

00381²₃₅



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO
DE LA FACULTAD DE CIENCIAS

RECLUTAMIENTO DE POSTLARVAS DE LA LANGOSTA *Panulirus argus* (Latreille, 1804) EN EL CARIBE MEXICANO: PATRONES, POSIBLES MECANISMOS E IMPLICACIONES PESQUERAS.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS (BIOLOGIA)

P R E S E N T A :

PATRICIA DOLORES BRIONES FOURZAN

DIRECTOR DE TESIS:

M. EN C. JUAN LUIS CIFUENTES LEMUS

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



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 está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

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

CONTENIDO

	Pág.
1. INTRODUCCION	1
1.1. ANTECEDENTES	4
1.1.1. Generalidades sobre el puerulo de <u>Panulirus argus</u>	4
1.1.2. Los modelos pesqueros convencionales y la incorporación de estimaciones de reclutamiento de puerulos en modelos heurísticos	6
1.1.3. Antecedentes y alcances del presente estudio	7
1.2. OBJETIVOS	10
2. AREA DE ESTUDIO	11
2.1. Puerto Morelos	13
2.2. Bahía de la Ascensión	16
3. METODOLOGIA.	19
3.1. DESCRIPCIÓN Y COMPARACIÓN DE LOS PUERULOS DE <u>Panulirus argus</u> y <u>Panulirus guttatus</u>	19
3.2. ESTUDIO DE LA ABUNDANCIA DE PUERULOS EN EL PLANCTON	19
3.3. ESTUDIO DEL ASENTAMIENTO DE PUERULOS EN COLECTORES ARTIFICIALES	22
3.3.1. Diseño del colector	22
3.3.2. Estaciones de muestreo	25
3.3.3. Etapa 1: Prueba del colector diseñado y comparación de su eficiencia con el colector tipo Witham.	30
3.3.4. Etapa 2: Relación del reclutamiento de post-larvas con las fases lunares.	32
3.3.5. Etapa 3: Variación espacial del reclutamiento de puerulos en Bahía de la Ascensión.	33
3.3.6. Etapa 4: Análisis de largo plazo del reclutamiento de puerulos.	34
3.4. PARAMETROS AMBIENTALES.	35
3.5. IMPLICACIONES PESQUERAS DEL ESTUDIO DE PATRONES DE RECLUTAMIENTO DE POSTLARVAS	36
4. RESULTADOS	38
4.1. COMPARACIÓN DE LOS PUERULOS DE <u>Panulirus argus</u> y <u>Panulirus guttatus</u>	38
4.1.1. Descripción del puerulo de <u>Panulirus argus</u>	38
4.1.2. Descripción del puerulo de <u>Panulirus guttatus</u> y su comparación con el de <u>P. argus</u>	40
4.2. ESTUDIO DE LA ABUNDANCIA DE PUERULOS EN EL PLANCTON	41
4.3. ESTUDIO DEL ASENTAMIENTO DE PUERULOS EN COLECTORES ARTIFICIALES	45
4.3.1. Etapa 1: Prueba del colector diseñado y comparación de su eficiencia con el colector tipo Witham.	45

- 4.3.1.1. Eficiencia de los colectores 45
- 4.3.1.2. Costo de los colectores. 48
- 4.3.1.3. Durabilidad de los colectores. 49
- 4.3.1.4. Facilidad de revisión 49
- 4.3.2. Etapa 2: Relación del reclutamiento de post-larvas con las fases lunares 49
- 4.3.3. Etapa 3: Variaciones espaciales en los patrones de reclutamiento 53
 - 4.3.3.1. Marzo 1987-marzo 1988 53
 - 4.3.3.2. Marzo 1988-marzo 1989 57
- 4.3.4. Etapa 4: Análisis de largo plazo del reclutamiento de puerulos. 57
- 4.4. RELACION DE LOS INDICES MENSUALES DE RECLUTAMIENTO CON PARAMETROS AMBIENTALES 59
- 4.5. IMPLICACIONES PESQUERAS DEL ESTUDIO DE RECLUTAMIENTO DE POSTLARVAS DE P. argus EN EL CARIBE MEXICANO 71
 - 4.5.1. Métodos y áreas de pesca de las cooperativas "Pescadores de Vigía Chico" (Bahía de la Ascensión) y "Pescadores de Puerto Morelos" (Puerto Morelos) 71
 - 4.5.2. Características de la captura de langosta en Bahía de la Ascensión y en Puerto Morelos 76
 - 4.5.3. Relación entre el índice anual de reclutamiento de puerulos y el índice de captura de langosta en Bahía de la Ascensión. 81
- 5. DISCUSION 87
 - 5.1. ABUNDANCIA DE PUERULOS EN EL PLANCTON. 87
 - 5.2. ASENTAMIENTO DE PUERULOS EN COLECTORES ARTIFICIALES 89
 - 5.2.1. Eficiencia del colector 89
 - 5.2.2. El reclutamiento en relación con las fases lunares 91
 - 5.2.3. Las variaciones espaciales en el reclutamiento 93
 - 5.2.4. Las variaciones temporales de corto y largo plazo en el reclutamiento 96
 - 5.3. HIPOTESIS SOBRE LOS POSIBLES MECANISMOS DE RECLUTAMIENTO DE POSTLARVAS 98
 - 5.3.1. La circulación en el Mar Caribe 101
 - 5.3.2. La corriente de Yucatán, la circulación frente a Quintana Roo, y los posibles mecanismos de llegada de puerulos a la costa 104
 - 5.4. IMPLICACIONES PESQUERAS DEL RECLUTAMIENTO DE POSTLARVAS DE Panulirus argus EN EL CARIBE MEXICANO 106
 - 5.5. LA IMPORTANCIA DEL RECLUTAMIENTO EN POBLACIONES MARINAS ABIERTAS. 113
- 6. CONCLUSIONES 117
- 7. LITERATURA CITADA. 120
- 8. INDICE DE FIGURAS. 136
- 9. INDICE DE TABLAS 139

1. INTRODUCCION

Los crustáceos decápodos clasificados en la familia Palinuridae, denominados comúnmente langostas o langostas espinosas, son un grupo taxonómico de gran relevancia en muchos aspectos. Se distribuyen extensamente, alcanzan tallas considerables y una amplia longevidad, son abundantes, y tienen una importancia ecológica significativa. El comprender cómo las langostas han alcanzado su éxito biológico reviste indudablemente una gran importancia científica (Cobb y Phillips 1980). Además, su importancia comercial como recurso pesquero aumenta su interés, y a menudo provee de directrices y de apoyo para otro tipo de investigaciones.

Panulirus argus es, dentro de la familia Palinuridae, la especie que produce los mayores volúmenes de captura a nivel mundial. Entre 1975 y 1982 aportó, en promedio, el 43% de la captura mundial de palinúridos (Williams 1986). Esto se debe, en parte, a su amplia distribución geográfica y a la gran abundancia que presenta en algunas regiones. Panulirus argus se distribuye en el Atlántico oriental, desde las costas centrales de Brasil, las costas norte y oriental de Centro y Sudamérica, las islas Antillas en el mar Caribe, las islas Bahamas, porciones costeras del Golfo de México, el sudeste de Florida, la plataforma sudoriental de EEUU hasta Cabo Hatteras, en Carolina del Norte, y Bermuda (Lyons 1981, Williams 1986). No es de extrañar que la literatura científica sobre esta especie sea una de las más abundantes entre los palinúridos (Phillips *et al.* 1980, Kanciruk *et al.* 1982).

En el Caribe mexicano, P. argus representa un importante recurso pesquero, tanto por su valor económico como por la cantidad de empleos que genera su captura: el 80% de los pescadores de Quintana Roo se dedica principalmente a capturar langosta (Secretaría de Pesca 1987). La pesquería de P. argus en México es relativamente reciente, habiéndose iniciado a mediados del siglo XX, y sumamente compleja, debido a la gran variedad de métodos de pesca utilizados y a la heterogeneidad en el grado de organización de las cooperativas pesqueras dedicadas a su captura (Lozano-Alvarez 1992).

El ciclo de vida de P. argus es de una gran complejidad y de una larga duración. Las hembras recién maduras, y de talla pequeña, desovan solamente una vez al año, mientras que las de tallas mayores lo hacen por lo menos dos veces (Lipcius 1985). Después de ser expulsados de los ovarios y fecundados, los huevecillos permanecen adheridos a los pleópodos de la hembra alrededor de tres semanas (Crawford

RESUMEN

Se analiza el reclutamiento de postlarvas (puerulos) de la langosta Panulirus argus en dos localidades de la costa del Caribe mexicano: Bahía de la Ascensión (BA) y Puerto Morelos (PM). El análisis inicial se basó en la obtención de muestras mensuales de zooplankton en aguas costeras de PM, entre julio de 1983 y julio de 1985. Este método no resultó adecuado para cuantificar el acercamiento de postlarvas a la costa debido al escaso número de postlarvas capturadas en las redes que se emplearon. Por tanto, se empleó un método diferente, basado en la utilización de colectores artificiales para puerulos. Se describe el colector diseñado (Phillips modificado) y se compara su eficiencia con otro tipo de colector ampliamente utilizado en el Caribe y Florida, concluyéndose que el Phillips modificado es adecuado para este tipo de estudios. En marzo de 1987 se instalaron colectores en 9 estaciones de muestreo en BA, y en mayo de 1990 en una estación en PM. Se determinó que el reclutamiento de puerulos presenta un patrón lunar, con pulsos mayores durante las fases de cuarto menguante y luna nueva. Hubo diferencias significativas en la captura de puerulos en los colectores de las 9 estaciones en BA, lo que aparentemente se debe a la circulación local del agua en la bahía. Se determinó que la estación 1 es la más adecuada para monitorear el reclutamiento de puerulos en BA, debido a su ubicación favorable respecto de la entrada de agua proveniente de la Corriente de Yucatán a la bahía. Tanto en BA como en PM hay reclutamiento de puerulos todo el año, pero en PM el reclutamiento es considerablemente mayor que en BA, debido a que la topografía de la plataforma continental en PM favorece una mayor invasión de agua superficial de la Corriente de Yucatán todo el año. En BA, el reclutamiento presenta un patrón estacional, con máximos en otoño y mínimos en invierno. Los máximos coinciden con la época en la que la Corriente de Yucatán presenta sus intensidades menores. En PM, no se detectó un patrón estacional marcado, pero en esta localidad, al igual que en BA, se presentaron valores mínimos en el invierno. En esta época, los vientos dominantes provienen del norte y tienden a alejar el agua superficial de la costa. De esta manera, se concluye que la variabilidad temporal y espacial en el reclutamiento de postlarvas de P. argus en la zona costera del Caribe mexicano es producto de la amplia variabilidad en factores hidrográficos y meteorológicos. Con base en un análisis de los métodos de captura de langosta, de las características de las áreas de pesca, de la producción mensual, y de la composición por tallas de la captura en ambas localidades, se concluye que en BA es factible generar un modelo predictivo para la captura de langosta con base en los índices anuales (número promedio de puerulos por colector por año) de reclutamiento de puerulos.

ABSTRACT

Postlarval (pueruli) recruitment of the spiny lobster Panulirus argus was analyzed in two locations on the Mexican Caribbean coast: Bahía de la Ascensión (BA), and Puerto Morelos (PM). Initially, the analysis was based on monthly zooplankton collections taken in coastal waters of PM, from July 1983 to June 1985. This method was not adequate to quantify the influx of postlarvae to the coast, because of the reduced number of postlarvae caught by the nets. Thus, further analyses were conducted by means of artificial collectors for pueruli. A description of the collector designed for the study (modified Phillips type) is given. This collector was compared, in terms of efficiency, with another type of collector extensively used in the Caribbean and Florida. The modified Phillips collector was found to be adequate for this kind of studies. In March 1987, collectors were deployed at nine sampling stations in BA, and in May 1990, in one in PM. Postlarval recruitment showed a marked lunar pattern, with peaks during the third quarter and new moon phases. Significant differences were found in the catch of pueruli by collectors among the nine stations in BA, apparently due to local circulation patterns within the bay. Station 1 was deemed the best to monitor postlarval recruitment in BA, due to its favorable location, at a site where water from the Yucatan Current enters the bay. Both in BA and in PM pueruli recruitment occurred throughout the year, but in PM recruitment was considerably higher than in BA, because the topography of the continental shelf in PM enhances the invasion of superficial water from the Yucatan Current throughout the year. In BA, postlarval recruitment presented a seasonal pattern, with peak values in autumn and minimum values in winter. The peaks in recruitment coincided with the season in which the Yucatan Current is less intense. No marked seasonal pattern was found in PM, although in this location, as in BA, the minimum recruitment values occurred during the winter. In this season, the prevailing winds blow from the North, pushing the superficial water away from the coast. Thus, it was concluded that the temporal and spatial variability in postlarval recruitment of P. argus in the Mexican Caribbean coast results from the high variability in hydrographical and meteorological factors. In addition, based on an analysis of the lobster fishing methods, some characteristics of the fishing areas, the monthly production patterns, and the size composition of the catch from both locations, it seems possible to construct a predictive model for the lobster catch in BA based on the annual postlarval recruitment indices (mean number of pueruli per collector per year).

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo debe mucho a varias personas e instituciones cuya colaboración se agradece profundamente. Es posible que omita algunas, por lo que de antemano quiero dejar patente mi reconocimiento a todos los compañeros y colegas que de una u otra forma me dieron una mano a lo largo del desarrollo de este estudio.

Al Dr. Juan Luis Cifuentes Lemus debo, en gran parte, el haber culminado esta tesis, pues siempre me alentó y me brindó invaluableles consejos, producto de su amplia experiencia en el trabajo académico y en la formación de científicos. Que el Dr. Cifuentes aceptara dirigir mi trabajo, me presionara continuamente para que lo terminara, y me orientara en varios de sus aspectos fueron, sin lugar a dudas, factores cruciales para mi desempeño final.

La elaboración de este trabajo fué inspirada por los estudios pioneros sobre el interesante tema del reclutamiento de postlarvas de langostas, particularmente por los numerosos y rigurosos trabajos del Dr. Bruce F. Phillips, destacado científico australiano, quien desde que tuve la fortuna de conocer ha sido un maravilloso guía, excelente amigo y compañero de trabajo, y uno de mis críticos más estrictos.

Quiero agradecer de manera muy particular a Enrique Lozano Alvarez, mi compañero y colaborador por excelencia, con quien he aprendido el enorme valor del trabajo en equipo, por sus valiosas sugerencias y su apoyo incondicional, por compartir conmigo tanto los éxitos como las situaciones difíciles por los que hemos pasado a lo largo de nuestros años de trabajo conjunto, y por su constante ayuda en el trabajo de campo y en la interpretación y discusión de los resultados.

Los miembros de mi jurado, doctores Lourdes Segura, David Salas, Adolfo Gracia, Martín Merino, Eric Jordán y Adela Monreal, revisaron cuidadosamente el manuscrito y me brindaron valiosas sugerencias que mejoraron sustancialmente su contenido, por lo que les brindo un reconocimiento muy especial.

A lo largo del desarrollo del trabajo de campo conté con la ayuda desinteresada de varias personas. En la parte que incluyó los arrastres de plancton y la revisión de las muestras de zooplancton, agradezco sinceramente la colaboración de Eric Jordán, Eduardo Martín, Roberto Iglesias, Luis González, Gabriel Carrasco-Zanini, Miguel Hernández y Silvia Padilla. A lo largo de los seis años de revisión de colectores de puerulos, conté con el apoyo de Jorge Simón, David Gutiérrez, Maricarmen Martínez, Martha Fonseca, Gabriela Contreras, Félix Colinas, Enrique Lozano, María Eugenia Ra-

mos, Gerardo García, Silvia Padilla, y muy particularmente de Fernando Megrete, gracias a cuya constancia y dedicación pudieron llevarse a cabo ininterrumpidamente los muestreos durante los últimos doce meses, en una época en que las circunstancias limitaron mi participación en el trabajo de campo.

Muchas de las ideas vertidas en la tesis fueron discutidas ampliamente con varios colegas. Los aspectos relacionados con factores hidrográficos deben mucho a la paciencia e interés de Francisco Ruiz y Martín Morino, quienes me brindaron su tiempo y sus amplios conocimientos sobre la dinámica de las aguas del Caribe. Bruce Phillips y Chris Crossland me orientaron sobre el uso de los índices de reclutamiento de puerulos en modelos pesqueros.

Agradezco también, de manera muy especial, a Juan Manuel del Moral, por su generosidad al fungir como enlace en la Ciudad de México para todo lo referente a trámites académicos y búsqueda bibliográfica, representando una ayuda invaluable.

En Bahía de la Ascensión, el apoyo irrestricto de los miembros de la Soc. Coop. de Prod. Pesq. "Pescadores de Vigía Chico" fué fundamental para el desarrollo del trabajo. De entre ellos, agradezco especialmente a los Sres. Antonio Pereira, Víctor Barrera y Casimiro Choc, quienes siempre mostraron un gran interés por las actividades de investigación; al Sr. Manuel Caluich, cuya embarcación me sacó de apuros en tantas ocasiones, y a la Sra. Candy Guzmán por su agradable compañía y excelente cocina.

En el ámbito institucional, ofrezco mi más amplio reconocimiento a las siguientes dependencias y organizaciones:

- Estación "Puerto Morelos" del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, mi sede de trabajo en Quintana Roo desde hace más de diez años, por el apoyo logístico y financiero a lo largo de todo el trabajo.
- World Wildlife Fund, por brindar apoyo financiero para el desarrollo de la parte correspondiente a los colectores, y Asociación de Amigos de Sian Ka'an, A.C., por canalizar dicho apoyo a este proyecto de investigación.
- Delegación Federal de Pesca de Quintana Roo, por facilitarme los datos de producción de langosta en diversas localidades de Quintana Roo.
- Ocean Garden, Inc. por permitirme el acceso a sus archivos de comercialización de langosta en Quintana Roo.

1922), tiempo en el cual se desarrollan los embriones. El número de huevos que produce una hembra en cada desove varía, según su talla, entre 150,000 y más de un millón (Mota-Alves y Bezerra 1968, Fonseca-Larios 1990). Una vez completo el desarrollo embrionario, los huevos eclosionan, liberando larvas planctónicas transparentes y de forma aplanada, llamadas filosomas. Las filosomas permanecen en las masas de agua entre seis y once meses, pasando por once estadios de desarrollo (Lewis 1951, Baisre 1964, Lyons 1980). El último estadio de filosoma sufre una drástica metamorfosis hacia una postlarva transparente, muy similar en forma a la langosta adulta, denominada puerulo. El puerulo regresa a las zonas costeras nadando activamente, guiado aparentemente por señales vibrátiles detectadas por algunas estructuras especiales de sus antenas (Phillips y Macmillan 1987). Una vez en la zona costera, el puerulo se asienta en el fondo, en hábitats dominados por vegetación sumergida, como pastos marinos, lechus de algas rodfolitas, o raíces de mangle (Witham et al. 1964, 1968; Buesa 1965, Marx y Herrnkind 1985a). A partir de ese momento, la langosta adopta hábitos bentónicos y, conforme crece, va ocupando distintos hábitats, en ocasiones a través de intensos movimientos migratorios (Herrnkind 1980).

La mayor parte de la extensa literatura científica y técnica sobre P. argus se ha generado principalmente a partir del estudio de las poblaciones langosteras de EEUU, Brasil, Bahamas y Cuba, y en su gran mayoría cubre diversos aspectos de la biología, fisiología, ecología y pesquería de los adultos (Briones et al. en prensa, b). Durante las décadas de 1950 a 1970 aparecieron diversas publicaciones sobre la distribución y abundancia de las larvas filosomas en diversas regiones del Caribe y Atlántico (Richards y Potthoff 1981). Posteriormente, en la década de 1980 hubo esfuerzos notorios por estudiar diversos aspectos de las fases juveniles (Lozano-Alvarez 1992). Sobre los puerulos, existe también una nutrida literatura, particularmente a partir de los años 1960 (Lyons 1980, Marx 1985), pero existen aún numerosas incógnitas acerca de los procesos y mecanismos que regulan el asentamiento de las postlarvas en hábitats bentónicos, y de los patrones temporales y espaciales del reclutamiento de postlarvas, aspectos fundamentales para la regulación de las poblaciones de langosta.

Campbell (1986) definió el reclutamiento como el número de prole derivada de una población reproductora que sobrevive a un subsecuente estadio de vida definido. En el caso de los puerulos, diversos autores utilizan los términos asentamiento y reclutamiento como sinónimos. En este sentido, Connell (1985) definió el asentamiento como el instante en el que una larva (en este caso, el puerulo) toma por primera vez su residencia en el sustrato, y el

reclutamiento como la combinación del asentamiento con la mortalidad en el sustrato hasta el momento del primer censo.

El reclutamiento es altamente variable en muchas poblaciones de organismos marinos, y uno de los problemas centrales en la investigación pesquera es explicar las causas de la variabilidad en el reclutamiento. Este es el resultado directo de variaciones aleatorias en las tasas de mortalidad durante las etapas tempranas de la vida (Sissenwine et al., 1988). Por tanto, numerosos factores bióticos y abióticos pueden afectar los niveles de reclutamiento.

No ha sido posible estudiar el reclutamiento de puerulos en el hábitat natural debido a las características morfológicas (tamaño pequeño, transparencia) y de comportamiento (hábitos solitarios) de estos organismos. El desarrollo de colectores artificiales que simulan sustratos naturales representó un hito en el estudio de este fenómeno, ya que por primera vez fué posible obtener números significativos de puerulos (Witham et al., 1968, Phillips 1972, Booth 1979). Posteriormente, el descubrimiento de que los patrones del reclutamiento de puerulos en colectores reflejaba el reclutamiento en el hábitat natural abrió la posibilidad de cuantificar este parámetro y de incorporarlo a modelos de producción pesquera (Phillips y Hall 1978, Phillips 1986).

Una característica interesante de las pesquerías de crustáceos es la gran variabilidad interanual en las capturas. En la mayoría de los recursos pesqueros representados por crustáceos, el éxito de la pesquería a corto plazo depende en gran medida de las clases anuales que se están incorporando, y éstas, a su vez, dependen de diversos factores ambientales (Caddy 1989, Fogarty et al., 1991, Gracia 1991). La habilidad para hacer predicciones, aún cuando éstas sean gruesas, representa una enorme ayuda para todos aquellos involucrados en la pesquería. Entre las pesquerías de crustáceos, la de la langosta de Australia Occidental es el mejor ejemplo de cómo una serie de tiempo de las capturas de postlarvas en colectores artificiales puede permitir la planeación pesquera y una inversión sensata por parte de la industria (Phillips y Brown 1984).

Hay dos aspectos distintos que son de interés en el reclutamiento a la pesquería: (a) la relación entre el asentamiento de postlarvas y su posterior reclutamiento, y (b) los factores responsables de las variaciones en el nivel de asentamiento de puerulos (Phillips et al., 1991). El primer aspecto ha sido ampliamente demostrado en el caso de P. cygnus (Hancock 1981, Morgan et al., 1982, Phillips 1986), gracias a un sostenido esfuerzo de muestreo de los niveles de asentamiento de postlarvas en colectores artificiales, y a la existencia de excelentes estadísticas pesqueras. El

segundo aspecto plantea mayores dificultades, ya que se requiere tanto de una serie de tiempo suficientemente larga sobre los índices de asentamiento, como de datos extensos sobre parámetros ambientales y oceanográficos (Pearce y Phillips 1988, Phillips y Pearce 1990).

1.1. ANTECEDENTES

1.1.1. Generalidades sobre el puerulo de Palinurus argus

La metamorfosis del último estadio de filosoma a la postlarva o puerulo ha sido considerada como "la más profunda transformación en una sola muda conocida entre los Decapoda" (Gurney 1942). La característica más obvia que distingue al puerulo de los estadios juveniles posteriores es la ausencia casi total de calcio y de pigmento, excepto en los ojos y en algunos puntos del exoesqueleto, que lo hace casi totalmente transparente hasta antes de su ecdisis (Phillips y Sastry 1980). Además, el puerulo tiene por lo general un exoesqueleto liso, y pleópodos proporcionalmente grandes equipados con sedas largas, con los que efectúa la natación.

Debido a las profundas diferencias morfológicas entre los estadios larval, postlarval y adulto de los Palinuridos, hubo una confusión entre los primeros naturalistas con respecto a la posición taxonómica de estos animales. Leach (1817) dió a la larva filosoma el status de género. El nombre "puerulus" fué utilizado por primera vez por Ortmann, quien le dió también el status de género (Calman 1909). Fué hasta 1914 que Bouvier demostró la transformación de la filosoma en el puerulo en Palinurus vulgaris (Lewis et al. 1952). Gurney (1942) fué el primer autor que sugirió que el puerulo era un estadio libre-nadador, con base en algunos puerulos del género Jasus tomados en colectas de zooplancton en aguas oceánicas.

Gurney (1942) describió un puerulo obtenido en una muestra de zooplancton, y lo adjudicó a P. argus con base en algunas características bucales típicas de esa especie. Posteriormente, el puerulo de P. argus fué ampliamente descrito por Lewis et al. (1952), quienes se basaron en organismos recolectados en paneles de madera sumergidos, adosados a un laboratorio flotante cerca de Miami Beach, Florida. En estos paneles, dichos autores obtuvieron un número considerable de postlarvas, aferradas a agrupaciones de algas, dentro de pequeñas oquedades, y protegidas bajo crecimientos profusos de organismos sésiles. Debido a esto,

y a que hasta entonces solamente se había capturado un puerulo de P. argus en muestras de plancton procedentes de la Corriente del Golfo frente a Miami, Lewis et al., (1952) sugirieron que este estadio no era normalmente pelágico, en contraste con lo propuesto por Gurney (1942). Sin embargo, más tarde, Ingle et al., (1963) documentaron la captura de varios puerulos de P. argus en plancton oceánico, con lo que la naturaleza pelágica del puerulo quedó mejor sustentada.

A diferencia de las filosomas, que son relativamente pasivas, y cuyos movimientos parecen restringidos a la migración vertical diurna, los puerulos son consumados nadadores. Las postlarvas de varias especies de Panulirus son capaces de nadar hacia adelante y hacia atrás utilizando los pleópodos, y también usan los movimientos de huida típicos de juveniles y adultos, por medio de rápidas flexiones abdominales. Los puerulos de P. interruptus nadan a una velocidad de 6 a 9 cm/seg (Serfling y Ford 1975), los de P. cygnus a 15 cm/seg (Phillips y Olsen 1975), y los de P. argus a 8-10 cm/seg (Calinski y Lyons 1983; Simonin, datos sin publicar). La natación del puerulo es direccional, sostenida, y no necesariamente relacionada con la dirección de la corriente.

Aparentemente, los puerulos detectan señales que les indican la dirección de la costa, hacia donde tienen que nadar para hacer la transición a la vida bentónica. Phillips y Macmillan (1987) encontraron estructuras mecanorreceptoras (setas pinnadas) en las antenas de los puerulos de P. cygnus, que no presentan la misma forma y orientación en subsecuentes estadios, y sugirieron que el puerulo utiliza estas estructuras para detectar vibraciones de baja amplitud, tales como ondas de período largo asociadas a la marejada oceánica y a la gravedad superficial, así como el ruido asociado al oleaje y los arrecifes costeros, que funcionarían como "faros" vibrátiles para indicar a los puerulos la cercanía de la costa.

Una vez en aguas costeras, el puerulo de P. argus se asienta en áreas someras ricas en sustratos que le brinden protección y alimento una vez que mude en juvenil. Estos sustratos son raíces de mangle, pastos marinos y lechos de algas rodocfitas (Witham et al., 1964; Buesa 1965; Marx y Herrnkind 1985a). Después del asentamiento, la postlarva rápidamente adquiere pigmentación en el exoesqueleto y su estrategia de ocultamiento cambia de la invisibilidad al camuflaje (Lyons 1980).

Los puerulos pelágicos son depredados por peces, particularmente túnidos (Phillips y Sastry 1980). Una vez asentados, también pueden ser presa de peces de hábitos demersales o bentónicos (Lesser 1978; Gracia y Lozano 1980), aunque sus hábitos solitarios dan como resultado que se encuentren ampliamente dispersos en el sustrato lo que,

además de conferirles cierta protección contra los depredadores, les brinda la posibilidad de explotar más eficientemente los recursos disponibles (Marx y Herrnkind 1985b, Herrnkind y Butler 1986, Herrnkind et al. 1988).

El descubrimiento de puerulos adheridos a plantas marinas, así como a cuerdas y otros tipos similares de sustratos, ha sido utilizado por numerosos autores para desarrollar colectores que tienen por objeto capturar a los puerulos al momento de asentarse (Witham et al. 1968, Phillips 1972, Serfling y Ford 1975, Booth 1979). Este método permite detectar patrones temporales en la fuerza del reclutamiento de los puerulos. Por otro lado, se ha planteado la posibilidad de utilizar los puerulos obtenidos en los colectores con fines de cultivo (Lozano-Alvarez et al. 1981, Booth 1982, Lee y Wilkins 1982).

1.1.2. Los modelos pesqueros convencionales y la incorporación de estimaciones del reclutamiento de puerulos en modelos heurísticos

A pesar de los importantes desarrollos teóricos en la comprensión de la dinámica del reclutamiento, por lo general no es posible hacer predicciones confiables de esta variable. Esto se debe a que el reclutamiento está controlado por una compleja serie de procesos dinámicos que varían en el espacio y en el tiempo (Sissenwine et al. 1988). La incertidumbre resultante en la naturaleza de los procesos subyacentes y en los niveles esperados de reclutamiento, tiene importantes implicaciones para el manejo pesquero.

Por otro lado, la predicción de la captura o de la abundancia de una especie explotada puede servir para diversos fines, por ejemplo, para guiar las decisiones de inversión en una pesquería particular, o bien para establecer cuotas de captura. La estrategia de predicción dependerá del objetivo que se pretenda cubrir, pero en última instancia, la predicción debería estar basada en la comprensión de la dinámica del sistema. Sin embargo, la complejidad de los sistemas naturales a menudo impide una completa especificación de los procesos, y se requiere utilizar enfoques alternativos, tales como modelos estructurales o heurísticos (Fogarty 1989).

Los modelos estructurales representan el sistema de alguna forma simplificada que, no obstante, refleja su dinámica esencial. Ejemplos de este tipo de modelos son los de rendimiento por recluta, los modelos clásicos de producción (Beverton y Holt 1957), y el de stock-

reclutamiento (Ricker 1958), ampliamente utilizados en pesquerías. En contraste, los modelos heurísticos no implican causalidad, sino que se basan en relaciones derivadas empíricamente, o en el reconocimiento de patrones recurrentes en una serie de tiempo. En muchos casos, el único enfoque posible es el análisis de las relaciones entre variables sobre las cuales hay razones para sospechar una asociación causal. Sin embargo, se debe ser sumamente cuidadosos al evaluar relaciones empíricas de este tipo.

Fogarty (1989) revisó diversos métodos heurísticos que han sido utilizados para examinar posibles relaciones entre la captura de crustáceos de importancia comercial y diversas variables ambientales y/o biológicas. Estos métodos varían desde la correlación y la regresión simple o múltiple, hasta métodos más complejos como la regresión de componentes principales, análisis de rutas, y modelos de series de tiempo.

Entre los ejemplos revisados por Fogarty (1989), destacan los casos de dos especies de palinúridos: Fanulirus cygnus (Phillips 1986, Caputi y Brown 1986) y Jasus edwardsii (Saila et al. 1980). En esta última especie, el modelo predictivo no consideró ninguna variable explicatoria, sino que se basó en el método de promedio móvil integrado autorregresivo (ARIMA, por sus siglas en inglés). Esto reduce el número de modelos predictivos para palinúridos con base en el reclutamiento a uno solo: el de F. cygnus. El modelo ha sido validado comparando las capturas reales con las predichas, y ha tenido un gran éxito (Phillips 1986).

Por supuesto, el éxito del modelo en Australia Occidental no fundamenta su aplicación indiscriminada en otras pesquerías de langosta. Es necesario llevar a cabo estudios similares en cada región que pretenda utilizar este método con fines predictivos.

1.1.3. Antecedentes y alcances del presente estudio

A pesar de la importancia comercial de P. argus en el Caribe mexicano, son escasas las publicaciones de resultados de investigación locales sobre este recurso. En particular, el estudio de los estadios larvarios no ha sido abordado en forma sistemática, aunque existen algunos trabajos sobre este tema (Olivera y Ordóñez 1998, Briones-Fourzán et al. 1988). Con respecto a las postlarvas, fué hasta los años 1980 que se inició su estudio, como parte del programa de investigación "Biología de las langostas del Caribe Mexicano", de la Estación "Puerto Morelos" del Instituto de

Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM. El interés por estudiar esta fase del ciclo de vida fué inicialmente de tipo biológico, pero posteriormente se reconoció la necesidad de realizar investigaciones que, además de brindar información biológica básica, permitieran incorporar el análisis del reclutamiento de puerulos a modelos de producción pesquera (Briones-Fourzán et al., 1989). Cabe señalar que en el Caribe mexicano, además de P. argus, se distribuye la especie P. guttatus, sobre la cual son todavía más escasos los estudios biológicos (Briones-Fourzán 1991).

La investigación sobre los puerulos de langostas en el Caribe mexicano se inició en 1983, con el análisis de la abundancia de estos organismos en muestras de zooplankton tomadas en aguas costeras de la zona de Puerto Morelos, en el norte de Quintana Roo, localidad donde se encuentra ubicada la Estación Puerto Morelos. Este estudio abarcó dos ciclos anuales, y sus resultados se presentan por primera vez en este trabajo. En las muestras de zooplankton se encontraron puerulos tanto de P. argus como de P. guttatus. Las postlarvas de esta última especie no habían sido descritas con anterioridad, por lo que en el presente trabajo se ofrece una comparación entre las características de los puerulos de ambas especies.

Los resultados del estudio de las muestras de zooplankton, que mostraron una abundancia reducida de puerulos en la columna de agua, llevaron a un replanteamiento del método por medio del cual podría estudiarse más efectivamente el reclutamiento de los puerulos en la zona costera.

A partir de 1986, el estudio se basó en la utilización de colectores artificiales especialmente diseñados con este fin (Gutiérrez-Carbonell et al., 1992). Los colectores se utilizaron en un principio en la Bahía de la Ascensión, importante cuerpo de agua localizado en la porción central de la costa de Quintana Roo, donde hay una gran abundancia de juveniles de P. argus (Lozano-Alvarez et al., 1991a). La abundancia de juveniles en la bahía generó la hipótesis de que ésta representa una zona importante de reclutamiento de puerulos. Cuando se contó con datos del reclutamiento de puerulos en la bahía durante algunos años, se consideró útil instalar colectores en Puerto Morelos, con el objeto de determinar si los patrones de reclutamiento eran similares en distintos puntos de la costa. A lo largo de este trabajo, se utiliza el término reclutamiento sensu Connell (1985), ya que no puede descartarse la posibilidad de que se presente alguna mortalidad entre el momento en que los puerulos se asientan en el colector y el momento en que se revisa el colector (es decir, cuando se les censa).

Los resultados presentados en este trabajo abarcan seis años de muestreo en la Bahía de la Ascensión y 2.5 en Puerto

Morelos. Prácticamente todos los puerulos obtenidos en los colectores pertenecieron a la especie P. argus. Contrariamente a lo que se esperaba, los patrones temporales y los niveles de reclutamiento de puerulos en ambas localidades han sido notablemente diferentes. Como parte del trabajo, y con base en una revisión de la información disponible sobre la biología de las fases larvarias, la circulación y las características hidrográficas del Caribe, se presentan algunas hipótesis sobre los mecanismos que pudieran provocar estas diferencias.

Finalmente, con base tanto en los resultados del estudio del reclutamiento como en diversas características de la pesquería de langosta en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos, se analizan las posibilidades de utilizar la información sobre los patrones temporales y los niveles del reclutamiento de puerulos en modelos pesqueros.

Por tanto, el presente trabajo consta de tres partes principales:

- (1) el estudio de la abundancia de puerulos en el zooplancton,
- (2) el estudio de los patrones temporales y espaciales, y de la variación interanual en el reclutamiento de postlarvas a colectores artificiales, y
- (3) las implicaciones pesqueras de los resultados del reclutamiento de puerulos.

1.2. OBJETIVOS

El presente es el primer trabajo de esta naturaleza llevado a cabo en México, y con él se pretende cubrir los siguientes objetivos:

- 1) Hacer una comparación entre las características morfológicas de los puerulos de P. argus y P. guttatus.
- 2) Determinar la abundancia de puerulos de P. argus en muestras de zooplancton recolectadas en el área costera de Puerto Morelos, U.R.
- 3) Comparar la eficiencia del colector Phillips modificado con la del colector Witham, de amplio uso en el Caribe y Florida.
- 4) Determinar los patrones espaciales del reclutamiento de puerulos de P. argus en Bahía de la Ascensión.
- 5) Determinar y comparar los patrones temporales de reclutamiento de puerulos de P. argus en colectores Phillips modificados, en la Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos, U.R.
- 6) Determinar la relación entre el reclutamiento de postlarvas de P. argus en el Caribe mexicano y algunos factores abióticos.
- 7) Analizar la posibilidad de generar un modelo propio para la pesquería de P. argus en el Caribe mexicano con base en la magnitud anual del reclutamiento de puerulos en un año determinado y la magnitud de la captura de langostas dos años después, tiempo que tardan las postlarvas en incorporarse a la pesquería.

2. AREA DE ESTUDIO

La costa de México frente al Mar Caribe comprende la costa oriental de la Península de Yucatán, es decir, del estado de Quintana Roo (Fig. 1). Freeland y Dietz (1971) explicaron la evolución de la región del Golfo de México y Mar Caribe a través de siete eventos tectónicos, que abarcaron desde el Triásico medio hasta el Cenozoico, periodo en el cual ambas cuencas alcanzaron su desarrollo actual. Más recientemente, Padilla y Sánchez (1986) sugirieron que el bloque de Yucatán se separó de Norteamérica a partir del rompimiento de una falla durante el Triásico tardío, cuando se inició la apertura de la cuenca del Golfo de México, y que alcanzó su posición actual en el Jurásico medio.

La Península de Yucatán descansa sobre una amplia plataforma de carbonato de calcio, y carece de relieves importantes. Su altura promedio sobre el nivel medio del mar es de 10 m. En las costas norte y oriental de la península se presentan extensas áreas bajas inundables que forman marismas y pantanos (Merino y Otero 1991). El escaso relieve y la alta permeabilidad de las rocas calcáreas que forman la península impiden la existencia de corrientes superficiales de agua. La única corriente importante es el Río Hondo, que marca la frontera entre Quintana Roo y Belice, y que parece estar asociado a una falla.

La plataforma continental es muy extensa frente a la costa norte y occidental de la península, siendo denominada Banco de Campeche o Plataforma de Yucatán. En contraste, en el margen caribeño de la península, la plataforma continental es muy estrecha, y prácticamente desaparece al sur de Puerto Morelos (Fig. 1). Frente a la costa de Quintana Roo se encuentra la Corriente de Yucatán, que corre en dirección norte a velocidades que varían entre 1 y 5 nudos (Secretaría de Marina 1974). El régimen de mareas de la costa del Caribe Mexicano es mixto y semidiurno, con dos pleamareas y dos bajamareas diarias.

Durante la mayor parte del tiempo, la Península de Yucatán se encuentra bajo la influencia de las masas de aire marítimo tropical transportadas por los vientos alisios provenientes del Caribe. Sin embargo, durante el invierno, las masas de aire continental polar que descienden por Norteamérica y el Golfo de México, denominadas "nortes", influyen significativamente sobre la meteorología de la península.

En Quintana Roo se presentan diversas variantes del clima cálido subhúmedo (tipo "Aw" de la clasificación de

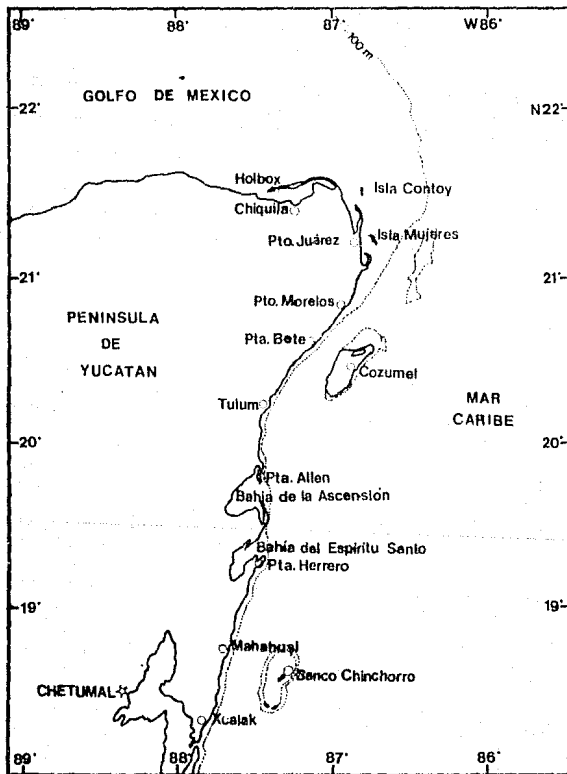


Fig. 1.- Costa del Caribe mexicano (estado de Quintana Roo).

Köppen, García 1964), con lluvias principalmente en verano, algunas precipitaciones en invierno asociadas a los "nortes", y poca oscilación térmica, de 5-7° C. Entre febrero y julio, los vientos dominantes son los alisios (del este); entre julio y septiembre parece haber una época de transición, con vientos de procedencia variable, y de octubre a enero es la época de "nortes" (Merino y Otero 1991).

La costa de Quintana Roo se encuentra expuesta a huracanes y tormentas tropicales provenientes del Atlántico tropical y del Mar Caribe, los cuales se presentan principalmente entre junio y octubre, con una mayor incidencia en septiembre (Gentry 1971). En 1988, se presentaron dos eventos de este tipo en la costa de Quintana Roo: el 14 de septiembre, el huracán "Gilberto", considerado como el más fuerte del siglo XX, que alcanzó rachas de viento de hasta 340 km/h, y el 20 de noviembre, la tormenta tropical "Keith", con rachas de hasta 110 km/h. Además de la velocidad del viento, los huracanes provocan olas de gran altura y una elevación considerable en el nivel del mar, lo cual da como resultado una gran fuerza destructiva en las zonas costeras, e importantes perturbaciones en las comunidades bentónicas locales (Fenner 1991).

A lo largo de la costa de Quintana Roo se extiende un arrecife coralino que corre, con algunas interrupciones, en forma aproximadamente paralela a la costa, y que representa la principal estructura geomorfológica de la costa (Jordán 1980). Al oriente de Cancún se encuentra el Banco Arrowsmith, y frente al extremo sur de Quintana Roo el Banco Chinchorro. Existen, frente al margen continental del norte de Quintana Roo, varias islas pequeñas, de entre las cuales destacan Isla Mujeres e Isla Contoy (Fig. 1). Más al sur, se encuentra la Isla Cozumel, de origen geológico diferente y tamaño mucho mayor.

Puesto que el presente estudio se llevó a cabo en dos localidades específicas de la costa, Puerto Morelos y la Bahía de la Ascensión, a continuación se describe con más detalle cada una de estas áreas.

2.1. Puerto Morelos

Puerto Morelos se localiza en los 20° 51' N y 86° 55' W, en la porción nororiental de la Península de Yucatán, cerca del extremo norte de la costa de Quintana Roo (Fig. 2). Merino y Otero (1991) llevaron a cabo una extensa recopilación de las características geológicas, físicas, químicas y meteorológicas en el área de Puerto Morelos.

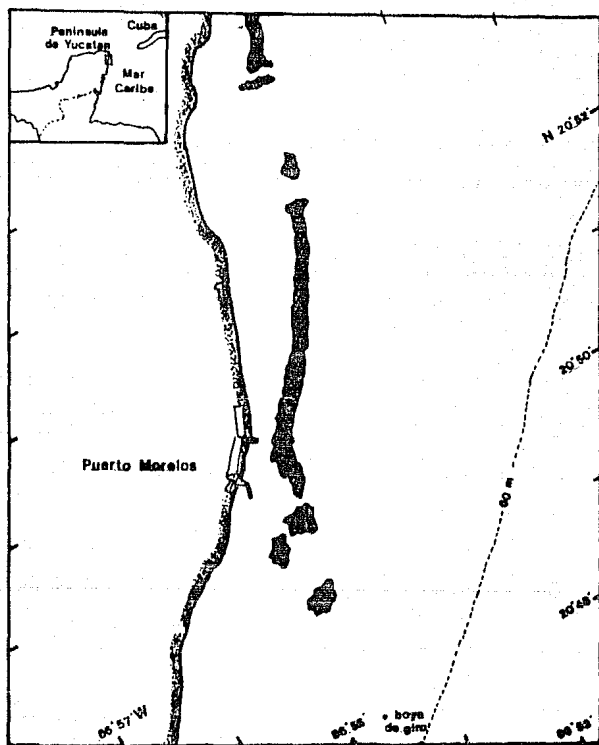


Fig. 2.- Ubicación de Puerto Morelos, en la costa nor-oriental del estado de Quintana Roo. Las áreas negras representan el arrecife coralino.

La zona marina en Puerto Morelos se encuentra dominada por el arrecife coralino, que se encuentra a una distancia de la costa de entre 350 y 1,600 m. Entre el arrecife y la costa se encuentra una laguna arrecifal, cuya profundidad media es de 3 m y la máxima de 8 m. El fondo de la laguna arrecifal se encuentra cubierto, en su mayor parte, por densas comunidades de pastos marinos, dominadas por Thalassia testudinum. En algunas zonas se encuentran fondos arenosos con escasa presencia de pastos marinos y algas coralinas.

El arrecife coralino consta de tres zonas: arrecife posterior, cresta arrecifal y arrecife frontal (Jordán 1979). El arrecife posterior está formado por una plataforma de 50 a 200 m de anchura, y una profundidad de 1 a 2 m. En la plataforma crecen profusamente corales de diferentes tipos, algas y una gran variedad de organismos asociados. La cresta arrecifal es una estrecha banda donde el basamento arrecifal alcanza su máxima altura, con una profundidad de 0.5 a 1 m. En esta zona no hay sedimentos, y en ella se desarrollan algunas especies de algas incrustantes, corales y otros cnidarios. Finalmente, el arrecife frontal presenta una pendiente suave, de unos 3°, alcanzando aproximadamente 20 m de profundidad. Sobre esta zona crecen abundantes colonias de gorgonáceos y algunas de escleractinios, así como algas calcáreas y esponjas. Después de los 20 m de profundidad se presenta una disminución de la pendiente, iniciándose una plataforma arenosa de entre 2 y 7 km de anchura, que continúa hasta un brusco cantil aproximadamente a 60 m de profundidad, y que marca el límite de la plataforma continental.

Las corrientes en la laguna arrecifal varían a lo largo del año entre 0 y 28 cm/s, con un valor medio de 6.9 cm/s. La dirección de la corriente puede variar considerablemente, pero hay una dominancia en dirección norte-noreste y sur-suroeste, es decir paralelas a la costa, según el ángulo de incidencia de los vientos (Merino y Otero 1991). Por fuera del arrecife, la corriente dominante es hacia el norte; sin embargo, Merino (1986) menciona que frente a Puerto Morelos podría existir ocasionalmente un giro que ocasiona que la corriente, sobre la parte interna de la plataforma, se dirija hacia el sur.

Puesto que la barrera arrecifal funciona como dissipador de la energía del oleaje, la altura y el periodo de las olas son considerablemente diferentes en el arrecife frontal y en la laguna arrecifal. En el primero, se ha calculado una altura del oleaje de 0.7 a 0.93 m según si el viento sopla del SE o del NE, y un periodo de 3.7 y 3.2 s respectivamente, mientras que en la laguna arrecifal la altura es de 0.14 m, con un periodo de 2.6 s (Merino y Otero 1991).

A lo largo de 16 meses, la temperatura del agua de superficie varió entre 24.75 y 32.85° C, con una media de 27.74° C, y la salinidad fluctuó entre 34.34 y 36.02, con un valor medio de 35.72 (Merino y Otero 1991).

2.2. Bahía de la Ascensión

Las Bahía de la Ascensión y del Espíritu Santo representan la principal característica geomorfológica del margen oriental continental de la Península de Yucatán (Jordán et al., en prensa). La Bahía de la Ascensión se localiza en los 19°45' N y 87°30' W, en la parte central de la costa de Quintana Roo (Fig. 3). Cubre un área de aproximadamente 740 km² (Lozano-Alvarez et al., 1991a), y sus aguas presentan características predominantemente marinas, debido a la escasez de desagües de agua dulce.

La bahía es relativamente somera, con profundidades de 1 a 6 m. En la mitad interior, el fondo de la bahía presenta extensas áreas de algas verdes y rojas (Dasycladus spp., Laurencia spp.), con algunos lechos dispersos de pastos marinos. La mitad exterior está dominada por sustratos duros, arenosos, y zonas de corales entremezcladas con lechos de pasto marino (principalmente Halassia testudinum) y algas calcáreas. La mayor parte de la biomasa algal en zonas de pastizal denso está compuesta de Halimeda, que forma grandes agrupaciones relativamente complejas, mientras que en pastizales moderadamente densos, Halimeda constituye un porcentaje mucho menor de la biomasa algal, la cual se compone también de Udotea y Penicillus (Lozano-Alvarez 1992).

La bahía se encuentra bordeada por manglares y zonas pantanosas (Olmedo y Durán 1990). En la parte central de la bahía, así como hacia su extremo sur, se ubican algunos cayos de manglar de extensión variable. La única población a lo largo de todo el perímetro de la bahía se encuentra en el extremo sur de Punta Allen.

Frente a la boca de la bahía, que se extiende a lo largo de aproximadamente 12 km, se encuentra el arrecife coralino, que en esta zona consiste en bancos discontinuos que siguen una antigua línea de costa. Al igual que en Puerto Morelos, el arrecife disipa la energía del oleaje, por lo que el agua dentro la bahía es relativamente más calmada que por fuera del arrecife. Sin embargo, en la parte norte de la boca de la bahía, existe una amplia interrupción de la barrera coralina, denominada localmente "La Canal", por donde penetran olas de altura considerable cuando soplan vientos fuertes del este o del noreste (obs. pers.)

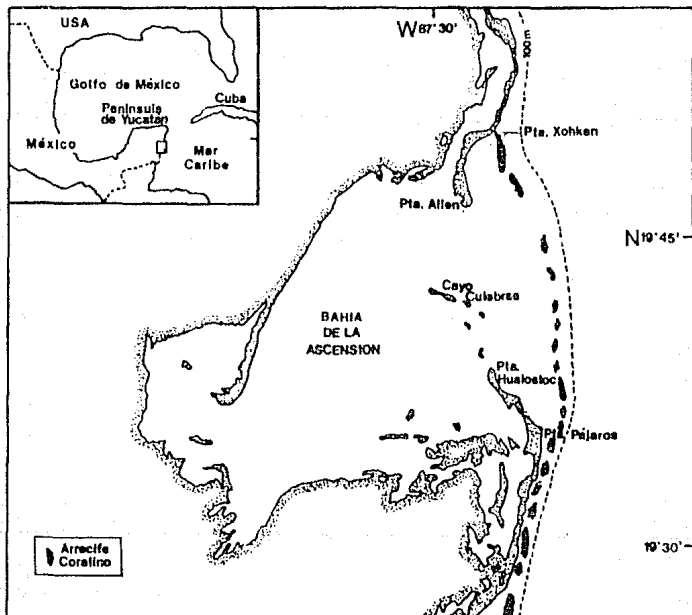


Fig. 3.- Ubicación de Bahía de la Ascension, en la costa central del estado de Quintana Roo. Las áreas negras representan el arrecife coralino.

La zona posterior y la cresta del arrecife coralino tiene características similares a las de Puerto Morelos. Sin embargo, el arrecife frontal presenta características variables que dependen de variaciones en la morfología de la costa y de la plataforma a lo largo de la bahía. Frente a Punta Allen, el desarrollo coralino en el arrecife frontal es excepcionalmente elevado (Jordán 1989). La plataforma continental se extiende mar adentro hasta una distancia de entre 1 y 4 km, con una pendiente suave (3° a 5°), que posteriormente desciende en forma brusca hasta profundidades mayores de 400 m. La morfología de la plataforma está localmente modificada por terrazas de erosión y pequeños escarpes, de pendiente relativamente abrupta (20° a 30°). El primer escarpe se encuentra entre 7 y 14 m, y el segundo entre 33 y 45 m de profundidad, dependiendo de la localidad. En estos escarpes, hay un desarrollo coralino significativo (Jordán et al., en prensa).

La información hidrológica tanto de la bahía como de la zona oceánica frente a la misma es muy escasa. Por fuera de la bahía, la corriente principal es hacia el norte, con algunos giros de forma alargada entre puntas prominentes (Merino 1986). No se tiene información sobre los patrones de circulación dentro de la bahía. La temperatura superficial del agua varía según la profundidad en diferentes secciones de la bahía, pero en términos generales se encuentra entre 24 y 32° C, con valores menores en el invierno y mayores a finales del verano (Briones-Fourzán et al., 1989).

3. METODOLOGIA

3.1. DESCRIPCION Y COMPARACION DE LOS PUERULOS DE Panulirus argus Y Panulirus guttatus

Con base en el análisis de puerulos recolectados a lo largo de este estudio, se llevó a cabo una comparación de las características morfológicas más relevantes entre los puerulos de Panulirus argus y P. guttatus. Para ello, se observaron al microscopio de disección 50 puerulos de P. argus y 4 de P. guttatus, tomando las siguientes medidas (± 0.5 mm) con un ocular graduado:

- a) Longitud total, tomada desde la base de las antenas hasta el extremo posterior del telson.
- b) Longitud cefalotorácica, medida desde la escotadura interorbital hasta el extremo posterior del cefalotórax.

Además, se observó la forma y la longitud relativa de las antenas con respecto a la longitud total del cuerpo, la longitud relativa de los exópodos y los endópodos de las anténulas, el patrón de espinulación del cefalotórax, y la forma del proceso existente en el quinto esternito torácico. Todas estas características han sido consideradas por diversos autores como importantes para la descripción y diferenciación de especies de palinúridos en este estadio de su desarrollo (Lewis et al. 1952, Gordon 1953, Michel 1971, Berry 1974, MacDonald 1986). En el caso de P. argus, la disponibilidad de numerosos ejemplares en distintas etapas del período de internuda permitió, además, realizar observaciones sobre la aparición y posterior desarrollo de los patrones de pigmentación en los puerulos asentados.

3.2. ESTUDIO DE LA ABUNDANCIA DE PUERULOS EN EL PLANCTON

Con el objeto de evaluar la posibilidad de investigar los patrones temporales del reclutamiento de puerulos a la zona costera a partir de su abundancia en la columna de agua, se analizaron muestras de zooplancton recolectadas a lo largo de dos ciclos anuales (julio 1983-junio 1985). Los muestreos fueron diseñados originalmente para obtener tanto larvas filosasomas como puerulos en dos estaciones de muestreo, con características hidrológicas y ecológicas

diferentes, en la zona costera de Puerto Morelos (Briones-Fourzán et al. 1983).

La estación I (Fig. 4) se localiza a una distancia aproximada de 3.6 km de la costa, sobre la estrecha plataforma continental frente a Puerto Morelos, por fuera del arrecife coralino. La profundidad media de esta estación es de 18 m; sin embargo, se encuentra a unos 800m del "cantil", límite que demarca la terminación de la plataforma continental, en el cual la profundidad aumenta rápidamente hasta alcanzar más de 60 m (Merino y Otero 1991). La cercanía de esta estación al borde de la Corriente de Yucatán le confiere un carácter oceánico, lo que quedó comprobado por la presencia y abundancia relativa de grupos zooplancónicos netamente oceánicos (Briones-Fourzán et al. 1983).

La estación II se ubicó dentro de la laguna arrecifal, a unos 300 m de la orilla. La profundidad media de la estación II fué de 4 m (Fig. 4).

Las muestras se obtuvieron por medio de arrastres superficiales de redes, utilizando una embarcación de 26 pies de eslora y motor fuera de borda de 235 HP. Para evitar que la eficiencia de la red fuera afectada por el efecto turbulento de la estela producida por la hélice del motor, se ideó un sistema de arrastre doble. El sistema consistió en colocar un tubo transversal cerca de la proa de la embarcación, que sobresalía 2 m a cada lado de la borda, y liberar una red a cada lado, unidas al tubo por un cabo de una longitud tal que la red filtrara el agua por delante de la estela del motor. Las redes utilizadas fueron de boca cuadrada, de 0.25 m de lado y 1.5 m de longitud, con malla de 1 mm, siguiendo el diseño de Phillips y Rimmer (1975). Se colocó un flujómetro tipo torpedo en la boca de cada una de las redes, con el objeto de calcular el volumen de agua filtrada. Los arrastres tuvieron una duración de 15 minutos, a una velocidad aproximada de tres nudos.

Entre julio de 1983 y junio de 1984 se efectuaron dos arrastres dobles cada mes en cada estación de muestreo. Los arrastres se hicieron durante dos noches lo más próximas entre sí, entre las fases de luna nueva y cuarto creciente. Estas fechas se seleccionaron con base en la literatura sobre comportamiento de los puerros, que por lo general son recolectados en zonas costeras en la fase oscura del ciclo lunar (Witham et al. 1968, Phillips 1972, Phillips et al. 1978, Little 1977, Little y Milano 1980). A partir de julio de 1984, y hasta junio de 1985, solamente se llevó a cabo un arrastre doble al mes en cada estación.

Las muestras obtenidas se fijaron en formal al 4% neutralizado con tetraborato de sodio. Posteriormente, las

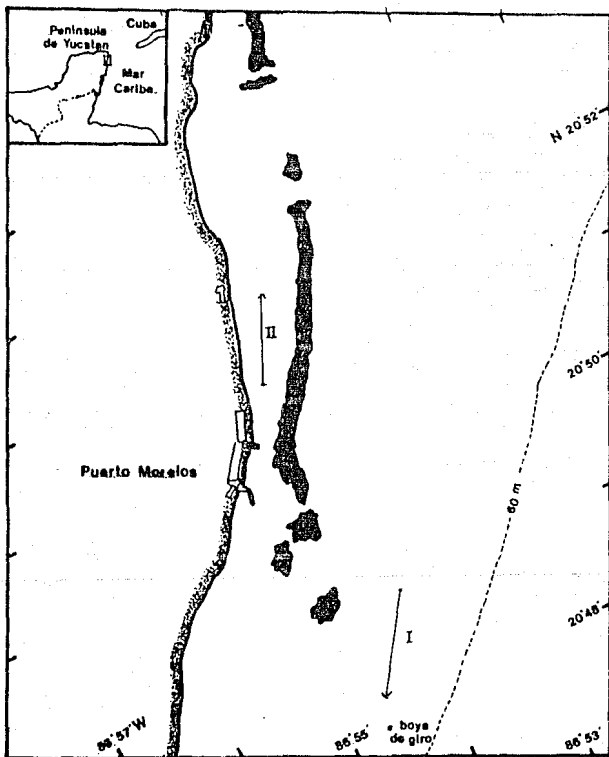


Fig. 4.- Ubicación de las estaciones I y II, donde se llevaron a cabo los muestreos de zooplancton. Los segmentos indican la trayectoria de los arrastres, en la estación I de norte a sur, y en la II de sur a norte.

muestras fueron revisadas en su totalidad para separar y cuantificar los puerulos.

En cada fecha de muestreo, se midió la temperatura del agua superficial ($\pm 0.1^\circ \text{C}$) con un termómetro de cubeta, y se tomó una muestra de agua para determinar su salinidad con un salinómetro de inducción.

El análisis de los datos consistió en estimar la densidad de puerulos en el agua (número de puerulos por unidad de volumen de agua filtrada) para cada una de las dos estaciones de muestreo, y comparar los valores mensuales así obtenidos.

3.3. ESTUDIO DEL ASENTAMIENTO DE PUERULOS EN COLECTORES ARTIFICIALES

Esta parte del estudio se llevó a cabo utilizando colectores artificiales como un método alternativo al muestreo con redes en la columna de agua, y constó de varias etapas desarrolladas en diferentes períodos. Estas etapas fueron:

Etapas 1: Prueba del colector diseñado y comparación de su eficiencia con el colector tipo Witham.

Etapas 2: Relación del reclutamiento de postlarvas con las fases lunares (Marzo 1987 -Marzo 1988).

Etapas 3: Variación espacial del reclutamiento de puerulos en Bahía de la Ascensión (Marzo 1987-Marzo 1989).

Etapas 4: Análisis de largo plazo del reclutamiento de puerulos.

A continuación se describe el colector diseñado, las estaciones de muestreo, y la estrategia de muestreo en cada una de las etapas de estudio.

3.3.1. Diseño del colector

Una vez que el puerulo se acerca a la costa, se asienta en sustratos vegetales y permanece en el ambiente bentónico por el resto de su vida. Este comportamiento ha sido aprovechado por diversos investigadores para diseñar colectores de puerulos. Estos colectores son de diversos tipos, según el tipo de sustrato en el que los puerulos de distintas especies se asientan al llegar a la costa (Witham

et al. 1968, Phillips 1972, Serfling y Ford 1975, Booth 1979). Los colectores que han tenido un uso más extensivo son el "hábitat Witham" (Witham et al. 1968, Little 1977, Little y Milano 1980, MacDonald 1984) diseñado inicialmente para puerulos de P. argus, y el colector "Phillips" (Phillips 1972, 1986; Chittleborough y Phillips 1975, Phillips y Hall 1978) diseñado para puerulos de P. cygnus. El primero ha sido tradicionalmente utilizado en Florida y en algunas partes del Caribe, así como en Hawaii, mientras que el último ha sido empleado en Australia. Antes del inicio del presente trabajo no se había intentado probar el colector tipo "Phillips" en ningún lugar del Caribe, a pesar de su comprobada eficiencia para los puerulos de P. cygnus en Australia (Morgan et al. 1982). Sin embargo, cabe señalar que este colector no dió resultados adecuados en estudios de reclutamiento de postlarvas de Jasus edwardsii en Nueva Zelanda (Booth 1979) ni de P. interruptus en California (Serfling y Ford 1975), por lo que en estos dos casos se diseñaron colectores diferentes. Cuando el presente estudio se encontraba en marcha, se inició una investigación sobre los patrones de asentamiento de P. argus en Cuba con los colectores Phillips originales (Cruz et al. 1992).

Con el objeto de estudiar los patrones de asentamiento de puerulos de P. argus en la Bahía de la Ascensión, se diseñó un colector con base en el modelo Phillips, pero utilizando materiales de bajo costo. La decisión de utilizar un colector tipo Phillips se basó en la similitud de los sustratos naturales de asentamiento de los puerulos de P. cygnus y P. argus, que básicamente son pastos marinos y macroalgas.

El colector diseñado (Gutiérrez-Carbonell et al. 1992) consta de una estructura cilíndrica cubierta en su exterior por mechones de fibra sintética que simula la vegetación sumergida (Fig. 5). La estructura cilíndrica que soporta el área de colecta consiste en una cubeta de plástico invertida, de 19 l, de 35 cm de altura y 30 cm de diámetro, del tipo en el cual se vende la pintura en establecimientos comerciales. La superficie externa de la cubeta se forró con un rectángulo de material tomado de costales sintéticos para harina de trigo, de 30 cm de altura por 95 cm de base. Un total de 110 mechones de 25 cm de longitud, elaborados con una fibra sintética denominada "filástica", que se utiliza por lo común para hacer las protecciones de las redes de arrastre camarónicas, se cosieron con hilo de monofilamento de 60 lb a la superficie externa de la cubeta, a través de 110 pares de pequeños orificios taladrados previamente. Las fibras de filástica son planas, de 1 m de largo por 1 cm de ancho. Se decidió deshilar la fibra pasando los mechones entre dos tablas con clavos, para aumentar la complejidad de la superficie de recolecta.

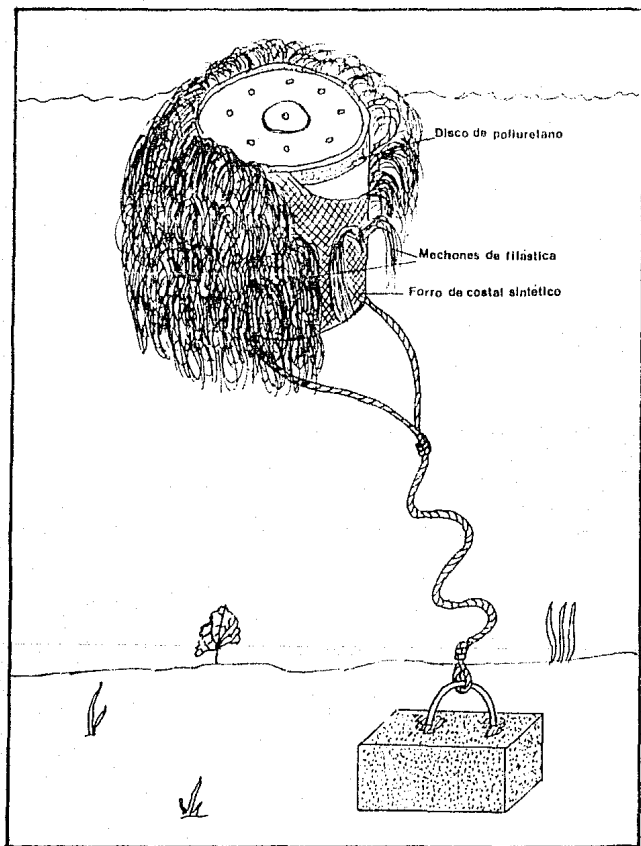


Fig. 5.- Esquema del colector Phillips modificado, diseñado en el presente estudio, para postlarvas de langosta. La base cilíndrica mide 30 cm de diámetro y 75 cm de altura.

El colector debe mantenerse flotando justo debajo de la superficie del agua, para asegurar que los puerulos que se encuentren posteriormente en él se hayan asentado desde el agua. Para obtener esta flotabilidad, fue suficiente con colocar en el interior de la cubeta, contra su base, un disco de poliuretano de 2.5 cm de grosor y del mismo diámetro que la cubeta. Antes de introducir este disco, se taladraron varios agujeros en la base de la cubeta, para impedir que quedara aire atrapado entre ésta y el flotador. Antes de construir el colector, se removió el asa de la cubeta, y los orificios en los cuales ésta se encontraba fueron agrandados para permitir el paso de un cabo de polipropileno de 1 cm de diámetro. Este mismo cabo se utilizó para atar el colector a un peso de concreto de aproximadamente 20 kg de peso.

Con el objeto de simular las macrofitas comúnmente encontradas en la Bahía de la Ascensión (principalmente el pasto Halagalia testudinum y la rodofita Laurencia spp.), y que han sido registradas como sustratos naturales de asentamiento de puerulos de P. argus (Witham et al. 1969, Marx y Herrnkind 1985a y b, Herrnkind y Butler 1986), algunos colectores se construyeron con fibra verde y otros con fibra roja.

Los colectores Phillips se examinan de la siguiente manera: el colector se extrae del agua y se le agita vigorosa y repetidamente adentro de una tina circular grande a bordo de la lancha. La captura así obtenida se pasa por un tamiz de malla pequeña, y los puerulos y pequeños juveniles se separan y se cuentan.

3.3.2. Estaciones de muestreo

Phillips (1972) y Phillips y Hall (1978) han recomendado instalar los colectores en aguas tranquilas protegidas por arrecifes costeros. Sin embargo, en el presente estudio las estaciones seleccionadas cubrieron varios tipos de localidades, con el objeto de seleccionar posteriormente las más adecuadas para el análisis del reclutamiento a largo plazo.

En un principio, el estudio estuvo enfocado al conocimiento de los patrones de reclutamiento de puerulos en la Bahía de la Ascensión. Sin embargo, más adelante se instalaron colectores en una estación de muestreo en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, al norte de la Bahía de la Ascensión, para comparar los patrones de reclutamiento en dos localidades costeras del Caribe mexicano.

A lo largo del estudio, se seleccionaron diversas estaciones de muestreo. No todos los años se utilizaron las

mismas estaciones, por lo que en adelante se hará referencia a las estaciones consideradas por su número respectivo.

A continuación, se describen brevemente las características generales de cada una de las estaciones utilizadas en las diversas etapas del estudio. Las estaciones 1 a 9 se encuentran en la Bahía de la Ascensión (Fig 6), mientras que la estación PM se refiere a la de Puerto Morelos (Fig. 7).

Estación 1 (Xohken): Ubicada al norte de la laguna arrecifal entre Punta Allen y el arrecife coralino, a una distancia aproximada de 50 m a sotavento del arrecife. La punta Xohken y el arrecife coralino protegen esta área del oleaje. El agua es muy transparente la mayor parte del tiempo. El fondo es arenoso, con agrupaciones dispersas de diversos organismos, tales como octocorales, pastos marinos (principalmente Thalassia testudinum) y manchones de algas (Laurencia scopionia, Laurencia sp., Halimeda incrassata, H. monile y Dictyota divaricata, entre otras). La profundidad media es de 1 m.

Estación 2 (El Faro): Se localiza a unos 50 m del manglar al sur de Punta Allen. Debido a su ubicación, se encuentra expuesta al oleaje que atraviesa una amplia interrupción en el arrecife, denominada localmente "la canal". Cuando los vientos proceden del este y del sureste, la turbidez del agua es relativamente elevada. El fondo está formado de arena y fango, con múltiples agujeros de organismos cavadores, pastos marinos, y algunas agrupaciones de algas (Acantophora spicifera, Dasya baillouviana, Spyridia filamentosa y Folysiphonia sp.). La profundidad media es de 2 m.

Estación 3 (Valencia): Esta estación se encuentra entre los cayos de manglar en la parte central de la bahía. Los canales que atraviesan los cayos presentan fuertes corrientes de marea, pero prácticamente no hay oleaje. El agua es por lo general turbia. El fondo consiste de arena fina, con agujeros de organismos cavadores y medusas bénticas del género Lassionea. La vegetación sumergida es escasa, y consiste del pasto Thalassia testudinum, y las algas Halimeda opuntia y Penicillus capitatus. La profundidad media es de 2.5 m.

Estación 4 (Hualastok): Ubicada en la parte sur de la boca de la bahía, a aproximadamente 50 m a sotavento de Punta Hualastok. La punta se encuentra bordeada de manglar. El agua en esta estación es muy calmada, pero a lo largo del tiempo siempre presentó una coloración amarillenta, lo que posiblemente indica un tiempo de permanencia largo, o una descarga fuerte de agua del manglar. El fondo está cubierto de lechos densos de pasto marino, aunque algunas algas también se encuentran presentes, tales como Laurencia

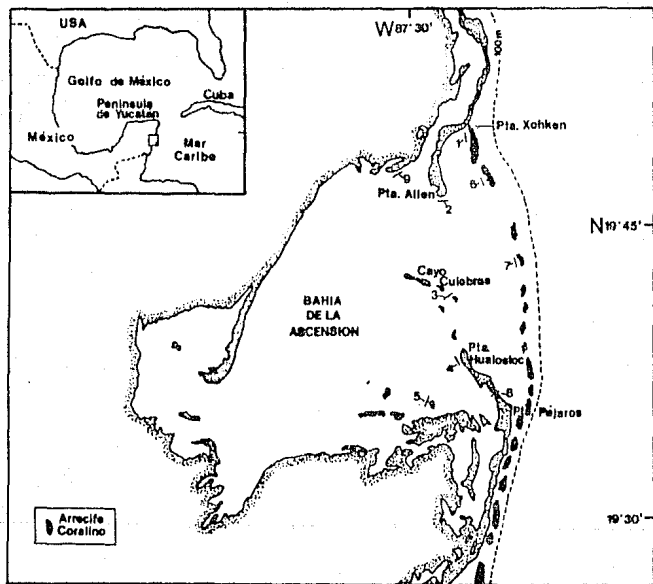


Fig. 6.- Ubicación de las nueve estaciones de muestreo, donde se colocaron colectores para postlarvas de *E. argus* en Bahía de la Ascension. Las áreas sombreadas representan el arrecife coralino.

intricata, Dictyota divericata, Jania adherens y Batophora oerstedii. La profundidad media es de 1.5 m.

Estación 5 (Cedros). Localizada también en la parte sur de la bahía, cercana a un cayo de manglar. El agua por lo general se presenta entre clara y ligeramente turbia. Esta estación se encuentra expuesta al oleaje generado por los vientos del norte que prevalecen a finales de otoño y durante el invierno. El fondo es arenoso, con algunos manchones de Laurencia intricata, L. poitei y Thalassia testudinum, así como con algunos crecimientos de las algas Batophora oerstedii, Digenia simplex, Diclyosphaeria cavernosa, Ceramium nitens y Chondria tenuissima. La profundidad es de 2 m.

Estación 6 (Bajo Colonia): Se encuentra al este de Punta Allen, a sotavento del arrecife coralino. Es muy similar a la estación 1, excepto que cuando soplan vientos del norte no tiene la misma protección contra el oleaje. La profundidad media es de 1.5 m.

Estación 7 (El Barco): Ubicada aproximadamente en el centro de la boca de la bahía, a sotavento de un banco coralino. El agua por lo general es clara y relativamente calmada, excepto cuando soplan vientos fuertes del norte o del sureste. El fondo es arenoso, con escaso pasto marino, y numerosos manchones del coral Acropora cervicornis, por lo general muerto. También existen algunos octocorales (Plexaura sp., Pseudopterogorgia sp., Eriareum sp.). La profundidad media de la estación es de 1.5 m.

Estación 8 (Pájaros): Es la estación localizada más al sur en la Bahía de la Ascensión. Se encuentra en un estrecho canal natural que comunica la Laguna de Pájaros con el mar. El canal está bordeado por manglares espesos, y está sujeto a fuertes corrientes de marea. El fondo es arenoso, con densos manchones de macroalgas de diversas especies, tales como Halimeda incrassata, H. opuntia, Penicillus dumetousus, y pastos marinos (Thalassia testudinum y Syringodium filiforme). El agua moderadamente turbia, con profundidad de 1.5 a 2 m.

Estación 9 (Cuatro Mogotes): Es la estación más interior en la bahía, a unos 50 m del manglar. El fondo es arenoso, con escaso crecimiento de pasto marino y algunos manchones dispersos de algas diversas. A diferencia de las demás estaciones, en las que los colectores se colocaron en sitios comparativamente alejados de la costa, con cierto flujo de agua, esta estación se encuentra cerca de la costa, donde rompe el oleaje. El agua es relativamente clara y calmada; la profundidad es menor a 1 m.

Estación PM (Puerto Morelos): Esta estación se ubicó por detrás del arrecife coralino frente a Puerto Morelos, a

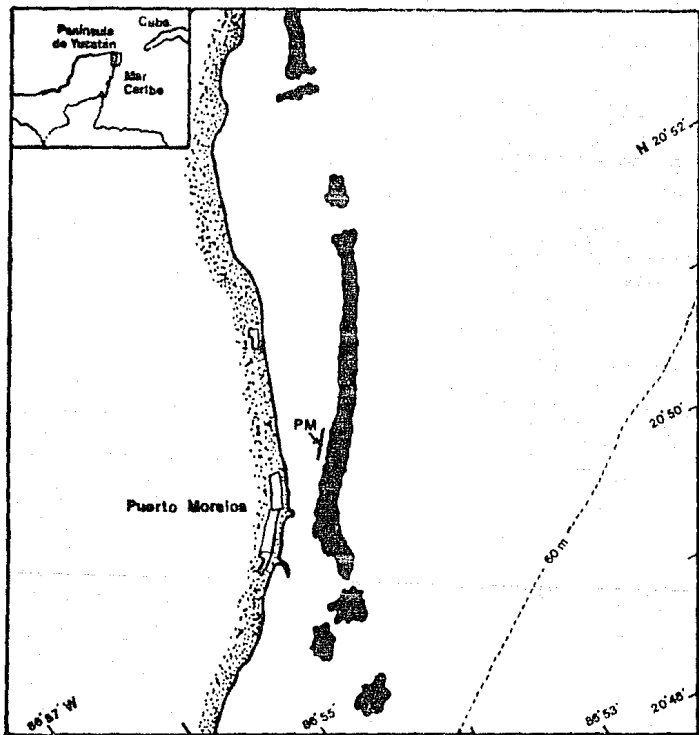


Fig. 7.- Ubicación de la estación de muestreo PM, donde se colocaron colectores para postlarvas de *P. argus* en Puerto Morelos. Las áreas negras representan el arrecife coralino.

una distancia aproximada de 700 m de la costa. El fondo es de arena gruesa producida a partir de restos de organismos, particularmente algas del género Halimeda, con crecimiento de gorgonáceos, algas y una gran variedad de organismos asociados. El agua es clara y calmada, y la profundidad es de aproximadamente 2 m.

3.3.3. Etapa 1: Prueba del colector diseñado y comparación de su eficiencia con el colector tipo Witham

Puesto que en todos los estudios previos sobre reclutamiento de puerulos de P. argus en Florida y algunas islas del Caribe se utilizaron colectores tipo Witham, simultáneamente a la prueba del colector tipo Phillips modificado, se llevó a cabo un experimento para comparar la eficiencia de ambos tipos de colectores. Para ello se contó con tres colectores tipo Witham, donados por D. Miller (State University of New York). Estos colectores consisten en un marco rectangular de tubo de PVC de 3/4" de 45 cm de longitud, con seis tubos transversales de 40 cm de longitud. El material de colecta de este tipo de colector está formado por seis placas de filtro para aparatos de aire acondicionado, de 2.5 cm de grosor, 40 cm de ancho, y 65 cm de longitud. Cada placa se dobla por la mitad, pasándola por encima de un tubo transversal, de manera que quedan 12 hojas de material de aproximadamente 30 cm de longitud (Fig. 8). El aire atrapado en el marco de PVC sellado provee de suficiente flotación. En uno de los extremos del colector, se ata un cabo de polipropileno de 1 cm de diámetro, mismo que por su otro extremo se amarra a un peso de concreto (Bannerot et al., 1992). La revisión del colector Witham consiste en extraerlo del agua y examinar cada una de sus hojas, como si se leyera un libro.

Esta etapa se llevó a cabo entre el 31 de marzo y el 16 de octubre de 1987, en las estaciones 1, 2 y 3. Las revisiones de los colectores se hicieron una vez a la semana. Los periodos de revisión y el número de colectores utilizados en cada una de las estaciones fueron los siguientes:

Estación 1: Cuatro colectores Phillips (dos verdes y dos rojos) y un colector Witham. El periodo de revisión abarcó del 9 de abril al 26 de julio de 1987 (16 semanas).

Estación 2: Cuatro colectores Phillips (tres verdes y uno rojo) y un colector Witham. El periodo de revisión abarcó del 31 de marzo al 16 de octubre de 1987 (28 semanas).

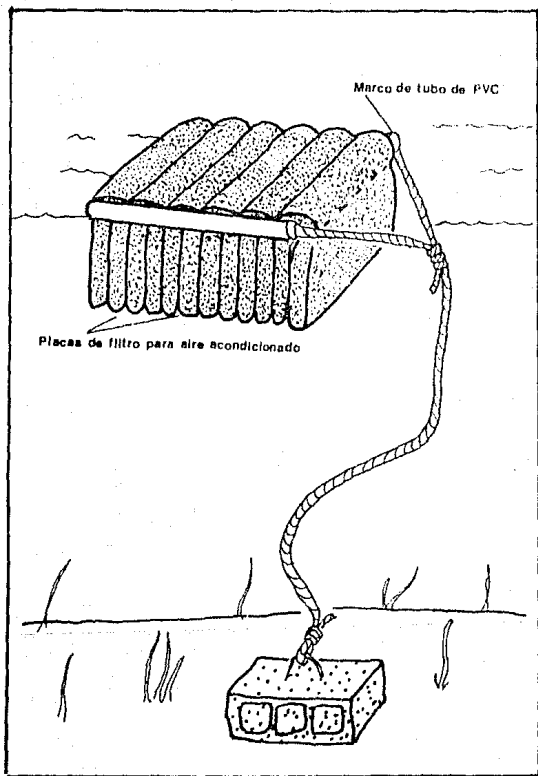


Fig. 8.- Esquema del colector Wilham. La base rectangular mide 45 x 40 cm, y la longitud de las placas recolectoras es de 30 cm.

Estación 3: Cinco colectores Phillips (tres verdes y dos rojos) y un colector Witham. La revisión incluyó del 31 de marzo al 9 de agosto de 1987 (19 semanas).

La eficiencia de los colectores se comparó en función del número promedio de postlarvas por tipo de colector por número de revisiones del colector. El experimento estuvo desbalanceado por las siguientes razones: (a) hubo más colectores Phillips que Witham en cada estación, y (b) el color de los colectores era diferente, enmascarando cualquier posible interacción entre el tipo y el color del colector. Por tanto, se aplicaron pruebas planeadas de comparación de medias, adecuadas para compensar este tipo de sesgo en los datos. Esta comparación se realizó para los datos de cada una de las estaciones por separado, ya que lo que interesaba era comparar la eficiencia de los dos tipos de colectores independientemente del efecto de la localidad en la abundancia de las capturas. Se aplicó a los datos una transformación logarítmica ($\log(x+1)$) para normalizar los datos (Underwood 1981), y posteriormente se aplicó una prueba de *t* de Student para diferencias entre dos medias (Zar 1984). Sin embargo, las varianzas de los datos de las estaciones 2 y 3 no pudieron homogeneizarse a pesar de la transformación, por lo que en este caso se aplicó una prueba aproximada de *t* de Welch para muestras con varianzas desiguales (Day y Quinn 1989).

En todas las pruebas estadísticas realizadas en el estudio, el nivel nominal de confianza considerado fué de $P = 0.05$.

Además de la eficiencia de los colectores en términos de los puerulos obtenidos, se comparó el costo del colector (solamente materiales, sin tomar en cuenta mano de obra), el tiempo invertido en la revisión, y la durabilidad de los colectores en función de su estado y grado de deterioro al final del período de estudio.

3.3.4. Etapa 2: Relación del reclutamiento de postlarvas con las fases lunares (Marzo 1987-marzo 1988)

En ésta, y en las siguientes etapas del estudio, solamente se utilizaron colectores "Phillips" modificados.

En esta etapa del estudio, se analizaron los patrones de asentamiento de puerulos en relación con las fases lunares, en cinco estaciones de muestreo (estaciones 1 a 5). Para ello, se llevaron a cabo revisiones semanales de los colectores entre marzo de 1987 y marzo de 1988. La mayor parte de las revisiones se efectuaron el día posterior a la fecha de cada fase lunar. Las estaciones y los colectores que se utilizaron fueron:

Estación 1: Cuatro colectores, 2 verdes y 2 rojos.

Estación 2: Cinco colectores, 4 verdes y 1 rojo.

Estación 3: Cinco colectores, 3 verdes y 2 rojos.

Estación 4: Cinco colectores, 3 verdes y 2 rojos.

Estación 5: Cinco colectores, 3 rojos y 2 verdes.

Los datos fueron estandarizados como número de puerulos por colector por semana. Se aplicó una análisis de varianza (ANOVA) de una vía, con las cuatro fases lunares como factor fijo. Fué necesario transformar los datos a $\log(x + 1)$ para homogeneizar las varianzas entre las estaciones (Underwood 1981). El método de Tukey de comparación entre pares de medias con muestras de tamaño desigual (Sokal y Rohlf 1981) se utilizó para detectar las diferencias entre los resultados obtenidos en las distintas fases lunares.

Para probar el efecto del color de la fibra utilizada en colectores verdes y rojos, se aplicó una prueba de t aproximada para medias de muestras con varianzas desiguales (Sokal y Rohlf 1981) al conjunto de los datos de los colectores verdes y rojos.

3.3.5. Etapa 3: Variación espacial del reclutamiento de puerulos en Bahía de la Ascensión (Marzo 1987-Marzo 1989)

El análisis de los resultados sobre variación espacial del reclutamiento en Bahía de la Ascensión abarcó los datos obtenidos durante dos ciclos anuales: marzo de 1987 a marzo de 1989. Entre marzo de 1987 y marzo de 1988, los datos utilizados corresponden a las mismas estaciones y número de colectores señalados en la etapa 2. A partir de marzo de 1988, y con base en los resultados de la etapa 2, se modificó el calendario de muestreo, haciéndose dos revisiones mensuales en los periodos de luna nueva y cuarto creciente. Las estaciones 4 y 5 se eliminaron en esta etapa, y se agregaron las estaciones 6 a 9, quedando un total de siete estaciones de muestreo. El número de colectores en cada una de ellas fueron los siguientes:

Estaciones 1, 2 y 6 a 9: Cuatro colectores, 2 verdes y 2 rojos.

Estación 3: Seis colectores, 3 verdes y 3 rojos.

Los datos fueron estandarizados como número promedio de puerulos por colector por mes. Se utilizó, para cada caso (estaciones 1 a 5, marzo 1987-marzo 1988, y estaciones 1, 2,

6-9 para el periodo marzo 1988-marzo 1989), un ANOVA de una vía, con las estaciones como factor fijo. Posteriormente, se aplicó el método de Tukey de comparaciones múltiples entre pares de medias de muestras de tamaño desigual (Sokal y Rohlf 1981) para detectar las diferencias entre las estaciones de muestreo en cada año.

Los puerulos no se alimentan (Phillips 1986, Lyons 1986, Kittaka 1988, Kittaka y Kimura 1989), pero empiezan a hacerlo una vez que mudan en postpuerulos. Para determinar si las posibles variaciones espaciales en las colectas de puerulos estarían en parte determinadas por la presencia o ausencia de organismos que pudieran servir de alimento a los postpuerulos en los colectores, se llevó un registro de la abundancia relativa de los diferentes grupos faunísticos presentes en los colectores de las estaciones 1 a 5 entre marzo de 1987 y marzo de 1988.

La variabilidad en la captura de los colectores individuales en cada estación se evaluó por medio del coeficiente de variación (Steel y Torrie 1980), definido para este estudio como la desviación estandar sobre la media de la captura de cada colector.

3.3.6. Etapa 4: Análisis de largo plazo del reclutamiento de puerulos

Con el objeto de conocer la variación en el reclutamiento de puerulos en un periodo de tiempo largo, y con base en los resultados de las etapas 2 y 3, se seleccionaron dos estaciones en la Bahía de la Ascensión para efectuar un análisis de largo plazo, y se instalaron los colectores en la estación FM (Puerto Morelos), efectuándose una revisión al mes, inmediatamente después de la fase lunar de cuarto creciente. Así, el análisis incluye las siguientes estaciones y colectores:

Estación 1: Cuatro colectores (2 verdes y 2 rojos).

Estación 9: Cuatro colectores (2 verdes y 2 rojos).

Estación FM: Cuatro colectores (2 verdes y 2 rojos).

Para esta etapa del estudio, se utilizó la información obtenida desde marzo de 1987 hasta diciembre de 1992 en la estación 1, de marzo de 1988 a diciembre de 1992 en la estación 9, y de mayo de 1990 a diciembre de 1992 en la estación FM. Los datos se estandarizaron como número promedio de puerulos por colector por mes. Se calcularon los límites de confianza al 95% para las medias de cada mes como una medida de la precisión de la estimación de la media (Zar 1984). Al igual que en la etapa anterior, se calculó el

coeficiente de variación para cada colector individual en las tres estaciones, pero incorporando los datos del período completo de muestreo de cada estación.

Para detectar si la posición individual de los colectores en cada una de las tres estaciones consideradas podría influenciar la captura de puerulos por ese colector, se hizo una prueba de la homogeneidad de las capturas de los colectores individuales aplicando una prueba de G de razón de verosimilitudes a todas las muestras en las que no se obtuvieron capturas iguales a 0 (Sokal y Rohlf 1981, Zar 1984, Phillips y Hall 1978).

Con el objeto de determinar el porcentaje de estos organismos en la captura, en los muestreos efectuados entre diciembre de 1991 y diciembre de 1992, se llevó a cabo un cuidadoso registro del grado de pigmentación de los puerulos, y de la presencia de postpuerulos y juveniles posteriores a este estadio, en los colectores de las tres estaciones. Los organismos se asignaron a uno de los siguientes cuatro grupos: (1) puerulos transparentes (puerulos muy recientemente asentados, completa o casi completamente transparentes); (2) puerulos pigmentados (puerulos que ya presentaban bandas de pigmentación por debajo del exoesqueleto transparente); (3) postpuerulos (individuos que ya habían tenido una muda y representan el primer estadio juvenil); y (4) juveniles (individuos que, por su tamaño y coloración, evidenciaban haber tenido más de una muda).

3.4. PARAMETROS AMBIENTALES

Con el objeto de relacionar los patrones temporales y espaciales de asentamiento de postlarvas en los colectores, se consideraron diversos parámetros ambientales. A lo largo de todo el estudio, y de manera simultánea a la revisión de los colectores, se midió la temperatura del agua de superficie ($\pm 0.1^\circ$ C) con un termómetro de cubeta, en cada una de las estaciones de muestreo. Asimismo, se determinó visualmente la turbidez relativa del agua, en una escala de 1 (transparente) a 4 (muy turbia), y se anotó la dirección relativa del viento y de la corriente superficial.

Por otro lado, puesto que diversos autores han sugerido que los patrones de reclutamiento de postlarvas se encuentran determinados por factores ambientales de gran escala (Phillips y McWilliam 1986, Fringie 1986, Pearce y Phillips 1988, Phillips *et al.* 1991), se recopiló información sobre las corrientes marinas costeras y oceánicas en el Mar Caribe, el Mar Caimán, y particularmente

frente a la costa de Quintana Roo; y se analizaron los posibles efectos de la circulación sobre los patrones de reclutamiento.

3.5. IMPLICACIONES PESQUERAS DEL ESTUDIO DE PATRONES DE RECLUTAMIENTO DE POSTLARVAS

Uno de los objetivos de los programas de monitoreo de largo plazo de los niveles de reclutamiento de postlarvas es la posibilidad de utilizarlos en modelos pesqueros. Existen pocos antecedentes sobre este enfoque, el más notorio de los cuales es el caso de los modelos predictivos de la captura de Panulirus cygnus en Australia Occidental (Morgan *et al.*, 1982, Phillips 1986). En el presente estudio, se inició la recopilación de datos de producción de langosta en Quintana Roo, y particularmente en Bahía de la Ascensión y en Puerto Morelos, con el objeto de producir una base de datos de captura simultánea a la base de datos de reclutamiento de postlarvas de langosta. Aunque los modelos de este tipo requieren de series de tiempo más largas que las que aquí se presentan, se ofrece una primera relación tentativa.

Los datos de producción anual y mensual de langosta de Puerto Morelos se recopilaron en la Delegación Federal de Pesca del Quintana Roo y en la Soc. Coop. Prod. Pesquera "Pescadores de Puerto Morelos", y aquellos del área de la Bahía de la Ascensión en la Soc. Coop. Prod. Pesquera "Pescadores de Vigia Chico".

Adicionalmente a la recopilación de estadísticas de producción, se analizaron algunas características del método de pesca y de la captura de langosta obtenida por las cooperativas pesqueras de la Bahía de la Ascensión y de Puerto Morelos. Estas características fueron: la distribución mensual por tallas de la captura, las profundidades de captura, y las variaciones mensuales en la abundancia de la captura.

Los datos de distribución por tallas de la captura se obtuvieron a partir de los archivos existentes en la comercializadora "Ocean Garden". Esta empresa concentra la captura de langosta de un gran número de cooperativas, y utiliza los servicios de otras empacadoras locales como maquiladoras del producto. Las colas de langosta son separadas por intervalos de peso y empacadas en cajas de 4.536 kg de una sola categoría de peso, que contienen un número determinado de colas. Por tanto, los datos obtenidos se encontraban en número de cajas mensuales de cada categoría de peso de las colas de langosta provenientes de una determinada cooperativa. Estos datos se transformaron a

longitud cefalotorácica (LC, en mm) por medio de la ecuación $\text{Log PA (g)} = 2.550 \log \text{LC (mm)} - 2.69298$, en la que PA = peso de la cola (Lozano-Alvarez et al., 1989).

Por otro lado, puesto que los métodos de pesca y las características del área de pesca en Puerto Morelos y en la Bahía de la Ascensión son diferentes, estos factores también se tomaron en consideración para, en conjunto con las características de la captura, seleccionar un índice anual de captura con el cual relacionar el índice anual de reclutamiento en cada localidad.

4. RESULTADOS

4.1. COMPARACION DE LOS PUERULOS DE Panulirus argus Y Panulirus guttatus

4.1.1. Descripción del puerulo de Panulirus argus

Los puerulos de Panulirus argus analizados en este estudio presentaron características que coincidieron con las descritas por Lewis et al. (1952). El puerulo de P. argus (Fig. 9) es perfectamente transparente cuando acaba de mudar, excepto por los ojos y un par de manchas rojas en el tórax. No es hasta después de asentarse que el puerulo empieza a desarrollar pigmentación en el exoesqueleto nuevo que se está formando bajo el exoesqueleto transparente. Los ojos, que al principio son amarillos, se oscurecen hasta volverse casi negros. En los tres segmentos basales de la antena empieza a aparecer un tinte rosáceo. Unos días después, se desarrollan dos bandas rosáceas en el tórax y el abdomen, a cada lado de la línea media dorsal. Estas bandas se van oscureciendo y en unos días más los pereópodos adquieren bandas de color amarillo y café, mientras que los tres segmentos basales de las antenas y las bandas dorsales se oscurecen. Las antenas se colorean gradualmente de rosa y café, mientras que el resto del cuerpo adquiere tonos púrpura y café. En este momento, el puerulo muda al primer estadio de juvenil (llamado por diversos autores postpuerulo).

El caparazón del puerulo carece de los surcos y de la mayoría de las espinas presentes en el adulto. Excepto por el par de espinas supraorbitales y tres pequeños pares más, el caparazón es liso. Las espinas supraorbitales se proyectan hacia adelante sobre la base de los pedúnculos oculares, pero no alcanzan el borde posterior de la placa antenular. Inmediatamente por detrás de éstas hay un pequeño par de espinas que se proyectan sobre las bases de las supraorbitales. Existen otras dos espinas similares, una a cada lado del segundo par, cerca de los tergitos cefálicos. Por último, un cuarto par de espinas se localiza aproximadamente a un tercio de la longitud del caparazón, a partir de su extremo anterior.

Las anténulas son relativamente cortas, proyectándose solamente un poco más adelante de los tres segmentos basales de las antenas. Los exópodos y endópodos de las anténulas son de la misma longitud. Los endópodos poseen unas cuantas sedas, mientras que los exópodos tienen muchas. Los

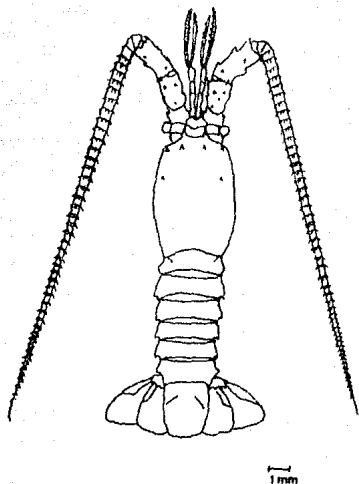


Fig. 9.- Representación esquemática del puerulo de Panulirus argus (tomado de Lewis et al. 1952).

pedúnculos de las antenas constan de tres segmentos, no poseen todas las espinas principales del adulto, carecen de las más pequeñas. Las antenas son segmentadas y poseen pequeñas espinas dirigidas hacia adelante en las líneas de segmentación. La longitud de las antenas es aproximadamente la misma que la corporal, y terminan en punta.

En vista lateral, el quinto esternito torácico de P. argus tiene una pequeña protuberancia redondeada, ventralmente dirigida.

A diferencia de los postpuerulos y juveniles, que tienen el cefalotórax aproximadamente cilíndrico en un corte transversal, los puerulos lo tienen más comprimido dorsoventralmente. Las medidas promedio del cefalotórax de 50 puerulos de P. argus colectados en Puerto Morelos y Bahía de la Ascensión fueron: 6.2 mm de longitud, 3.8 mm de anchura, y 2.3 mm de altura (Simonin, datos sin publicar). La longitud total promedio, excluyendo las antenas, fué de 18 mm.

4.1.2. Descripción del puerulo de Panulirus guttatus, y su comparación con el de P. argus

La siguiente es la primera descripción del puerulo de P. guttatus, y está basada solamente en cuatro ejemplares, ya que por causas aún no determinadas los puerulos de esta especie no suelen asentarse en los colectores artificiales. A lo largo de los seis años de muestreos con colectores en la Bahía de la Ascensión solamente se obtuvieron, en la estación I, dos puerulos con características notoriamente diferentes de las de los puerulos de P. argus. Estos puerulos se recolectaron el 12 de agosto de 1988 y el 16 de noviembre de 1991. Puesto que la única otra especie del género Panulirus existente en esa área es P. guttatus, se pensó que pudrían pertenecer a ella. Cada uno de los puerulos se colocó, en su momento, en acuarios en el laboratorio de Puerto Morelos, con el objeto de seguir su desarrollo y detectar los cambios en la pigmentación y en otros caracteres que permitieran asignarlos con más certeza a P. guttatus. Pero en ambos casos solamente se pudieron mantener un mes, tiempo en el cual tuvieron dos mudas. El primero de estos organismos se perdió a consecuencia del huracán "Gilberto" que azotó Puerto Morelos en septiembre de 1988, mientras que el segundo murió el 15 de diciembre de 1991 a causa de una falla en el sistema de recambio de agua del acuario.

Dos puerulos similares se obtuvieron en arrastres de plancton nocturnos frente a Puerto Morelos. Uno de ellos se recolectó en un arrastre de prueba en la estación I el 20 de julio de 1982, y el segundo el 8 de junio de 1991. Estos

puerulos fueron fijados inmediatamente después de su colecta. A partir de la observación detallada de las características de los dos ejemplares fijados, además de las notas tomadas sobre los dos puerulos mantenidos en acuarios, se hace la siguiente descripción.

Los puerulos eran completamente transparentes, a excepción de los ojos, y de unas bandas transversales rojizas a espacios regulares en las largas antenas. Uno de los puerulos tenía los ojos amarillentos, mientras que los otros tres los presentaban de color oscuro, casi negros.

El cefalotórax no es tan liso como el de los puerulos de P. argus. Los surcos transversales que indican la separación del cefalón y el tórax, aunque débiles, son visibles. Las espinas supra-orbitales son fuertes y agudas, y se proyectan por encima de los pedúnculos oculares hasta pasar ligeramente el borde posterior de la placa antenular. Además de los otros dos pares de espinas en la región cefálica y del par posterior, similares en forma a los de P. argus, el puerulo de P. guttatus posee una doble línea de pequeñas protuberancias redondeadas justo a cada lado de la línea media dorsal, por detrás del segundo par de espinas. Las anténulas son relativamente cortas, proyectándose un poco más adelante de los tres segmentos basales de las antenas, y son similares a las de P. argus. Los segmentos basales de las antenas tienen fuertes espinas. Las antenas son extremadamente largas y delgadas, aproximadamente tres veces la longitud corporal, y terminan en forma espatulada.

La longitud cefalotorácica de estos puerulos fué de 10 mm, y la total de aproximadamente 25 mm. A diferencia de P. argus, el quinto esternito torácico del puerulo de P. guttatus posee, en su parte ventral, una fuerte espina dirigida hacia la parte posterior del cuerpo.

De esta manera, los puerulos de P. argus y P. guttatus tienen marcadas diferencias que permiten distinguirlos fácilmente. La tabla 1 resume las principales diferencias entre los puerulos de ambas especies.

4.2. ESTUDIO DE LA ABUNDANCIA DE PUERULOS EN EL PLANCTON

A lo largo del período de estudio, se tomaron 55 muestras en la estación I y 56 en la estación II. No se obtuvieron muestras en los meses de octubre de 1983, febrero de 1984 y mayo de 1985, debido a fallas en el equipo de muestreo o a condiciones climáticas adversas. Las tablas 2 y 3 resumen los datos sobre volumen de agua filtrado,

TABLE 1.- Resumen de las principales diferencias encontradas entre los puerulos de *Panulirus argus* y de *P. guttatus*.

	<i>Panulirus argus</i>	<i>Panulirus guttatus</i>
Longitud cefalotorácica media (mm)	5.9	10.0
Longitud total media (mm)	18.0	30.0
Longitud relativa de las antenas,	1.5 veces la longitud del cuerpo	3 veces la longitud del cuerpo
Forma del extremo de la antena	Puntiaguda	Espatulada
Espinas en el caparazón	Espinas supraorbitales + tres pares de pequeñas espinas	Espinas supraorbitales + tres pares de pequeñas espinas, + doble hilera de pequeños nódulos redondeados por detrás de las espinas supraorbitales
Espinas supraorbitales	No rebasan los pedículos oculares y no llegan hasta el margen posterior de la placa antenular	Rebasan los pedículos oculares hasta el margen posterior de la placa antenular.
Proceso en el 5o. somite torácico.	Nódulo redondeado proyectado perpendicularmente al cuerpo.	Fuerte espina proyectada hacia la parte posterior del cuerpo.

TABLA 2.- Volumen de agua filtrada, temperatura (°C), salinidad y número de puerulos de *Panulirus argus* en cada una de las muestras de zooplancton obtenidas en la estación I, Puerto Morelos, julio 1983-junio 1985.

Número de muestra	Fecha	Volumen filtrado (m ³)	Temperat. (°C)	Salinidad (o/oo)	Número de puerulos
XII	10-Jul-83	223.0	28.7	36.284	0
XIII	10-Jul-83	228.5	28.7	36.284	0
XVI	11-Jul-83	231.7	28.8	36.334	0
XVII	11-Jul-83	238.8	28.8	36.334	0
XX	08-Aug-83	124.1	28.5	-	0
XXI	08-Aug-83	93.6	28.5	-	0
XXIV	09-Aug-83	257.7	28.2	-	0
XXV	09-Aug-83	-	28.2	-	0
XXVIII	08-Sep-83	238.3	28.5	35.834	0
XXIX	08-Sep-83	243.6	28.5	35.834	0
XXXII	09-Sep-83	298.5	-	-	1
XXXIII	09-Sep-83	243.1	-	-	1
2	07-Nov-83	192.7	28.2	36.061	0
1	07-Nov-83	173.9	28.2	36.061	0
5	09-Nov-83	197.0	28.2	35.620	0
6	09-Nov-83	183.5	28.2	35.620	0
9	07-Dec-83	298.9	27.7	-	0
10	07-Dec-83	94.3	27.7	-	0
13	10-Dec-83	202.4	27.8	35.979	0
14	10-Dec-83	155.4	27.8	35.979	0
17	11-Jan-84	178.0	26.2	36.265	0
18	11-Jan-84	181.9	26.2	36.265	0
21	13-Jan-84	199.5	26.2	36.303	0
22	13-Jan-84	201.4	26.2	36.303	0
25	13-Mar-84	278.6	26.2	36.082	0
27	14-Mar-84	-	26.3	36.283	0
29	05-Apr-84	211.0	26.4	36.303	0
30	05-Apr-84	-	26.4	36.303	0
33	06-Apr-84	208.0	26.3	36.426	0
34	06-Apr-84	193.6	26.3	36.426	0
37	07-May-84	182.1	27.4	35.979	0
38	07-May-84	177.5	27.4	35.979	0
41	08-May-84	216.7	26.4	36.410	0
42	08-May-84	214.3	26.4	36.410	0
45	05-Jun-84	222.3	27.6	36.222	1
46	05-Jun-84	230.8	27.6	36.222	0
49	06-Jun-84	238.8	27.8	36.075	0
50	06-Jun-84	241.0	27.8	36.075	0
53	02-Jul-84	227.8	28.2	36.380	0
54	02-Jul-84	230.5	28.2	36.380	0
57	03-Jul-84	226.0	28.4	36.204	0
58	03-Jul-84	230.7	28.4	36.204	0
61	29-Aug-84	220.8	28.2	-	0
62	29-Aug-84	204.1	28.2	-	0
69	26-Sep-84	192.1	28.2	-	0
70	26-Sep-84	163.3	28.2	-	1
73	31-Oct-84	198.8	28.1	36.265	0
75	27-Nov-84	171.4	27.1	-	0
77	20-Dec-84	105.8	26.2	36.413	0
79	25-Jan-85	237.2	25.9	-	0
81	20-Feb-84	168.5	25.6	-	0
83	22-Mar-85	253.6	26.2	36.961	0
85	22-Apr-85	237.7	26.9	36.531	0
87	20-Jun-85	212.5	27.8	36.410	0
88	20-Jun-85	218.1	27.8	36.489	0

TABLA 3.- Volumen de agua filtrada, temperatura (°C), salinidad y número de puerulos de *Parulirus argus* en cada una de las muestras de zooplancton obtenidas en la estación II, Puerto Morelos, julio 1983-junio 1985.

Número de muestra	Fecha	Volumen filtrado (m ³)	Temperat. (°C)	Salinidad (o/oo)	Número de puerulos
XIV	10-Jul-83	254.5	28.6	36.510	0
XV	10-Jul-83	268.4	28.6	36.510	0
XVIII	11-Jul-83	289.2	28.8	36.285	0
XIX	11-Jul-83	291.7	28.8	36.285	0
XXI	08-Aug-83	92.6	29.3	-	0
XXIII	08-Aug-83	97.6	29.3	-	4
XXVI	09-Aug-83	125.8	28.2	36.532	0
XXVII	09-Aug-83	189.1	28.2	36.532	1
XX	08-Sep-83	214.3	28.3	36.180	0
XXXI	08-Sep-83	284.0	28.3	36.180	0
XXXV	09-Sep-83	205.3	29.0	36.208	0
XXXIV	09-Sep-83	241.3	29.0	36.208	0
4	07-Nov-83	225.9	27.6	35.504	0
3	07-Nov-83	215.3	27.6	35.504	0
7	09-Nov-83	196.8	28.1	35.828	0
8	09-Nov-83	190.0	28.1	35.828	0
11	07-Dec-83	102.2	27.7	35.386	0
12	07-Dec-83	194.6	27.7	35.386	0
15	10-Dec-83	217.5	27.3	36.104	0
16	10-Dec-83	85.4	27.3	36.104	0
19	11-Jan-84	201.3	25.5	36.123	0
20	11-Jan-84	202.2	25.5	36.123	1
23	13-Jan-84	155.7	25.8	36.334	0
24	13-Jan-84	161.5	25.8	36.334	0
26	13-Mar-84	291.6	26.0	36.105	0
28	14-Mar-84	94.8	26.8	36.265	0
31	05-Apr-84	273.3	26.2	36.488	0
35	06-Apr-84	170.2	25.8	36.488	0
36	06-Apr-84	207.4	25.8	36.488	0
39	07-May-84	248.3	27.5	36.332	0
40	07-May-84	245.0	27.5	36.332	0
43	08-May-84	106.4	27.9	36.337	0
44	08-May-84	194.2	27.9	36.337	0
47	05-Jun-84	241.6	27.9	35.693	0
48	05-Jun-84	237.3	27.9	35.693	0
51	06-Jun-84	184.7	28.2	35.882	0
52	06-Jun-84	196.3	28.2	35.882	0
55	02-Jul-84	225.6	29.4	36.162	0
56	02-Jul-84	230.4	29.4	36.162	0
59	03-Jul-84	217.8	28.7	36.342	0
60	03-Jul-84	220.2	28.7	36.342	0
63	29-Aug-84	190.7	29.1	-	1
64	29-Aug-84	190.3	29.1	-	0
67	30-Aug-84	200.3	28.8	36.441	0
68	30-Aug-84	205.3	28.8	36.441	0
71	26-Sep-84	220.0	28.6	-	0
72	26-Sep-84	228.2	28.6	-	0
74	31-Oct-84	217.1	27.9	-	0
76	27-Nov-84	255.4	26.9	-	0
78	20-Dec-84	204.1	25.6	36.265	0
80	25-Jan-85	216.5	24.8	-	0
82	20-Feb-84	191.1	25.6	-	0
84	22-Mar-85	277.2	26.3	35.826	0
86	22-Apr-85	268.5	27.5	-	1
89	20-Jun-85	229.3	29.0	35.849	0
90	20-Jun-85	226.6	29.0	36.495	0
56		11688.2			8

temperatura y salinidad, en cada uno de los muestreos llevados a cabo en las estaciones I y II, respectivamente.

A pesar de que en la estación I se filtró un total de 10,613 m³ de agua en los 55 arrastres, solamente se obtuvieron 4 puerulos en el total de las muestras. Los puerulos se presentaron en septiembre de 1983 (2 individuos), junio de 1984 (1), y septiembre de 1984 (1) (Tabla 2).

De manera similar, en los 56 arrastres efectuados en la estación II, en los cuales se filtró un total de 11,688 m³ de agua, solamente se capturaron 8 puerulos. De éstos, 5 se obtuvieron en agosto de 1983, y uno en cada uno de los siguientes muestreos: enero y agosto de 1984, y abril de 1985 (Tabla 3).

La escasez de puerulos capturados impidió hacer un análisis sobre su posible densidad en la columna de agua, y su relación con parámetros ambientales a lo largo del tiempo.

Cabe señalar que en un gran número de arrastres, las redes atraparón cantidades considerables de sargazo y restos flotantes de pastos marinos diversos, dificultando la operación adecuada de las redes y obstaculizando el funcionamiento de los flujómetros.

4.3. ESTUDIO DEL ASENTAMIENTO DE PUERULOS EN COLECTORES ARTIFICIALES

4.3.1. Etapa 1: Prueba del colector diseñado y comparación de su eficiencia con el colector tipo Witham

4.3.1.1. Eficiencia de los colectores

Durante el periodo de la prueba de los colectores, se obtuvieron 190 puerulos. En la tabla 4 aparece, para cada una de las estaciones, la información sobre número total de puerulos por tipo de colector, el número de semanas que cubrió el estudio, y el número promedio de puerulos por colector por revisión. En la misma tabla se ofrecen los resultados de las medias y desviaciones standard obtenidas con los datos reales y con los datos transformados. Los resultados de la comparación de la eficiencia del colector Phillips con la del colector Witham en cada una de las tres estaciones de muestreo se presenta en la tabla 5. En ninguna de las estaciones hubo diferencias significativas en la eficiencia de los colectores, aunque en las estaciones 2 y 3 se obtuvieron números muy escasos de puerulos, con valores iguales a 0 durante muchas revisiones, por lo que la no-

TABLE 4.- Resumen de los datos de la prueba de colectores en las estaciones 1-3
Bahía de la Ascensión, marzo-octubre 1967. (D.S.= desviación standard)

Tipo de colector	Estación 1		Estación 2		Estación 3	
	Phillips	Witham	Phillips	Witham	Phillips	Witham
Total puerulos	91	23	42	4	32	2
Total colectores	4	1	5	1	5	1
Total semanas	16	16	28	28	19	19
N (no. colect-revisión)†	59	16	119	28	88	19
Media real	1.54	1.44	0.35	0.14	0.36	0.11
D.S. real	2.66	2.50	0.93	0.44	0.87	0.31
Media transf. log (x+1)	0.25304	0.23921	0.08109	0.03854	0.08526	0.03169
D.S. transf. log(x+1)	0.33196	0.33273	0.17824	0.11663	0.18160	0.09491

† N no siempre coincide con el producto del total de colectores por el total de semanas, porque algunos colectores se extraviaron en algun momento.

TABLE 5.- Resultados de la prueba de comparación entre la eficiencia de los colectores Phillips y Witham, estaciones 1-3, Bahía de la Ascensión, marzo-octubre 1937. (Datos transformados a $(\log x+1)$, $P = 0.05$)

	Phillips			Witham			g.l.	L
	Media	Varianza	N	Media	Varianza	N		
Estación 1	0.2530	0.1102	59	0.2592	0.1107	16	73†	0.148†
Estación 2	0.0811	0.0318	119	0.0385	0.0136	28	60††	1.649††
Estación 3	0.0853	0.0330	88	0.0317	0.0090	19	51††	2.009††

† Prueba de t de Student, varianzas homogéneas (no significativa)

†† Prueba aproximada de L de Welch, varianzas heterogéneas (no significativa)

normalidad de las muestras de estas estaciones fué mayor que en la 1. Aún después de transformar los datos, las varianzas permanecieron heterogéneas en estas dos estaciones, y aunque se utilizó una prueba indicada para este tipo de situaciones, los resultados de las estaciones 2 y 3 deben tomarse con cierta reserva. Afortunadamente, en la estación 1 los datos cumplieron con las suposiciones en las que se basan las pruebas estadísticas, y la no significancia de la comparación entre los dos tipos de colectores quedó mejor sustentada.

4.3.1.2. Costo de los colectores

El costo total del colector Phillips modificado, incluyendo cubeta, fibra sintética, cuerda, flotador, peso de concreto, hilo de monofilamento, y material del costal sintético, fué el equivalente a \$10.00 U.S. Bannerot *et al.* (1992) estimaron el costo del colector Witham, incluyendo material de PVC, cemento para PVC, placas de filtro, cabo, peso y muerto, en alrededor de \$29.00 U.S.

4.3.1.3. Durabilidad de los colectores

La duración promedio del estudio fué de 21 semanas. En este periodo, no se dió mantenimiento a ningún colector, de manera que todos estuvieron sujetos a la misma tasa de deterioro. Todos ellos, independientemente de su tipo, empezaron a cubrirse de organismos de diversas clases, principalmente algas rodofitas (Laurencia, Chondria, Digenia y algunas coralinas) y clorofitas (Enteromorpha, Siphonocladus, Cladophora), así como algunos hidrozoarios y briozoarios, entre dos y cuatro semanas después de haber sido instalados. Solamente cuando el crecimiento de estos organismos era muy denso, se daba una ligera limpieza a los colectores. En la estación 3, los colectores atrapaban gran cantidad de sedimento en suspensión. A los dos meses de iniciado el estudio, las placas de los colectores Witham, particularmente las más exteriores, empezaron a deshilacharse y a perder trozos de material.

El colector Witham de la estación 1 se perdió entre el 26 de julio y el 3 de agosto. Entre agosto y septiembre, la revisión de los colectores Witham restantes se dificultó en gran medida, ya que se perdían grandes trozos del material de filtro al ser revisados. El colector Witham de la estación 3 se perdió entre el 9 y el 16 de agosto, y el de la estación 2 se dió de baja el 16 de octubre por encontrarse en muy mal estado.

En cambio, los colectores Phillips modificados retuvieron los mechones de filástica a lo largo del periodo de estudio, a pesar de que en ocasiones el crecimiento de organismos en ellos era profuso. La limpieza de estos colectores se hacía fácilmente, mientras que la de los colectores Witham requería un gran cuidado, ya que las placas de filtro perdían material al limpiarse. Al finalizar el estudio, los colectores Phillips modificados permanecieron útiles y en buenas condiciones durante seis meses más.

4.3.1.4. Facilidad de revisión

La extracción del agua, su sacudimiento en la tina y el tamizado del material recolectado en los colectores Phillips eran operaciones rápidas, que requerían entre 5 y 10 minutos. Sin embargo, cuando los colectores tenían gran cantidad de organismos fijos, o cuando habían atrapado gran cantidad de sedimento suspendido, la revisión del material colectado consumía más tiempo (máximo 15 min). Durante algunas revisiones, se dió una segunda sacudida al colector 5 minutos después de la primera, con el objeto de observar si algunas postlarvas habían resistido la primera sacudida. Esta operación dió resultados negativos, por lo que se suspendió.

La operación completa de revisión de los colectores tipo Witham requirió de menos esfuerzo y por lo general fué más rápida (aproximadamente 5 min) que la de los tipo Phillips. Cuando los colectores Witham estaban muy sucios, su revisión también consumía más tiempo (máximo 10 min).

4.3.2. **Etapa 2: Relación del reclutamiento de postlarvas con las fases lunares**

Debido a la escasez de puerulos obtenidos en las estaciones 2 a 5, se ejemplifica el efecto de la fase lunar sobre el reclutamiento con los datos obtenidos en los muestreos de la estación 1. El asentamiento de puerulos en los colectores se presentó como una serie de pulsos (Fig. 10). La magnitud de los pulsos varió en gran medida, siendo los mayores los que ocurrieron el 30 de abril, el 26 de septiembre y el 23 de octubre.

La mayoría de los puerulos se asentaron en las fases de cuarto menguante y luna nueva (Tabla 6a). Esto se ejemplifica con el análisis de las estaciones 1 y 2 (Fig. 11). Los colectos de puerulos por fase lunar en la estación 1 fueron significativamente diferentes ($F = 18.397$, $p < 0.0005$, tabla 6b). La comparación múltiple reconoció dos

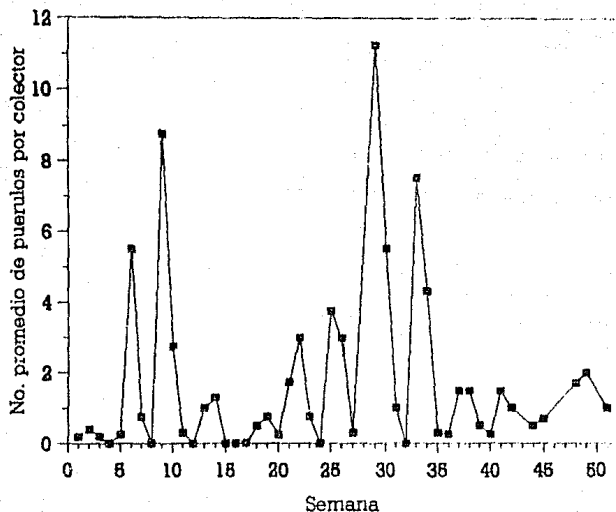


Fig. 10.- Número promedio de puerulos de Panulirus argus por colector Phillips modificado, en la estación 1 (Bahía de la Ascensión), a lo largo de 51 semanas de muestreo. La semana 1 corresponde al 5 de marzo de 1987, y la 51 al 4 de marzo de 1988. Se aprecian pulsos de reclutamiento aproximadamente cada cuatro a cinco semanas.

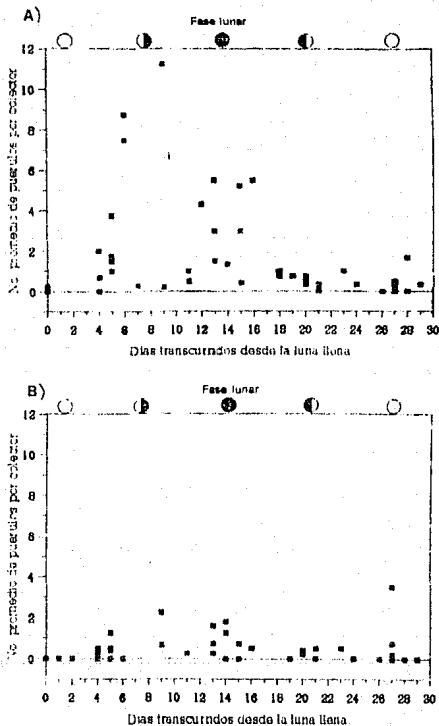


Fig. 11.- Patrón lunar del reclutamiento de puerulos de *Panulirus argus* en (a) la estación 1, y (b) la estación 2 en Bahía de la Ascensión, basado en la captura promedio de puerulos por colector.

TABLA 6.- a) Resumen de la información sobre la colecta de puerulos en cada fase lunar, datos de la estación 1, marzo 1987-marzo 1988. (LL = luna llena, CM = cuarto menguante, LN = luna nueva, CC = cuarto creciente. D.S. = desviación standard)

	Fase lunar			
	LL	CM	LN	CC
No. total de postlarvas	9	155	105	20
No. total de revisiones (No. colectores x fase lunar)	40	49	41	38
Media real	0.23	2.16	2.56	0.53
D.S. real	0.69	4.32	2.56	0.68
Media de datos transformados $\log(x + 1)$	0.0551	0.4301	0.4304	0.1453
D.S. de datos transformados $\log(x + 1)$	0.1432	0.3905	0.3350	0.1774

b) Resultados del ANOVA de una vía con fases lunares como factor fijo (datos transformados a $\log(x + 1)$)
P = 0.05)

Fuente de variación	SC	GL	CM	F
Total				
Entre fases	18.8333	167		
Error	4.7422	3	1.5807	
	14.0911	164	0.0859	18.397 (P < 0.0005)

c) Resultado de la prueba de Tukey-Kramer para comparación múltiple de pares de medias de muestras con tamaño desigual (datos transformados)
(P = 0.05)

Fase lunar	LN	CM	CC	LL
Media transformada	0.4394	0.4301	0.1453	0.0551
Medias similares	-----	-----	-----	-----

grupos de medias: las obtenidas en cuarto menguante y luna nueva en contraste con las de cuarto creciente y luna llena (Tabla 6c). El mismo patrón se observó en el resto de las estaciones de colecta, aunque con un número menor de puerulos.

Aunque en esta etapa del estudio no se registró minuciosamente el grado de pigmentación de los puerulos en los colectores, algunas observaciones en las hojas de campo indicaron por lo general una mayor cantidad de puerulos transparentes, recién asentados, en los muestreos de fechas alrededor de la luna nueva.

4.3.3. Etapa 3: Variaciones espaciales en los patrones de reclutamiento

4.3.3.1. Marzo 1987-marzo 1988

La tabla 7a resume la información sobre número total de puerulos capturados, número total de colectores revisados, y promedio de puerulos por colector en cada una de las 5 estaciones de muestreo durante el período marzo 1987-marzo 1988. Las diferencias entre estaciones de muestreo fueron significativas ($F = 45.667$, $P < 0.001$, Tabla 7b). La comparación múltiple de pares de medias separó a la estación 1, la cual obtuvo el mayor índice de reclutamiento, como un grupo diferente del resto de las estaciones, mientras que las medias de las estaciones 2 y 3 conformaron otro grupo, y las de las estaciones 4 y 5 uno más, con los menores valores encontrados (Tabla 7c).

La variedad de grupos faunísticos encontrados en los colectores de las estaciones 1 a 5 fué elevada, encontrándose 17 grupos en la estación 1, 14 en la 2, 13 en la 3, 12 en la 4 y 11 en la 5 (Tabla 8). En todas ellas predominaron los grupos representados por los anfípodos y los carideos. En las estaciones 1 y 2, los grópsidos y portúnidos también fueron abundantes, mientras que en la 4 los isópodos y los gasterópodos tuvieron cierta relevancia. Todos estos grupos faunísticos han sido registrados en los contenidos estomacales de postpuerulos y juveniles pequeños de P. argus (Andrée 1981, Marx y Herrnkind 1985a, Lalana y Ortiz 1990), así como en colectores de puerulos utilizados en Florida (Little 1977) y Cuba (Arrinda et al. 1990). Por tanto, se descartó esta posibilidad como una fuente de variación de la incidencia de postpuerulos en los colectores de las diferentes estaciones de muestreo.

Los coeficientes de variación (CV) de los colectores individuales fueron elevados (Tabla 9), pero menores que los registrados en otros estudios similares (MacDonald 1986). Los CV de los colectores instalados en las estaciones 4 y 5

TABLA 7.- a) Resumen de la información sobre las colectas de puerulos obtenidas en las estaciones 1-5 (Bahía de la Ascensión) durante el periodo Marzo 1987-Marzo 1988. (D.S. = desviación standard).

	Estación				
	1	2	3	4	5
No. total de postlarvas	289	89	91	30	26
No. total de revisiones (No. colectores x No. semanas)	168	204	207	224	188
No. exito de puerulos en una sola revisión	18	7	5	3	2
Media (No. de puerulos por revisión).	1.72	0.44	0.39	0.13	0.14
D.S.	2.99	0.99	0.84	0.41	0.36
Media transformada (log x + 1)	0.2765	0.1090	0.0948	0.0350	0.0410
D.S. transformada (log x + 1)	0.3348	0.1918	0.1826	0.1067	0.1053

b) Resultado del ANOVA de una vía con estaciones como factor fijo (datos transformados a (log x + 1), P = 0.05)

Fuente de variación	SC	GL	CM	F
Total	45.0386	1010		
Entre estaciones	6.9214	4	1.7303	
Error	38.1172	1006	0.0379	45.668 (P < 0.001)

c) Resultado de la prueba de Tukey-Kramer para comparación múltiple de pares de medias de muestras con tamaño desigual (datos transformados, P = 0.05)

Estación	1	2	3	5	4
Media transformada	0.2765	0.1090	0.0948	0.0410	0.0350
Medias similares	-----				

TABLA 8.- Abundancia relativa de grupos faunísticos registrados en los colectores de las estaciones 1 a 5, durante el periodo marzo 1987-marzo 1988 (o = presente solo en una ocasión; + poco abundante, ++ abundante, +++ muy abundante).

Grupo faunístico	Estación				
	1	2	3	4	5
Esponjas	o				
Gusanos	+	+	+	++	+
Nudibranchios	+	+		o	
Bivalvos	o	o			o
Gasterópodos	+	+	+	++	+
Isópodos	+	o	o	+++	+
Anfípodos	+++	+++	+++	+++	+++
Carídeos	+++	+++	+++	++	++
Stenópodos	+				
Xánthidos	+	+	+	o	+
Májidos	+	+	o	o	+
Grápsidos	+++	++	+	+	+
Portúnidos	++	++	+	+	+
Estomatópodos	+	+	+		
Equinodermos	+		o		
Ascidias	+	++	+	+	
Peces	++	+	+	+	+

TABLE 9.- Parámetros estadísticos de las capturas de puerulos en cada uno de los colectores de las cinco estaciones de muestreo (1-5) en Bahía de la Ascensión, marzo 1987-marzo 1988. (Media = número promedio de puerulos por mes, D.S. = desviación standard, N max. = número máximo de puerulos en una sola revisión, CV= coeficiente de variación).

Número de estación	Número de colector	Media real	D.S. real	N max.	Media transf. $\log(x+1)$	D.S. transf. $\log(x+1)$	CV
1	1	5.45	5.46	21	0.6869	0.3274	0.48
	2	5.15	6.51	24	0.5607	0.4572	0.82
	3	7.00	8.19	24	0.6622	0.4690	0.71
	4	5.53	5.3	15	0.6359	0.4280	0.67
2	1	2.35	2.22	7	0.4130	0.3303	0.80
	2	1.21	0.95	3	0.2094	0.2084	0.70
	3	1.42	1.54	5	0.3027	0.2661	0.88
	4	1.21	1.52	4	0.2504	0.2798	1.12
3	1	0.57	0.98	3	0.1327	0.2175	1.64
	2	1.57	2.2	7	0.2775	0.3236	1.16
	3	1.12	1.14	3	0.2598	0.2442	0.90
	4	1.79	2.01	7	0.3424	0.2969	0.87
4	1	0.69	0.91	3	0.1756	0.2060	1.17
	2	0.54	0.93	3	0.1293	0.2064	1.60
	3	0.08	0.27	1	0.0232	0.0802	3.46
	4	0.62	0.74	2	0.1660	0.1880	1.15
	5	0.42	0.49	1	0.1254	0.1484	1.18
5	1	0.77	0.7	2	0.2123	0.1782	0.84
	2	0.42	0.5	1	0.1254	0.1484	1.18
	3	0.50	0.67	2	0.1580	0.1758	1.27
	4	0.31	0.46	1	0.0926	0.1389	1.50
	5	0.15	0.36	1	0.0463	0.1086	2.35

fueron los mayores, y también los que presentaron más discrepancias entre sí; en cambio los de la estación 1 fueron considerablemente menores, indicando un funcionamiento más homogéneo en los colectores colocados en los extremos (colectores número 1 y 4), que en los intermedios (2 y 3). Los colectores de las estaciones 2 y 3 tuvieron CV intermedios, y mostraron también cuando menos un colector con mayores variaciones en su captura que el resto.

Aparentemente, el color de los colectores no afectó su eficiencia. No se encontraron diferencias significativas en las capturas de los colectores de colores diferentes ($t = 0.908$, $gl = 174$, $P < 0.001$).

4.3.3.2. Marzo 1988-marzo 1989

La tabla 10a resume la información sobre la recolecta de puerulos para las siete estaciones de muestreo estudiadas durante el periodo marzo 1988-marzo 1989. En este año, se encontró una diferencia significativa en las colectas promedio entre las estaciones de muestreo ($F = 6.753$, $P < 0.001$) (Tabla 10b). Las estaciones 8, 7 y 1 fueron las más productivas y no presentaron diferencias significativas entre sí, mientras que las estaciones 3, 6 y 2 conformaron el grupo de las menos productivas. La estación 9 se encontró intermedia entre ambos grupos de medias (Tabla 10c).

Los colectores de las estaciones 1, 7 y 8, presentaron los CV menores y más homogéneos entre sí (Tabla 11). Durante este año, los mayores CV se encontraron en los colectores de las estaciones 2 y 3, con valores muy dispares, principalmente en la estación 3. Las estaciones 6 y 9 mostraron CV intermedios, pero en la 6 los dos colectores centrales mostraron una mayor variación en sus capturas.

En la figura 12 se representa el número promedio de puerulos por estación en cada uno de los dos años considerados en esta etapa del estudio.

4.3.4. Etapa 4: Análisis de largo plazo del reclutamiento de puerulos

Las estaciones 1 y 9 fueron seleccionadas para hacer el análisis de largo plazo del reclutamiento de puerulos. La estación 1 es una selección obvia, ya que durante los dos años que abarcaron las etapas anteriores del estudio, se mantuvo en el grupo de estaciones con los mayores índices de reclutamiento (Tablas 7 y 10), y los coeficientes de variación de sus colectores fueron de los menores encontrados en ambos años (Tablas 9 y 11). Por otro lado, la

(AGLA 10.- a) Resumen de la información sobre las colectas de puerulos obtenidas en las estaciones 1-3 y 5-9 (Bahía de la Ascensión) durante el periodo Marzo 1988-Marzo 1989, (D.S. = desviación standard).

	Estación						
	1	2	3	6	7	8	9
No. total de postlarvas	133	63	83	49	75	134	88
No. total de revisiones (No. colectores x No. semanas)	94	91	198	72	53	85	96
No. máximo de puerulos en una sola revisión	9	9	6	4	6	10	7
Media (No. de puerulos por revisión)	1.41	0.69	0.76	0.68	1.42	1.58	0.92
D.S.	1.87	1.56	1.22	0.95	1.51	1.89	1.30
Media transformada (log x + 1)	0.2847	0.1364	0.1731	0.1725	0.3013	0.3153	0.2972
D.S. transformada (log x + 1)	0.2788	0.2423	0.2306	0.2075	0.2665	0.2811	0.2418

b) Resultado del ANOVA de una vía con estaciones como factor fijo (datos transformados a $(\log x + 1)$, $P = 0.05$)

Fuente de variación	SC	GL	CM	F
Total	40.0752	598		
Entre estaciones	2.5672	8	0.4279	
Error	37.5080	592	0.0634	6.753 (P < 0.001)

c) Resultado de la prueba de Tukey-Kramer para comparación múltiple de pares de medias de muestras con tamaño desigual (datos transformados, $P = 0.05$)

Estación	8	7	1	9	3	6	2
Media transformada	0.3153	0.3013	0.2847	0.2972	0.1731	0.1725	0.1364
Medias similares	-----						

TABLA 11.- Parámetros estadísticos de las capturas de puerulos en cada uno de los colectores de las siete estaciones de muestreo (1-3, 6-8) en Bahía de la Ascensión, marzo 1988-marzo 1989. (Media = número promedio de puerulos por mes, D.S. = desviación standard, N max. = número máximo de puerulos en una sola revisión, CV= coeficiente de variación).

Número de estación	Número de colector	Media real	D.S. real	N max.	Media transf. $\log(x+1)$	D.S. transf. $\log(x+1)$	CV
1	1	4.33	3.61	11	0.6077	0.3482	0.57
	2	2.50	2.32	7	0.4382	0.3140	0.72
	3	2.33	1.88	7	0.4511	0.2590	0.57
	4	1.83	1.77	5	0.3569	0.2959	0.83
2	1	0.90	0.99	3	0.2236	0.2215	0.99
	2	2.27	2.95	10	0.3658	0.3492	0.95
	3	1.41	2.95	11	0.2300	0.2055	1.33
	4	0.83	1.95	7	0.1401	0.2736	1.95
3	1	0.50	1.12	3	0.1003	0.2244	2.24
	2	1.22	2.44	8	0.2064	0.2980	1.44
	3	1.10	1.44	5	0.2459	0.2431	0.99
	4	0.77	0.89	3	0.1988	0.2010	1.02
	5	1.75	2.00	6	0.3336	0.2976	0.89
	6	2.25	1.78	6	0.4397	0.2605	0.59
6	1	2.00	1.36	4	0.4296	0.2081	0.48
	2	0.50	0.71	2	0.1349	0.1814	1.35
	3	0.55	0.68	2	0.1534	0.1788	1.17
	4	1.38	1.78	6	0.2809	0.2763	0.98
7	1	3.00	2.72	8	0.4764	0.3534	0.74
	2	2.50	2.24	6	0.4252	0.3450	0.81
	3	2.71	2.60	7	0.4469	0.3407	0.76
	4	1.88	1.90	6	0.3690	0.2787	0.76
8	1	2.07	1.53	5	0.4211	0.2536	0.60
	2	2.57	2.13	8	0.4698	0.2831	0.60
	3	2.94	3.09	12	0.4600	0.3542	0.77
	4	4.00	2.97	11	0.6183	0.2764	0.45
9	1	2.23	3.12	11	0.3447	0.3650	1.06
	2	1.00	1.11	3	0.2355	0.2372	1.01
	3	2.23	1.97	6	0.4120	0.3072	0.75
	4	1.31	1.20	3	0.2954	0.2508	0.85

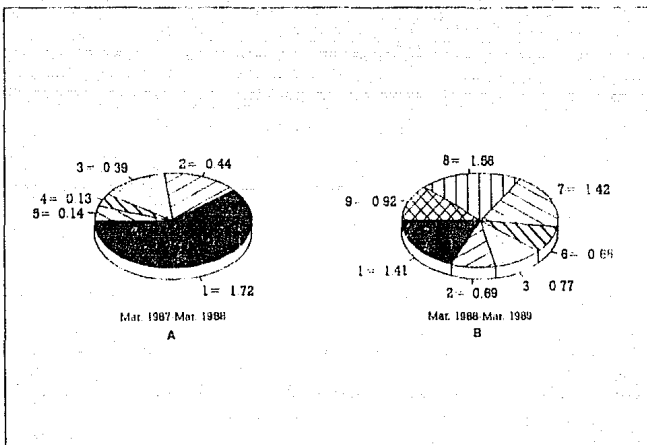


Fig. 12.- Número promedio anual de puerulos de *Panulirus argus* por colector en cada una de las estaciones de muestreo en Bahía de la Ascensión. (a) Ciclo anual marzo de 1987-marzo de 1988, estaciones 1 a 5. (b) Ciclo anual marzo de 1988-marzo de 1989, estaciones 1 a 5 y 6 a 9.

selección de la estación 9 puede parecer extraña, ya que durante el segundo año, cuando se instaló esta estación, las estaciones 7 y 8 brindaron comparativamente mejores resultados. Sin embargo, un análisis de largo plazo debe tomar en cuenta, entre otras cosas, las factibilidad de efectuar los muestreos a lo largo de un tiempo considerable. En este sentido, las estaciones 7 y 8 planteaban problemas de tipo logístico que a la larga podrían poner en riesgo la continuidad de los muestreos. Ambas estaciones están ubicadas lejos de Punta Allen, donde se encuentra la única población en toda la bahía, y de donde se parte para ir a hacer los muestreos. Para llegar a estas dos estaciones, es necesario atravesar "la Canal", operación que se torna sumamente difícil en tiempos de nortes o de surestes fuertes, debido al intenso oleaje que penetra por esta interrupción de la barrera arrecifal. De hecho, a lo largo de la etapa 3, hubo varias ocasiones en las cuales no fué posible hacer el muestreo en dichas estaciones por esta causa.

Por ello, se decidió seleccionar la estación 9, que ocupaba un lugar intermedio entre el grupo de estaciones con las mayores capturas y el grupo con las menores capturas (Tabla 10c). Además, la posición de esta estación, en la parte más interior del área de estudio, y por ende alejada del área de influjo de nuevas postlarvas, permitiría comparar, con un mayor número de datos, el reclutamiento entre esta estación y una estación "ideal" (la 1).

Así, a partir de abril de 1987, se estudió el reclutamiento de postlarvas en las estaciones 1 y 9, con una periodicidad de muestreo mensual, durante la fase de cuarto creciente. Las figuras 13 y 14 muestran el índice mensual de reclutamiento (número de puerulos por colector por mes) de estas dos estaciones, con sus límites de confianza al 95%, incluyendo los resultados desde el inicio de las recolectas en ambas estaciones (marzo de 1987 en la estación 1, y marzo de 1988 en la estación 9). Estos límites fueron calculados a partir de los datos transformados a $\log(x + 1)$ y posteriormente retransformados, por lo que no son simétricos respecto de la media (Underwood 1981, Zar 1984). Es evidente que la variación en los datos es muy elevada, lo que recalca el hecho de que los colectores no son dispositivos cuantitativos, sino solamente semicuantitativos, y que su uso permite conocer las tasas del reclutamiento y sus tendencias, y no la densidad de organismos que efectivamente se reclutan en el área.

La figura 13 muestra que en la estación 1 el reclutamiento de postlarvas siguen un patrón estacional. A lo largo del período de estudio, los máximos reclutamientos se han presentado en el otoño (septiembre-noviembre) en todos los años menos en 1991, año en el que ocurrió en el verano (junio-agosto). En 1987, 1988, 1990 y 1992, hubo un

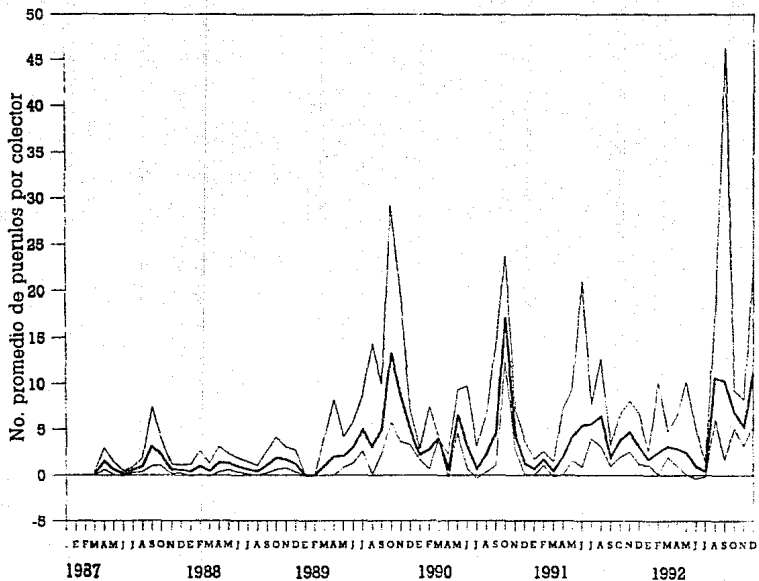


Fig. 10. Cuadro mensual de puerulos de *P. virus arsus* por colector, estación I Bahía de la Ascensión, desde marzo de 1987 hasta diciembre de 1992. La línea gruesa intermedia indica el promedio, - las líneas delgadas por encima y por debajo de la media indican los límites de confianza (95%) superior e inferior.

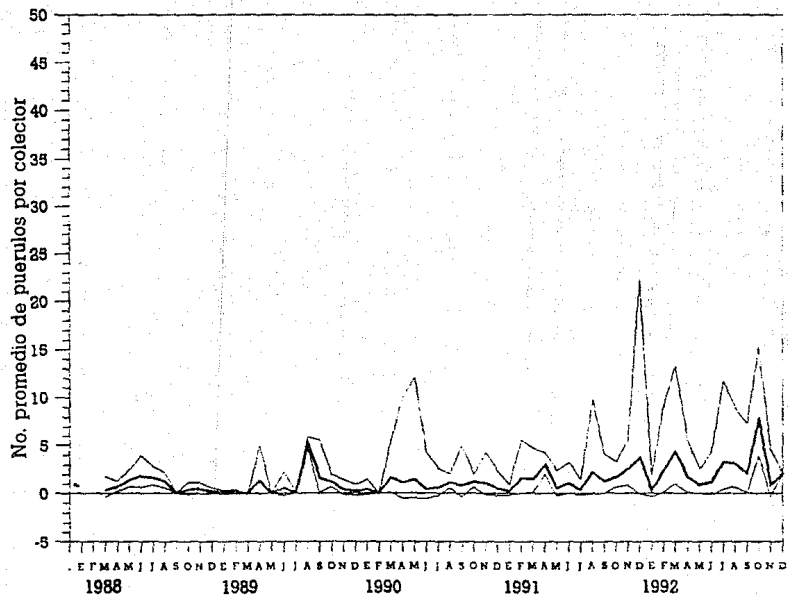


Fig. 14.- Número promedio de pupas de *Panurginus rufus* por colector, a partir de febrero de 1988 hasta diciembre de 1992. La línea gruesa y de relieve indica el promedio de las áreas estudiadas en la zona de estudio. Los otros líneas de superficie superior e inferior.

pico menor de reclutamiento en la primavera (entre marzo y mayo, según el año). En cambio, en la estación 9 el patrón estacional no es tan marcado, y los índices mensuales son más variables que en la estación 1 (Fig. 14).

En mayo de 1970, se instaló la estación de muestreo en Puerto Morelos (estación PM). Su selección se hizo con base en muestreos de prueba llevados a cabo en 1988 y 1989 (J. Simonin, datos no publ.). Aunque esta estación brinda buenas colectas de postlarvas, ha resultado más problemática que las de la Bahía de la Ascensión, debido a que se encuentra en un área muy frecuentada por pescadores y turistas, por lo que a menudo faltan uno o dos colectores. Por esta razón, en la figura 15 solamente se muestra la media de la captura de los colectores, y no se estimaron los límites de confianza. En ella, no se aprecia un patrón estacional claro; en 1990, los picos se presentaron en junio y octubre; en 1991 en abril y junio-agosto, y en 1992 en agosto y noviembre. Sin embargo, en los tres años se aprecia un mínimo de reclutamiento durante los meses de invierno.

En la figura 16 se compara el índice mensual en el reclutamiento de puerulos de Puerto Morelos y de las estaciones 1 y 9 de Bahía de la Ascensión, a partir de mayo de 1990. En esta figura se aprecia que los índices de reclutamiento en Puerto Morelos han sido mayores que en las dos estaciones de la Bahía de la Ascensión, y que de éstas, la 1 ha tenido índices superiores a la 9.

Los resultados de la prueba de B de razón de verosimilitudes indicaron que hubo diferencias en las capturas entre colectores en cada una de las tres estaciones (Tabla 12) a lo largo del período total de estudio.

El índice anual de reclutamiento de puerulos (número de puerulos/ colector/ ciclo anual) en las estaciones 1, 9 y PM se aprecia en la figura 17. En la estación 1, la proporción entre el índice anual mayor (1992) y el menor (1988) fué de 3:1.

En la figura 18 se aprecia el porcentaje de individuos de los cuatro grados de pigmentación en las tres estaciones de muestreo, registrados entre diciembre de 1991 y diciembre de 1992. En todas las estaciones, el mayor porcentaje correspondió a los postpuerulos, seguido de los puerulos pigmentados, los juveniles, y los puerulos transparentes, en ese orden. Sin embargo, hubo diferencias en la aportación de cada uno de estos estadios en cada estación. Las estaciones 1 y PM presentaron porcentajes muy similares de los cuatro tipos, mientras que la estación 9 mostró comparativamente un porcentaje menor de puerulos (tanto transparentes como pigmentados) y un porcentaje mayor de postpuerulos.

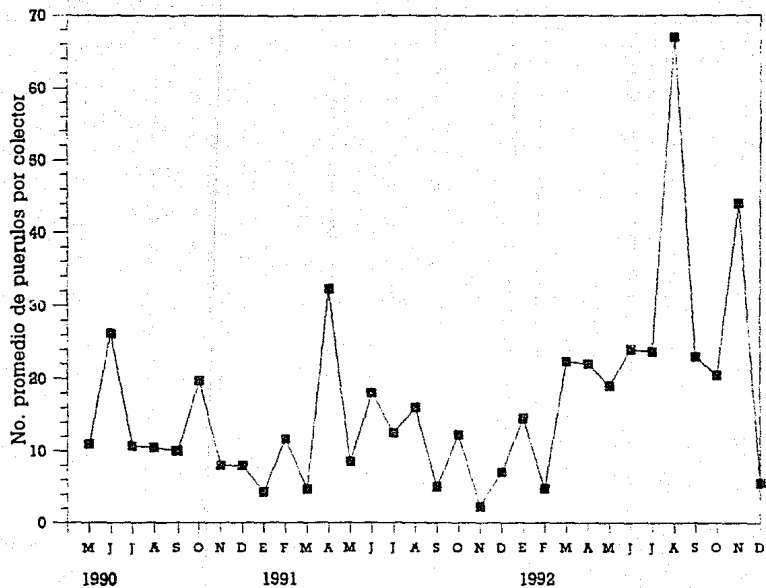


Fig. 15.- Número promedio mensual de puerulos de Enallagma por colector, estación FM (Fuente Morelos), desde mayo de 1990 hasta diciembre de 1992.

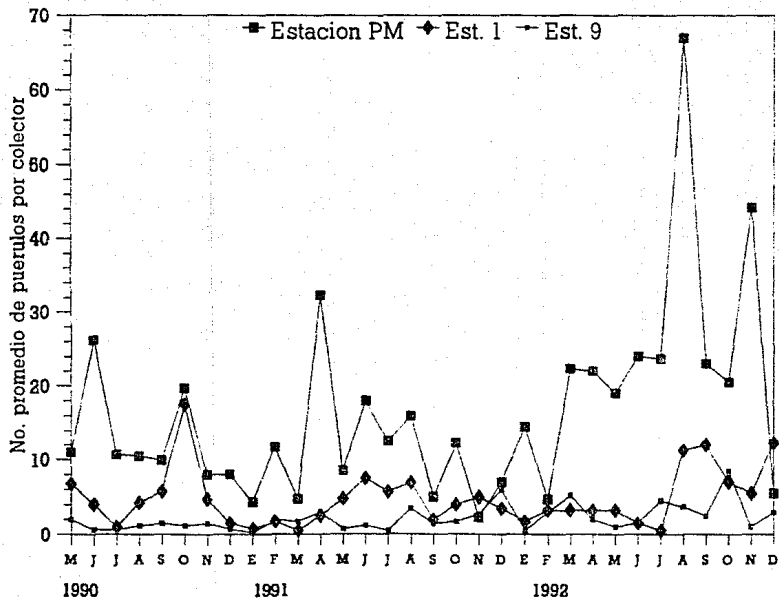


Fig. 15.- Comparación entre el número promedio mensual de puerulos de *Panulirus setiferus* por colector en las estaciones PM (Fuente: Morelos), 1 y 9 (Bahía de La Ascensión), desde mayo de 1990 hasta diciembre de 1992.

TABLA 12.- Resultados de la prueba de verosimilitud de G aplicada a las capturas de puerulos en fechas en las que no se obtuvieron capturas iguales a 0, en las estaciones 1 y 9 (Bahía de la Ascensión) y PM (Puerto Morelos). Los datos de la estación 1 abarcan de marzo 1987-diciembre 1992, los de la 9 de marzo 1988-diciembre 1992, y los de la PM de mayo 1990-diciembre 1992. (gl = grados de libertad).

Estación	Valor de G	$\chi^2(0.05, gl)$	gl	P
1	174.029	146.567	120	P < 0.001
9	75.755	65.171	48	P < 0.005
PM	53.319	36.415	24	P < 0.001

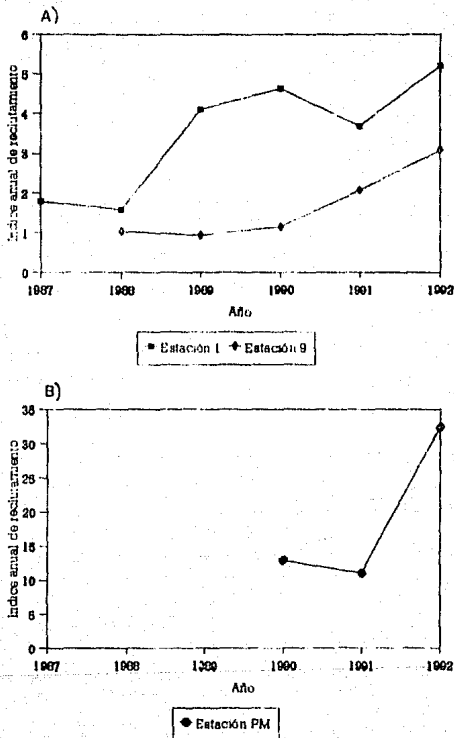


Fig. 17. - Índice anual de reclutamiento (número promedio de puerulos por colector por año calendario) de Panulirus argus en (a) las estaciones 1 y 9 en Bahía de la Ascensión, y (b) la estación PM en Puerto Morelos.

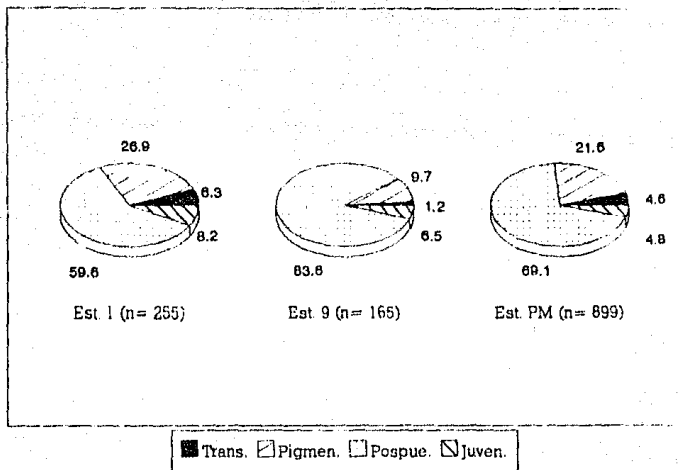


Fig. 18.- Porcentajes de puerulos transparentes, puerulos pigmentados, postpuerulos y juveniles (*Fenulirus arcus*), en la captura de los colectores ubicados en las estaciones 1 y 9 (Bahía de la Ascensión) y PM (Puerto Morelos), durante el periodo diciembre de 1991-diciembre de 1992.

4.4. RELACION DE LOS INDICES MENSUALES DE RECLUTAMIENTO DE POSTLARVAS CON PARAMETROS AMBIENTALES

De entre los parámetros ambientales medidos a lo largo del estudio, no se encontraron relaciones aparentes entre los índices mensuales de reclutamiento de postlarvas y la turbidez relativa del agua ni la dirección del viento. Sin embargo, el registro de estas variables durante el estudio fue solamente puntual, y no se logró obtener registros confiables de éstos en series de tiempo considerables.

Las figuras 19 a 24 muestran los valores de la temperatura del agua de superficie durante los muestreos mensuales, así como el índice mensual de reclutamiento de postlarvas en cada una de las estaciones consideradas a lo largo del estudio, ordenadas según el tiempo durante el cual se hizo el estudio. Aparentemente, no hay una relación muy clara entre estas dos variables. Por ejemplo, las estaciones 4 y 5, que presentaron valores de temperatura muy similares, tuvieron índices mensuales de reclutamiento diferentes (Fig. 19).

En general, la temperatura mostró un patrón cíclico, con mínimos en invierno y máximos en verano-otoño, pero los valores difirieron según la ubicación de las estaciones. Por ejemplo, la estación 9, que es la más interior de la bahía y la más cercana a la costa, mostró fluctuaciones más acentuadas, con mínimos de 24.0 (marzo 1987 y diciembre 1992) y un máximo de 33.1 °C (agosto 1990) (Fig. 23). En contraste, la estación 1, más próxima al arrecife coralino, presentó fluctuaciones menos marcadas, con un mínimo de 25.3 en febrero de 1988) y un máximo de 32.3 °C en julio de 1991 (Fig. 24). Es decir que la proximidad de la estación 1 al arrecife y su ubicación en la zona de entrada de agua proveniente de la Corriente de Yucatán hacia la bahía, posiblemente refleja más fielmente las variaciones térmicas del agua superficial por fuera de la bahía.

El patrón anual de la temperatura fue similar a lo largo de los seis años de estudio (1987-1992) en la estación 1, y en los cinco años (1988-1992) en la estación 9. Sin embargo, aparentemente 1991 fue un año en que la temperatura del agua de superficie durante el verano fue relativamente más elevada (Figs. 22, 23 y 24).

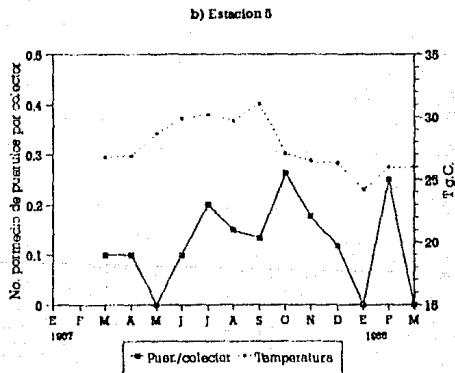
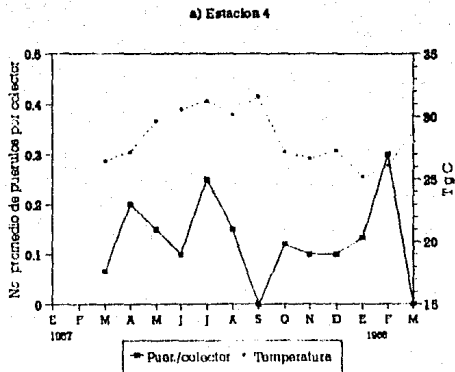
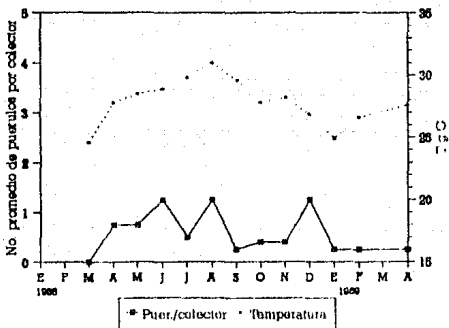


Fig. 19.- Número promedio mensual de puerulos por colector, y temperatura del agua de superficie en (a) la estación 4, y (b) la estación 5 (Bahía de la Ascensión), durante el periodo marzo de 1987-marzo de 1988 (un ciclo anual).

a) Estación 6



b) Estación 8

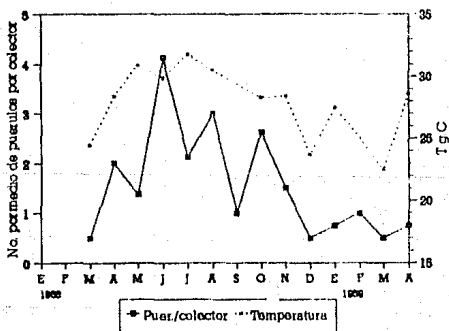
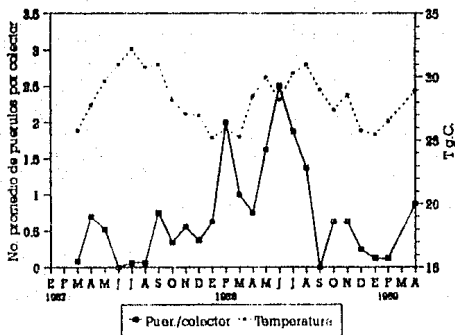


Fig. 20.- Número promedio mensual de puerulos por colector, y temperatura del agua de superficie en (a) la estación 6, y (b) la estación 8 (Bahía de la Ascensión), durante el periodo marzo de 1988-marzo de 1989 (un ciclo anual).

a) Estación 2



b) Estación 3

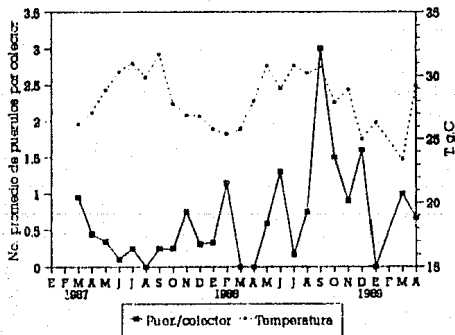


Fig. 21.- Número promedio mensual de puerulos por colector, y temperatura del agua de superficie en (a) la estación 2, y (b) la estación 3 (Bahía de la Ascensión), durante el periodo marzo de 1987-marzo de 1989 (dos ciclos anuales).

Estación PM

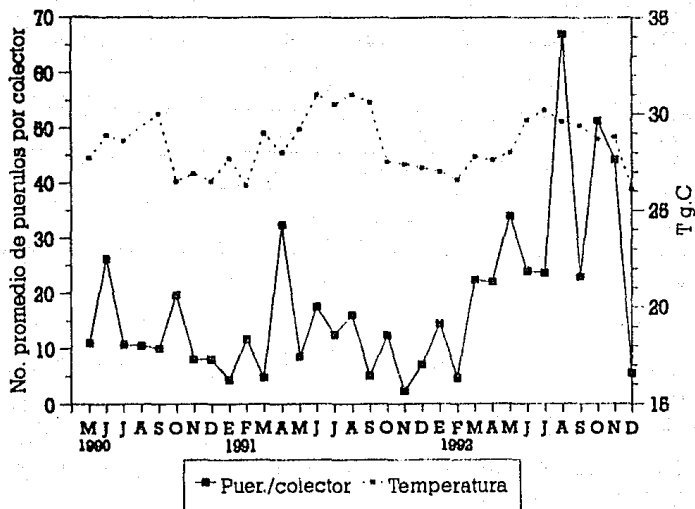


Fig. 22.- Número promedio mensual de puerulos por colector, y temperatura del agua de superficie en la estación PM (Puerto Morelos) durante el periodo mayo de 1990-diciembre de 1992 (2.5 ciclos anuales).

Estación 9

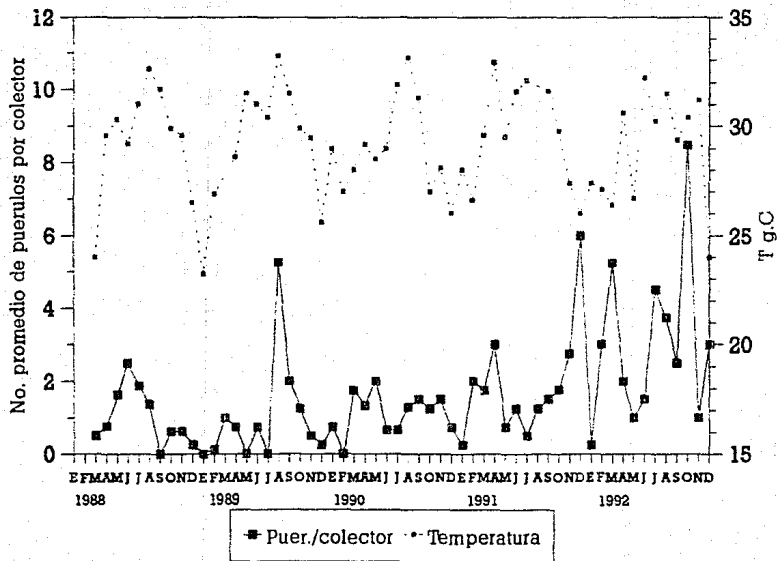


Fig. 23.- Número promedio mensual de puerlos por colector y temperatura del agua de superficie en la estación 9 (Tabla de la Fig. 21) durante el período marzo de 1988-diciembre de 1992 (cuando el lago estaba seco).

Estación 1

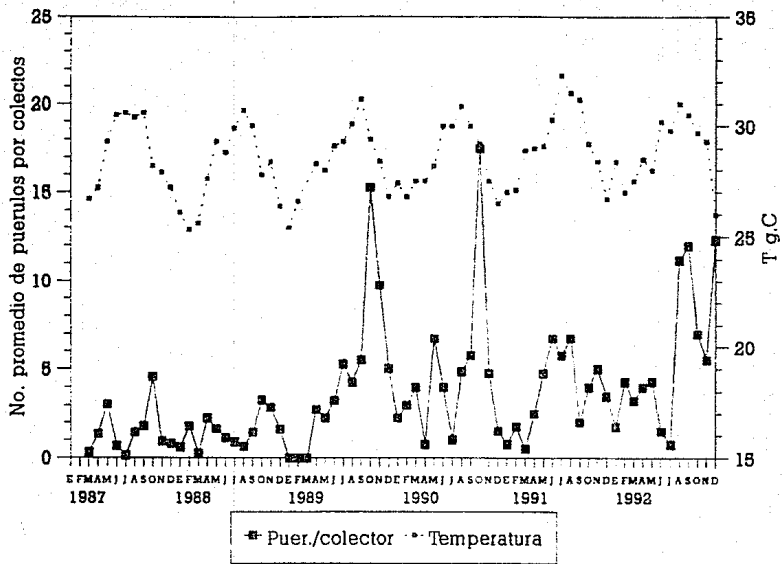


Fig. 24.- Número promedio mensual de puerlos por colector y temperatura del agua de superficie en la estación 1 (Bahía de la Ascension) durante el periodo marzo de 1987-diciembre de 1992 (seis ciclos anuales).

4.5. IMPLICACIONES PESQUERAS DEL ESTUDIO DE RECLUTAMIENTO DE POSTLARVAS DE P. argus EN EL CARIBE MEXICANO

4.5.1. Métodos y áreas de pesca de las cooperativas "Pescadores de Vigía Chico" (Bahía de la Ascensión) y "Pescadores de Puerto Morelos" (Puerto Morelos)

La cooperativa "Pescadores de Vigía Chico" tiene su base en la Colonia Javier Rojo Gómez, ubicada en Punta Allen, en el extremo norte de la Bahía de la Ascensión. Esta cooperativa se formó en 1968, estableciendo un tope de 108 miembros, aunque actualmente posee 97. Su área de pesca abarca desde Punta Xamach al norte, hasta Punta Pájaros al sur, incluyendo toda la Bahía de la Ascensión (Fig. 25a).

El principal método de pesca de langosta de los pescadores de la Bahía de la Ascensión consiste en la utilización de refugios artificiales, denominados "casitas", "casitas cubanas" o "sombraz". Las casitas son estructuras que constan de una base o marco formada por seis troncos de la palma Thrinax radiata ("chit"), sobre el cual se fija un "techo", que puede estar construido de otros troncos de chit colocados unos junto a otros, láminas de metal procedentes de tambos de 200 l, o una placa de ferrocemento (Miller 1982, Lozano-Alvarez et al. 1989, 1991a, Lozano-Alvarez 1992). Las casitas se instalan directamente sobre el fondo, preferentemente en áreas cubiertas por vegetación sumergida. El área de la bahía adecuada para la instalación de casitas, ha sido dividida en diversas parcelas, llamadas localmente "campos", y cada campo ha sido asignado a un pescador o a una familia de pescadores. El resto de los pescadores que no poseen un campo, forman equipos de trabajo con "propietarios" (Briones et al. en prensa, a). Los pescadores revisan las casitas buceando a pulmón, y extraen la captura por medio de un gancho. Ocasionalmente, cuando el número de langostas es abundante, utilizan una red circular con la que rodean la casita (Lozano-Alvarez et al. 1989, Briones-Fourzán y Lozano-Alvarez 1992, Briones et al. en prensa, a).

Los campos con casitas se encuentran principalmente en la mitad más exterior de la bahía, hasta el arrecife coralino, ya que la mitad interior presenta condiciones poco propicias para el uso de este método, tales como fondos suaves o aguas turbias que limitan la visibilidad de los pescadores.

Algunos pescadores bucean a pulmón en el arrecife coralino en busca de langostas, hasta una profundidad máxima de 15 m. Unos cuantos pescadores también utilizan redes langosteras, tendidas perpendicularmente a la costa, para atrapar langostas en movimiento. Seijo et al. (1991) estimaron una profundidad promedio de captura con casitas en

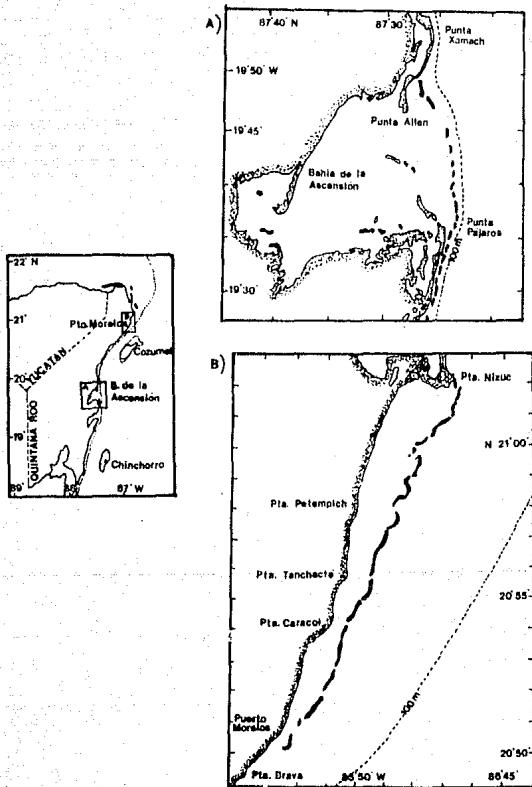


Fig. 25.- Área de pesca de (a) la cooperativa "Pescadores de Vigía Chico" en Bahía de la Ascension (desde Punta Xamach hasta Punta Pájaros, incluyendo toda la bahía), y (b) la cooperativa "Pescadores de Puerto Morelos", en Puerto Morelos (desde Punta Nizuc hasta Punta Brava).

la Bahía de la Ascensión de aproximadamente 4 a 5 m, mientras que los buzos pescan langosta hasta aproximadamente 15 m de profundidad (Lozano-Alvarez et al. 1971a).

La cooperativa "Pescadores de Puerto Morelos" tiene su base en la comunidad de Puerto Morelos. Fué fundada en 1980, y el número promedio de sus miembros es de 40. El área de pesca de esta cooperativa comprende desde Punta Nizuc al norte, hasta Punta Brava al sur (Fig. 25b).

Los pescadores de esta cooperativa utilizan buceo autónomo para capturar las langostas. Los buzos suelen salir en grupos de tres, a bordo de embarcaciones pequeñas con motor fuera de borda; mientras dos de ellos hacen una inmersión, el tercero permanece a bordo y los vigila. Los buzos buscan langostas en las cuevas y oquedades del arrecife coralino, de donde las extraen con un gancho. A partir de 1988, algunos pescadores empezaron a utilizar trampas langosteras, y temporalmente se destinó una embarcación de mediana capacidad a esta actividad (Lozano-Alvarez et al. 1971b). Sin embargo, el uso de esta embarcación resultó demasiado oneroso, y en la actualidad ya no se utiliza con este fin.

No existe ninguna división del área de pesca entre los pescadores, pero algunos muestran preferencia por localidades que les han brindado buenas capturas. Las áreas más favorecidas por los pescadores son los alrededores de Punta Nizuc, Punta Tanchacté y Punta Brava. La pesca se realiza a profundidades que varían entre 5 y 40 m.

Las medidas regulatorias para la pesca de langosta incluyen (a) una temporada de veda, que hasta 1987 abarcó del 16 de marzo al 15 de julio, y a partir de 1988 del 1 de marzo al 30 de junio, (b) la prohibición de capturar hembras ovigeras, y (c) una talla mínima legal, que para las bahías de la Ascensión y Espíritu Santo es de 135 mm de longitud abdominal (LA) (\approx 74 mm LC, Lozano-Alvarez et al. 1971a), y para el resto del estado es de 145 mm LA (\approx 78 mm LC).

4.5.2. Características de la captura de langosta en Bahía de la Ascensión y en Puerto Morelos

La figura 26 muestra la producción total de colas de langosta de las cooperativas "Pescadores de Vigía Chico" y "Pescadores de Puerto Morelos". De la primera existen registros desde la temporada 1975-76, y de la segunda desde 1982-83. Es claro que la producción de Bahía de la Ascensión ha sido considerablemente superior a la de Puerto Morelos, pero ambas muestran fluctuaciones notables en el tiempo.

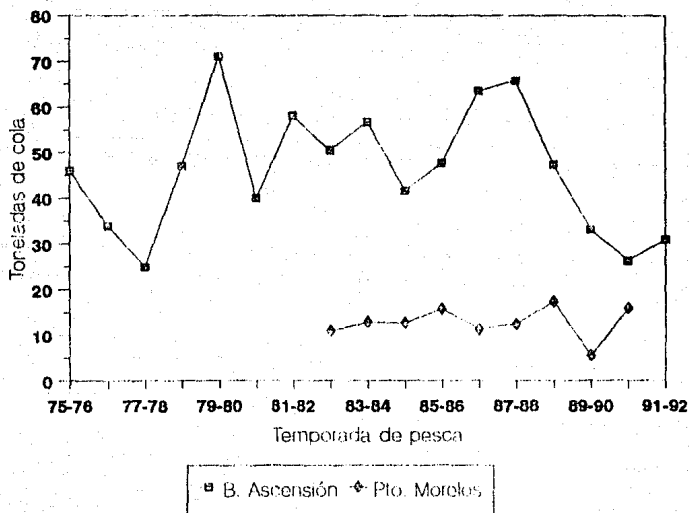


Fig. 26.- Producción de colas de langosta por temporada de pesca en Bahía de Ascensión y Puerto Morelos.

Entre las temporadas de pesca 1986-87 a 1992-93, la captura mensual en Bahía de la Ascensión mostró un patrón similar, con las capturas mayores durante Julio, que es el primer mes de la temporada, y una disminución a lo largo del resto de la temporada (Fig. 27a). La cantidad de la captura ha variado a lo largo de estas temporadas, con un máximo en 1988-89 y un mínimo en 1991-92 (ver Fig. 26). Sin embargo, tanto en las temporadas buenas como en las malas, la captura de julio es considerablemente mayor que en los demás meses, y los pescadores consideran este mes como un indicador de la abundancia de la captura durante el resto de la temporada.

En contraste, la captura mensual en Puerto Morelos no sigue un patrón similar en diferentes temporadas de pesca. La figura 27b muestra la captura mensual en las temporadas 1986-87 a 1990-91 (los datos de las temporadas posteriores no estuvieron disponibles). En ella, se aprecia que el máximo de capturas se presentó en algunas temporadas en agosto o septiembre, con un repunte en febrero, mientras que en otras tiende a presentarse entre enero y febrero.

La distribución por tallas de la captura de langostas en Bahía de la Ascensión durante la temporada de pesca 1989-90 se encuentra representada en la figura 28. Cabe señalar que, puesto que los datos originales se encontraban en peso de cola, al hacer la transformación aplicando la ecuación correspondiente, los intervalos de LC resultaron irregulares. La captura de langostas de la bahía está compuesta en su mayoría por langostas pequeñas. El 55% de la captura a lo largo de la temporada de pesca se encontró entre 69.3 y 82.4 mm LC, con un pico entre 69.7 y 76.3 mm LC (intervalo que incluye la talla mínima legal). Las langostas menores de 69.3 mm LC y mayores de 102.2 mm LC representaron un pequeño porcentaje de la captura. Estas últimas posiblemente comprenden aquellas langostas capturadas por buceo en el arrecife. Lozano-Alvarez *et al.* (1991a) encontraron una distribución por tallas muy similar para la captura de la temporada 1985-86, y los datos disponibles de la temporada 1990-91 (no representada gráficamente) también resultaron similares. A partir de las ecuaciones de crecimiento estimadas por Lozano-Alvarez *et al.* (1991a) para langostas de Bahía de la Ascensión:

$$L_t = 257.204 (1 - e^{-0.2916 t}) \text{ para los machos, y}$$

$$L_t = 215.605 (1 - e^{-0.2448 t}) \text{ para las hembras,}$$

se estimó la edad promedio de las langostas en el intervalo de 69.3 a 82.1 mm LC, siendo ésta de 1.56 a 1.91 años en el caso de los machos, y de 1.58 a 1.97 años en el caso de las

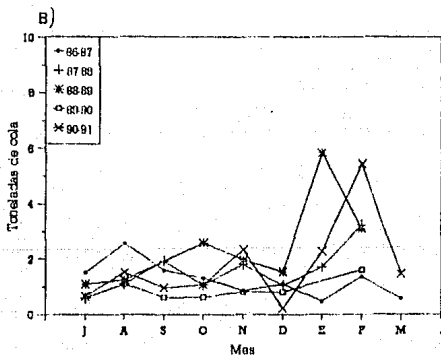
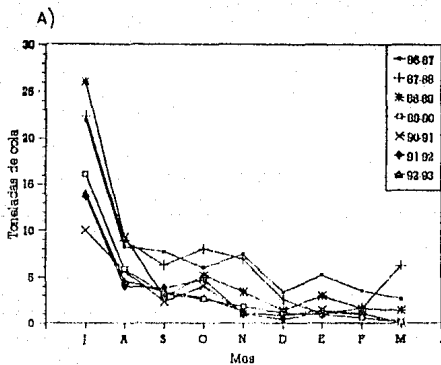
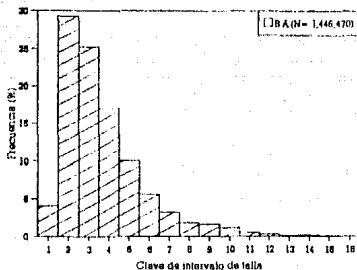


Fig. 27.- Producción mensual de colas de langosta a lo largo de varias temporadas de pesca en (a) Bahía de la Ascensión, y (b) Puerto Morelos.



Intervalos de talla utilizados e intervalos de peso a los que corresponden

Clave de intervalo	Intervalo de talla (mm)	Intervalo de peso (g)
1	56.7-69.3	66-100
2	69.3-78.5	100-128
3	78.5-82.4	128-156
4	82.4-86.1	156-185
5	86.1-93.2	185-213
6	93.2-97.6	213-241
7	97.6-102.2	241-270
8	102.2-108.5	270-296
9	108.5-111.9	296-340
10	111.9-118.9	340-397
11	118.9-123.4	397-435
12	123.4-131.3	435-511
13	131.3-136.7	511-588
14	136.7-146.9	588-660
15	146.9-156.0	660-725
16	156.0-170.8	725-1000

Fig. 28.- Distribución por tallas (longitud cefalotorácica, mm) de la captura de langostas en Bahía de la Ascensión durante la temporada de pesca 1989-90. Las medidas de longitud cefalotorácica se obtuvieron por conversión de los registros comerciales en peso del abdomen ("coia", en g), según la tabla anexa.

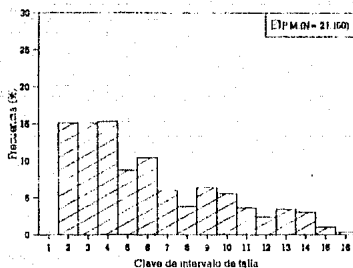
hembras. Estas edades están calculadas a partir del puerulo asentado, es decir, no incluyen la duración de la etapa larvaria. Sin embargo, considerando toda la captura, la edad promedio estaría alrededor de los 2 años.

En la figura 29 se encuentra representada la distribución por tallas de una muestra de la captura de langostas en Puerto Morelos durante 1989-90, apreciándose que en este lugar el 45% de la captura se ubicó entre 69.3 y 88.1 mm LC. No se registró la presencia de langostas menores de 69.3 mm LC en la captura, y la contribución de langostas de tallas mayores de 102.2 mm LC fué superior en esta localidad que en Bahía de la Ascensión.

4.5.3. Relación entre el índice anual de reclutamiento de puerulos y el índice de captura de langosta en Bahía de la Ascensión

En el caso de la Bahía de la Ascensión, la relación entre el índice anual de reclutamiento (IAR= número promedio de puerulos/ colector/ ciclo anual) y la producción de cola de langosta dos temporadas de pesca después, se muestra en la figura 30a. Sin embargo, el patrón mensual de la captura a lo largo de las diversas temporadas de pesca analizadas, con julio como el mes de máxima captura, aunado al hecho de que un gran porcentaje de la captura está representado por individuos juveniles y preadultos con una edad promedio de 2 años a partir de su asentamiento, llevó a la elección del mes de julio de cada temporada de pesca como un índice anual de captura (IAC= captura en el mes de julio dos años después) representativo para esta localidad.

La relación entre el IAR de puerulos en la estación 1 y el IAC₂ de langostas se aprecia en la figura 30b. El punto que relaciona el IAR de 1987 con el IAC₂ de 1989 se encuentra ligeramente por encima de la tendencia del resto de los puntos. El estudio del reclutamiento de puerulos en Bahía de la Ascensión se inició en marzo de 1987, por lo que no hay datos para los meses de enero y febrero de dicho año. Durante el resto de los años estudiados, estos dos meses han brindado índices mensuales de reclutamiento muy reducidos (en 1989 tuvieron valores de cero, ver figura 24). Quizá la falta de muestreos en enero y febrero de 1987 se refleje en un IAR ligeramente más alto para ese año. Pero por otro lado, no se espera obtener una relación perfecta entre ambos índices, y la ubicación de los puntos en la gráfica puede reflejar la variabilidad en la relación. Esto solamente podrá determinarse cuando se tenga un mayor número de datos.



Intervalos de talla utilizados e intervalos de peso a los que corresponden

Clave de intervalo	Intervalo de talla (mm)	Intervalo de peso (g)
1	56.7-80.9	60-100
2	62.5-76.5	100-125
3	78.3-82.4	128-156
4	82.4-85.1	166-185
5	88.1-93.2	183-215
6	93.2-97.8	219-241
7	97.8-102.2	241-270
8	102.2-106.3	270-298
9	106.3-111.0	298-310
10	111.0-118.0	340-397
11	118.0-123.4	397-455
12	123.4-131.3	455-511
13	131.3-136.7	511-576
14	136.7-146.9	598-650
15	146.9-156.0	650-795
16	156.0-170.8	793-1000

Fig. 26.- Distribución por tallas (longitud cefalotorácica, mm) de la captura de langostas en Puerto Morelos durante la temporada de pesca 1987-90. Las medidas de longitud cefalotorácica se obtuvieron por conversión de los registros comerciales en peso del abdomen ("cola", en g), según la tabla anexa.

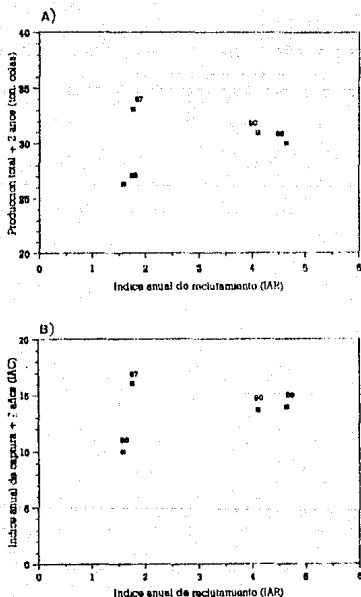


Fig. 30.- (a) Relación entre el índice de reclutamiento anual de puerulos (IAR= número promedio de puerulos por colector por año calendario) y la producción total de cola de langosta (toneladas de colas) dos años después, y (b) Relación entre el IAR y el índice anual de captura (IAC= producción de cola de langosta en el mes de julio dos años después) en Bahía de la Ascensión. Los números encima de los puntos indican el año del IAR.

5. DISCUSION

5.1. ABUNDANCIA DE PUERULOS EN EL PLANCTON

En estudios similares al presente, la obtención de puerulos en redes de zooplancton generalmente ha sido muy escasa. Gurney (1942) encontró dos puerulos de P. argus en muestras de zooplancton tomadas en Bermuda. Posteriormente, en un estudio sobre la distribución de larvas de P. argus a lo largo de un transecto con 22 estaciones de muestreo entre Florida y Cabo Catoche, Ingle et al. (1963) recolectaron dos puerulos en agosto de 1962, en dos estaciones situadas a aproximadamente 30 millas náuticas al NW de Isla Mujeres. Sims e Ingle (1967) proporcionaron los resultados de ocho cruceros a lo largo del mismo transecto de Ingle et al. (1963), y mencionaron que solamente en los tres últimos (abril, junio y agosto de 1963) obtuvieron puerulos, pero no indicaron cuántos ni en cuáles estaciones. Todos estos autores utilizaron redes de tipo cilíndrico, con mallas entre 300 y 500 μ de abertura, y efectuaron arrastres oblicuos a velocidades de 1 a 2 nudos, ya que el principal objetivo de los muestreos fué analizar la distribución y densidad de larvas filosomas.

Otros autores que han mencionado la escasez de puerulos obtenidos en programas de intenso muestreo del zooplancton incluyen a Johnson (1971), quien recolectó 73 puerulos de P. inflatus-P. gracilis en una amplia zona del Pacífico tropical frente a las costas de América; Berry (1974), quien encontró 13 puerulos de P. ornatus, 14 de P. homarus rubellus, y 4 de Projasus parkeri frente a las costas de Sudáfrica; y Lesser (1978), autor que recolectó 12 puerulos de Jasus edwardsii alrededor de Nueva Zelanda. También en estos trabajos los muestreos estaban enfocados a la recolecta de filosomas, por lo que las redes utilizadas eran de características similares a las mencionadas en el párrafo anterior, y la velocidad de arrastre nunca fué superior a los 2 nudos.

Los estudios enfocados específicamente a la recolecta de puerulos en el plancton son más escasos. Entre éstos se encuentran los de Serfling y Ford (1975), Phillips y Rimmer (1975) y Phillips et al. (1978). Serfling y Ford (1975) obtuvieron dos puerulos de P. interruptus con redes de neuston, en 2,500 m³ de agua filtrada.

Con base en el análisis de los estudios arriba mencionados, Phillips y Rimmer (1975) concluyeron que los puerulos son capaces de reaccionar a la turbulencia creada

por la boca de la red al ser arrastrada a velocidades de hasta dos nudos, y alcanzan a huir antes de ser atrapados por ella. Así, diseñaron una red que pudiera ser arrastrada a velocidades mayores, y que permitiera filtrar volúmenes de agua muy superiores a los filtrados por redes con mallas de 300-500 μ . Esta red tenía dos variantes: una con luz de malla de 1 mm para ser arrastrada a 3 nudos, y otra con luz de malla de 2 mm para arrastres a 5 nudos. Con la primera variante, obtuvieron muestras adecuadas tanto de filosomas como de puerulos de P. cygnus, mientras que con la segunda obtuvieron 112 puerulos, en 53,000 m³ de agua filtrada a lo largo de cinco noches de muestreos llevados a cabo ininterrumpidamente entre las 19:00 y las 05:00 horas del día siguiente. La mayor densidad de puerulos la obtuvieron entre las 19:00 y las 24:00 horas. Posteriormente, Phillips et al. (1978) obtuvieron 301 puerulos de P. cygnus en arrastres efectuados dentro y fuera de la plataforma continental de Australia Occidental.

En el presente estudio se esperaba recolectar un número de puerulos mayor que el obtenido, ya que se utilizó la red diseñada por Phillips y Rimmer, los muestreos se hicieron siempre en noches de iluminación lunar baja (entre luna nueva y cuarto creciente), y se evitó que la boca de la red estuviera dentro del área de influencia de la turbulencia creada por la hélice del motor. Sin embargo, la red utilizada correspondió a la primera variante de Phillips y Rimmer, ya que se trató de optimizar los muestreos para obtener también filosomas. El primer estadio de filosoma de P. argus tiene una longitud corporal de ≈ 1.5 mm (Lewis 1951, Richards y Potthoff 1981) por lo que una malla de 2 mm podría no muestrear adecuadamente este estadio. Aunque sí se obtuvieron numerosas filosomas en diversos estadios de desarrollo (Briones-Fourzán et al. 1983), estos dos factores pudieran afectar la eficiencia del muestreo con respecto a los puerulos. Quizá un tiempo mayor de arrastre de este tipo de red, o bien la utilización de la variante con malla de 2 mm, permitiría obtener más puerulos al filtrar más agua, pero estas posibilidades resultan poco prácticas, por las dificultades que presenta la abundancia de materia vegetal flotante en la zona de estudio, y porque el costo del programa de muestreo se incrementaría considerablemente.

A pesar del pequeño número de puerulos obtenido a lo largo del estudio, su presencia en diversos meses del año sugiere que el reclutamiento de éstos a la zona costera abarca un amplio período, y es notorio el hecho de que en las dos estaciones se obtuvieron organismos en agosto o septiembre en ambos años de muestreo. El primer año, además, se obtuvo una muestra con más de un puerulo, sugiriendo una mayor cantidad de estos organismos con respecto al segundo año. Por otro lado, es posible que la mayor abundancia relativa de puerulos obtenida en la estación II refleje una mayor densidad real de estos organismos en la laguna

arrecifal, ya que el asentamiento de los puerulos al hábitat bentónico se efectúa por lo general en zonas someras cubiertas de vegetación marina (Witham et al., 1964, 1968; Marx y Herrnkind 1985a). Sin embargo, el reducido número de puerulos recolectados no permite una comparación cuantitativa.

De esta manera, se concluyó que el método de arrastres de red para zooplancton no sería el más adecuado para estudios de la abundancia de puerulos de P. argus en aguas costeras, debido al bajo número de ejemplares obtenido y al alto costo que representaría un programa de muestreos de largo plazo. Por ello, se decidió replantear el estudio y cambiar la metodología al uso de colectores elaborados con fibra sintética para estimar, semicuantitativamente, los niveles de asentamiento de los puerulos en los hábitats bentónicos.

5.2. ASENTAMIENTO DE PUERULOS EN COLECTORES ARTIFICIALES

5.2.1. Eficiencia del colector

Un análisis preliminar de esta parte del estudio fue presentado por Gutiérrez-Carbonell et al. (1992), quienes concluyeron que el colector tipo Phillips (denominado GuSi en dicho trabajo) fue significativamente mejor que el Witham. Sin embargo, en el presente trabajo se reprocesaron los datos por medio de análisis estadísticos más adecuados, por lo que los resultados son más confiables. Phillips (1972) obtuvo mejores resultados con su colector que con el Witham para obtener puerulos de P. cygnus, aunque su comparación también estuvo desbalanceada.

Aun cuando los resultados de igualdad de eficiencia de los dos tipos de colector no pueden considerarse como concluyentes ya que el número de colectores Witham fue más reducido y el período de estudio fue relativamente corto, sí permiten apoyar la utilización del colector diseñado en este estudio para estudios de reclutamiento de postlarvas de P. argus. Existen, además, otras evidencias que apoyan esta alternativa. Herrnkind y Butler (1986) realizaron experimentos en los que las postlarvas de P. argus podían seleccionar entre dos sustratos para asentarse: la fanerógama Halassia testudinum y el alga roja Laurencia spp. Las postlarvas mostraron una preferencia significativamente mayor por Laurencia. Estos autores concluyeron que los puerulos utilizan la arquitectura más compleja del alga como un indicador para asentarse, ya que posteriormente, una vez que mudan en juveniles, aquella puede ser de mayor valor para protegerlos de sus

depredadores. En este sentido, las fibras de los mechones de filástica resultan estructuralmente más intrincadas que las hojas del colector Witham, lo que podría resultar más atractivo para los puerulos.

Las postlarvas de palinúridos y de homáridos son capaces de discriminar entre diferentes tipos de sustratos, lo que se ha observado tanto en laboratorio (Herrnkind y Butler 1986, Cobb *et al.* 1989) como en el campo (Phillips y Olsen 1975, Calinski y Lyons 1983). Además, Calinski y Lyons (1983) descubrieron que los puerulos pueden diferenciar entre la turbulencia creada por corrientes u olas al incidir sobre un objeto, y aquella creada por corrientes u oleaje de marejada. Estos autores sugirieron que la turbulencia creada por un colector puede variar de acuerdo con la intensidad del oleaje y la corriente, influyendo en el comportamiento de los puerulos que se aproximan a él. La forma del colector Witham es poligonal, y un colector de este tipo que se encuentre flotando con las hojas paralelas al oleaje y la corriente puede no coleccionar cantidades de puerulos similares a un colector con sus hojas perpendiculares al oleaje y la corriente, pues la turbulencia creada por el colector puede no alcanzar la misma distancia ni actuar del mismo modo. En contraste, el colector Phillips modificado tiene una forma circular, con su superficie colectora distribuida en un área de 360°. Quizá esto confiera una ventaja al colector Phillips modificado en condiciones de oleaje y corriente variables.

No se encontraron evidencias en la literatura de que el color del material del colector tenga algún efecto sobre su eficiencia. La fibra sintética utilizada en los colectores Phillips originales es de color blanco, pero después de algunos meses se oscurece notoriamente debido a crecimientos vegetales (Phillips 1972). El color de las placas de los colectores Witham originales era negro (Witham *et al.* 1968), mientras que el material que se emplea actualmente en este tipo de colectores es azul. La utilización en este estudio de colectores rojos y verdes obedeció a la imitación de las algas rodofitas y los pastos marinos, respectivamente, que se encuentran en la Bahía de la Ascensión, y no hubo diferencias significativas en la eficiencia entre colectores Phillips rojos y verdes. Sin embargo, no hay evidencias concluyentes de que *P. argus* pueda detectar visualmente el color rojo (Wald 1968, Ache y MacMillan 1980).

El costo de un colector y su durabilidad son factores importantes en la planeación de estudios de reclutamiento de puerulos de largo plazo. Los colectores Phillips que se utilizan en Australia tienen un costo aproximado de \$150.00 U.S. (S. Braine, com. pers.) que incluye la estructura de aluminio, placas de PVC, fibra sintética, flotadores y cadenas de acero inoxidable para anclar el colector. Estos colectores permanecen en buenas condiciones por períodos de

varios años si se cambian las placas de PVC con los mechones de fibra sintética cada 3-4 meses, pero resultan sumamente caros.

El colector Witham tiene un costo aproximado de \$29.00 U.S. (Bannerot et al., 1992), pero con base en el presente estudio, se ha estimado que las hojas de material de filtro necesitarían cambiarse cada 2-6 meses, dependiendo de su posición en el marco (las más externas se destruyen más rápidamente), lo que aumentaría su costo total. Además, el que se trate de material de importación dificulta su rápida disponibilidad, y podría elevar el costo del colector en caso de alguna súbita devaluación.

El colector Phillips modificado tiene un costo de \$10.00 U.S., y su durabilidad media es de 8-10 meses sin necesidad de cambiar el material de filástica. De hecho, este material puede durar aún más si se le da una limpieza a fondo. Una vez limpios, los colectores pueden seguir utilizándose, aunque se ha observado que entre los 10-12 meses las cubetas empiezan a resquebrajarse, por lo que se ha optado por cambiar los colectores por lo menos una vez al año.

Por tanto, el colector Phillips modificado, diseñado en el presente estudio, ha demostrado su utilidad para estudios de asentamiento de postlarvas de la langosta P. argus. Su eficiencia, costo y durabilidad lo hacen una alternativa interesante al colector Witham para estudios de largo plazo sobre índices de reclutamiento de puerulos.

5.2.2. El reclutamiento en relación con las fases lunares

Briones-Fourzán y Gutiérrez-Carbonell (1992) mencionaron que el asentamiento de puerulos en colectores fue significativamente mayor durante las fases de luna nueva y cuarto creciente, en contraste con los resultados obtenidos en el presente trabajo. Esta discrepancia podría deberse a que dichos autores consideraron la semana del calendario en la que se hicieron los muestreos como una estimación adecuada de determinada fase lunar, lo cual no necesariamente es así, ya que en una semana del calendario pueden presentarse dos fases lunares. El tratamiento de los datos presentado aquí, tomando en cuenta el número de días transcurridos desde la fase de luna llena es más preciso, y resulta evidente que la mayor cantidad de puerulos se asentó durante el cuarto menguante y la luna nueva (Fig. 11). Esto coincide con lo reportado por Witham et al. (1968) en la costa oriental de Florida. Sin embargo, en otras localidades tales como los Cayos de Florida (Sweet 1968, Little 1977, Little y Milano 1980), Antigua (Bannerot et al., 1992), y Puerto Rico (Monterrosa 1991), se han registrado los mayores

índices de asentamiento en las fases de luna nueva y cuarto creciente, y en Bermuda entre luna nueva y luna llena (Ward 1989). En Granada, Colinaki y Lyons (1983) observaron muy pocos puerulos en el mar en fases lunares brillantes.

Con respecto a otras especies de palinúridos, Phillips (1972) encontró los mayores asentamientos de puerulos de P. cygnus en sus colectores en luna nueva, mientras que MacDonald (1986) registró los máximos de P. marginatus en Hawaii en luna nueva y cuarto creciente. Yoshimura y Yamakawa (1988) detectaron un aumento en el número de puerulos de P. japonicus recién asentados en hábitats naturales durante el cuarto creciente, pero estos autores no completaron un ciclo lunar de observaciones; solamente abarcaron de luna nueva a luna llena. En el caso de P. interruptus, Serfling y Ford (1975) no encontraron relación entre el asentamiento de puerulos en colectores y la fase lunar, pero indicaron que la nubosidad de los cielos durante su periodo de estudio, y las fuertes luces del muelle donde ubicaron sus colectores pudieron haber enmascarado cualquier efecto lunar.

En la mayoría de los casos, los puerulos tienden a asentarse durante las fases oscuras del ciclo lunar. Esto ha llevado a numerosos autores a sugerir que la intensidad lunar evita el asentamiento en los colectores en noches cercanas a la luna llena. Sin embargo, Phillips (1975a) encontró que algunos puerulos se asentaban en las cuatro últimas noches de la fase de cuarto menguante, es decir, bajo una iluminación similar a la del cuarto creciente, por lo que concluyó que la intensidad de la luz por sí sola no explica los patrones de asentamiento respecto de la fase lunar, y Ward (1989) encontró un desfaseamiento entre el tiempo de máxima iluminación lunar y el de mínimo reclutamiento. Esto, aunado al hecho de que el reclutamiento no desaparece por completo en fases lunares brillantes, sino que solamente disminuye (ver Fig. 11), sugiere que los puerulos pueden permanecer activos a pesar de existir altos niveles de iluminación, lo que podría reflejar que el puerulo está poco adaptado a una vida pelágica larga, y que es muy vulnerable hasta que alcanza la seguridad del hábitat bentónico costero.

Monterrosa (1991) sugirió que las fases lunares podrían aumentar o enmascarar el efecto de otros factores ambientales responsables de inducir al asentamiento de puerulos, pero Phillips (1975a) propuso dos explicaciones posibles al fenómeno del asentamiento sincronizado con la fase lunar: (a) que la luz lunar y/o los efectos de otros factores no identificados evitan que los puerulos se asienten en colectores excepto en luna nueva, pero que lo pueden hacer en hábitats naturales, o bien (b) que los puerulos sólo penetran en zonas costeras alrededor de la luna nueva y que el asentamiento en colectores realmente

refleja lo que ocurre en el hábitat natural. Phillips et al. (1978) demostraron la validez de la segunda hipótesis analizando la distribución de puerulos en la columna de agua por fuera del Área de estudio. En 71 arrastres con redes de plancton realizados alrededor de la luna nueva en aguas sobre el borde de la plataforma continental de Australia Occidental, estos autores encontraron 38 puerulos, mientras que en 48 arrastres alrededor de luna llena sólo obtuvieron 2.

En un experimento llevado a cabo para determinar el asentamiento de puerulos de P. argus en colectores colocados en tres localidades a distancias crecientes de la costa en Florida, Heatwole et al. (1991) encontraron una progresión en el asentamiento de puerulos con la distancia a la costa: en cuarto menguante, hubo un mayor número de puerulos transparentes (es decir, recién asentados) en los colectores más lejanos de la costa; en luna nueva aparecieron en el arrecife (estación intermedia), y en cuarto creciente en la estación más cercana a la costa. Estos autores sugirieron que si la relación entre el asentamiento y la fase lunar es una adaptación para evitar a los depredadores, entonces el tránsito hacia la costa debe estar sincronizado de manera tal que los puerulos pasen por el área de mayor riesgo de depredación (en este caso, el arrecife coralino) durante la luna nueva, es decir, durante la fase más oscura del ciclo lunar.

La plataforma continental de Australia Occidental tiene una anchura de 40 km (Phillips et al. 1978), mientras que la plataforma frente a Bahía de la Ascensión mide menos de 4 km (Jordón et al. en prensa). Por tanto, los puerulos de P. argus requieren atravesar una distancia relativamente menor desde las aguas oceánicas hasta la zona costera de la Bahía de la Ascensión, lo que podría explicar su arribo en mayores cantidades durante el cuarto menguante.

5.2.3. Las variaciones espaciales en el reclutamiento

De las cinco estaciones muestradas entre marzo de 1987 y marzo de 1988, la estación 1 obtuvo un número considerablemente mayor de puerulos por colector. Puesto que el tipo y el número de colectores, así como los grupos faunísticos que representan alimento potencial para los postpuerulos fueron similares en todas las estaciones (Tabla B), cabe suponer que la diferencia se debió a la distribución espacial de los puerulos en las masas de agua en la bahía.

Entre marzo de 1988 y marzo de 1989, se esperaba obtener resultados similares en las estaciones 1, 6, 7, ya que ambas presentaban características similares, al

encontrarse directamente a sotavento de distintos bancos a lo largo del arrecife frente a la bahía. De igual manera, se esperaba cierta similitud entre las estaciones 2, 7 y 8, ubicadas más hacia el interior de la bahía, mientras que la 8, por su ubicación en un canal, planteaba una incógnita. Sin embargo, los resultados no se ajustaron a este razonamiento. Las estaciones con índices mayores fueron la 8, la 7 y la 1, y las que obtuvieron índices comparativamente menores fueron la 3, la 2 y la 6. La estación 9 obtuvo resultados intermedios entre estos dos grupos (Tabla 10c).

Los resultados de las estaciones 8 y 6 son los más difíciles de interpretar. La número 8, ubicada en un canal estrecho que comunica una laguna interior con el mar, y en el que las corrientes de marea, aunque no fueron medidas cuantitativamente, llegaban a ser en ocasiones tan fuertes que dificultaban la maniobra de revisión de los colectores, resultó muy productiva. En contraste con estos resultados, Little (1977), Little y Milano (1980) y Ward (1989) mencionaron que sus colectores ubicados en áreas con fuerte flujo de agua brindaron pocos puerulos. Es posible que en el caso de la estación 8, el efecto de las corrientes de marea sea significativamente mayor que en el resto de las estaciones, haciendo un efecto de embudo durante la pleamar.

Por otro lado, la estación 6 se alejó considerablemente de la esperada similitud con las estaciones 1 y 7 (Tabla 10). No se tiene una explicación satisfactoria para este resultado, pero se observó que de los cuatro colectores colocados en una línea paralela al banco coralino en esta estación, los dos más interiores capturaron consistentemente menos puerulos (Tabla 11).

En Australia Occidental, Phillips (1975b) no encontró relaciones aparentes entre el número de puerulos en colectores y el volumen de agua que fluye hacia el área de estudio. Sin embargo, este autor sugirió que las postlarvas podrían utilizar las corrientes para aproximarse a las áreas costeras, donde eventualmente se asentarían. Por su parte, MacDonald (1986) encontró una relación entre los diferentes niveles de reclutamiento de postlarvas de P. marginatus en tres estaciones espacialmente distantes en el archipiélago de Hawaii y los cambios en la fuerza y ubicación de dos tipos diferentes de aguas del Pacífico.

Un mecanismo similar podría estar involucrado en el patrón espacial de asentamiento de postlarvas en colectores encontrado en la Bahía de la Ascensión. Merino (1986) encontró que la corriente principal frente a la costa de Quintana Roo tiene una dirección norte y velocidades relativamente altas, pero que entre puntas prominentes en la costa existen pequeñas corrientes de entrada y salida de agua con flujo hacia el sur, que generan giros de forma

alargada. La estación 1 se encuentra ubicada cerca de una punta prominente (Punta Xuhken) que podría provocar una entrada de agua que posteriormente se dirigiria al sur. Esta posibilidad es apoyada, además, por los resultados de un estudio sobre la distribución y abundancia del zooplankton en Bahía de la Ascensión (Suárez y Gasca 1990). Estos autores encontraron una mayor abundancia de organismos zooplanktónicos indicadores de aguas oceánicas en la porción norte de la bahía que en las partes central y sur. Si la entrada principal del agua oceánica a la bahía es por su parte norte, esto podría explicar la mayor abundancia de postlarvas en los colectores de la estación 1 a lo largo del estudio (Oriones-Fourcán et al. 1987), pero no permite discernir las variaciones espaciales en el resto de las localidades de muestreo. No existen estudios sobre la dinámica de las aguas dentro de la bahía.

Puesto que el último estadio de la larva filosoma sufre la metamorfosis a puerulo en aguas oceánicas, y éste tiene que regresar a la costa para asentarse en fondos someros (Phillips y McWilliam 1986), se esperaba que las estaciones de muestreo más interiores en la bahía obtuvieran menores cantidades de puerulos, ya que éstos atraviesan áreas naturales propicias para su asentamiento antes de llegar a estas estaciones. Por tanto, además de un nivel menor, las variaciones mensuales en los índices de reclutamiento en colectores en estas estaciones tenderían a ser mayores. Esto parece haber sido confirmado en este estudio, ya que mientras que la estación 1 obtuvo índices de reclutamiento relativamente mayores, también mostró menos variación en el patrón mensual de reclutamiento en los dos años de esta etapa del estudio (Fig. 24), lo que no se observó en las estaciones 2 y 3 (Fig. 21).

Little y Milano (1980) sugirieron que, puesto que la posición relativa de los colectores en sus estaciones de muestreo no tuvo ningún efecto significativo en las capturas de puerulos, un solo colector podría describir adecuadamente los patrones de reclutamiento de los puerulos. Sin embargo, Phillips y Hall (1978) señalaron que, aunque por razones logísticas es conveniente analizar el reclutamiento de postlarvas con un número de colectores pequeño, éste debe ser suficiente para reducir la varianza en las estimaciones y aumentar la probabilidad de detectar diferencias significativas. Por otro lado, tanto Phillips y Hall (1978) como MacDonald (1986) indicaron que para un estudio prolongado se debe escoger una localidad que refleje adecuadamente los niveles de entrada de postlarvas a la zona costera. Estos razonamientos, aunados a los resultados obtenidos en este estudio, llevaron a seleccionar la localidad 1 para un análisis de largo plazo de los niveles de entrada de postlarvas a la Bahía de la Ascensión, y a mantener cuatro colectores en esta estación. La estación 9 fué seleccionada con el objeto de comparar, con un mayor

número de datos, la diferencia entre una estación "ideal" (la 1) y una estación en una parte más interior de la bahía.

5.2.4. Las variaciones temporales de corto y largo plazo en el reclutamiento

Desde el primer año de estudio, los resultados de la estación 1 han indicado que existe entrada de postlarvas a la Bahía de la Ascensión prácticamente todo el año, con un patrón estacional relativamente definido, que muestra un máximo durante el otoño, y ocasionalmente un pico menor en la primavera (Figs. 13 y 24). La estación 9 también ha registrado la existencia de postlarvas todo el año, pero sus índices de reclutamiento han sido inferiores y sus capturas han mostrado una variación mensual mayor, sin un patrón estacional definido (Figs. 14 y 23).

La serie de datos de la estación PM, en Puerto Morelos (Figs. 15 y 22), aún no es lo suficientemente larga para discernir un patrón temporal claro; sin embargo, esta estación ha registrado índices de reclutamiento considerablemente mayores que las dos estaciones de la Bahía de la Ascensión (Figs. 16 y 17). Esto resulta interesante, ya que inicialmente se pensó que la Bahía sería una zona de gran reclutamiento de postlarvas debido a su elevada producción de langosta (Lozano-Alvarez 1992) y que, por el contrario, Puerto Morelos tendría niveles de reclutamiento inferiores por ser un área de bajas capturas. La importancia de esta diferencia en relación con la pesquería será discutida en la siguiente sección.

Los colectores de cada estación no presentaron una homogeneidad en sus capturas de puerulos (Tabla 12). El análisis se hizo con la mayor cantidad posible de datos para cada estación, pero hubo meses en que las capturas iguales a cero en algunos colectores impidieron su uso en la prueba. Sin embargo, la heterogeneidad en las colectas en cada estación pueden ser resultado de la posición del colector con respecto a la dirección del viento y de la corriente en un momento determinado. Algunos autores han mencionado resultados similares (Phillips y Hall 1978, Young 1990), e incluso han obtenido colectas crónicamente bajas en algún colector. Es por ello que se requiere utilizar más de un colector en este tipo de estudios.

Además de la diferencia en los patrones temporales de las tres estaciones, también hubo diferencias en las proporciones de los cuatro tipos en los que se clasificó a los organismos colectados en cada una de ellas. El tiempo promedio que tardan en mudar los puerulos de P. argus recolectados en aguas costeras, antes de asentarse, ha sido registrado en 8.13 días (Sweet 1968) y entre 10-11 días

(Calinski y Lyons 1983), mientras que en puerulos provenientes de colectores (es decir, ya asentados), fué de 5-7 días (J. Simonin, datos sin publ.). Los datos de Simonin corresponden a puerulos recolectados en Puerto Morelos y Bahía de la Ascensión, por lo que se han tomado como más representativos.

Fueslo que los pulsos más fuertes de reclutamiento de los puerulos a la zona costera se presentan entre el cuarto menguante y la luna nueva (Fig. 11), resulta que en el momento de la revisión de los colectores (cuarto creciente), algunos de estos organismos ya mudaron una vez (postpuerulos), otros ya lo hicieron más veces (juveniles), unos más se encuentran en el periodo de intermuda entre puerulo y postpuerulo (puerulos pigmentados) y solamente un pequeño porcentaje se ha reclutado recientemente (puerulos transparentes).

La similitud en las proporciones de puerulos transparentes, puerulos pigmentados y postpuerulos en las estaciones I y PM (Fig. 18) indica que el tiempo de llegada de los puerulos a ambas localidades es similar. En cambio, en la estación 9, la gran mayoría de los organismos se encontraron en la fase de postpuerulo, con un pequeño porcentaje de puerulos pigmentados y casi ningún puerulo transparente al momento de la revisión. Esto, junto con los menores índices de reclutamiento en esta estación, parece indicar que la mayoría de los organismos recolectados ahí provienen del pulso más fuerte de entrada de postlarvas a la bahía (cuarto menguante), y que los colectores instalados en esta estación capturan tan solo unos cuantos puerulos que llegaran hasta esa localidad probablemente con las corrientes internas de la bahía, tardando más en asentarse en ellos. Monterrosa (1991) y Heatwole et al. (1991) encontraron también menos puerulos transparentes en sus estaciones de muestreo más interiores. Se desconoce si la muda del puerulo a postpuerulo es disparada por el asentamiento, o si el asentamiento es regulado por algún proceso fisiológico de la muda. Si el momento de la muda está bajo un estricto control fisiológico, entonces la inminencia de la muda puede limitar la selección de un hábitat de asentamiento adecuado y restringir a los puerulos a cualquier hábitat inmediatamente disponible (Herrnkind y Butler 1986). Por tanto, la estación 9 no puede considerarse como representativa del patrón temporal de reclutamiento, mientras que las estaciones I y PM parecen más adecuadas para este análisis.

A pesar de la amplia variación interanual en los niveles de asentamiento en la estación I, es notoria la presencia de un pico en el otoño, y ocasionalmente otro en primavera (Fig. 24). En diversas localidades de la distribución geográfica de P. argus, se ha registrado una amplia variación en los patrones estacionales de asentamiento de puerulos en colectores. En Bermuda, Puerto

Rico y Cuba se han registrado máximos en el reclutamiento entre verano y otoño (Tabla 13), pero la duración de la mayoría de los estudios ha sido de 1 a 3 años, salvo en Cuba, donde por cuatro años consecutivos el máximo se ha presentado entre septiembre y noviembre.

En Florida, tanto en la costa del estado como en los Cayos, se ha llevado a cabo la mayor parte de los estudios de este tipo. En varias localidades (St. Lucie, Key Largo, Indian River, Boca Chica Key, Matcumbe Key y Elliot Key) suele haber un máximo de reclutamiento en primavera, y otro pico posterior hacia otoño-invierno (Tabla 13). Sin embargo, con base en un procesamiento de los datos de todos estos estudios, Marx (1986) concluyó que no hay tendencias estacionales aparentes en el reclutamiento de puerulos en Florida, aunque este mismo autor reconoció que ha habido inconsistencias en el método de muestreo, así como una falta de muestreos de largo plazo en localidades fijas. La mayor parte de los estudios analizados tuvieron una duración limitada, de uno a dos años. Es evidente que el análisis de fluctuaciones interanuales en la magnitud del reclutamiento de puerulos de P. argus requiere de consistencia tanto en las localidades como en la periodicidad del muestreo, y de una duración más larga.

Los resultados de la estación 1 en Bahía de la Ascensión indican que 1987 y 1988 fueron años en los que el reclutamiento de puerulos fué bajo, y que 1992 fué un año relativamente mejor (Fig. 17). La proporción entre el índice anual de reclutamiento mayor (1992) y el menor (1988) durante los seis años de estudio es de 3:1 (Fig. 17). Phillips (1986) ha encontrado una variabilidad considerable en el índice anual de reclutamiento de puerulos de P. cygnus en Australia Occidental: a lo largo de 14 años de muestreo, la proporción entre el índice mayor y el menor fué de 12:1, es decir, de más de un orden de magnitud. A este respecto, Phillips señaló que un programa de investigación de una duración promedio de entre 3 y 5 años hubiera sido insuficiente para predecir variaciones en el asentamiento de la magnitud observada, y que la obtención de datos a largo plazo es esencial en este tipo de estudios.

5.3. HIPOTESIS SOBRE LOS POSIBLES MECANISMOS DE RECLUTAMIENTO DE POSTLARVAS

¿Cuál es la causa de estas grandes variaciones estacionales e interanuales en los índices de reclutamiento de puerulos? Dos tipos principales de factores podrían influir en ellas: factores bióticos y factores abióticos.

TABLE 13.- Resumen de la información sobre el periodo de máximo reclutamiento de puerulos de *Parulicus argus* en diversas localidades de su área de distribución, con base en colectores artificiales. (El No se especificaron fechas).

Localidad	Periodo de estudio (Duración)	Máximo reclutamiento	Autor
Berauda (toda la isla)	ago 83-oct 86 (3 años)	jun-oct	Ward (1989)
Puerto Rico (La Parquera)	jul 83-dic 84 (1.5 años)	jul-oct 83 jul-sept 84	Monterrosa (1991)
Jamaica (Bowden Harbor)	(1 año)	nov-ene	Young (1990)
Cuba (Golfo de Bahamo)	(4 años)	sep-nov	Cruz et al. (1992)
Antigua (Farhan Harbor)	oct 72-sep 73 (1 año)	ago-sep, may	Preston (1974)
Antigua (toda la isla)	ago 87-jul 89 (2 años)	may	Hannerot et al (1992)
FLORIDA:			
Miami Beach	1950-51 (2 años)	ene-feb	Lewis et al. (1952)
St. Lucie Estuary	dic 65-dic 66 (1 año)	feb-may, oct-nov	Witham et al. (1968)
Key Largo	dic 65-dic 66 (1 año)	abr-may	Witham et al. (1969)
Indian River	abr 65-sep 68 (3.5 años)	sep 65 feb-may, oct 66 feb-may, dic 67 abr-may 68	Little (1971)
Key West	ene-dic 67 (1 año)	feb, abr, jun-ago	Little (1971)
Matecumbe Key	feb 69-feb 71 (2 años)	abr, jul-sep 69 ene-may, sep 70 ene-feb 71	Little (1971)
Boca Chica Key	oct 77-sep 78 (1 año)	oct 77 mar-abr. 78	Little y Milano (1980)
Sugarloaf Key	oct 77-sep 78	mar-may, jul-ago 78	Little y Milano (1980)
Big Pine Key	oct 77-sep 78 (1 año)	mar-abr. 78	Little y Milano (1980)
Elliot Key	abr 78-mar. 89 (1 año)	abr, jul 78 feb-may 79	Menzies (1981)

Entre los factores bióticos, la época de reproducción de *P. argus* podría tener cierta influencia, a pesar de que no se ha demostrado la existencia de una relación entre el stock reproductor y el reclutamiento (Cobb y Wang 1985). En Florida, *P. argus* desova a finales de primavera y durante el verano (Lyons *et al.* 1981, Gregory *et al.* 1982), pero en el Caribe la reproducción de esta especie abarca todo el año, aunque con máximos en primavera, verano u otoño en diferentes localidades (Squires y Rivero 1978, Munro 1974, Cruz *et al.* 1987, Fuentes 1988). Si el reclutamiento de puerulos dependiera principalmente de los picos en la reproducción de los adultos, entonces los picos en el reclutamiento serían más regulares año con año, y no se presentarían las discrepancias encontradas entre localidades tan cercanas como los Cayos y el Sur de Florida (Tabla 13), o como Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos (este estudio).

Otro factor biótico de considerable importancia para la distribución de filosomas y puerulos en aguas oceánicas es su comportamiento. Aunque las filosomas son planctónicas, no son simples objetos flotantes, sino que presentan movimientos verticales de cientos de metros (Baisre 1976, Phillips *et al.* 1978, Yeung y McGowan 1991), con los que pueden ejercer cierto grado de modificación en su distribución (Johnson y Brinton 1963, Phillips y McWilliam 1986). Se ha sugerido la existencia de alguna estrategia adaptativa asociada al comportamiento de la migración vertical diurna, que permitiría a las larvas mantenerse dentro de una región determinada pasando períodos alternos en corrientes que fluyen en diferentes direcciones o a diferentes velocidades (Johnson 1960a, Sulkin 1986).

Aunque se desconoce cuáles son los estímulos que provocan la metamorfosis de filosoma a puerulo, diversos autores han sugerido que cambios sutiles en la salinidad de las aguas cercanas a la plataforma continental podrían ejercer cierta influencia en este fenómeno (Booth 1980, McWilliam y Phillips 1983). Una vez llevada a efecto la metamorfosis, el complejo comportamiento del puerulo, bien adaptado para nadar direccionalmente, podría influir fuertemente en el momento o en el lugar del reclutamiento. Por tanto, la variabilidad en el reclutamiento parece ser resultado de las condiciones hidrográficas cambiantes más que de la abundancia de las larvas per se (Pringle 1986, Phillips 1990).

Tanto en Australia Occidental como en California, las variaciones en el reclutamiento anual de puerulos están asociadas a cambios hidrográficos relacionados con el fenómeno El Niño-Oscilación del Sur (ENSO, por sus siglas en inglés). En Australia Occidental, el nivel del mar, la fuerza de la corriente de Leeuwin (corriente de origen tropical que corre frente a la costa), y el reclutamiento de

puerulos de *P. cygnus*, son más reducidos en años con evento ENSO que en años "normales" (Pearce y Phillips 1988). El efecto de estos factores se detectó en colectores para puerulos colocados en localidades de muestreo a lo largo de más de 1000 km de costa (Phillips et al. 1991).

En la costa del Pacífico de California y Baja California, la abundancia y distribución de filosomas de *P. interruptus* dependen de un complejo sistema hidrográfico que incluye la Corriente de California, la Corriente costera de Davidson, y un giro semipermanente cuyo ciclo depende, a su vez, de la variación en el transporte de Ekman (Johnson 1950a, 1960b). Se ha sugerido que el reclutamiento de puerulos de esta especie en la costa de California es más débil en años "normales" que en años ENSO, ya que en estos últimos, la Corriente de California tiene un flujo más débil (Frigle 1986).

Por tanto, los procesos oceánicos que influyen en la magnitud del nivel de reclutamiento de puerulos de *P. cygnus* y *P. interruptus* operan a escalas espaciales del orden de cientos a miles de kilómetros, y a escalas temporales del orden de meses a años. Sin embargo, cabe señalar que estas dos especies se distribuyen en áreas geográficas relativamente reducidas.

En el caso de *P. argus*, el escenario es más complejo, debido a la gran extensión de su distribución geográfica. Se ha propuesto que la corriente de Yucatán y la Corriente del Golfo juegan un importante papel en el transporte de larvas de *P. argus*, particularmente desde el Caribe hacia Florida (Lewis 1951, Ingle et al. 1963, Sims e Ingle 1967, Richards y Goulet 1976, Lyons 1981). Pero Sims e Ingle (1967) y Richards y Pothoff (1981) encontraron filosomas en el último estadio en aguas oceánicas entre el estrecho de Yucatán y Florida a lo largo del año. Estas observaciones, aunadas al hecho de que los picos en reclutamiento de puerulos en colectores mantenidos en una localidad fija presentan, por lo general, un patrón estacional, y a menudo en un mes determinado (ver Tabla 13), sugieren que el reclutamiento depende de condiciones hidrográficas que facilitan la llegada de puerulos a la costa, y que las condiciones locales pueden variar considerablemente a lo largo de localidades costeras relativamente cercanas y a lo largo del tiempo.

5.3.1. La circulación en el Mar Caribe

Puesto que *P. argus* se distribuye en todas las zonas costeras del Caribe, y sus larvas tienen una de las duraciones más largas entre los organismos marinos (Johnson y Brinton 1963), ciertamente resulta de gran interés el

conocimiento de la circulación del Caribe como un auxiliar para la comprensión de la dinámica de esta especie, y para el planteamiento de hipótesis sobre los mecanismos de reclutamiento de las postlarvas.

La circulación en el Mar Caribe y sus pasajes adyacentes ha sido investigada desde hace aproximadamente un siglo. La principal fuerza impulsora de las corrientes superficiales en el Caribe proviene de los vientos alisios que soplan del este-noreste y del este (Wust 1964, Gordon 1967). Aguas provenientes tanto de la corriente Norecuatorial del Atlántico como de la corriente Surecuatorial penetran en el Caribe a través de varios pasajes del arco antillano. De ahí, el flujo dominante en el Caribe es hacia el oeste-noroeste, hasta llegar a las costas de Yucatán, donde la presencia de la masa continental al oeste de la cuenca, con una salida en el extremo norte (el estrecho de Yucatán), permite un flujo superficial con un componente norte (Fig. 31). La intensidad de la corriente tiene variaciones estacionales que dependen de las fluctuaciones en el esfuerzo del viento sobre la superficie del agua. Este es, en promedio, 40% superior en primavera que en otoño, y las velocidades a lo largo del eje de la corriente del Caribe son generalmente entre 61 y 80 cm/s en abril y entre 42 y 61 cm/s en octubre (Gordon 1967).

Sin embargo, el flujo de la capa superficial del mar Caribe ha sido inferido principalmente a partir de compilaciones de medidas hidrográficas históricas y de soluciones geostróficas, basadas en observaciones oceanográficas relativamente escasas (Wust 1964, Gordon 1967, Roemmich 1981). Las mediciones directas de las corrientes en el Área del Caribe son raras, y las configuraciones irregulares del fondo, con sus pasos de diferente anchura y profundidad, unida a la acción de los vientos cambiantes en la zona, provoca aceleraciones a lo largo del flujo tales que las condiciones geostróficas no siempre se cumplen (Emilsson 1971).

Se han llevado a cabo intentos por determinar directamente los patrones de corrientes en el Caribe por medio de cuerpos de deriva (botellas o tarjetas). Los resultados de algunos de estos estudios (Duncan *et al.*, 1977, Grant y Wyatt 1980) han sido compatibles con el esquema general de la circulación. Sin embargo, estos estudios solamente brindan información del punto de recuperación del cuerpo de deriva, y no de su ruta real. Más recientemente, se han llevado a cabo mediciones sinópticas de la hidrografía local en algunas localidades del Caribe (ver Kinder 1983). Aunque estos estudios han revelado giros y remolinos a escala media (aproximadamente 100 km), posiblemente transitorios, carecen de medidas directas de corrientes y cubrieron áreas reducidas.

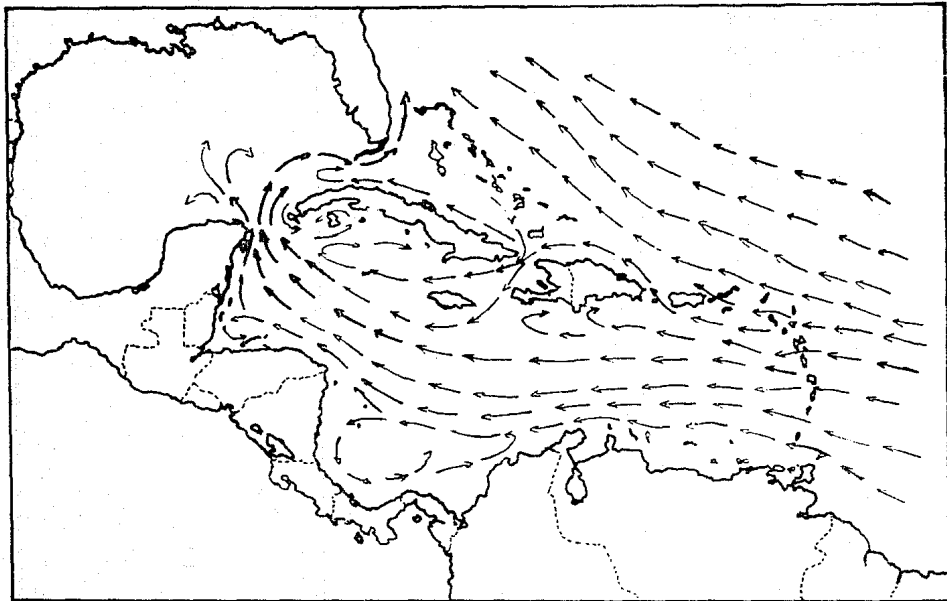


Fig. 71.- Esquema de la circulación general del Mar del Sur (compilado de varios autores).

Algunos estudios con boyas de deriva seguidas por satélite (Molinari et al., 1981, Kinder 1983), han mostrado una fuerte variabilidad en el flujo a escala media: las rutas de las boyas revelaron numerosos meandros y remolinos a lo largo del Caribe. Diversos análisis indicaron que esta variabilidad no es causada por la topografía del fondo, ni por la fuerza ejercida por el viento, sino por inestabilidades intrínsecas de las corrientes mismas. Además, se han detectado contracorrientes subsuperficiales en la parte occidental del Mar Caribe (Emlisson 1971, Marino 1992).

De esta manera, la imagen relativamente simple de la circulación del Caribe que se tenía hace unas décadas está siendo reemplazada por otra en la que diversos caracteres de escala media aparecen y desaparecen en tiempos variables. Esta fuerte variabilidad en el espacio y tiempo de las corrientes del Caribe puede tener una influencia importante en la comprensión de muchos procesos oceanográficos y ecológicos, ya que los meandros y remolinos perturban fuertemente el flujo medio y los campos hidrográficos (Kinder 1983).

En este sentido, la vieja idea de que las poblaciones de *E. argus* provienen de larvas producidas corriente arriba no es del todo irrelevante, ya que las corrientes dominantes deben tener una gran influencia en el transporte de las filasomas (y de los puerulos) en esta región, pero dicho transporte no necesariamente es continuo ni unidireccional. A medida que aumenta el conocimiento de las características del flujo a escalas cada vez más reducidas, va surgiendo una imagen más complicada de los posibles mecanismos de transporte de las larvas. La información sobre giros, remolinos, meandros y contracorrientes subsuperficiales en la zona del Caribe se incrementa cada vez más, y es posible que por estas causas, aunadas a los movimientos verticales de las larvas, el alcance de la dispersión de las larvas no sea tan extenso como anteriormente se pensaba.

5.3.2. La corriente de Yucatán, la circulación frente a Quintana Roo, y los posibles mecanismos de llegada de puerulos a la costa

La información sobre los eventos hidrográficos que pudieran regular la distribución larvaria y el acercamiento de puerulos a la costa en el Caribe mexicano es escasa. Si a gran escala, la imagen de las corrientes del Caribe se ha venido complicando, los rasgos locales de circulación todavía presentan muchas incógnitas, aunque aparentemente no son menos complejos.

Frente a las costas de Quintana Roo, el núcleo principal de la corriente del Caribe, proveniente del sureste, vira rápidamente hacia el norte, aproximadamente frente a la bahía del Espíritu Santo. (Secretaría de Marina 1974), para formar la llamada Corriente de Yucatán (Fig. 31). Toda el agua que penetra a la cuenca del Caribe debe salir por el estrecho de Yucatán, que tiene una anchura de aproximadamente 90 millas náuticas y una profundidad máxima de 2,000 m. El transporte de volumen de agua a través del estrecho de Yucatán se ha estimado en aproximadamente $29 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, de los cuales el 76% penetran por los pasajes de los Estrechos menores y el 24% por el pasaje de Windward, entre Cuba y Haití (Rocznich 1981). La velocidad de la corriente es de 1 a 5 nudos, y las velocidades máximas se alcanzan frente a Cabo Catoche (Secretaría de Marina 1974).

El efecto más importante de la corriente de Yucatán es la formación de un afloramiento en la plataforma nororiental de la Península de Yucatán (Cochrane 1966, Ruiz 1970, Merino 1992), debido a la fricción de la corriente contra el talud continental (Fig. 32). Este afloramiento presenta un ciclo anual, alcanzando su máxima intensidad en la primavera y la mínima en otoño (Merino 1992). Las variaciones en la intensidad del afloramiento están relacionadas con las variaciones en la velocidad de la corriente de Yucatán, la cual presenta sus valores mínimos en otoño, y los máximos en primavera (U.S. Dep. Navy 1963). Hay, además, variaciones interanuales en la intensidad y en la estructura del afloramiento, y desplazamientos temporales en su ciclo estacional (Merino 1992).

Frente a Bahía de la Ascensión, la Corriente de Yucatán corre aproximadamente paralela al talud continental, es decir de sur a norte. Los puerulos de *P. argus* pueden nadar a una velocidad promedio de 10 cm/s, incluso contra la corriente (Calinski y Lyons 1983), pero la intensidad de la Corriente de Yucatán es tal que, frente a Bahía de la Ascensión, donde la plataforma continental es sumamente estrecha, los puerulos podrían ser arrastrados a lo largo de distancias considerables en el sentido de la corriente, antes de lograr salir de su área de máxima influencia para dirigirse hacia la costa. En Bahía de la Ascensión, los valores máximos de reclutamiento de puerulos se presentaron durante el otoño a lo largo de los seis años de estudio. Los vientos dominantes en la zona provienen del este entre febrero y septiembre, y del noreste y norte en invierno (Pica-Granados y Pineda-López 1991). Sin embargo, el otoño se caracteriza por una gran variabilidad en la dirección e intensidad de los vientos dominantes (Merino y Otero 1991). Este periodo de transición en la dirección del viento coincide con el periodo en el que la Corriente de Yucatán presenta sus intensidades menores (U.S. Dept. Navy 1963). Es posible que la inestabilidad de los vientos y la velocidad menor de la Corriente de Yucatán durante el otoño permitan a

un mayor número de puerulos salir de su área de máxima influencia y llegar a la zona costera en Bahía de la Ascensión. La variabilidad interanual en las condiciones señaladas podría reflejarse en la variabilidad en el reclutamiento; aunque la época de mayor asentamiento generalmente se presentó en el otoño, el mes con el pico más alto no fué siempre el mismo año con año.

Por el contrario, frente a Puerto Morelos, la línea de costa se abre hacia el noreste y, además, la plataforma continental se empieza a ensanchar, saliendo al paso de la Corriente de Yucatán (Fig. 32). Esto provoca que parte del agua de la corriente invada la plataforma, presentándose una entrada de agua superficial de la corriente de Yucatán a la plataforma (M. Merino, datos sin publ.), lo que podría favorecer la llegada de un mayor número de puerulos a la costa a lo largo del año, en comparación con Bahía de la Ascensión. Además, en condiciones de vientos intensos, se genera un fuerte oleaje que provoca un flujo considerable de agua a través de la barrera arrecifal, enmascarando el patrón de las corrientes dentro de la laguna arrecifal (M. Merino, datos sin publ.). El efecto del conjunto de estos factores se ve reflejado en la falta de un patrón estacional en el reclutamiento de puerulos en Puerto Morelos.

Los valores mínimos de reclutamiento de puerulos durante el invierno, tanto en Puerto Morelos como en Bahía de la Ascensión, se presentan en la época en que los vientos dominantes provienen del norte (Merino y Otero 1991). Estos vientos cambian los patrones de circulación superficial, ya que alejan el agua de la zona costera (M. Merino, datos sin publ.). Diversos autores han señalado la influencia de los cambios en la dirección y esfuerzo del viento sobre los patrones temporales de reclutamiento de postlarvas de diversos decápodos, tales como Penaeus spp. en el norte del Golfo de México (King 1971), P. merquienensis en el norte del Golfo de Carpentaria, Australia (Vance et al. 1985), y Cancer magister en la costa occidental de EUA (Johnson et al. 1986).

Como ya se mencionó en una sección anterior, los picos de reclutamiento de puerulos de P. cygnus se han relacionado con aumentos en el nivel medio del mar. Desgraciadamente, no existen mediciones del nivel del mar en series de tiempo largas en ningún lugar de la costa de Quintana Roo. El lugar más cercano con datos de este tipo es Puerto Progreso, en la costa norte de Yucatán. En esta localidad, el nivel medio del mar durante el periodo 1970-1985 fué superior en el otoño que en el resto de las estaciones del año (Blaha y Sturges 1981, Pica-Granados y Pineda-López 1991). Blaha y Sturges (1981) plantearon la posibilidad de que exista una influencia del flujo del estrecho de Yucatán hasta esta área, pero enfatizaron el hecho de que hay una carencia de datos sobre las fluctuaciones en el nivel del mar entre la

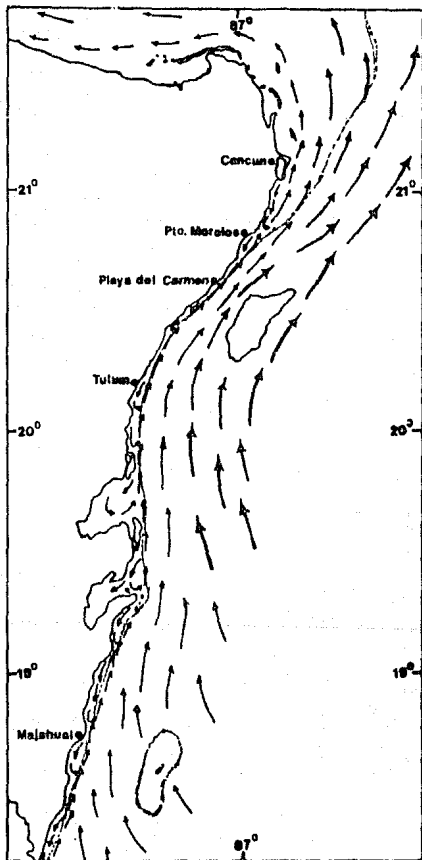


Fig. 32.— Esquema de la circulación frente a las costas de Quintana Roo. La línea punteada señala el borde de la plataforma continental (modificado de Merino 1986).

Península de Yucatán y Cuba que pudieran indicar el efecto de fluctuaciones originadas corriente arriba sobre la circulación del Golfo de México. Sin embargo, Merino (1972) encontró que en la zona nororiental de la Península de Yucatán existe una inclinación de las isolinéas (temperatura, salinidad, nutrientes) debido a la fricción de la corriente contra el talud y al inicio del afloramiento, lo que indica que en esta zona el agua es menos densa y el nivel del mar sería inferior que en localidades más hacia el sur. De esta manera, en el caso del Caribe mexicano, el nivel medio del mar no sería un factor determinante para un mayor reclutamiento de puerulos.

En este orden de ideas, resulta interesante un estudio con tarjetas de deriva llevado a cabo por Merino (1986), frente a las costas de Quintana Roo, durante el otoño de 1983. Este autor indica que en esta época del año, los objetos y organismos que se encuentren en el agua superficial hasta una distancia de entre 5 y 8 millas náuticas de la costa a lo largo del margen oriental de la Península de Yucatán, tenderán a derivar hacia la costa a una velocidad estimada de 0.55 a 2.10 nudos. Al sur de la isla de Cozumel la distancia desde la cual la deriva es hacia la costa aumenta a 30 mn. Esto implica que, en otoño, la distancia desde la cual los puerulos podrían simplemente derivar hacia la costa en el área de la Bahía de la Ascensión, sin tomar en cuenta su actividad de natación, sería de hasta 30 mn, y a una velocidad de deriva de 1 nudo, tardarían solamente 30 horas en llegar a la costa. Desgraciadamente no existen estudios de deriva de cuerpos en esta zona en otras épocas del año con los cuales poder comparar posibles rutas y tiempos de deriva. Sin embargo, la presencia, a lo largo del año, de objetos flotantes arrojados en las playas de la costa de Quintana Roo sugiere que estos patrones de circulación superficial serían similares para el resto de las estaciones, a excepción del invierno, cuando el efecto de los "nortes" tiende a alejar el agua superficial de la costa (M. Merino, com. pers.).

5.4. IMPLICACIONES PESQUERAS DEL RECLUTAMIENTO DE POSTLARVAS DE Panulirus argus EN EL CARIBE MEXICANO

La selección de un índice anual de captura (IAC) con el cual relacionar el IAR es fundamental para poder desarrollar un modelo predictivo para la pesquería. Por ejemplo, en Australia Occidental, el IAC corresponde a la captura de nuevos reclutas de P. cygnus a la pesca a lo largo de la temporada de pesca (Phillips 1986). Los nuevos reclutas son juveniles de 4 años de edad (P. cygnus alcanza la madurez sexual aproximadamente a los 6 años a partir del estado de

puerulo), los cuales representan el 40% de la captura total (Phillips 1970). Este índice ha podido ser calculado con bastante precisión debido a que un gran número de pescadores llenan voluntariamente una bitácora diaria de sus capturas, y las plantas procesadoras llevan registros minuciosos de las langostas entregadas. Por ley, los científicos tienen acceso irrestricto a estos registros, y los centros de investigación llevan a cabo, además, un amplio muestreo rutinario de la captura de langosta a lo largo de la costa (Phillips y Brown 1989). Debido a la relativa homogeneidad en los patrones temporales y en las tendencias del reclutamiento de puerulos, así como en los métodos de pesca utilizados en toda la costa, los australianos han podido utilizar el IAR de puerulos de una sola localidad para predecir la captura en toda la pesquería de Australia Occidental (Phillips 1986).

Estas condiciones tan propicias no existen en el Caribe mexicano. En la sección anterior se discutieron las notables diferencias entre los patrones y las tendencias del reclutamiento de puerulos entre Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos. Además, existen marcadas diferencias en las técnicas de pesca entre ambas localidades. A continuación se discute la posibilidad de seleccionar un IAC en Bahía de la Ascensión, y la dificultad de hacerlo para Puerto Morelos.

Las diferencias en las características de la captura proveniente de Bahía de la Ascensión y de Puerto Morelos se deben probablemente a las siguientes causas: (a) diferencias en las características físicas y bióticas de las localidades (es decir, una extensa bahía somera contra un arrecife frontal), (b) diferencias en el área cubierta por la pesca y el intervalo de profundidades de pesca, (c) diferencias en los parámetros poblacionales de las langostas en ambas localidades (Lozano-Alvarez *et al.* 1991 a, 1991b), y (d) diferencias en los métodos de pesca empleados.

La pesca de langosta en Puerto Morelos se lleva a cabo principalmente en el arrecife frontal y consta de organismos que cubren un amplio intervalo de tallas, desde juveniles hasta adultos de gran tamaño. Aunque oficialmente el límite norte del área de pesca de la cooperativa de Puerto Morelos es Punta Nizuc, los pescadores de esta cooperativa incursionan ocasionalmente en áreas más al norte de Punta Nizuc (entre Isla Contoy e Isla Mujeres), particularmente durante el invierno, cuando se presenta la "corrida" de langosta (migración masiva de langostas que ocurre al noreste de la Península de Yucatán en la época de "nortes"). Esto contribuye al aumento en la captura durante los meses de invierno en algunas temporadas de pesca (Fig. 27b). Por otro lado, las áreas potenciales de criadero de juveniles pequeños son escasas en la zona de pesca de Puerto Morelos (básicamente la laguna arrecifal), mientras que existen en abundancia en la zona costera frente a Isla Mujeres e Isla

Contoy (E. Lozano-Alvarez, obs. pers.). Además, por fuera del arrecife coralino, las langostas presentan movimientos a lo largo del contorno de la costa de hasta 35 km (Lozano-Alvarez et al., 1991b), por lo que puede haber una mezcla de langostas provenientes de diferentes zonas de reclutamiento en las zonas profundas de pesca del Área de Puerto Morelos. Todos estos factores implican que la captura de la cooperativa de Puerto Morelos no consiste exclusivamente de langostas que se encuentran en su área de pesca. Esto dificulta la selección de un índice anual de captura con el cual comparar los IAR.

En contraste, la relativa estabilidad en las características de la captura de langostas en la Bahía de la Ascensión, permitió seleccionarla como una localidad más adecuada para intentar desarrollar un modelo predictivo de la captura con base en los niveles de reclutamiento de puerulos. Aunado a estas características, el hecho de que la captura de langostas se lleva a cabo solamente dentro de la bahía y en los arrecifes someros adyacentes a ésta, y el que la mayor parte de la captura consista en juveniles y preadultos, sugiere que se están capturando organismos que penetraron en la bahía desde que eran postlarvas, con poca "contaminación" de la captura por langostas provenientes de otras localidades más alejadas.

Al inicio del estudio, se pensaba que los niveles de reclutamiento en la Bahía de la Ascensión serían más elevados que en Puerto Morelos, debido a la mayor captura de langostas que se obtiene en la bahía (Fig. 26). Existe, entonces, una aparente contradicción en los elevados niveles de reclutamiento de puerulos y las reducidas capturas en Puerto Morelos, y la situación inversa en Bahía de la Ascensión. Sin embargo, se requiere hacer hincapié nuevamente en el carácter semicuantitativo de los colectores. Estos solamente brindan información sobre las tendencias en los niveles de reclutamiento. Es decir, que de existir una relación entre el IAR y el IAC, esto no significaría que la relación fuera proporcional en diferentes localidades. Evidentemente, existen factores ambientales en cada localidad que influyen en la sobrevivencia de los puerulos a estadios posteriores.

En este orden de ideas, Phillips (1990) no encontró ninguna relación entre el índice anual de asentamiento de puerulos de P. cyanus en Australia Occidental y la densidad de juveniles de 3, 4 y 5 años en los arrecifes costeros a lo largo de 16 años, pero sí la encontró entre el índice de asentamiento de puerulos y la captura de nuevos reclutas a la pesca cuatro años después. Este autor señaló que esta contradicción podría deberse a deficiencias en las técnicas empleadas para calcular la densidad de juveniles en los arrecifes costeros, y que la capacidad de carga del hábitat arrecifal de los juveniles aparentemente no ha sido una

limitante importante dentro del intervalo de los niveles observados del asentamiento de puerulos y de las condiciones ambientales existentes en los 16 años estudiados, y que por tanto la mortalidad no ha restringido el reclutamiento de juveniles hasta un nivel superior estricto.

En algunas islas del Caribe, como Granada o Antigua, se han obtenido cantidades considerables de puerulos de P. argus en colectores, pero la abundancia de adultos es muy baja (Calinski 1987, Bannerot et al. 1992). De manera similar, en la bahía de Florida existen muchas regiones con hábitats adecuados para el asentamiento de puerulos y la subsecuente residencia de juveniles (Andrée 1981, Marx y Herrnkind 1985a, Marx 1986, Herrnkind y Butler 1986, Herrnkind et al. 1988), a pesar de lo cual no poseen juveniles en abundancia. Butler y Herrnkind (1992) plantearon la hipótesis de que la abundancia de juveniles en estas áreas se encontraba limitada por el reclutamiento de puerulos, y realizaron un experimento para determinar si la abundancia de juveniles de la fase "postalgal" (es decir, aproximadamente entre 25 y 40 mm LC) en un área determinada se encuentra regulada primordialmente por el asentamiento de puerulos, o por la capacidad de carga del medio ambiente local. En el experimento, estos autores triplicaron el asentamiento "sembrando" juveniles pequeños en algunas áreas, mientras que en otras mejoraron el hábitat postalgal, sembrando refugios artificiales en la forma de pequeños tabiques de concreto.

Los resultados preliminares de Butler y Herrnkind (1992) indicaron que el mejoramiento del hábitat aumentó la abundancia de juveniles postalgales, mientras que la triplicación del asentamiento no tuvo efectos en la densidad de dichos juveniles, por lo que sugirieron que es la abundancia de refugios adecuados lo que limita el reclutamiento a los estadios postalgales posteriores. En conclusión, la capacidad de carga del hábitat probablemente involucra interacciones complejas entre diversos factores, tales como la disponibilidad de alimento, de refugio, y de hábitat de asentamiento para puerulos.

De esta manera, el factor limitante para la abundancia de juveniles y adultos en el área de Puerto Morelos aparentemente no es el influjo de puerulos, sino la escasez de hábitats adecuados para su asentamiento y para la sobrevivencia de los estadios juveniles subsecuentes. En el área de Puerto Morelos, las zonas potenciales de asentamiento de postlarvas y crecimiento de juveniles son reducidas, por lo que es posible que, aunque haya un influjo relativamente grande de puerulos debido a las condiciones hidrográficas favorables, éstos (1) no se asienten en los sustratos naturales o lo hagan en poca cantidad, o (2) tengan un mayor riesgo de mortalidad por depredación al existir relativamente pocos refugios adecuados. Esto, a su

vez, determinaría una subsecuente reducción en la abundancia de juveniles y adultos en la zona.

En contraste, en la Bahía de la Ascensión, el influjo de puerulos podría ser un factor más limitante que la abundancia de hábitats adecuados. Es decir que en la Bahía de la Ascensión, aunque los puerulos lleguen en menor cantidad tienen una mayor probabilidad de sobrevivir a etapas posteriores (lo que es evidente, dada la gran abundancia de juveniles en la bahía (Lozano-Alvarez et al. 1991a)), ya que las extensas áreas de pastizales y algas marinas ofrecen abundante refugio y alimento, reduciendo el riesgo de mortalidad por depredación o por falta de alimento adecuado (Briones et al. en prensa, a). Esto, sumado al mejoramiento del hábitat para los juveniles mayores en la forma de las casitas, podría determinar también una sobrevivencia mayor para estas etapas (Eggleston et al. 1990).

Más al norte de Puerto Morelos, en la plataforma continental alrededor de las Islas Mujeres y Contoy, la producción de langostas es superior a la de Bahía de la Ascensión (Secretaría de Pesca 1987) representado, de hecho, la principal zona productora de langosta en el estado de Quintana Roo. En la zona continental frente a estas islas, existen áreas con características idóneas para el asentamiento de postlarvas y crecimiento de juveniles (E. Lozano, obs. pers.). Es posible que en esta zona el influjo de puerulos sea similar o mayor que en Puerto Morelos, dada su ubicación en relación con la Corriente de Yucatán. Sería interesante llevar a cabo estudios sobre el reclutamiento de puerulos con colectores en dicha zona, para determinar la relación entre la magnitud del reclutamiento y la magnitud de la captura en una zona donde ni el reclutamiento ni la presencia de sustratos favorables al asentamiento de puerulos y crecimiento de juveniles fueran factores limitantes para la producción de langostas.

Independientemente del origen y de los mecanismos subyacentes a los patrones de reclutamiento de postlarvas de langosta, su utilización para construir modelos predictivos de la captura es un aspecto aplicado de gran interés en estas investigaciones. El uso más importante de un modelo predictivo de este tipo, sería el permitir a los administradores de la pesquería anticipar años de capturas reducidas, y el poder explicar que las capturas menores son probablemente causadas por fluctuaciones naturales en la abundancia, más que por la sobrepesca del recurso (Phillips 1986). La precisión de la predicción de la captura de cualquier año sería menos importante que la predicción de las tendencias en la captura. El nivel real de la captura dependerá de muchos factores, incluyendo el esfuerzo pesquero, los desarrollos tecnológicos en métodos de pesca, y el clima. Sin embargo, el poder poseer un conocimiento

sobre la disponibilidad del stock permitiría a los administradores del recurso tomar acciones apropiadas con suficiente anticipación.

En el caso de Bahía de la Ascensión, los resultados están siendo alentadores, pero se requiere de una serie de tiempo mucho más larga para poder desarrollar un modelo adecuado. Además, es posible que, en el futuro, se tengan que refinar las técnicas numéricas empleadas en la construcción del modelo. Por ejemplo, el IAR se está considerando como el promedio anual del año calendario (enero-diciembre). Otros índices más adecuados podrían proponerse más adelante, tales como el promedio del reclutamiento de los meses en los cuales el reclutamiento sea superior a un valor determinado. Por otro lado, se está equiparando la captura con el tamaño de la población, aunque se reconoce que hay una serie de sesgos potenciales en los datos de la captura, tales como variaciones interanuales en el esfuerzo efectivo de pesca. Más aún, debido al reducido número de datos anuales obtenidos hasta este momento, la única relación que está siendo considerada entre el IAR y el IAC es una regresión lineal, la cual no toma en cuenta las tendencias en el tiempo de la captura y del reclutamiento. Cuando se cuente con un mayor número de datos, se podrán hacer análisis de correlación con diferentes combinaciones de tiempos, ya que podría haber desfases entre ambos índices (Briones-Fourcán 1992).

En el caso de Puerto Morelos, el escenario es más complejo, pero a pesar de todos los problemas encontrados en esta zona, no puede descartarse la posibilidad de construir un modelo predictivo hasta que se cuente también con un mayor número de datos.

5.5. LA IMPORTANCIA DEL RECLUTAMIENTO EN POBLACIONES MARINAS ABIERTAS

Cualquier intento por administrar, conservar o explotar poblaciones naturales depende de la precisión en las predicciones sobre la abundancia futura de los organismos de esa población. Por ejemplo, las tasas de captura de especies explotables son a menudo establecidas por medio de modelos que relacionan los stocks futuros con los stocks presentes invocando una relación stock-reclutamiento (Ricker 1954, Cushing 1973). Pero en los casos en los que hay una gran variación en el número de reclutas, la relación entre el número predicho por estos modelos y el número que realmente exista en una población en el momento en que los organismos se capturan será muy holgada. Por tanto, el manejo de los recursos marinos explotables requiere de modelos que tomen

en cuenta las grandes variaciones en el reclutamiento que se observan a menudo en los sistemas marinos (Fogarty et al. 1991, Gracia 1991).

La mayoría de las especies marinas que representan recursos pesqueros tienen larvas planctónicas de duraciones variables, que suelen ser ampliamente dispersas por los movimientos de las aguas. La misma naturaleza de la dispersión en distancias considerables, ya sea a lo largo de una costa o a través de una cuenca oceánica, sugiere que es poco probable que las larvas producidas por una población regresen al hábitat parental y se unan a la población local. Por tanto, una determinada sección de costa tiene una población abierta, y las poblaciones abiertas no son tratadas satisfactoriamente por los modelos basados en poblaciones cerradas (Gaines y Roughgarden 1985). En las poblaciones abiertas, el control ejercido por los procesos de transporte físico sobre la población es comparable con el efecto de los procesos locales, tales como la depredación y la competencia entre los residentes de una localidad.

Recientemente, se ha desarrollado una teoría de poblaciones abiertas (Connell 1985, Roughgarden et al. 1987). La teoría fué generada con base en el estudio de poblaciones de balanos, pero presenta conceptos novedosos que podrían resultar útiles para comprender otros tipos de poblaciones abiertas. Esta teoría indica que las poblaciones con altos niveles de asentamiento de larvas podrían estar dominadas por una cohorte y por tanto podrían tener oscilaciones considerables en su densidad durante un año, pero no variar mucho interanualmente. En contraste, las poblaciones con bajas tasas de asentamiento tendrían variaciones interanuales sustanciales en su densidad, pero no fluctuarían mucho a lo largo de un año determinado. Si el asentamiento es alto, entonces hay una saturación del sustrato y la demografía de la población estará determinada por procesos posteriores al asentamiento, tales como competencia, depredación, etc. Pero si el asentamiento es bajo, entonces la demografía estará determinada por las variaciones en el nivel de asentamiento (Roughgarden et al. 1987, Underwood y Fairweather 1989). Las langostas tienen una vida mucho más larga que los balanos, por lo que si esta teoría se aplica también a ellas, los períodos a los que alude la teoría serían proporcionalmente mayores.

Lewin (1986) acuñó el término "ecología por el lado del abastecimiento" ("supply-side ecology") para denominar este nuevo enfoque, en el que el reclutamiento de individuos a la población es un factor crucial. Esta teoría implica que la investigación de poblaciones y comunidades del bentos marino debe incluir una dimensión oceanográfica. En el caso de las langostas, solamente en Australia Occidental se han llevado a cabo investigaciones sistemáticas sobre reclutamiento de puerulos de P. cygnus que incluyen el análisis de procesos

oceanográficos de mediana y gran escala (Phillips 1981, Pearce y Phillips 1988, Phillips et al., 1991).

¿Porqué este enfoque no ha sido utilizado en el estudio de otros palinúridos? La respuesta a esta pregunta podría incluir varias razones, pero quizá la más importante es el hecho de que Australia Occidental es el único lugar donde se ha perseverado en la obtención de datos sobre el reclutamiento de puerulos en colectores artificiales, desde 1969 hasta la fecha, y en donde existe, además, un gran acervo de información sobre los procesos oceanográficos a diferentes escalas. Todavía más aún, las excelentes estadísticas pesqueras y el compromiso establecido entre la industria pesquera y las organizaciones de investigación ha permitido generar un exitoso modelo predictivo para la pesquería con base en los niveles de reclutamiento de puerulos (Phillips y Brown 1989).

En cambio, aunque el reclutamiento de puerulos de P. argus ha sido abordado en numerosas investigaciones en Florida (Marx 1986), la falta de continuidad en los muestreos y las inconsistencias en los métodos empleados, no han permitido el reconocimiento de patrones temporales, ni su relación con procesos oceanográficos, ni su utilización en modelos predictivos para la pesquería. A pesar de estas importantes limitaciones en el alcance de los estudios hechos en Florida, Marx (1986) concluyó que la complejidad de la dinámica de las aguas frente a Florida y la aparente falta de un patrón temporal en el reclutamiento reducen la posibilidad de incorporar estos estudios a la pesquería. Posteriormente, Butler y Herrnkind (1992) abogaron por un cambio en el enfoque de los estudios sobre reclutamiento de postlarvas, eliminando el registro de puerulos en colectores, que ellos consideran poco productivo, e iniciando el registro en el hábitat natural de los subsiguientes estadios juveniles.

Aunque indudablemente es importante investigar los requerimientos ecológicos de los primeros estadios juveniles, así como sus patrones de distribución y abundancia en el hábitat natural, la autora de este trabajo no comparte la idea de que el estudio de los patrones de reclutamiento de puerulos de P. argus en colectores artificiales deba eliminarse simplemente porque ningún estudio ha logrado cubrir una serie de tiempo lo suficientemente larga para detectar patrones temporales y variaciones interanuales en localidades fijas. Estos estudios no requieren de grandes financiamientos, y pueden brindar resultados útiles e interesantes en diversas áreas del conocimiento: ecológico, biológico y pesquero, así como brindar un importante punto de conjunción con otras disciplinas, como la oceanografía y la meteorología.

Las notables diferencias en los niveles y patrones de reclutamiento de puerulos de P. argus en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos indican que los procesos que regulan este importantísimo parametro poblacional actúan de manera distinta en una sección de costa relativamente corta, y que sus implicaciones para la pesquería también podrían ser diferentes. En la medida en que pueda aumentarse el conocimiento de las causas biológicas de la variación en el número de reclutas que entran a la población bentónica, de los procesos de transporte oceánico de las larvas a diferentes escalas, y de los procesos que afectan la sobrevivencia de las larvas en su fase pelágica, y en la medida en que puedan llevarse a cabo diseños experimentales en los que se estudien los efectos y las consecuencias de las variaciones en los números iniciales de puerulos y juveniles en una localidad determinada, podrán ofrecerse nuevas explicaciones y modelos de los patrones de distribución y abundancia de este importante recurso pesquero.

6. CONCLUSIONES

- 1) El estudio de la abundancia de puerulos en el agua cercana a la costa por medio de redes de zooplancton no es un método adecuado para determinar las épocas de llegada de los puerulos a la costa. Por otro lado, el estudio de la abundancia de puerulos asentados en hábitats naturales es poco factible debido a los problemas que presenta su pequeño tamaño, su transparencia (o su camuflaje en estadios posteriores), y su amplia dispersión. La alternativa es estudiar los patrones temporales y espaciales del reclutamiento de las postlarvas con colectores que simulen el sustrato natural de asentamiento.
- 2) El colector diseñado en el presente estudio, tomando como base el modelo de Phillips, es una alternativa adecuada al colector tipo Witham, con base en su eficiencia, durabilidad y costo.
- 3) El reclutamiento de puerulos en colectores es mayor en las fases lunares de cuarto menguante y luna nueva, pero no desaparece por completo en el resto del ciclo lunar, sino que solamente disminuye.
- 4) Tanto en Bahía de la Ascensión como en Puerto Morelos hay reclutamiento de puerulos a lo largo del año.
- 5) En Bahía de la Ascensión, hay diferencias significativas en el nivel de reclutamiento de puerulos en colectores colocados en diferentes localidades. Las más adecuadas para este tipo de estudio son las ubicadas en las zonas donde el influjo del agua oceánica es más importante, principalmente en la porción norte de la bahía.
- 6) El color del colector no parece tener importancia en su desempeño. Sin embargo, en algunas épocas, la posición de cada colector en el conjunto de colectores en una localidad determinada puede influir en su desempeño, aparentemente debido a cambios de pequeña escala en la dinámica de las aguas, por lo que es necesario mantener un número adecuado de colectores en cada estación de muestreo.

- 7) En Puerto Morelos, el nivel de reclutamiento de puerulos es considerablemente mayor que en Bahía de la Ascensión, lo que podría estar relacionado con la invasión de entrada superficial de la Corriente de Yucatán provocada por el cambio en la topografía costera frente a Puerto Morelos.
- 8) En Bahía de la Ascensión existe un patrón estacional en el reclutamiento de puerulos, con los máximos niveles durante el otoño y los mínimos en el invierno. Los máximos podrían estar relacionados con una disminución en la velocidad de la corriente de Yucatán y con los cambios en la intensidad y dirección de los vientos durante el otoño.
- 9) En Puerto Morelos no hay un patrón estacional claro en el reclutamiento de puerulos, observándose una gran variabilidad en este parámetro. Esto podría estar relacionado con la entrada de agua superficial de la Corriente de Yucatán durante todo el año, y con variaciones en el patrón local de hidrografía determinadas por la influencia de los vientos, que cuando provienen del cuadrante este y presentan intensidades fuertes, provocan flujos considerables de agua a través de la barrera arrecifal que favorecen la entrada de puerulos a la zona costera.
- 10) Los valores mínimos de reclutamiento de puerulos durante el invierno, tanto en Puerto Morelos como en Bahía de la Ascensión, parecen estar determinados por la dominancia de los vientos del norte, que tienden a alejar el agua superficial de la costa.
- 11) En Bahía de la Ascensión, la variación interanual en el reclutamiento de puerulos a lo largo de seis ciclos anuales ha sido de 3:1. Se desconocen las causas de las variaciones interanuales en los niveles de reclutamiento, pero se piensa que están relacionados con variaciones interanuales en la fuerza de la Corriente de Yucatán, o con variaciones temporales en la abundancia de puerulos en las masas de agua.
- 12) Los seis ciclos anuales de estudio del reclutamiento de puerulos en Bahía de la Ascensión aún no son suficientes para determinar su incorporación en modelos pesqueros. Sin embargo, los patrones observados durante este periodo, en conjunto con las características de la pesquería (técnicas de pesca, áreas de pesca, medidas regulatorias) y de la captura (regularidad en las tendencias mensuales de la abundancia de la captura y en su distribución por tallas), sugieren la posibilidad de generar un modelo predictivo para esta localidad con base en los niveles de reclutamiento de puerulos.

- 13) En el caso de Puerto Morelos, las características de la pesquería y de la captura de langostas son diferentes y de una mayor complejidad que en Bahía de la Ascensión. Esto reduce las posibilidades de utilizar un modelo predictivo para esta localidad con base en los niveles de reclutamiento de puerulos, pero no deben descartarse hasta contar con un mayor número de datos.
- 14) El reclutamiento de puerulos es aparentemente un factor limitante para la abundancia de langostas en Bahía de la Ascensión, pero no en Puerto Morelos, debido a las condiciones hidrográficas favorables en esta última localidad. En contraste, la abundancia de sustratos de asentamiento y de refugio para juveniles parece ser más limitante en Puerto Morelos que en Bahía de la Ascensión.

* * * * *

7. LITERATURA CITADA

- Ache, B.W. y D.L. MacMillan. 1980. Neurobiology. Págs. 165-213 In: J.S. Cobb y B.F. Phillips (eds.) The Biology and Management of Lobsters Vol. 2. Academic Press, Nueva York.
- Andrée, S.W. 1981. Locomotory activity patterns and food items of benthic postlarval spiny lobsters, Panulirus argus. Master of Science Thesis, Florida State Univ., 50 p.
- Arrinda, C., R. Lalana, G. González, M. Ortiz y H. Gómez. 1990. Estructura de la fauna asociada a colectores de puerulus de langosta (Panulirus argus) en el archipiélago de Los Canarreos. (Resumen). International Workshop on Lobster Ecology and Fisheries, La Habana, Cuba. Junio 1990.
- Baisre, J.A. 1964. Sobre los estadios larvales de la langosta común, Panulirus argus. Contrib. Centro de Inv. Pesq. (Cuba) No. 19, 37 p.
- Baisre, J.A. 1976. Distribución de las vas de Panulirus argus y Scyllarus americanus (Crustacea, Decapoda), en aguas alrededor de Cuba. Rev. Invest. Inst. Nal. Pesca (Cuba) 2(3): 277-297.
- Baisre, J.A. e I. Alfonso. Later stage larvae of Panulirus guttatus (Latreille, 1809) (Decapoda, Palinuridae) with notes on the identification of phyllosomata of Panulirus in the Caribbean Sea. (enviado a Crustaceana en 1972).
- Baisre, J.A. y M.E. Ruiz de Quevedo. 1982. Two phyllosoma larvae of Panulirus laevicauda (Latreille, 1817) (Decapoda, Palinuridae) from the Caribbean Sea, with a discussion about larval groups within the genus. Crustaceana 43: 147-153.
- Bannerot, S.P., J.H. Ryther y M. Clark. 1972. Large-scale assessment of recruitment of postlarval spiny lobsters, Panulirus argus, to Antigua, West Indies. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 41: 471-486.
- Berry, P.F. 1974. Palinurid and scyllarid lobster larvae of the Natal Coast, South Africa. Invest. Rep. Oceanogr. Inst. South Africa. 34: 44 p.

- Beverton, R.J.H. y S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. Fish. Invest. Minist. Agric. Fish. Food (G.B.) (Ser. 2) 19, 533 p.
- Blaha, J. y W. Sturges. 1981. Evidence for wind-forced circulation in the Gulf of Mexico. J. Mar. Res. 39 (4): 711-734.
- Booth, J.D. 1970. Settlement of the rock lobster, Jasus edwardsii (Decapoda, Palinuridae) at Castlepoint, New Zealand. N.Z. J. Mar. Freshw. Res. 13 (3): 395-406.
- Booth, J.D. 1980. Larval recruitment studies. Catch '80 (New Zealand) 7 (7): 22-23.
- Booth, J.D. 1992. Harvesting juvenile spiny lobster for aquaculture. The Lobster Newsl. 5 (2): 4-5.
- Briones-Fourzán, P. 1991. Consideraciones para el manejo de Panulirus guttatus (Latreille) en Quintana Roo, México. In P. Briones-Fourzán (ed.) Taller regional sobre manejo de la pesquería de la langosta. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México, Publ. Técn. 1: 81-89.
- Briones-Fourzán, P. 1992. Estado actual de los estudios sobre reclutamiento de postlarvas de la langosta Panulirus argus (Latreille) en el Caribe mexicano. Págs. 131-142 In: S. Guzmán del Proo (ed.) Memorias del Taller México-Australia sobre reclutamiento de recursos bentónicos de Baja California. Noviembre 25-29, 1991, La Paz, B.C.S. Sec. Pesca / Inst. Politécn. Nat.
- Briones-Fourzán, P. y D. Gutiérrez-Carbonell. 1992. Postlarval recruitment of the spiny lobster, Panulirus argus (Latreille), in Bahía de la Ascensión, Q.R., México. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 41: 492-507.
- Briones-Fourzán, P. y E. Lozano-Alvarez. 1992. La langosta en Bahía de la Ascensión. Cuadernos de Amigos de Sian Ka'an No. 3, Cancún. 16 p.
- Briones-Fourzán, P., I. González-González y E. Lozano-Alvarez. 1983. Biología y ecología de las langostas del género Panulirus en Quintana Roo. I. Estudios larvarios. Informe de Seminario de Investigación, Doctorado en Ciencias (Biología), Fac. Ciencias, Univ. Nat. Autón. México. 48 p.

- Briones-Fourzán, P., D. Gutiérrez-Carbonell y J. Simonián-Díaz. 1989. Postlarval recruitment of spiny lobsters of the genus Panulirus (White, 1847) in Bahía de la Ascensión, Q.R., México. Project final report, World Wildlife Fund-U.S. / Asociación de Amigos de Sian Ka'an / Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México, 42 p.
- Briones-Fourzán, P., E. Lozano-Alvarez y D.B. Eggleston. The use of artificial shelters ("casitas") in research and harvesting of Caribbean spiny lobsters in Mexico. In: B.F. Phillips, J.S. Cobb y J. Kiltala (eds.) Spiny lobster management: Current situation and perspectives. Fishing News Books, Oxford. (En prensa, a).
- Briones-Fourzán, P., E. Lozano-Alvarez, M.A. Cabrera y P. Arceo. Biología y ecología de las langostas (Crustacea: Decapoda: Palinuridae) del Golfo de México y Caribe. In: D. Flores, P. Sánchez-Gil, J.C. Seijo y F. Arreguín (eds.) Análisis y diagnóstico de los recursos pesqueros críticos del Golfo de México. EPOMEY-Univ. Autón. Campeche, Serie Científica (En prensa, b).
- Briones-Fourzán, P., E. Lozano-Alvarez, F. Colinas-Sánchez y F. Negrete-Soto. 1988. Biología y dinámica poblacional de las langostas del Caribe mexicano. Informe final, Proyecto PCECBA-021021, Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México / Cons. Nal. Cienc. y Tecnol. 231 p.
- Buesa, R.J. 1965. Biology and fishing of spiny lobster Panulirus argus (Latreille). Págs. 62-77 In: A.S. Bogdanov (ed.) Soviet-Cuban Fishery Research. Translated from Russian by Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1969 (1169-59016).
- Butler, M.J. y W.F. Herrnkind. 1992. Spiny lobster recruitment in South Florida: quantitative experiments and management implications. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 41: 508-515.
- Caddy, J.F. 1989. Overview of crustacean fisheries: assessments and population dynamics. Págs. 3-12 In: J.F. Caddy (ed.) Marine invertebrate fisheries: their assessment and management. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Calinski, M.D. 1987. Some notes and considerations on puerulus recruitment at Manchioneal Bay, Carriacou, Grenada. Paper presented at the 40th Annual Meeting of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Curaçao, N.A., November 1987.

- Calinski, M.D. y W.G. Lyons. 1983. Swimming behavior of the puerulus of the spiny lobster Panulirus argus (Latreille, 1804) (Crustacea, Palinuridae). J. Crustacean Biol. 3: 329-335.
- Calman, W.T. 1909. The genus Puerulus Ortmann and the postlarval development of spiny lobsters (Palinuridae). Ann. Mag. Nat. Hist., ser. B. 3: 441-446.
- Campbell, A. 1986. Introduction to the International Workshop on Lobster Recruitment. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2064-2065.
- Caputi, N. y R.G. Brown. 1986. Relationship between indices of juvenile abundance and recruitment in the western rock lobster (Panulirus cygnus) fishery. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2131-2139.
- Cobb, J.S. y B.F. Phillips. 1980. Preface. Págs. xi-xiii In: J.S. Cobb y B.F. Phillips (eds.) The Biology and Management of Lobsters Vol. 1. Academic Press, Nueva York.
- Cobb, J.S. y D. Wang. 1985. Fisheries biology of lobsters and crayfishes. Págs. 168-247 In: A.J. Provenzano, Jr. (ed.) The Biology of Crustacea, Vol. 10, Economic aspects: fisheries and culture. Academic Press, Nueva York.
- Cobb, J.S., D. Wang y D.B. Campbell. 1989. Timing of settlement by postlarval lobsters (Homarus americanus): field and laboratory evidence. J. Crustacean Biol. 9: 60-66.
- Cochrane, J.D. 1966. The Yucatan Current, upwelling off northeastern Yucatan, and currents and waters of western equatorial Atlantic. Progress Report, IAMU, Ref. No. 66-231: 14-32.
- Connell, J.H. 1985. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. J. Exp. mar. Biol. Ecol. 93: 11-45.
- Crawford, D.R. 1922. Spawning habits of the spiny lobster (Panulirus argus), with notes on artificial hatching. Trans. Am. Fish. Soc. 50: 312-319.

- Cruz, R., M.E. de León y R. Puga. 1992. La utilización de los refugios artificiales como alternativa para el mejoramiento de las pesquerías Cubanas de langosta. I Reunión Internacional sobre mejoramiento de hábitats acuáticos para pesquerías (arrecifes artificiales). Octubre 1992, Manzanillo, Col. México. Sec. Pesca. 37 p. + 23 figs.
- Cruz, R., J.A. Baisre, E. Díaz, R. Brito, C. García, W. Blanco y C. Carrodegas. 1987. Atlas biológico-pesquero de la langosta en el archipiélago Cubano. Centro de Investigaciones Pesqueras, La Habana, Cuba. 125 p.
- Cushing, D.H. 1973. The natural regulation of fish populations. Págs. 399-411 In: F.R. Harden-Jones (ed.) Sea Fisheries Research. Elek Science, Londres.
- Chittleborough, R.G. y B.F. Phillips. 1975. Fluctuations of year-class strength and recruitment in the Western rock lobster, Panulirus longipes (Milne-Edwards). Aust. J. Mar. Freshw. Res. 26: 317-328.
- Day, R.W. y G.P. Quinn. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. Ecol. Monogr. 59: 433-463.
- Duncan, C.P., D.K. Atwood, J.R. Duncan y P.N. Froelich. 1977. Drift bottle returns from the Caribbean. Bull. Mar. Sci. 27 (3): 580-586.
- Eggleston, D.B., R.N. Lipcius, D.L. Miller y L. Cobá-Cetina. 1990. Shelter scaling regulates survival of juvenile Caribbean spiny lobster Panulirus argus. Mar. Ecol. Progr. Ser. 62: 79-88.
- Emilsson, I. 1971. On the upper layer circulation in the Cayman Sea. Págs. 53-60 In: Symposium on Investigations and resources of the Caribbean Sea and adjacent regions. UNESCO, Paris.
- Fenner, D.P. 1991. Effects of hurricane Gilbert on coral reefs, fishes and sponges at Cozumel, Mexico. Bull. Mar. Sci. 48: 719-730.
- Fogarty, M.J. 1989. Forecasting yield and abundance of exploited invertebrates. Págs. 701-724 In: J.F. Caddy (ed.) Marine invertebrate fisheries: their assessment and management. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Fogarty, M.J., M.P. Sissenwine y E.B. Cohen. 1991. Recruitment variability and the dynamics of exploited marine populations. Trends in Ecol. and Evol. 6(8): 241-246.

- Fonseca-Larios, M.E. 1990. Fecundidad de la langosta Panulirus argus (Latreille, 1804) en el norte de Quintana Roo, México. tesis prof., Univ. Simón Bolívar (México). 49 p.
- Freeland, G. y R. Dietz. 1971. Plate tectonic evolution of Caribbean-Gulf of Mexico region. Nature 232:
- Fuentes, D. 1988. Investigaciones pesqueras de la langosta en el Caribe mexicano. Págs. 441-462 In: Los Recursos Pesqueros del País. Secretaría de Pesca, México, D.F.
- Gaines, S. y J. Roughgarden. 1985. Larval settlement rate: a leading determinant of structure in an ecological community of the marine intertidal zone. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 82: 3707-3711.
- García, E. 1964. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones particulares de la República Mexicana. Offset Larios, México.
- Gentry, R.C. 1971. Hurricanes: one of the major features of air-sea interaction in the Caribbean Sea. Págs. 79-87 In: Symposium on Investigations and resources of the Caribbean Sea and adjacent regions. UNESCO, Paris.
- George, R.W. y A.R. Main. 1967. The evolution of spiny lobsters (Palinuridae): a study of evolution in the marine environment. Evolution 21: 803-820.
- Gordon, A.L. 1967. Circulation of the Caribbean sea. J. Geophys. Res. 72: 6207-6223.
- Gordon, I. 1953. On the puerulus stage of some spiny lobsters (Palinuridae). Bull. British Mus. (Nat. Hist.) ser. Zool. 2 (2): 17-42.
- Gracia, A. 1991. Spawning stock-recruitment relationships of white shrimp in the southwestern Gulf of Mexico. Trans. Am. Fish. Soc. 120: 519-527.
- Gracia, A. y E. Lozano. 1980. Alimentación del bagre marino, Netuma platypogon, y su importancia como indicador de reclutamiento de postlarvas de langosta (Decapoda: Palinuridae) en Guerrero, México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nat. Autón. México 7 (1): 125-130.
- Grant, C.J. y J.R. Wyatt. 1980. Surface currents in the eastern Cayman and western Caribbean seas. Bull. Mar. Sci. 30 (3): 613-622.

- Gregory, D.R., Jr., R.F. Labisky y C.L. Combs. 1962. Reproductive dynamics of the spiny lobster Panulirus argus in South Florida. Trans. Am. Fish. Soc. 111: 575-584.
- Gurney, R. 1942. Larvae of Decapod Crustacea. Ray Society Monographs, London. 306 p.
- Gutiérrez-Carbonell, D., J. Simonin-Diac y P. Briones-Fourzán. 1992. A simple collector for postlarvae of the spiny lobster Panulirus argus. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 41: 516-527.
- Hancock, D.A. 1981. Research for management of the rock lobster fishery of Western Australia. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 33: 207-229.
- Heatwole, D.W., J.H. Hunt y D.I. Blonder. 1982. Offshore recruitment of postlarval spiny lobster, Panulirus argus, at Looe Key Reef, Florida. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 40: (en prensa).
- Herrnkind, W.F. 1980. Spiny lobsters: patterns of movement. Págs. 349-407 In: J.S. Cobb y B.F. Phillips (eds.) The Biology and Management of Lobsters Vol. 1. Academic Press, Nueva York.
- Herrnkind, W.F. y M.J. Butler IV. 1986. Factors regulating postlarval settlement and juvenile microhabitat use by spiny lobster Panulirus argus. Mar. Ecol. Progr. Ser. 34: 23-30.
- Herrnkind, W.F., M.J. Butler IV y R.A. Tankersley. 1988. The effects of siltation on recruitment of the spiny lobster Panulirus argus. Fish. Bull. 86: 331-338.
- Ingle, R.M., B. Eldred, H.W. Sims, Jr., y E. Eldred. 1963. On the possible Caribbean origin of Florida's spiny lobster population. Fla. St. Board Conserv. Mar. Lab. Tech. Ser. 40, 12 p.
- Johnson, D.F., L.W. Botsford, R.D. Methot Jr. y T.C. Wainwright. 1986. Wind stress and cycles in Dungeness crab (Cancer magister) catch off California, Oregon and Washington. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 838-845.
- Johnson, M.W. 1956. The larval development of the California spiny lobster, Panulirus interruptus (Randall), with notes on Panulirus gracilis Streets. Proc. Calif. Acad. Sci. Fourth Series 29 (1): 1-19.
- Johnson, M.W. 1960a. The offshore drift of larvae of the California spiny lobster, Panulirus interruptus. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. 7: 147-161.

- Johnson, M.W. 1960b. Production and distribution of larvae of the spiny lobster Panulirus interruptus (Randall) with records on P. gracilis Streets. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. 7: 413-446.
- Johnson, M.V. 1971. The Palinurid and Scyllarid lobster larvae of the tropical eastern Pacific and their distribution as related to the prevailing hydrography. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. 19: 1-36.
- Johnson, M.V. y E. Brinton. 1963. Biological species, water masses, and currents. Págs. 381-414 In: The Sea: Ideas and observations on progress in the study of the seas. Vol. 2. Interscience Publ., Londres.
- Jordán, E. 1979. Estructura y composición de arrecifes coralinos en la región noreste de la Península de Yucatán. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 6(1): 69-86.
- Jordán, E. 1980. Arrecifes coralinos del noreste de la Península de Yucatán: estructura comunitaria, un estimador del desarrollo arrecifal. Tesis Doctoral, UACPYP-CCH, Univ. Nal. Autón. México. 80 p.
- Jordán, E. 1987. Efecto de la morfología del sustrato en el desarrollo de la comunidad coralina. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 16: 105-118.
- Jordán, E., E. Martín, M. Sánchez y A. González de la Parra. The Sian ka'an Biosphere Reserve coral reef system. Atoll Res. Bull. (En prensa).
- Kancirik, P., W.F. Herrnkind, R.F. Phillips y P.A. Arnaud. 1982. An indexed bibliography of the spiny (rock) lobsters (Decapoda: Palinuridae). CSIRO (Australia) Mar. Lab. Rep. 141, 225 p.
- Kinder, T.H. 1983. Shallow currents in the Caribbean sea and Gulf of Mexico, as observed with satellite tracked drifters. Bull. Mar. Sci. 33 (2): 239-246.
- King, B.D. 1971. Study of migratory patterns of fish and shellfish through a natural pass. Tex. Parks Wildl. Tech. Ser. 9, 54 p.
- Kittaka, J. 1988. Culture of the palinurid Jasus lalandii from egg stage to puerulus. Nippon Suisan Gakkaishi 54 (1): 87-93.
- Kittaka, J. y K. Kimura. 1989. Culture of the Japanese spiny lobster Panulirus japonicus from egg to juvenile stage. Nippon Suisan Gakkaishi 55 (6): 963-970.

- Lalana, R. y M. Ortiz. 1990. Contenido estomacal de puerulus y postpuerulus de la langosta Panulirus argus en el archipiélago de Los Canarreos, Cuba. (Resumen). International Workshop on Lobster Ecology and Fisheries, La Habana, Cuba. Junio 1990.
- Leach, W.E. 1817. Tuckey's narrative of an expedition to explore the River Zaire. London, Appendix 4 (Crustacea): 413-418.
- Lee, D.O. y J.F. Wickins. 1992. Crustacean farming. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- Lesser, J.H.R. 1978. Phyllosoma larvae of Jasus edwardsii (Hutton) (Crustacea: Decapoda: Palinuridae) and their distribution off the east coast of the North Island, new Zealand. N. Z. J. Mar. Freshwat. Res. 12: 357-370.
- Lewin, R. 1986. Supply-side ecology. Science 234: 25-27.
- Lewis, J.B. 1951. The phyllosoma larvae of the spiny lobster Panulirus argus. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 1: 89-103.
- Lewis, J.B., H.H. Moore y W. Babis. 1952. The postlarval stages of the spiny lobster Panulirus argus. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 2: 324-337.
- Lipcius, R.N. 1985. Size-dependent reproduction and molting in spiny lobsters and other long-lived decapods. Págs. 129-148 In: A. Wenner (ed.) Crustacean issues, Vol. 3. Growth. Balkema Press, Rotterdam.
- Little, E.J. 1977. Observations on recruitment of postlarval spiny lobsters, Panulirus argus, to the South Florida coast. Fla. Mar. Res. Publ. 29, 35 p.
- Little, E.J. y G.R. Milano. 1980. Techniques to monitor recruitment of postlarval spiny lobsters, Panulirus argus, to the Florida Keys. Fla. Mar. Res. Publ. 37, 16 p.
- Lozano-Alvarez, E. 1992. Pesquería, dinámica poblacional y manejo de la langosta Panulirus argus (Latreille, 1804) en la Bahía de la Ascensión, Q.R. México. Tesis Doctoral, Fac. Ciencias, Univ. Nal. Autón. México. 142 p.
- Lozano-Alvarez, E., P. Briones-Fourzán y C.B. Kensler. 1981. Análisis de las posibilidades de cultivar langostas (Crustacea, Palinuridae) en México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 8(1): 69-78.

- Lozano-Alvarez, E., P. Briones-Fourzán y B.F. Phillips. 1989. The spiny lobster fishery in Bahía de la Ascensión, Q.R., México. Págs. 379-391 In: E. Chávez (ed.) Proc. of the Workshop Australia-Mexico on Marine Sciences, July 6-17, Mérida, México. Centro de Inv. y Est. Avanzados-Unidad Mérida, Inst. Politécn. Nac.
- Lozano-Alvarez, E., P. Briones-Fourzán y B.F. Phillips. 1991a. Fishery characteristics, growth, and movements of the spiny lobster Panulirus argus in Bahía de la Ascensión, México. Fish. Bull. 89: 79-89.
- Lozano-Alvarez, E., P. Briones-Fourzán y J. González-Cano. 1991b. Pesca exploratoria de langostas con nasas en la plataforma continental del Área de Puerto Morelos, Q.R., México. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Naí. Autón. México 18 (1): 49-58.
- Lyons, W.G. 1980. The postlarval stage of scyllaridean lobsters. Fisheries 5 (4): 47-49.
- Lyons, W.G. 1981. Possible sources of Florida's spiny lobster populations. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 33: 253-266.
- Lyons, W.G. 1986. Problems and perspectives regarding recruitment of spiny lobsters, Panulirus argus, to the south Florida fishery. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2099-2106.
- Lyons, W.G., D.G. Barber, S.M. Foster, F.S. Kennedy, Jr. y G.R. Milano. 1981. The spiny lobster, Panulirus argus, in the middle and upper Florida Keys: population structure, seasonal dynamics and reproduction. Fla. Mar. Res. Publ. 38, 38 p.
- MacDonald, C.D. 1986. Recruitment of the puerulus of the spiny lobster, Panulirus marginatus, in Hawaii. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2118-2125.
- Marx, J.M. 1986. Settlement of spiny lobster, Panulirus argus, pueruli in South Florida: an evaluation from two perspectives. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2221-2227.
- Marx, J.M. y W.F. Herrnkind. 1985a. Macroalgae (Rhodophyta: Laurencia spp.) as habitat for young juvenile spiny lobster, Panulirus argus. Bull. Mar. Sci. 36: 423-431.
- Marx, J.M. y W.F. Herrnkind. 1985b. Factors regulating microhabitat use by young juvenile spiny lobsters, Panulirus argus: food and shelter. J. Crustacean Biol. 5: 650-657.

- McWilliam, P.S. y B.F. Phillips. 1983. A study of phyllosoma larvae and other crustacean macroplankton associated with Eddy "J", a warm-core eddy off south eastern Australia. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 34: 653-663.
- Menzies, R.A. 1981. Biochemical population genetics and the spiny lobster larval recruitment problem: an update. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 33: 230-243.
- Merino, M. 1986. Aspectos de la circulación costera superficial del Caribe mexicano con base en observaciones utilizando tarjetas de deriva. An. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Autón. México 13(2): 31-46.
- Merino, M. 1992. Afloramiento en la plataforma de Yucatán: estructura y fertilización. Tesis Doctoral, Colegio de Ciencias y Humanidades, Univ. Nal. Autón. México. 255 p.
- Merino, M. y L. Utero. 1991. Atlas ambiental costero de Puerto Morelos, Quintana Roo. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal, Q.R. 80 p.
- Michel, A. 1971. Note sur les puerulus de Palinuridae et les larves phyllosomes de Panulirus homarus. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr. 9 (4): 459-473.
- Miller, D.L. 1982. Construction of shallow-water habitat to increase lobster production in Mexico. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 34: 168-179.
- Molinari, R.L., D.K. Atwood, C. Duckett, M. Spillane e I. Brooks. 1980. Surface currents in the Caribbean Sea as deduced from satellite-tracked drifting buoys. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 31: 106-113.
- Monterrosa, U.E. 1991. Postlarval recruitment of the spiny lobster, Panulirus argus (Latreille), in southwestern Puerto Rico. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 40:
- Morgan, G.R., B.F. Phillips y L.M. Joll. 1982. Stock and recruitment relationships in Panulirus cygnus, the commercial rock (spiny) lobster of Western Australia. Fish. Bull. 80: 475-486.
- Mota-Alves, M.I. y R.O.F. Bezerra. 1968. Sobre o número de ovos da lagosta Panulirus argus (Latreille). Arg. Est. Biol. Mar. Univ. Ceará 8 (1): 33-35.

- Munro, J.L. 1974. The biology, ecology, exploitation, and management of Caribbean reef fishes. Part V.1. The biology, ecology and bionomics of Caribbean reef fishes: Crustaceans (spiny lobsters and crabs). Zool. Dep. Univ. West Indies, Res. Rep. 3, 57 p.
- Olmsted, I. y R. Durán. 1990. Vegetación de Sian ka'an. Págs. 1-12. In: D. Navarro y J.G. Robinson (eds.) Diversidad biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian ka'an, Quintana Roo, México. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal.
- Olvera, R.M. y I. Ordóñez. 1988. Distribución, abundancia relativa y desarrollo larvario de langostas Panulirus argus y Scyllarus americanus en la zona económica exclusiva del Golfo de México y Mar Caribe. Ciencia Pesquera, Inst. Nal. Pesca, Ser. Pesca 6: 7-31.
- Padilla, A. y R. Sánchez. 1986. Plate tectonics model for the mesozoic evolution of the Gulf of Mexico-Caribbean region. Geofísica Internac. 25: 190-206.
- Peacock, N.A. 1974. A study of the spiny lobster fishery of Antigua and Barbuda. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 26: 117-130.
- Pearce, A.F. y B.F. Phillips. 1988. ENSO events, the Leeuwin current, and larval recruitment of the Western rock lobster. J. Cons. Intern. Explo. Mer 45: 13-21.
- Phillips, B.F. 1972. A semi-quantitative collector of the puerulus larvae of the Western rock lobster, Panulirus longipes cygnus George (Decapoda, Palinuridae). Crustaceana 22: 146-154.
- Phillips, B.F. 1975a. Effect of nocturnal illumination on catches of the puerulus larvae of the Western rock lobster by collectors composed of artificial seaweed. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 26: 411-414.
- Phillips, B.F. 1975b. The effect of water currents and the intensity of moonlight on catches of the puerulus larval stage of the Western rock lobster. CSIRO (Australia) Div. Fish. Oceanogr. Rep. 63, 9 p.
- Phillips, B.F. 1981. The circulation of the south eastern Indian Ocean and the planctonic life of the western rock lobster. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 19: 11-39.
- Phillips, B.F. 1986. Prediction of commercial catches of the Western rock lobster Panulirus cygnus. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2126-2130.

- Phillips, B.F. 1990. Estimating the density and mortality of juvenile western rock lobsters (Panulirus cygnus) in nursery reefs. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 1330-1338.
- Phillips, B.F. y R. Brown. 1989. The West Australian rock lobster fishery: research for management. Págs. 159-182 In: J.F. Caddy (ed.) Marine invertebrate fisheries: their assessment and management. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Phillips, B.F. y N.G. Hall. 1978. Catches of puerulus larvae on collectors as a measure of natural settlement of the Western rock lobster Panulirus cygnus George. CSIRO (Australia) Div. Fish. Oceanogr. Rep. 89, 18 p.
- Phillips, B.F. y D.L. Macmillan. 1987. Antennal receptors in puerulus and postpuerulus stages of the rock lobster Panulirus cygnus (Decapoda, Palinuridae) and their potential role in puerulus navigation. J. Crustacean Biol. 7: 122-135.
- Phillips, B.F. y P.S. McWilliam. 1986. The pelagic phase of spiny lobster development. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2153-2163.
- Phillips, B.F. y L. Olsen. 1975. Swimming behaviour of the puerulus larvae of the Western rock lobster. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 26: 415-417.
- Phillips, B.F. y A.F. Pearce. 1990. Interannual variability in ocean circulation and rock lobster recruitment in the Southeastern Indian ocean. Págs. 339-345 In: T. Kawasaki, S. Tanaka, Y. Toba y A. Taniguchi (eds.) Long-term variability of pelagic fish populations and their environment. Pergamon Press, Oxford.
- Phillips, B.F. y D.W. Rimmer. 1975. A surface plankton sampler for the postlarval stages of the western rock lobster. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 26 (2): 275-280.
- Phillips, B.F. y A.N. Sastry. 1980. Larval ecology. Págs. 11-57 In: J.S. Cobb y B.F. Phillips (eds.) The Biology and Management of Lobsters Vol. 2. Academic Press, Nueva York.
- Phillips, B.F., J.S. Cobb y R.W. George. 1980. General biology. Págs. 1-82 In: J.S. Cobb y B.F. Phillips (eds.) The Biology and Management of Lobsters Vol. 1. Academic Press, Nueva York.
- Phillips, B.F., D.W. Rimmer y D.D. Reid. 1978. Ecological investigations of the late stage nphyllosoma and puerulus larvae of the Western rock lobster Panulirus longipes cygnus. Mar. Biol. 45: 347-357.

- Phillips, B.F., A.F. Pearce y R.T. Litchfield. 1991. The Leeuwin current and larval recruitment to the rock (spiny) lobster fishery of Western Australia. J. Roy. Soc. West. Australia 74: 93-100.
- Pica-Granados, Y. y R. Pineda-López. 1991. Golfo de México y Mar Caribe mexicano: Oceanografía física. Págs. 31-77. In: G. de la Lanza-Espino (comp.) Oceanografía de Mares Mexicanos. AGI Editor, México, D.F.
- Pringle, J.D. 1986. California spiny lobster (Panulirus interruptus) larval retention and recruitment: a review and synthesis. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2142-2152.
- Richards, W.J. y J.R. Goulet. 1976. An operational surface drift model used for studying larval lobster recruitment and dispersal. FAO Fish. Rep. 300: 363-374.
- Richards, W.J. y T. Potthoff. 1981. Distribution and seasonal occurrence of larval pelagic stages of spiny lobsters (Palinuridae, Panulirus) in the Western tropical Atlantic. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 33: 244-252.
- Ricker, W.E. 1958. Maximum sustained yields from fluctuating environments and mixed stocks. J. Fish. Res. Bd. Can. 15: 991-1006.
- Roemmich, D. 1981. Circulation of the Caribbean sea: a well-resolved inverse problem. J. Geophys. Res. 86: 7973-8005.
- Roughgarden, J., S.D. Gaines y S.W. Pacala. 1987. Supply-side ecology: the role of physical transport processes. Págs. 491-518. In: J.H.R. See y P.S. Biller (eds.) Organization of Communities: past and present. Blackwell Scientific Publ., Boston.
- Ruiz, F.G. 1979. Upwelling off the north coast of the Yucatan Peninsula. M. Sc. Thesis, Dept. Oceanogr., Texas A & M Univ. 85 p.
- Saila, S.B., M. Wigbout y R.J. Lermit. 1980. Comparison of some time series models for the analysis of fisheries data. J. Cons. Int. Explor. Mer 39: 44-52.
- Secretaría de Marina. 1974. Atlas oceanográfico del Golfo de México y Mar Caribe. Sección I: Mareas y corrientes. Dir. Gral. Oceanogr. y Señalam. Marit. 39 p.
- Secretaría de Pesca. 1987. Pesquerías mexicanas: estrategias para su administración. Dir. Gral. Admin. Pesq., Sec. Pesca, México. 1041 p.

- Seijo, J.C., S. Salas, P. Arceo y D. Fuentes. 1971. Análisis bioeconómico comparativo de la pesquería de langosta Panulirus argus de la plataforma continental de Yucatán. FAO Fish. Rep. No. 431, Suppl.: 39-58.
- Serfling, S.A. y R.F. Ford. 1975. Ecological studies of the puerulus larval stage of the California spiny lobster Panulirus interruptus (Randall). Fish. Bull. 73: 360-377.
- Simmons, D.C. 1980. Review of the Florida spiny lobster resource. Fisheries 5 (4): 37-42.
- Sims, H.W. Jr. y R.M. Ingle. 1967. Caribbean recruitment of Florida's spiny lobster population. Quart. J. Fla. Acad. Sci. 29: 207-242.
- Sissenwine, M.P., M.J. Fogarty y W.J. Overholtz. 1980. Some fisheries management implications of recruitment variability. Págs. 129-152 In J.A. Gulland (ed.) Fish population dynamics: the implications for management. John Wiley & Sons, Chichester
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1981. Biometry. W.H. Freeman and Co., San Francisco. 859 p.
- Squires, H.J. y C. Rivero. 1970. Fishery biology of spiny lobster (Panulirus argus) of the Guajira Peninsula of Colombia, South America. Proc. National Shellfish Assoc. 68: 63-74.
- Steel, R.G.D. y J.H. Torrie. 1980. Principles and Procedures of Statistics. McGraw-Hill Book Co., Nueva York. 533 p.
- Suárez, E. y R. Busca. 1990. Notas sobre la comunidad zooplanctónica de la Bahía de la Ascensión, Quintana Roo, México. Universidad y Ciencia 7 (14): 141-146.
- Sulkin, S.D. 1986. Application of laboratory studies on larval behavior to fisheries problems. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 2184-2188.
- Sweat, D.E. 1968. Growth and tagging studies on Panulirus argus (Latreille) in the Florida Keys. Fla. Board Conserv. Tech. Ser. 57, 30 p.
- Underwood, A.J. 1981. Techniques of analysis of variance in experimental marine biology and ecology. Oceanogr. Mar. Biol. Adv. Rev. 19: 513-605.
- Underwood, A.J. y P.G. Fairweather. 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. Trends in Ecol. and Evol. 4 (1): 15-20.

- U.S. Dept. of the Navy, U.S. Dept. of Commerce (Weather Bureau). 1963. Atlas of Pilot Charts, Central American Waters. Washington, D.C.
- Vance, D.J., D.J. Staples y J.D. Kerr. 1985. Factors affecting year-to-year variation in the catch of banana prawns (Penaeus merguensis) in the Gulf of Carpentaria, Australia. J. Cons. int. Explor. Mer 42: 83-97.
- Wald, G. 1968. Single and multiple visual systems in arthropods. J. Gen. Physiol. 51: 125-156.
- Ward, J. 1989. Patterns of settlement of spiny lobster (Panulirus argus) postlarvae at Bermuda. Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst. 39: 255-264.
- Williams, A.B. 1986. Lobsters: identification, world distribution, and U.S. trade. Mar. Fish. Rev. 48 (2): 1-36.
- Witham, R.R., R.M. Ingle y E.A. Joyce. 1968. Physiological and ecological studies on Panulirus argus from the St. Lucie estuary. Fla. St. Board Conserv. Mar. Lab. Tech. Ser. 53, 31 p.
- Witham, R.R., R.M. Ingle y H.W. Sims, Jr. 1964. Notes on postlarvae of Panulirus argus. Quart. J. Fla. Acad. Sci. 27: 289-297.
- Wüst, G. 1964. Stratification and circulation in the Antillean-Caribbean basins, Part I: Spreading and mixing of the water types with an oceanographic atlas. Columbia University Press, Nueva York. 201 p.
- Yeung, C. y M.F. McGowan. 1991. Differences in inshore-offshore and vertical distribution of phyllosoma larvae of Panulirus, Scyllarus and Scyllarides in the Florida Keys in May-June 1989. Bull. Mar. Sci. 49: 699-714.
- Yoshimura, T. y H. Yamakawa. 1988. Microhabitat and behavior of settled pueruli and juveniles of the Japanese spiny lobster Panulirus japonicus at Kominato, Japan. J. Crustacean Biol. 8: 524-531.
- Young, G.R. 1990. A preliminary study of spiny lobster postlarval settlement in a Jamaica south coast bay. (Resumen). International Workshop on Lobster Ecology and Fisheries, La Habana, Cuba. Junio 1990.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 718 p.

B. INDICE DE FIGURAS

FIGURA	Pág.
1 Costa del Caribe mexicano (estado de Quintana Roo).	12
2 Ubicación del área de Puerto Morelos, en la costa nororiental del estado de Quintana Roo.	14
3 Ubicación de Bahía de la Ascensión, en la costa central del estado de Quintana Roo.	17
4 Ubicación de las estaciones I y II, donde se llevaron a cabo los muestreos de zooplankton.	21
5 Esquema del colector Phillips modificado, diseñado en el presente estudio, para postlarvas de langosta.	24
6 Ubicación de las nueve estaciones donde se colocaron colectores Phillips modificados en Bahía de la Ascensión.	27
7 Ubicación de la estación PM, donde se colocaron colectores Phillips modificados en Puerto Morelos.	29
8 Esquema del colector Witham.	31
9 Representación esquemática del puerulo de <u>Panulirus argus</u>	39
10 Número promedio de puerulos de <u>Panulirus argus</u> por colector Phillips modificado, en la estación 1 (Bahía de la Ascensión), a lo largo de 51 semanas de muestreo.	50
11 Patrón lunar del reclutamiento de puerulos de <u>Panulirus argus</u> en (a) la estación 1, y (b) la estación 2 en Bahía de la Ascensión, basado en la captura promedio de puerulos por colector.	51
12 Número promedio anual de puerulos de <u>Panulirus argus</u> por colector en cada una de las estaciones de muestreo en Bahía de la Ascensión. (a) Ciclo anual marzo de 1987-marzo de 1988, estaciones 1 a 5. (b) Ciclo anual marzo de 1988-marzo de 1989, estaciones 1 a 5 y 6 a 9.	60
13 Número promedio mensual de puerulos de <u>Panulirus argus</u> por colector, estación 1 (Bahía de la Ascensión), desde marzo de 1987 hasta diciembre de 1992. La línea gruesa intermedia indica el promedio, y las líneas delgadas por encima y por debajo de la gruesa indican los límites de confianza (95%) superior e inferior.	62

FIGURA

Pág.

- 14 Número promedio mensual de puerulos de Panulirus argus por colector, estación 9 (Bahía de la Ascensión), desde marzo de 1988 hasta diciembre de 1992. La línea gruesa intermedia indica el promedio, y las líneas delgadas por encima y por debajo de la gruesa indican los límites de confianza (95%) superior e inferior 63
- 15 Número promedio mensual de puerulos de Panulirus argus por colector, estación PM (Puerto Morelos), desde mayo de 1990 hasta diciembre de 1992 65
- 16 Comparación entre el número promedio mensual de puerulos de Panulirus argus por colector en las estaciones PM (Puerto Morelos), y en las estaciones 1 y 9 (Bahía de la Ascensión), desde mayo de 1990 hasta diciembre de 1992. 66
- 17 Índice anual de reclutamiento (número promedio de puerulos por colector por año calendario) de Panulirus argus en (a) las estaciones 1 y 9 en Bahía de la Ascensión, y (b) la estación PM en Puerto Morelos 68
- 18 Porcentajes de puerulos transparentes, puerulos pigmentados, postpuerulos y juveniles (Panulirus argus), en la captura de los colectores ubicados en las estaciones 1 y 9 (Bahía de la Ascensión) y PM (Puerto Morelos), durante el período diciembre de 1991-diciembre de 1992 69
- 19 Número promedio mensual de puerulos por colector, y temperatura del agua de superficie en (a) la estación 4, y (b) la estación 5 (Bahía de la Ascensión), durante el período marzo de 1987-marzo de 1988 (un ciclo anual) 71
- 20 Número promedio mensual de puerulos por colector, y temperatura del agua de superficie en (a) la estación 6, y (b) la estación 8 (Bahía de la Ascensión), durante el período marzo de 1988-marzo de 1989 (un ciclo anual) 72
- 21 Número promedio mensual de puerulos por colector, y temperatura del agua de superficie en (a) la estación 2, y (b) la estación 3 (Bahía de la Ascensión), durante el período marzo de 1989-marzo de 1989 (dos ciclos anuales) 73

FIGURA

Pág.

22	Número promedio mensual de puerulos por colector, y temperatura del agua de superficie en la estación III (Puerto Morelos) durante el periodo mayo de 1990-diciembre de 1992 (2.5 ciclos anuales).	74
23	Número promedio mensual de puerulos por colector, y temperatura del agua de superficie en la estación II (Bahía de la Ascensión) durante el periodo marzo de 1988-diciembre de 1992 (cinco ciclos anuales).	75
24	Número promedio mensual de puerulos por colector, y temperatura del agua de superficie en la estación I (Bahía de la Ascensión) durante el periodo marzo de 1987-diciembre de 1992 (seis ciclos anuales).	76
25	Area de pesca de (a) la cooperativa "Pescadores de Vigia Chico" en Bahía de la Ascensión, y (b) la cooperativa "Pescadores de Puerto Morelos" en Puerto Morelos.	78
26	Producción de colas de langosta por temporada de pesca en Bahía de la Ascensión y Puerto Morelos.	80
27	Producción mensual de colas de langosta a lo largo de varias temporadas de pesca en (a) Bahía de la Ascensión, y (b) Puerto Morelos.	82
28	Distribución por tallas (longitud cefalotorácica, mm) de la captura de langostas en Bahía de la Ascensión durante la temporada de pesca 1989-90.	83
29	Distribución por tallas (longitud cefalotorácica, mm) de la captura de langostas en Puerto Morelos durante la temporada de pesca 1989-90.	85
30	(a) Relación entre el índice de reclutamiento anual de puerulos (IAR = número promedio de puerulos por colector por año calendario) y la producción total de cola de langosta (toneladas de colas) dos años después, y (b) Relación entre el IAR y el índice anual de captura (IAC= producción de cola de langosta en el mes de julio dos años después) en Bahía de la Ascensión. Los números encima de los puntos indican el año del IAR.	86
31	Esquema de la circulación general en el Mar Caribe.	103
32	Esquema de la circulación frente a las costas de Quintana Roo (tomado de Merino 1987).	107

9. INDICE DE TABLAS

TABLA	Pág.
1 Resumen de las principales diferencias encontradas entre los puerulos de <u>Panulirus argus</u> y <u>P. guttatus</u>	42
2 Volumen de agua filtrada, temperatura (°C), salinidad y número de puerulos de <u>Panulirus argus</u> en cada una de las muestras de zooplankton obtenidas en la estación I, Puerto Morelos, julio 1983-junio 1985	43
3 Volumen de agua filtrada, temperatura (°C), salinidad y número de puerulos de <u>Panulirus argus</u> en cada una de las muestras de zooplankton obtenidas en la estación II, Puerto Morelos, julio 1983-junio 1985.	44
4 Resumen de los datos de la prueba de colectores en las estaciones 1-3, Bahía de la Ascensión, marzo-octubre 1987	46
5 Resultados de la prueba de comparación entre la eficiencia de los colectores Phillips modificado y Witham, estaciones 1-3, Bahía de la Ascensión, marzo-octubre 1987	47
6 a) Resumen de la información sobre la colecta de puerulos en cada fase lunar, datos de la estación 1, marzo 1987-marzo 1988. b) Resultados del ANOVA de una vía con fases lunares como factor fijo. c) Resultado de la prueba de Tukey-Kramer para comparación múltiple de pares de medias de muestras con tamaño desigual	52
7 a) Resumen de la información sobre las colectas de puerulos obtenidas en las estaciones 1-5 (Bahía de la Ascensión), durante el periodo marzo 1987-marzo 1988. b) Resultado del ANOVA de una vía con estaciones como factor fijo. c) Resultado de la prueba de Tukey-Kramer para comparación múltiple de pares de medias de muestras con tamaño desigual.	54
8 Abundancia relativa de grupos faunísticos registrados en los colectores de las estaciones 1 a 5, durante el periodo marzo 1987-marzo 1988.	55
9 Parámetros estadísticos de las capturas de puerulos en cada uno de los colectores de las cinco estaciones de muestreo (1-5) en Bahía de la Ascensión, marzo 1987-marzo 1988	56

TABLA

Pág.

10	a) Resumen de la información sobre las colectas de puerulos obtenidas en las estaciones 1-3 y 6-9 (Bahía de la Ascensión), durante el periodo marzo 1988-marzo 1989. b) Resultado del ANOVA de una vía con estaciones como factor fijo. c) Resultado de la prueba de Tukey-Kramer para comparación múltiple de pares de medias de muestras con tamaño desigual.	58
11	Parámetros estadísticos de las capturas de puerulos en cada uno de los colectores de las siete estaciones de muestreo (1-3, 6-9) en Bahía de la Ascensión (marzo 1988-marzo 1989).	59
12	Resultado de la prueba de verosimilitud de G aplicada a las capturas de puerulos en fechas en las que no se obtuvieron capturas iguales a 0, en las estaciones 1 y 9 (Bahía de la Ascensión), y PM (Puerto Morelos).	67
13	Resumen de la información sobre periodo de máximo reclutamiento de puerulos de <u>Panulirus argus</u> en diversas localidades de su área de distribución, con base en colectores artificiales.	99