

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

Facultad de Ciencias

**“Diferencia de la capacidad osmótica y  
metabolismo entre tres poblaciones del  
acocil *Procambarus llamasi* de la  
península de Yucatán”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I Ó L O G A

P R E S E N T A



**ANDREA NICTE-HA MUÑOZ ARROYO**

DIRECTOR DE TESIS

DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA

CODIRECTOR DE TESIS

DOCTOR FERNANDO ÁLVAREZ NOGUERA

**MÉXICO D.F.**

**200**



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.



FACULTAD DE CIENCIAS  
Secretaría General  
División de Estudios Profesionales

Votos Aprobatorios

Act. Mauricio Aguilar González  
Jefe de la División de Estudios Profesionales  
Facultad de Ciencias  
**Presente**

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

**Diferencia de la Capacidad osmótica y metabolismo entre tres poblaciones del acocil Procambarus llamas de la Península de Yucatán**

realizado por **Muñoz Arroyo Andrea Nicté-Ha** con número de cuenta **0-9805431-6** quien ha decidido titularse mediante la opción de tesis en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario Dr. Fernando Álvarez Noguera

Propietario M. en C. Rebeca María López Rivas

Propietario Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldía  
Tutora

Suplente M. en C. Sebastián Ricardo Zúñiga Lagunes

Suplente Biól. Karla Kruesi Cortés

Atentamente,

"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU "

Ciudad Universitaria, D. F., a 18 de abril de 2008

EL COORDINADOR DEL COMITÉ ACADÉMICO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

DR. ZENÓN CANO SANTANA

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.

## AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por permitirme concluir la licenciatura en bióloga.

A la directora de tesis y profesora del taller, Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia, por su asesoría y apoyo en la realización de este trabajo. Por compartir sus conocimientos y experiencia y brindarme un espacio para mi desarrollo científico en el Laboratorio de Ecofisiología, de la Facultad de Ciencias.

Al co-director de tesis Dr. Fernando Álvarez Noguera, por su apoyo y tiempo, sin el cual no hubiera sido posible la realización del presente trabajo, por brindarme un espacio en el Laboratorio Húmedo de la Colección Nacional de Crustáceos, del Instituto de Biología y por las facilidades brindadas con el material biológico.

A los sinodales, Bióloga Karla Kruesi Cortés, M. en C. Sebastián Zuñiga, M. en C. Rebeca María López Rivas por sus correcciones y sugerencias para mejorar y concluir mi trabajo de tesis.

Al proyecto IN203906-3 “Adaptación del acocil *Procambarus llamas* a ambientes contrastantes en la península de Yucatán: ecofisiología, ecología poblacional y diversificación” financiado por el programa PAPIIT, DGAPA-UNAM, del cual formó parte esta investigación.

A la Bióloga Karla Kruesi Cortés y profesora del taller por compartir sus conocimientos, por su apoyo técnico durante la realización de este trabajo, a la Bióloga Araceli, M. en C. Sebastián Zuñiga por su disponibilidad y apoyo técnico siempre que lo requerí.

A la doctora Cecilia Vanegas y Laboratorio de Ecofisiología por su apoyo con el material para el sistema respirométrico utilizado en este trabajo.

A mi familia y amigos por todo su apoyo, en especial a Toño por su amistad incondicional.

## ÍNDICE

<b>Agradecimientos</b> .....	i
<b>Resumen</b> .....	ii
<b>1. Introducción</b>	
1.1 Estrategias Adaptativas en ambientes acuáticos.....	9
1.2 Invasión al ambiente dulceacuícola.....	12
<b>2. Generalidades y Clasificación</b> .....	15
2.1 Distribución actual de la familia Cambaridae.....	15
2.2 Distribución actual de la especie <i>Procambarus llamasi</i> .....	17
2.3 Clasificación de la especie <i>Procambarus llamasi</i> .....	20
<b>3. Características biológicas</b> .....	20
3.1 Habitat.....	24
3.2 Alimentación .....	26
<b>4. Área de Estudio</b> .....	27
4.1 Laguna de Chichankanab.....	27
4.2 Sabancuy.....	28
4.3 Blanca Flor.....	30
<b>5. Objetivo general</b> .....	34
5.1 Objetivos particulares.....	34
<b>6. Hipótesis</b> .....	34
<b>7. Materiales y Métodos</b>	
7.1 Colecta y transporte de organismos.....	36
7.2 Mantenimiento.....	36
7.3 Aclimatación.....	37

7.4 Estimación de la tasa metabólica .....	38
7.5 Aclimatación a cámaras respirométricas.....	41
7.6 Medición del consumo de oxígeno.....	41
7.7 Presión osmótica.....	42
<b>Resultados.....</b>	<b>44</b>
<b>Discusión.....</b>	<b>56</b>
<b>Conclusiones.....</b>	<b>70</b>
<b>Bibliografía.....</b>	<b>72</b>
<b>ANEXO.....</b>	<b>82</b>

## RESUMEN

El objetivo del presente estudio fue el de estimar y comparar el efecto de los cambios de salinidad en el metabolismo y presión osmótica de tres poblaciones del acocil *Procambarus llamas* que habitan en la laguna de Chichankanab, en las inmediaciones del estero de Sabancuy y en un río ubicado en la localidad de Blanca Flor en la península de Yucatán. Se tomó en cuenta que entre los sitios de colecta de las tres poblaciones de *P. llamas* se presentan pequeñas variaciones de salinidad y oxígeno disuelto. Se realizaron experimentos en el laboratorio húmedo de la Colección Nacional de Crustáceos del Instituto de Biología de la UNAM en la Ciudad de México. Se utilizaron 46 ejemplares juveniles y adultos de cada localidad sin distinción de sexo y en periodo de intermuda. Los organismos de cada localidad se dividieron en cuatro grupos de 12 ejemplares y se sometieron a salinidades de 0 ups, 7 ups, 14 ups y 21 ups, respectivamente. Durante el periodo de aclimatación se utilizó una tasa de aumento de salinidad de 7ppt/día, los organismos se expusieron a cada salinidad por 10 días, posteriormente se colocaron dentro de las cámaras del sistema respirométrico un día antes del experimento sin alimentación. Al día siguiente se tomaron las mediciones del consumo de oxígeno y la presión osmótica de la hemolinfa. Este procedimiento se realizó en cada tratamiento. Los resultados indican que la población de Blanca Flor refleja mayor adaptación al medio diluido, como resultado de habitar en la localidad que presenta menor salinidad; dichos organismos presentaron mayor tolerancia a la salinidad y una mayor capacidad osmótica con respecto a las otras dos poblaciones. Sin embargo, su tasa metabólica no



aumentó como resultado de habitar en un medio diluido en el cual se requiere mayor trabajo metabólico para mantener la concentración osmótica elevada. Así mismo esta población a pesar de presentar mayor talla con respecto a las otras dos poblaciones, presentó la menor tasa metabólica. Se observó una relación positiva entre la talla y la capacidad osmótica, sobre todo en los organismos expuestos a las mayores salinidades.

## **1. Introducción**

### **1.1 Estrategias adaptativas en ambientes acuáticos**

Uno de los principales desafíos que pueden enfrentar los organismos acuáticos es el cambio en la composición del ambiente. Muchos organismos mantienen su balance interno a diferentes condiciones salinas a través de la osmorregulación, la cual implica diferentes tipos de transporte, presencia de osmolitos y el metabolismo correlacionado. Estrategias desarrolladas por las especies de animales para el ajuste y control de los niveles de iones y agua a nivel intracelular y extracelular. En los diferentes ambientes que los organismos han sido capaces de invadir (Schmidt-Nielsen, 1990; Péqueux, 1995).

La osmorregulación se lleva a cabo en la pared corporal y/o en diferentes órganos del cuerpo de los animales, los cuales pueden estar en contacto directo o indirecto con el medio externo (Holdich, 2002). En los acociles adultos, el canal alimentario es uno de los sitios potenciales de intercambio de iones; en este órgano, dicho intercambio ocurre como consecuencia natural de la alimentación (Dall y Moriarty, 1983). En los acociles, como en todos los crustáceos acuáticos, las branquias son el sitio principal de intercambio de iones, por lo que además de funcionar como superficies respiratorias son sitios importantes de intercambio iónico (Mantel y Farmer, 1983; Péqueux y Gilles, 1984).

Los organismos dulceacuícolas por ser hiperosmóticos con el medio, se enfrentan a problemas fisiológicos como la entrada de agua a través de las superficies permeables y a la pérdida de solutos por difusión hacia el medio, a través de la superficie corporal y en la orina; esto debido a que parte del agua

que entra al organismo debe ser excretada, acarreado consigo algunos solutos. Sin embargo, estos flujos de iones y agua no impiden que los animales puedan mantener sus concentraciones internas elevadas. Esto es posible, a través de mecanismos que permiten mantener un balance de agua y solutos apropiada. La regulación osmótica, permite mantener una concentración más o menos constante de los fluidos corporales intracelulares y extracelulares, independientemente de la salinidad del medio (Péqueux, 1995).

Existen mecanismos de transporte que permiten compensar la pérdida de iones a través de sistemas de bombeo y difusión. Estos mecanismos se basan en dos procesos principales: 1) "procesos limitantes", que reducen el área de permeabilidad de las membranas, lo que permite minimizar los movimientos difusivos de los efectores osmóticos; 2) "procesos compensatorios", los cuales producen un movimiento contrario de solutos igual en magnitud a la pérdida difusiva por medio del transporte activo. En este caso, los iones son movidos en contra de un gradiente de concentración. Ambos procesos permiten mantener el estado de equilibrio de los componentes intracelulares y extracelulares de los organismos; sin embargo, requieren un gasto de energía (Mantel & Farmer, 1983, Péqueux, 1995). La actividad y participación de los mecanismos de transporte activo aumenta conforme el animal se mueve hacia un medio más diluido, en cuyos casos el costo energético para mantener el equilibrio de las condiciones internas del organismo se incrementa. Aunque, existen algunos organismos en los que la tasa metabólica en un ambiente diluido se reduce, incluso tratándose de agua dulce (Schmidt-Nielsen, 1990; Holdich, 2002).

A nivel organismo, con frecuencia se observan incrementos de la tasa respiratoria como resultado a la exposición a ambientes diluidos. Sin embargo, estos cambios no siempre son resultado directo de los costos energéticos asociados a la osmorregulación, sino consecuencia indirecta de la salinidad. Esto se debe a que la influencia de la salinidad ambiental sobre los procesos biológicos del organismo puede enmascarar el efecto de dicha salinidad sobre el costo metabólico de la osmorregulación. Como resultado de ello los cambios metabólicos de los organismos ocasionados por el metabolismo de los tejidos encargados de la regulación osmótica, son enmascarados en gran medida por el metabolismo del resto de los tejidos. En consecuencia, los cambios metabólicos que son resultado directo de la osmorregulación, no son muy evidentes (Potts, 1954).

El costo metabólico de la osmorregulación implicado en diferentes salinidades es relevante, ya que el mantenimiento de un medio interno estable (concentración iónica y osmótica) diferente del medio ambiente implica un gasto energético (Calderer, 2001).

En resumen, la osmorregulación es un proceso importante en especies acuáticas (Péqueux, 1995). Este proceso ha posibilitado a las diferentes especies invadir una amplia variedad de ambientes incluyendo el dulceacuícola y el ambiente terrestre. Estas adaptaciones permiten tolerar un amplio rango de salinidad y llevar a cabo patrones de conducta como las migraciones que son realizadas en algunos casos diariamente, estacionalmente o anualmente (Mantel & Farmer, 1983).

## 1.2 Invasión al ambiente dulceacuícola

Los ancestros de los Astácidos actuales vivieron en ambientes marinos, algunos de estos organismos lograron colonizar el agua dulce mediante múltiples invasiones a este ambiente. Sin embargo, la manera como conquistaron el agua dulce aún no es muy clara. La diversidad ecológica que presentan las especies actuales de acociles refleja que este grupo experimentó una radiación adaptativa después de la invasión al agua dulce (Simpson, 1944). Se cree que el ancestro más cercano de los acociles dulceacuícolas actuales ya habitaba en agua dulce, lo cual se puede ver reflejado en la presencia de características apomórficas en los acociles dulceacuícolas actuales, las cuales pueden ser interpretadas como adaptaciones al agua dulce (Scholtz, 1993; 1995<sup>a</sup>, tomado de Holdich, 2002). Entre estas características podemos mencionar: la presencia de estructuras asociadas al cuidado parental, el número reducido de huevos con gran cantidad de vitelo, la pérdida de una larva libre nadadora, la reducción del número de etapas larvales y desarrollo directo; Así como las características de las tres primeras mudas post-embrionarias y la unión del primer estadio post-embrionario (primera muda) al abdomen de la madre con el telson enroscado. Esta última característica, tiene la función de prevenir el desprendimiento de los huevos de la madre por las corrientes de agua, evitando con esto el peligro que representa la depredación y la dispersión hacia el mar por las corrientes de los ríos (Holdich, 2002).

Otro factor importante que permitió la colonización de ambientes de agua dulce son las modificaciones en el proceso de osmorregulación asociadas al control de la pérdida de iones en el agua dulce (Mantel y Farmer, 1983). Muchos de los acociles dulceacuícolas toleran elevadas salinidades y todos

presentan concentraciones de la hemolinfa mayores de 350 mOsm en agua dulce (Bergmiller y Bielawski, 1970; Brand y Bayly, 1971; Potts y Durning, 1980).

Los acociles que habitan en ambientes dulceacuícolas son hiperosmóticos con respecto a su medio, por lo que uno de los principales problemas que enfrentan es la constante pérdida de iones y ganancia de agua por difusión a través de su superficie corporal. Debido a esto, el principal desafío al que se enfrentan dichos organismos es tratar de mantener una concentración interna y un volumen celular constante. En agua dulce el nivel de iones es muy bajo, en consecuencia los organismos deben ser fuertes reguladores en este ambiente que es hiposmótico e hipoionico. Los acociles presentan una gran capacidad de hiperosmorregular en este ambiente, en donde se les encuentra con mayor frecuencia (Mantel y Farmer, 1983).

Estos organismos han desarrollado procesos para controlar los movimientos de iones y agua. A pesar de que los acociles están cubiertos de un fuerte exoesqueleto quitinoso y calcificado, el cual limita en parte la ganancia de agua y la pérdida de sales a través de casi toda la superficie corporal. En algunas áreas la quitina es delgada. Por ejemplo, en las branquias en donde la permeabilidad se reduce, debido a la modificación de las estructuras (células) epiteliales, lo cual minimiza los movimientos difusivos de los iones. Los organismos reguladores, presentan gran selectividad iónica (Lignon y Péqueux, 1989; Lignon *et al.*, 1988). Por lo que, solo para iones específicos existe elevada permeabilidad, lo cual depende de la presencia de canales especiales, los cuales también funcionan como estrategia para obtener una baja permeabilidad, reduciéndose así la pérdida de iones. Los canales, también

funcionan como ruta para el transporte de iones del medio externo hacia el interior del organismo (Péqueux, 1995).

La pérdida de iones es controlada o compensada por una toma activa de iones, a través de la superficie permeable, lo cual mantiene una diferencia de potencial eléctrico transepitelial. Por ejemplo, el transporte transepitelial de  $\text{Na}^+$  por medio de enzimas transportadoras como la  $\text{Na}^+/\text{k}^+$  ATPasa. Este sistema es llamado bomba de  $\text{Na}^+/\text{k}^+$ . Así son controlados los movimientos de  $\text{Na}^+$  y  $\text{K}^+$  entre la hemolinfa y los fluidos intracelulares, produciéndose un movimiento contrario de iones igual en magnitud a la pérdida difusiva (Péqueux, 1995).

Al mismo tiempo, el agua que entra continuamente vía osmosis es aprovechada por el organismo, por lo que no requiere beber agua del medio. El exceso de agua es eliminada por los órganos renales. La orina producida es diluida, con lo cual se reduce la pérdida de sales. Otro proceso desarrollado por estos organismos, es la reducción del gradiente osmótico con respecto al medio, lo cual permite minimizar el influjo de agua, así como los cambios concomitantes de presión y volumen celular. Esta baja osmolaridad representa una ventaja, debido a que el costo energético de la regulación se reduce (Mantel y Farmer, 1983; (Holdich, 2002). Esto beneficia en especial a los organismos pequeños, los cuales al presentar una amplia superficie corporal en relación a su volumen, tienen un área extensa para el flujo osmótico del agua y alta capacidad para el balance iónico, reduciendo así la pérdida de iones por unidad de peso. Estas adaptaciones están asociadas con la larga historia evolutiva del grupo en el ambiente dulceacuícola (Brand y Bayly, 1971, Bayly, 1972; Potts y Durning, 1980).

## **2. Generalidades y clasificación**

México presenta una topografía compleja y abundantes cuerpos de agua dulce, los cuales predominan en la zona sur del país. Como consecuencia de ello, en nuestro territorio existe una gran diversidad de decápodos de agua dulce (Álvarez *et al.*, 1996). Los acociles pertenecen al orden Decápoda, que es el grupo más grande entre los crustáceos. Presentan un gran número de especies en los cuerpos de agua dulce continentales tanto epígeos como hipógeos, con una amplia distribución dentro del territorio nacional. Sin embargo, existe poca información acerca de la biología de estas especies, ya que gran parte de estas sólo se han citado por su localidad tipo, habiéndose generado poca información taxonómica y biológica acerca de ellas (Rojas-Paredes, 1998).

Los acociles se clasifican dentro del grupo Astacoidea, el cual cuenta con dos familias Astacidae y Cambaridae. La familia Cambaridae se encuentra entre las más diversas ya que cuenta con 369 especies descritas. En México se distribuyen 49 de estas especies, de las cuales el 86.9% son endémicas (Villalobos *et al.*, 1993).

### **2.1 Distribución actual de la familia Cambaridae**

La diversificación de la familia Cambaridae ha venido ocurriendo desde el Mioceno en regiones de Estados Unidos y gran parte de México. Según Hobbs (1984) las formas ancestrales provenientes del sureste de Estados Unidos migraron hacia el sur del continente americano por lo que, la familia Cambaridae presenta una amplia distribución geográfica en este continente.



Con la diversificación de la familia Cambaridae surgieron varios géneros entre ellos el género *Procambarus*, el cual se distribuye en la bahía de Hudson al sur de Canadá, en el este y sureste de Estados Unidos, en la región oriental de México, ocupando los estados de Tamaulipas a Quintana Roo y hasta Guatemala, Belice, Honduras y Cuba. En la región occidental, del centro del estado de Michoacán hasta Chiapas. La mayoría de las especies se distribuyen en el lado este del continente, a excepción de algunas especies que han migrado a través de las montañas Rocosas en Estados Unidos y la Sierra Madre Occidental en México a lo largo del Eje Neo- volcánico Transversal (Villalobos, 1982; Hobbs, 1984; 1989; 1991; Álvarez *et al.*, 2005).

En nuestro territorio, algunas poblaciones quedaron aisladas, debido a la formación de barreras geográficas tales como: cadenas montañosas, volcanes e incluso desviaciones de cauces de ríos, dando lugar a la formación de pequeñas poblaciones vicariantes. En la actualidad están geográficamente bien delimitadas. Dichas poblaciones se han considerado subgéneros de *Procambarus*, labor que se atribuye a Hobbs (1974).

Se ha encontrado que estas especies pertenecen a los subgéneros, *Scapulicambarus*, *Villalobosus*, *Girardiella*, *Austrocambarus*, *Ortmannicus*, *Paracambarus*, *Mexicambarus*, *Pennides* y *Procambarus* (Rojas-Paredes, 1998).

## 2.2 Distribución de la especie *Procambarus llamas*

La especie *Procambarus llamas* descrita por Villalobos (1954) se ha comenzado a estudiar con más detalle. Esta especie está ampliamente distribuida en los cuerpos de agua continentales de la Península de Yucatán (Villalobos-Figueroa, 1955). La temperatura ambiental en estos sitios varía desde los 20 a los 29°C casi todo el año (Rodríguez-Serna, 1999). Estos cuerpos de agua, presentan salinidades desde 0 ups hasta salinidades más elevadas. *P. llamas* se ha encontrado tanto en cuerpos de agua dulce a 0 ups, como en otros con salinidades de alrededor de 6 ups (Álvarez, comunicación personal; Rodríguez-Serna *et al.*, 2002; Carmona-Osalde *et al.*, 2002; 2004; 2005; Álvarez *et al.*, 2005).

Fue en Quintana Roo en la localidad de Gonzáles Ortega, Mahahual y Río Hondo en donde se describió por primera vez la presencia de *P. llamas*. Villalobos (1955) determinó que la distribución de *P. llamas* se restringía del sur de Veracruz al este de Campeche. Sin embargo, estudios recientes realizados en la península de Yucatán indicaron que la distribución de esta especie en el estado de Campeche va desde el noroeste de este estado hacia el centro y sur de Quintana Roo, en zonas cercanas a la ciudad de Chetumal llegando hasta la frontera con Belice en río Hondo. Así mismo, la especie se distribuye en el norte del estado de Yucatán. Se ha reportado a *P. llamas* como el astácido dominante en el sudeste de México y es una especie endémica de la península de Yucatán (Villalobos, 1955; 1983; Villalobos Hiriart *et al.*, 1993).

Se han encontrado especímenes de esta especie en diversos tipos de cuerpos de agua, tales como ríos, lagunas, ojos de agua, drenajes en las orillas de la carretera, zonas de inundación y humedales. Sin embargo, aún se

desconocen los factores que juegan un papel importante o determinan la distribución de *P. llamas*. Se han planteado algunas hipótesis que pueden explicar su distribución. Por ejemplo, los escurrimientos en las diferentes épocas del año pueden influir en la distribución y abundancia de esta especie. En la península de Yucatán *P. llamas* es más abundante entre los meses de julio a octubre, durante los cuales se presenta la época de lluvias. La distribución de estos organismos puede depender del cambio salino ocasionados por las lluvias. Por el contrario, durante la época de secas que va de enero a junio son menos abundantes, posiblemente debido a que estos organismos presentan adaptaciones como el enterramiento y deslizamiento entre las piedras (Rodríguez-Serna *et al.*, 2002), que los protegen de la desecación.

El patrón de distribución de *P. llamas* podría también estar asociado a la composición del suelo de la península de Yucatán, ocasionada por su formación geológica. El norte de la península es una zona cárstica, es la parte emergente, la más reciente y con un suelo muy permeable (Shepard, 1973; López-Ramos, 1979; Sapper, 1979). Como consecuencia, en esta zona existen pocos cuerpos de agua superficiales. Mientras que en el sur, que es la zona alta y geológicamente la zona más vieja de la península, el suelo es menos permeable resultando en cuerpos de agua muy abundantes durante todo el año (Shepard, 1973). En consecuencia, la abundancia de estos acociles se incrementa hacia el sur de la península. Este patrón de distribución también se observa en los estados de Campeche y Quintana Roo. Cabe resaltar que en el estado de Campeche en la localidad de Ignacio Zaragoza (18°21'N, 91°13'W)

se ha registrado la mayor abundancia de organismos de esta especie (Rodríguez-Serna *et al.*, 2002).

Otro factor importante que puede influir en el patrón de distribución de la especie en la península es la topografía del suelo, debido a que dentro de este territorio existe una región más elevada, que recibe el nombre de Sierra de Ticúl. Esta región permite una distribución homogénea de materia orgánica y organismos en la parte sur y suroeste de la península, dado que a partir de ella se generan escurrimientos cuando se presentan lluvias intensas dando lugar a la formación de ríos y zonas de inundación hacia las regiones bajas. En esta zona se encuentra agua todo el año, como sucede en la laguna de Chichankanab, que es considerada una zona de importancia debido a su aislamiento biogeográfico. De acuerdo a Serna *et al.*, 2002 este sitio puede ser de repoblación ya que en ella se puede encontrar a *P. llamasi* todo el año. Sin embargo, hacen falta estudios ya que se desconoce el comportamiento de la especie en esta laguna (Serna *et al.*, 2002).

Con base en los estudios realizados recientemente es posible señalar que *P. llamasi* se puede encontrar en Teapa a 37 km al norte de Villahermosa, en las lagunas Horizonte y La Mona, así como en los ríos González, Grijalva y Puyacatengo en Tabasco (Álvarez *et al.*, 2005). Así mismo se encuentra en los tres estados de la península de Yucatán (Campeche, Quintana Roo y Yucatán) hasta la frontera con Belice en México (Serna *et al.*, 2002). En el estado de Campeche se ha encontrado en las inmediaciones del estero de Sabancuy, así como en la laguna de Chichankanab y la localidad de Blanca Flor en el estado de Quintana Roo (Álvarez, comunicación personal).

## 2.3 Clasificación según Holdich y Lowery, 1988

<b>Subphylum</b> Crustácea
<b>Clase</b> Malacostraca
<b>Orden</b> Decápoda
<b>Infraorden</b> Astacidea
<b>Superfamilia</b> Astacoidea
<b>Familia</b> Cambaridae
<b>Subfamilia</b> Cambarinae
<b>Género</b> <i>Procambarus</i>
<b>Subgénero</b> <i>Austrocambarus</i>
<b>Especie</b> <i>Procambarus (Austrocambarus) llamasi</i> (Villalobos, 1954)

Fig. 1. Clasificación de *Procambarus llamasi*

## 3. Características biológicas

La especie *Procambarus llamasi* presenta el plan corporal característico de los acociles, que consta de veinte segmentos corporales, como todos los crustáceos superiores. Estas series de segmentos o divisiones del cuerpo son llamados somitas, los cuales están fusionados o conectados por una unión flexible formando los miembros del cuerpo. Excepto en estas uniones en las que la cutícula es membranosa (delgada y flexible) todo el cuerpo está cubierto por un exoesqueleto rígido (Luna, 2001). El exoesqueleto se recambia periódicamente a través del proceso de muda o ecdisis, lo que permite el crecimiento de los organismos. El nuevo exoesqueleto es suave y arrugado, posteriormente se endurece (Hiriart, 1960).

A



B



Fig. 2. Fotografía de *P. llamasii*. En la figura (A) se muestra la muda. En la figura (B) se muestra el organismo que recién mudo y que presenta cubierta suave.

Como todos los acociles de la familia Cambaridae, *Procambarus llamasii* presenta la forma del cuerpo ovalada o subcilíndrica y deprimida dorsoventralmente, típica de los acociles adultos, en vista transversal. Su cuerpo es alargado y presentan un rostro en forma de “V”, su abdomen es relativamente angosto (Álvarez *et al.*, 1996; Luna, 2001). En vista lateral los acociles tienden a ser comprimidos. Su cuerpo es segmentado y tienen apéndices en todos los metámeros (Rojas, 1998). La longitud total del cuerpo en los adultos alcanza alrededor de 8 a 10 cms (Rodríguez-Serna, 1999). Su cuerpo se divide en dos regiones, la parte anterior es llamada cefalotórax y esta formada por la región cefálica y la torácica. Esta región está cubierta por el caparazón. La región cefálica o cefalón consta de cinco somitas o segmentos, cada uno con dos apéndices. Un par de anténulas y un par de antenas (más largas). Todas ellas en conjunto son órganos sensoriales que reciben estímulos químicos y mecánicos, con las cuales se orientan.

Presentan ojos compuestos situados en tallos o pedúnculos (Luna, 2001). Presentan un par de mandíbulas que sirven al organismo para triturar el alimento; las maxilas y maxímulas crean corrientes de agua alrededor de la

cavidad bucal, las cuales ayudan a filtrar el alimento y en la cámara branquial para la limpieza de los huevos cuando se encuentran en el abdomen de la madre. Por su parte, la región torácica consta de ocho somitas llamados pereiópodos con su respectivo par de apéndices cada uno. Los tres primeros apéndices son quelados, por lo que también son llamados quelípedos. Del primer par de pereiópodos ó quelípedos, el izquierdo es considerablemente más grande que el derecho (Fig. 3), es muy largo, fuerte y termina en una quela que consta de un propodio y un dactilopodio, formando una pinza (Álvarez *et al.*, 1996), lo cual es una característica distintiva de la especie. Estos apéndices también les sirven para caminar y combatir (Rojas, 1998). El cuarto y el quinto par de pereiópodos son simples y tienen función en la limpieza de las branquias y las hembras también los utilizan para limpiar los huevecillos.

La parte posterior o el abdomen es aplanado dorsoventralmente, tiene seis somitas cada uno con su par de apéndices llamados pleópodos.



Fig. 3. Fotografía de *P. llamasí*. En la figura de la izquierda se muestran los apéndices. En la figura de la derecha se muestra el quelipedo izquierdo (muy desarrollado).

En los machos, los dos primeros pares están modificados para la función reproductora, como gonopodio y estiletes. En ellos se encuentra un

espermiducto del cual se transfiere el espermatóforo a la hembra (Rojas, 1998; Luna, 2001). Los tres apéndices siguientes sirven para la natación. En la parte final del abdomen se presenta un telson aplanado, dividido transversalmente. Bajo esta estructura se localiza el ano (Luna, 2001). El último par o urópodo tiene ambas ramas aplanadas y muy desarrolladas. Estas estructuras y el telson forman un abanico caudal, que permite al acocil nadar rápidamente en el caso que se requiera del escape (Rojas, 1998; Luna, 2001). En las hembras todos los pleópodos tienen el exópodo y endópodo bien desarrollados, estos tienen la función de retención de los huevecillos en el abdomen y crean corrientes para protegerlos durante la etapa de incubación, que comprende todo el desarrollo embrionario hasta la eclosión y el transporte de las larvas hasta antes de ser liberadas como juveniles (desarrollo directo; Hobbs, 1991).

La coloración de los organismos juveniles de *Procambarus llamasii*, es transparente, el color cambia con la madurez sexual. Los adultos adquieren una coloración azul ó son de color parduzco con una franja blanca en los costados (Álvarez, comunicación personal).

La puesta de huevos de *P. llamasii* se presenta tres veces por año entre los meses de noviembre y junio. La conducta reproductiva empieza después de que los individuos han alcanzado alrededor de 3 cm de largo. La puesta de huevos ocurre hasta que las hembras alcanzan 4 cm de longitud (Rodríguez-Serna, 2000). En cuanto a la conducta reproductora, los machos cortejan a las hembras y la pareja cópula en una posición de “ Y “ por un tiempo corto. El macho deposita los espermatóforos en el *annulus ventralis* de la hembra, localizado a la altura del cuarto par de pereiópodos en la parte ventral (Rojas, 1998).



La hembra producirá una sustancia cementante para fijar los huevecillos a su abdomen y a los pleópodos. Estos huevecillos después de que emergen por la abertura de los oviductos son fertilizados y fijados al abdomen. Las hembras sostienen a los huevos en su abdomen y los protegen con los pleópodos (Fig. 4). Cuidan de ellos, hasta que están maduros para eclosionar.



Fig. 4. Fotografía de *P. llamasii*. Se observa la hembra sujetando los huevos en su abdomen.

El estadio más sensible del desarrollo es el periodo comprendido en las primeras 24 horas, después de la eclosión, durante este tiempo la larva tiene su primera muda, y en este periodo muchos mueren. Los acociles permanecen unidos a la hembra. Sufren varias mudas hasta que sus apéndices se terminan de formar completamente y en esta fase se desprenden de la madre (Hobbs, 1991).

Estos organismos han desarrollado estrategias reproductivas. Por ejemplo, las hembras tienen la capacidad de conservar el espermatóforo del macho por un determinado número de meses, cuando las condiciones ambientales son adversas. En este caso la puesta se presenta hasta que las condiciones ambientales son propicias para el desarrollo de los huevos (Holdich y Lowery, 1988; Gutiérrez-Yurrita y Montes, 1999; Reynolds, 2002). Presentan un número de etapas larvales reducido o ausente (desarrollo directo, Hobbs, 1991; Huner,

1984), que les han permitido una mejor adaptación a los ambientes dulceacuícolas continentales.

### **3.1 Hábitat**

Entre los decápodos que invadieron y colonizaron el agua dulce, los cambáridos que en general se reconocen por ser organismos bentónicos, de hábitos nocturnos. Los acociles, presentan características que les han permitido establecerse en climas templados y tropicales, en los que han logrado invadir una amplia variedad de hábitats por presentar gran resistencia a condiciones ambientales adversas (Hobbs, 1991), como la temperatura y la concentración de oxígeno disuelto en el agua (Álvarez *et al.*, 2005).

*P. llamas* habita principalmente en aguas continentales como humedales, ríos, lagunas, cenotes y marismas, lugares ricos en materia orgánica en descomposición, los cuales presentan una distribución batimétrica que va de los 10 cm a los 5 m de profundidad (Aguilera *et al.*, 2005; Austin, 1984). Viven en madrigueras que ellos mismos construyen en zonas de inundación o pantanos, así como en corrientes y zanjas de drenaje pequeñas. Los dos primeros sitios son muy frecuentes en algunos lugares del estado de Tabasco, como se ha reportado en zonas de las lagunas La Mona y Horizonte que son muy lodosas. Sin embargo, se sabe que esta especie es originaria de la península de Yucatán, a lo largo de la cual se distribuye (Álvarez *et al.*, 2005; Villalobos, 1955, 1983; Villalobos Hiriart, *et al.*, 1993). Debido a que estos organismos son enterradores, sobreviven durante la época de secas. Una ventaja que presentan sus madrigueras o refugios es que con frecuencia llegan hasta el nivel freático.

### **3.2 Alimentación**

Los juveniles de *P. llamas* se alimentan principalmente de insectos, moluscos y peces. Los adultos, como todos los organismos del género *Procambarus*, son omnívoros oportunistas. Se alimentan de materia orgánica en descomposición, raíces y organismos muertos que provienen del medio acuático o terrestre, con lo cual participan en el procesamiento de materia orgánica dentro del ecosistema acuático (Austin, 1984; Hobbs, 1991; Aguilera *et al.*, 2005).

## 4. Área de Estudio

### Laguna de Chichankanab

La laguna de Chichankanab se ubica al pie de una escarpadura, situada al lado oeste de la Meseta de Chichankanab y ocupa la parte más baja de la depresión de Dziuché con menos de 10 m de altitud (Suárez *et al.*, 2004). La laguna de Chichankanab se ubica a una latitud de 19° 52' 12" N y 88° 46' 11" W, con un área de 1,999 hectáreas.

### Hidrografía

La laguna de Chichankanab pertenece a un sistema de lagos de agua dulce que corren de norte a sur ocupando una extensión de más de 20 Km en línea recta. La laguna Chichankanab es la mayor en extensión, con 452 ha. Al norte de la laguna hay dos pequeños cuerpos de agua y al sur existen cuatro lagunas denominadas Esmeralda. Los alrededores inmediatos de los cuerpos de agua están cubiertos por zonas inundables de manera temporal con sabanas de pastos y una rara población de mangle rojo (*Rhizophora mangle*), a pesar de que está a una distancia de 135 Km aproximadamente de la costa (Olmsted y Durán, 1990).

Este sistema lagunar es el segundo de agua dulce más grande de la Península de Yucatán, su formación es producto de una fractura geológica.

## **Vegetación**

La laguna está rodeada por un mosaico de vegetación secundaria arbórea y arbustiva, pastizales artificiales, zonas agrícolas, y sabanas inundables y selvas medianas subperennifolias (Flores y Espejel 1994).

## **Clima**

El clima local es del tipo Aw2''(i') cálido subhúmedo (García, 1964; César y Arnaiz 1984), con lluvias en verano y parte del otoño, isotermal, estiaje prolongado y canícula en el mes de agosto. Con una precipitación de 900 a 1000 mm entre mayo y octubre y de 200 a 250 mm desde noviembre hasta abril. Las temperaturas oscilan entre los 16.5 y los 34.5°C, con temperatura media anual de 27°C.

## **Sabancuy**

El estero de Sabancuy se localiza a 18°58' N y 91°12' W (González y Torruco, 2000), se ubica hacia el noreste de la laguna de Términos, pertenece a la localidad de Sabancuy, la cual se localiza al suroeste del estado de Campeche, el cual está ubicado al suroeste de la península de Yucatán.

## **Orografía**

El Estero de Sabancuy está comprendido fisiográficamente dentro de la península de Yucatán (Psuty, 1966). Integrado por cinco áreas importantes: El Pujo, San Nicolás, Ensenada Polcai, Santa Rosalia y el área del poblado caracterizada por un puente de acceso. Hacia el Pujo se localiza un canal que

desemboca en la Laguna de Términos y forma lagunas y pantanos con extensas planicies de inundación, esta zona es muy baja y presenta elevaciones menores de 40 m. Existe una segunda boca o canal hacia la ensenada Polcai, este es un canal artificial que desemboca hacia el área costera adyacente (González y Torruco, 2000).

### **Hidrografía**

Algunos autores lo consideran perteneciente a la planicie fluvial del suroeste de Campeche (Carranza-Edwards et al., 1979). La hidrología superficial presenta numerosos bajos anegadizos con aguadas en sus fondos hundidos o pequeñas lagunas permanentes y alto contenido de sales en solución. En los alrededores las elevaciones son menores a 10 m, con una pequeña inclinación de los terrenos hacia la costa, lo que origina extensas planicies con pequeñas ondulaciones denominadas “cuyos”, que son pequeños montículos donde cambia la condición del suelo (González y Torruco, 2000). En las aguas del estero abundan los camarones, ostiones y peces.

### **Vegetación**

La vegetación es de tipo tular y palmar. Las planicies costeras se encuentran cercadas por los manglares y las riveras de sus ríos están bordeados por bosques tropicales.

## **Clima**

El clima de la región según Köppen es  $Aw_1(i')g$ - cálido subhúmedo con lluvias en verano, con una precipitación anual de 1426.8 mm y temperatura de 26.9 °C. La temperatura promedio del lugar es de 20 °C (García, 1973).

## **Blanca Flor**

El ejido de Blanca Flor se encuentra ubicado a 82 Km de la ciudad de Chetumal en el estado de Quintana Roo, localizado administrativamente dentro del municipio de Othón P. Blanco. Forma parte de una pequeña microrregión que comprende 21 ejidos de población totalmente maya, procedente del estado vecino de Yucatán (Sanginés *et al.*, 2000). Se localiza a 18° 51' N y 88° 28' 0W, a 30 msnm.

## **Orografía**

Blanca Flor es una localidad perteneciente al municipio de Othon P. Blanco cuyo territorio es plano como toda la Península de Yucatán. Sin embargo, es una localidad que alcanza una de las mayores altitudes del estado de Quintana Roo y de la península. El territorio está constituido por planicies con un suave declive de oeste a este, hacia el mar, formando zonas llamadas *bajos* o *sabana* en donde con frecuencia se forman amplias extensiones inundadas denominadas aguadas.

## **Hidrografía**

El Municipio de Othón P. Blanco en donde se ubica la localidad de Blanca Flor, pertenece a la región Hidrológica Yucatán Este (Quintana Roo), a las Cuencas cerradas y Bahía de Chetumal.

En este municipio se encuentran las únicas aguas superficiales de todo el territorio. Lo cual es una característica muy importante, ya que ahí se encuentran los únicos ríos de toda la península de Yucatán: el Río Hondo y el Río Escondido. Además de una serie de lagunas, entre las que destaca la Laguna de Bacalar y la Laguna Guerrero. Esta última, comunicada a través de un pasaje con la Bahía de Chetumal, Laguna Agua Salada, Laguna Chile Verde y Laguna San Felipe. Debido a la combinación de ríos, lagunas y aguadas intermitentes, durante la época de lluvias todos estos cuerpos de agua llegan a estar unidos prácticamente. Lo que ha permitido crear un importante medio de comunicación, desde la Bahía de Chetumal hacia el interior del territorio, facilitando su desarrollo a otras partes del estado.

## **Vegetación**

La vegetación que caracteriza esta región es la selva baja subperennifolia (Sanginés *et al.*, 2000).



## Clima

Prevalece un clima tropical subhúmedo, con lluvias en verano, una temperatura media anual de 26°C y una precipitación de 1000 a 1100 mm por año (Sanginés *et al.*, 2000).

Tabla 1. Parámetros físico químicos de las estaciones de colecta.

	CHICHANKANAB	SABANCUY	BLANCA FLOR
Salinidad	6.0 ups	0.30 ups	0.09 ups
Oxígeno disuelto	2.71 mg/l	5.30 mg/l	1.88 mg/l
Temperatura	29.5 °C	29.3 °C	28.1 °C
pH	6.37	6.30	6.60
Ubicación	Q. Roo	Campeche	Q. Roo
Localización	19° 52' 0"N 88° 46' 0"W	18° 58' 0"N 91° 12' 0"W	18° 51' 0"N 88° 28' 0"W

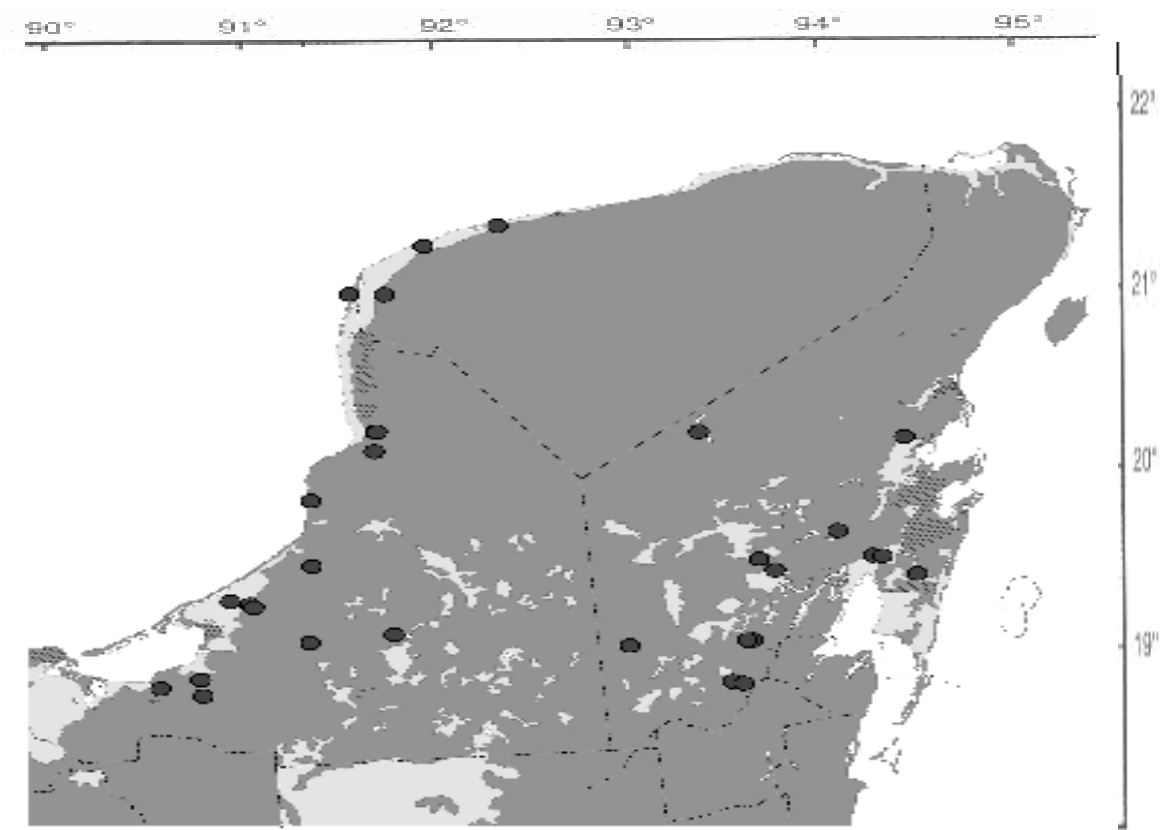


Fig. 5. Mapa de las localidades de colecta: Chichankanab, Sabancuy y Blanca Flor.

## 5. Objetivo general

- Comparar la respuesta osmorreguladora y el consumo de oxígeno en tres poblaciones de la especie *Procambarus llamasii* que habitan en localidades con diferentes características físico-químicas, incluyendo la salinidad.

### 5.1 Objetivos particulares

- Estimar y comparar en tres poblaciones de *P. llamasii*:
  - a) su tolerancia a la salinidad
  - b) su tasa metabólica en diferentes salinidades
  - c) su capacidad osmorreguladora en diferentes salinidades
- Establecer la posible relación entre la tasa metabólica y la capacidad osmorreguladora de las tres poblaciones de acociles.

## 6. Hipótesis

- Sí las diferencias en la salinidad del agua entre las tres localidades han generado cambios adaptativos en las poblaciones de acociles, entonces se observará mayor tolerancia y menor concentración osmótica a diferentes salinidades en la población de Blanca Flor, dado que es la localidad que presenta menor salinidad.
- Sí la condición menos desafiante para los acociles es la salinidad más cercana a su punto isosmótico, un ambiente salino que aleje a los organismos de esta condición generara un cambio en su tasa metabólica.

- Debido a los costos energéticos que implica la osmorregulación a bajas salinidades, al aumentar la salinidad se espera un cambio en la tasa metabólica de los organismos de las tres poblaciones.
- Sí los organismos se encuentran adaptados a vivir en agua dulce-salina, se espera que al disminuir o aumentar la salinidad del medio, tengan la capacidad de mantener la concentración osmótica de su medio interno estable.

## **7. Materiales y Métodos**

### **7.1 Colecta y Transporte**

Los organismos juveniles y adultos de *Procambarus llamas* se colectaron en tres localidades. La primera colecta se realizó en julio del 2006 en la laguna continental de Chichankanab en el estado de Quintana Roo, localizado en el centro de la península de Yucatán.

La segunda colecta se realizó en pozas de inundación y levantes ubicados en las inmediaciones del estero de Sabancuy, el cual se localiza en la carretera entre Escárcega y Sabancuy en el estado de Campeche. Los organismos se colectaron en agosto del 2006.

La tercera colecta se realizó en enero del 2007 en pozas de inundación ubicadas en la localidad de Blanca Flor en el estado de Quintana Roo.

La colecta de organismos se realizó durante el día. Para la captura de estos se utilizaron trampas y redes de cuchara. Los organismos capturados se colocaron en hieleras que contenían agua del sitio de colecta con aireación constante. Los organismos se alimentaron y se mantuvieron en estas condiciones durante los días que duró la colecta y durante el transporte al laboratorio húmedo de la Colección de Crustáceos del Instituto de Biología, UNAM, en la Ciudad de México.

### **7.2 Mantenimiento**

Los organismos juveniles y adultos transportados se distribuyeron en cuatro acuarios con dimensiones de 50 cm de largo por 26 cm de ancho y 27 cm de altura con capacidad de 35 litros. A cada acuario se le colocaron redes que funcionaron como refugios. Los organismos se mantuvieron en agua a 0 ups ó

6 ups según la localidad de colecta y se mantuvieron con aireación constante. La temperatura se controló con calentadores sumergibles de 50 watts manteniendo una temperatura constante de  $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$ . Los organismos se alimentaron una vez cada tercer día con alimento para camarones Tetra exotic. Se mantuvo un fotoperiodo de 12:12 h luz-oscuridad. Los niveles de amonio, nitritos y nitratos se mantuvieron bajos utilizando filtros biológicos. Se realizó un recambio de agua cada dos días. Los acociles se mantuvieron en aclimatación en estas condiciones por dos semanas.

### **7.3 Aclimatación**

Una vez finalizado el período de aclimatación a condiciones de laboratorio, los acociles se transfirieron a acuarios de 35L, para su aclimatación a las cuatro salinidades experimentales. Se utilizaron grupos de 12 organismos en cada tratamiento. La tasa de incremento de la salinidad fue de 7 ups por día hasta alcanzar la salinidad requerida en cada tratamiento (0, 7, 14 y 21 ups). Una vez alcanzada la salinidad deseada, los acociles se aclimataron a la misma por 10 días. Las soluciones se prepararon con agua de mar artificial (Instant Ocean). La salinidad se registró con un refractómetro de mano (ATAGO S/Mill-E, Salinity 0-100 ‰). Se mantuvieron las mismas condiciones de mantenimiento y aclimatación antes descritas.



Fig. 6. Tanques de aclimatación a cada una de las salinidades experimentales: 0 ups, 7 ups, 14 ups y 21 ups.

#### **7.4 Estimación de la Tasa Metabólica**

##### **Descripción del sistema respirométrico**

Para medir la tasa metabólica se utilizó un sistema respirométrico de flujo semicontinuo. El sistema respirométrico consistió en un contenedor principal ①, el cuál provee de agua a todo el sistema a través de un distribuidor general ② a las cámaras respirométricas ③. El agua de este contenedor se mantuvo con aireación constante, a una temperatura de  $25 \pm 1^{\circ}\text{C}$ . Las cámaras respirométricas ③ de 0.175 L de forma rectangular con tapa hermética, contaban con una conexión al distribuidor general y una conexión general. Las cuales permanecieron dentro de un segundo contenedor (para la captura de agua), el cual recibía el agua que salía de las cámaras. Este contenedor fue provisto de un termostato sumergible ④, que mantuvo la temperatura estable. El agua que se acumulaba en este segundo contenedor se hacía recircular al contenedor principal del sistema con una bomba sumergible (Astro de 17 watts, ⑤). De esta manera se logró que el agua recirculará a través del sistema respirométrico y mantuviera un flujo constante (figura 7)

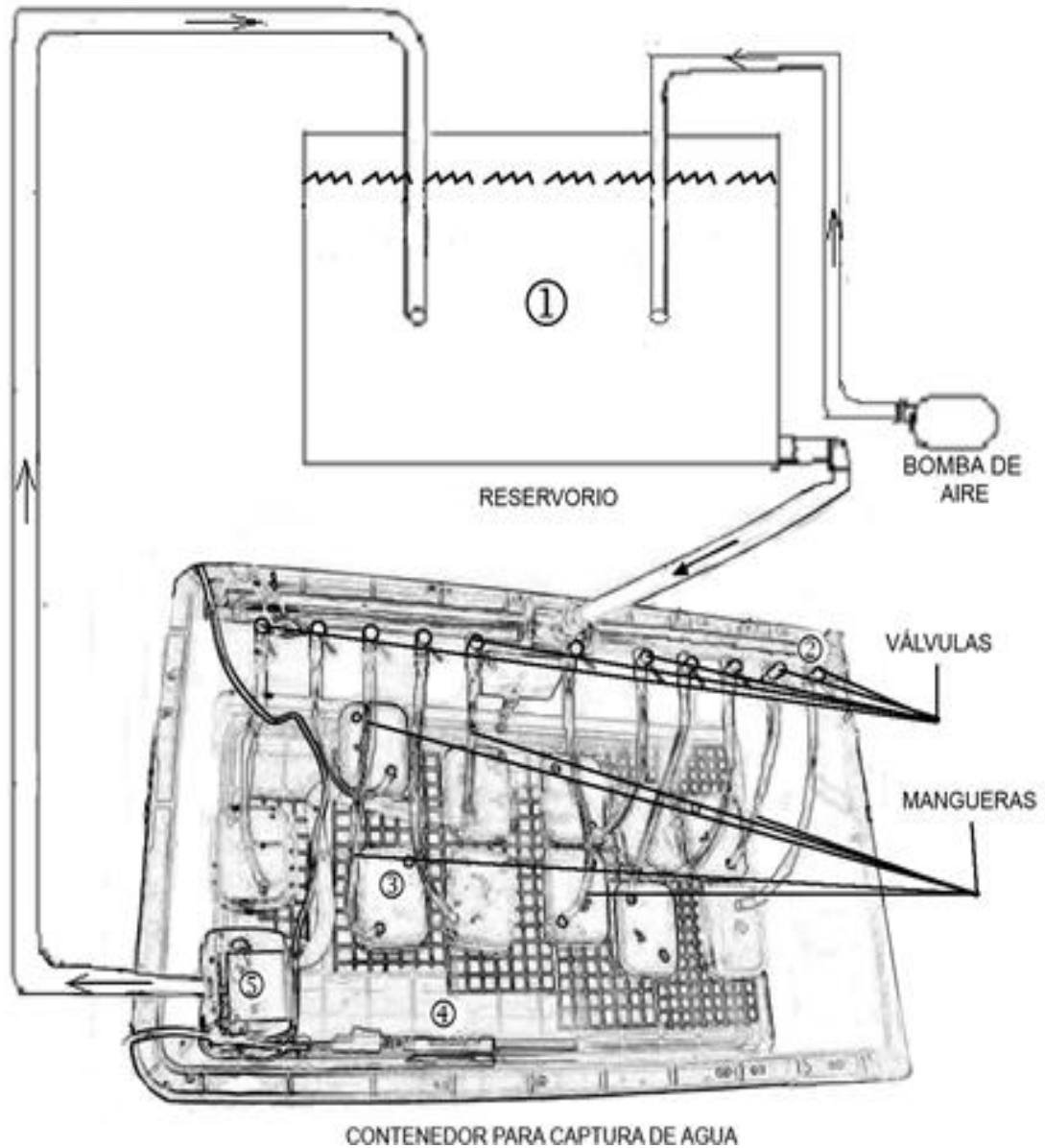


Fig. 7. Sistema respirométrico de flujo semicontinuo con el cual se midió el consumo de oxígeno de *Procambarus llamas*, en diferentes salinidades. ①, Contenedor principal o reservorio de agua; ②, Distribuidor general; ③, Cámara respirométrica; ④, Termostato sumergible; ⑤, Bomba sumergible.



## **7.5 Aclimatación a cámaras respirométricas**

Una vez que el sistema respirométrico quedó instalado se verificó que el flujo del agua a través de todo el sistema fuera constante. Posteriormente se colocó un organismo dentro de cada cámara y se dejó una cámara sin organismo (cámara control). Los organismos se aclimataron a las cámaras respirométricas por 24 h, durante las cuales permanecieron sin alimento. Este procedimiento anterior se realizó para cada una de las poblaciones y cada una de las salinidades experimentales.

## **7.6 Medición del consumo de oxígeno**

El consumo de oxígeno se midió con un oxímetro polarográfico (YSI 5010). Las mediciones de consumo de oxígeno se iniciaron después de las 24 h de aclimatación a las cámaras. Inicialmente, el agua circulaba a través del sistema, se tomó una muestra de agua de cada una de las cámaras con una jeringa, el contenido se vertió en la cámara de muestra en la que se introducía el sensor polarográfico. Una vez tomada la lectura de oxígeno inicial, la llave del distribuidor correspondiente a cada cámara se cerró. Se retiraron las mangueras y se cerraron las cámaras con la tapa hermética para evitar la difusión de oxígeno por intercambio de gases con el aire. Las cámaras permanecieron cerradas por 30 minutos. Una vez transcurrido este tiempo se tomó otra muestra de agua de cada cámara y se registró el oxígeno disuelto (concentración final). Después de esto se restableció el flujo de agua en las cámaras, el cual se mantuvo por 1 h. El procedimiento anterior se repitió 3 veces, obteniendo 3 registros de consumo de oxígeno por cada organismo.

El consumo de oxígeno se calculó con la fórmula siguiente:

$$VO_2 = (VO_{2i} - VO_{2f}) \times V / t$$

Donde V es el volumen de la cámara,  $(VO_{2i} - VO_{2f})$  es la diferencia entre la concentración de oxígeno inicial y la concentración de oxígeno final ( $\text{mg O}_2 \text{ l}^{-1}$ ) y t es el tiempo transcurrido entre la medición inicial y la medición final. El volumen de las cámaras respirométricas fue de 0.175 L.

El consumo de oxígeno de las cámaras se corrigió por el consumo de oxígeno de la cámara control sin organismo.

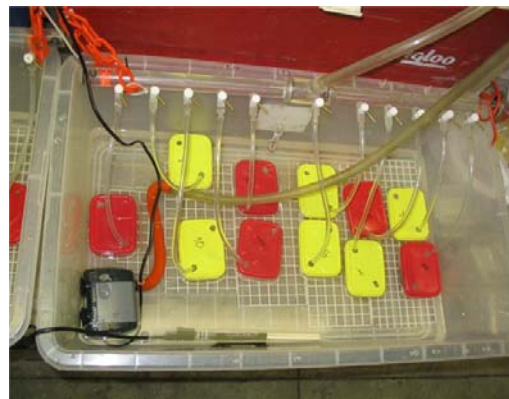
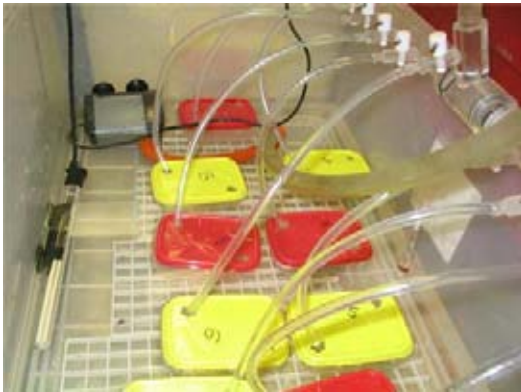


Fig. 8. Sistema respirométrico utilizado para la medición del consumo de oxígeno de *P. llamas*.

## 7.7 Presión osmótica

Al término de las mediciones de consumo de oxígeno, se estimó la presión osmótica de cada organismo utilizando un osmómetro digital (Advanced Micro Osmometer 3300). El osmómetro se recalibró antes de cada medición utilizando un valor standard de  $290 \pm 4$  mOsm/l. Antes de tomar la muestra de hemolinfa, se eliminó el agua excedente de los organismos con papel absorbente, inmediatamente después se extrajo una muestra de hemolinfa de los organismos por medio de una punción con una jeringa para insulina en la base del último pereiópodo, en la membrana suave de la articulación o la membrana entre el tórax y el abdomen, ya que estas zonas van directamente hacia los senos sanguíneos siendo más probable obtener hemolinfa. Una vez obtenida la muestra de hemolinfa se colocó en el osmómetro, determinándose la presión osmótica del medio interno de cada organismo. Adicionalmente, se tomaron muestras de agua de cada una de las salinidades experimentales con el fin de determinar la presión osmótica del medio externo. La presión osmótica se estimó en los organismos aclimatados a cada una de las 4 salinidades.

Una vez realizadas las mediciones de presión osmótica, los organismos fueron medidos y pesados. Se midió la longitud total de cada organismo (mm) con un vernier (MANOSTAT con precisión de 0.1 mm). Posteriormente, los organismos se pesaron utilizando una balanza de plato (SCOUT + 0.01). Después de medir y pesar a los acociles, estos se regresaron a sus tanques de mantenimiento.

La capacidad osmótica (CO) se calculó como la diferencia entre la presión osmótica de la hemolinfa ( $PO_H$ ) y la osmolaridad del agua ( $PO_A$ ) de acuerdo a la fórmula:

$$CO = PO_H - PO_A \text{ (Cieluch } et al., 2004)$$

## Resultados

Los acociles expuestos a una salinidad de 0 presentaron un porcentaje de sobrevivencia de 100% en las tres poblaciones de *P. llamas*. La tasa de sobrevivencia disminuyó en las salinidades de 7 y 14 ups. En la salinidad 21 ups, el porcentaje de sobrevivencia fue muy bajo, por lo que estos valores no se incluyeron en los resultados. En la población de Chichankanab fue de 50%, en Sabancuy de 34% y en Blanca Flor de 83% (Tabla 1). El consumo de oxígeno por unidad de peso a esta salinidad fue de  $0.11\text{mgO}_2\text{ l}^{-1}$  en la primera localidad, de  $0.12\text{ mgO}_2\text{ l}^{-1}$  en la segunda y en la última localidad de  $0.07\text{mgO}_2\text{ l}^{-1}$ . Finalmente la presión osmótica de las tres poblaciones en la misma salinidad, fue de 800, 734 y 677mOsm, respectivamente. Por otra parte, en los organismos de la población de Blanca Flor se observó el mayor porcentaje de sobrevivencia en todas las salinidades (Tabla 1).

Tabla 2. Porcentaje de sobrevivencia de *Procambarus llamas* durante el proceso de aclimatación y durante los experimentos.

	0 ups	7 ups	14 ups	21 ups	28 ups
Chichankanab	100	100	80	50	0
Sabancuy	100	83	74	34	0
Blanca Flor	100	100	92	83	0

No se observó relación entre la presión osmótica y el peso de los acociles expuestos a una salinidad de 0 ups en ninguna de las localidades: Chichankanab, Sabancuy y Blanca Flor ( $R^2 = 0.01$ ;  $R^2 = 0.09$ ;  $R^2 = 0.001$ , respectivamente; Fig. 9). Asimismo, no se observó relación entre la presión osmótica y el peso de los acociles colectados en las localidades de Chichankanab y Blanca Flor expuestos a una salinidad de 7 ups ( $R^2=0.02$ ;  $R^2=0.01$ , respectivamente). En el caso de los acociles colectados en Sabancuy se observó una relación positiva entre el peso de los animales y la presión osmótica ( $R^2 = 0.64$ ), siendo significativa. En el caso de los organismos expuestos a una salinidad de 14 ups, se observó una relación positiva entre el peso y la presión osmótica de los acociles colectados en la población de Sabancuy ( $R^2 = 0.50$ ),

relación significativa. Mientras que en la localidad de Chichankanab y Blanca Flor no se observó ésta relación ( $R^2 = 0.27$ ;  $R^2 = 0.35$ , respectivamente; Fig. 9).

En los acociles colectados en Chichankanab, no se observaron diferencias significativas entre la presión osmótica entre los organismos expuestos a las salinidades de 0 y 7 ups ( $P > 0.05$ ; Fig. 9), sin embargo, en los animales expuestos a 14 ups fue significativo, siendo 27.8% y 22.4% mayor que la de los acociles de la salinidad 0 y 7 ups. Así mismo, en los acociles colectados en Sabancuy y Blanca Flor, no se observaron diferencias significativas entre la presión osmótica de los animales de cada sitio expuestos a las salinidades 0 y 7 ups ( $P > 0.05$ ; Fig. 9), pero la presión osmótica de los organismos expuestos a 14 fue significativamente mayor, 18.2% y 14.9%, para Sabancuy y 17.8% y 16.4% para Blanca Flor ( $P < 0.05$ ; Fig. 10).

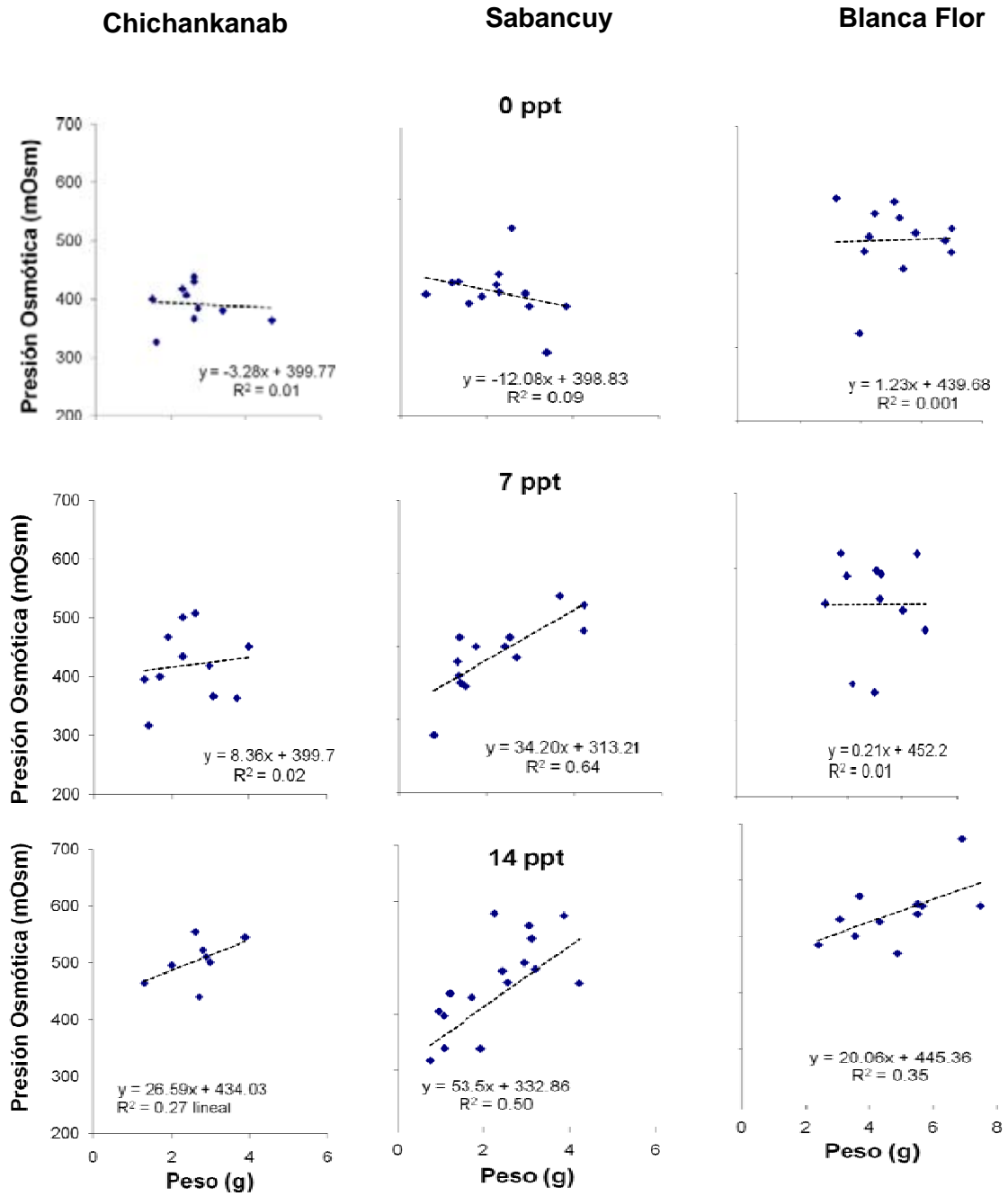


Fig. 9. Relación entre la presión osmótica y el peso de los acicles expuestos a las diferentes salinidades 0, 7 y 14 de las tres localidades de colecta: Chichankanab, Sabancuy y Blanca Flor.

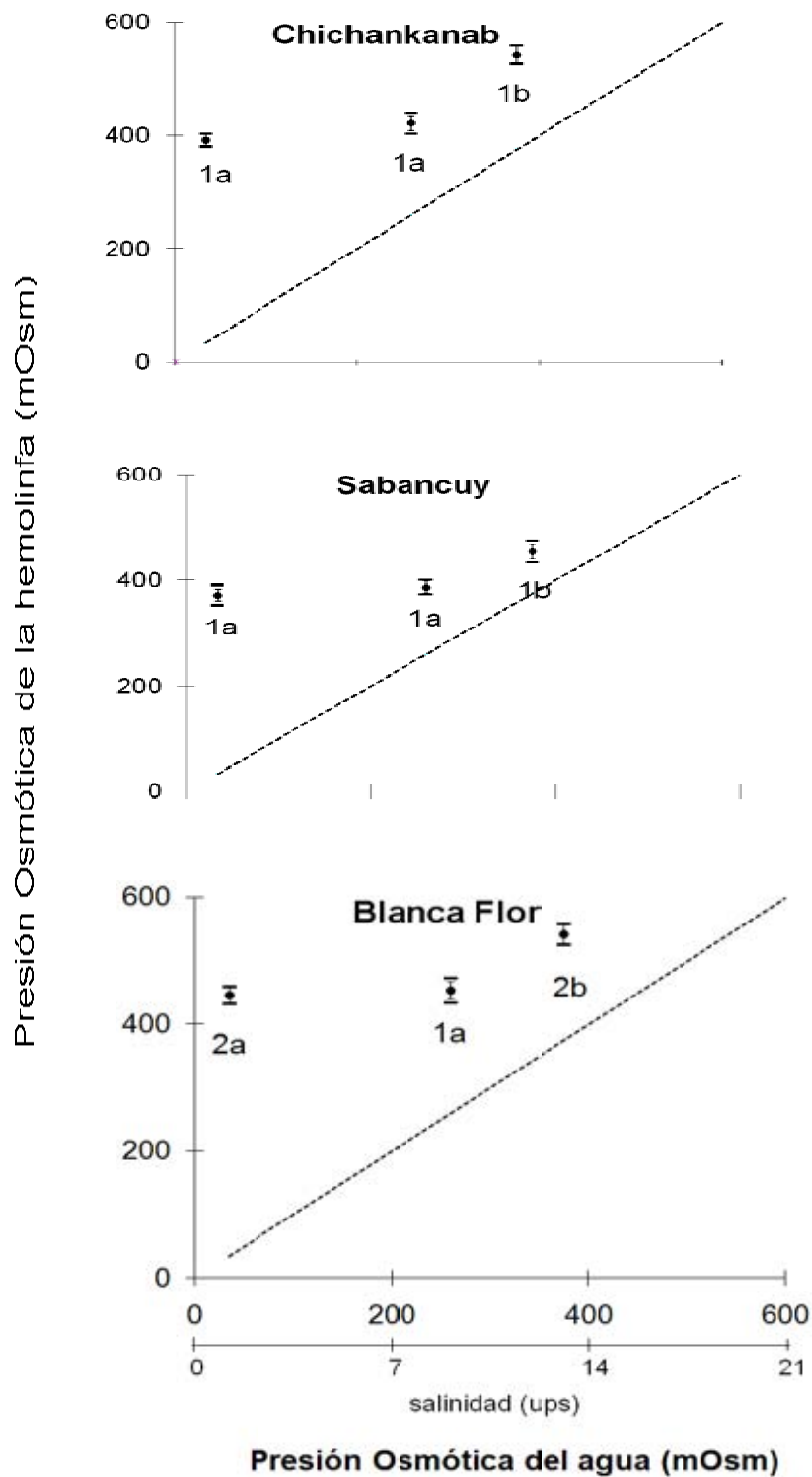


Fig. 10. Presión osmótica de los acociles expuestos a las diferentes salinidades 0ups (34mOsm), 7ups (260mOsm), 14ups (375mOsm) y 21ups (668 mOsm). Los datos corresponden a los animales de las tres localidades de colecta: Chichankanab, Sabancuy y Blanca Flor. Se presentan valores promedio y su error estándar. Las diferencias estadísticas entre la presión osmótica de las diferentes salinidades se muestra con letras y las diferencias entre las poblaciones expuestas a la misma salinidad con número ( $P < 0.05$ ).



Se puede observar que, la presión osmótica de los animales de Blanca Flor expuestos a una salinidad de 0ppt, presentan un significativo incremento del 12.3% y 16.6% que la de los acociles de las otras localidades ( $P < 0.05$ ). Por otra parte, en los acociles expuestos a una salinidad de 7 ups, no se observan diferencias significativas entre la presión osmótica de los organismos de las tres localidades ( $P > 0.05$ ; Fig. 10). En los acociles expuestos a una salinidad de 14 ups, no se observaron diferencias significativas de la presión osmótica entre los organismos de Chichankanab y Sabancuy ( $P > 0.05$ ; Fig. 10), pero si para los animales de Blanca Flor, siendo 6.9% y 16.1% mayor a las otras dos localidades ( $P < 0.05$ ).

En cuanto a la capacidad osmótica de los acociles de Chichankanab, no se observan diferencias significativas entre los organismos expuestos a las salinidades de 7 y 14 ups ( $P > 0.05$ ; Fig. 11), siendo significativamente mayor en los animales expuestos a 0 ups, 55.07% y 63.7%, respectivamente ( $P < 0.05$ ). De manera similar, en los acociles colectados en Sabancuy, no se observaron diferencias significativas entre la capacidad osmótica de los animales expuestos a las salinidades de 7 y 14 ups ( $P > 0.05$ ; Fig. 11), pero igualmente fue mayor a la salinidad de 0 ups, 62.5% y 76.5% que los acociles de 7 y 14 ups, respectivamente ( $P < 0.05$ ). Este mismo patrón se observó en los acociles colectados en Blanca Flor en su capacidad osmótica a las salinidades 7 y 14 ups ( $P > 0.05$ ). En contraste, los animales expuestos a 0 fue 53.1% y 59.5% mayor a la de los acociles de 7 y 14 ups ( $P < 0.05$ ; Fig. 11).

En los organismos expuestos a la salinidad de 0 ups, la capacidad osmótica de los acociles de Blanca Flor fue 13.4% y 18% mayor que la de los acociles colectados en Chichankanab y Sabancuy ( $P < 0.05$ ), siendo el comportamiento similar en los animales expuestos a una salinidad de 7 y 14 ups, sin diferencias significativas entre la capacidad osmótica de los acociles de Chichankanab y Sabancuy ( $P > 0.05$ ), pero si en los animales colectados en Blanca Flor, siendo 17% y 34.3% mayor para para 7 ups y 22.4% y 52.4% para 14 ups en relación a las otras dos localidades, respectivamente ( $P < 0.05$ ).

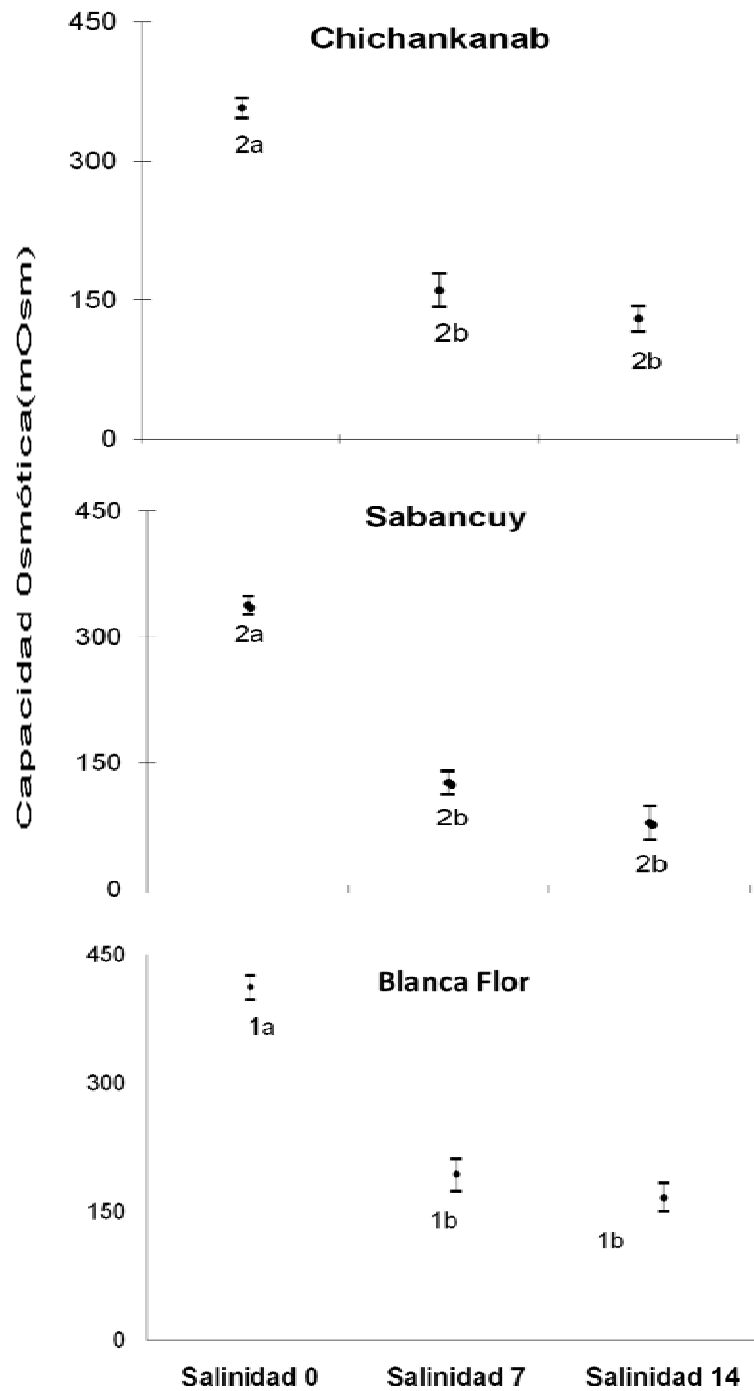


Fig. 11. Capacidad osmótica de los acociles expuestos a las diferentes salinidades. Los datos corresponden a los animales de las tres localidades. Las letras diferentes señalan diferencias estadísticas significativas entre la capacidad osmótica de las diferentes salinidades y los números indican las diferencias en la capacidad osmótica de las poblaciones expuestas a la misma salinidad ( $P < 0.05$ ).

En los organismos colectados de la localidad de Chichankanab, expuestos a una salinidad de 14 ups, se observó relación entre la tasa de consumo de oxígeno y el peso de los organismos ( $R^2 = 0.52$ ). Por su parte en la población de Sabancuy se observó una relación positiva en los acociles expuestos a las tres salinidades ( $R^2 = 0.56$ ,  $R^2 = 0.80$ ,  $R^2 = 0.50$ ). Finalmente en los organismos de Blanca Flor solo se presentó una relación positiva, en los organismos de la salinidad 14 ups ( $R^2 = 0.51$  (Tabla 2).

Tabla 3. Valores de la correlación entre el consumo de oxígeno y el peso de los acociles expuestos a las diferentes salinidades. Se presentan los datos de las tres localidades de colecta: Chichankanab, Sabancuy y Blanca flor.

Salinidad (ups)	Chichankanab	Sabancuy	Blanca flor
0	a = 0.12 b = 1.21 $R^2 = 0.39$	a = 0.16 b = 0.56 $R^2 = 0.56$	a = 0.04 b = 1.32 $R^2 = 0.40$
7	a = 0.21 b = 0.61 $R^2 = 0.30$	a = 0.08 b = 1.43 $R^2 = 0.80$	a = 0.25 b = 0.40 $R^2 = 0.40$
14	a = 0.10 b = 1.40 $R^2 = 0.52$	a = 0.14 b = 0.72 $R^2 = 0.50$	a = 0.06 b = 1.01 $R^2 = 0.51$

a = ordenada al origen; b = pendiente;  $R^2$  = coeficiente de correlación

Tanto en los organismos colectados en Chichankanab y Sabancuy como en Blanca Flor, no se observaron diferencias significativas entre el consumo de oxígeno por unidad de peso (consumo de oxígeno relativo) de los acociles de cada grupo expuestos a las tres salinidades (0, 7 y 14 ups) ( $P > 0.05$ ; Fig. 12).

En los animales de Chichancanab y Sabancuy, no se observaron diferencias significativas entre el consumo de oxígeno por unidad de peso de los acociles ( $P > 0.05$ ; Fig. 12), sin

embargo, el consumo de oxígeno relativo de los organismos colectados en Blanca Flor fue significativamente menor que los acociles de Chichancanab y Sabancuy ( $P < 0.05$ ) en todos los tratamientos.

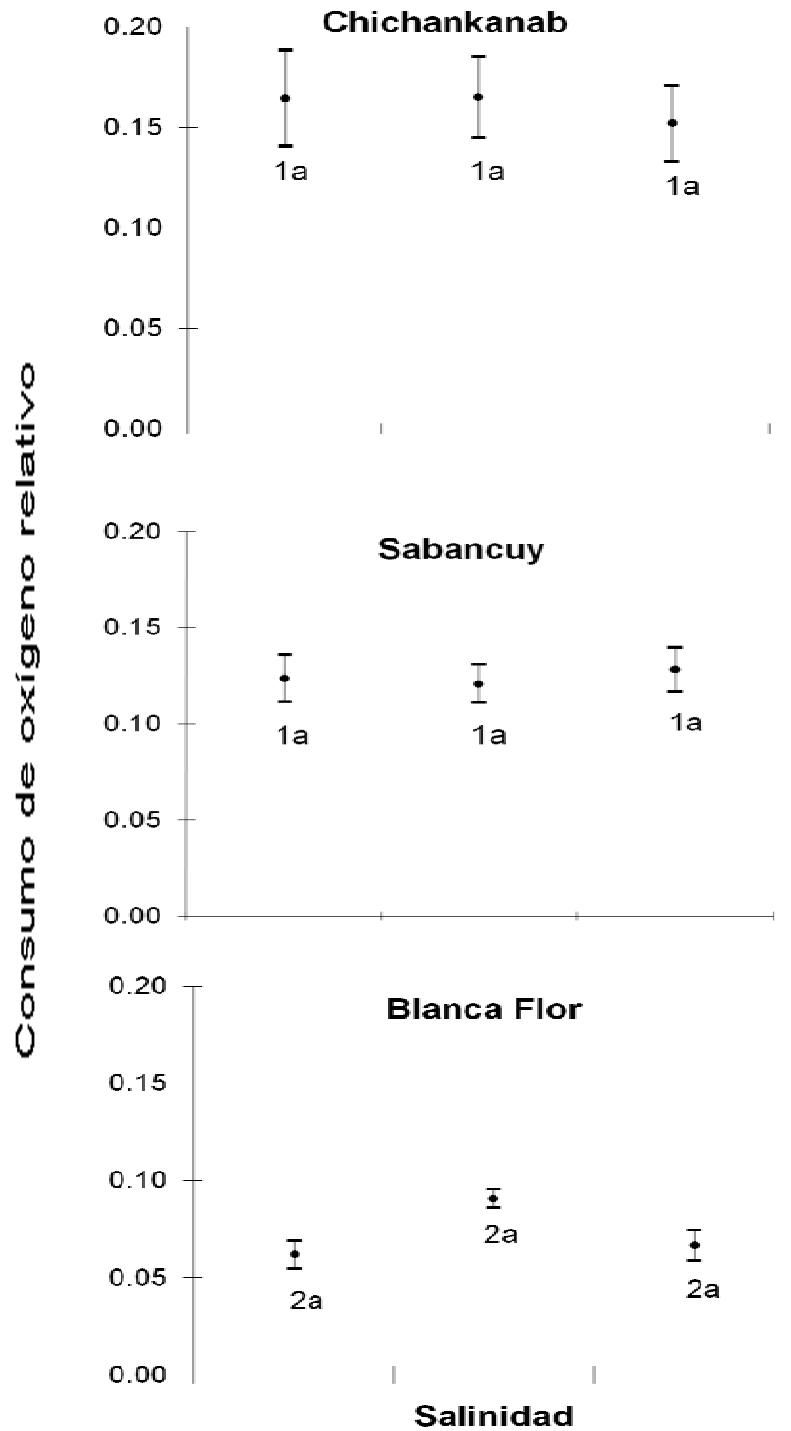


Fig. 12. Consumo de oxígeno relativo (mgO<sub>2</sub>/g) de los acociles de las tres localidades de colecta expuestos a las diferentes salinidades. Las letras indican diferencias estadísticas significativas en cada población para las diferentes salinidades. Los números indican diferencias en una misma salinidad en las diferentes poblaciones (P<0.05).

Se observó una relación positiva entre los valores residuales de consumo de oxígeno en función del peso y la capacidad osmótica de los organismos colectados en Chichankanab expuestos a una salinidad de 0 ( $R^2 = 0.68$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 13). Sin embargo, no se observó correlación entre estas variables en las otras dos localidades de colecta, independientemente de la salinidad a la que fueron expuestos ( $P > 0.05$ ).

Valores residuales de Consumo de Oxígeno

### Chichankanab

### Sabancuy

### Blanca Flor

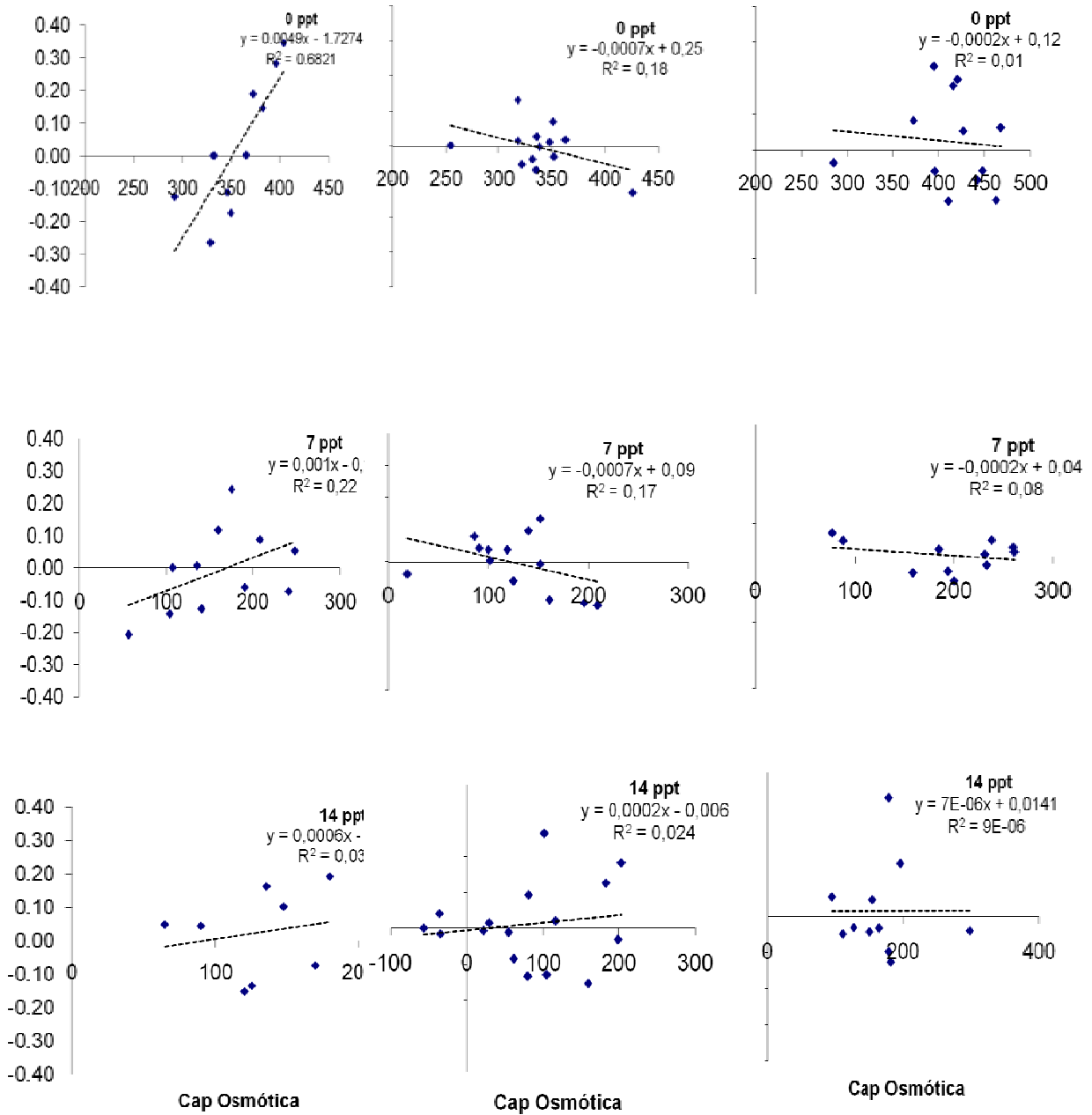


Fig.13. Relación entre la capacidad osmótica y los valores residuales de consumo de oxígeno de los acociles expuestos a las diferentes salinidades. Se presentan los datos de de las tres localidades de colecta: Chichankanab, Sabancuy y Blanca Flor

## **Discusión**

La hipótesis de este estudio plantea que como resultado de habitar en sitios con diferentes salinidades, los acociles de las tres localidades se diferenciarían entre si osmóticamente hablando. Los resultados muestran que la capacidad osmótica de los acociles colectados en Blanca Flor fue mayor que la capacidad osmótica de las poblaciones colectadas en Chichankanab y en Sabancuy. Es decir, los animales de Blanca Flor tienen mayor capacidad adaptativa para mantener la presión osmótica de su medio interno relativamente alta respecto a la salinidad en que habitan. El habitar en bajas salinidades, implica un mayor trabajo osmótico, así como un mayor gasto metabólico en algunas especies (Péqueux, 1995). De acuerdo a la hipótesis planteada, los animales de Blanca Flor fueron los más tolerantes al cambio salino y presentaron la mayor capacidad osmótica, respecto a las otras poblaciones, lo cual se refleja en su porcentaje de sobrevivencia. Sin embargo, su tasa metabólica fue menor respecto a las otras dos poblaciones.

Se esperaba que la tasa metabólica de los animales de las tres poblaciones se incrementara al cambio de la salinidad, debido a que se presenta un trabajo osmótico para mantener su medio interno estable (Engel y Eggert, 1974; Péqueux, 1995). De acuerdo con lo observado en los resultados obtenidos, la tasa metabólica no se modificó en ninguna de las poblaciones por efecto de la salinidad.

La mayor tolerancia a la salinidad y capacidad osmótica de los animales de Blanca Flor se puede explicar por una mayor habilidad adaptativa de mantener la presión osmótica interna relativamente alta, lo cual está relacionado al medio natural donde vive (Pequeux, 1995; Holdich, 2002). Por otro lado, la



concentración osmótica de los animales de Blanca Flor podría estar asociada a su talla, la cual fue considerablemente mayor que la de los animales de las otras poblaciones. Los resultados de este estudio muestran una relación positiva entre la talla y capacidad osmótica, sobre todo en los animales expuestos a las mayores salinidades. Considerando esto, es probable que la tolerancia y capacidad osmótica de los animales de Blanca Flor pueda atribuirse a su mayor tamaño. Esto concuerda con la respuesta reportada para algunas especies como la del camarón estuarino *Palaemon affinis*, la del cangrejo *Emerita talpoida*, la del pez dorado *Carassius auratus* (Kirkpatrick y Jones, 1975) y *Palaemon longirostris* (Campbell, 1989), donde la tolerancia a la salinidad se incrementa con la talla. En contraste, en los cangrejos *Hemigrapsus nudus*; *H. oregonensis* y *Penaeus stylirostris* la tolerancia a la salinidad disminuye con el peso de los animales (Todd y Dehnel, 1960; Lignot *et al.*, 1999).

Se observó una relación positiva entre la talla y la capacidad osmótica, en altas salinidades. En contraste en *Macrobrachium rosenbergii* se observó que la presión osmótica de la hemolinfa disminuye en función de la talla de estos langostinos (Cheng *et al.*, 2001). Nuestros resultados no permiten explicar el hecho de que la presión osmótica no se relaciona con la talla de los acociles en las salinidades bajas, aunque se observa una relación en altas salinidades. Es decir, queda la interrogante acerca de por qué en baja salinidad cuando el trabajo osmótico es más demandante, la talla no se relaciona con la presión osmótica y viceversa. Se requerirían diseñar experimentos específicos para contestar esta pregunta.

Los organismos de Blanca Flor y Sabancuy requieren hacer un mayor trabajo osmótico para mantener su presión osmótica al habitar en baja salinidad, mas aun considerando que la presión osmótica de Blanca Flor es mayor que la de los acociles de Sabancuy y Chichankanab. No obstante, esto no se vio reflejado en una mayor tasa metabólica de la población de Blanca Flor, respecto a las otras poblaciones. Es decir, se podría esperar que como resultado de mayor trabajo metabólico para mantener la presión osmótica alta, la tasa metabólica fuera mayor. Este comportamiento, podría explicarse debido a las características del sitio de colecta de los organismos de Blanca Flor, en donde la concentración de oxígeno es muy baja. Por lo tanto, estos organismos no pueden incrementar su tasa metabólica, ya que quizás se encuentran adaptados a vivir en esta condición de hipoxia. Pudiendo tener otros mecanismos de compensación. Un análisis de la literatura podría brindar evidencias para explicar su tasa metabólica los resultados.

Kine (1967) describió 4 tipos de respuesta metabólica en organismos aclimatados a diferentes salinidades, donde la tasa de consumo de oxígeno: 1) no es influenciada por los cambios de salinidad; 2) la tasa metabólica de los organismos se incrementa en salinidades reducidas y disminuye en salinidades altas; 3) la tasa metabólica se incrementa tanto en salinidades bajas como altas; 4) la tasa de consumo de oxígeno disminuye tanto en altas y bajas salinidades (tomado de Díaz *et al.*, 2004). Por su parte Nordlie (1978), en base a una revisión general sobre estos modelos propone también 4 modelos de respuesta metabólica, coincidiendo con Kine en los modelos 1 y 3. Morgan e Iwama (1991), reorganizan los dos últimos modelos de Nordlie en tres, señalando que: 1) La tasa de consumo de oxígeno es mínima en agua dulce y

se incrementa con la salinidad; 2) La tasa de consumo de oxígeno es máxima en agua dulce y disminuye cuando el organismo se acerca al punto isosmótico (no tolera salinidades altas); 3) la tasa metabólica es mínima en agua de mar y aumenta en salinidades bajas (tomado de Calderer, 2001). En este caso, los organismos de Blanca Flor presentaron una respuesta de tipo 1, de acuerdo a Kine, 1967 y Nordlie, 1978, al mostrarse que la tasa metabólica no se modificó por efecto de la salinidad. Este comportamiento también se ha observado en el camarón azul *Litopenaeus stylirostris* (organismo eurihalino), ya que su consumo de oxígeno no se modifica con la salinidad. Se ha observado una respuesta metabólica similar a la salinidad en otros organismos decápodos eurihalinos (Bishop *et al.*, 1980; Gaudy y Sloane, 1981; Díaz Herrera *et al.*, 1980), así como en el langostino *Macrobrachium amazonicum* (Zanders y Rodríguez, 1992).

De acuerdo a Potts (1954) y a Calderer (2001), la salinidad se comporta como un factor encubridor o enmascarador. La salinidad actúa a nivel integral en el organismo, afectando los requerimientos energéticos para la regulación iónica y osmótica. La salinidad puede tener efectos a diferentes niveles en los organismos, modificando por ejemplo la función o participación de las branquias, de obtener oxígeno del agua debido a la modificación de las células epiteliales, así como a la formación de canales especiales que reducen o aumentan la permeabilidad para iones específicos. Con lo cual es posible reducir la pérdida de iones en ambientes diluidos (Péqueux, 1995). La salinidad también puede tener efectos, modificando el trabajo del sistema circulatorio, del corazón y el intercambio de metabolitos y gas a nivel de tejidos (metabolismo de los tejidos), lo cual influye sobre la tasa metabólica del organismo

(Christiansen *et al.*, 1991; Cai y Summerfelt, 1992). Es decir a nivel de tejidos, los cambios metabólicos pueden ocurrir como resultado de cambios de la función de diferentes componentes o sistemas del organismo y no necesariamente como resultado directo del trabajo osmótico. Por lo general, la masa total de los tejidos encargados de la regulación osmótica es muy pequeña por lo que los cambios metabólicos de los organismos directamente relacionados con estos tejidos no son muy evidentes, ya que son enmascarados en gran medida por el metabolismo del resto de los tejidos (Potts, 1954).

Por otro lado, los animales de la población de Blanca Flor presentaron menor tasa metabólica respecto a la de los animales de Sabancuy y Chichankanab, a pesar de que los acociles de esta localidad presentaron mayor talla respecto a las otras dos poblaciones. De acuerdo a la literatura, la tasa metabólica de los organismos se relaciona de manera positiva con la talla (relación alométrica), incluso comparando diferentes especies (Schmidt-Nielsen, 1993); esta relación positiva entre la tasa de consumo de oxígeno y el peso corporal ha sido reportada para acociles de las especies *P. cavernícola*, *P. olmecorum* y *P. oaxacae reddelli* (Mejía-Ortiz y López-Mejía, 2005). Considerando esta relación se esperaría que los animales más grandes, como es el caso de la población de Blanca Flor, presentaran mayor tasa metabólica que las otras dos poblaciones de menor talla. La menor tasa metabólica aparente de la población de Blanca Flor podría explicarse a partir de las características ambientales del sitio de colecta. Ya que en particular, la concentración de oxígeno disuelto en esta localidad es muy baja, presentando valores de oxígeno promedio de 1.9 mg O<sub>2</sub>/L. De esta manera, es posible que

la baja tasa metabólica de los animales de esta localidad representa una adaptación para vivir en ambientes hipóxicos. Se ha demostrado en varias especies de animales que habitan en ambientes con niveles limitantes de oxígeno, que la disminución del metabolismo representa una ventaja en términos adaptativos; ya que al disminuir el metabolismo los requerimientos de este gas se deprimen. Los acociles pueden tolerar hasta cierto punto condiciones de hipoxia (Holdich, 2002), por ejemplo, estudios realizados por Wilkes y McMahon (1982 b) en *Orconectes rusticus* y en *P. clarkii* (Reiber y McMahon, 1998) y los realizados por Wheatly y Taylor (1981) y McMahon y Hankinson (1993) en el acocil *Austropotamobius pallipes*. En particular en especies de acociles cavernícolas, como *P. oaxacae reddelli*, que habitan en sitios con baja circulación de agua y niveles limitantes del gas se ha demostrado una baja tasa metabólica (Mejía-Ortiz y López-Mejía, 2005).

Los valores residuales del consumo de oxígeno señalan que no existe un patrón que muestre una relación entre la tasa metabólica y la capacidad osmótica de los animales (Fig. 12), solo se observa en la población de Chichankanab una relación positiva entre ambas variables en la salinidad mas baja. Esto último hace difícil la interpretación de la relación entre las variables señaladas.

En este estudio se observaron diferencias en la respuesta osmorreguladora de los organismos de Chichankanab a 0 ups con respecto a los organismos de las otras dos localidades. En esta salinidad, los organismos de Chichankanab requieren osmorregular más para mantener su presión osmótica interna estable. Lo cual no se observa claramente con las otras dos poblaciones, debido a que viven en salinidad muy baja de manera natural. Por su parte, la

capacidad osmótica de las tres poblaciones de *P. llamas* tiende a disminuir al aumentar la salinidad, debido a que en esta condición la diferencia de presión osmótica del medio interno de los organismos con respecto al medio externo es muy pequeña, por lo que el valor de esta respuesta es muy bajo. Al compararlo con la respuesta metabólica, aunque no se presenta un cambio aparente, en Chichankanab tiende a disminuir al aumentar la salinidad mientras que en Blanca Flor tiende a aumentar, aunque posteriormente se estabiliza. Mientras que, solo en los organismos de Sabancuy no hay cambio observable en su respuesta metabólica.

Diferencias en la respuesta osmótica entre diferentes poblaciones de la misma especie también han sido reportados para langostinos del género *Macrobrachium olfersi* (Moreira *et al.*, 1983; Mc-Namara, 1987). De manera similar, diferencias inter-poblacionales en la capacidad osmótica han sido reportadas para *M. rosenbergii* (Singh, 1980; Castille y Lawrence, 1981).

En términos comparativos, la tasa metabólica de *P. llamas* es menor con respecto a la de otras especies de acociles dulceacuícolas como *P. cavernícola*, *P. olmecorum*, *P. oaxacae reddeli* y *Pacifastacus leniusculus*, en agua dulce (Tabla 4). Por su parte, se puede observar que la tasa metabólica de *P. llamas* no se modificó con las variaciones de salinidad. Al comparar esta respuesta con las otras especies que se reportan en la tabla 4, la tasa metabólica de *P. llamas* es significativamente menor a la tasa metabólica de otros acociles a 0 ups; así mismo, podemos decir de manera global que la tasa metabólica de los acociles de agua dulce es baja debido a que los niveles de oxígeno disuelto de su ambiente natural tiende a ser bajo, tampoco se descartan otras posibilidades fisiológicas adaptativas. Podemos observar que

la especie *Austropotamobius pallipes* presentó la menor tasa metabólica de todas las especies de acociles que se presentan en la tabla comparativa reafirmando lo anteriormente dicho.

Tabla 4. Tabla comparativa del consumo de oxígeno de diferentes especies de acociles. T=temperatura; TM=tasa metabólica; N=número de organismos; el peso se reporta en gramos de peso húmedo; ±=error estándar; N.D=No disponible.

Especie	Salinidad (ups)	T (°C)	Oxígeno en ambiente (mg/l)	Talla	N	TM (mg <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup> g)	Referencia
<i>Procambarus cavernícola</i>	0	20	3.45-4.14	5.5cm (5.3-6.2cm)	10	1.54	Mejía, 2005
<i>Procambarus oaxacae reddeli</i>	0	20	2.76-3.10	6.4 cm (5.6-7.0cm)	8	0.31	Mejía, 2005
<i>Procambarus olmecorum</i>	0	20	4.14-4.83	5.8cm (5.2-7.0cm)	10	0.72	Mejía, 2005
<i>Pacifastacus leniusculus</i>	0	10	N.D	26.3-30.0 g	7	0.7 ± 0.03	Rutledge, 2007
		20			6	0.97 ± 0.059	
		25			6	1.08 ± 0.058	
<i>Autopotamobius pallipes</i>	0	10	N.D	7.0-8.2 g	5	0.0273 ± 0.002	Sutcliffe <i>et al.</i> , 1975
<i>Procambarus llamasii</i> (Chichankanab)	0	25	2.7	2.8cm (1.5-4.0cm) 1.3-4.7g	10	0.16 ± 0.065	Este estudio
	7				11	0.16 ± 0.043	
	14				8	0.15 ± 0.067	
<i>Procambarus llamasii</i> (Sabancuy)	0	25	5.3	2.8cm (1.5-4.0cm) 0.74-4.22g	13	0.12 ± 0.024	Este estudio
	7				13	0.12 ± 0.042	
	14				17	0.13 ± 0.033	
<i>Procambarus llamasii</i> (Blanca Flor)	0	25	1.9	5.0cm (2.5-7.5cm) 2.38-7.52g	12	0.06 ± 0.050	Este estudio
	7				11	0.09 ± 0.018	
	14				11	0.07 ± 0.046	

Al comparar la osmolaridad de la hemolinfa *P. llamasii* con otras especies de acociles estuarinas como *Pacifastacus leniusculus*, *Astacus leptodactylus* y el acocil dulceacuícola *Austropotamobius pallipes* en salinidades cercanas a las



utilizadas en el presente estudio, se observó un patrón similar respecto a su presión osmótica (Tabla 5). En salinidades de 0 ups se observó que la osmolaridad de la hemolinfa es mayor de 350 mOsm. La presión osmótica se mantiene en un amplio margen de salinidad sin un cambio significativo, comenzando a incrementarse en salinidades muy altas, por lo que podemos decir que *P. llamas* es un buen osmorregulador. Lo cual corresponde con lo encontrado en la literatura, en donde se menciona que muchos de los grupos de crustáceos decápodos que actualmente habitan el agua dulce toleran elevadas salinidades y todos presentan concentraciones de la hemolinfa mayores de 350 mOsm en agua dulce (Bayly, 1972; Potes y Durning, 1980; Ordiano *et al.*, 2005).

Tabla 5. Osmolaridad de la Hemolinfa de Diferentes Especies de Acociles y otros crustáceos decápodos. T=temperatura; PO=presión osmótica; N=número de organismos; el peso se reporta en gramos de peso húmedo;  $\pm$ =error estándar; N.D=No disponible.

Especie	Talla	Hábitat	T (°C)	Salinidad (ups)	P.O (mOsm kg <sup>-1</sup> )	Punto isosmótico (mOsm)	N	Referencia
<i>Palaemon affinis</i>	1.7cm (0.7-2.6cm)	estuario	16, 23	5	143	22.9 ppt 700	10	Kirkpatrick y Jones, 1985
				12	458			
				20	657			
				35	1158			
				43	1226			
<i>Litopenaeus stylirostris</i>	0.8 a 1.0g	marino	23, 28	10	590	23.7-24.6 ppt 677-700	900	Díaz <i>et al.</i> , 2004
				20	654			
				25	671			
<i>Pacifastacus leniuculus</i>	5.7cm (4.3-7.0cm)	estuario	15	0	431.5 $\pm$ 2.35	25 ppt 750	4	Holdich <i>et al.</i> , 1997
				7	436 $\pm$ 8.99			
				14	479 $\pm$ 1 4.40			
<i>Astacus leptodactylus</i>	5.6cm (4.5-6.6cm)	estuario	15	0	414.5 $\pm$ 3.40	N.D	4	Holdich <i>et al.</i> , 1997
				7	437 $\pm$ 5.08			
				14	455 $\pm$ 6.14			
<i>Austropotamobius pallipes</i>	4.6 cm (3.7-5.4 cm)	Agua dulce	15	0	421.5 $\pm$ 1.50	N.D	4	Holdich <i>et al.</i> , 1997
				7	437 $\pm$ 3.0			
				14	490 $\pm$ 5.40			
<i>Procambarus llamas</i> (Chichankana-b)	2.8cm (1.5-4.0cm) 1.3- 4.7g	Agua dulce (6ppt)	25	0	391 $\pm$ 10.83	N.D	10	Este estudio
				7	420.45 $\pm$ 17.93		11	
				14	504.5 $\pm$ 13.61		8	
<i>Procambarus llamas</i> (Sabancuy )	2.8cm (1.5-4.0cm) 0.74- 4.22g	Agua dulce (0.3ppt)	25	0	371.9 $\pm$ 19.02	N.D	13	Este estudio
				7	386.9 $\pm$ 13.93		13	
				14	454.4 $\pm$ 20.52		17	
<i>Procambarus llamas</i> (Blanca Flor)	5.0cm (2.5-7.5cm) 2.38- 7.52g	Agua dulce (0.09ppt)	25	0	445.7 $\pm$ 13.03	N.D	12	Este estudio
				7	453.2 $\pm$ 19.05		11	
				14	541.8 $\pm$ 16.29		11	

Los organismos que viven en agua dulce, necesitan mantener una concentración de la hemolinfa relativamente elevada, respecto a este ambiente. Como se observa en la figura 14, especies de acociles como *Pacifastacus leniusculus*, *Astacus leptodactylus* y *Austropotamobius pallipes*, mantienen una concentración de la hemolinfa con valores de entre 400 y 450 mOsm aproximadamente, en una salinidad de 0 ups. En estos organismos se observa un aumento en la concentración de su hemolinfa en salinidades de 7 y 14 ups. Por su parte, las tres poblaciones de *P. llamas* presentan un rango mas amplio de valores de concentración de la hemolinfa en la salinidad 0 ups, que va de 350 mOsm a 400mOsm, como es el caso de la población de Sabancuy. El rango de valores de la población de Chichankanab, es un poco mayores de 350 mOsm, extendiendose hasta 400 mOsm aproximadamente y finalmente los organismos de Blanca Flor, presentan un rango que va de 400 mOsm hasta valores cercanos a 500 mOsm. Estos valores se incrementan en salinidades de 7 y 14 ups, pero el patrón se mantiene; es decir los organismos de *P. llamas* de las tres localidades siguen presentando un rango mas amplio de valores en comparación con las otras especies. Dicho comportamiento es propio de especies que viven en ambientes que pueden verse expuestos a variaciones de salinidad, como es el caso de los sitios de colecta de las tres poblaciones de *P. llamas* (Álvarez, comunicación personal). Debido a las respuestas osmóticas observadas en *P. llamas*, podemos decir que es un buen osmorregulador hasta 14 ups. En salinidades más elevadas de alrededor de 21 ups en adelante, posiblemente cambia su comportamiento de osmorregulador a osmoconformador, en donde hay un incremento de mortalidad.

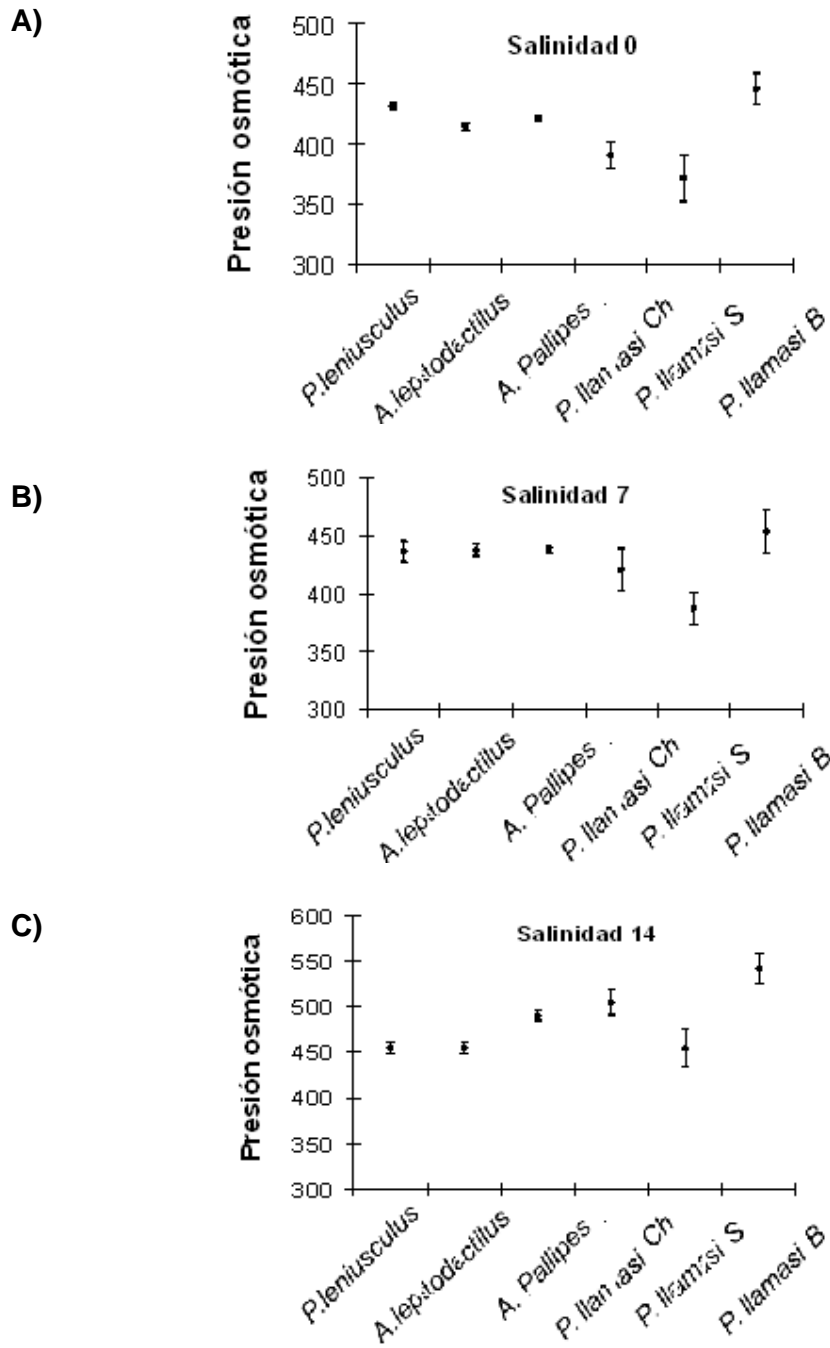


Fig. 14. Comparación de la presión osmótica de los acociles de las tres poblaciones de *P. llamasasi* con respecto a la presión osmótica de los acociles *Pacifastacus leniusculus*, *Astacus leptodactylus* y *Austropotamobius pallipes* (Holdich *et al.*, 1997), expuestos a diferentes salinidades. A) salinidad 0, B) salinidad 7 y C) salinidad 14. Se muestran valores promedio y su error estándar.

Finalmente, los resultados de la sobrevivencia de los animales de las tres poblaciones a las diferentes salinidades muestran que los acociles de Blanca Flor son los más tolerantes a la salinidad. Por ejemplo después de 14 días de exposición a 21 ups el 83% de los acociles de Blanca Flor sobrevivió, mientras que los porcentajes de sobrevivencia de los animales de Chichancanab y Sabancuy fueron de 50 y 34%, respectivamente. Esto concuerda con los resultados señalados anteriormente donde se observa que los animales de esta población tienen mayor capacidad de mantener su presión osmótica cuando son expuestos al cambio salino.

El nivel de adaptación a diferentes condiciones ambientales puede reflejar el tiempo que los organismos han habitado bajo ciertas condiciones específicas del ambiente. Dichas adaptaciones, pueden estar asociadas a los cambios estacionales de las características físicas de los sitios de colecta, como la salinidad, que al parecer presenta un mayor rango de variabilidad en la localidad de Blanca Flor. Lo cual puede verse reflejado en la mayor sobrevivencia a la salinidad de los organismos de esta población. Por lo que, al comparar los resultados de las tres poblaciones de *P. llamas* posiblemente podemos determinar su grado de adaptación al ambiente. En este caso los resultados obtenidos donde se muestran diferencias metabólicas y osmóticas en la población de Blanca Flor, respecto a las otras poblaciones, podría indicar que el tiempo de aislamiento geográfico y reproductivo ha sido considerable dadas las diferencias fisiológicas poblacionales. Es probable que la respuesta fisiológica de los organismos de Blanca Flor refleje un mayor grado de adaptación al ambiente. La menor tasa metabólica de ésta población con respecto a las otras dos poblaciones, podría atribuirse a una menor demanda

energética para vivir en el ambiente dulceacuícola. Por otro lado, la mayor capacidad osmótica respecto a las otras dos poblaciones, refleja una mayor capacidad de mantener la presión osmótica de la hemolinfa alta en un medio diluido. Ésta capacidad osmótica que permite mantener una alta concentración de la hemolinfa es fundamental para la colonización del agua dulce (Moreira *et al.*, 1983; McNamara, 1987).

Finalmente se puede concluir que los resultados obtenidos en las tres poblaciones concuerdan con las características del ambiente en el cual habitan. Dichos ambientes presentan una variación de salinidad y oxígeno disuelto. La población de Blanca Flor habita el ambiente dulceacuícola más diluido y sus organismos presentan características que probablemente muestran una mayor adaptación al ambiente dulceacuícola.

## CONCLUSIONES

- La población de Blanca Flor presentó mayor tolerancia a la salinidad, lo cual se refleja en su porcentaje de sobrevivencia y mayor capacidad osmótica con respecto a la población de Sabancuy y Chihankanab. Esto como resultado de habitar en el medio dulceacuícola más diluido, lo cual al parecer refleja mayor adaptación a este ambiente.
- A pesar de presentar mayor talla con respecto a las otras dos poblaciones, la población de Blanca Flor presentó menor tasa metabólica con respecto a las otras dos poblaciones.
- Ninguna de las poblaciones de *P. llamas* mostró ningún cambio aparente en la tasa metabólica con el cambio de salinidad. Sin embargo en la población de Chihankanab mostró una tendencia a disminuir, mientras que en Blanca Flor tendió a aumentar, aunque posteriormente se estabilizó. Solo en los organismos de Sabancuy no se observó ningún cambio.
- Los resultados de este estudio muestran que existe una relación positiva entre la talla y la capacidad osmótica, sobre todo en los organismos expuestos a las mayores salinidades. Considerando esto es probable que la mayor tolerancia y capacidad osmótica de los organismos de Blanca Flor pueda atribuirse a su mayor tamaño.

- Debido a que los organismos de Blanca Flor habitan en el ambiente con la menor salinidad y considerando que su presión osmótica es mayor a la de los acociles de las otras localidades, se esperaba una mayor tasa metabólica. Sin embargo, esto no ocurrió. Lo cual puede explicarse como una adaptación de estos organismos a condiciones de hipoxia, debido a la baja concentración de oxígeno disuelto del sitio de colecta.
- No se observó una relación entre la tasa metabólica y la capacidad osmótica en los organismos de las tres poblaciones de *P. llamasí*.
- En las tres poblaciones de *P. llamasí*, la presión osmótica se mantiene en un amplio margen de salinidad sin un cambio significativo, comenzando a incrementarse en salinidades muy altas, por lo que podemos decir que *P. llamasí* es un buen osmorregulador.



## BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez, F., Villalobos, J.L., Lira, E., 1996. DECAPODA (pp. 103-129). En: J. Llorente, A.N. García y E. González (eds.), Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Instituto de Biología – CONABIO, 660 p.
- Álvarez, F., Villalobos, J. L., Robles, R., 2005. CRUSTÁCEOS, Cap. 8: 177-179. En: Bueno, J., F. Álvarez y S. Santiago (Eds.) Biodiversidad del Estado de Tabasco, Instituto de Biología, UNAM-CONABIO. México, ISBN, 386 p.
- Bayly, I.A.E., 1972. Salinity tolerance and osmotic behavior of animals in athalassic saline and marine hypersaline waters. *Ann. Rev. Ecol. System.* 3, 233-268.
- Bergmiller, E., & Bielawski, J., 1970. Role of the gills in osmotic regulation in crayfish *Astacus leptodactylus* Esch. *Comp. Physiol.* 37: 85-91.
- Brand, G.W. & Bayly, I.A.E., 1971. A comparative study of osmotic regulation in four species of calanoid copepods. *Comp. Biochem Physiol.* 338:361-371.
- Cai, Y. & Summerfelt, R.C., 1992. Effects of temperature and size on oxygen consumption and ammonia excretion by walleye. *Aquaculture (Netherlands)*, 104(1-2): 127-138.
- Calderer, R.A., 2001. Influencia de la temperatura y la salinidad sobre el crecimiento y consumo de oxígeno de la dorada (*Sparus aurata*), Tesis de Doctorado. Departamento de Biología Animal, Universidad de Barcelona, 145 pp.

- Carmona-Osalde, C., Rodríguez-Serna, M., Olvera-Novoa, M.A., 2002. The influence of the absence of light on the onset of first maturity and egg laying in the crayfish *Procambarus (Austrocambarus) llamasii* (Villalobos, 1955). *Aquaculture* 212 :289-298.
- Carmona-Osalde, C., Rodríguez-Serna, M., Olvera-Novoa, M.A., Gutierrez-Yurrita, P.J., 2004. Gonadal development, spawning, growth and survival of the crayfish *Procambarus llamasii* at three different water temperatures. *Aquaculture* 232: 305-316.
- Carmona-Osalde, C., Rodríguez-Serna, M., Olvera-Novoa, M.A., Gutierrez-Yurrita, P.J., 2004. Effect of density and sex ratio on gonad development and spawning in the crayfish *Procambarus llamasii*. *Aquaculture* 236: 331-339.
- Carmona-Osalde, C., Olvera-Novoa, M.A., Rodríguez-Serna, M., 2005. Effect of the protein-lipids ratio on growth and maturation of the crayfish *Procambarus (Austrocambarus) llamasii*. *Aquaculture* 250: 692-699.
- Carranza, E.A., M. Gutiérrez & R. Rodríguez. 1979. Unidades morfoestructurales continentales de las costas mexicanas, México. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol. U.N.A.M.* 2: 81-88.
- Castille, L.F. and Lawrence, A. 1981. The effect of salinity on the osmotic, sodium and chloride concentrations in the hemolymph of euryhaline shrimp of the genus *Penaeus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 68A: 75-80.
- Cieluch, U., Anger, K., Aujoulat, F., Buchholz, F., Charmantier, D.M., Charmantier, G., 2004. Ontogeny of osmoregulatory structures and

- functions in the green crab *Carcinus maenas* (Crustacea Decapoda).  
The Journal of Experimental Biology 207: 325-336.
- Cheng W., Chun-Hung L., Chih-Hsin C., Jiann-Chu C., 2001. Hemolymph oxyhemocyanin, protein, osmolality and electrolyte levels of *Macrobrachium rosenbergii* in relation to size and molt satage. Aquaculture 198: 387-400.
- Christiansen, J.S., E.H. Jorgensen & M. Jobling, 1991. Oxygen consumption in relation to sustained exercise and social stress in Artic charr (*Salvelinus alpinus* L.). J. Exp. Zool., 260: 149-156.
- Dall, W. & Moriarty, D.W.J. 1983. Functional aspects of nutrition and digestion. In: *Biology of Crustacea. Vol. 5. Internal Anatomy and Physiological Regulation*, (ed. L.H. Mantel), Academic Press, New York, pp. 215-252.
- Diaz F., Denisse R. A., Sierra E., Gomez J. S., 2004. Consumo de Oxígeno, Excreción de Amonio y Capacidad Osmorreguladora de *Litopenaeus Stylirostris* (Stimpson) Expuesto a Diferentes Combinaciones de Temperatura y Salinidad. Ciencias Marinas. Universidad Autónoma de Baja California, ISSN, México, 30 (003): 443-453.
- Engel, D.W., & L.D. Eggert. 1974. Te effect of salinity and sex on the respiration rates of excised gills of the blue crab *Callinectes sapidus*. Comparative Biochemistry and Physiology, 47A: 1005-1011.
- Flores, J.S., Espejel C., I. 1994. Tipos de vegetación de la Península de Yucatán. Etnoflora Yucatanense. Fascículo 3. 135 pp.

- García, A.E. 1964. Distribución de la precipitación en la República Mexicana, Publicaciones del Instituto de Geografía, v. I, UNAM, México, pp.171-191.
- Gaudy, R. and Sloane, L., 1981. Effect of salinity on oxygen consumption in postlarvae of the penaeid shrimps *Penaeus monodon* and *P. stylirostris* without and with acclimation, *Mar. Biol.*, 65: 297–301.
- Gilles, R. 1975. Mecanismos of ion and osmorregulation. In: O. Kinne, ed., Marine ecology. Vol. 2, part 1, pp. 259-347. Wiley Interscience, New York.
- Gilles, R. 1979. Intracelular organic osmotic effectors. In: R. Gilles, ed., Mecanismos of osmoregulation in animals. Wiley Interscience, London, England, pp 11-153.
- González, S.A. y Torruco, G.D., 2000. La fauna béntica del Estero de Sabancuy, Campeche, México. *Rev. biol. trop.*, 49.
- Greenaway, P.,1979. Fresh water invertebrates. In: G. M. O. M aloiy, ed., Comparative physiology of osmorregulation. Pp 117-173. Academic Press, New York.
- Gutierrez-Yurrita, P.J., Montes, C., 1999. Bioenergetics and phenology of reproduction of the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in Doñana National Park (Spain), and implications for management. *Freshwater Biology*, 42: 561-574.
- Hiriart M., Fanjul, M.L., Fernández, M.F., eds.1998. *Biología Funcional de los Animales*. México: Silo XXI: UNAM, Facultad de Ciencias.
- Hobbs Jr. H.H. 1974. Synopsis of the families and genera of crayfishes (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contrib. Zool.* 164,1^32

- Hobbs, HH (Jr.), J.P. Jass & J.V. Huner. 1989. A review of global crayfish introductions with particular emphasis on two North American species (Decapoda: Cambaridae). *Crustaceana*, 56(3): 299-316.
- Holdich D. M. and Lowery R.S. 1988. *Pacifastacus leniusculus* in North America and Europe, with details of the distribution of introduced and native crayfish species in Europe, In: Holdich D.M. and Lowery R.S. (Eds), *Freshwater crayfish: biology, management and exploitation*. Croom Helm, London: 283-308.
- Holdich, M. D., 2002. *Biology of Freshwater Crayfish*. School of life and Environmental Sciences, University of Nottingham, Blackwell Science.
- Kendall, A. & Schwartz, J.F., 1964. Salinity Tolerances of Two Maryland Crayfishes. *The Ohio Journal of Science*, 64 (6): 403-409.
- Kirkpatrick K., & Jones M.B., 1985. Salinity Tolerance and Osmoregulation of Prawn, *Palaemon affinis* Milne Edwards (Caridea: Palaemonidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 93: 61-70.
- Lignot, J.H.; Cochard, J.C; Soyeux, C; Lemaire, P. and Charmantier, C., 1999. Osmoregulatory capacity according to nutritional status, molt stage and body weight in *Penaeus stylirostris*. *Aquaculture*, 170: 79-92.
- López-Ramos, E., 1979. Geología de México, tII, Ed. Tesis Reséndiz, p. 28.
- Luna, F.A., 2001. Efectos del fotoperíodo y la intensidad de luz sobre la frecuencia cardíaca y respiratoria del acocil *Procambarus clarkii*. México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Mantel, L.H. & Farmer, L.L., 1983. Osmotic and ionic regulation. In: *The Biology of Crustacea*. Academic Press, New York, (5) pp. 53-61.

- McMahon B.R. and J.J. Hankinson , 1993. Respiratory adaptation in burrowing crayfish. *Freshwater Crayfish*, 9: 174–182.
- McMahon, B.R., 2002. Physiological adaptation to environment. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell, United Kingdom, pp. 327-376.
- McNamara, J.C., 1987. The time course of osmotic regulation in the freshwater shrimps *Macrobrachium olfersii* (Wiegmann) (Decapoda Palaemonidae) *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 1: 245-251.
- Mejía, O. L. & López, M. M., 2005. Are There Adaptation Levels to Cave Life in Crayfish?. *Journal of Crustacean Biology*, 25 (4):593-597.
- Moreira, G.S., J.C. McNamara, S.E. Shumway & P.S. Moreira, 1983. Osmoregulation and respiratory metabolism in brasilian *Macrobrachium* (Decapoda Palaemonidae). *Comp. Biochem. Physiol.* 74A: 57-62.
- Olmsted, I., Durán, R. 1990. Vegetación de Sian Ka'an. In: *Diversidad biológica en la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an, Quintana Roo, México*. Navarro L., D. y Robinson, J.G. (Eds.). CIQRO. Chetumal. Pp. 1-12.
- Ordiano, F. A., 2004. Respiración y Osmorregulación de *Macrobrachium tuxtlaense* Villalobos y Álvarez 1999, una Especie Endémica de los Tuxtlas Veracruz. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México
- Ordiano, A., Álvarez, F., Alcaraz, G., 2005. Osmoregulation and Oxygen Consumption of the Hololimnetic Prawn, *Macrobrachium tuxtlaense* at Varyng Salinities (Decapoda, Palaemonidae). *Crustacean*, 78(8): 1013-1022.

- Péqueux A., R. Gilles and L. Bolis (Eds.) 1984. Osmoregulation in Estuarine and Marine Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie, 71(1 ):78.
- Péqueux, A.,1995. Osmotic Regulation in Crustaceans. Journal of Crustacean Biology, 15 (1): 1-60.
- Potts, W.T.W., 1954. The Exegetics of Osmotic Regulation in Brackish and Freshwater Animals. Zooloy Department, University of Cambridge, and Department of Natural history, Marischal College, Aberdeen, 618-630.
- Potts, W.T.W., y Durning, C.T. 1980. Physiological evolution in the brachiopods. Comp. Biochem, Physiol., 67B: 475-484.
- Psuty, N. P. 1966. The geomorphology of beach ridges in Tabasco, Mexico. Louisiana State Univ. Coastal Studies. Inst. Tech. Rept. 38 p.
- Reynolds, J.D., 2002. Growth and reproduction. In: Holdich, D.M. (Ed.), Biology of Freshwater Crayfish. Blakwell, United Kingdom, pp. 152-191.
- Rodríguez-Serna, M., 1999. Biología y sistemática de los Cámbaridos del sudeste de México y su potencial de aprovechamiento en la acuicultura. PhD dissertation, Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa. México D.F. 101 pp.
- Rodríguez-Serna, M., Carmona-Osalde, C., Olvera-Novoa, M.A., Arredondo-Figueroa, J.L., 2000. Fecundity, egg development and growth under two densities of juvenile crayfish *Procambarus (Austrocambarus) llamasii*.
- Rodriguez-Serna, M., Carmona-Osalde, C.; Arredondo-Figueroa J: L: y Olvera-Novoa; M.A., 2002. Distribución geográfica actual de *Procambarus*

(*Austrocambarus*) *llamasi* (Cambaridae:Procambarus) en la Península de Yucatán. *Hidrobiologica* 12(1): 1-5.

Rojas-Paredes, Y.R., 1998. Revisión taxonómica de ocho especies del género *Procambarus* (Crustacea. Decapoda: Cambaridae) del centro de Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, 158 pp.

Rutledge P.S.,1981. Circulation, oxygen transport, and activity in the crayfish. *Am. J. Physiol. Regulatory Integrative Comp. Physiol.*, 240: 99-105.

Sanginés, L.G., Castillo, R.M., Díaz, E.V., Magaña, A.E., Garza, C.R.I. y Pérez-Gil, R.F. 2000. Caracterización de la producción porcina en el ejido mexicano de Blanca Flor, Quintana Roo. *Revista Computarizada de Producción Porcina*, 7(1):5-16.

Schmidt-Nielsen, K., 1990. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Fourth edition. Cambridge University Press.

Schmidt-Nielsen, K., E.C. Crawford and H.T. Hammel, 1993. Respiratory water loss in camels, *Proc. R. Soc. Lond. B* 211 (1981), pp. 291-303.

Shepard, F.P., 1973. *Submarine Geology*, Harper and Row. New York, 517pp.

Singh, T., 1980. The isosmotic concept in relation to aquaculture of the giant prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture* 20: 251-256.

Suárez-Morales, E., Reid W.J., Frank F., Iliffe M.T.,2004. Historical biogeography and distribution of the freshwater cyclopine copepods (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopinae) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Biogeography*, 31 (7): 1051–1063.



- Sutcliffe D. W. & Carrick T.R., 1975. Respiration in relation to ion uptake in the crayfish *Austropotamobius pallipes*. J. exp. Biol., 63: 689-699.
- Sutcliffe, D. W. & Carrick, T.R., Moore, W. H., 1975. An automatic respirometer for determining oxygen uptake in crayfish (*Austropotamobius pallipes* (Lereboullet) over periods of 3-4 days. J. exp. Biol., 63: 673-688.
- Talbot, H.W., 1960. Molting and its control, In: The Physiology of Crustacea. Metabolism and Growth, Vol. 1, Academic Press. London, pp.473-535.
- Todd, M. E., & Dehnel A. P., Effect of Temperature and Salinity on Heat Tolerance in two Grapsoid Crabs, *Hemigrapsus nudus* and *H. oregonensis*. Department of Zoology, University of British Columbia, pp.150-172.
- Villalobos (1954). Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 25(1,2): 299-379
- Villalobos, 1955. Under laboratory conditions. Aquaculture Research, 31(2): 173-180.
- Villalobos, F. A., 1982. DECAPODA (pp. 215-239). En: S. H. Hulbert & A. Villalobos (eds.), Aquatic biota of Mexico, Central America, and the West Indies. San Diego State University, San Diego, California 529 p.
- Villalobos Hiriart, J. L. A. Cantú & E. Lira. 1993. Los Crustáceos de agua dulce de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 44: 267-290.
- Wheatly G. M., & McMahon B. R., 1982. Responses to Hypersaline Exposure in the Euryhaline Crayfish *Pacifastacus leniusculus*. J. exp. Biol., 99: 447-467.

Wilkes P. R. H., & McMahon B. R., 1982. Effect of Maintained Hypoxic Exposure on the Crayfish *Orconectes rusticus*. J. exp. Biol.,98: 139-149.

Zanders, I. P. & Rodríguez, J. M., 1992. Effects of temperature and salinity on osmoionic regulation in adults and oxygen consumption in larvae and adults of *Macrobracium amazonicum* (Decapoda Palaemonidae). Comp. Biochem. Pysiol., 101: 505-509.

## ANEXO

ANEXO 1. Resultados del análisis de varianza de dos vías entre el consumo de oxígeno relativo, la localidad y salinidad.

Variable	gl	Efecto Mínimo cuadrado	gl	Error Mínimo cuadrado	F	P
Localidad	2	0.061	97	0.002	28.47	< 0.001
Salinidad	2	0.001	97	0.002	0.48	0.62
Interacción	4	0.001	97	0.002	0.60	0.66

ANEXO 2. Resultados del análisis de varianza de dos vías entre la presión osmótica, localidad y salinidad.

Variable	gl	Efecto Mínimo cuadrado	gl	Error Mínimo cuadrado	F	P
Localidad	2	53959	96	3127	17.25	<0.001
Salinidad	2	89067	96	3127	28.48	<0.001
Interacción	4	934	96	3127	0.29	0.88

ANEXO 3. Resultados del análisis de varianza de dos vías entre la capacidad osmótica, localidad y salinidad.

Variable	gl	Efecto Mínimo cuadrado	gl	Error Mínimo cuadrado	F	P
Localidad	2	53959	96	3127	17.25	< 0.001
Salinidad	2	591375	96	3127	189.10	< 0.001
Interacción	4	934	96	3127	0.29	0.88