muestreos realizados en la comunidad béntica es posible observar que cuando los camarones peneidos presentaron diferencias en el ritmo respiratorio fué cuando ambas especies se capturaron en las mismas localidades.

Aunque es bien reconocido que muchos son los factores que determinan los ritmos circadianos de la respiración de los crustáceos decápodos (Díaz-Iglesia, 1988), es posible inferir que la presión de competencia ejercida por componentes ecológicos que comparten los mismos nichos tanto en tiempo como en espacio, sea uno de estos factores. Cuando la competencia al parecer no es la fuerza conductora de las diferencias entre los ritmos metabólicos, éstos no muestran ser diferentes entre especies similares como es el caso de *C. sulcata* *H. ephelyticus*.

El efecto de la temperatura sobre la tasa metabólica de los crustáceos decápodos ha recibido considerable atención y un interés especial se ha enfocado en el estudio de especies comercialmente importantes como los camarones peneidos (Vernberg, 1983). En el área de estudio la temperatura del fondo registrada sobre la plataforma continental interna experimentó fluctuaciones significativas entre la estación de lluvias (27°C) y la estación de sequía (22°C). Esta fluctuación ejerció una influencia importante en la amplitud metabólica de las dos especies de camarones peneidos estudiadas. En *S. brevirostris* las bajas temperaturas de abril (sequía) causaron una reducción del 46% en la amplitud metabólica y

en *P. aztecus* esta reducción fué del 40% (Tabla 7). Es en ésta temporada cuando se registraron las menores abundancias de los camarones peneidos.

Estas temperaturas relativamente frías no parecen modificar el ritmo respiratorio general de las especies de peneidos. En temperaturas frías *S. brevirostris* exhibió dos picos de máxima tasa metabólica (en la noche y durante las horas de luz) (Fig. 4). El cambio en el ritmo de esta especie probablemente fué provocado por una relajación en la actividad general del complejo de macrocrustáceos en la comunidad (Rosas *et al.*, 1992b). Durante la temporada de sequía la biomasa y la densidad del complejo de macrocrustáceos disminuyeron significativamente con respecto a la temporada de lluvias (Tabla 2). Esta disminución en la abundancia se puede relacionar con el esfuerzo pesquero ejercido sobre la zona. Es posible que una disminución en la abundancia de los macrocrustáceos se refleje en una reducción de las presiones de competencia por los recursos en el hábitat. Se observó que durante la temporada de sequía *S. brevirostris* restringió su distribución a la plataforma interna, hecho que se puede asociar con un ligero incremento en el intervalo de distribución de *P. aztecus*. En la figura 4 se observa como las especies de camarones peneidos pueden sincronizar sus respectivos ciclos de vida para explotar recursos comunes en su habitat.

En el caso de *C. sulcata*, los cambios observados en su metabolismo deben ser de diferente naturaleza, ya que no están expuestos a las grandes variaciones ambientales a las que las especies de zonas intermareales y costeras están adaptadas. Es de esperarse que en las especies oceánicas la respuesta funcional sea más estable e independiente de algunos de los factores abióticos (Kinne, 1971). La repartición de recursos, estrategias de defensa de territorio y depredación, como parámetros ecológicos, adquieren especial relevancia en el desarrollo de la respuesta de la tasa metabólica como una adaptación para la sobrevivencia exitosa.

El aumento registrado en la amplitud metabólica en *C. sulcata* durante la temporada de lluvias se relaciona con la ausencia de una probable especie competidora (*H. ephelyticus*) en

esta misma temporada, lo que se evidenciaba al mostrar la capacidad adaptativa para explotar los recursos disponibles bajo condiciones más favorables (Tabla 7). Rosas *et al.*, (1992b) observaron resultados similares entre el camarón blanco *P. setiferus* y el camarón café *P. aztecus*. La mayor abundancia de *P. setiferus* sobre *P. aztecus* en la estación de sequía es una posible causa de la reducción de la amplitud metabólica de ambas especies. Esto necesita ser probado para determinar las variaciones estacionales del flujo de energía en ambas poblaciones.

El pulso de actividad metabólica de *P. spinicarpus* registrado en la temporada de sequía a las 3:00 h coincide con los resultados de cruceros oceanográficos posteriores en la misma zona de estudio, donde se obtuvo una mayor biomasa de esta especie durante los arrastres nocturnos. (Soto 1997. Comunicación personal).

En el ambiente marino la repartición de recursos está directamente asociada a la disponibilidad de los mismos y a la conducta competitiva de las especies que habitan en una comunidad dada (Rosas *et al.*, 1992b). La información aquí analizada demuestra el acoplamiento en la tasa de respiración de seis especies de crustáceos decápodos con sus ritmos de actividad día/noche. Las seis especies estudiadas parecen ajustar su actividad metabólica para mejorar sus oportunidades de explotación del recurso evitando interacciones de depredación y competencia con componentes de la fauna de plataforma con los que coexisten. En el caso *S. brevis*, *P. spinicarpus* y *C. sulcata* la mayor actividad metabólica es durante el día, mientras que en *P. aztecus*, *C. similis* y *H. ephelyticus* son especies estrictamente nocturnas. Un ejemplo más de la modificación de las tasas metabólicas en función de las condiciones ambientales es el caso de *C. similis*, cuyo máximo consumo de oxígeno ocurre en la noche en el habitat de plataforma, mientras que cuando los portúnidos emigran a sistemas estuarinos (por ejemplo la Laguna de Tamiahua, Ver.) el ritmo circadiano es unimodal y el consumo de oxígeno y actividad de alimentación se incrementan durante el día en organismos juveniles (Vanegas *et al.*, 1988; Rosas *et al.*, 1991). Patrones de actividad similares se registraron para *Ovalipes punctatus* (Du Preez, 1983). En el caso de los

cangrejos portúnidos, la talla de *P. spinicarpus* es menor que la de *C. similis* (Tabla 6b), lo que sugiere que esta especie invierte la energía en una mayor movilidad mientras que *C. similis* la invierte en un mayor crecimiento.

Asumiendo que la competencia trófica se da más entre especies que comparten el mismo nicho funcional, entonces estas especies necesitan ajustar su actividad alimentaria a periodos nocturnos o diurnos para evitar la exclusión competitiva y la variable disponibilidad de alimento. Parece ser que este tipo de estrategia adaptativa está relacionada con las condiciones ambientales del habitat. Una forma de establecer la relación entre los valores máximos de la actividad metabólica y los hábitos alimenticios de los organismos, es comparando la tasa respiratoria con la concentración de glucosa en hemolinfa (Rosas *et al.*, 1992a).

En este estudio se observó que los camarones peneidos *P. aztecus* y *S. brevisrostris* presentaron patrones inversos en el consumo de oxígeno y concentración de glucosa. Los niveles de glucosa en hemolinfa y consumo de oxígeno en *P. aztecus* fueron mayores durante los periodos de oscuridad mientras que para *S. brevisrostris* fueron menores durante este mismo periodo. Es decir, estas especies desfazan sus horas de mayor actividad. Si la glucosa es considerada como el principal sustrato metabólico para la actividad muscular (Chang y O'connor, 1983; Poolsanguan y Uglow, 1974; Ramos y Fernández, 1981) y para la locomoción se requieren cambios en el consumo de oxígeno (Cowles *et al.*, 1988), entonces se puede asumir que los cambios en la tasa respiratoria estarán aparejados con cambios en los niveles de glucosa en hemolinfa para satisfacer las demandas de energía (Carefoot, 1991; Rosas *et al.*, 1992b).

Los resultados obtenidos sobre el papel del hepatopáncreas en la actividad metabólica de *P. setiferus*, permiten inferir una relación directa entre el máximo consumo de oxígeno del animal y su hora de alimentación (Du Preez *et al.*, 1992); es decir, una mayor actividad metabólica de los organismos, dada por los valores máximos en el consumo de oxígeno

estará asociada con la hora de alimentación. En el caso de los camarones peneidos *P. aztecus* y *S. brevirostris* en el ambiente de plataforma que mostraron un patrón de actividad alternado en el día y la noche, se sugiere que se debe a un desfase en sus hábitos alimenticios, lo que se explica a su vez como una estrategia que les permite optimizar la explotación de los recursos y evitar la competencia dentro de la comunidad.

En la siguiente figura se propone un diagrama que ilustra la relación existente entre las presiones ecológicas y la respuesta fisiológica de *P. aztecus* y *S. brevirostris*.

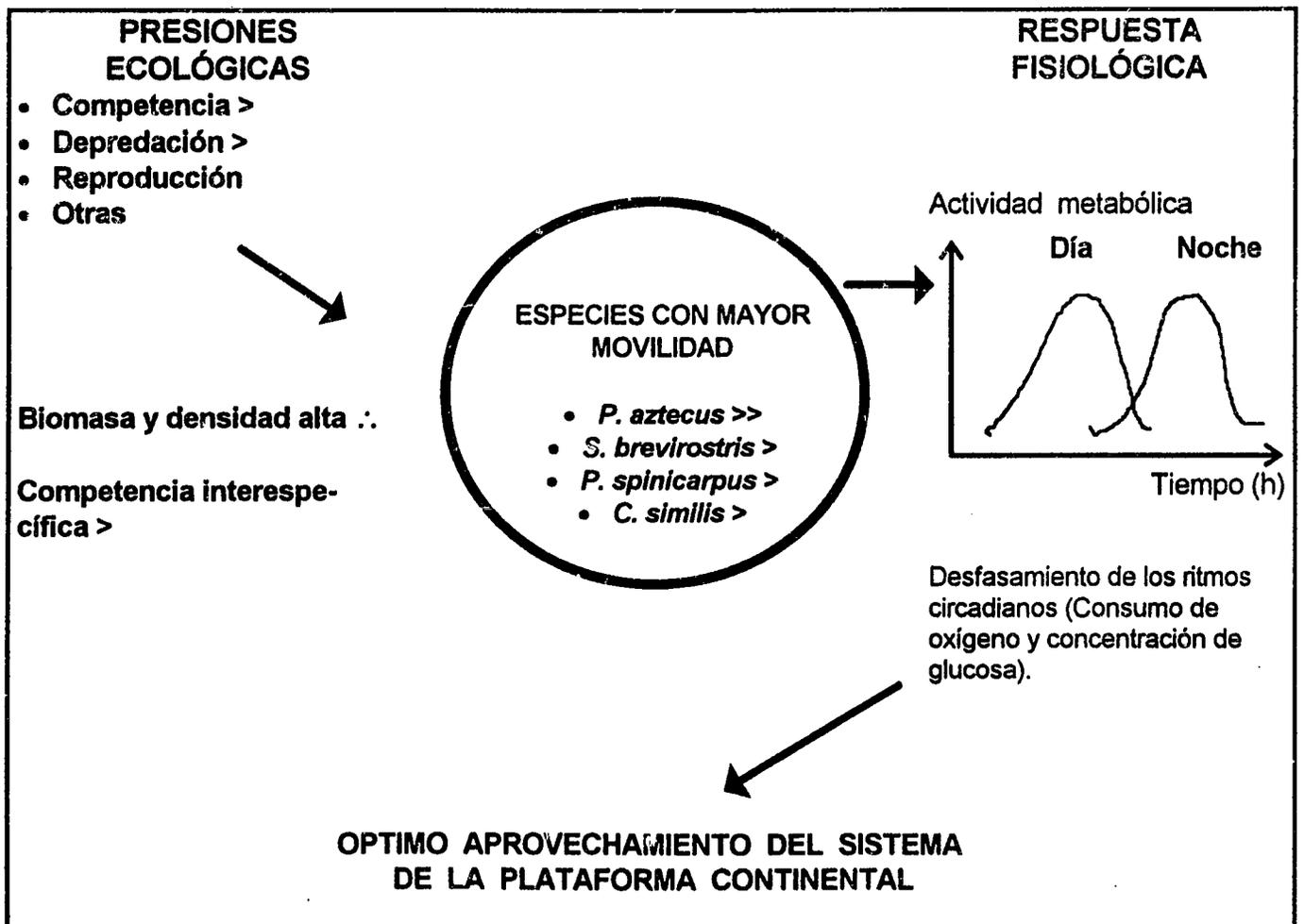


Figura 11. Relación entre las presiones ecológicas y la respuesta fisiológica de *P. aztecus* y *S. brevirostris* en el ambiente de plataforma continental. >: mayor, >>: mucho mayor.

Este modelo se refuerza con los datos de la abundancia obtenidos durante los muestreos realizados entre septiembre de 1989 y abril de 1991. Los resultados muestran que los camarones peneidos y los cangrejos portúnidos son las especies con mayor biomasa y densidad con respecto al resto de la captura del complejo de macrocrustáceos, coincidiendo con los resultados de (Escobar, 1997; Soto y Escobar, 1995 y Garcia-Montes *et al.*, 1988). Esto hace suponer que existe una fuerte interacción competitiva entre ellas. En las tablas 5ab y 6ab se observa que es durante la temporada de lluvias cuando las especies de peneidos y portúnidos son más abundantes, sin embargo los picos de biomasa se alternan en función del intervalo batimétrico. Tanto los patrones de distribución como el desfase de los ritmos circádicos del metabolismo son probablemente un reflejo de estrategias desarrolladas por especies altamente competitivas que les permite coexistir en el ambiente de la plataforma continental

La variación de la tasa metabólica de estas especies con respecto a la temporada climática se puede relacionar con cambios en la estructura de la comunidad, esto es, de la biomasa y de la densidad. Estos parámetros pueden determinar en cierto modo las presiones de competencia, principalmente por el alimento y por el espacio. En este sentido varios autores han registrado variaciones de la abundancia y la biomasa del bentos con respecto a la profundidad y época del año (Escobar y Soto, 1997; Rowe *et al.*, 1974; Flint y Rabalais, 1981). Al respecto Escobar y Soto (1997) registraron en un trabajo reciente las variaciones espacio-temporales de la biomasa bentónica en el NW del Golfo de México. Estos autores relacionaron los máximos valores de biomasa en el bentos con el aporte de materia orgánica al fondo, dada principalmente por la presencia de ríos y lagunas costeras así como por la sedimentación de fitodetritus generado a partir de los florecimientos del fitoplancton. Estos fenómenos son más marcados en la época de lluvias como consecuencia del aumento del escurrimiento de agua dulce y el aporte de nutrientes desde los sistemas estuarinos. Los resultados de este trabajo coinciden con Escobar y Soto (1997) en donde los valores máximos de biomasa para la macrofauna epibéntica ocurren durante el mes de septiembre en la temporada de lluvias. Es posible que los cambios en la infauna produzcan cambios en la

epifauna meses después; de esta forma, los valores máximos en la biomasa del complejo de macrocrustáceos obtenidos en los meses de lluvias se han relacionado con los valores máximos de infauna observados en el mes de abril (Escobar y Soto, 1997).

En este estudio se registró durante la estación de sequía las menores abundancias de los camarones peneidos, hecho que se puede relacionar con los hábitos de migración y reproducción de algunas especies como son *P. aztecus* y *C. similis*. Barba (1992) reportó que en la Laguna Madre las mayores densidades de juveniles de peces y crustáceos se registraron en los meses de febrero, abril y junio. La disminución en la abundancia de los peneidos en el ambiente de plataforma se explica por un lado por el esfuerzo pesquero ejercido en la zona durante esa época del año y por otro lado en la migración con fines reproductivos. Es así que las variaciones de la abundancia espacio-temporales de las poblaciones de macrocrustáceos ponen en evidencia como las comunidades se ajustan al complejo ambiental que les rodea (Flint y Rabalais, 1981), desarrollando estrategias que les permita optimizar la explotación de los recursos.

Las especies con poco movimiento y hábitos enterradores presentaron ritmos circadianos bi o trimodales sin seguir un patrón aparente asociado a ninguna condición particular (Fig. 6). La ausencia de patrones específicos aún cuando *H. ephelyticus* y *C. sulcata* comparten el mismo nicho sirve para explicar que, cuando las presiones de competencia no son tan evidentes los ritmos metabólicos son controlados por otros factores, como son las variaciones estacionales de la temperatura, (Rosa et al., 1992,b; Dall, 1986) la profundidad o las épocas de reproducción(Ramos y Fernández, 19981) etc. Los resultados obtenidos sugieren que la temperatura puede ser un factor importante ya que ésta modificó significativamente el consumo de oxígeno de los organismos (Fig. 6).

Al igual que en los camarones, en los cangrejos calápidos y en las jaibas del género *Callinectes* el ritmo metabólico, el grosor del exoesqueleto y los niveles de glucosa en la hemolinfa presentaron altos niveles de correlación demostrando con esto que el modelo que

intenta explicar la relación entre morfología y función fisiológica observado en los camarones peneidos puede ser válido para otros macrocrustáceos como las jaibas y los cangrejos calápidos (Sánchez et al., 1991). Así un modelo general pudiera ser propuesto (Fig. 11 y 12) para poder explicar las posibles estrategias adaptativas que despliegan los organismos en función de las condiciones ecológicas que experimentan los distintos tipos de componentes epibénticos.

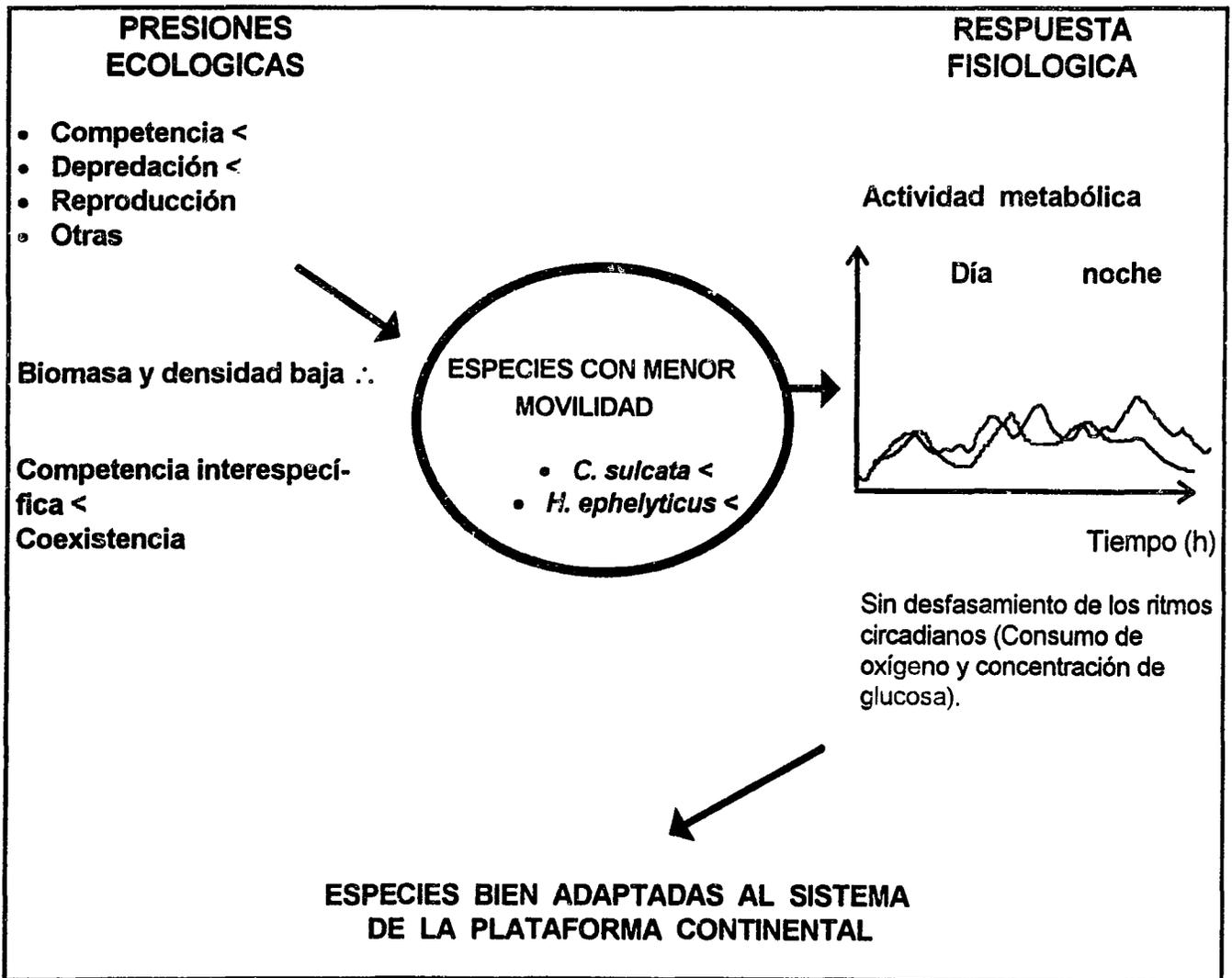


Figura 12. Relación entre las presiones ecológicas y la respuesta fisiológica de *C. sulcata* y *H. ephelyticus* en el ambiente de plataforma continental.

C. sulcata y *H. ephelyticus* presentaron las menores densidades y biomásas lo cual refuerza la hipótesis de que se trata de especies que no están expuestas a fuertes presiones de competencia. En este sentido Rodríguez (1991) publicó que *C. sulcata* y *H. ephelyticus* presentaron prácticamente el mismo intervalo de distribución batimétrico. El tener un exoesqueleto grueso y hábitos enterradores, son características que les permite defenderse de sus depredadores (Warner, 1977). Aunque son organismos altamente competitivos debido a sus grandes quelas que les permiten arrancar algas y organismos del sustrato (Rodríguez, 1991) no se evidencía una competencia interespecífica posiblemente debido a que son organismos de movimientos lentos y que permanecen enterrados una buena parte de su vida (Rosas, et. al., 1992).

En relación con otras variables que pudieran determinar su distribución, como pueden ser la cantidad de alimento y profundidad, Rodríguez (1991) registró para *H. ephelyticus* que las mayores densidades ocurrieron en regiones adyacentes a la desembocadura de los ríos y sistemas lagunares. Estos datos concuerdan con los obtenidos en el presente trabajo al encontrar a *H. ephelyticus* restringido principalmente a la plataforma interna, mostrando una evidencia más de que estas especies no compiten por el espacio.

Los resultados obtenidos en este estudio son un ejemplo de como en los macrocrustáceos de la plataforma continental del NW del Golfo de México las adaptaciones morfológicas y los patrones de actividad están íntimamente relacionadas para producir un complejo de respuestas que explican su éxito dentro de la comunidad de fondos blandos.

CONCLUSIONES

1. El complejo de macrocrustáceos de la plataforma continental del NW del Golfo de México presentó variaciones espacio-temporales en su distribución y abundancia.
1. La densidad y biomasa promedio de los macrocrustáceos presentaron una relación inversa con la profundidad ($r^2=0.82$)
2. Durante las lluvias se registraron los mayores valores de densidad y biomasa de macrocrustáceos (0.007 ind./m; 0.0041 g C/m) y en sequía los menores (0.0016 ind./m²; 0.0013 g C/m²).
3. La mayor biomasa se asoció con los pulsos estacionales de aporte continental de la Laguna Madre y de los ríos Pánuco y Soto la Marina.
4. Las especies de macrocrustáceos estudiadas: *P. aztecus*, *S. brevirostris*, *C. sulcata*, *H. ephelyticus*, *C. similis* y *P. spinicarpus* presentaron comportamientos fisiológicos distintos atribuidos a las adaptaciones morfológicas y a los cambios climático-estacionales.
 - Los peneidos tuvieron una tasa metabólica significativamente mayor (3.31 mg O₂/h/g pslc) debido a su alto nivel de actividad.
 - La tasa metabólica de los portúnidos fué significativamente diferente a la de las otras especies con valores intermedios entre calápidos y peneidos (1.06 mg O₂/h/ g pslc).
 - Los calápidos reportaron las tasas metabólicas más bajas (0.60 mg O₂/h/g pslc).relacionadas con una menor movilidad.
 - Los peneidos presentaron ritmos circádicos desfasados. La tasa metabólica en *P. aztecus* fué mayor durante la noche (3.31 mg/O₂/h/ g pslc) y en *S. brevirostris* mayor durante el día (3.19 mg/O₂/ h/ g pslc)). El desfasamiento en los ritmos metabólicos se interpretan como una estrategia para evitar las presiones generadas por la competencia y

tener un óptimo aprovechamiento de los recursos disponibles en el sistema de plataforma continental.

- Los calápidos presentaron ritmos circádicos sin un patrón en particular. Se infiere que *C. sulcata* y *H. ephelyticus* no están expuestas a fuertes presiones de competencia debido a los bajos valores de biomasa y densidad (0.00009 ind./m^2 ; 0.00002 g C/m^2) (0.00001 ind./m^2 ; 0.00009 gC/m^2) respectivamente, así como sus ritmos circádicos no desfasados.
5. En los peneidos se asoció el mayor consumo de oxígeno ($3.31 \text{ mg O}_2/\text{h/g psic}$) de los organismos con la hora de alimentación.

LITERATURA CITADA

- Al-Mohanna, S.Y., y J.A. Nott. (1987). R cells and the digestive cycle in *Penaeus semisulcatus* (Crustacea: Decapoda). *Mar. Biol.* 95: 129-137.
- Ansell A.D. (1973). Changes in oxygen consumption, heart rate and ventilation accompanying starvation in the decapod crustacean *Cancer pagurus*. *Neth. J. Sea Res.* 7: 455-475.
- Antoine W.J. (1971). Structure of the Gulf of Mexico In: Rezak, R. (Ed.) Texas A. & M. Univ. Ocean. Stud. 3(1). Contributions on the Geological and Geophysical Oceanography of the Gulf of Mexico:1-34.
- Barba M.E., (1992). Comunidad de crustáceos y peces de Laguna Madre, Tamaulipas. I Crustáceos epibénticos y peces juveniles de la región sur-central. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, U.N.A.M., México, 55 p.
- Barnes R.S.K. y Mann K.H. (Ed.) (1980). *Fundamentals of Aquatic Ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, London, 299 p.
- Bolt S.R.L., D.G. Reid y E. Naylor. (1989). Effects of combined temperature and salinity on the entrainment of endogenous rhythms in the shore crab *Carcinus menas*. *Mar. Behav. Physiol.* 14: 245-254.
- Carefoot T.H. (1991). Blood glucose levels in the sea hare *Aplysia dactylomela*: interrelationships of activity, diet choice and food quality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 154:231-244.
- Carroll N. V., R.W. Longley y J.H. Roe. (1956). The determination of glycogen in liver and muscle of anthrone reagent. *Journal Biological Chemistry*. Vol 220: 583-593.
- Chang E.S. y J.D. O'connor. (1983). Metabolism and transport of carbohydrates and lipids. In *Biology of Crustacea* (Edited by L.H.Mantel), Vol.5: 263-287. Academic Press, New York.
- Childress J.J. (1977). The effects of pressure, temperature and oxygen on the oxygen consumption rate of the midwater copepod *Graussia princeps*. *Mar. Biol.* 39: 19-24.
- Childress J.J., D.L. Cowles, J.A. Favuzzi y T.J. Mickel. (1990). Metabolic rates of benthic deep-sea decapod crustaceans decline with increasing depth primarily to the decline in the temperature. *Deep-Sea Res.* 37: 929-945.
- Cohen D.M. (1977). Swimming performance of the gadoid fish *Antimora rostrata* at 2400 m. *Deep-Sea Research.* 24: 275-277.
- Cowles D.L. y J.J. Childress. (1988). Swimming speed and oxygen consumption in the bathypelagic mysid *Gnathopausia ingens*. *Biol. Bull.* 175: 111-121.
- Cruz-Kaegi M.E. y G.T. Rowe. (1992). Benthic biomass gradients on the Texas-Luisiana Shelf. Nutrient enhanced coastal ocean productivity workshop proceedings. Texas A&M University Sea Grant Publicatio, Texas, TAMU-SG-92-108: 145-149.
- Dall W. (1986). Estimation of routine metabolic rate in penaeid prawn, *Penaeus esculentus* Haswell. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 96:57-74.
- Dean J.M. y F.J. Vemberg. (1965a). Variations in the blood glucose level of crustacea. *Comp.Biochem.Physiol.* 14: 29-34.

- Díaz F., S. Espina, C. Rosas, A. Sánchez, C. Vanegas, y E. Díaz- Iglesia. (1989). Ritmo respiratorio y amplitud metabólica del camarón café *Penaeus aztecus* (Ives) (Tamiagua, México) con ablación de los pedúnculos oculares. *Rev. Inv. Mar.* 10: 15-22.
- Díaz-Iglesia E. (1976). Consumo de oxígeno y ritmo respiratorio del cangrejo *Carcinus mediterraneus* (Czernavsky) del litoral rumano del Mar Negro. *Inv. Mar.* 8:11-21.
- Du-Preez H.H. (1983). The effect of temperature, season and activity on the respiration of the spot swimming crab, *Ovalipes punctatus*. *Comp.Biochem. Physiol.* 75 A: 353-362.
- Du-Preez H.H.; C. Houn-Yung y H. Chieh-Shih (1999). Aparent Specific Dynamic Action of food in the grass shrimp, *Penaeus monodon* Fabricius.. *Comp.Biochem. Physiol.* 103 A: 173-178.
- Escobar-Briones E.G. y L.A. Soto. (1997). Continental shelf benthic biomass in the western Gulf of Mexico. *Cont. Shelf Res.* 17: 585-604.
- Findley A.M., B.W. Belisle y W.B. Stickle. (1978). Effect of salinity fluctuations on the respiration rate of south oyster drill *Thais haemastoma* and the blue crab *Callinectes sapidus*. *Mar. Biol.* 49: 59-67.
- Flint R. W. (1981). Gulf of Mexico outercontinental shelf benthos: Macrofauna-environmental relationships. *Biological Oceanography* 1: 135-155.
- Flint R.W. y N.N. Rabalais (Eds.) (1981). *Environmental Studies of a Marine Ecosystem: South Texas Outer Continental Shelf*. University of Texas Press, Austin: 83-136.
- García-Montes J.F., L.A. Soto. y A. Gracia. (1988). Cangrejos portúnidos del suroeste del Golfo de México: Aspectos pesqueros y ecológicos. *An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. UNAM, México*: 15(1):135-150.
- Gherardi F., M.C. Nochi y M. Vannini. (1989). Slope orientation in freshwater crabs: a field study. *Monitor Zoologie Italiano* 22: 63-76.
- Gibson, R. y P.L. Barker. (1979). The decapod hepatopancreas. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 17: 285-346.
- Houlihan D.F., C.K. Govind y A. El Haj. (1985). Energetics of swimming in *Callinectes sapidus* and walking in *Homarus americanus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 82A: 267-279.
- Hopkin y Nott. (1980). Studies on the digestive cycle of the shore crab *Carcinus menas* with special reference to the B cells in the hepatopancreas. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 60: 891-907.
- Kinne O. (1971). Salinity: animals-invertebrates. In: *Marine Ecology, Vol.I, Environmental Factors, Part 2* (Edited by Kinne O.): 821-995. Wiley-Interscience, New York.
- Lynch M.P. y K.L. Webb. (1973). Variations in serum constituents of the blue crab, *Callinectes sapidus*: glucose. *Comp. Biochem. Physiol.* 82A: 267-279.
- Martin G.G., J.E. Hose, S. Osmori, C. Chong, T. Hoodhoy y N. McKrell. (1991). Localization and roles of coagulogen and transglutaminase in hemolymph coagulation in decapod crustaceans. *Comp. Biochem. Physiol.* 100B: 517-522.
- Natarajan P. (1989). External synchronizers of tidal activity rhythms in the prawns *Penaeus indicus* and *P. monodon*. *Mar. Biol.* 101: 347-354.
- Palmer J.D., (1989a). Comparative studies of tidal rhythms. VII. The circaludinal locomotor rhythm of the brackish water fiddler crab, *Uca minax*. *Mar. Behav. Physiol.* 14: 129-143.

- Palmer J.D., (1989b). Comparative studies of tidal rhythms. VIII. A translocation experiment involving circalunidal rhythms. *Mar. Behav. Physiol.* 14: 231-243.
- Poolsanguan B. y Uglow R.F. (1974). Quantitative changes in blood sugar levels of *Crangon vulgaris*. *J. Comp. Physiol.* 93: 1-6.
- Prosser C.L. (1973). Oxygen: respiration and metabolism. In *Comparative animal physiology* (Edited by Prosser C.L.): 156- 211. 3rd Edition. Saunders College, Philadelphia.
- Pequegnat, E.W. y L.H. Pequegnat. (1970). Station list for benthic and midwater samples taken by the R/V Alaminos 1964 to 1969. In: Pequegnat E.W. and F.A. Chace Jr. (Eds.) *Texas A & M Univ. Ocean. Stud.*, 1 (4), Contributions on the Biology of the Gulf of México: 125-170.
- Ramos L. y Fernández I. (1981). Variaciones del metabolismo glucídico durante el ciclo reproductor en la especie *Penaeus notialis* Pérez Farfante, 1967. *Revta. invst. Mari.* 2:141-156.
- Rodríguez A.B. (1993). Taxonomía y distribución de tres familias de cangrejos oxystomatos (Dorippidae, Calappidae, Leucosiidae) de la Plataforma Continental del suroeste del Golfo de México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias U.N.A.M. 57 p.
- Rosas C., A. Sánchez, L.A. Soto, E. Escobar y A. Bolongaro-Crevenna. (1992b). Oxygen consumption and metabolic amplitude of decapod crustaceans from the Northwest Continental Shelf of the Gulf of Mexico. *Comp. Biochem. Physiol.* 101A (3): 491-496
- Rosas C., A. Sánchez, E. Escobar, L.A.Soto, y A. Bolongaro- Crevenna. (1992a). Daily variations of oxygen consumption and glucose hemolymph level related to morphophysiological and ecological adaptations of crustacea. *Comp. Biochem. Physiol.* 101 A(2): 323-328.
- Rosas C., A. Bolongaro-Crevenna., A. Sánchez, G. Gaxiola, L.A. Soto y E. Escobar. (1995). role of digestive gland in the energetic metabolism of *Penaeus setiferus*. *Biol. Bull.* 189: 168-174.
- Rowe G.T., P.T. Polloni y S.G.Horner. (1974). Benthic biomass estimates from the northwestern Atlantic Ocean and the northern Gulf of Mexico. *Deep Sea Res.* 21: 641-650.
- Rowe G.T. (1983). Biomass and production of deep-sea benthos. In: *The Sea*. G.T. Rowe, editor, New York Wiley interscience, New York, Vol 8: pp 560.
- Sánchez A., Rosas C., E. Escobar and L.A. Soto. (1991). Skeleton weight-free oxygen consumption related to adaptations to environment and habits of six crustaceans species. *Comp. Biochem. Physiol.* Vol 100 A(1): 69-73.
- Sheridan P.F., F.J. Patella, J. N. Baxter y D.A. Emiliani. (1987). Movements of brown Shrimp, *Penaeus aztecus* and pink shrimp, *Penaeus duorarum*, relative to the U.S.-Mexico border in the western Gulf of Mexico. *Mar.Fish. Rev.* 49 (1): 14-19
- Soto L.A. (1980). Decapod Crustacea Shelf-fauna of the northeastern Gulf of Mexico. *An. Centro Cienc. Mar y Limnol. UNAM, México*, 7(2): 79-110.
- Soto L.A. y E. Escobar-Briones (1995). Coupling mechanisms related to benthic production in the SW Gulf of Mexico. In: *Biology and Ecology of Shallow Waters*, A. Eleftheriou, A.D. Ansell and Smith, editors. *Proceedings of the 28th European Marine Biology Symposium, International Symposium Series.*

- Spaargaren D.H. y Haefner P.A.Jr. (1987). The effect of environmental osmotic conditions on blood and tissue glucose levels in brown shrimp *Crangon crangon* (L). *Comp. Biochem. Physiol.* 87A: 1045-1050.
- Vidal, V.M., F.V. Vidal y J.M. Pérez-Molero. (1988). Atlas Oceanográfico del Golfo de México, Vol.1. Instituto de Investigaciones Eléctricas, Cuernavaca, Morelos, México: 415 pp.
- Vidal, V.M., F.V. Vidal, A.F. Hernández, E. Meza y J.M. Pérez-Molero, (1994). Baroclinic flows, transports, and kinematic properties in a cyclonic-anticyclonic-cyclonic ring triad in the Gulf of Mexico. *Journal of Geophysical research*, Vol.99, No.C4: 7571-7597.
- Vanegas C., G. Pérez, E. Merino, F. Díaz, y C. Rosas. (1988). Efecto de la fluctuaciones de salinidad sobre el consumo de oxígeno de *Callinectes similis* Williams. *Rev. Inv. Mar.* 13: 15-25.
- Vernberg F.J. (1983). Respiratory adaptations. In: *Environmental adaptations* (Edited por Vernberg F.J. y Vernberg W.B.): 1-3. Academic Press, New York.
- Warner, G.F. (1977). *The biology of crabs*. Van Nostrand Reinhold Company. New York. 202p.
- Webb P. W. (1975). Hydrodynamics and energetics of the fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd Can.* 190: 1-158.
- Williams, A.B., (1984). *Shrimps, lobsters and crabs of the Atlantic Coast of the Eastern U.S. Maine to Florida*. Smithsonian Institute Press, U.S.A.: 550 p.
- Zamudio M.E. (1997). Hidrología y fitoplancton en una región costera al oeste del Golfo de México. Tesis de Maestría. UACPyP-CCH, UNAM. En prensa.
- Zar J.H., (1984). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall Inc., New Jersey, USA. 718 pp.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer especialmente a los Doctores Luis Soto y Carlos Rosas por la dirección de ésta tesis, así como a la Dra. Elva Escobar por su invaluable asesoría y revisión. Agradezco la colaboración del personal científico que participó en los cruceros oceanográficos OGMEX 8, 9 y 10 a bordo del B/O "Justo Sierra" del Laboratorio de Ecología del Bentos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, así como al personal científico del Laboratorio de Biología Marina de la Facultad de Ciencias, UNAM (en particular al M.en C. Adolfo Sánchez, a la Dra. Gabriela Gaxiola, a la Biol. Ma. Eugenia Chimal), por su colaboración en los experimentos de ecofisiología, llevados a cabo en las instalaciones del Centro Regional de Investigación Pesquera de Lerma, Campeche, del Instituto Nacional de Pesca