

Datos merísticos, intervalo de tallas y crecimiento alométrico en anfípodos carroñeros de la especie *Eurythenes gryllus* de la planicie abisal de Sigsbee en el Golfo de México

Size interval and allometric growth of the scavenger amphipod *Eurythenes gryllus* from the Sigsbee abyssal plain in the central Gulf of Mexico.

E. Escobar Briones¹ y E. Nájera Hillman²

¹ Universidad Nacional Autónoma de México; Instituto de Ciencias del Mar y Limnología; A.P. 70-305 Ciudad Universitaria; 04510 México, D.F. escobri@mar.icmyl.unam.mx ² Universidad Nacional Autónoma de México; Facultad de Ciencias; Ciudad Universitaria; 04510 México, D.F.

RESUMEN

Un total de 133 anfípodos de la especie *Eurythenes gryllus* se recolectaron en tres campañas con trampas para carroñeros en la planicie abisal de Sigsbee a profundidades de 3308 a 3732 m en el Golfo de México. Los especímenes se identificaron con base en características morfológicas, la elaboración de esquemas de características diagnósticas permitieron reconocer diferencias con esquemas y descripciones de la literatura. El análisis de datos merísticos reveló diferencias significativas para la longitud total (ANOVA intervalo de confianza 0.95, $p=0.00000$), alto del cefalón ($p=0.00000$) y longitud del propodio del pereópodo 3 ($p=0.004802$) entre los individuos del Golfo de México y Atlántico Norte ($n=147$ individuos). El intervalo de tallas (1.4 a 7.9 cm) de los especímenes del Golfo de México fue menor a los reconocidos en la literatura y al encontrado en una población del Atlántico Norte, lo que se relacionó con condiciones alimenticias más deficientes en el mar profundo del Golfo de México. La relación entre la longitud total con la biomasa obtenida de los especímenes recolectados en el Golfo de México se expresó por una curva de potencia, la ecuación $B = 0.0232L^{2.8674}$ que representa el mejor ajuste a los datos ($r^2 = 0.98$).

Palabras clave: Atlántico Norte, Lyssianasidae, planicie abisal.

ABSTRACT

A total of 133 amphipods of the species *Eurythenes gryllus* as collected using baited traps at three cruises in the abyssal plain at depths of 3308 and 3732 m in the Gulf of Mexico. The specimens were identified based on morphological criteria; schemes of diagnostic features were useful on the recognition of differences with schemes shown on the literature. The meristic data analysis revealed significant differences in total length (ANOVA confidence interval 0.95, $p=0.00000$), cephalic height ($p=0.00000$) and propodal length of pereopod 3 ($p=0.004802$) between Gulf of Mexico and north Atlantic populations ($n=147$ individuals). The smallest size range recorded in specimens from the Gulf of Mexico (1.4 to 7.9 cm) in relation with ranges reported on the literature and with one found on the north Atlantic and was related with the oligotrophic condition in the deep Gulf of Mexico. The longitude – biomass allometric growth relationship obtained from specimens collected in the Gulf of Mexico was expressed by a power curve that fits the data with an equation $W = 0.0232L^{2.8674}$ ($r^2=0.98$).

Key words: Abyssal plain, Lyssianasidae, north Atlantic.

INTRODUCCIÓN

La intensidad de la luz en zonas tropicales permite que la producción fitoplanctónica pueda ser constante a lo largo del año, sin embargo promueve una termoclina profunda y persistente (Hargrave, 1991). En consecuencia la disponibilidad de nutrientes es desfavorable a pesar de que la energía luminosa esté presente conllevando a un nivel bajo de producción primaria y exportación al fondo (Barnes & Hughes, 1988), limitando aún más que en latitudes altas la disponibilidad de alimento a la fauna del mar profundo.

Las tasas de crecimiento de la mayoría de las especies del mar profundo son bajas y representan una adaptación a la baja disponibilidad de alimento (Hargrave, 1991). El hundimiento de cadáveres, agregación de partículas y producción de heces representan, como eventos impredecibles, los aportes de materia orgánica al fondo (Stockton & DeLaca, 1982) y son el suministro alimenticio para los organismos dispersos en el fondo marino (Premke *et al.*, 2003). Los anfípodos carroñeros como *Eurythenes gryllus* se caracterizan no sólo por su voracidad sino también por las adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas relacionadas con el bajo aporte de alimento al fondo (Dahl, 1979; Smith & Baldwin, 1982). Fotografías y registros de video submarino muestran la respuesta a carnada, trampas cebadas y otros hallazgos en las cuales se reconocen agregaciones grandes de anfípodos que son atraídos por quimiorrecepción (Issacs, 1969; Dayton & Hessler, 1972) y en la cual estructuras antenulares como calinóforos y *calceoli* participan activamente en la transferencia de señales químicas (Kaufmann, 1994; Schmitz, 1992; Steele & Steele, 1993; Stapleton *et al.*, 1988; Lincoln & Hurley, 1981; Oshel & Steele, 1988).

Los anfípodos *Eurythenes gryllus* son crustáceos malacostracos, peracáridos que pertenecen a la familia de los lysianásidos (suborden Gammarídea). Los primeros registros para esta especie se describieron con el nombre de *Gammarus gryllus* Lichtenstein (1822). La especie se describió posteriormente bajo el nombre de *Lysianassa magellanica* por Milne-Edwards. El nombre genérico *Eurythenes* fue propuesto por Lilljeborg en 1865 y se sinonimizó *E. magallanicus* por *E. gryllus* por Stebbing en 1906 lo cual conllevó a que se modificara la ortografía *Eurythenes* por Smith en 1884.

En 1891 Sars crea un nuevo nombre genérico *Euporeia* que se utilizó ampliamente en la nomenclatura de Chevreux (1900, 1935).

Los primeros ejemplares intactos recolectados con trampas datan de la cuarta campaña del B/O Hironnelle en 1888 (Chevreux, 1900). Hacia 1905 Chevreux describió un anfípodo en un nuevo género y especie: *Katius obesus* que llevó a complicaciones en cuanto a la posición sistemática hasta que Barnard (1932) mostró la gran similitud existente entre los géneros *Eurythenes* y *Katius* fusionándolos. Stephensen (1933) transfirió el género *Katius* al género *Eurythenes* considerando que *K. obesus* representó a los machos y juveniles de la especie *Eurythenes gryllus*, especie que había sido descrita a partir de las hembras. Barnard (1961) mantuvo la inclusión de *Katius* dentro del género *Eurythenes* y fue el trabajo de Thurston & Bett (1995) que sugirió la existencia de una posible tercer especie en el Atlántico oriental. Las especies de *Eurythenes* se diferencian por el tamaño de los dactilos de los pereópodos en proporción al sexto segmento, siendo cortos en *E. gryllus* y elongados en *E. obesus*, ambas especies con distribución cosmopolita (Barnard & Karaman, 1991).

Los anfípodos de la especie *Eurythenes gryllus* (Fig. 1) se han registrado en todos los océanos del mundo (Bowman & Manning, 1972) con una distribución vertical amplia (Ainley *et al.*, 1986; Thurston *et al.*, 2002), comúnmente confinada a profundidades abisales (Smith & Baldwin, 1984) y es uno de los carroñeros más comunes del océano profundo (Ingram & Hessler, 1983). Otras especies de anfípodos carroñeros que habitan el mar profundo también presentan una distribución amplia (Tabla 1).



Fig. 1. Ejemplar del anfípodo *Eurythenes gryllus* capturado en trampas de carroñeros en la planicie abisal del Golfo de México.

Especie	Distribución			Referencia
	Geográfica	Vertical (m)	Altura Trampas	
<i>Eurythenes gryllus</i>	Cosmopolita	0 a 7 800	1 500	(Thurston <i>et al.</i> , 2002)
<i>Eurythenes obesus</i>	Cosmopolita	0 a 6 500	1 500	Barnard & Karaman (1991)
<i>Abyssorhomene abyssorum</i>	Atlántico Nororiental, tropical y sur	2 317 a 4 894	1 400	(Thurston, 1990; Stebbing, 1888)
	Pacífico Sur e Indico	3 474 a 8 300	1 400	(Dahl, 1959; Birstein & Vinogradov, 1964)
<i>Alicella gigantea</i>	Atlántico nororiental y tropical	4 942 a 5 285	sin dato	(Thurston, 1990)
	Pacífico Norte	>5 800	1 720	(Barnard & Ingram, 1986)
<i>Orchomenella gerulicorbis</i>	Atlántico Nororiental y tropical	4 380 a 5 270	2 330	(Thurston, 1990)
	Pacífico Norte	>5 600	5	(Ingram & Hessler, 1983)
<i>Paralicella caperesca</i>	Atlántico Nororiental y tropical	3 144 a 5 940	1 740	(Thurston, 1990)
	Pacífico Norte	>5 600	951	(Ingram & Hessler, 1983)
<i>Paralicella tenuipes</i>	Atlántico Nororiental y tropical	3 852 a 5 270	1 140	(Thurston, 1990)
	Pacífico Norte	5 600 a 6 000	25	(Ingram & Hessler, 1983)

Tabla 1. Distribución de diversas especies de anfípodos carroñeros del mar profundo. La altura de las trampas está dada en metros sobre el fondo marino.

ANTECEDENTES

El género *Eurythenes* cuenta con dos especies descritas a la fecha: *E. gryllus* y *E. obesus*. Las características diagnósticas del género han sido descritas por Barnard & Karaman (1991). Estudios de la estructura poblacional de *E. gryllus* han determinado categorías utilizando una combinación de criterios morfológicos y datos de la frecuencia de tallas, p.e. Smith & Baldwin (1984) y Charmasson & Calmet (1987). Las herramientas moleculares han ayudado a responder preguntas ecológicas y evolutivas (France & Kocher, 1996b). La capacidad de dispersión de *E. gryllus* se ha analizado a través de la diferenciación genética entre poblaciones. Bucklin *et al.*, (1987) compararon frecuencias de aloenzimas de muestras obtenidas de un monte marino y de transectos realizados en la cuenca del Pacífico Norte. Los individuos de *E. gryllus* de la cuenca marina no son significativamente heterogéneos, sin embargo las muestras en la cima de un monte marino fueron genéticamente diferentes a todas las muestras de la cuenca sugiriendo que la dispersión de *E. gryllus* es predominante horizontal. France & Kocher (1996a) estudiaron los patrones geográficos y batimétricos de esta especie comparando la divergencia del gen 16S rRNA mitocondrial de varias localidades del océano.

La literatura sobre ecología de *Eurythenes gryllus* es limitada a pesar de que las comunidades de carroñeros están dominadas principalmente por anfípodos lysianásidos y en lo particular de esta especie (Christiansen *et al.*, 1990; Priede *et al.*, 1991) siendo los primeros en llegar a la carnada y consumirla rápidamente lo que implica una estrategia alimentaria en la que el gasto energético para locomoción es compensado por la ingestión de grandes cantidades de carroña (Premke *et al.*, 2003). Los anfípodos localizan el alimento por quimiorrecepción (Kaufmann, 1994) y mecanorrecepción (Klages *et al.*, 2002; Smith & Baldwin, 1984). El papel de *E. gryllus* en la transferencia de energía en el mar profundo se ha reconocido para los mares subtropicales solamente (Sainte-Marie, 1992).

Entre los estudios abocados a carroñeros se cita el de Biernbaum & Wenner (1993) para Carolina del Sur, el de JanBen *et al.*, (2000) para el mar de Arabia que relacionó la abundancia a la productividad de las aguas superficiales. El de Bellan-Santini (1990) para el Mediterráneo estableciendo patrones de zonación. *Eurythenes gryllus* ocurre comúnmente en el mar profundo del océano mundial (Ingram & Hessler, 1987) y los registros describen la distribución espacial y temporal (Smith & Baldwin, 1984; Charmasson & Calmet, 1987) en el Pacífico Norte y en el Atlántico Nororiental, respectivamente.

El objetivo de este estudio es el de describir las características morfológicas generales del anfípodo lysianásido *Eurythenes gryllus* a partir de muestras

recolectadas en seis localidades de la planicie abisal de Sigsbee en la porción central del Golfo de México y comparar los resultados con información procedente del Atlántico Norte y con otras localidades del océano mundial; y con los resultados, proponer una curva de crecimiento alométrico para los ejemplares del Golfo de México.

El estudio se basó en la hipótesis de que los individuos de *Eurythenes gryllus* recolectados en la planicie abisal del Golfo de México no presentan diferencias morfológicas con respecto a individuos procedentes de otras zonas del océano mundial y que de presentarlas pudieran atribuirse a aislamiento de la población en la cuenca y un aporte menor de alimento al fondo.

ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de México es un mar marginal con una profundidad promedio de 2 500 m y una planicie abisal con profundidades mayores a los 3 400 m. El área superficial que cubre es de 1.51×10^6 km², el volumen es de 2.43×10^6 km³, y representan el 0.4% y 0.2% del área superficial y volumen del océano mundial, respectivamente. La cuenca se localiza aproximadamente entre los 80 y 98° de longitud oeste y los 18 y 30° de latitud norte. El tamaño de esta cuenca la hace ideal para el estudio de la mayoría de los fenómenos oceánicos. El golfo está conectado con el mar Caribe a través del canal de Yucatán y con el océano Atlántico Norte a través del estrecho de Florida. Estas conexiones restringidas crean un ambiente aislado parcialmente con características hidrográficas propias que han permitido identificar al Golfo de México como un ecosistema marino grande (William *et al.*, 1999).

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

al este por el escarpe occidental de Florida. La planicie está cubierta por una sección sedimentaria amplia (>9 km), los ríos Bravo y Mississippi comprenden la fuente principal de aporte de estos sedimentos (Bryant *et al.*, 1991), los sedimentos también son de origen pelágico exportados desde la capa eufótica oceánica de la cuenca. La continuidad del suelo de la planicie se ve interrumpida por una serie de montes y domos salinos denominados montes de Sigsbee, localizados al sur de la planicie abisal (Antoine & Bryant, 1969).

La hidrodinámica en el centro de la cuenca está determinada por la circulación predominante en el golfo de México, que se ve afectada por el movimiento hacia el oeste de los giros anticiclónico y ciclónico liberados desde la corriente de Lazo (Vidal *et al.*, 1992). La velocidad de las corrientes en la zona profunda del golfo (>2 000 m) es menor a 30 cm/seg y se dan directamente por debajo de la corriente de Lazo y de menos de 20 cm/seg en el resto del golfo (Hamilton, 1990). Los modelos de simulación han sugerido que un par de giros se desarrollan en el fondo y viajan a una velocidad máxima de 10 a 21 cm/seg entre los 1 650 y 2 250 m de profundidad y actúan como un mecanismo de ventilación del agua del fondo a aguas superficiales (Welsh & Inoue, 2000). La masa de agua por debajo de los 1 500 m se ha relacionado con el agua del Atlántico norte profundo que se distingue por una temperatura de 4.02 °C y una salinidad de 34.98 (Nowlin & McLellan, 1967) con un valor promedio en la concentración de oxígeno disuelto de 5.0 mL/L (Díaz, 2003).

Las fuentes de alimento al mar profundo incluyen plancton, excretas y cadáveres de organismos pelágicos (Gage & Tyler, 1991; Tietjen, 1992) que son exportados al fondo desde la zona eufótica. En la porción oceánica del golfo de México se presenta una condición oligotrófica en la cual la exportación de carbono orgánico al fondo es reducida. Este aporte limitado de carbono orgánico en el fondo se ve reflejado en los valores bajos de la abundancia del bentos en la región (Escobar *et al.*, 1997; 1999).

MATERIAL Y MÉTODOS

Trabajo de campo. Los ejemplares de anfípodos de la especie *Eurythenes gryllus* (Lichtenstein, 1822) se recolectaron en seis localidades de la planicie abisal en la zona económica exclusiva (ZEE) del Golfo de México en dos campañas binacionales de colaboración

Campaña (fecha)	Localidad (número)	Latitud N	Longitud W	Prof. (m)
SIGSBEE				
(24.06.97)	9	25°14'	93°27'	3 650
DGoMBS				
(06.06.02)	2	23°30'	91°59'	3 732
DGoMB				
(12.06.02)	5	25°29'	88°15'	3 308
DGoMB				
(03.08.02)	1	25°00'	92°00'	3 530
DGoMB				
(06.08.02)	3	24°45'	90°45'	3 678
DGoMB				
(10.08.02)	4	24°15'	85°30'	3 410

Tabla 2. Localización geográfica y profundidad de las localidades para las recolectas de anfípodos *Eurythenes gryllus* en la planicie abisal del Golfo de México.

México (UNAM) y la Universidad de Texas A & M (TAMU) a bordo del B/O Gyre de TAMU. La campaña oceanográfica Comunidades Bentónicas del Mar Profundo en el Golfo de México (denominada SIGSBEE) contempló solamente una localidad de

muestreo (E-9) y se realizó en junio de 1997 (Tabla 2). La campaña Deep Gulf of Mexico Benthos Study (DGoMB): Joint US/Mexico Studies of the Sigsbee Deep (JSSD) consideró cinco localidades (E1 a 5) y se realizó en dos etapas en los meses de junio y agosto del 2002 (Tabla 2). Un total de 133 ejemplares se recolectaron cebando las trampas de carroñeros con filete de atún congelado.

El arreglo de la trampa se colocó en un anclaje que incluyó una esfera de flotación de 17" con flotabilidad de 25.4 kg, las trampas y un liberador acústico modelo 865-A ajustado a liberar un peso desechable después de 12 horas en el fondo. Las trampas empleadas fueron diseñadas para captura de cangrejos y langostinos hechas de malla de alambre con una luz de 1 pulgada recubierta con vinyl. La carnada se colocó dentro de una bolsa de plástico con orificios pequeños para promover la liberación de marcadores químicos como

estimulante y evitar que se fragmentara y desintegrara en el agua. El tiempo se ajustó para que la recuperación fuera de noche, ya que los organismos atrapados se pueden ver afectados con la luz y la temperatura ambiental debido a que el metabolismo duplica su actividad con cada 10°C de aumento. La trampa permaneció por un tiempo promedio de nueve horas en el fondo en cada localidad y se recuperó por medio de un localizador de radio dirigido, la emisión lumínica estroboscópica de la lámpara y una bandera.

A bordo se registraron los ejemplares de anfípodos capturados con video y fotografía fija, posteriormente se fijaron en su mayor parte con etanol, todos se depositaron en la colección nacional de crustáceos (CNCR), del Instituto de Biología de la UNAM, donde se catalogaron con los números de inventario CNCR 20582 a 20590 y CNCR 20678 a 20681. En la campaña de junio de 1997 se capturaron 26 individuos, en junio del 2002 se capturaron 60 individuos y en la campaña de agosto del 2002 se capturaron 47 individuos.

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

Datos merísticos. Las medidas morfométricas se midieron en cada uno de los 133 ejemplares capturados en el Golfo de México y en este estudio las medidas se compararon medidas que se tomaron así mismo en ejemplares provenientes del Atlántico Norte de las colecciones el Museo de Historia Natural de Londres (colección Discovery; 30 individuos) y del centro de investigación oceánico de Southampton (colección MacDonald; 117 individuos). La longitud total (LT) se midió en cada uno de los individuos con un vernier desde la parte anterior de la cabeza hasta la punta del telson con 0.01 mm de exactitud (Fig. 2), manteniendo recta la curvatura dorsal siguiendo el esquema de Smith & Baldwin (1984) a excepción de aquellos organismos maltratados o incompletos. Las medidas merísticas consideradas en este estudio incluyeron adicional a la longitud total la altura total, el alto y ancho de la coxa 4, la longitud del pereión 3, la longitud y distancia a la muesca del tercer segmento del pleon, el primer segmento de urosoma, las medidas de alto y ancho del cefalón,

Campaña (fecha)	Localidad (número)	Latitud N	Longitud W	Prof. (m)
SIGSBEE				
(24.06.97)	9	25°14'	93°27'	3 650
DGoMBS				
(06.06.02)	2	23°30'	91°59'	3 732
DGoMB				
(12.06.02)	5	25°29'	88°15'	3 308
DGoMB				
(03.08.02)	1	25°00'	92°00'	3 530
DGoMB				
(06.08.02)	3	24°45'	90°45'	3 678
DGoMB				
(10.08.02)	4	24°15'	85°30'	3 410

Tabla 2. Localización geográfica y profundidad de las localidades para las recolectas de anfípodos *Eurythenes gryllus* en la planicie abisal del Golfo de México.

México (UNAM) y la Universidad de Texas A & M (TAMU) a bordo del B/O Gyre de TAMU. La campaña oceanográfica Comunidades Bentónicas del Mar Profundo en el Golfo de México (denominada SIGSBEE) contempló solamente una localidad de

muestreo (E-9) y se realizó en junio de 1997 (Tabla 2). La campaña Deep Gulf of Mexico Benthos Study (DGoMB): Joint US/Mexico Studies of the Sigsbee Deep (JSSD) consideró cinco localidades (E1 a 5) y se realizó en dos etapas en los meses de junio y agosto del 2002 (Tabla 2). Un total de 133 ejemplares se recolectaron cebando las trampas de carroñeros con filete de atún congelado.

El arreglo de la trampa se colocó en un anclaje que incluyó una esfera de flotación de 17" con flotabilidad de 25.4 kg, las trampas y un liberador acústico modelo 865-A ajustado a liberar un peso desechable después de 12 horas en el fondo. Las trampas empleadas fueron diseñadas para captura de cangrejos y langostinos hechas de malla de alambre con una luz de 1 pulgada recubierta con vinyl. La carnada se colocó dentro de una bolsa de plástico con orificios pequeños para promover la liberación de marcadores químicos como

estimulante y evitar que se fragmentara y desintegrara en el agua. El tiempo se ajustó para que la recuperación fuera de noche, ya que los organismos atrapados se pueden ver afectados con la luz y la temperatura ambiental debido a que el metabolismo duplica su actividad con cada 10°C de aumento. La trampa permaneció por un tiempo promedio de nueve horas en el fondo en cada localidad y se recuperó por medio de un localizador de radio dirigido, la emisión lumínica estroboscópica de la lámpara y una bandera.

A bordo se registraron los ejemplares de anfípodos capturados con video y fotografía fija, posteriormente se fijaron en su mayor parte con etanol, todos se depositaron en la colección nacional de crustáceos (CNCR), del Instituto de Biología de la UNAM, donde se catalogaron con los números de inventario CNCR 20582 a 20590 y CNCR 20678 a 20681. En la campaña de junio de 1997 se capturaron 26 individuos, en junio del 2002 se capturaron 60 individuos y en la campaña de agosto del 2002 se capturaron 47 individuos.

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

Datos merísticos. Las medidas morfométricas se midieron en cada uno de los 133 ejemplares capturados en el Golfo de México y en este estudio las medidas se compararon con medidas que se tomaron así mismo en ejemplares provenientes del Atlántico Norte de las colecciones el Museo de Historia Natural de Londres (colección Discovery; 30 individuos) y del centro de investigación oceánico de Southampton (colección MacDonald; 117 individuos). La longitud total (LT) se midió en cada uno de los individuos con un vernier desde la parte anterior de la cabeza hasta la punta del telson con 0.01 mm de exactitud (Fig. 2), manteniendo recta la curvatura dorsal siguiendo el esquema de Smith & Baldwin (1984) a excepción de aquellos organismos maltratados o incompletos. Las medidas merísticas consideradas en este estudio incluyeron adicional a la longitud total la altura total, el alto y ancho de la coxa 4, la longitud del pereión 3, la longitud y distancia a la muesca del tercer segmento del pleon, el primer segmento de urosoma, las medidas de alto y ancho del cefalón,

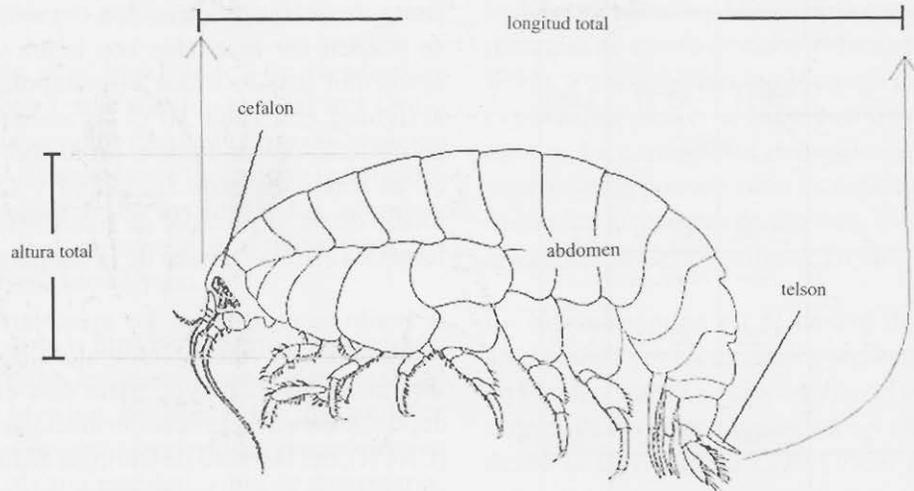


Fig. 2. Esquema en vista lateral de *Eurythenes gryllus* mostrando las principales secciones corporales y las dimensiones básicas de medición. Imagen tomada y modificada de Barnard & Karaman (1991).

longitud de la antena 1 y 2. En el caso de los especímenes más pequeños se empleó un microscopio estereoscópico ZEISS STEMI SR equipado con un ocular graduado. La proporción de escala entre el microscopio y el sistema métrico decimal fue 8:1 cm a un aumento de 0.8x.

Los individuos se pesaron en una balanza analítica OHAUS Plus modelo C305-S con una exactitud de 0.1 g. Los individuos se secaron brevemente al ambiente y se pesaron hasta obtener una medida constante de acuerdo al método utilizado por Ingram y Hessler (1987), a estos valores de biomasa se les denomina peso húmedo fijado (phf). Con los valores de longitud y de biomasa se analizó la relación existente que permitió estimar el crecimiento alométrico de la especie para cada región geográfica.

Análisis de datos. Los datos obtenidos de las medidas se analizaron por medio de un análisis de varianza de una vía con el objetivo de establecer diferencias significativas entre los especímenes del Golfo de México con los especímenes del Atlántico Norte contemplando cada colección por separado, así como un análisis de correlación entre datos merísticos.

RESULTADOS

Diagnóstico. Las partes bucales en el género *Eurythenes* conforman un paquete cúbico. El labio superior y el epistoma (superficie anterior de la cabeza) se prolongan diferencialmente (Fig. 3a), son prominentes y están desunidos. El epistoma carece

de filo, por su tamaño se proyecta fuera del cefalón con respecto al resto de las partes bucales. En la mandíbula (Figs. 3b y 3c) el incisivo, parte apical anterior de la mandíbula, es ordinario con forma de cuchilla; el molar o la protuberancia de la mandíbula, localizada en el margen medio es simple y masivo, presenta una superficie triturativa; el palpo opuesto al molar, consta de tres segmentos, el primer segmento del palpo es corto y el segundo y tercer segmentos presentan quetas. Entre el palpo y el incisivo hay una excavación profunda en forma de «ese». El lóbulo interno de la maxila 1 (Fig. 3d) está cubierto apicalmente con quetas. El palpo de la maxila 1 es grande y tiene dos segmentos. Los lóbulos interno y externo del maxilípodo (Fig. 3e) están bien desarrollados, el palpo es más largo que el lóbulo interno con un segmento distal pequeño, bien desarrollado. La coxa 1 es pequeña y está cubierta parcialmente por la coxa 2 (Fig. 4a). El gnatópodo 1 (Fig. 4b) es corto, subquelado con la palma oblicua y el quinto segmento es más corto que el sexto, el dactilo es grande. El sexto segmento del gnatópodo 2 es más corto que el quinto segmento, este gnatópodo es subquelado (Fig. 4c). La rama interna del urópodo 2 no presenta muescas. El urópodo 3 es simple, con la rama interna más corta, la rama externa presenta dos segmentos. El telson es elongado, el largo es dos veces el ancho y presenta una hendidura profunda a partir del primer tercio. Otras características que caracterizan al género *Eurythenes* incluyen la antena 2 con el primer segmento engrosado y

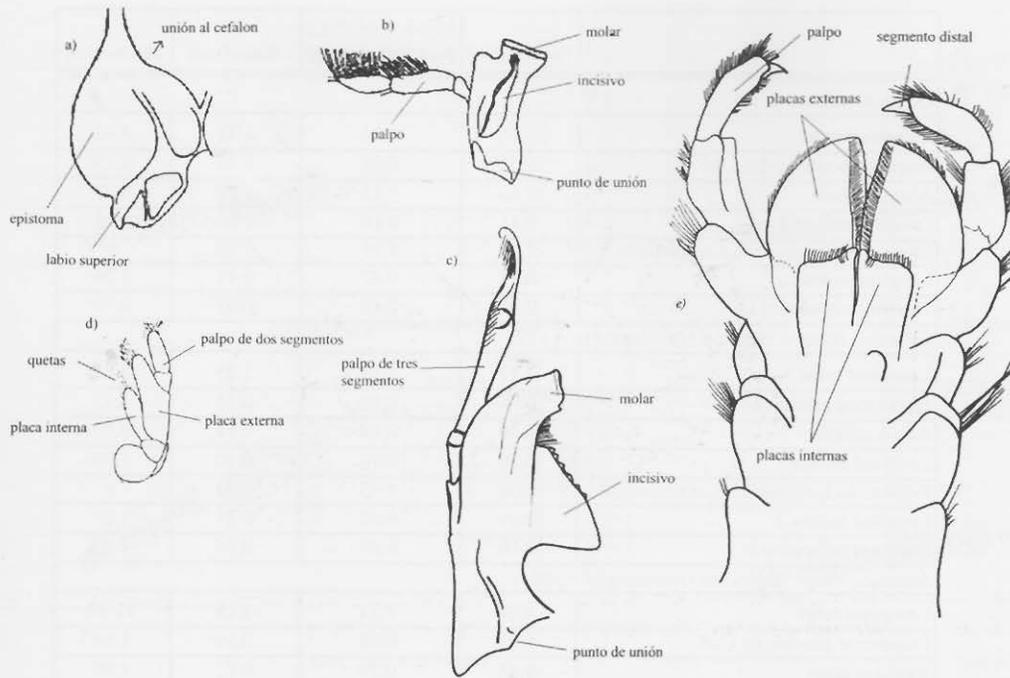


Fig. 3. a) Vista lateral del labio superior y epistoma de *Eurythenes gryllus* según Barnard & Karaman (1991); b) vista lateral de la mandíbula derecha de *E. gryllus* según Barnard & Karaman (1991); c) vista de la mandíbula izquierda de *E. gryllus* del Golfo de México; d) vista ventral de la maxila I derecha para el género *Eurythenes* según Barnard & Karaman (1991); e) vista ventral del maxilípodo de *E. gryllus* para el Golfo de México.

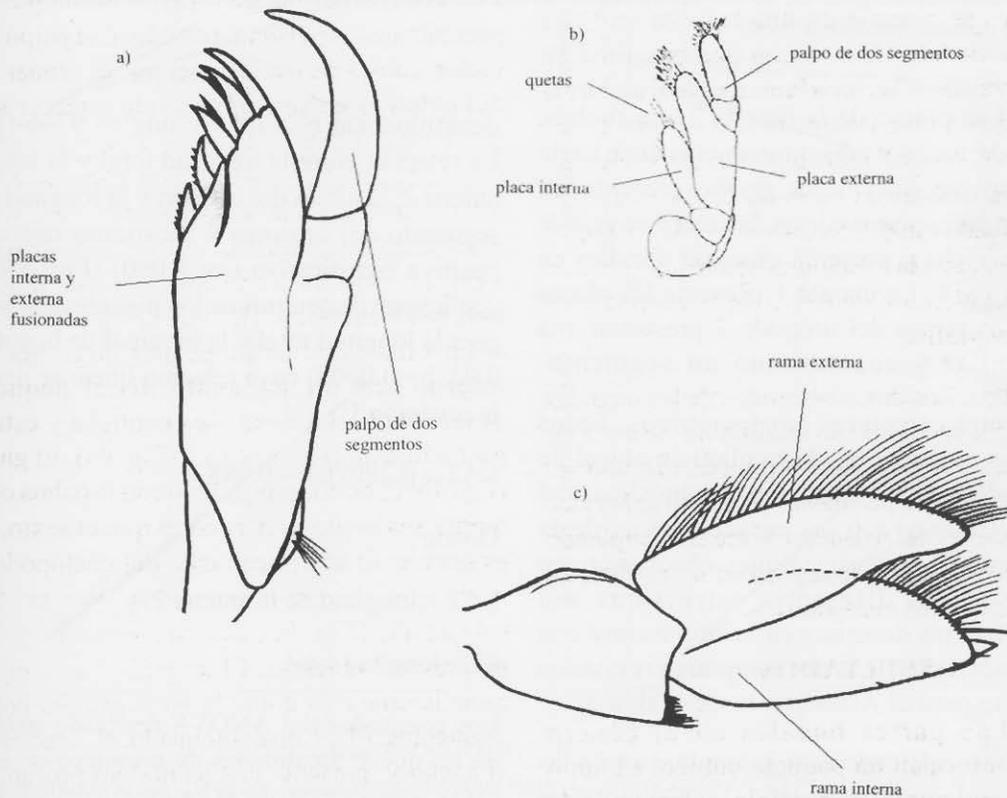


Fig. 4. a) Vista lateral de las coxas 1 y 2 de *Eurythenes gryllus* del Golfo de México; b) vista lateral del gnatópodo 1 izquierdo de *E. gryllus* del Golfo de México; c) vista lateral del gnatópodo 2 izquierdo de *E. gryllus* del Golfo de México.

	Promedio (cm)	Desv. Estándar (cm)	Mínimo (cm)	Máximo (cm)
Golfo de México (n = 133)				
Longitud total	3.71	1.24	1.40	7.90
Proporción alto/ancho Cx4	1.02	0.09	0.75	1.19
Altura cefalón	0.40	0.13	0.25	0.75
Longitud antena 1	0.41	0.16	0.20	0.96
Proporción longitud/muesca pleonito 3	2.79	1.11	0.30	8
Longitud antena 2	0.97	0.37	0.41	1.73
Longitud urosomito 1	0.34	0.15	0.05	0.70
Atlántico Norte: Colección MacDonal (n = 117)				
Longitud total	2.33	1.39	1.25	6.65
Proporción alto/ancho Cx4	0.98	0.18	0.13	1.33
Altura cefalón	0.26	0.14	0.14	0.75
Longitud antena 1	0.30	0.18	0.10	1.00
Proporción longitud/muesca pleonito 3	3.09	1.93	0.82	8
Longitud antena 2	0.69	0.39	0.24	1.99
Longitud urosomito 1	0.16	0.20	0.04	1.10
Atlántico Norte: Colección Discovery (n = 30)				
Longitud total	4.29	2.24	2.18	11.50
Proporción alto/ancho Cx4	1.02	0.08	0.89	1.19
Altura cefalón	0.48	0.20	0.25	1.06
Longitud antena 1	0.47	0.28	0.21	1.20
Proporción longitud/muesca pleonita 3	3.73	2.36	2.07	10
Longitud antena 2	1.25	0.58	0.69	3.20
Longitud urosomita 1	0.28	0.20	0.10	1.08

Tabla 3.- Medidas morfológicas de las estructuras externas del anfípodo *Eurythenes gryllus* procedentes de las dos zonas geográficas del océano mundial. n = 280

subesférico. Las placas de la maxila 2 son anchas, las puntas no se tocan y presentan quetas en la parte media. La especie *Eurythenes gryllus* presenta los dactilos de los pereópodos cortos, la coxa 4 es grande con forma de hacha y presenta muescas dorsales en los pleonitos 3 y 4. La maxila 1 presenta las placas fusionadas. Las ramas del urópodo 3 presentan una longitud similar y cuentan con un segmento.

Relaciones entre caracteres morfométricos. Todos los individuos procedentes de la planicie abisal de Sigsbee cumplen con los caracteres diagnósticos del género *Eurythenes* y con las características de la especie *E. gryllus*. Las variaciones observadas en las medidas de las diferentes estructuras son consistentes con las descritas en la literatura y con variaciones morfométricas de ejemplares revisados en este estudio para el Atlántico norte (Tabla 3).

La relación lineal calculada entre la longitud total y las estructuras morfológicas obtenidas de los 94 individuos recolectados en el golfo de México mostró una correlación positiva significativa con un coeficiente de

determinación $r^2 > 0.95$ y una $r = 9766$ ($p < 0.0000$). La relación entre la longitud total y la longitud de la antena 2, la altura del cefalón y la longitud del primer segmento del urosoma 1 mostraron una correlación positiva significativa ($p = 0.000$) (Fig. 5 b, c, d). El coeficiente de determinación más elevado se describió para la longitud total y la longitud de la antena 2 ($r^2 = 0.93$, $p = 0.0000$) cuya relación lineal se describió por la ecuación 1:

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

Donde

LA2 = longitud de la antena 2, y

LT = longitud total

Los resultados del ANOVA realizado para los datos de las nueve localidades de muestreo en el Golfo de México mostraron que la longitud total y la longitud de la antena 2 se relacionan significativamente (ANOVA $F = 261.56$; $p = 0.0000$). De igual forma, con la altura

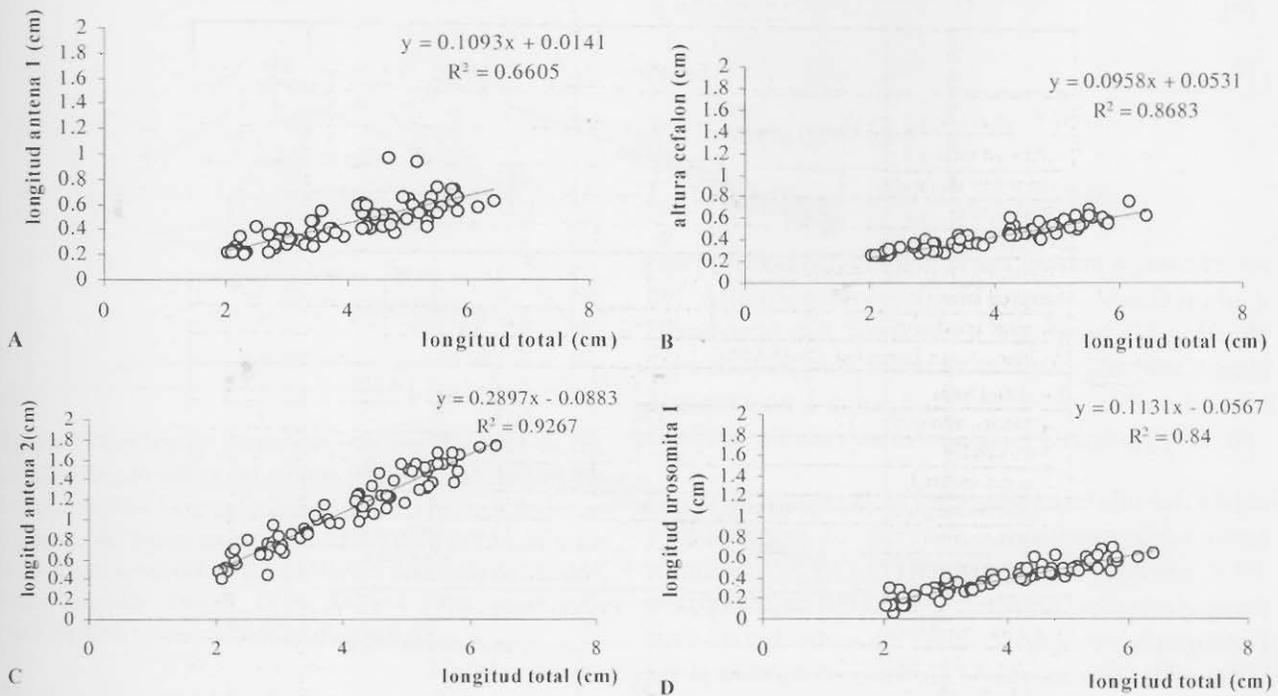


Fig. 5. Relación entre la longitud total con A) la longitud de la antena 1; B) la altura del cefalón; C) la longitud de la antena 2; D) la longitud del primer segmento del urosoma para los ejemplares de *Eurythenes gryllus* recolectados en el Golfo de México, n= 133.

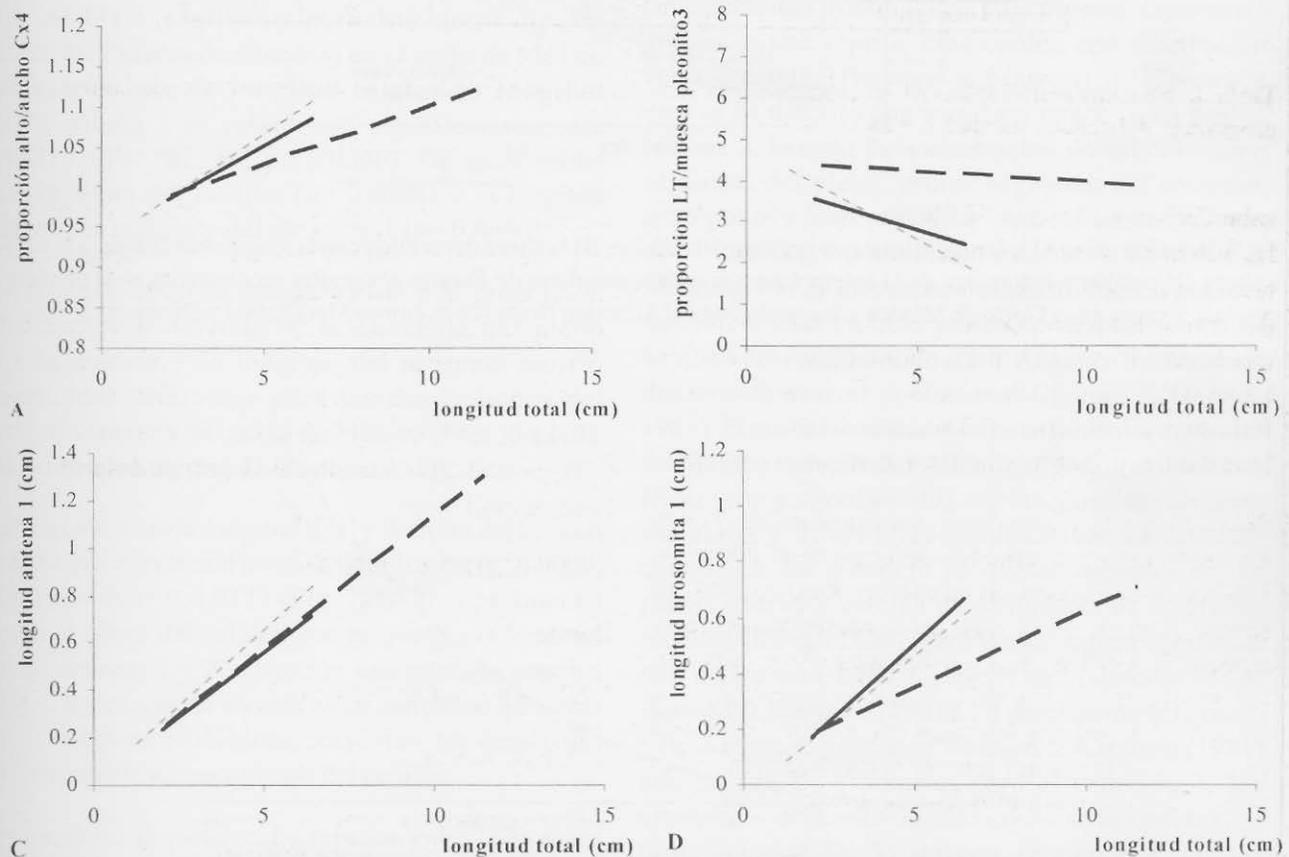


Fig. 6. Relación entre la longitud total con A) la proporción entre el alto y el ancho de la coxa 4; B) la proporción de la longitud y la distancia a la muesca del tercer segmento del pleon; C) la longitud de la antena 1; D) la longitud del primer segmento del urosoma para los ejemplares de *Eurythenes gryllus* recolectados en el Golfo de México (línea sólida) y los procedentes del Atlántico Norte (colección MacDonald = línea punteada y colección Discovery = línea discontinua).

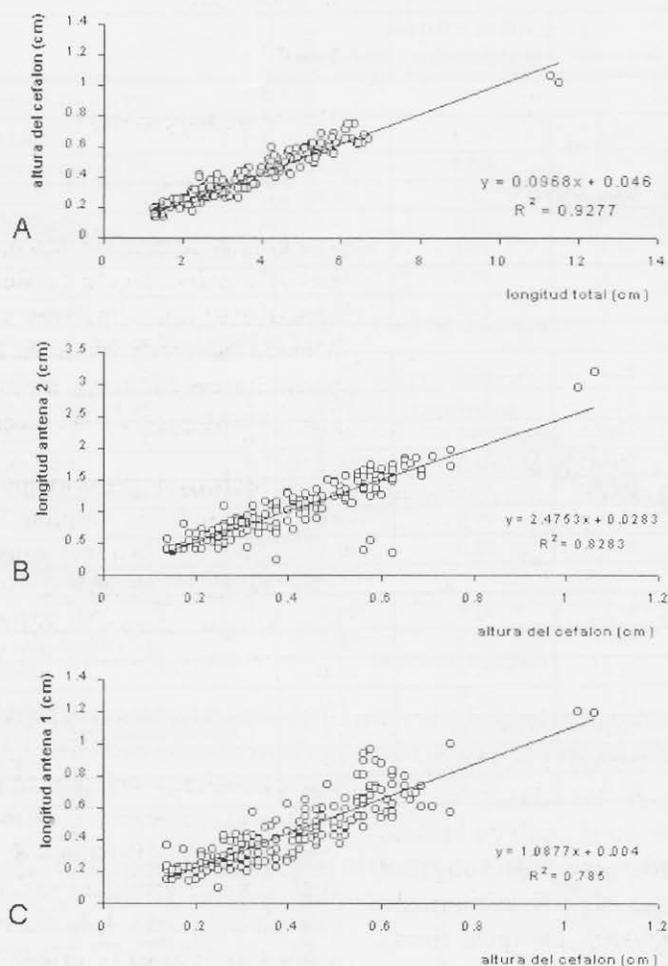


Fig. 7. Relación entre A) la longitud total con la altura del cefalón, B) la altura del cefalón con la longitud de la antena 2, y C) la altura del cefalón y la longitud de la antena 1 para $n = 280$ ejemplares de *Eurythenes gryllus* recolectados en la planicie abisal de Sigsbee en el Golfo de México y los revisados del Atlántico Norte (colecciones MacDonald y Discovery).

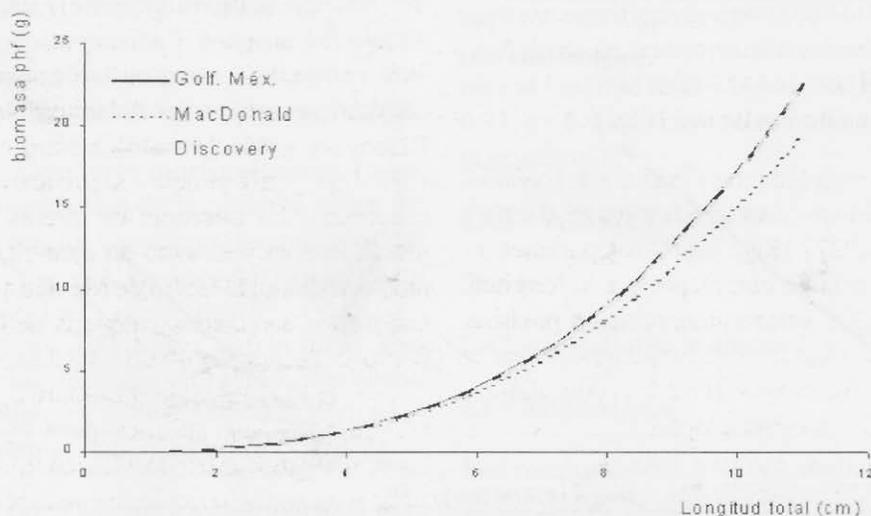


Fig. 8. Crecimiento alométrico de *Eurythenes gryllus* determinado a partir de la longitud total y de la biomasa expresada como peso húmedo fijado (phf) para los ejemplares recolectados en el Golfo de México (línea continua; Golf. Méx.) y los ejemplares del Atlántico Norte de las colecciones MacDonald y Discovery).

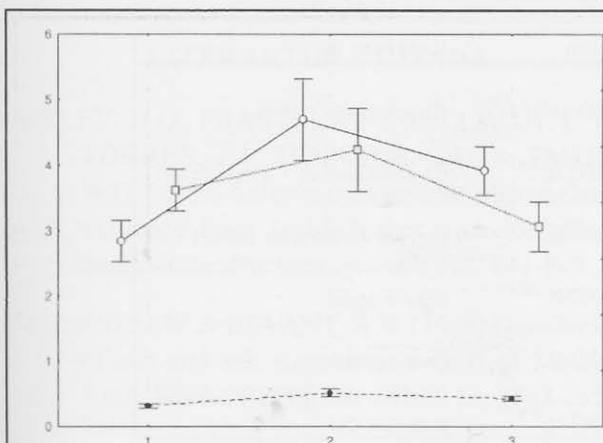


Figura 9. Gráfica de barras entre la longitud total en cm, (círculo blanco), altura del cefalón en cm (círculo negro) y la proporción de la longitud y la distancia a la muesca del tercer segmento del pleon en cm (cuadrado) para los organismos de las colecciones del Atlántico Norte y del Golfo de México. Wilks lambda=.76638, $F(14, 442)=4.4924$, $p=.00000$, ANOVA Tipo I; Intervalo de confianza 0.95.

del cefalón ($p=0.0008$) y la longitud del primer segmento del urosoma 1 ($p=0.0000$). Los resultados del ANOVA realizado para los datos de las nueve localidades de muestreo en el golfo de México mostraron que la longitud total y la longitud de la antena 2 se relacionan significativamente (ANOVA $F=261.56$; $p=0.0000$). De igual forma con la altura del cefalón ($p=0.0008$) y la longitud del primer segmento del urosoma 1 ($p=0.0000$).

La relación entre la longitud total y la proporción alto/ancho de la coxa 4, la distancia del pleon 3 a la muesca y la longitud del urosoma mostró pendientes diferentes para las dos regiones del Atlántico norte y el golfo de México (Figs. 6 a,b,d), no así con la longitud de la antena 1 (Fig. 6c).

La relación entre la longitud total y la altura del cefalón mostró una correlación positiva significativa ($p<0.0000$) con valor de $r^2=0.9277$ (Fig. 7a). Otros parámetros como la altura del cefalón con respecto a la longitud de las antenas 1 y 2 mostraron una relación positiva (Fig. 7 b y c), sin ser significativa indicando que estas estructuras morfológicas presentan un desarrollo independiente al crecimiento del cefalón.

Crecimiento alométrico. La relación entre la biomasa y la longitud total para *E. gryllus* del golfo de México fue de tipo exponencial y presentó con la ecuación 2 el mejor ajuste a los datos con una $r^2=0.9833$.

$$B = 0.0232L^{2.87} \quad (2)$$

Donde

B = biomasa (phf) en g

L = longitud total en cm

Las curvas de crecimiento para los datos procedentes del Atlántico Norte (colecciones MacDonald y Discovery) son similares a los datos del golfo de México. Los individuos de la colección MacDonald presentaron biomasa menor a los anfípodos del Golfo de México y a la colección Discovery (Fig. 8).

Las medidas merísticas longitud total, el alto del cefalón y la longitud del pereión 3 mostraron diferencias significativas (ANOVA intervalo de confianza 0.95, $p=0.00000$; $p=0.00000$ y $p=0.004802$ respectivamente) entre los individuos del Golfo de México con respecto a los de ambas colecciones del Atlántico norte (Figura 9).

DISCUSIÓN

Características morfológicas de la especie. *Eurythenes gryllus* es una especie cosmopolita con distribución vertical amplia (Bowman & Manning, 1972) para la cual se ha descrito una variación morfológica amplia (antena 2, la coxa 4, la excavación dorsal del último segmento del pleon, primer segmento del urosoma, gnatópodos y pereópodos 5 a 7) para diversas regiones oceánicas del mundo (Barnard, 1961; Bowman & Manning, 1972). Las variaciones morfológicas aunadas con diferencias en talla y número de oosteguitos en hembras del Pacífico norte con el Atlántico han sugerido diferencias a nivel poblacional (Ingram & Hessler, 1983). El análisis comparativo de organismos del Golfo de México con los del Atlántico Norte (colecciones Discovery y MacDonald) mostró consistentemente variación y diferencias significativas en diversos caracteres. La ausencia de quetas aplicales en las placas interna y externa en ejemplares de *E. gryllus* recolectados en el Golfo de México sugiere cuestionar uno de los caracteres genéricos de la descripción de Barnard & Karaman (1991). La descripción del género y de la especie, citadas en Barnard & Karaman (1991) adolece de ilustraciones para el urópodo 3, los ejemplares del Golfo de México no se apegaron a las descripciones. De lo anterior se concluye que los caracteres morfológicos de *Eurythenes gryllus* recolectados en la planicie abisal de Sigsbee mostraron diferencias con respecto a los ejemplares del Atlántico

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

Tabla 4.- Relación entre biomasa y longitud total en *Eurythenes gryllus* del golfo de México y comparación con ecuaciones de crecimiento alométrico descritas para otras regiones del océano mundial.

norte y a las descripciones de la literatura en las proporciones de la coxa 4 y la muesca dorsal del tercer segmento del pleon y en las placas de la maxila 1 y el exópodo del urópodo 3 que sugieren que en el golfo de México la población está separada pudiendo ser solamente un carácter fenotípico ya que *Eurythenes gryllus* es una especie con distribución eurigráfica (Menziés *et al.*, 1973),

estenobática (Smith & Baldwin, 1984) y estenotérmica (France & Kocher, 1996a). La conectividad de los ejemplares del golfo de México con el Atlántico solamente es a través del Mar Caribe vía el canal de Yucatán. La conexión con los estrechos de Florida es más restringida dada la diferencia batimétrica (William *et al.*, 1999).

La distribución de tallas de *E. gryllus* en la planicie abisal de Sigsbee siguió un patrón unimodal en contraste con patrones polimodales reconocidos en las poblaciones del Atlántico norte. Los individuos con tallas entre 2 y 3 cm fueron los más abundantes. El intervalo de tallas en el golfo de México fue menor al observado en ejemplares del Atlántico norte (colección Discovery) y al descrito para otras zonas oceánicas del mundo, lo que indicó que la población del golfo de México está sujeta probablemente a condiciones alimenticias más deficientes. Esta diferencia en talla en los ejemplares del golfo de México con respecto a los del Atlántico norte y otros registros de la literatura (Ingram & Hessler 1987; Charmasson & Calmet 1987) es atribuido a las condiciones oligotróficas de la cuenca y se ha descrito con anterioridad (Sokolova, 1990) influyendo en la disminución en el intervalo de tallas. Una reducción similar en la talla, asociada a condiciones oligotróficas, se ha registrado así mismo con el anfípodo *Paramoera*

walkeri (Constantini *et al.*, 1996). Existe gran controversia sobre el decremento en la talla de las especies del mar profundo con patrones relacionados al deficiente aporte de alimento (Thiel, 1979) y gigantismo descrito para ofiuroideos (Gage & Tyler, 1982), nemátodos (Shirayama, 1983) e isópodos (Wilson, 1983a).

Crecimiento alométrico. La relación entre la longitud total y la biomasa en diferentes poblaciones de *E. gryllus* ha sido expresada por una curva de potencia que es la forma estándar para el crecimiento alométrico (Tessier, 1960). Comparando las ecuaciones descritas en la literatura con las obtenidas en este estudio el crecimiento es similar entre regiones (Tabla 4) concluyéndose de este trabajo que la curva de crecimiento alométrico de *E. gryllus* en el golfo de México ($B = 0.0232L^{2.87}$) no es un carácter que defina las poblaciones en regiones distintas del océano mundial.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Gilbert T. Rowe, TAMU. Las muestras provienen de muestreos realizados en colaboración internacional entre ICML UNAM y TAMU. Financiamiento para cruceros, recolecta y procesamiento de muestras, adquisición de materiales y beca del co-autor fueron otorgados por CONACYT 050PÑ-1297, 40158 F, DGAPA UNAM IN211200, PAPIIT IN224503 y el Mineral Management Service (MMS) de US Geological Service a través del programa de investigación DGoMB-JSSD contrato 1435-01-99-CT-30991 TAMU UNAM. El Dr. J. Lowry, Museo de Historia Natural de Australia validó la identificación de la especie. Al M.C. I. Winfield, FES-Iztacala por asesoría en la toma de datos merísticos. El Museo de Historia Natural de Londres y el Centro de Investigación Oceanográfica de Southampton facilitaron especímenes del Atlántico Norte citados en este estudio.

LITERATURA CITADA

- AINLEY, D.G., FRASER, W.R., SULLIVAN, C.W., TORRES, J.J., HOPKINS, T.L. & SMITH, W.O. (1986) Antarctic mesopelagic micronekton: evidence from seabirds that pack ice affects community structure. *Science* 232, 847-849.
- ANTOINE, J.W. & BRYANT, W.R. (1969) Distribution of salt and salt structures in Gulf of Mexico. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.* 53, 2543-2550.
- ANTOINE, J.W., MARTIN, R.G., PYLE, T.G. & BRYANT, W.R. (1974) Continental margins of the Gulf of Mexico. En: *The geology of continental margins*. Burk, C.A. & Drake, C.L. (Eds.). Springer-Verlag. New York. 683-693.
- BARNARD, J.L. (1961) Gammaridean amphipoda from depths of 400 to 6000 meters. *Galathea Rep.* 5, 23-128.
- BARNARD, J.L. & KARAMAN, G.S. (1991) Records of the Australian Museum: the Families and Genera of Marine Gammaridean Amphipoda (Except Marine Gammaroids) Part. I & II. *Suppl.* 13. pp. 825.
- BARNARD, K.H. (1932) Amphipoda. *Discovery Rep.* 5, 1-326.
- BARNARD, J.L. & INGRAM, C.L. (1986) The supergiant amphipod *Alicella gigantea* Chevreux from the North Pacific Gyre. *J. Crust. Biol.* 6, 825-839.
- BARNES, R.S.K. & MANN, K.H. (1991) *Fundamentals of aquatic ecology*. Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp 270.
- BARNES, R.S.K. & HUGHES, R.N. (1988) *An Introduction to Marine Ecology*. 2nd Edition. Blackwell Scientific Publications. Great Britain. pp 351.
- BELLAN-SANTINI, D. (1990) Mediterranean deep-sea amphipods: composition, structure, and affinities of the fauna. *Prog. Oceanogr.* 24, 275-287.
- BIERNBAUM, C.K. & WENNER, E.L. (1993) Trapping of necrophagous crustaceans on the upper continental slope off south carolina, U.S.A. *J. Crust. Biol.* 13, 601-608.
- BIRSTEIN, Y.A. & VINOGRADOV, M.E. (1964) Pelagic gammarids from the northern part of the Indian Ocean. *T. Inst. Oceanol.* 65, 152-196.
- BOWMAN, T.E. & MANNING, R.B. (1972) Two arctic bathyal crustaceans: the shrimp *Bythocaris cryonesus* new species, and the amphipod *Eurythenes gryllus*, with in situ photographs from ice island T-3. *Crustaceana* 23, 187-201.
- BRYANT, W.R., LUGO, J., CORDOVA, C. & SALVADOR, A. (1991) Physiography and Bathymetry. En: *The Gulf of Mexico Basin. The Geology of North America*. Salvador, A. (Ed.). The Geological Society of America, Inc. pp.13-30
- BUCKLIN, A., WILSON, R.R. & SMITH, K.L. (1987) Genetic differentiation of seamount and basin populations of the deep-sea amphipod *Eurythenes gryllus*. *Deep-Sea Res I.* 34, 1795-1810.
- CHARMASSON, S.S. (1998) Cycle du combustible nucléaire et milieu marin. Devenir des effluents rhodaniens en Méditerranée et des déchets immergés en Atlantique nord-est CEA/SACLAY 91191 Rapport R-5826. pp 365.
- CHARMASSON, S.S. & CALMET, D.P. (1987) Distribution of scavenging Lysianassidae amphipods *Eurythenes gryllus* in the northeast Atlantic: comparison with studies held in the Pacific. *Deep-Sea Res I.* 34, 1509-1523.
- CHEVREUX, E. (1900) Amphipodes provenant des campagnes de l'Hirondelle (1885-1888) *Résult. Camp. Scient.* Prince Albert I 16, 1-195
- CHEVREUX, E. (1935) Amphipodes provenant des campagnes scientifiques du Prince Albert Ier de Monaco. *Résult. Camp. Scient.* Prince Albert I 90, 1-214.
- CHRISTIANSEN, B., PFANNKUCHE, O. & THIEL, H. (1990) Vertical distribution and population structure of the necrophagous amphipod *Eurythenes gryllus* in the West European Basin. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 66, 35-45.

- CONSTANTINI, M.L., FAZI, S. & ROSSI, L. (1996) Size distribution of the amphipod *Paramoera walkeri* (Stebbing) along a depth gradient in Antártica. *Hydrobiol.* 337, 107-112.
- DAHL, E. (1959) Amphipoda from depths exceeding 6 000 meters. *Galathea Rep.* 1, 211-241.
- DAHL, E. (1979) Deep-sea carrion feeding amphipods: evolutionary patterns in niche adaptation. *Oikos* 33, 167-175.
- DAYTON, P.K. & HESSLER, R.R. (1972) Role of biological disturbance in maintaining diversity in the deep sea. *Deep-Sea Res.* 19, 199-208
- DIAZ, C. (2003) Estructura comunitaria meiofaunal del mar profundo del Golfo de México: variaciones atribuidas al método de separación de muestras. Tesis de Maestría. UNAM. pp. 87.
- ESCOBAR, E., LÓPEZ, M., SOTO, L.A. & SIGNORET, M. (1997) Densidad y biomasa de la meiofauna del talud continental y superior de dos regiones del Golfo de México. *Ciencias Marinas.* 23, 463-487.
- ESCOBAR, E., SIGNORET, M. & HERNÁNDEZ, D. (1999) Variación de la densidad de la infauna macrobéntica en un gradiente batimétrico: Oeste del Golfo de México. *Ciencias Marinas.* 25, 193-212.
- EWING, M. & ANTOINE, J.W. (1966). New seismic data concerning sediments and diapiric structures in Sigsbee Deep and continental slope, Gulf of Mexico. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.* 50, 479-504.
- FRANCE, S.C. & KOCHER, T.D. (1996a) Geographic and bathymetric patterns of mitochondrial 16S rRNA sequence divergence among deep-sea amphipods, *Eurythenes gryllus*. *Mar. Biol.* 126, 633-43.
- FRANCE, S.C. & KOCHER, T.D. (1996b) DNA sequencing of formalin-fixed crustaceans from archival research collections. *Mol. Mar. Biol. Biotech.* 5, 304-313.
- GAGE, J.D. & TYLER, P.A. (1982) Depth-related gradients in size structure and the bathymetric zonation of deep-sea brittle stars. *Mar. Biol.* 71, 299-308.
- GAGE, J.D. & TYLER, P.A. (1991) *Deep-Sea Biology: a natural history of organisms at the deep-sea floor.* Cambridge University Press. Great Britain. pp 504.
- HAMILTON, P. (1990) Deep currents in the Gulf of Mexico. *J. Phys. Oceanogr.* 20, 85-90.
- HARGRAVE, B.T. (1985) Feeding rates of abyssal scavenging amphipods (*Eurythenes gryllus*) determined by in situ time-lapse photography. *Deep-Sea Res.* 32, 443-450.
- HARGRAVE, B.T. (1991) Ecology of deep-water zones. En: *Fundamentals of Aquatic Ecology.* Barnes, R.S.K. & Mann, K.H. (Eds.). Blackwell scientific publications. pp. 77-90.
- INGRAM, C.L. & HESSLER, R.R. (1983) Distribution and behavior of scavenging amphipods from the central North Pacific. *Deep-Sea Res.* 30, 683-706.
- INGRAM, C.L. & HESSLER, R.R. (1987) Population biology of the deep-sea amphipod *Eurythenes gryllus*: inferences from instar analyses. *Deep-Sea Res.* 34, 1889-1910.
- ISSACS, J.D. (1969) The nature of oceanic life. *Sci. Am.* 221, 146-162.
- JANßEN, F., TREUDE, T. & WITTE, U. (2000) Scavenger assemblages under differing trophic conditions: a case study in the deep Arabian Sea. *Deep-Sea Res. II.* 47, 2999-3026.
- KAUFMANN, R. S. (1994) Structure and function of chemoreceptors in scavenging lysianassoid amphipods. *J. Crust. Biol.* 14, 54-71.
- KLAGES, M., MUYAKSHIN, S., SOLTWEDEL, T. & ARNTZ, W.E. (2002) Mechanoreception, a possible mechanism for food fall detection in deep-sea scavengers. *Deep-Sea Res. I.* 49, 143-155.
- LICHTENSTEIN, H. (1822) *Disertatio inauguralis quam consensu et auctoritate gratiosi medicorum ordinis in Universitate literaria berolinensi ut summi in medicina et chirurgia honores rite sibi concedantur die xxii M. Julii A. MDCCCXXII.* En: *Observationes in historiam naturalem et anatomiam compartum in itinere Groenlandico factae.* (Mandt, M.W. ed.).

- LINCOLN, R.J. & HURLEY, D. E. (1981) The calceolus, a sensory structure of gammaridean amphipods. Bull Br. Mus. (Nat. Hist.) 40, 103-116.
- MENZIES, R.J., GEORGE, R.Y. & ROWE, G.T. (1973) Abyssal environment and ecology of the world oceans. Wiley Interscience Publications. pp 488.
- NÁJERA, H.E. & ESCOBAR, B.E. (2003) Notes on population structure of the scavenger amphipod *Eurythenes gryllus* from the central Gulf of Mexico. Deep-Sea Newsletter. 32, 8-10.
- NOWLIN, W.D. & McLELLAN, H.J. (1967) A characterization of Gulf of Mexico waters in winter. J. Mar. Res. 25, 29-59.
- OSHEL, P.E. & STEELE, V.J. (1988) Comparative morphology of amphipod setae, and proposed classification of setal types. Crustaceana Suppl. 13, 90-99.
- PREMKE, K., MUYAKSHIN, S., KLAGES, M. & WEGNER, J. (2003) Evidence for long range chemoreceptive tracking of food odour in deep-sea scavengers by scanning sonar data. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 285, 283-294
- PRIEDE, I.G., BAGLEY, P.M., ARMSTRONG, J.D., SMITH Jr., K.L. & MERRETT, N.R. (1991) Direct measurements of active dispersal of food-falls by deep-sea demersal fishes. Nature 351, 647-649.
- SAINTE-MARIE, B. (1992) Foraging scavenging deep-sea lysianassoid amphipods. En: Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle. Rowe, G.T. & Pariente, V. (Eds.) Kluwer Acad. Publ. pp. 400.
- SHIRAYAMA, Y. (1983) Size structure of deep-sea meio- and macrobenthos in the western Pacific. Inter. Rev. Ges. Hydrobiol. 68, 799-810.
- SCHMITZ, E. H. (1992) Amphipoda. En: Microscopic Anatomy of Invertebrates. Vol. 9 Crustacea. (Harrison, F. W. & Humes, A.G. Eds.) Wiley-Liss Inc. pp. 443-528
- SMITH, K.L. & BALDWIN, R.J. (1982) Scavenging deep-sea amphipods: effects of food odour on oxygen consumption and a proposed metabolic strategy. Mar. Biol. 68, 287-298.
- SMITH, K. L. & BALDWIN, R.J. (1984) Vertical distribution of the necrophagous amphipod, *Eurythenes gryllus*, in the North Pacific: spatial and temporal variation. Deep-Sea Res. 30, 1179-1196.
- SOKOLOVA, N.N. (1990) On size of the deep-sea macrobenthic invertebrates. Prog. Oceanog. 24, 251-252.
- STAPLETON, J. L.; WILLIAMS, W. D. & BARNARD, J. L. (1988) The morphology of the calceolus of an Australian crangonyctoid fresh water amphipod. Crustaceana. 55, 157-162.
- STEBBING, T.R.R. (1888) Report on the amphipoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876. Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger 29, 1-1737.
- STEELE, V.J. & STEELE, D.H. (1993) Presence of two types of calceoli on *Gammarellus angulosus* (Amphipoda: Gammaridea) J. Crust. Biol. 13, 538-543.
- STEPHENSON, K. (1933) The Godthaab Expedition 1928 Amphipoda. Meddr Gröland 79, 1-88.
- TEISSER, G. (1960) Relative growth. En: The physiology of Crustacea, Vol. 1, Waterman, T.H. (Ed.). Academic Press, New York, pp. 537-560.
- THIEL, H. (1979) Structural aspects of the deep-sea benthos. Ambio Special Rep. 6, 25-31.
- THURSTON, M.H. (1990) Abyssal necrophagous amphipods (Crustacea: Amphipoda) in the northeast and tropical Atlantic Ocean. Prog. Oceanog. 24, 257-274.
- THURSTON, M.H. & BETT, B.J. (1995) Hatchling size and aspects of biology in the deep-sea amphipod genus *Eurythenes* (Crustacea: Amphipoda). Int. Revue. Ges. Hydrobiol. 80, 201-216.
- THURSTON, M.H., PETRILLO, M. & DELLA CROCE, N. (2002) Population structure of the necrophagous amphipod *Eurythenes gryllus* (Amphipoda: Gammaridea) from the Atacama Trench (south-east Pacific Ocean). J. Mar. Biol. As. U.K. 82, 205-211.

- TIETJEN, J.H. (1992) Abundance and biomass of metazoan meiobenthos in the deep-sea. En: Deep-sea Food Chains and the Global Carbon Cycle. Rowe, G.T. & Pariente, V. (Eds.). Kluwer Acad. Publ. pp. 45-62.
- VIDAL, V.M., VIDAL, F.V., & PÉREZ-MOLERO, J.M. (1992) Collision of a loop current anticyclonic ring against the continental shelf slope of the Western Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.* 97, 2155 – 2172
- WELSH, S.E. & INOUE, M. (2000) Loop current rings and the deep circulation in the Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res. C. Oceans* 105, 16951 – 16959.
- WILLIAM, J., WISEMAN, Jr. & WILTON, S. (1999) Physical Oceanography Characteristics of the Gulf of Mexico: Processes that regulate its Biology. En: The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem Assessment, Sustainability and Management. Kumpf, Steidinger y Sherman, (Eds.). pp. 77-92.
- WILSON, G.D.F (1983a) Variation in the deep-sea isopod *Eurycope iphthima* (Asellota, Eutyropidae): depth related clines in rostral morphology and in population structure. *J. Crust. Biol.* 3, 127-140.