



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**RESPIRACIÓN Y OSMOREGULACIÓN DE  
*Macrobrachium tuxtlaense* VILLALOBOS & ALVAREZ,  
1999, UNA ESPECIE ENDÉMICA DE LOS TUXTLAS  
VERACRUZ**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I Ó L O G O**

**P R E S E N T A :**

**ALFREDO ORDIANO FLORES**



**FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM**

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



**2004 FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AV. BENITO JUÁREZ  
MÉXICO

Atestamos a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a fin de que se formalice electrónicamente el préstamo de este trabajo de tesis.

Asesorado por: Alfredo Ordiano Flores

Fecha: 10 Agosto 09

Firma: [Firma]

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

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Respiración y osmoregulación de Macrobrachium tuxtlaense Villalobos & Alvarez, 1999, una especie endémica de Los Tuxtlas, Veracruz" realizado por Alfredo Ordiano Flores

con número de cuenta 9513912-4 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
 Propietario Dr. Fernando Alvarez Noguera

Fernando Alvarez

Propietario Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia

[Firma]

Propietario M. en C. Jose Luis Villalobos Hiriart

José Villalobos H.

Suplente M. en C. Maribel Badillo Aleman

[Firma]

Suplente M. en C. Jorge Luis Hernández Aguilera

[Firma]

Consejo Departamental de Biología

[Firma]  
 M. en C. Juan Manuel Rodríguez-Chávez



## DEDICATORIA

*... a mis padres que sin  
ellos no habría logrado lo  
que hasta hoy he hecho*

*Emilio e Inés*

*... a mis hermanos quienes  
siempre han estado con migo,  
en todo momento de mi vida*

*Víctor  
Emilio  
Héctor  
Mario*

## AGRADECIMIENTOS

*A la Universidad Nacional Autónoma de México, en particular a la Facultad de Ciencias, por la oportunidad de realizar la carrera de Biología y concluirla con este trabajo.*

*Al Instituto de Biología de la UNAM por permitirme realizar el servicio social en la Colección Nacional de Crustáceos y a la estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz por las facilidades prestadas para realizar este trabajo.*

*Al Dr. Fernando Alvarez Noguera por haber puesto su confianza y dedicación en dirigir esta tesis.*

*A los revisores de esta tesis, Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia, al M. en C. José Luis Villalobos Hiriat, a la M. en C. Maribel Badillo Alemán y al M. en C. Jorge Luis Hernández Aguilera, por su disposición y observaciones que permitieron concluir este trabajo*

*A los profesores del Taller Ecología de organismos acuáticos, Dra. Guillermina Alcaraz Zubeldia, Dr. Fernando Alvarez Noguera, M. en C. Maribel Badillo Alemán y M. en C. Xavier Chiapa, por compartir una parte de su conocimiento y experiencia.*

*A la DGAPA por el apoyo económico recibido a través del proyecto **DGAPA-PAPIIT IN208702***

*A mi familia por su apoyo y enseñanza que me permitieron salir adelante en todo momento. Gracias por su cariño, todo mi éxito se los debo a ustedes.*

*A mis amigos del EMHA, Alberto, Lucy, Elizabeth, Margarita y tocayo por brindarme su afecto y compañía. Gracias por su amistad, los aprecio mucho.*

*A mis compañeros y amigos del Taller, Carmen, Olga, Tulio, Alejandra, Juan Carlos y Lilia por su ayuda y convivencia en las salidas al campo.*

*A los integrantes de la Colección de Crustáceos, por su amistad y ayuda que en algún momento me brindaron, gracias Fernando, José Luis, Carmen, Lulú, Antonio, Alejandro, Rolando, Paola y Sandra.*

## INDICE

RESUMEN .....	1
INTRODUCCIÓN .....	2
JUSTIFICACIÓN .....	5
OBJETIVOS .....	6
ANTECEDENTES .....	7
GENERALIDADES .....	11
Sistemática del género <i>Macrobrachium</i> .....	11
Distribución del género <i>Macrobrachium</i> .....	12
Descripción de <i>Macrobrachium tuxtlaense</i> .....	14
AREA DE ESTUDIO .....	16
Sierra de Los Tuxtias .....	16
Geología y orografía .....	16
Hidrografía .....	17
Vegetación .....	18
Clima .....	18
MATERIALES Y MÉTODOS .....	19
Colecta, traslado y mantenimiento .....	19
Aclimatación experimental .....	21
Sistema y desarrollo experimental .....	23
Respiración .....	23
Osmoregulación .....	25
Análisis estadístico .....	25
RESULTADOS .....	27
Sobrevivencia .....	27
Respiración .....	27
Osmoregulación .....	28
DISCUSIÓN .....	33

CONCLUSIONES .....	38
LITERATURA CITADA .....	40
ANEXO I .....	I
ANEXO II .....	II

## RESUMEN

Se sabe que gran parte de las especies pertenecientes al género *Macrobrachium* dependen de las aguas salobres para completar su desarrollo larvario. Sin embargo existe un pequeño número de especies que se encuentran a grandes distancias dentro de los continentes, sugiriendo que el desarrollo se lleva a cabo totalmente en el medio dulceacuícola (Rodríguez, 1981, Villalobos *et al.*, 1993; Alvarez *et al.*, 2002). El grado de especialización al ambiente dulceacuícola que ha logrado alcanzar este pequeño grupo de formas los convierte en sujeto de interés para el estudio de las condiciones fisiológicas y metabólicas que les permitieron contrarrestar los factores ambientales adversos. Por lo que el presente trabajo tuvo como objetivo evaluar a través de la actividad respiratoria y osmoregulación el grado de adaptación fisiológica de *Macrobrachium tuxtleense*, al ambiente dulceacuícola en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Langostinos adultos de *Macrobrachium tuxtleense* fueron expuestos a salinidades de 0 ‰, 5 ‰, 10 ‰, 15 ‰, 20 ‰, 25 ‰, y su consumo de oxígeno y osmolaridad interna fueron medidos en condiciones de laboratorio. Los resultados mostraron un consumo de oxígeno relativamente alto en salinidades menores a 10 ‰, disminuyendo alrededor de 50 % en salinidades de 15 ‰ en adelante. El incremento de la salinidad dio como respuesta osmoreguladora una débil hiperosmoregulación en salinidades menores a 25 ‰. La trayectoria inicio muy cerca de los 400 mOsm en agua dulce, a 5 ‰ se conserva la misma osmolaridad incrementándose a partir de 10 ‰, hasta alcanzar la isosmoticidad cerca de las 20 ‰. El comportamiento es totalmente isosmótico en 24 ‰. Después de 25 ‰ no se observó respuesta alguna dado que en 30 ‰ no hubo sobrevivencia. La débil hiperosmoregulación y un consumo de oxígeno que disminuye al aumentar la salinidad habla, de una adaptación al ambiente dulceacuícola propia de *M. tuxtleense*, que no se ha observado en ninguna otra especie de palaemónido dulceacuícola, por lo que se puede decir que aun entre especies que habitan ambientes oligohalinos similares existen diferentes estrategias de adaptación al agua dulce producto de su estado y tiempo de invasión a partir del medio marino.

## INTRODUCCIÓN

La diversidad biológica que existe en el planeta no se encuentra distribuida en forma homogénea, si no que en algunos lugares se concentra una gran parte de ella. Una de esas regiones con alta riqueza biótica es México. Pero incluso dentro del territorio mexicano la repartición de la fauna y flora es heterogénea, encontrándose la diversidad más alta en aquellas áreas que tienen un comportamiento similar a islas, donde se congregan distintos factores ambientales (geográficos, topográficos, hidrológicos, etc.) que favorecen la incorporación de una amplia variedad de grupos biológicos.

Una de las zonas con un comportamiento similar a una isla es la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz, la cual ha sido resaltada en varias publicaciones como un área con alto valor ecológico, en donde se reúne una gran cantidad de especies animales y vegetales, entre las cuales se encuentra un número importante de formas endémicas (Dirzo, 1991, Dirzo, *et al.*, 1997). En los cuerpos de agua epicontinental que se localizan entre sus límites; se ha incorporado una rica fauna de invertebrados, en la cual destacan los crustáceos dulceacuícolas, como uno de los grupos más conspicuos para este ambiente. Entre ellos los pertenecientes al orden Decapoda pueden considerarse como los mejor estudiados. Las especie que se han reconocido para Los Tuxtlas se ubican taxonomicamente en seis familias Cambaridae, Pseudothelphusidae, Trichodactylidae, Atyidae, Grapsidae y Palaemonidae (Alvarez *et al.*, 1999). La última de estas familias alberga al género *Macrobrachium*, el cual reúne un alto número de especies que han invadido una gran variedad de habitats. Estos palaemónidos son conocidos comúnmente como langostinos y varias de sus especies son apreciadas comercialmente por su tamaño (Camacho *et al.*, 1997).

El éxito que han alcanzado los crustáceos decápodos en el medio dulceacuícola se debe fundamentalmente a su plasticidad adaptativa, la cual se ha traducido en la respuesta a las múltiples interacciones entre el ambiente y el organismo. Provenientes de un medio marino los crustáceos que incursionaron en el ambiente dulceacuícola tuvieron que enfrentar condiciones de gran adversidad para asegurar su sobrevivencia. La desecación, la temperatura y la salinidad son considerados como los principales factores que modifican los procesos vitales de los organismos que se enfrentan a la transición entre estos ambientes (Vernberg y Verberg, 1972). Uno de los grupos de crustáceos decápodos que con más eficiencia han colonizado las aguas continentales pertenece a la familia Palaemonidae, se trata del género *Macrobrachium* en el cual se reúne un considerable número de especies que en todo el mundo han invadido una gran variedad de habitats dulceacuícolas y estuarinos, para lo cual han desarrollado una interesante gama de adaptaciones tanto morfológicas, como fisiológicas y conductuales, dependiendo del ambiente donde se encuentren. Factores como la temperatura y la salinidad juegan un papel fundamental durante el ciclo de vida de estos palaemónidos, pues durante las diferentes fases de su desarrollo los organismos quedan expuestos a variaciones considerables de ambos parámetros ambientales (Díaz-Herrera, 1989).

Se sabe que gran parte de las especies del género *Macrobrachium* dependen de las aguas salobres para completar su desarrollo larvario. Una vez que las larvas sufren metamorfosis a la fase de postlarva en los sistemas lagunares-estuarinos migran a regiones de agua dulce donde completan su desarrollo hasta el estado adulto. Sin embargo existe un pequeño número de especies que se encuentran a grandes distancias dentro de los continentes, sugiriendo que el desarrollo larvario se lleva a cabo totalmente en el medio

dulceacuicola (Rodríguez, 1981, Villalobos *et al.*, 1993; Alvarez *et al.*, 2002). El grado de especialización al ambiente dulceacuicola que ha logrado alcanzar este pequeño grupo de formas los convierte en sujeto de interés para el estudio de las condiciones fisiológicas y metabólicas que les permitieron contrarrestar los factores ambientales adversos.

Recientemente Villalobos y Álvarez (1999) describieron una especie, totalmente dulceacuicola, perteneciente al género *Macrobrachium*, denominada *Macrobrachium tuxtlaense* que es endémica de la región de Los Tuxtlas, Veracruz y se le relaciona estrechamente con el grupo *M. vicconi*, *M. acherotium* y *M. villalobosi*. En esta publicación se define que *M. tuxtlaense* presenta un desarrollo abreviado, el cual coincide con su presencia en aguas oligotróficas semejantes a los pequeños arroyos de montaña o cuerpos de agua dentro de cuevas. Esto último, la convierte una forma que resalta desde el punto de vista ecológico-evolutivo, por haber podido adaptarse aguas pobres en nutrientes. Aunado a esto se considera que *M. tuxtlaense* se encuentra en peligro de extinción, ya que posee una capacidad de dispersión muy limitada, presentándose únicamente en los arroyos tributarios del Lago de Catemaco, un área que esta siendo afectada por el incremento del pastoreo de ganado. En lo que respecta a la biología del animal solo se sabe que su desarrollo larval, esta integrado por 5 etapas larvales antes de alcanzar su etapa de juvenil. El juvenil es considerado aquel estadio en que todos los apéndices, así como los patrones de espinulación y segtación están completos (Álvarez *et al.*, 2003).

## JUSTIFICACIÓN

Al ser *M. tuxtlaense* una especie completamente dulceacuícola surge la pregunta de cómo es su comportamiento osmoregulador ante fluctuaciones de salinidad. El grado de adaptación al medio dulceacuícola, en términos de tolerancia a la salinidad y del punto isosmótico, podría dar una idea del tiempo transcurrido desde la invasión del medio marino a aguas continentales. Por otra parte, la comparación del comportamiento osmoregulador de *M. tuxtlaense* con el de otras especies de *Macrobrachium* con desarrollo abreviado podrían servir para interpretar la variedad de soluciones que estos organismos han desarrollado para sobrevivir en un similar ambiente. Se presenta entonces el primer estudio acerca de la actividad respiratoria y comportamiento osmoregulador, en adultos de *M. tuxtlaense*, ante diferentes salinidades para tratar de establecer su grado de adaptación en comparación a las demás especies de *Macrobrachium* dulceacuícolas. Además este estudio abre posibilidades para la conservación de este recurso natural, ya que conociendo su biología se puede saber hasta que punto puede resistir el impacto humano, o simplemente para conocer más acerca de estos crustáceos.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general**

Conocer a través de la respiración y osmoregulación el grado de adaptación fisiológica de *Macrobrachium tuxtlaense*, al ambiente dulceacuicola de la región de Los Tuxtlas, Veracruz.

### **Objetivos particulares**

- Determinar la tasa respiratoria de *M. tuxtlaense* ante cambios de salinidad.
- Describir el comportamiento osmoregulador de *M. tuxtlaense* en diferentes salinidades.
- Identificar el punto isosmótico de *M. tuxtlaense*

## ANTECEDENTES

Aunque varios autores han estudiado el efecto de la salinidad sobre la concentración osmótica de la hemolinfa y la relación salinidad – metabolismo en diferentes crustáceos, solo unos cuantos de ellos han abordado este tema en las especies del género *Macrobrachium*, y en particular se han referido a las formas que tienen un interés acuicultural, debido a la talla que alcanzan, su fácil cultivo, y a su valor comercial.

Particularmente se han hecho estudios ecofisiológicos para conocer las repuestas metabólicas de los diferentes estadios del ciclo de vida (larvas, postlarvas, juveniles y adultos) al ser sometidos a variaciones de salinidad y temperatura. En cada uno de estos estudios se ha reportado que la tasa metabólica de los langostinos puede incrementarse, descender o mantenerse constante en medios de salinidad fluctuante (Díaz-Herrera, 1989).

La regulación osmótica en crustáceos eurihalinos, particularmente en especies de agua salobre y dulce, se lleva acabo a través de una entrada y salida de agua y iones entre el medio interno del animal y el medio externo que lo rodea (Robles *et al.*, 2002). Los mecanismos por los cuales los organismos resisten la pérdida de sales, o por los cuales se elimina el exceso de agua, son procesos que requieren de energía (Welsh y Smith, 1960). Se propone que el consumo de oxígeno como una medida del gasto de energía en el trabajo osmótico de un organismo puede ser mínimo cuando el medio externo y los fluidos corporales están en equilibrio, por lo que en condiciones de isosmoticidad se requerirá menos oxígeno, y por consiguiente un gasto mínimo de energía (Panikkar, 1969). En

semejante estado no hay tendencia para que el agua pase a través de la pared corporal del organismo y el gasto de energía del trabajo osmótico es mínimo. Pero cuando la salinidad del medio cambia el animal tiende a ser hipertónico o hipotónico, dependiendo del incremento o disminución de salinidad, en ambos casos su tasa respiratoria aumenta. Esto implica un gasto energético, por lo que un cambio en el equilibrio iónico, requiere un incremento en el trabajo osmótico (Lofts, 1956).

Péqueux (1995) propone que las variaciones de consumo de oxígeno inducidas por la salinidad son explicadas como el resultado de los mecanismos de transporte, que requieren energía en forma de ATP, para llevar a cabo un cambio del medio iónico intracelular sobre el metabolismo del tejido. Por lo que en un ambiente diluido donde la demanda de energía es incrementada debido a la alta actividad de transporte a través de la membrana de los epitelios de intercambio iónico, la producción de ATP no se lleva a cabo sin un balance de consumo ATP/ADP.

Moreira *et al.* (1983) determinaron el metabolismo respiratorio y la osmorregulación de *M. acanthurus*, *M. heterochirus*, *M. offersii* y *M. potiuna* de Brasil. Todas estas especies son fuertes reguladores hiperosmóticos en bajas salinidades (0-14 ‰), mientras que a altas salinidades (21-35‰) con excepción de *M. offersii*, son hipoosmocomformadores. *Macrobrachium offersii* muestra un claro grado de capacidad hipoosmoreguladora. Para *M. acanthurus* y *M. offersii*, la curva de salinidad – metabolismo asume un domo en la cual hay un pico máximo a 21‰ que incluye al punto isosmótico. En

tanto que para *M. heterochirus* y *M. potiana* la tasa metabólica tiende a declinar cuando aumenta la salinidad.

Moreira *et al.* (1988) estudiaron el efecto de la salinidad en la regulación osmótica – iónica de *M. carcinus*. Al parecer esta especie es un fuerte regulador hiperosmótico en bajas salinidades (0- 21‰), mientras que a altas salinidades (28 – 35‰) es un hiposmocomformador. Las concentraciones de  $\text{Na}^+$  en su hemolinfa permanecen constantes en salinidades de 0 a 14‰ y se incrementa ligeramente cuando la concentración del ión sodio externo se incrementa. Las concentraciones de  $\text{K}^+$  en la hemolinfa se incrementan ligeramente de 0 a 21‰ y acercándose a salinidades fuera de este rango. Las concentraciones de  $\text{Ca}^{++}$  en la hemolinfa son hipertónicas al medio en todas las salinidades.

Signoret *et al.* (1997) encontraron que, adultos de *Macrobrachium tenellum* de las costas del Pacífico mexicano y *Macrobrachium acanthurus* del Golfo de México, al ser sometidos a cuatro salinidades diferentes, tienen un comportamiento hiperregulador en salinidades de 0 a 20 ‰, alcanzando sus puntos isosmóticos en 632 y 640 mOsm/kg, respectivamente, después de los cuales *M. tenellum* resultó hipocomforme en tanto que *M. acanthurus* se comportó como hiporegulador. Las máximas salinidades toleradas por estas especies fueron de 28 ‰ para *M. tenellum* y de 25 ‰ para *M. acanthurus*.

Freire *et al.* (2003) evaluaron el comportamiento osmoregulador de camarones palaemónidos neotropicales, a través de la regulación iónica y osmótica en cinco especies de *Palaemon* y *Macrobrachium*, expuestos a un gradiente de salinidad durante 10 días. Los

habitats de estas especies van de marino/intermareal (*P. northropi*), pasando por estuarios (*P. pandaliformis*) en la costa, arroyos de agua dulce (*M. olfersti*, *M. potiuna*) y dentro tierra firme, sistemas de ríos continentales (*M. brasiliense*). Las especies marinas y estuarinas de *Palaemon* mostraron una capacidad reguladora hiper/hipo-osmótica de sodio y cloro en salinidades medias, tendiendo a la hiper-osmoconformación en salinidades bajas. Las especies dulceacuicolas de *Macrobrachium*, presentaron una variable capacidad regulatoria hiperosmótica de sodio y cloro, tendiendo a la hipo-osmoconformación. Todas las especies expuestas en agua dulce hiper-regularon el magnesio, pero hipo-regularon fuertemente en salinidades medias.

## GENERALIDADES

### Sistemática del género *Macrobrachium*

Los camarones de río, conocidos comúnmente como “langostinos”, son crustáceos que pertenecen al orden Decapoda en el cual también se incluyen los crustáceos más comunes como los cangrejos, las langostas, los camarones marinos, etc. Particularmente en la familia Palaemonidae se encuentran los langostinos cuyas especies morfológicamente presentan un cuerpo alargado y comprimido lateralmente, los dos primeros pares de pereopodos ó apéndices torácicos están quelados, el segundo par es más grande que el primero y su carpo no se encuentra subdividido; un rostro dorsalmente dentado y las mandíbulas casi siempre tienen un proceso incisivo (Camacho *et al.*, 1997). La familia Palaemonidae se divide en tres subfamilias Euryrhynchinae, Pontoniinae y Palaemoninae. Varios géneros de los que conforman esta última subfamilia habitan ambientes dulceacuicolas en estado adulto; taxonomicamente se caracterizan por tener una pleurobranquia en el tercer maxilipedo y presentar, en el margen posterior del telson, dos pares de espinas y uno o más pares de cerdas (Villalobos, 1982). Entre ellos se encuentra el género *Macrobrachium* el cual goza de una gran atención por el número de especies y subespecies que lo comprenden, cerca de 175 en todas las regiones costeras tropicales y subtropicales del mundo. Por alcanzar tallas grandes y tener un magnífico sabor algunas especies tienen importancia económica (Camacho *et al.*, 1997).

La contribución taxonómica más completa para el género *Macrobrachium* en América se debe principalmente al trabajo de Holthuis (1952), quien hizo una revisión detallada acerca de las características morfológicas que definen al grupo. De acuerdo a este autor el género *Macrobrachium*, se reconoce por la presencia de los siguientes rasgos:

rostro bien desarrollo, comprimido y dentado; un caparazón provisto de una espina antenal, una espina hepática, así como un surco branquiostegal. El telson presenta dos pares de espinas dorsales y dos pares de espinas en el margen posterior. Su mandíbula tiene un palpo trisegmentado y todos sus maxilípedos están provistos de exópodos. El tercer maxilípedo, al igual que todos los pereiópodos, presenta pleurobranquias. En los machos, el primer pleópodo no presenta apéndice interno.

### **Distribución del género *Macrobrachium***

A los langostinos se les encuentra en cualquier parte de la zona tropical del planeta, delimitada por la isoterma de los 18 grados (Guzmán *et al.*, 1982). Estos organismos habitan lugares de climas tropicales y subtropicales, distribuyéndose desde el nivel del mar hasta altitudes por encima de los 1,000 m (Guzmán, 1987). Según el lugar que ocupan los langostinos, se les ha agrupado en tres categorías: a) Especies troglobias, restringidas a cuevas aisladas y totalmente adaptadas a la ausencia de luz; b) Especies riparias, cuando permanecen en estado adulto en las planicies fluviales; sin embargo, sus formas larvales requieren de mayores gradientes de salinidad, por lo que las hembras ovigeras realizan migraciones hacia los ambientes estuarinos (la mayoría de las especies de *Macrobrachium* pertenecen a esta categoría), y c) Especies estuarinas, cuyo ciclo de vida se lleva a cabo completamente en aguas estuarinas (Molinero-Vargas, 1996).

El género *Macrobrachium* tiene representantes anfiamericanos que se distribuyen en las dos vertientes del continente americano, y especies vicariantes, que quedaron separadas al levantarse el puente centroamericano que conectó a América del Norte con América del Sur (Villalobos, 1982). Sobre la vertiente Atlántica se distribuyen desde

Florida hasta el norte de Argentina. En la vertiente del Pacífico, desde la península de Baja California hasta Ecuador (Chace y Bruce, 1993). El género *Macrobrachium* en México cuenta con 15 especies (Tabla 1), distribuidas en 21 estados de la República Mexicana, de las cuales, seis se localizan en la región de Los Tuxtlas, siendo éstas *M. acanthurus*, *M. carcinus*, *M. olfersii*, *M. heterochirus*, *M. hobbsi* (Camacho *et al.*, 1997) y *M. tuxtlaense* (Villalobos y Alvarez, 1999).

Tabla 1. Especies del género *Macrobrachium* reportadas para México (Modificado de Acuña-Gómez, 2002).

Vertiente Pacífica	Vertiente Atlántica
<i>M. acanthochirus</i> Villalobos, 1966	<i>M. carcinus</i> Linnaeus, 1758 (2)
<i>M. tenellum</i> Smith, 1871 (1)	<i>M. heterochirus</i> Wiegmann, 1836 (3)
<i>M. michoacanus</i> Nates y Villalobos, 1990	<i>M. hobbsi</i> Nates y Villalobos, 1990 *
<i>M. digueti</i> Bouvier, 1895	<i>M. olfersii</i> Wiegmann, 1836 *
<i>M. americanum</i> Bate, 1868 (2)	<i>M. acherontium</i> Holthuis, 1977 **
<i>M. occidentale</i> Holthuis, 1950 (3)	<i>M. villalobosi</i> Hobbs, 1973 **
<i>M. hobbsi</i> Nates y Villalobos, 1990 *	<i>M. acanthurus</i> Wiegmann, 1836 (1)
<i>M. olfersii</i> Wiegmann, 1836 *	<i>M. tuxtlaense</i> Villalobos y Alvarez, 1999
	<i>M. vicconi</i> Román <i>et al.</i> , 2000

\* Especies anfiamericanas, se distribuyen en ambas vertientes

\*\* Especies que viven en cavernas con desarrollo abreviado.

(1,2,3) Especies geminadas, vicariantes o gemelas

### Descripción de *Macrobrachium tuxtlaense* Villalobos & Alvarez 1999.

A esta especie se le relaciona con las formas del género que presentan desarrollo larvario abreviado, entre los cuales se encuentran los moradores de cuevas *M. acherontium* y *M. villalobosi*, y con la forma epigea *M. vicconi* con una morfología similar. Se les distingue por la forma del rostro, longitud del telson, grado de desarrollo de los ojos, y la diferente proporción de los segmentos del primer y segundo par de pereiópodos. *Macrobrachium tuxtlaense* presenta un rostro con 9-11 dientes dorsales y 2 ventrales, localizados en el margen distal del escafocerito; un telson de 1.2 mm de largo a partir de la sexta somita abdominal; ojos con desarrollo normal; en el primer par de pereiópodos el carpo mide 1.54 mm de largo a partir de la quela y el segundo par de pereiópodos está cubierto con gránulos y pequeñas espinas en el isquio con un largo mero y carpo, 0.53 de longitud de quela (Villalobos y Alvarez., 1999) (Fig. 1).

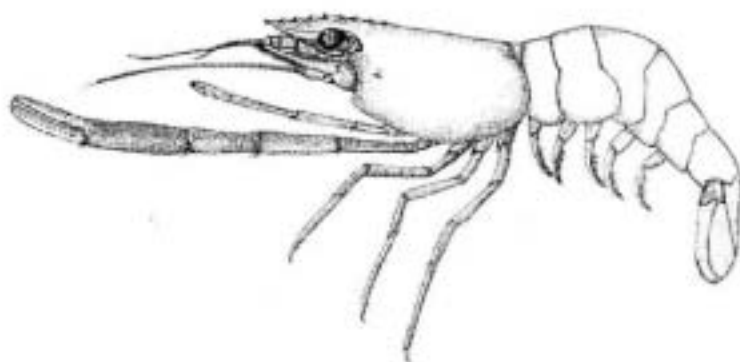


Figura 1. Esquema de *Macrobrachium tuxtlaense*, especie dulceacuícola de desarrollo abreviado, con un máximo de longitud total de 42.2 mm (Tomado de Villalobos y Alvarez., 1999).

El desarrollo larval abreviado de *Macrobrachium tuxtlaense* se caracteriza por presentar, en su primer estadio, todos sus pereiópodos unirrámeos, pleopodos bien desarrollados y un telson en forma de abanico. Estas características de *M. tuxtlaense*, en su primer etapa larval, son similares a las de especies mexicanas y sudamericanas de *Macrobrachium* como: *M. vicconi*, *M. reyesi* y *M. nattereri*. El tamaño de los huevos de *tuxtlaense* es similar al de varias especies como: *M. vicconi*, *M. reyesi*, *M. aracamuni*, *M. ferreirai* y *M. nattereri*. Sin embargo, el total máximo y promedio de duración del primer estadio de *M. tuxtlaense* es mayor que el del resto de las especies de América. Los *M. tuxtlaense* recién eclosionados pasan por 5 mudas antes de alcanzar la etapa juvenil. Dado que el desarrollo abreviado no depende de agua salobre, esto le ha permitido a *M. tuxtlaense* establecerse en el Lago de Catemaco, Veracruz, en una altitud de 330 m sobre el nivel del mar, en donde no se encuentra ninguna otra especie de *Macrobrachium* que son comunes en la planicie costera (Alvarez *et al.*, 2002). La presencia de un desarrollo abreviado, con producción de pocos huevos de gran tamaño y provistos de mucho vitelo y juveniles que nunca se alejan de su lugar de origen, es considerado un patrón reproductivo de camarones dulceacuicolas, que presentan pocas posibilidades de dispersión debido a la naturaleza discontinua, y en ocasiones efimera de los cuerpos de agua; en donde la variación geográfica y la especiación son comunes debido al reducido flujo génico entre las poblaciones. Tal fenómeno ha sido encontrado, a través de un análisis de estructura genética, en las poblaciones de *M. tuxtlaense* y otras formas no descritas que habitan en el río Santiago, Santiago Tuxtla, Ver., y en el balneario San Antonio, San José Las Choapas, Tab., considerándose como tres especies distintas (Acuña-Gómez, 2002).

## **AREA DE ESTUDIO**

### **Sierra de Los Tuxtlas**

La región de Los Tuxtlas se localiza en la porción centro-oriental del estado de Veracruz, constituye un complejo de volcanes y pequeñas sierras que sobresalen de la planicie costera veracruzana (Fig. 2). Se sitúa entre los 18° 10' y 18° 45' de latitud norte y los 94° 42' y 95° 27' de longitud oeste, limitada al este por el Golfo de México y al norte, sur así como al oeste por la planicie costera. Topográficamente presenta una gran heterogeneidad pues su altitud puede modificarse abruptamente desde el nivel del mar hasta niveles que superan los 1,000 msnm (Andrle, 1964).

### **Geología y orografía**

Geológicamente, la región de Los Tuxtlas forma parte de la extensión más oriental del eje Neovolcánico transversal (Dirzo *et al.*, 1997). Esta integrada por un conjunto de montañas que abarcan una extensión de 40 km de largo por 18 km de ancho. El suelo se encuentra cubierto por material volcánico que data del oligoceno al reciente, y que se compone principalmente por arenas y cenizas (Ríos, 1952). Los volcanes más reconocidos por su altura son el volcán San Martín con 1,700 msnm, el volcán Santa Marta con 1,650 msnm y el volcán San Martín Pajapan con 1,145 msnm (Lot, 1976). En lo que respecta a la costa, ahí dominan ambientes de dunas que se interrumpen ocasionalmente por acantilados rocosos (Coll de Hurtado, 1970).

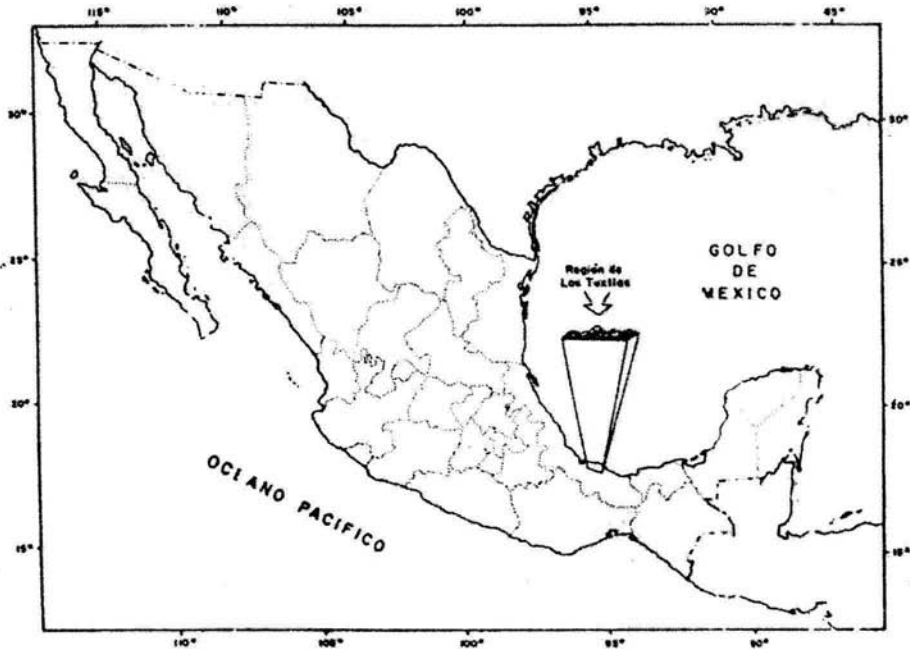


Figura 2. Localización geográfica de la región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz (Tomado de Molinero-Vargas, 1996).

### Hidrografía

La Sierra de Los Tuxtlas se encuentra entre zonas fluviales formadas por las cuencas de los ríos Papaloapan y Coatzacoalcos (Lot, 1976). La heterogeneidad topográfica, en Los Tuxtlas, permite la existencia de una gran variedad de ambientes acuáticos, litoral rocoso, lagunas costeras, litoral arenoso, manglar ríos y lagos (Andrie, 1964). Los ríos varían de arroyos de montaña, formados en ojos de agua como el río de Agua Fría, que es perenne, que desemboca en la Laguna Escondida, hasta grandes ríos caudalosos ubicados en la planicie costera, como es el caso del río Máquinas. Existen

también, una gran cantidad de lagunas formadas en conos volcánicos o en depresiones entre montañas, tal es el caso de Laguna Escondida, Laguna Encantada, Laguna Zacatal y el Lago de Catemaco (Andrie, 1964; Coll de Hurtado, 1970; Dirzo, 1991). Este último, tercero en dimensión en nuestro país, es el más importante de la región, además de que da origen a ríos caudalosos como es el caso del Río Grande de San Andrés, ubicado en la vertiente sureste (Lot, 1976).

### **Vegetación**

El tipo de vegetación que caracteriza a Los Tuxtlas esta definida por la existencia de unos nueve biotopos típicos de la región siendo éstos: bosque caducifolio, encinar, manglar, sabana, selva alta perennifolia, selva baja perennifolia, selva mediana subcaducifolia, pinar y vegetación costera (Sousa, 1968).

### **Clima**

La región de Los Tuxtlas presentan un clima cálido-húmedo, con una precipitación anual cercana a los 5000 mm, lo que la hace una de las zonas más lluviosas del país (Lot, 1976). Prevalcen dos temporadas que afectan la dinámica ecológica en la región: la época de nortes, que se presenta de noviembre a febrero, caracterizada por periodos lluviosos con temperaturas bajas y vientos fuertes que alcanzan los 80 km por hora; y la época seca, que corresponde al periodo de marzo a mayo (Dirzo, 1991).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Colecta, traslado y mantenimiento

Se colectaron adultos de *Macrobrachium tuxtlense* de un pequeño tributario circundante al Lago de Catemaco, a 1 km al sur de Las Margaritas, Veracruz (Fig. 3). El arroyo registro una temperatura de  $24 \pm 1^\circ\text{C}$  y una salinidad de 0.2 ‰. Todo el material biológico fue colectado en abril del 2003. Los ejemplares capturados fueron transportados, en hieleras con oxigenación suficiente (Fig. 4), al laboratorio húmedo de la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología, UNAM, en la ciudad de México

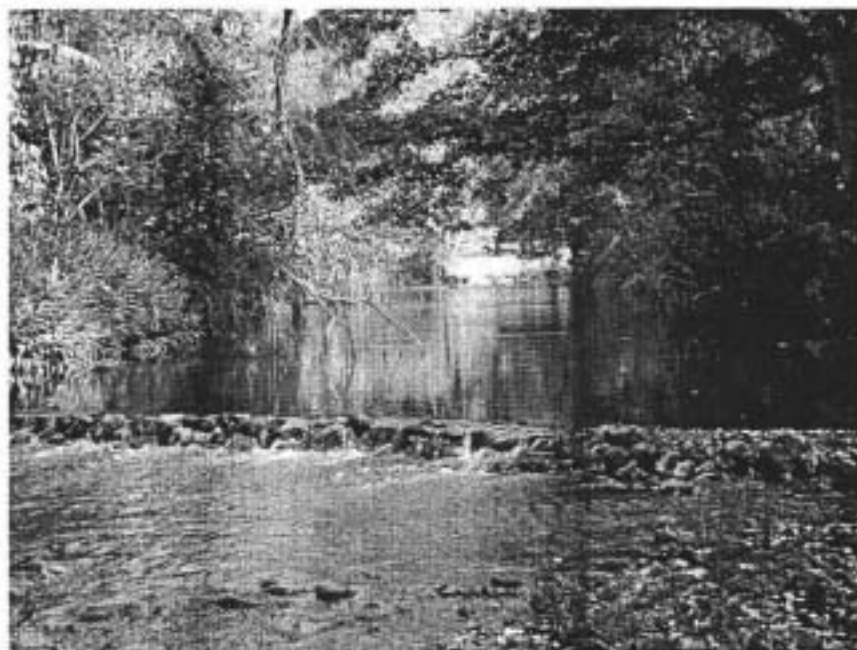


Figura 3. Vista del área de colecta de *Macrobrachium tuxtlense* circundante al Lago de Catemaco, Ver.



Figura 4. Transporte de los langostinos al laboratorio húmedo de la CNCR del Instituto de Biología en la ciudad de México.

En el laboratorio húmedo los langostinos (aproximadamente 90 ejemplares) se repartieron en tres acuarios de 40 l de capacidad. Cada acuario contenía un sustrato de arena y grava en el fondo, algunos refugios y plantas acuáticas (Fig. 5). El agua (0.2 ‰) permaneció oxigenada y a una temperatura de  $22 \pm 1^\circ\text{C}$  a través de compresores y calentadores de inmersión con termorregulador. El periodo de mantenimiento tuvo una semana de duración, durante cual se controló el amonio, nitrito y nitratos con la utilización de filtros biológicos, químicos y mecánicos. El fotoperiodo se mantuvo 14:10 h luz-oscuridad. Los animales fueron alimentados una vez al día a saciedad con alimento para peces exóticos (Tetra® con un 47 % de proteína).

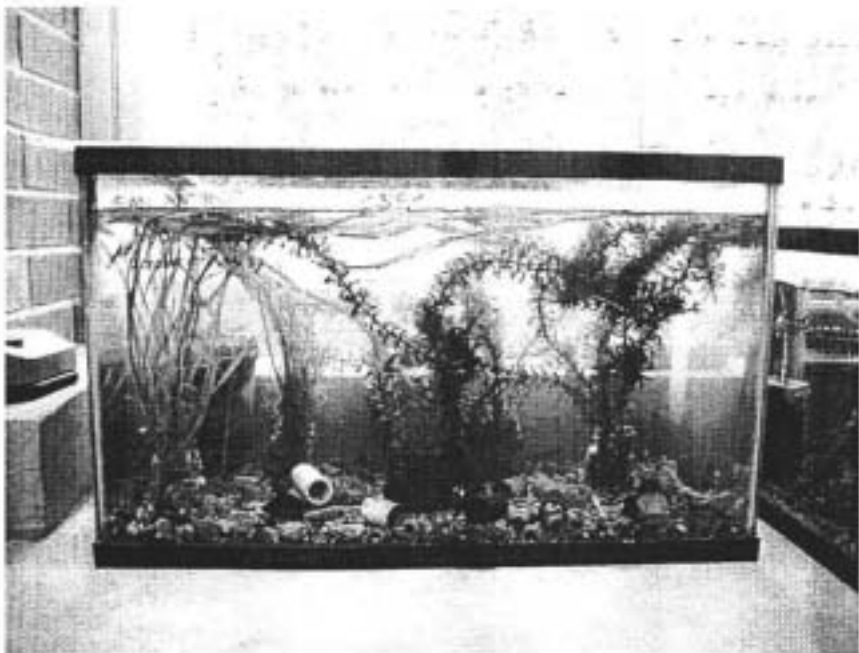


Figura 5. Uno de los tres acuarios donde se mantuvieron los langostinos colectados.

### **Aclimatación experimental**

La aclimatación experimental se llevó a partir del grupo control de 0 ‰. En un acuario de 40 l sin sustrato ni plantas, se colocó un grupo de 10 individuos adultos bajo un periodo de 24 h, durante el cual el agua del acuario se mantuvo oxigenada a través de una cabeza de poder (AquaClear 201) y a una temperatura constante a  $22 \pm 1^\circ\text{C}$ , por medio de un calentador de inmersión con termostato (Fig. 6). Una vez que se concluyó esta fase y se realizaron las mediciones, de consumo de oxígeno y osmolaridad del medio interno en cada langostino, que duraron aproximadamente 12 h, se elevó la salinidad del acuario a 5 ‰ y se colocó otro grupo de 10 langostinos. Tras concluirse el periodo de aclimatación y

realizadas las mediciones pertinentes de consumo de oxígeno y osmolaridad del medio interno en los langostinos, se incrementó la salinidad del acuario a 10 ‰ y se colocó otro grupo de 10 langostinos. Y así sucesivamente se incremento la salinidad cada 5 ‰ para obtener las siguientes salinidades de 15, 20, 25 y 30 ‰, con su respectivo grupo de 10 langostinos, su periodo de 24 h de aclimatación y sus 12 h de medición. Todas las salinidades fueron preparadas con sal marina artificial (Instan Ocean®) y fueron verificadas con un refractómetro de mano. Además durante todo el periodo de aclimatación experimental que duró 24 h los animales no fueron alimentados. En total se utilizaron 70 animales repartidos en 7 grupos de 10 individuos cuyos pesos húmedos se muestran en el Anexo I.

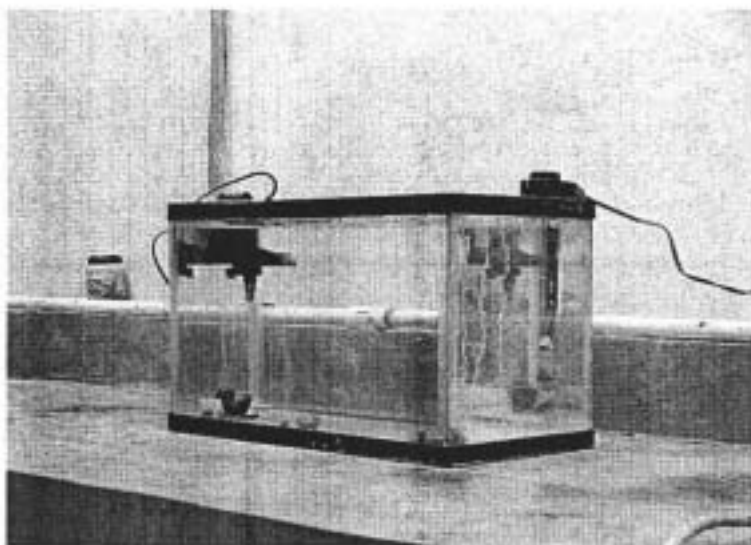


Figura 6. Acuario donde se mantuvo a cada uno de los grupos experimentales a la salinidad correspondiente de 5‰, 10‰, 15‰, 20‰, 25‰ y 30 ‰, así como un grupo control a 0 ‰ de salinidad.

## Sistema y desarrollo experimental

### Respiración

El consumo de oxígeno de *Macrobrachium tuxtlense* fue medido utilizando un sistema de flujo continuo, en el cual se mide el decremento de oxígeno en el agua que fluye a través de la cámara donde se encuentra el organismo. El dispositivo experimental se muestra en la figura 7. En un reservorio de 38 cm de largo por 27 cm de ancho y 14 cm de altura, se colocaron en su interior cuatro cámaras respirométricas de aproximadamente 150 ml de capacidad. La cámara respirométrica consistió de un pequeño contenedor rectangular, de 9 cm de largo por 4 cm de ancho y 4 cm de altura, provisto de una tapa hermética. En una de sus caras angostas de la cámara respirométrica, que fue la parte posterior, se delimitó un orificio inferior por donde entró el agua y en su cara opuesta un orificio superior que permaneció conectado a una manguera de 5 mm de diámetro por donde sacó el agua. El flujo de agua de salida de la cámara respirométrica fue regulado por una válvula que estuvo conectada al final de la manguera. El agua de salida fue recolectada en un contenedor de 30 cm de largo por 20 cm de ancho y 15 cm de alto, el cual a su vez, con la ayuda de una división horizontal en su interior, fue utilizado para colocar los recipientes recolectores de muestras de agua.

El experimento se llevó a cabo en las condiciones de mantenimiento experimental excepto la salinidad la cual cambió en cada tratamiento. Una vez que se encontraron los cuatro langostinos en sus respectivas cámaras respirométricas y se logró mantener el flujo constante en cada cámara respirométrica y eliminar las burbujas en cada una de ellas, se aclimataron a los organismos en las cámaras respirométricas durante 30 minutos para

disminuir el estrés causado por la manipulación. Enseguida se tomó una sola muestra de agua de entrada y de salida de la cámara y se determinó la concentración de oxígeno disuelto de cada una de ellas. La concentración de oxígeno disuelto se midió utilizando el electrodo de un oxímetro digital de mesa Model 9071 DO<sub>2</sub>. El flujo de agua de la cámara respirométrica fue medido utilizando un cronómetro y una probeta de 5 ml. Todo esto se realizó para cada uno de los langostinos que integraron el grupo de animales en cada tratamiento.

El consumo de oxígeno ( $V_{O_2}$ ) fue calculada por:

$$V_{O_2} = ([O_{2e}] - [O_{2s}])F$$

donde  $[O_{2e}]$  y  $[O_{2s}]$  son las concentraciones de oxígeno en el agua medidas a la entrada y salida de la cámara respirométrica ( $mg\ O_2\ l^{-1}$ ) y  $F$  es el flujo de agua ( $l\ h^{-1}$ ) (Cech, 1990).

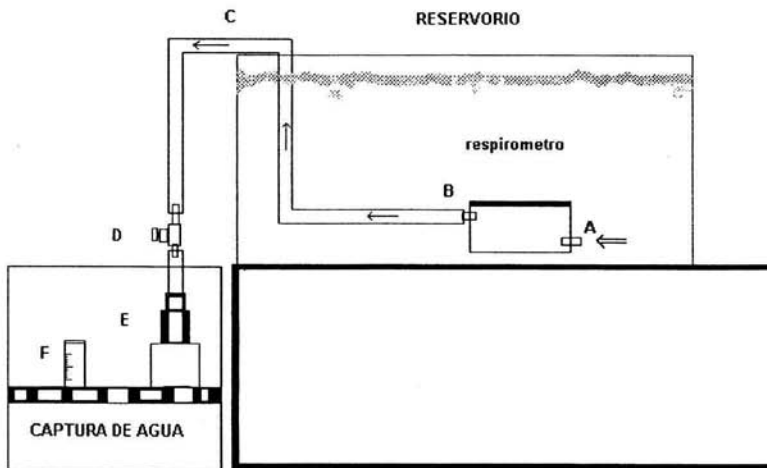


Figura 7. Dispositivo para medir el consumo de oxígeno de *Macrobrachium tuxtlaense*, en diferentes salinidades. A, entrada de agua; B, salida de agua; C, manguera de 5 ml Ø; D, válvula reguladora; E, muestra de agua; F, probeta de 5ml.

## Osmoregulación

El comportamiento osmorregulador de *M. tuxtlanense* fue estimado analizando la osmolaridad del medio interno (hemolinfa) y la osmolaridad del medio externo (salinidades de 0‰, 5‰, 10‰, 15‰, 20‰, 25‰ y 30 ‰). Para ello, al término de los experimentos de respirometría a los langostinos se les tomó una muestra de hemolinfa de la cavidad pericárdica, por medio de una punción con ayuda de una jeringa para insulina. Simultáneamente se tomaron muestras de agua para determinar su osmolaridad. Cada muestra se midió en un osmómetro digital de mesa (The Advanced 3300).

Una vez hecho todo lo anterior se sacrificaron a los organismos por congelamiento, se secaron en una estufa a 60°C durante 2 días, se colocaron en un desecador por 2 h y se pesaron en una balanza digital de mesa. Todo ello para obtener el peso seco de cada organismo y reportar el consumo de oxígeno promedio de cada tratamiento como  $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1}$  peso seco.

Los datos obtenidos durante los experimentos se muestran en los CUADROS I, II, III, IV, V Y VI (ANEXO II).

## Análisis estadístico

El consumo de oxígeno de cada individuo con relación a su peso fue visualizado a través de gráficas de dispersión. Se corrieron análisis de regresión lineal por mínimos cuadrados para estimar la relación entre el  $\dot{V}\text{O}_2$  y el peso seco (PS) de cada individuo en cada una de las diferentes salinidades. La tasa de consumo de oxígeno ( $\dot{V}\text{O}_2$ ) se graficó

como unidades de  $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ PS}$  con respecto a las diferentes salinidades utilizadas. Para esto se utilizó el paquete estadístico EXCELO.

Se utilizó un análisis de varianza de una vía (ANOVA) para determinar el efecto de la salinidad sobre la respiración de *M. tuxtlanense*. Previo a ello, los datos fueron examinados por normalidad a través de una inspección visual, y se llevó a cabo una prueba de Lévene para asegurar la homogeneidad de las varianzas. Para ello se utilizó el paquete estadístico STATISTICA®.

El análisis del comportamiento osmoregulador de *M. tuxtlanense* se realizó graficando la osmolaridad promedio de la hemolinfa como variable dependiente de las salinidades en que fueron sometidos. Para verificar que no existiera un sesgo importante entre la osmolaridad de la hemolinfa y la talla de los langostinos utilizados en los experimentos fue realizada una inspección visual, a través de graficas de dispersión. Para esto se utilizó el paquete estadístico EXCELO.

## RESULTADOS

### Sobrevivencia

Los langostinos presentaron una sobrevivencia del 100% en los tratamientos de 5, 10, 15, 20 y 25 ‰ de salinidad en un periodo de 24 h. Sin embargo, en 30 ‰ de salinidad se registró una mortalidad total (30% a las 4 h y 100% de mortalidad después de 24 h). Los organismos presentaron un color blanquecino antes de morir.

### Respiración

El consumo de oxígeno por individuo en todos los tratamientos no mostró una relación con respecto al peso seco del organismo, a excepción del tratamiento de 20 ‰ (Fig. 8). El coeficiente de correlación,  $r$ , para el consumo de oxígeno con respecto al peso del animal, sólo detectó una correlación significativa en el tratamiento de 20 ‰ (Tabla 2). El consumo promedio de oxígeno en cada salinidad se muestra en la figura 9 acompañado del error estándar. La curva advierte que el consumo promedio de oxígeno a salinidades menores de 10 ‰ es relativamente alto, disminuyendo alrededor del 50 % en salinidades de 15‰ en adelante.

La prueba de Lévene de homogeneidad de varianzas detectó un efecto significativo ( $F = 2.47, P < 0.05$ ) sobre la normal, por lo que los datos fueron transformados a logaritmo natural para homogeneizar las varianzas, lo cual dió resultado, ya que la prueba de Lévene de homogeneidad de varianzas sobre estos nuevos datos no detectó efecto significativo ( $F =$

2.12,  $P > 0.05$ ). Y el análisis de varianza de una vía no detectó diferencias significativas entre los valores obtenidos para cada uno de los tratamientos ( $F = 1.64$ ,  $P > 0.05$ ).

Tabla 2. Parámetros de la ecuación lineal que describe la relación entre la respiración y el peso seco de *Macrobrachium tuxtilaense*

Sal. (‰)	N	m	B	r	$r^2$
0	12	1.34	-0.0185	0.367	0.135
5	10	0.33	0.1887	0.130	0.017
10	9	0.71	0.1719	0.187	0.035
15	10	-0.3467	0.1765	0.109	0.012
20	12	0.6589	-0.0091	0.607	0.368
25	9	0.0855	0.0999	0.063	0.004

## Osmoregulación

En la figura 10 se muestra la respuesta osmoreguladora de *M. tuxtilaense* ante diferentes salinidades, la cual indica una respuesta típicamente hiperosmoreguladora. La trayectoria inicia muy cerca de los 400 mOsm que corresponde a 0 ‰ de salinidad. A 5‰ de salinidad se conserva la misma osmolaridad de la hemolinfa, empezando a incrementarse a 10‰ de salinidad, hasta alcanzar el nivel isosmótico cerca de las 20‰. El comportamiento es totalmente isosmótico a 24 ‰. Después del punto isosmótico no se observa respuesta alguna dado que a 30 ‰ salinidad los organismos murieron.

En la figura 11 se muestra la osmolaridad de la hemolinfa con respecto al peso de cada langostino. En este caso no se detectó una correlación significativa. Esto quiere decir que dentro del intervalo de tallas utilizado la concentración osmótica interna del organismo no fue influenciada por el peso en ninguno de los tratamientos.

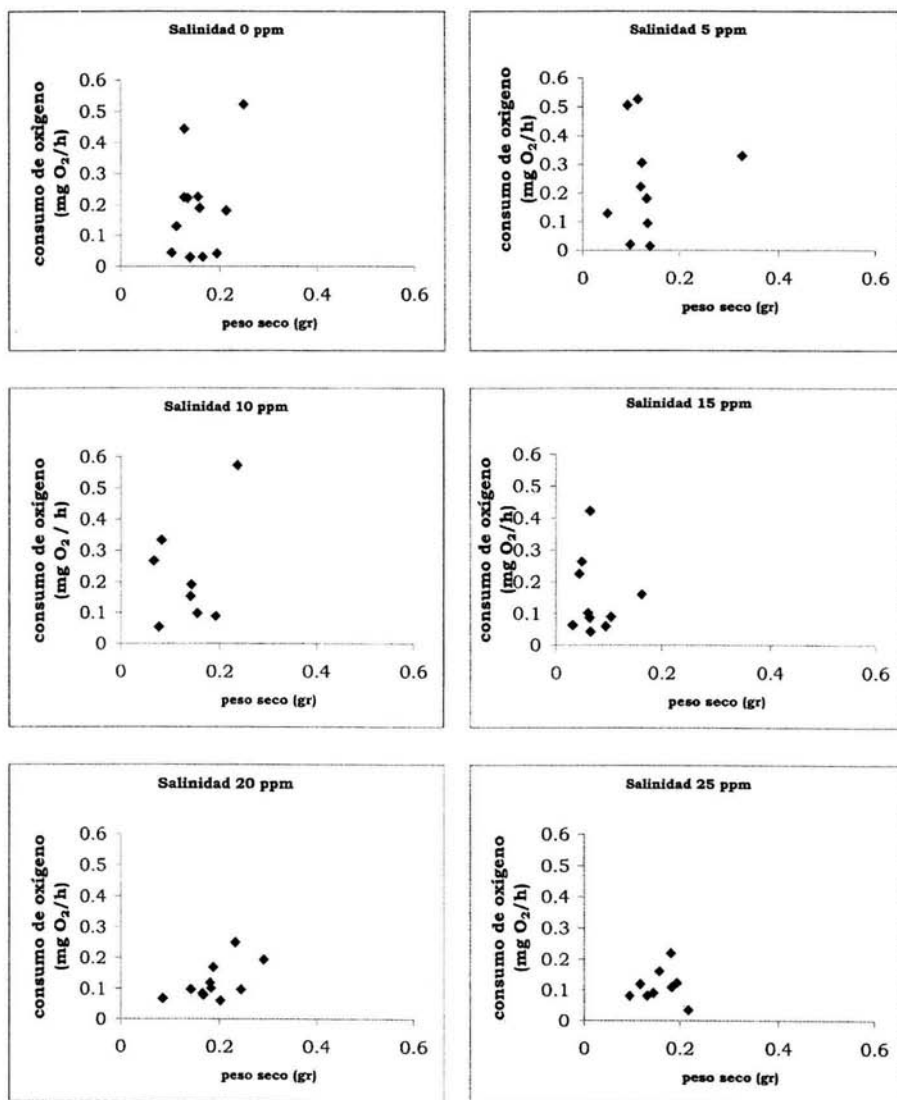


Figura 8. Consumo de oxígeno (miligramos de O<sub>2</sub> por hora) por individuo con respecto al peso seco (gr) en las diferentes salinidades.

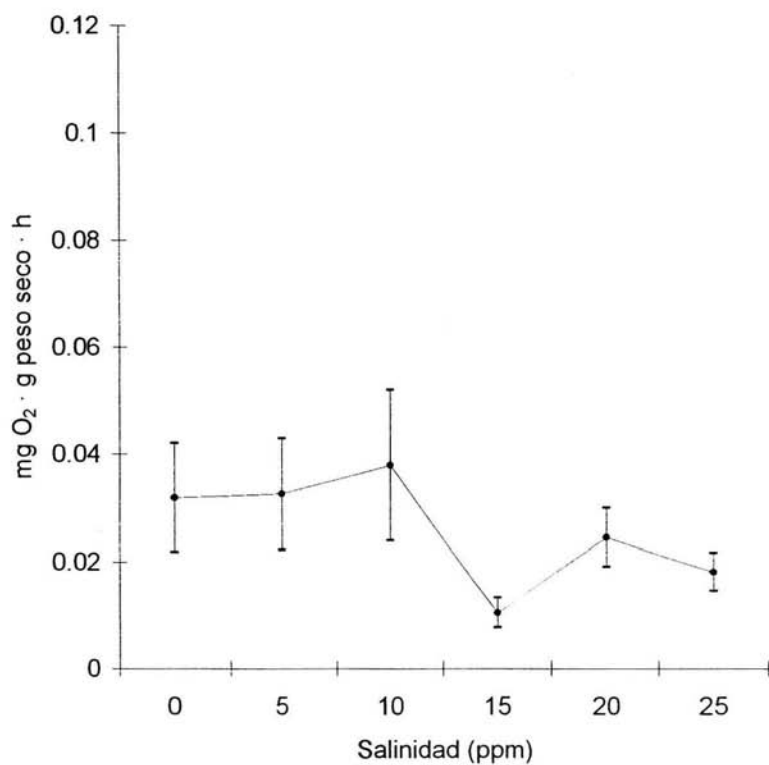


Figura 9. Consumo promedio de oxígeno disuelto (mg O<sub>2</sub>) por gramos de peso seco de los organismos por hora en las diferentes salinidades. Se expresan los valores promedios ± error estándar.

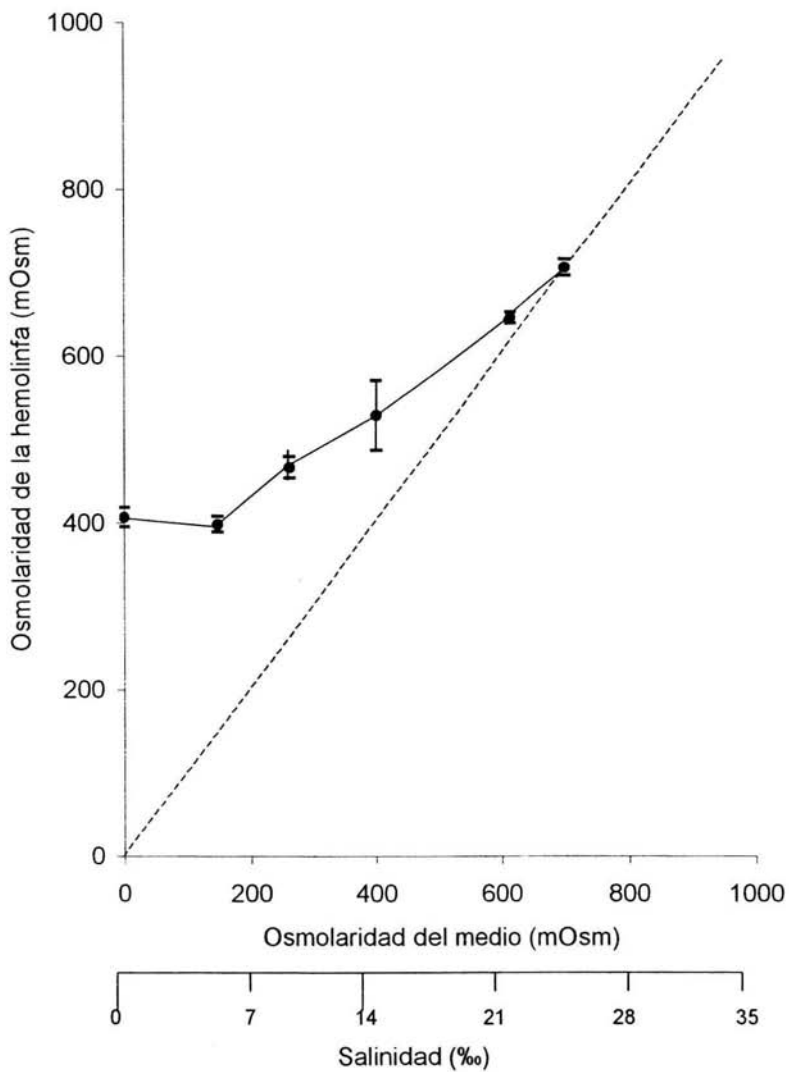


Figura 10. Efecto de la salinidad sobre la osmolaridad de hemolinfa en *Macrobrachium tuxtlaense*. La línea punteada denota la isosmotividad. Los valores promedio se presentan más menos el error estándar.

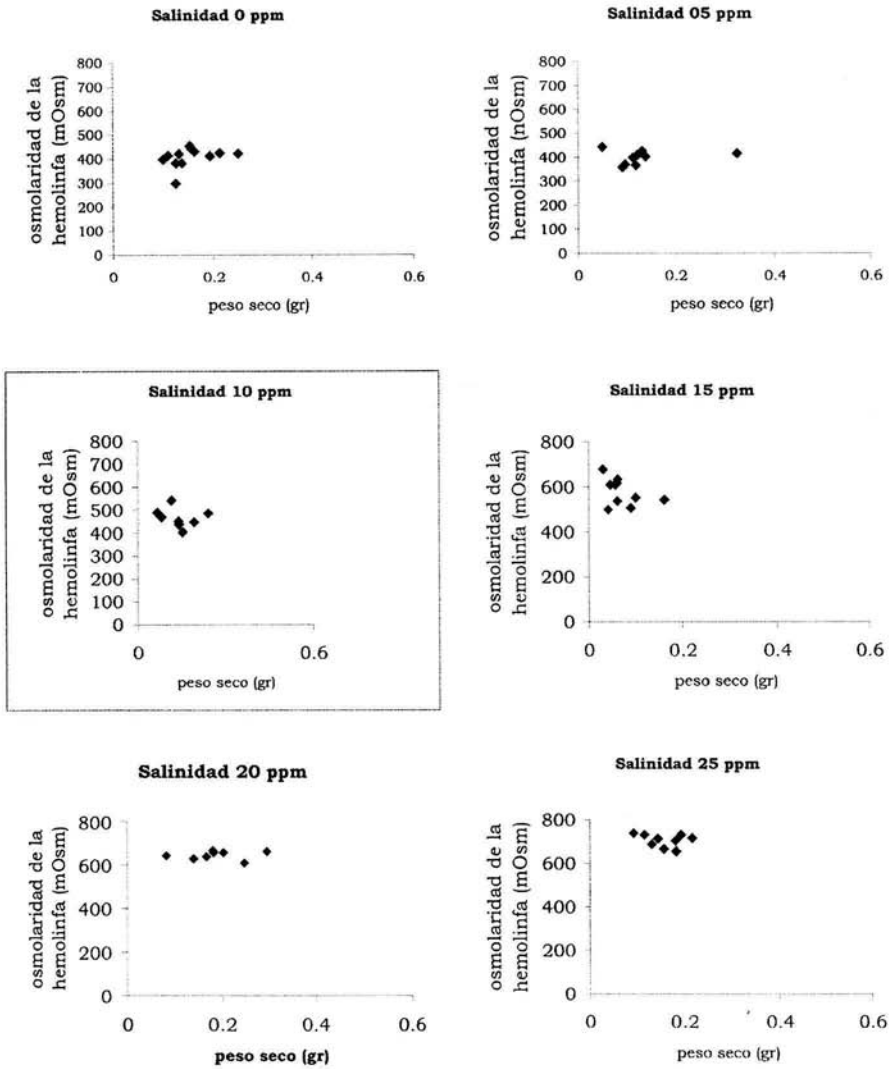


Figura 11. Osmolaridad de la hemolinfa (mOsm) con respecto al peso seco (gr) para cada una de las salinidades experimentales.

## DISCUSIÓN

En general se ha documentado que la actividad metabólica de un organismo siempre muestra una tendencia potencial con respecto a su crecimiento el cual es proporcional a su peso desde que nace hasta que es adulto. Sin embargo este patrón no fue apreciable en nuestro estudio dado que solo se utilizaron organismos adultos cuyo intervalo de pesos fue muy reducido, es decir, pesos que más o menos permanecieron en un rango de 0.05 g a 0.25 g de peso seco. Sin embargo los animales que permanecieron bajo 20 ‰ de salinidad, cuyas pesos fueron de 0.05 g a 0.4 g se observó una correlación significativa entre el  $VO_2$  y el peso. Se debe tener cuidado también cuando se considere la respuesta metabólica sobre cada uno de los cambios ontogénicos. Ya que en las especies catádomas de *Macrobrachium* se debe tener cuidado de interpretar los resultados siempre refiriéndose al estadio de desarrollo observado, pues cada etapa puede estar ocupando un hábitat distinto, y por lo tanto mostrar diferentes grados de adaptación a situaciones similares. Sin embargo en el caso de las especies que no realizan migraciones, es posible considerar que todos los estadios de desarrollo presenten las mismas repuestas; sin embargo, esto no ha sido explorado con detalle.

En consideración a la tasa de consumo de oxígeno, como una medida del metabolismo de un animal, en términos de su gasto energético, se conoce que la tasa metabólica en crustáceos eurihalinos se mantiene más o menos constante bajo un amplio rango de salinidad o puede decrecer en altas y/o bajas salinidades (Díaz-Herrera, 1989). Moreira *et al* (1983) encontraron, en *M. potimum*, una disminución de la tasa de consumo de oxígeno conforme se incrementó la salinidad. Semejante tendencia fue observada en

muestra especie de estudio, *M. tuxtlaense*, la cual es considerada al igual que *M. potiuna*, una especie totalmente dulceacuicola que no depende del agua salobre para completar su desarrollo larval lo que le ha permitido habitar aguas oligohalinas semejantes a pequeños arroyos de montaña o cuerpos de agua dentro de cuevas. El incremento de la tasa respiratoria en bajas salinidades es una conducta característica de los decápodos marinos cuando son expuestos a esta condición, pues muchos de ellos son osmoreguladores en bajas salinidades (Péqueux, 1995). Este comportamiento también se observa en especies dulceacuicolas pertenecientes al género *Macrobrachium*, es decir, son hiperosmoreguladores en salinidades bajas manteniendo una concentración osmótica de la hemolinfa mayor a la que hay en el medio externo (e.g. *M. acanthurus*, *M. heterochirus*, *M. olfersii* y *M. potiuna*, Moreira *et al.*, 1983). *M. tuxtlaense* mostró una capacidad de hiperosmoregulador débil en salinidades bajas, alcanzando su punto isosmótico en aproximadamente 24 ‰ y sobreviviendo solo hasta 25 ‰.

El metabolismo respiratorio de *M. tuxtlaense* en un medio diluido aparentemente menos estresante para él no refleja dicha condición si no todo lo contrario. *M. tuxtlaense* presentó un mayor consumo de oxígeno en aguas menores a 15 ‰ en comparación al bajo consumo de oxígeno mostrado en agua salobre esto sugiere que existe un estado de estrés en agua dulce. El trabajo osmótico en esta situación requiere un gasto de energía en forma de ATP necesario para mantener un transporte activo de iones a través de la membrana celular en los epitelios de intercambio iónico, por lo que en un medio diluido donde la actividad de transporte se incrementa, la producción de ATP no se lleva a cabo sin un incremento de consumo de oxígeno, utilizado en los procesos oxidativos, para obtener un

balance entre la disponibilidad de ADP y ATP producido (Péqueux, 1995), así como para la desaminación oxidativa de aminoácidos libres e incorporación de aminoácidos en proteínas osmóticamente inactivas (Moreira *et al.*, 1983). Por otro lado, el bajo consumo de oxígeno que mostró *M. tuxtlense* en agua salobre no refleja el estrés que debería mostrar en un medio supuestamente adverso. Esta situación puede deberse al hecho de que se está llegando a la isosmoticidad en la cual el trabajo osmótico es mínimo, es decir, hay una reducida actividad de transporte iónico a través de la membrana celular en los epitelios de intercambio iónico, gastándose menos energía, y por consiguiente un menor consumo de oxígeno (Panikkar, 1969). Si el trabajo osmótico, como propone Moreira *et al.* (1983), fuera la única causa que provoca la variación en la curva  $\dot{V}O_2$  vs salinidad, entonces el valor más bajo de  $\dot{V}O_2$  tendría que ser registrado en una salinidad isosmótica con la de la hemolinfa. Sin embargo, esto no se aplica de manera general para los decápodos dulceacuícolas, ya que las especies de *Macrobrachium* son la excepción. En nuestro estudio, *M. tuxtlense* mostró el valor más bajo de  $\dot{V}O_2$  en 15 ‰ y un punto isosmótico en 24 ‰. Un patrón totalmente diferente al que encontró Moreira *et al.* (1983) en *M. potiana*, quien presenta el valor más bajo de  $\dot{V}O_2$  muy cerca del punto isosmótico. Al parecer este comportamiento de *M. tuxtlense* se debe al hecho de que en 10 ‰ se dio el shock osmótico el cual se expresó en un menor consumo de oxígeno en 15 ‰.

La adaptación al agua dulce por parte de decápodos dulceacuícolas se ve reflejada en la baja concentración osmótica de su hemolinfa en comparación con sus parientes de agua marina. Así mismo entre los palaemónidos de agua dulce hay un diferente grado de adaptación a este ambiente. Las especies estrictamente dulceacuícolas (e.g. *M. potiana* y *M.*

*brasiliense*, Freire *et al.*, 2003) muestran el punto isosmótico más bajo en comparación con las especies que se distribuyen tanto en agua dulce como salobre (e.g. *M. olfersii*, *M. acanthurus*, *M. heterochirus*, Moreira *et al.*, 1983) cuyos valores son altos. Aunque *M. tuxtlaense* mostró una baja concentración osmótica de la hemolinfa en agua dulce, similar a la de las especies *M. potituna* y *M. brasiliense*, ambas especies alcanzan su punto isosmótico antes que *M. tuxtlaense*, es decir, alrededor de 19 ‰. *M. tuxtlaense* alcanza su punto isosmótico alrededor de los 680 mOsm, un valor casi igual al que presentan los decápodos marinos. Esto puede sugerir que *M. tuxtlaense* inició más recientemente su transición de las aguas marino/estuarinas a las aguas dulceacuicolas.

La presencia de una osmolaridad de 400 mOsm en *M. tuxtlaense* menor a la de las demás especies dulceacuicolas de *Macrobrachium* sugiere un grado de adaptación menor al agua dulce producto de su invasión reciente al ambiente dulceacuícola. Sin embargo su estado de adaptación en términos de su capacidad de osmoregulación puede ser diferente aun dentro de especies que presentan estrategias reproductivas similares como un reducido número de estadios de desarrollo larval el cual es completamente independiente del agua salobre (Moreira *et al.*, 1983).

Si tomamos en consideración el bajo consumo de oxígeno que mostró *M. tuxtlaense* en agua salobre y su sobrevivencia en 25 ‰ es probable que anteriormente habito un ambiente estuarino el cual era el idóneo. Sin embargo por alguna razón ecológica de competencia o depredación tuvo que invadir aguas dentro del continente para lo cual tuvo que desarrollar una estrategia de hiperosmoregulación y un desarrollo larval abreviado que

le permite sobrevivir en aguas oligotróficas y tras ocurrir un algún evento geológico de emergencia de tierras quedo como un relicto en los tributarios circundantes al Lago de Catemaco, Veracruz, a una altitud de 330 m sobre el nivel del mar, en donde no se encuentra ninguna otra especie de *Macrobrachium* que son comunes en la planicie costera (Alvarez *et al.*, 2002).

Esto demuestra que las especies de *Macrobrachium* se encuentran en un proceso de invasión al ambiente dulceacuícola a partir de un ambiente marino cuya estrategia de adaptación tiene mucho que ver con el hábitat que han invadido. Así mismo su comportamiento ante los cambios de salinidad refleja su grado de adaptación al ambiente dulceacuícola a si como su estado de invasión a similares ambientes acuáticos que existen dentro del continente.

## CONCLUSIONES

- La actividad metabólica en términos del consumo de oxígeno en *M. tuxtlaense* esta intimamente relacionada con la actividad osmoreguladora, ya que en un medio diluido donde el trabajo osmótico se incrementa, se consume más oxígeno, producto de los procesos de oxidación que utilizan el oxígeno para producir energía en forma de ATP demandante en la hiperosmoregulación.
- El metabolismo respiratorio de *M. tuxtlaense* tiende a disminuir cuando se esta llegando a la isosmoticidad ya que en esta situación se presenta un comportamiento de osmoconformación el cual no requiere de un mayor consumo de oxígeno como en la osmoregulación.
- La baja presión osmótica interna que mostró *M. tuxtlaense*, alrededor de 400 mOsm, en agua dulce, caracteriza a una especie totalmente dulceacuícola, ya que es un valor muy similar al de las demás especies hololimneticas del género *Macrobrachium*.
- El punto isosmotico de *M. tuxtlaense* alcanzado en 24 ‰ muestra una tolerancia al agua salobre similar al que presentan las especies migratorias dulceacuícolas, que necesitan del agua salobre para completar su desarrollo larval, sugiriendo una invasión reciente al ambiente dulceacuicola.

- La baja concentración osmótica del medio interno en agua dulce y el alto punto isosmótico alcanzado alrededor de 24 ‰ que mostró *M. taxtlaense*, muestran que existen diferentes estrategias de adaptación al agua dulce entre las especies del género *Macrobrachium* como respuesta al tiempo de invasión al ambiente dulceacuícola.
- La no sobrevivencia después de alcanzar el punto isosmótico que presentó *M. taxtlaense* refleja una reducción de la capacidad de osmoregulación como respuesta a su total aislamiento de aguas salobres y su independencia de estas aguas para completar su desarrollo larval.

## LITERATURA CITADA

- Acuña-Gómez, P. 2002. *Estructura genética, variación isoenzimática y morfología de tres poblaciones de Macrobrachium spp de Veracruz y Tabasco, México*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Alvarez, F., J. L. Villalobos & E. Lira. 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.
- Alvarez, F. & J. L. Villalobos. 1997. *Pseudothelphusa ayutlaensis*, a new species of freshwater crab (Crustacea: Brachyura: Pseudothelphusidae) from México. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 110: 388-392.
- Alvarez, F., J. L. Villalobos, Y. Rojas & R. Robles. 1999. Lista y comentarios sobre los crustáceos decápodos de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología*, 70(1):1-27.
- Alvarez, F., J.L. Villalobos & R. Robles. 2002. Abbreviated larvae development of *Macrobrachium tuxtlaense* Villalobos & Alvarez, 1999, reared in the laboratory. *Crustaceana*, 75:717-730.
- Andrie, R.F. 1964. A biogeographical investigation of the Sierra de Tuxtla in Veracruz, México. A dissertation for the degree of Doctor of Philosophy. University of Buffalo, USA.
- Camacho, M; F. Alvarez & J. L. Villalobos. 1997. Palaemonidae (pp. 411-414). En: E. González; R. Dirzo y R. Vogt (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*, CONABIO – Instituto de Biología, UNAM. 647p.

- Cech JJ Jr. 1990. Respirometry. In: Shreck CB, Moyle PB (eds). *Methods for fish biology*. American Fisheries Society, Maryland. 335-362 p
- Chace, F.A., Jr. & A.J. Bruce. 1993. The caridean shrimp (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine Expedition 1907-1910. Part. 6: Superfamily Palaemonidae. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 543: 1-152.
- Coll de Hurtado, A. 1970. Carta geomorfológica de la región costera de Los Tuxtlas, Estado de Veracruz. *Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 3: 23-28.
- Conte F. P. 1980. Role of C-4 pathway in Crustacea chloride cell function. *American Journal of Physiology*, 238: 269-276.
- Conte F. P. J. Lowy, J. Carpenter, A. Edwards, R. Smith, & R. D. Ewing, 1980. Aerobic and anaerobic metabolism of nauplii of *Artemia salina* as a function of salinity (pp. 125-136). In: G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels, and E. Jasper (eds). *The brine shrimp Artemia*. Vol. 2. Universa Press, Wetteren, Belgium.
- Denne L. B. 1968. Some aspects of osmotic and ionic regulation in the prawn *Macrobrachium australiensis* (Holthuis) and *M. equidens* (Dana). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 26A: 17-30.
- Diaz-Herrera, A. 1989. *Estudio ecofisiológico del langostino gigante Macrobrachium rosenbergii*. Tesis Doctoral, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México.
- Dirzo, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo*, 17: 33-45

- Dirzo, R., E. González & R.C. Vogt. 1997. *Introducción general* (pp. 3-6). En: E. González, R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.), *Historia Natural de Los Tuxtlas*, CONABIO, Instituto de Biología, UNAM. 647p.
- Engel D. H., & L. D. Eggert. 1974. The 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.
- Engel D. H., R. L. Ferguson, & L. D. Eggert. 1975. Respiration rates and ATP concentrations in the excised gills of the blue crab as a function of salinity. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 52A: 669-673.
- Freire C. A., F. Cavassin, E. N. Rodrigues, A. H. Torres & J. C. McNamara. 2003. Adaptive patterns of osmotic and ionic regulation, and the invasion of fresh water by the palaemonid shrimps. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 136 A: 771-778.
- Guzmán, A.M. 1987. *Biología, ecología y pesca del langostino Macrobrachium tenellum (Smith 1971), en lagunas costeras del Estado de Guerrero, México*. Tesis Doctoral, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México.
- Guzmán, A.M., J.G. Rojas & L.G. González. 1982. Ciclo anual de maduración y reproducción del "chacal" *Macrobrachium tenellum* (Smith) y su relación con factores ambientales en las lagunas costeras de Mita y Tres Palos, Guerrero, México (Decapoda: Palaemonidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 9(1): 67-80.
- Holthuis, L.B. 1952. A general revision of the Palaemonidae. *Allan Hancock Foundation Occasional Papers*, 12: 1-396.

- Lofts B. 1956. The effects of salinity changes on the respiratory rate of the prawn *Palaemonetes varians* (Leach). *Journal Experimental Biology*, 33: 730-736.
- Lot, A. 1976. La estación de Biología Tropical Los Tuxtlas: pasado, presente y futuro (pp. 31-70). En: A. Gómez, C. Vázquez, S. del Amo & A. Butanda (eds.), *Regeneración de Selvas*, CNEB.
- Molinero-Vargas, J. C. 1996. Biología del langostino *Macrobrachium hobbsi* (Nates y Villalobos) de la región de los Tuxtlas Veracruz. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Moreira G.S., J.C. McNamara & P.S. Moreira, 1982. The effect of salinity on the metabolic rates of some palaemonid shrimp larvae. *Aquaculture*. 29: 95-100.
- Moreira G.S., J.C. McNamara, S.E. Shumway & P.S. Moreira. 1983. Osmoregulation and respiratory metabolism in Brazilian *Macrobrachium* (Decapoda, Palaemonidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 74(1): 57 - 62.
- Moreira G.S., P.V. Ngan, P.S. Moreira & S.E. Shumway. 1988. The effect of salinity on the osmo-ionic regulation of *Macrobrachium carcinus* (Linnaeus). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 91(1): 105-108.
- Ortmann A. E. 1902. The geographical distribution of freshwater decapods and its bearing upon ancient geography. *Proceedings of American Philosophical Society*, 57(3): 527-538.
- Panikkar, N.K. 1969. Osmotic behavior of shrimps and prawns in relation to their biology and culture. *FAO Fisheries Report*, 57(3): 527-538.
- Péqueux A. 1995. Osmotic regulation in crustaceans. *Journal of Crustacean Biology*, 15(1): 35-38.

- Read G. H. L. 1984. Intraespecific variation in the osmoregulatory capacity of larval, post larval, juvenile and adult *Macrobrachium petersi* (Hilgendorf). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 78A: 501-506.
- Rios, M. F. 1952. Estudio geológico de la región de Los Tuxtlas, Veracruz. *Asociación Mexicana de Geológica Petrol. Bol.*, 4: 325-376
- Robles, R., F. Alvarez & G. Alcaraz. 2002. Oxygen consumption of the crab *Callinectes rathbunae* parasitized by the rhizocephalan barnacle *Loxothylacus texanus* as a function of salinity. *Marine Ecology Progress Series*, 235: 189-194.
- Rodríguez, G. 1981. Decapoda (pp. 41-51). En: S. H. Hurlbert, G. Rodríguez y N. Dias Dos Santos (eds), *Aquatic biota of tropical South America*. San Diego State University, San Diego, California. 329p.
- Signoret G., P. Brailovsky & E. Soto. 1997. Comportamiento osmoregulador de *Macrobrachium tenellum* y *Macrobrachium acanthurus* (Decapoda : Palaemonidae) en diferentes salinidades. *Revista de Biología Tropical*, 45(3): 1085-1091.
- Singh, T. 1980. The isosmotic concept in relation to aquaculture of the giant prawn, *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture*, 20: 251-256.
- Snedecor G. W. & W. G. Cochran. 1967. *Statistical Methods*. Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa, 539 pp.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.* 39(2): 121-161.
- Vernberg, W.B. & F.J. Vernberg. 1972. *Environmental Physiology of Marine Animals*. Springer-Verlag, New York.

- Villalobos, A. 1982. Decapoda (pp. 215-239). En: S.H. Hurlbert & A. Villalobos (eds), *Aquatic biota of México, Central America, and the West Indies*. San Diego State University, San Diego, California. 529p.
- Villalobos J.L. & F. Alvarez. 1999. A new species of *Macrobrachium* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae), with abbreviated development, from Veracruz, México. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 112(4): 746-753.
- Villalobos, 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.
- Welsh J. H. & R. I. Smith. 1960. *Laboratory Exercises in Invertebrate Physiology*. Burgess Publishing Company. 57-58pp

ANEXO I

CUADRO 1. PESO HÚMEDO DE LOS LANGOSTINOS UTILIZADOS EN CADA TRATAMIENTO

0 ppm	5 ppm	10 ppm	15 ppm	20 ppm	25 ppm
1	0.5	0.6	0.2	0.8	0.7
0.6	0.6	0.4	0.4		0.8
0.6	0.5	0.5	0.4	1.1	0.5
0.5	0.6	0.9	0.7	0.7	0.9
0.8	1.3	1	0.3	0.8	0.6
0.5	0.6	0.3	0.3	0.7	0.7
0.5	0.6	0.6	0.4	0.9	0.8
1	0.3	0.6	0.1	0.8	0.6
0.7	0.5	0.3	0.2	0.7	0.5
1.3	0.5		0.3	0.8	
0.6				0.8	
0.7				0.4	
0.733333	0.6	0.5777	0.33	0.7727	0.6777

## ANEXO II

CUADRO I. SALINIDAD 0 ‰

Organismo	Vo <sub>2</sub> mg/h	Peso seco gr (PS)	VO <sub>2</sub> mgO <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> gr <sup>-1</sup> PS	[Osm]Ext	[Osm]Int.
I	0.1812	0.2124	0.03848688	0	425
II	0.2214	0.1329	0.02942406		420
III	0.2232	0.1265	0.0282348		297
IV	0.1296	0.1111	0.01439856		413
V	0.03034286	0.1638	0.00497016		431
VI	0.0288	0.1383	0.00398304		383
VII	0.044	0.1013	0.0044572		398
VIII	0.042	0.193	0.008106		412
IX	0.18864	0.1579	0.029786256		443
X	0.522	0.2488	0.1298736		422
XI	0.44529231	0.1267	0.056418535		382
XII	0.225	0.1545	0.0347625		454
Promedio	0.19012293	0.1556	0.031908466	0	406.666667

CUADRO II. SALINIDAD 5 ‰

Organismo	Vo <sub>2</sub> mg/h	Peso seco gr (PS)	VO <sub>2</sub> mgO <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> gr <sup>-1</sup> PS	[Osm]Ext	[Osm]Int.
1	0.02017993	0.0989	0.001995795	134	370
2	0.0144	0.1397	0.00201168		403
3	0.50589474	0.0925	0.046795263		358
4	0.0942	0.1352	0.01273584		
5	0.32976	0.3245	0.10700712		415
6	0.52538824	0.1145	0.060156953		397
7	0.18096	0.1335	0.02415816		425
8	0.12888	0.0509	0.006559992	158	442
9	0.3051	0.1227	0.03743577	146	408
10	0.22212	0.1201	0.026676612		366
Promedio	0.23268829	0.13325	0.032553319	146	398.222222

CUADRO III. SALINIDAD 10 ‰

Organismo	Vo2 mg/h	Peso seco gr (PS)	VO <sub>2</sub> mgO <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> gr <sup>-1</sup> PS	[Osm]Ext	[Osm]Int.
11	0.19008	0.1411	0.026820288	261	439
12	0.3336	0.0818	0.02728848		469
13	0.65314286	0.1148	0.0749808		542
14	0.57375	0.2378	0.13643775	266	485
15	0.0888	0.1916	0.01701408	261	447
16	0.267	0.0663	0.0177021		489
17	0.153	0.1399	0.0214047		450
18	0.0984	0.1536	0.01511424		404
19	0.054	0.077	0.004158		472
Promedio	0.26797476	0.133766667	0.037880049	262.666667	466.333333

CUADRO IV. SALINIDAD 15 ‰

Organismo	Vo2 mg/h	Peso seco gr (PS)	VO <sub>2</sub> mgO <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> gr <sup>-1</sup> PS	[Osm]Ext	[Osm]Int.
21	0.2239875	0.0431	0.009653861	401	499
22	0.0596625	0.0925	0.005518781		506
23	0.08924096	0.1024	0.009138275		552
24	0.159975	0.1621	0.025931948		543
25	0.1015	0.0591	0.00599865		610
26	0.262575	0.0475	0.012472313		609
27	0.0422625	0.064	0.0027048		634
28	0.06339375	0.0312	0.001977885		678
29	0.08715	0.0625	0.005446875		616
30	0.42313433	0.0632	0.02674209		537
Promedio	0.15128815	0.07276	0.010558548	401	578.4

CUADRO V. SALINIDAD 20 ‰

Organismo	Vo2 mg/h	Peso seco gr (PS)	VO <sub>2</sub> mgO <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> gr <sup>-1</sup> PS	[Osm]Ext	[Osm]Int.
31	0.08442	0.1642	0.013861764	614	
32	0.12096				
33	0.1956	0.2927	0.05725212		662
34	0.1008	0.1817	0.01831536		655
35	0.25056	0.2327	0.058305312		
36	0.09750857	0.1405	0.013699954		629
37	0.09750857	0.2444	0.023831095		610
38	0.06048	0.201	0.01215648		655
39	0.16992	0.186	0.03160512		
40	0.1188	0.1804	0.02143152		668
41	0.07902	0.1656	0.013085712		638
42	0.06665143	0.0841	0.005605385		644
Promedio	0.12018571	0.188481818	0.024468166	614	645.125

CUADRO VI. SALINIDAD 25 ‰

Organismo	Vo2 mg/h	Peso seco gr (PS)	VO <sub>2</sub> mgO <sub>2</sub> h <sup>-1</sup> gr <sup>-1</sup> PS	[Osm]Ext	[Osm]Int.
1	0.12341772	0.194	0.023943038	700	731
2	0.10990909	0.1837	0.0201903		654
3	0.0815	0.0951	0.00775065		739
4	0.03441718	0.2166	0.007454761		716
5	0.16033333	0.158	0.025332667		667
6	0.08156934	0.1324	0.010799781		688
7	0.21911392	0.1822	0.039922557		704
8	0.0913125	0.1456	0.0132951		714
9	0.11945455	0.1181	0.014107582		731
10					
Promedio	0.11344752	0.158411111	0.018088493	700	704.888889