



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma De México



Re poblamiento de la langosta espinosa del Caribe,

Panulirus argus: **Problemas y perspectivas.**

TESIS

que para obtener el grado académico de

Maestro en Ciencias

(Biología Marina)

Presenta:

Jair Gaspar Valladárez Cob

Director de tesis:

Dr. Enrique Lozano Álvarez

Comité tutorial:

Dra. Patricia Briones Fourzán

Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui

Dra. Cecilia Vanegas Pérez

Dr. Adolfo Gracia Gasca

Puerto Morelos, Q. R., junio de 2012

“Al final conservamos solo lo que amamos, amamos solo lo que comprendemos, y comprendemos solo lo que se nos enseña”

Baba Dioum, Ecologista Senegalese, 1968

AGRADECIMIENTOS

Me gustaría dar las gracias a la Secretaria de Relaciones Exteriores (SRE) por otorgarme el apoyo económico para llevar a cabo este estudio. Además, doy gracias a la Unidad habitacional UNAM (ICMYL) por darme una beca de alojamiento en Puerto Morelos.

Me gustaría expresar mi sincero agradecimiento y respeto a mi tutor, el Dr. Enrique Lozano-Álvarez por su valiosa orientación y su infinita paciencia durante mi periodo de trabajo de tesis. También, le doy las gracias a mi comité tutorial: la Dra. Patricia Briones Fourzán, Dra. Maite Mascaró Miquelajauregui, Dra. Cecilia Vanegas Pérez y el Dr. Adolfo Gracia Gasca, por sus comentarios hecho en mi tesis.

Me siento tan contento de haber contado con el apoyo de dos maravillosas personas: Cecilia Barradas Ortiz y Fernando Negrete Soto durante mi estancia en Puerto Morelos. Sin ellos yo no podría haber logrado mis objetivos.

Le doy las gracias a mis compañeros de laboratorio de crustáceos: Andrea Osorio Arciniegas, Eunice Ramírez Zaldívar, Roberto Domínguez Gallegos y Marisol Pérez Ortiz por su ayuda en mi trabajo de tesis. También le estoy eternamente agradecido a Don José por su apoyo en los estanques.

Gracias a Guadalupe Godoy-Medina y a Diana Juárez Bustos del Posgrado y a Judith Vázquez Enríquez del Instituto de Puerto Morelos que siempre me han apoyado en cada momento.

Un fuerte abrazo a todos mis amigos durante mi estancia en México: Aidee Montiel Martínez, Gerardo González, Eunice Ramirez Saldivar, Flor de Liz Legaria Moreno, Karla Baeza Martinez, Guadalupe Barba Santos, Braulio Eduardo Ávila Ramírez, María Aimé Rodríguez Román, Xavier Hernández Pech, Víctor Emanuel Urrutia Figueroa, van Dijk Jent Kornelis y Miguel Sócrates Ibarra Fernández por su gran amistad.

Agradecimientos especiales al Sr. Graham Sampson quien siempre me animó a tener muy en altos mis aspiraciones en la vida y a realizar una educación superior, y sin cuyas enseñanzas, sacrificios y luchas, yo nunca habría llegado a donde estoy hoy. Gracias por ayudarme económicamente durante mi estancia en México.

Le doy gracias al Dr Thippi Thiagarajan por depositar su confiar en mí.

Un abrazo muy fuerte a mi familia: mis hermanos y hermanas quien son muy importantes en mi vida y por el gran amor que compartimos.

Estoy tan agradecidos a mis padres: Victor Valladarez y Camila Valladarez por su amor incondicional particularmente durante los momentos difíciles en la vida.

Finalmente, le doy gracias a mi esposa Agnes Valladarez por apoyarme durante este último año y a Dios por bendecirme a cada momento de vida.

ÍNDICE DE CONTENIDO

ÍNDICE DE CONTENIDO	i
ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE TABLAS	v
RESUMEN/ABSTRACT	vii
INTRODUCCIÓN	1
Repoblamiento de langostas (Familia: Homaridae)	5
Repoblamiento de langostas espinosas (Fam. Palinuridae)	6
OBJETIVO GENERAL	10
OBJETIVOS PARTICULARES	10
HIPÓTESIS	11
ÁREA DE ESTUDIO	12
MATERIALES Y MÉTODOS	15
Etapa 1. Recolecta y mantenimiento de los juveniles tempranos.	15
Alimentación y limpieza	16
Estimación de la longitud del cefalotórax (LC)	17
Etapa 2. Evaluación del riesgo de depredación en los juveniles de <i>P. argus</i> .	20
<u>Descripción de las unidades experimentales</u>	20
Unidad experimental	21
<u>Descripción de experimentos</u>	24
Experimento 1. Verano. 21 de junio al 12 de septiembre 2004	24
Alimentación y limpieza	26
Experimento 2. Invierno. 9 de noviembre 2004 al 16 de marzo 2005.	27
Alimentación y limpieza	29
Análisis estadístico	31

Etapa 3.	31
Análisis de Resultados Modelos Pruebas de bondad de ajuste	34
RESULTADOS	38
Etapa 1	38
Etapa 2	39
Experimento 1. Verano	39
Temperatura y oxígeno disuelto en los estanques experimentales	39
Cobertura algal en los estanque experimentales	39
Supervivencia y enfermedades de juveniles	39
Crecimiento de juveniles	41
Experimento 2. Invierno	42
Temperatura en los estanques experimentales	42
Cobertura algal	42
Supervivencia de juveniles	43
Crecimiento de juveniles	43
Etapa 3	44
DISCUSIÓN	51
ANEXO 1	65
LITERATURA CITADA	74

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1	Esquema general del mejoramiento del stock poblacional (re poblamiento) de <i>Panulirus argus</i> con langostas mantenidas en cautiverio. (Esquema modificado de Olla et al., 1998).	2
Figura 2	Localización de la zona de estudio en la Península de Yucatán (a) y dentro de la laguna arrecifal de Puerto Morelos (b) (señalado en el recuadro con el número 1) en donde fueron liberados (“sembrados”) los juveniles de la langosta <i>Panulirus argus</i> que crecieron en condiciones experimentales.	12
Figura 3	Fotografía de puérulos y juveniles de langosta <i>Panulirus argus</i> .	16
Figura 4	Fotografía digital de un juvenil temprano de <i>Panulirus argus</i> que se utilizó para calcular la longitud del cefalotórax. La barra metálica se usó para determinar el animal al momento de la foto y sirvió como base de comparación de una medida conocida; la barra está marcada cada 5mm.	18
Figura 5	Correlación entre las mediciones tomadas con el vernier (unidades) con las que se estimaron mediante sus fotografías digitales de la longitud del cefalotórax de 28 “juveniles tempranos” de <i>Panulirus argus</i> . Las mediciones y las estimaciones fueron hechas por 5 técnicos.	19
Figura 6.	Fotografía del pez depredador <i>Balistes vetula</i> utilizado en los experimentos.	21
Figura 7	Refugios en los estanques experimentales para los juveniles de la langosta <i>Panulirus argus</i> , cercados con la malla plástica para protegerlos del pez depredador <i>Balistes vetula</i> : (a) tipo casita y (b) tipo filástica.	22
Figura 8	Refugio tipo tabique afuera del agua (a) (vista lateral para mostrar los orificios que sirven para albergar juveniles de langosta <i>Panulirus argus</i>) y dentro del estanque experimental (b) (vista aérea para mostrar la malla metálica plastificada para evitar al pez depredador <i>Balistes vetula</i>).	24
Figura 9	Representación esquemática de la infraestructura utilizada en el experimento 1 (verano) en el que se tuvo en cautiverio a juveniles de la langosta <i>Panulirus argus</i> bajo diferente riesgo de depredación: a) vista aérea del arreglo de los 8 estanques experimentales con los refugios artificiales. b) Diagrama en el que se muestra la entrada y salida de agua en un estanque y la posición que guardaban los dos refugios (las figuras cilíndricas representan los refugios de filástica y los cuadros representan las casitas). La posición de los refugios se alternó para evitar al gún efecto de artefacto. c) Representación de un estanque con los refugios artificiales protegidos por las mallas plásticas. Los cuatro estanques que tuvieron un pez como depredador diurno fueron escogidos al azar. Los peces utilizados fueron los balistidos <i>Balistes vetula</i>	25

Figura 10	Representación esquemática de la infraestructura utilizada en el experimento 2 (invierno) en el que se tuvo en cautiverio a juveniles de la langosta <i>Panulirus argus</i> bajo diferente riesgo a la depredación: a) vista aérea del arreglo de los 8 estanques experimentales con los refugios artificiales, b) Diagrama en el que se muestra la entrada y salida de agua en un estanque y la posición que guardaba el refugio. c) Representación de un estanque con el refugio protegido por la malla. Los cuatro estanques que tuvieron un pez como depredador diurno fueron escogidos al azar. Los peces utilizados fueron los balístidos <i>Balistes vetula</i> .	28
Figura 11	Fotografía en la que se muestra cómo se lleva a cabo el marcaje de los juveniles de langosta <i>Panulirus argus</i> .	30
Figura 12	Representación esquemática del área (no a escala) en donde se pusieron los 16 refugios artificiales “casitas” y en donde se liberaron las langostas juveniles de <i>Panulirus argus</i> crecidas en cautiverio en dos grupos tratamiento diferentes: sin depredador y con un depredador diurno el pez <i>Balistes vetula</i> . Se muestra la orientación de las casitas en el sitio. SO = Suroeste, NO = Noroeste, NE = Noreste, SE = Sureste	32
Figura 13	Fotografía de un refugio artificial tipo casita para juveniles de langosta <i>Panulirus argus</i> , depositada en el sustrato de la laguna arrecifal. Se puede observar la vegetación alrededor (foto de la izquierda) y los juveniles de langosta refugiados debajo del refugio (foto de la derecha).	33
Figura 14	Recolecta mensual de puérulos y primeros estadios juveniles de <i>Panulirus argus</i> , capturados en 10 colectores tipo “GUSI” y dos colectores “de tapete”, durante los meses de enero a diciembre de 2004 en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Q.R.	38
Figura 15	Probabilidad de supervivencia aparente de los juveniles de langostas <i>Panulirus argus</i> crecidos en cautiverio en dos diferentes grupos experimentales y liberadas en las casitas en el hábitat natural y del grupo que colonizó de manera natural las casitas (Hábitat Natural).	50
Figura 16	Probabilidad de reencuentro de los juveniles de langostas <i>Panulirus argus</i> crecidos en cautiverio en dos diferentes grupos experimentales y liberadas en las casitas en el hábitat natural y del grupo que colonizó de manera natural las casitas (Hábitat Natural).	50

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1	Análisis estadístico para comparar las mediciones de cinco técnicos quienes utilizaron vernier y las estimaciones que se hicieron de los mismos animales por medio sus fotografías digitales de la longitud del cefalotórax de 28 “juveniles tempranos” de <i>Panulirus argus</i> .	20
Tabla 2	Experimento 1. Número de juveniles de langosta <i>Panulirus argus</i> recolectados en diferentes fechas e introducidos en cuatro estanques sin pez depredador (SD) y cuatro estanques con pez depredador (CD) el 21 de junio de 2004, fecha de inicio del experimento. El pez depredador fue <i>Balistes vetula</i> .	26
Tabla 3	Número de juveniles de langosta <i>Panulirus argus</i> recolectados en diferentes fechas y fechas de introducción de estos juveniles en cuatro estanques sin pez depredador (SD) y cuatro estanques con pez depredador (CD). El 9 de noviembre de 2004 fue la fecha de inicio del experimento 2. El pez depredador fue <i>Balistes vetula</i> .	29
Tabla 4	Número de juveniles de langosta <i>Panulirus argus</i> “sembradas” en el sitio experimental. Grupos de cuatro casitas, separadas por 5 m entre sí, se colocaron en las esquinas del área (150 x 150 m) que delimitaba el sitio experimental. Las casitas se colocaron el 27 de septiembre de 2004 y los juveniles se “sembraron” el 21 de marzo de 2005. Los juveniles con las siglas HN (hábitat natural) son individuos que colonizaron de manera natural las casitas. CD: juveniles que estuvieron bajo el riesgo de depredación del pez <i>Balistes vetula</i> ; SD: juveniles mantenidos en estanques sin pez depredador.	33
Tabla 5	Experimento 1. Comparación de la supervivencia (%) de los juveniles tempranos de <i>Panulirus argus</i> en el experimento de verano, de los grupos sin pez depredador (SD) y con el pez depredador diurno <i>Balistes vetula</i> (CD). Prueba t de student, datos transformados a raíz del arcoseno; n = número de individuos en cada réplica; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística; DE = desviación estándar	40
Tabla 6	Relación de bacterias encontradas por grupo en la muestra de tejido (hepatopáncreas) de las langostas juveniles de <i>Panulirus argus</i> . Grupo Medio Natural = M/N, Sin Depredador = S/D, y Con Depredador = C/D. Se analizaron dos organismos por grupo (n=2).	41
Tabla 7	Experimento 1. Comparación de la talla (longitud del cefalotórax en mm -LC-) de los juveniles tempranos de <i>Panulirus argus</i> entre los grupos experimentales sin depredador (SD) y con el pez depredador <i>Balistes vetula</i> (CD) del experimento de verano (ANOVA simple anidado); n = número de individuos en cada réplica; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística	42

Tabla 8	Experimento 2. Comparación de la supervivencia (%) de los juveniles tempranos de <i>Panulirus argus</i> en el experimento de invierno a los 76 y los 127 días en cautiverio, de los grupos sin pez depredador (SD) y con pez depredador diurno (<i>Balistes vetula</i>) (CD); Prueba t de student, datos transformados a raíz del arcoseno; n = número de individuos en cada réplica; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística; DE = desviación estándar.	43
Tabla 9	Experimento 2. Comparación de la talla (longitud del cefalotórax en mm (LC) a los 76 y a los 127 días en cautiverio, de los juveniles tempranos de <i>Panulirus argus</i> entre los grupos sin depredador (SD) y con depredador (CD) del experimento de invierno (ANOVA simple anidado); n = número de individuos en cada réplica; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística.	44
Tabla 10	Número de langostas juveniles tardíos de <i>Panulirus argus</i> que fueron introducidas (“sembradas”) a las casitas en el área experimental en la laguna arrecifal de Puerto Morelos y número de juveniles que colonizaron estas casitas de manera natural y su posterior seguimiento en el tiempo. Resumen de los datos de recaptura en una matriz m_{vij} , donde v = grupo control y grupos testigo (v = hábitat natural, con depredador, y sin depredador), i = día liberados ($i = 1,4,7,9,16,23, 30$), y j = día de recaptura ($j = 4,7,9,16,23,30,60$). Los datos para cada grupo (v) son los números de langostas capturadas inicialmente en el día j posteriormente de ser liberadas en el día i . L_i = el numero de langostas liberadas en el día i .	45
Tabla 11	Selección de modelos con ajuste de $\hat{c} = 1.3676$. Las hipótesis se encuentran en la primera columna; $\phi(g^*t)$ = la supervivencia varía entre los grupos en cada censo y varía a través del tiempo, $\phi(t)$ = la supervivencia es equivalente entre los grupos, sin embargo varía a través del tiempo, $\rho(.)$ = el recuento se mantiene constante entre los grupos y a través del tiempo y, $\rho(g)$ = el recuento varía entre los grupos pero se mantiene constante entre ellos a través del tiempo, $\rho(t)$ = el recuento es equivalente entre los grupos para cada censo pero varía a través del tiempo. La supervivencia (ϕ) y el recuento (ρ) pueden ser función del grupo ($g = S/D, C/D, H/N$) y tiempo ($t =$ censos 1-7). QAICc proporciona una medida de la parsimonia del cada modelo. El peso QAICc proporciona una medida del peso relativo de la evidencia en apoyo de un modelo en especial y se utiliza para promediar modelos. Se muestra el número de parámetros estimado para el modelo.	47
Tabla 12	Estimación de la tasa de recuento (ρ) y la probabilidad aparente de supervivencia (ϕ) de los juveniles de langostas <i>Panulirus argus</i> crecidos en cautiverio en dos diferentes grupos experimentales y liberadas en las casitas en el hábitat natural y del grupo que colonizó de manera natural las casitas. Los resultados de las estimaciones se obtuvieron promediando modelos.	49

RESUMEN

Las pesquerías de la langosta *Panulirus argus* en la región del Gran Caribe parecen haber llegado a su máximo nivel de explotación. Una alternativa de manejo para este recurso podría ser el repoblamiento local con juveniles crecidos a partir de postlarvas silvestres hasta que alcancen un tamaño que reduzca su vulnerabilidad a los depredadores (semicultivo). Sin embargo, las condiciones durante el semicultivo (p. ej. la temperatura del agua y la ausencia de depredadores) pueden afectar el comportamiento y las tasas vitales de las langostas. En el presente estudio se comparó el crecimiento y la supervivencia de juveniles de langosta mantenidos en cautiverio durante dos épocas del año —verano e invierno— en dos tratamientos distintos: con y sin riesgo de depredación. Posteriormente, se liberó (“trasplantó”) a los juveniles mantenidos en cautiverio en un sitio experimental consistente en un área de hábitat natural (laguna arrecifal) adicionada con refugios artificiales y se comparó su supervivencia con la de juveniles que colonizaron y crecieron de manera natural en dicho sitio. Los juveniles en cautiverio tuvieron mayores tasas de crecimiento y supervivencia en verano que en invierno, pero la tasa de crecimiento en invierno fue mayor en juveniles sometidos al riesgo de depredación que en juveniles no sometidos a dicho riesgo. Sin embargo, es probable que estos resultados estén confundidos con los efectos del *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1), un virus patógeno que emergió poco antes del presente estudio, que puede ser letal para los juveniles pequeños de *P. argus*, y que infectó a algunos juveniles en cautiverio. Como resultado de esto y de algunos problemas técnicos en el sistema de estanques experimentales, se redujo considerablemente el número de individuos que pudo ser trasplantado al sitio experimental. Unos cuantos días después de ser liberados, se encontraron pocos juveniles trasplantados en dicho sitio, lo que indica altas tasas de mortalidad inicial y/o de emigración. Sin embargo, a lo largo de los 60 días siguientes, los juveniles trasplantados que permanecieron en el sitio (independientemente de si habían sido crecidos con o sin riesgo de depredación) tuvieron una supervivencia similar a la de los juveniles que colonizaron de manera natural el sitio experimental. Finalmente, se hizo un análisis general de la problemática que rodea el semicultivo con fines de repoblamiento con base en el cual se hacen algunas recomendaciones para este tipo de investigación en el futuro: i) antes de plantear programas de repoblamiento de la langosta *P. argus*, es necesario desarrollar estudios sobre la viabilidad económica y/o de recuperación ecológico-pesquera que indiquen si de este tipo de actividad puede realmente ser una alternativa de manejo, ii) para ello es necesario contar con la infraestructura de investigación acuícola adecuada, iii) el estudio de las enfermedades de langostas en condiciones de semicultivo es prioritario, con objeto de identificar de manera correcta a los organismos patógenos y desarrollar técnicas para su control y iv) debe hacerse un riguroso seguimiento de los juveniles trasplantados al medio natural, con el fin de determinar si su rápida desaparición se debe a mortalidad natural, a emigración, o a una combinación de ambos factores.

ABSTRACT

Across the wider Caribbean region, the fisheries for the spiny lobster *Panulirus argus* appear to have reached the maximum level of exploitation. A potential alternative to manage this resource is the local repopulation with juveniles grown from wild postlarvae until they reach a size that reduces their predation risk (semiculture). However, the conditions during semiculture (e.g. water temperature, the absence of predation risk) can affect the behavior and vital rates of these lobsters. In the present study, growth and survival rates were compared between juvenile lobsters held in captivity during two seasons—summer and winter—and under two different treatments: with and without predation risk. These juveniles were further released (“transplanted”) in an experimental site consisting of an area of natural habitat (reef lagoon) enhanced with artificial shelters and their survival was compared with the survival of juveniles that colonized and grew naturally in that site. The juvenile lobsters kept in captivity exhibited higher growth and survival rates in summer than in winter, but the growth rate in winter was higher for juveniles subjected to the risk of predation than for juveniles not subjected to this risk. However, these results are likely confounded with the effects of *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1), a pathogenic virus that emerged shortly before the present study, can be lethal to small juveniles of *P. argus*, and infected some of the juveniles in captivity. This, in conjunction with some technical problems in the experimental tank system, substantially reduced the number of juveniles available for transplantation to the experimental site. A few days after being released, few of the transplanted juveniles were found in the experimental site, indicating high initial rates of mortality and/or emigration. However, over the following 60 days, the transplanted juveniles that persisted in the site (irrespective of whether they had been kept in captivity with or without predation risk) had a similar survival as juveniles that had naturally colonized and grown in the experimental site. Finally, a general analysis was done of the problems that plague the semiculture of juvenile lobsters for repopulation purposes to provide some recommendations for future research: i) before conducting *P. argus* repopulation programs, it is necessary to conduct studies on the viability of the economical/ecological recovery that may indicate whether this activity is truly a management alternative, ii) in order to achieve these studies, it is necessary to have access to an adequate aquaculture research infrastructure, iii) the diseases of lobsters kept in captivity should be a research priority in order to correctly identify the pathogens and develop appropriate techniques to control them, and iv) juveniles transplanted into natural habitats should be rigorously monitored to determine whether their rapid disappearance is due to mortality, emigration, or a combination of these factors.

INTRODUCCIÓN

La langosta espinosa del Caribe *Panulirus argus* es la especie de la familia Palinuridae con los mayores volúmenes de captura en el mundo (FAO, 1997). La pesquería global de *P. argus* está amenazada por la degradación del hábitat y la sobreexplotación. La captura de *P. argus* ha decaído en los últimos años por la sobrepesca y por la ausencia de un manejo adecuado que en algunos casos ha llevado a un colapso del stock poblacional (FAO, 1997; Cochrane & Chakalall, 2001). Una forma de mejorar el stock poblacional de la langosta espinosa del Caribe podría ser a través del repoblamiento. No obstante, el repoblamiento como una forma de mejoramiento del stock poblacional de la langosta espinosa del Caribe no ha sido investigado a fondo.

El repoblamiento de animales marinos, visto como el mejoramiento del stock poblacional de algún recurso pesquero, ya sea por la liberación de huevos, larvas o juveniles al medio marino, representa una intervención del hombre para recuperar la producción de un stock en decadencia; o bien, para aumentar los stocks existentes que están por debajo de su máxima capacidad de carga debido a un bajo índice de reclutamiento (Blankenship & Leber, 1995; Munro & Bell, 1997). Addison y Bannister (1994) definieron repoblamiento como el hecho de agregar individuos (juveniles) a un stock que ha sido parcialmente o totalmente agotado. Algunos intentos de repoblamiento de organismos marinos se han puesto en práctica desde los 1800's, pero la mayoría de ellos no han sido exitosos, principalmente por el poco conocimiento sobre la ecología de las primeras etapas de vida de los organismos marinos escogidos para tal fin (Munro & Bell, 1997). En este trabajo se evaluó la problemática del repoblamiento de *P. argus* y se analizó su factibilidad. Se pretendió valorar la adaptación, a través de la supervivencia aparente de langostas juveniles mantenidas bajo condiciones de

cautiverio con un riesgo diferencial de depredación antes de ser “trasplantadas” a su hábitat natural. Asimismo, se plantean algunas sugerencias para considerar en futuras investigaciones.

Una estrategia de repoblamiento efectiva para cualquier especie tiene que estar basada en un conocimiento detallado de la secuencia natural del reclutamiento, de los procesos biológicos que lo determinan, sean éstos oceanográficos, biológicos, ecológicos, fisiológicos, conductuales y, de la asociación a los diferentes hábitats que utilizan los organismos en sus diferentes etapas del ciclo de vida (Olla et al., 1998).

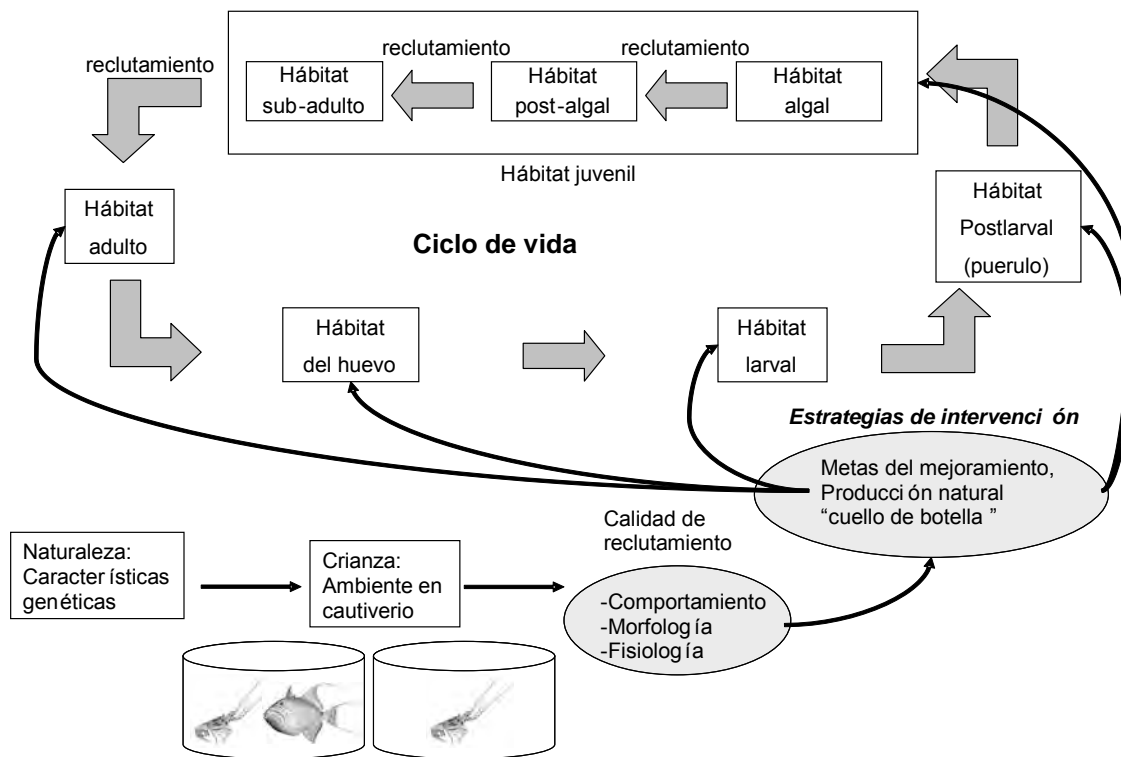


Figura 1. Esquema general del mejoramiento del stock poblacional (repoblamiento) de *Panulirus argus* con langostas mantenidas en cautiverio. (Esquema modificado de Olla et al., 1998).

El ciclo de vida de *Panulirus argus*, ha sido estudiado extensamente y comprende cinco fases: adulto, desarrollo embrionario dentro del huevo, larva (filosoma), postlarva (puérulo) y juvenil

(Fig. 1) (Phillips et al., 1980). La larva, denominada filosoma, es de vida pelágica y forma parte de la comunidad planctónica entre cinco y once meses (Lewis, 1951; Baisre, 1964; Lyons, 1981). Durante este tiempo las larvas filosomas se encuentran muy dispersas, encontrándose a menudo a unos cientos de kilómetros de las costas más cercanas (Johnson & Brinton, 1963; Richards & Potthoff, 1981). Después de pasar por los diez estadios de larva filosoma, ésta sufre una drástica metamorfosis hacia la postlarva, denominada puérulo. La postlarva mide 5-6 mm de longitud cefalotorácica (LC) y presenta una forma similar al adulto, pero es transparente y tiene capacidad natatoria hacia adelante; durante esta etapa el puérulo no se alimenta. Posteriormente, el puérulo regresa a la costa utilizando un complejo sistema de orientación (Phillips & MacMillan, 1987) y se establece en fondos someros, cubiertos de vegetación sumergida, como raíces de mangles, pastos marinos y lechos de algas rodofitas (Witham et al., 1968; Marx & Herrnkind, 1985b) donde adquiere una pigmentación críptica y disruptiva (Lewis, 1951; Marx & Herrnkind, 1986) que le confiere cierta protección contra los depredadores. Durante la fase juvenil existen cambios ontogenéticos tanto de comportamiento como de uso de hábitat, por lo que esta fase se ha dividido en tres fases ecológicas (Herrnkind & Butler IV, 1986; Butler IV & Herrnkind, 1997): juvenil temprano, juvenil tardío, y subadulto. El juvenil temprano (6 a 15–20 mm LC) vive dentro de la cobertura vegetal donde se alimenta de otros organismos que viven ahí mismo (Marx & Herrnkind, 1985a; Childress & Herrnkind, 1996; Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez, 2001b). Los juveniles cambian de hábitat alrededor de los 15–20 mm LC (Marx & Herrnkind, 1985a), a esta nueva fase se le llama juvenil tardío. Los juveniles tardíos (15-20 a 45 mm LC) habitan en áreas someras, se alimentan durante la noche y cambian su conducta de refugiarse dentro de las algas de manera solitaria a refugiarse durante el día en cuevas y grietas en grupos de dos o más individuos (Davis, 1971; Herrnkind, 1980). A partir de esta fase, *P. argus* tiene un comportamiento social gregario, que se considera un mecanismo de defensa contra depredadores (Berrill, 1975; Herrnkind & Butler IV, 1986; Spanier & Zimmer-Faust, 1988; Lozano-Álvarez & Spanier, 1997). Los subadultos (45–80

mm LC) migran al arrecife y una vez que alcanzan la madurez sexual, se consideran adultos, los cuales se van a aguas más profundas (hasta 60–100 m) donde las hembras ovígeras liberan las larvas (Herrnkind, 1980; Kanciruk, 1980); la fecundidad (No. de huevos/desove) de estas hembras va de 240,000 a 1,000,000 huevecillos en promedio dependiendo de la talla (Herrnkind, 1980; Kanciruk, 1980). Los adultos (> 80 mm LC) de *P. argus* se encuentran en el arrecife coralino y en zonas rocosas más profundas (Buesa, 1965; Phillips et al., 1980).

La distribución geográfica de *P. argus* comprende las costas centrales de Brasil, las costas norte y oriental de Centro y Sudamérica, el mar Caribe (Antillas Menores y Mayores), las islas Bahamas, parte del Golfo de México, el sureste de Florida, la plataforma continental sudoriental de EEUU hasta el Cabo Hatteras en Carolina del Norte y en las islas Bermudas (Lyons, 1981; Williams, 1986). En México, *P. argus* se encuentra en las costas de los estados de Quintana Roo y Yucatán, así como en formaciones arrecifales o calcáreas frente a los estados de Campeche, Veracruz y Tamaulipas (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez, 2000).

La captura total de *P. argus*, particularmente en la región Caribeña, se incrementó rápidamente de unas 20,000 toneladas métricas (t) peso total (PT) a mediados de 1950, a 33,000 t PT a principios de 1980. Desde 1980 y hasta 1995, el promedio total de la captura anual fue alrededor de 40,000 t PT. Sin embargo, para el año 2000 hubo una fuerte caída en la captura anual de *P. argus*, que hasta la fecha ha alcanzado alrededor de 30,000 t PT (Ehrhardt, 2005). Esto sugiere que la mayoría de las pesquerías locales han llegado a su estado máximo de explotación.

Las langostas espinosas (Palinuridae) del Caribe tienen pocas enfermedades. Sin embargo, en 2004 fue reportado la existencia de una enfermedad viral que afecta a *Panulirus argus* a la que se le denominó *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1). Esta enfermedad viral ya se había observado desde 1999 en la bahía de Florida, USA, el PaV1 infecta principalmente a langostas juveniles y

es altamente contagiosa ((Shields & Jr, 2004). Esta enfermedad también se ha reportado en las costas Caribeñas de México (Huchin Mian et al., 2008 ; Lozano-Álvarez et al., 2008) particularmente en la Laguna arrecifal de Puerto Morelos, Quintana Roo donde se observó desde el año 2000.

Re poblamiento de langostas (Familia: Homaridae)

Cuando se habla de repoblamiento de langostas, generalmente se piensa en las langostas del género *Homarus* o langostas de quelas, debido a que desde finales del siglo XIX estas langostas han sido cultivadas desde huevo hasta juveniles en criaderos y después liberadas al hábitat natural (Addison & Bannister, 1994 ; Bannister & Addison, 1998). Sin embargo, a diferencia de los palinúridos, las langostas de quelas tienen un ciclo de vida en que la fase larvaria es más corta y con menos estadios de desarrollo (Phillips et al., 1980). El tiempo de desarrollo en *Homarus* spp. es de 5 a 8 años desde el huevo hasta la madurez sexual en el medio natural, pero la mayor parte de este tiempo lo utilizan para crecer desde juveniles. Por su parte, estas langostas en cautiverio requieren de 4 a 5 años para llegar a esa talla. Debido al largo periodo que se requiere para poder comercializarlas, el cultivo hasta talla comercial no ha sido económicamente redituable; de ahí la práctica de repoblamiento en estas langostas con juveniles crecidos desde huevo. Juveniles de *Homarus americanus* y *H. gammarus* crecidos en cautiverio han sido liberados en el hábitat natural en muchas ocasiones en Norte América y Europa, respectivamente (Addison & Bannister, 1994 ; Bannister & Addison, 1998). Sin embargo, hasta hace relativamente poco, no se había evaluado el resultado de esta práctica. Desde 1980, una gran cantidad de juveniles de *H. gammarus* han sido liberados en diferentes lugares de Francia, Noruega e Irlanda (Bannister et al., 1994). Sin embargo, poco se sabe sobre la tasa de supervivencia de la fase béntica temprana de esta especie porque su captura en la naturaleza no ha sido exitosa (Van Der Meer, 2005). Bannister et al. (1994) estimaron

que la supervivencia de estas langostas hasta su reclutamiento a la pesquería, 4 a 8 años más tarde, era de alrededor del 50%, cifra muy superior a lo que esperaban (Bannister et al., 1994).

Repoblamiento de langostas espinosas (Fam. Palinuridae)

El cultivo de la langosta espinosa desde huevo hasta la fase de postlarva se ha llevado a cabo para las especies *Panulirus argus*, *P. japonicus*, *P. elephas*, *Jasus verreauxi*, *J. edwardsii* y *J. lalandii* (Kittaka, 2000; Kittaka & Booth, 2000; Nonaka et al., 2000). Sin embargo, el repoblamiento con postlarvas obtenidas desde huevo no ha sido posible debido a que no se ha logrado obtener cantidades masivas de estas postlarvas (Nonaka et al., 2000). Por tanto, una alternativa es mantener en cautiverio langostas espinosas a partir de la postlarva y primeros estadios de juveniles, hasta que alcancen un tamaño menos vulnerable a la depredación, para después ser regresadas al hábitat natural (Kittaka & Booth, 2000). Las postlarvas se pueden obtener del medio natural mediante colectores artificiales que imitan el hábitat de asentamiento (Witham et al., 1968; Phillips, 1972). Un primer paso para esta alternativa con *P. argus*, es localizar áreas naturales de concentración de puérulos y primeros estadios juveniles para recolectarlos masivamente. La recolecta masiva de postlarvas de *P. argus* ha planteado el reto de no afectar negativamente a las pesquerías (Phillips, 2003).

Se han llevado a cabo estudios en laboratorio del crecimiento de postlarvas en cautiverio en las siguientes especies: *Panulirus argus*, *P. homarus*, *P. polyphagus*, *P. ornatus*, *P. cygnus*, *P. interruptus*, *P. japonicus*, *Jasus edwardsii*, *J. lalandii*, *J. verreauxi*, y *Palinurus elephas* (Booth & Kittaka, 2000; Goldstein et al., 2006; Goldstein et al., 2008). En particular para *P. argus* se han hecho diversos estudios en los que se han estimado las tasas de supervivencia y crecimiento en cautiverio, además del comportamiento durante este cautiverio (Negrete-Soto, 1994; Blanco et al., 2002; González-Reynoso, 2003). Hasta hace poco se cultivó a la langosta *P. argus* desde huevo hasta la etapa juvenil. La metamorfosis a puérulo ocurrió 140-198 días

después de la eclosión (4.7 – 6.6 meses), con un promedio de 174 días (5.8 meses) (Goldstein et al., 2006; Goldstein et al., 2008). Esta es solamente una de las 5 especies de *Panulirus* que se conocen en el Atlántico que ha sido completamente cultivada desde huevo hasta la etapa juvenil bentónica temprana (Goldstein et al., 2008). Las postlarvas de esta especie alcanzan la talla mínima legal en Quintana Roo (~75 mm LC) en aproximadamente un año y medio en el medio natural después del asentamiento en el bentos (Lozano-Álvarez et al., 1991).

En general, los individuos crecidos en cautiverio muestran cambios sustanciales en casi todos los aspectos de su comportamiento (Fig. 1) y pueden también presentar cambios en su morfología y su fisiología (Brown & Day, 2002). Dos aspectos importantes del comportamiento que cualquier animal debe desarrollar son la habilidad de comer y evitar ser depredado (Olla et al., 1998). Los organismos crecidos en cautiverio presentan características domésticas adaptadas a la vida en cautiverio; sin embargo, estas características son diferentes a las desarrolladas por la presión de depredación que existe en el hábitat natural. Como respuesta a la falta de los depredadores, el comportamiento contra la evasión de depredadores puede perderse (Blumstein et al., 2006) lo cual puede tener consecuencias graves si los organismos se ven expuestos nuevamente ante depredadores (Blumstein et al., 2006). La depredación es uno de las presiones selectivas más importantes que determinan el comportamiento de los organismos (Lima, 1998). Por ejemplo, algunos peces crecidos en cautiverio por un cierto periodo, no desarrollan por completo el comportamiento para evitar a los depredadores que se encuentran en su hábitat natural. Kellison et al. (2000) encontraron que los lenguados, *Paralichthys dentatus*, mantenidos en cautiverio requieren mucho más tiempo para volverse crípticos ante la presencia de un depredador que los que se encuentran en el hábitat natural (Kellison et al., 2000). El comportamiento gregario para reducir la probabilidad de depredación en peces con agrupaciones facultativas, puede no desarrollarse al máximo, como pasa en los peces “colin” de Alaska, *Theregra chalcogramma*, mantenidos en cautiverio. En estos peces, la

depredación fue una de las principales causas de mortalidad posterior a la liberación al ambiente natural de peces que crecieron en cautiverio (Olla et al., 1998).

En estudios llevados a cabo en Nueva Zelanda con *Jasus edwardsii* desde la etapa de puérulo y crecidos durante más de un año en estanques de cultivo sin depredador y posteriormente liberados al hábitat natural en áreas naturales con refugios apropiados, se valoró la habilidad de esta especie para reconocer y evitar a los depredadores (Mills et al., 2005; Oliver et al., 2005; Oliver et al., 2008). Estos autores encontraron que estas langostas eran capaces de mantener una habilidad innata para reconocer y responder adecuadamente ante los depredadores en el hábitat natural (Mills et al., 2005).

Existe una gran cantidad de estudios donde se corrobora que 1) las presas pueden tener lo que se llaman imágenes predeterminadas de sus depredadores, es decir, una capacidad innata para reconocerlos aunque nunca hayan estado expuestos a ellos (Magurran, 1989; Brown et al., 2006); y 2) una única exposición a sólo el riesgo de ser depredados, puede constituir un estímulo que mediante el “aprendizaje por asociación”, aprenden a asociar el peligro de encontrarse ante un depredador (Patten, 1977; Giraldeau et al., 1994; Brown et al., 2006).

Cualquier animal cuya forma o comportamiento facilita la evasión a los depredadores o, facilita el escape al ser atacado por depredadores, claramente tiene una mayor probabilidad de sobrevivir para reproducirse y por lo tanto tiene mayor probabilidad de producir descendientes. Aunque en teoría las consecuencias en la adecuación por cualquier comportamiento contra los depredadores simplemente se puede medir por la probabilidad resultante de la supervivencia o la muerte, determinar la importancia funcional de la conducta contra los depredadores presenta un problema complejo (Lind & Cresswell, 2005).

Panulirus argus experimenta a lo largo de su ciclo de vida una sucesión de eventos de reclutamiento en que los individuos, al crecer y desarrollarse, ocupan diferentes hábitats por lo que también cambian su relación con el ambiente. En cualquier punto de esta sucesión, la población puede estar limitada por reclutamiento o por el hábitat disponible. Cuando los factores que han causado este “cuello de botella” en el crecimiento de la población se han identificado, entonces se puede diseñar una estrategia de intervención adecuada. Por ejemplo, sería inútil repoblar con juveniles tempranos cuando el hábitat de los juveniles tardíos limita el tamaño de la población subadulta y posteriormente la adulta. Sería importante saber si el hábitat de la fase de juvenil tardío se encuentra limitado porque el alimento es poco abundante, o por la escasez de refugios apropiados.

El objetivo de este trabajo fue investigar la influencia del riesgo de depredación en la supervivencia de juveniles de la langosta espinosa del Caribe *Panulirus argus* crecidos en estanques experimentales con diferente riesgo de depredación y posteriormente liberados al hábitat natural previamente adicionado con refugios apropiados. No se estimó la supervivencia absoluta de los organismos liberados, sino que se estimó y comparó la supervivencia aparente (individuos que permanecieron vivos en el área de estudio) de los organismos en tres grupos: aquéllos que estuvieron en cautiverio (ambos tratamientos: con y sin depredador) y los que se reclutaron y crecieron en el hábitat natural (control positivo) (Mills et al., 2005; Mills et al., 2006). Cambios similares en la supervivencia aparente entre los grupos refleja un proceso similar que afecta a cada uno de ellos; por ejemplo la pérdida total ya sea por emigración o por mortalidad natural (depredación, enfermedad, etc). Cambios divergentes en supervivencia aparente entre estos grupos sugiere cambios en el comportamiento o en la fisiología en cualquiera de estos grupos. Esto es una información importante para esfuerzos de cualquier tipo de repoblamiento incluyendo la alternativa de iniciar con postlarvas obtenidas del medio natural.

En el presente trabajo, el estudio de “re poblamiento” de la langosta *P. argus* constó de las siguientes partes: (1) la captura de puérulos y juveniles tempranos desde los primeros días de su asentamiento en la vegetación sumergida, (2) el mantenimiento de estos juveniles en cautiverio hasta la etapa de juveniles tardíos, en la que son menos vulnerables a la depredación, y (3) la liberación posterior al hábitat natural, el cual fue previamente adicionado con refugios artificiales (“casitas”) escalados para recibir individuos de esta talla. Además se planteó que estos refugios fueran también colonizados por juveniles de langostas que se encuentren en el hábitat natural.

OBJETIVO GENERAL

Conocer si la alternativa de repoblamiento de langostas *Panulirus argus* con juveniles tardíos, crecidos y engordados en cautiverio, es una forma de manejo de *P. argus* en el mar Caribe mexicano.

OBJETIVOS PARTICULARES

El diseño experimental constó de tres etapas y cada etapa tuvo sus propios objetivos particulares.

Etap a 1. Capturar en su hábitat natural y mantener de manera exitosa bajo condiciones de cautiverio, a los juveniles tempranos (≥ 6 mm LC) de *Panulirus argus*.

Etap a 2. Evaluar bajo condiciones controladas de cautiverio el crecimiento y la sobrevivencia de los juveniles expuestos o no, al riesgo de depredación.

Etap a 3. Valorar la sobrevivencia de los juveniles tardíos, mantenidos bajo condiciones de cautiverio (bajo el riesgo o no de la depredación), al ser “trasplantados” a su hábitat natural

adicionado con refugios artificiales y compararla con la de aquéllos que no estuvieron en cautiverio y que colonizaron naturalmente estos refugios.

HIPÓTESIS

Cualquier animal que por su comportamiento facilite la evasión o escape al ser atacado por depredadores tendrá una mayor probabilidad para sobrevivir y reproducirse (Lind & Cresswell, 2005). Si el comportamiento de evasión de los depredadores es aprendido por los individuos en estadios tempranos del ciclo de vida, cuando estos se encuentran en contacto con sus congéneres, entonces los individuos que son privados de dicho contacto, no desarrollarán los comportamientos evasivos, y en consecuencia no podrán sobrevivir igual que los que sí lo tienen. Si el comportamiento de evasión de los depredadores es innato, entonces tanto los que tienen contacto como los que no lo tienen presentarán sobrevivencias similares ante los ataques de depredadores. Además, se ha visto que organismos que han sido aislados de sus depredadores durante un lapso importante de su vida, no expresan una estrategia adecuada a la evasión o al escape de depredadores (Olla et al., 1998; Griffin et al., 2000; Brown & Day, 2002) resultando en una menor supervivencia comparada con los que colonizaron los refugios artificiales en el hábitat natural. De acuerdo a los resultados obtenidos en otras especies de langostas, se espera que los juveniles de *Panulirus argus* crecidos en cautiverio bajo el riesgo de depredación presenten una mayor capacidad de adaptación al ser trasplantados a su hábitat natural adicionado con refugios artificiales, que aquéllos que no fueron sometidos al riesgo de depredación, al compararlos con juveniles que colonizaron y crecieron en los refugios artificiales en el hábitat natural.

ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se llevó a cabo en la Unidad Académica de Sistemas Arrecifales (Puerto Morelos) (UASA) del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México en Puerto Morelos, Q. R. ($20^{\circ}51' N$; $86^{\circ}55' W$) y en la laguna arrecifal frente a la misma (Fig. 2). Cabe destacar que ningún tipo de pesca de langosta ocurre en la laguna arrecifal, ya que desde 1998 es Parque Nacional, aunando al hecho que las langostas que habitan en la laguna generalmente son menores que la talla mínima legal de captura (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez, 2001a).

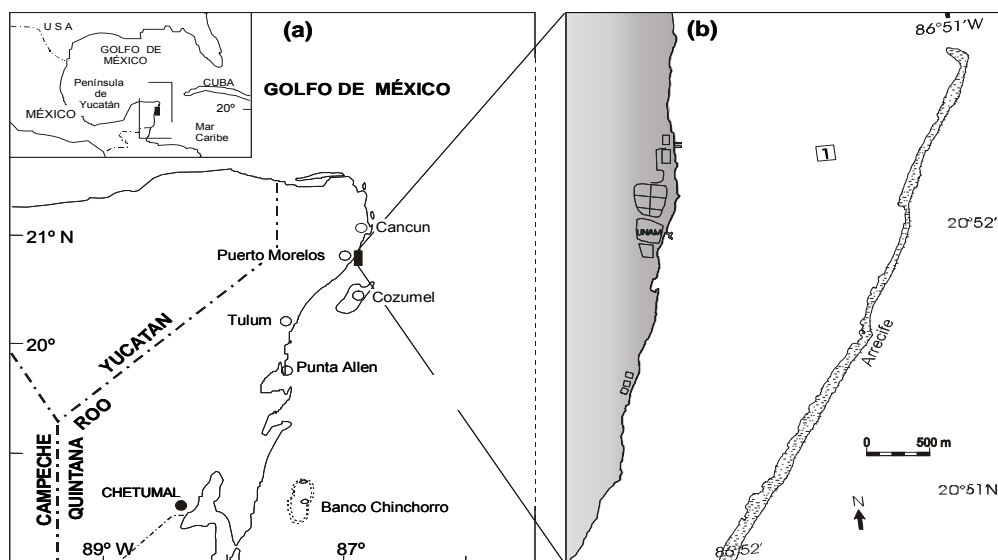


Figura 2. Localización de la zona de estudio en la Península de Yucatán (a) y dentro de la laguna arrecifal de Puerto Morelos (b) (señalado en el recuadro con el número 1 en donde fueron liberados (“sembrados”) los juveniles de la langosta *Panulirus argus* que crecieron en condiciones experimentales.

A una distancia de entre 350 y 1,600 m de la costa de Puerto Morelos, se extiende una barrera de arrecifes coralinos (Jordán-Dahlgren, 1989). Entre el arrecife y la costa se extiende una laguna arrecifal somera (<6.0 m de profundidad). Ruiz-Rentería et al. (1998) dividieron esta

laguna arrecifal con base en su vegetación sumergida en tres zonas: 1) un borde costero angosto de 20-50 m de ancho dominado por pastos marinos (*Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme* con algas rizofitas); 2) una amplia zona intermedia de 200-400 m de ancho donde la vegetación consiste típicamente de una densidad moderada de *T. testudinum* con algunos *S. filiforme* y muchas especies de algas rizofitas, particularmente el alga café *Lobophora variegata*; y 3) una zona de arrecife posterior de 100-400 m de ancho donde es común encontrar el pasto *T. testudinum* pero otras especies en los alrededores son raras (Ruiz-Rentería et al., 1998).

En el área de estudio el clima es tropical y los vientos dominantes provienen del este y sureste (alisios). De octubre a febrero, se presenta la temporada de “nortes” (masas de aire polar). La temperatura del agua es típicamente alta (~30.3°C) de julio a septiembre y bajas (~25.0°C) de enero a marzo. La temperatura promedio del agua es de 27.7°C. El régimen de mareas es semi-diurno mixto, con un intervalo de oscilación diaria promedio de 20 a 30 cm. La salinidad promedio del agua es de 35.7 ppm y el promedio del oxígeno disuelto es de 5.0 mg l⁻¹ (Merino & Otero, 1991).

En la laguna arrecifal de Puerto Morelos, la llegada de puérulos se presenta durante todo el año, con un pico principal en otoño (Briones-Fourzan, 1994), aunque en este estudio se observaron dos picos, el primero ocurrió entre los meses de abril y junio y el segundo, durante octubre (ver resultados de la parte 1). Briones-Fourzán (1994) comparó el patrón de reclutamiento de puérulos de Puerto Morelos con otra localidad cercana, Bahía de Ascensión en el centro del Caribe mexicano, encontrando un patrón de reclutamiento similar, pero con algunas diferencias tanto en el tiempo como en los valores del índice de reclutamiento, siendo estos valores menores en la Bahía de Ascensión. Esta autora sugirió que las discrepancias en el reclutamiento de los puérulos en estas dos localidades están controladas por diferencias en el patrón local de circulación de las aguas costeras.

Así, la variabilidad en el reclutamiento mensual de *P. argus* en zonas costeras del Caribe y la Florida podría depender de la variabilidad en las características hidrográficas y meteorológicas de cada zona (Briones-Fourzán, 1991). Las diferencias en los periodos reproductivos de *P. argus* a través del mar Caribe podrían ser parcialmente responsables de esta variabilidad.

Las tres fases ecológicas de juveniles de la langosta *Panulirus argus* se encuentran en la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Los juveniles tempranos son relativamente abundantes en la laguna dado a su extensa cobertura de pastos marinos, la densidad de estos juveniles es de 146 a 263 individuos por hectárea, densidades similares se han registrado en otros lugares del Caribe en los que existe una pesquería de langosta establecida (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez, 2001b). Sin embargo las densidades de los juveniles tardíos y los subadultos son menores, probablemente debido a la escasez de refugios tipo cuevas necesarios para la supervivencia de estas fases (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez, 2001a). Es poco probable que la falta de aporte de postlarvas o la falta de disponibilidad de alimento sean los factores limitantes que expliquen la escasez de los juveniles tardíos y subadultos en esta laguna arrecifal.

El índice de asentamiento mensual de puérulos a la laguna arrecifal de Puerto Morelos se ha reportado con valores más altos comparados con los de la Bahía de la Ascensión en donde existe una pesca importante de langostas, y en donde se utilizan refugios artificiales tipo casitas para capturar langostas (Briones-Fourzan, 1994; Briones-Fourzán et al., 2000). Otro factor que podría limitar la abundancia de los juveniles es la disponibilidad de alimento, sin embargo este lugar cuenta con recursos abundantes de alimento para los juveniles (Castañeda, 1998).

MATERIALES Y MÉTODOS

Etapa 1. Recolección y mantenimiento de los juveniles tempranos.

Los puérulos y primeros estadios juveniles de la langosta *P. argus* (Fig. 3) se capturaron en la laguna arrecifal de Puerto Morelos utilizando colectores Phillips modificados (Phillips, 1972) de dos diferentes tipos: colectores tipo "GuSi" (Gutierrez-Carbonell et al., 1992) y colectores tipo "tapete" (González-Reynoso, 2003) durante los meses de enero a diciembre de 2004 en la laguna arrecifal de Puerto Morelos. El colector tipo "GuSi" consta de una estructura cilíndrica cubierta en su exterior con mechones de fibra sintética denominada filástica que simulan la vegetación sumergida. Se utilizaron 10 colectores de este tipo. Los dos colectores tipo "tapete" utilizados fueron construidos con una red de pesca con abertura de malla de 0.2 m, a la cual se le cosieron mechones de filástica cada 6 cm. Las medidas de estos colectores fueron de 2.7 y 5.0 m de largo x 1.3 m de alto. Los colectores tipo "tapete" se colocaron muy cerca del muelle de la UASA, y los colectores tipo GuSi cerca del arrecife posterior cerca de la rompiente.

El laboratorio de crustáceos estudia el patrón de asentamiento de puérulos en esta localidad desde 1990 y tienen colocados 6 colectores para ese estudio en una línea que corre paralela a la zona de rompiente de la barrera arrecifal aproximadamente a 50 m y a una distancia de separación entre colectores también de 50 m. Se utilizaron los organismos que se encontraban en estos colectores y además se utilizaron otros 4 colectores que se colocaron aproximadamente a 200 m al norte del sitio permanente de muestreo.



Figura 3 Fotografía de puérulos y juveniles de langosta *Panulirus argus*.

La colecta de puérulos y primeros estadios juveniles siguió el mismo procedimiento de Briones-Fourzán (1994) que consiste en colectar una vez al mes 1 o 2 días después del cuarto creciente lunar, dado que durante la luna nueva y cuarto creciente son las fechas con mayor asentamiento de puérulos (Briones-Fourzan, 1994).

Los individuos recolectados cada mes se llevaron a la UASA y se colocaron en contenedores. Los contenedores utilizados para este trabajo fueron tres acuarios de vidrio, cada uno de 1.0 m de largo x 0.4 m de ancho x 0.4 m de altura, con área de fondo de 0.4 m², y dos estanques rectangulares, uno de 2.0 m de largo x 0.8 m de ancho x 0.6 m de altura y un área de fondo de 1.6 m², y el otro de 1.8 m x 0.7 m x 0.5 m, con área de fondo de 1.26 m². En cada uno de los acuarios y estanques utilizados se introdujeron mechones de filástica sujetos a una base de malla de alambre plastificada para que sirvieran como refugio (González-Reynoso, 2003). Tanto los estanques como los acuarios tenían un flujo continuo de agua de mar.

Alimentación y limpieza

Los juveniles recolectados se alimentaron diariamente en exceso (*ad libitum*) con carne triturada de mejillón, camarón, y jaiba. El alimento se les proporcionó entre las 20:00 y 21:00 h,

al día siguiente se retiró el alimento sobrante para evitar contaminación por exceso de materia orgánica.

Estimación de la longitud del cefalotórax (LC)

El uso del vernier para medir la longitud del cefalotórax puede ser estresante en animales tan pequeños como lo son los juveniles tempranos menores de 20 mm de longitud del cefalotórax (LC). Con el fin de minimizar el estrés a los juveniles antes de ser introducidos a los estanques experimentales (Etapa 2), se ideó una manera de estimar la LC de estos juveniles sin tener que utilizar el vernier, por medio de fotografía digital. Para ello, se llevó a cabo una prueba para comparar las medidas tomadas con vernier y aquellas estimadas con fotografía digital.

Cinco personas midieron con vernier la LC (± 0.1 mm), entre la escotadura interorbital y el extremo posterior del cefalotórax, a un grupo de 28 juveniles tempranos (5.8 – 15.9 mm LC) capturados en la laguna arrecifal. Posteriormente, a estos mismos juveniles se les tomó una fotografía con una cámara Sony miniDv TRV-17. Al tomar la fotografía, el cefalotórax del juvenil era mantenido contra una superficie dura ejerciendo una presión suave con una espátula de alambre rígida colocada de forma horizontal sobre el cefalotórax (Fig. 4). La espátula estaba marcada cada 5.0 mm para usarla como referencia.



Figura 4. Fotografía digital de un juvenil temprano de *Panulirus argus* que se utilizó para calcular la longitud del cefalotórax. La barra metálica se usó para detener el animal al momento de la foto y sirvió como base de comparación de una medida conocida; la barra está marcada cada 5mm.

Una semana después, las mismas personas estimaron la LC de cada langosta a partir de su fotografía digital. Para ello, se utilizó el programa *vayTek image 2002* versión 2.0.116. Este programa mide la distancia entre dos puntos en una escala conocida. Se estimó la LC de cada langosta a partir de la distancia marcada en la espátula de alambre.

Los resultados de ambas técnicas de medición se compararon con el método de coeficiente de correlación de concordancia, propuesto por Lin (Poore, 1955a; Poore, 1955b). El coeficiente de correlación de concordancia mide la magnitud con la cual los pares de medidas caen sobre la línea diagonal de 45° (ver figura 5). El coeficiente de correlación de Pearson mide que tan lejos las observaciones se desvían de la línea de regresión. El factor de corrección C_b es la división coeficiente correlación de concordancia/coeficiente de correlación de Pearson e indica que tan lejos la línea de regresión se desvía de la línea diagonal (45°) y 1 indica cero desviación. La Tabla 1 muestra que hubo una buena correlación de concordancia entre los dos métodos de medición (fotografía digital y vernier).

Comparacion de Medidas de LC con Vernier y Camera
Linea rojo 45°

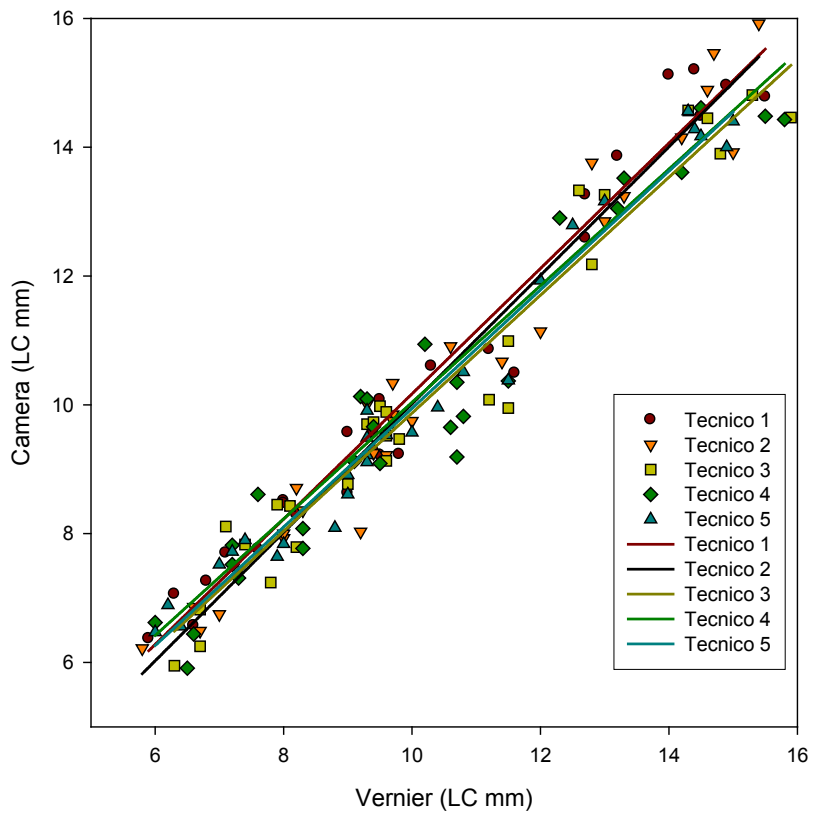


Figura 5. Correlación entre las mediciones tomadas con el vernier (unidades) con las que se estimaron mediante sus fotografías digitales de la longitud del cefalotórax de 28 “juveniles tempranos” de *Panulirus argus*. Las mediciones y las estimaciones fueron hechas por 5 técnicos.

Tabla 1. Análisis estadístico para comparar las mediciones de cinco técnicos quienes utilizaron vernier y las estimaciones que se hicieron de los mismos animales por medio sus fotografías digitales de la longitud del cefalotórax de 28 “juveniles tempranos” de *Panulirus argus*.

	Técnico 1	Técnico 2	Técnico 3	Técnico 4	Técnico 5
Coefficiente de correlación de Pearson	0.98	0.98	0.98	1.00	0.99
Coefficiente de correlación de Concordancia (CCC)	0.98	0.98	0.97	0.96	0.98
Intervalo de confianza mínima de CCC	0.97	0.97	0.95	0.93	0.97
Corrección de factor (C_b)	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00

Con base en lo anterior, en el Experimento 1 de la etapa 2, se usó la fotografía digital para estimar la LC (mm) de los individuos sobrevivientes de la recolección de los primeros cinco meses. Sin embargo, en el Experimento 2 de la etapa 2, se utilizó vernier (± 0.1 mm de precisión) para medir la LC.

Etapas 2. Evaluación bajo condiciones controladas de cautiverio del crecimiento y la sobrevivencia de los juveniles expuestos o no, al riesgo de depredación.

Descripción de las unidades experimentales

El estudio se llevó a cabo dos veces dado que el primer intento no fue exitoso y por lo tanto se tuvo que modificar el diseño experimental. Estos fueron denominados como Experimento 1 y Experimento 2, respectivamente. El experimento 1 se llevó a cabo del 21 de junio al 12 de septiembre del 2004 y el experimento 2 del 9 de noviembre del 2004 al 16 de marzo del 2005, cada uno con el siguiente diseño: un grupo tratamiento (cuatro réplicas) de juveniles tempranos

bajo el riesgo de depredación de un depredador diurno y otro grupo tratamiento (cuatro réplicas) no expuesto al depredador. El depredador utilizado fue el pez *Balistes vetula*, un depredador conocido de *P. argus* que ha sido utilizado en diferentes trabajos (Fig 6) (Kanciruk, 1980; Lozano-Álvarez & Spanier, 1997; Lozano-Álvarez & Briones-Fourzán, 2001; González-Reynoso, 2003).



Figura 6. Fotografía del pez depredador *Balistes vetula* utilizado en los experimentos

Unidad experimental

Las unidades experimentales fueron ocho estanques circulares de fibra de vidrio de 3.0 m de diámetro y 1.0 m de altura con capacidad aproximada de 6300 L de agua. El área en donde se encontraban los estanques estaba cubierta con un techo de láminas de plástico para evitar el paso directo de la radiación solar y el agua de lluvia.

Los estanques permanecieron con un flujo continuo de agua de mar en promedio de 4.2 L/min¹, por lo que el recambio de agua en los estanques era virtualmente de la totalidad del volumen cada día (Osorio-Arcienegas, 2004).

Como los peces también requieren de un refugio (González-Reynoso, 2003), se colocó una losa de cantera (0.6 x 0.4 m) en cada unidad experimental, misma que se recargó en forma

inclinada contra la pared del estanque. La losa de canchales sirvió como refugio para el depredador en el tratamiento bajo el riesgo de depredación; también se pusieron los mismos refugios en el tratamiento sin depredador para mantener las condiciones entre tratamientos lo más similar posible. Cuatro de los estanques se utilizaron para el tratamiento “con depredador” y cuatro para el tratamiento “sin depredador”. La selección de los estanques con y sin depredador fue aleatoria.

En cada unidad experimental se colocaron refugios para las langostas. Sin embargo, hubo un cambio del diseño de los refugios para las langostas entre el experimento 1 y el experimento 2.

En el experimento 1, cada estanque contó con un refugio tipo “casita” y uno de filástica (Fig. 7 a y b). Las casitas se construyeron de dos techos, casita “duplex”, con un marco de 0.6 x 0.4 m, hecho de dos tubos de PVC de 2.5 cm de diámetro, y un techo plano de ferrocemento pegado a la base con otros dos tubos iguales al anterior, que encima soportan otro techo, del mismo material.

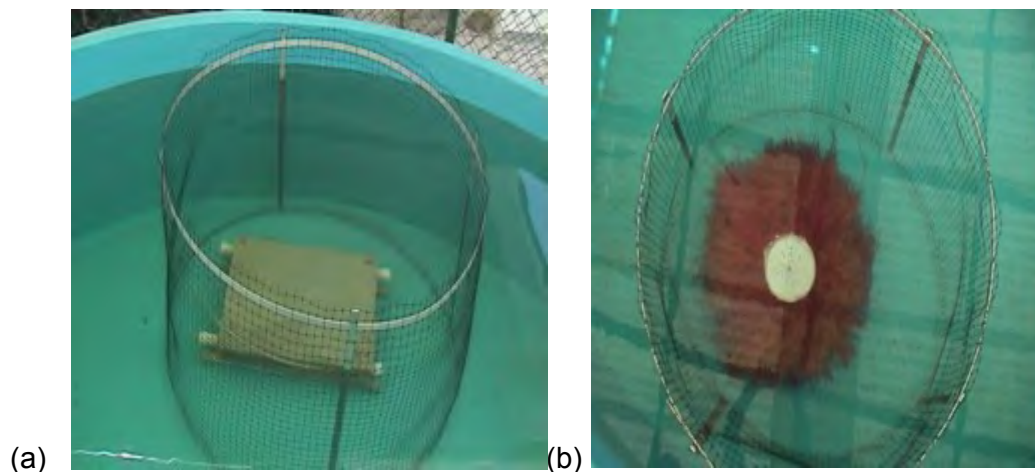


Figura 7. Refugios en los estanques experimentales para los juveniles de langosta *Panulirus argus*, cercados con la malla plástica para protegerlos del pez depredador *Balistes vetula*: (a) tipo casita y (b) tipo filástica

El refugio de filástica también era doble y consistió de dos cubetas invertidas de 4 litros (10 cm de diámetro x 19 cm de alto), colocadas una sobre la otra. La superficie exterior de las cubetas estaba cubierta de m echones de filástica. Este refugio se mantuvo en el fondo mediante un plomo de cuatro libras pintado con pintura epóxica.

Los refugios se encontraban rodeados por un cilindro de 1.1 m de diámetro por 1.0 m de altura, construido con malla de plástico color negro de 2.8 cm x 2.1 cm de abertura para evitar la entrada al depredador, sin embargo las mallas no impedían el paso de las langostas.

Debido a problemas causados por la reducción del flujo del agua en el interior de los estanques, ocasionada por el crecimiento de epibiontes tanto en los refugios como en los cilindros de malla durante el experimento 1 (ver apartado de resultados), el diseño experimental hubo de ser cambiado en el experimento 2.

Durante el experimento 2 (invierno) la unidad experimental fue el mismo estanque que en el experimento 1. Sin embargo, los refugios para las langostas dentro de cada estanque fueron modificados con el fin de utilizar un refugio más sencillo cuya estructura obstruyera al mínimo la circulación dentro de los estanques.

En este caso, cada estanque contó solamente con un refugio hecho con cuatro bloques de barro cocido de 23.8 cm de largo x 12.0 cm de ancho x 12.5 cm de altura. Cada bloque tenía 17 huecos pequeños (2.4 cm x 12.0 cm x 2.7 cm) y dos huecos grandes (5.5 cm x 12.0 cm x 2.7 cm) (Fig. 8a y b). Los bloques se colocaron formando una estructura cuadrangular con una apertura en el centro. La abertura se cubrió con una malla de metal plastificada (luz de malla 4.7 x 2.2 cm) para evitar el paso al pez sin embargo no impedía el paso de las langostas. En esta etapa, no se pusieron los cilindros de malla plástica.

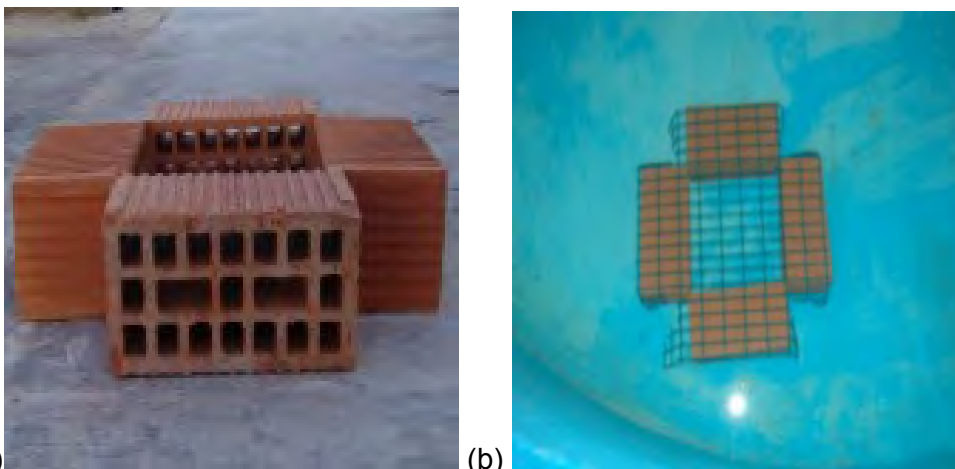


Figura 8. Refugio tipo tabique afuera del agua, (a) (vista lateral para mostrar los orificios que sirven para albergar juveniles de langosta *Panulirus argus* y dentro del estanque experimental, (b) (vista aérea para mostrar la malla metálica plastificada para evitar al pez depredador *Balistes vetula*).

A lo largo de los dos experimentos, alrededor de las 10:00 h cada día, se midió la temperatura en cada uno de los estanques experimentales.

Descripción de los experimentos

Experimento 1.- Verano 21 de junio al 12 de septiembre 2004

El 21 de junio de 2004, 397 juveniles tempranos de *P. argus*, sobrevivientes de las recolectas de enero a mayo, fueron distribuidos al azar entre los ocho estanques experimentales (ver Fig. 9 y Tabla 2), una vez que se les tomó la fotografía digital para estimar su talla. Un día después se introdujo un pez balístido en cuatro de estos estanques seleccionados al azar. Los peces se mantuvieron confinados durante una hora en un cilindro de 0.5 m de diámetro x 1.0 m de altura construido con malla de criba (4.7 x 2.2 cm de abertura de malla). Posteriormente, cuando se observó que todas las langostas estaban dentro de los refugios, los cilindros fueron retirados,

dejando al pez en libertad de nadar en el estanque. El intervalo de tallas de los peces fue de 23.0-28.5 cm de longitud estándar (LE).

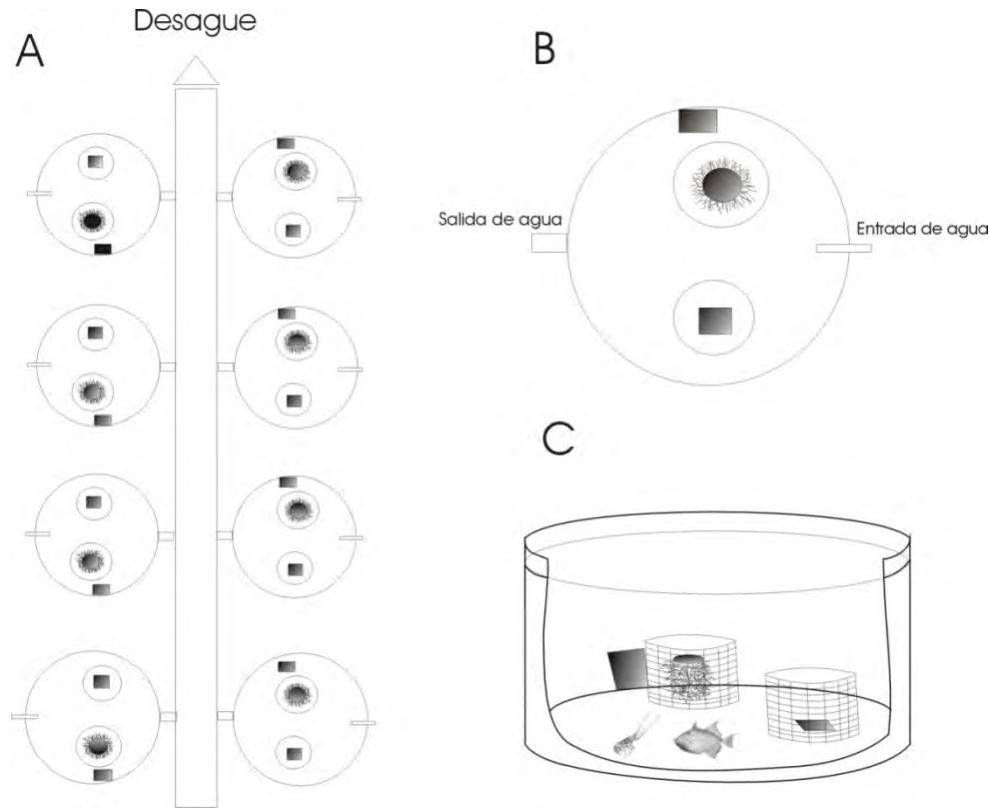


Figura 9. Representación esquemática de la infraestructura utilizada en el experimento 1 (verano) en el que se tuvo en cautiverio a juveniles de la langosta *Panulirus argus* bajo diferente riesgo de depredación: a) vista aérea del arreglo de los 8 estanques experimentales con los refugios artificiales. b) Diagrama en el que se muestra la entrada y salida de agua en un estanque y la posición que guardaban los dos refugios (las figuras cilíndricas representan los refugios de filástica y los cuadrados representan las casitas). La posición de los refugios se alternó para evitar algún efecto de artefacto. c) Representación de un estanque con los refugios artificiales protegidos por las mallas plásticas. Los cuatro estanques que tuvieron un pez como depredador diurno fueron escogidos al azar. Los peces utilizados fueron los balístidos *Balistes vetula*.

Tabla 2. Experimento 1. Número de juveniles de langosta *Panulirus argus* recolectados en diferentes fechas e introducidos en cuatro estanques sin pez depredador (SD) y cuatro estanques con pez depredador (CD) el 21 de junio de 2004, fecha de inicio del experimento 1. El pez depredador fue *Balistes vetula*.

Fecha de inicio (2004)	Fecha de captura (2004)	Estanques	
		SD	CD
	30 enero	1,2,2,1	2,1,2,2
	01 marzo	5,4,4,5	5,4,4,4
	29 marzo	11,11,10,10	10,10,10,10
	28 abril	7,7,8,7	7,8,8,8
	28 mayo	26,26,25,27	26,26,26,25
21 junio	Total	50,50,49,50	50,49,50,49

Alimentación y limpieza

Las langostas fueron alimentadas diariamente *ad libitum*, los peces también eran alimentados en exceso, pero en este caso 2 veces al día entre las 9:00 y 10:00 h y entre las 15:00 y 16:00 h, pero sin triturar el alimento; al día siguiente se retiraba el alimento no consumido.

Después de 43 días, se contó el número de langostas vivas en los estanques. Puesto que la supervivencia de las langostas en todos los estanques era muy baja (estanques sin depredador (SD) 44.2 % y estanques con depredador (CD) 30.8 %) comparada con estudios anteriores realizados en esos mismos estanques y en condiciones similares (SD 73.2 %; CD 58.9 %, (González-Reynoso, 2003)), se buscó una posible causa.

El fondo de los estanques estaba cubierto con una capa abundante de algas y a pesar de que los estanques se limpiaban diariamente, se acumuló una importante cantidad de sedimento, en especial en la base de los refugios de filástica. Por lo tanto, se decidió analizar la cobertura de las algas, identificarlas en la medida de lo posible y analizar la concentración de nutrientes en el agua.

La cobertura algal se estimó por el método de Braun-Blanquet (Poore, 1955a; Poore, 1955b; Kershaw, 1973) y la identificación de las principales algas se realizó a Dra. Brigitta van Tussenbroek R, del Laboratorio de Pastos Marinos de la UASA. El análisis de la concentración de nutrientes en los estanques (amonio, nitrito, nitrato, fosfato y sílice) se hizo en la Unidad de Ecología Marina del ICMYL de la UNAM, en Ciudad Universitaria.

El experimento 1 finalizó el 12 de septiembre de 2004, a los 86 días de iniciado debido al paso del huracán Iván por la región de Puerto Morelos. En cada estanque se contaron y midieron los juveniles de langosta que sobrevivieron. Los peces fueron retirados de los estanques y liberados a su ambiente natural.

Al final de este experimento, la mayoría de las langostas sobrevivientes presentaban signos de estar enfermas. Por tanto, se hicieron diversos análisis histológicos, microbiológicos y patológicos en CINVESTAV-Mérida y en el Instituto de Fisiología de la UNAM.

Experimento 2. Invierno 9 de noviembre 2004 al 16 de marzo 2005

El experimento 2 debe considerarse como un experimento nuevo y no como una repetición del experimento 1. Se obtuvieron del hábitat natural juveniles tardíos, los cuales estuvieron en los dos grupos experimentales por lo menos durante un mes antes de su liberación.

Los grupos experimentales fueron similares a los del experimento anterior, un grupo con depredador (C/D) y el otro sin depredador (S/D) (Fig. 10). En la tabla 3 se encuentra el número de juveniles de *P. argus* en las diferentes fechas de introducción.

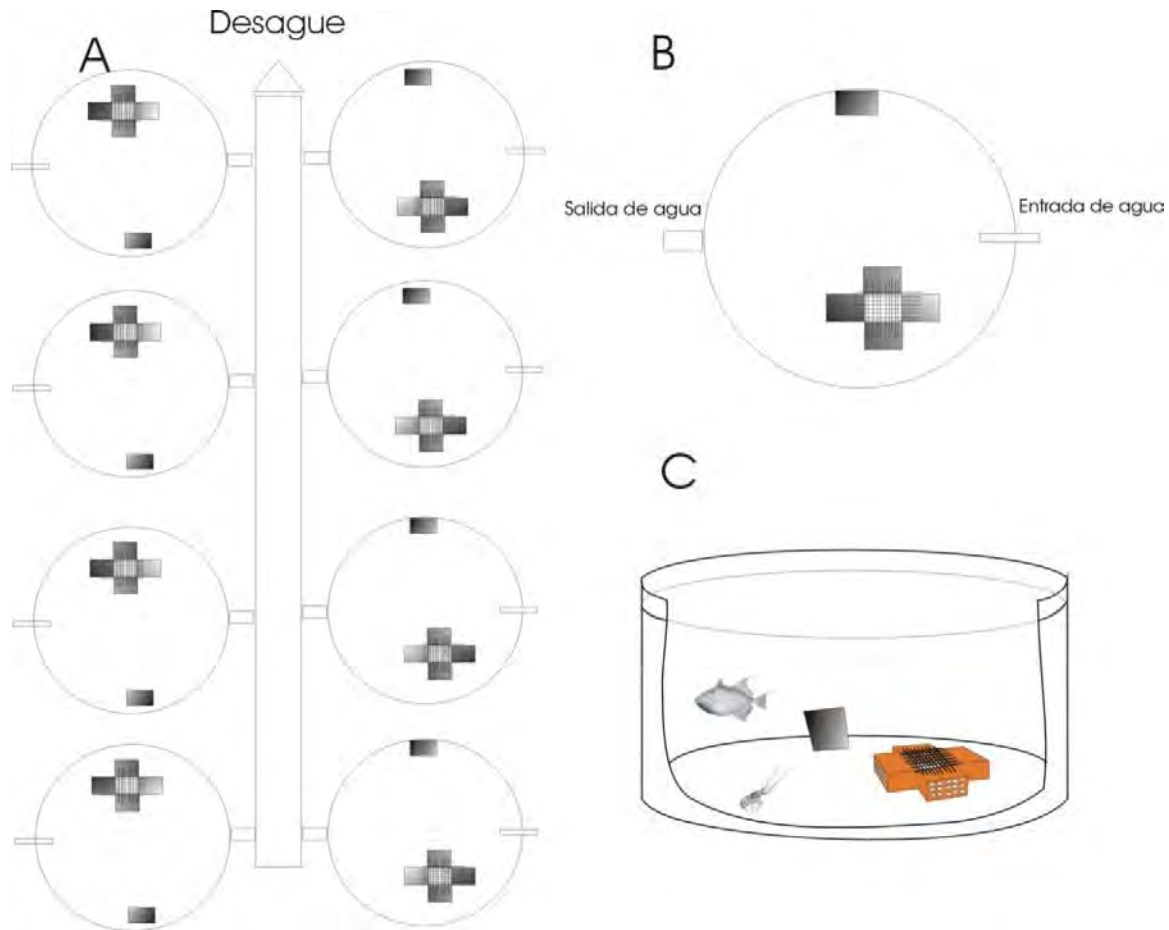


Figura 10. Representación esquemática de la infraestructura utilizada en el experimento 2 (invierno) en el que se tuvo en cautiverio a juveniles de la langosta *Panulirus argus* bajo diferente riesgo a la depredación: a) vista aérea del arreglo de los 8 estanques experimentales con los refugios artificiales, b) Diagrama en el que se muestra la entrada y salida de agua en un estanque y la posición que guardaba el refugio. c) Representación de un estanque con el refugio protegido por la malla. Los cuatro estanques que tuvieron un pez como depredador diurno fueron escogidos al azar. Los peces utilizados fueron los balistidos *Balistes vetula*.

Tabla 3 Número de juveniles de langosta *Panulirus argus* recolectados en diferentes fechas y fechas de introducción de estos juveniles en cuatro estanques sin pez depredador (SD) y cuatro estanques con pez depredador (CD). El 9 de noviembre de 2004 fue la fecha de inicio del experimento 2. Sin embargo, el 20 de diciembre de 2004 se introdujeron 21 juveniles en cada estanque y el 16 de febrero de 2005 se introdujeron 26 juveniles en los estanques sin depredador y 36 en los estanques con depredador. El pez depredador fue *Balistes vetula*.

Fecha de captura	Fecha de introducción	Estanques	
		SD	CD
26 junio 2004	9 noviembre 2004	0,1,0,0	0,0,0,0
26 julio 2004	9 noviembre 2004	1,0,0,0	0,0,0,2
24 agosto 2004	9 noviembre 2004	1,1,1,1	1,1,1,2
22 septiembre 2004	9 noviembre 2004	0,0,1,1	1,1,1,0
21 octubre 2004	9 noviembre 2004	42,42,42,42	42,42,42,40
Subtotal	9 noviembre 2004	44,44,44,44	44,44,44,44
20 diciembre 2004	20 diciembre 2004	21,21,21,21	21,21,21,21
14 febrero 2005	16 febrero 2005	7,6,7,6	8,10,9,9
Subtotal	16 de febrero 2005	28,27,28,27	29,31,30,30

Alimentación y limpieza

Las langostas fueron alimentadas diariamente *ad libitum*, los peces también eran alimentados en exceso, pero en este caso 2 veces al día entre las 9:00 y 10:00 h y entre las 15:00 y 16:00 h, pero sin triturar el alimento; al día siguiente se retiraba el alimento no consumido.

La cobertura algal en los estanques experimentales a los 76 días se estimó por el método de Braun-Blanquet ((Poore, 1955a; Poore, 1955b; Kershaw, 1973)

Todas las langostas > 18.0 mm LC (tanto las de los dos tratamientos, con y sin depredador, así como las langostas que colonizaron los refugios artificiales en el hábitat natural, fueron marcadas utilizando una marca tipo “spaghetti” australiana, modificada para las langostas pequeñas (Lozano-Álvarez, 1992; Negrete-Soto et al., 2002). La marca consta de un tubo de vinyl con un número individual impreso y una pequeña ancla de plástico unida al tubo por medio de un monofilamento delgado. La marca se insertó en el músculo dorsolateral entre el cefalotórax y el abdomen (Fig. 11). Este tipo de marcas permanecen fijas a la langosta durante varias mudas, se reconocen fácilmente y tienen efectos mínimos en las langostas (Lozano-Álvarez et al., 1991; Moriyasu et al., 1995; Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez, 2001a) Sin embargo, este proceso de marcado puede afectar a los individuos muy pequeños (≤ 20 mm LC (Forcucci et al., 1994)).



Figura 11. Fotografía en la que se muestra cómo se lleva a cabo el marcaje de los juveniles de langosta *Panulirus argus*.

Análisis estadístico

La supervivencia de los juveniles se comparó mediante una prueba t de Student (datos transformados a raíz del arcoseno) (Hurlbert, 1984; Hurlbert, 1992; Zar, 2010) y el crecimiento se analizó utilizando ANOVA simples anidados utilizando el programa Statistica 6.0 (StatSoft, Inc.). La hipótesis nula en ambos casos fue que no hay diferencias entre los dos grupos experimentales (con y sin depredador). El nivel de significancia fue de 0.05.

Etapa 3. Valoración de la supervivencia de los juveniles tardíos, mantenidos bajo condiciones de cautiverio (bajo el riesgo o no de la depredación), al ser “trasplantados” a su hábitat natural adicionado con refugios artificiales y compararla con la de aquéllos que no estuvieron en cautiverio y que colonizaron naturalmente estos refugios.

Para retornar a los juveniles crecidos en cautiverio al hábitat natural, se seleccionó un área experimental de 150 m x 150 m (2.25 ha) en la parte media de la laguna arrecifal de Puerto Morelos. Esta área tiene una profundidad de entre 2.5 y 3.5 m y se encontraba en una zona de la laguna desprovista de refugios naturales para juveniles de langosta (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez, 2001a). Dada la escasez de refugios, la poca movilidad y la alta fidelidad de estas langostas en la etapa juvenil (Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez, 2001a) esta localidad era el sitio adecuado para el seguimiento de las langostas a través del método de marcaje-recaptura.

El 27 de septiembre de 2004, en cada uno de los cuatro extremos del área seleccionada (Fig. 11) (SE, NE, SW y NW) se colocaron cuatro refugios artificiales (casitas) escalados (N = 16 casitas) para langostas juveniles (Fig. 12). El fondo de la laguna en donde se colocaron las casitas se encuentra cubierto principalmente por pastos marinos (*Thalassia testudinum* y *Syringodium filiforme*) y por diferentes especies de macroalgas. Las casitas de este tamaño

tienen la escala adecuada para albergar juveniles tardíos (Fig. 13) (Arce et al., 1997; Briones-Fourzán & Lozano-Álvarez, 2001a). Las cuatro casitas de cada extremo se encontraban separadas entre sí por una distancia de 5 m, formando un cuadrado.

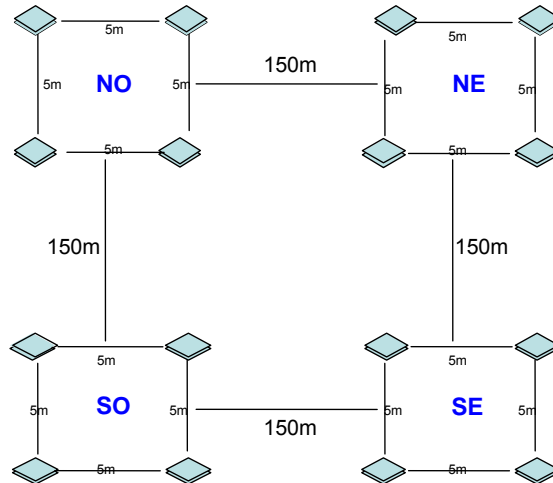


Figura 12. Representación esquemática (no a escala) del área en donde se pusieron los 16 refugios artificiales “casitas” y en donde se liberaron las langostas juveniles de *Panulirus argus* crecidas en cautiverio en dos grupos tratamiento diferentes: sin depredador y con un depredador diurno el pez *Balistes vetula*. Se muestra también la orientación de las casitas en el sitio. SO = Suroeste, NO = Noroeste, NE = Noreste, SE = Sureste

El 21 de marzo de 2005 (seis meses después de que se introdujeran las casitas), se “sembraron” (liberaron) las langostas del experimento 2 en el área experimental. Las langostas fueron trasladadas del laboratorio en dos contenedores con bombeo de aire. Antes de sembrar a las langostas que habían estado en cautiverio, las casitas fueron revisadas por medio de buceo SCUBA y se capturaron y se marcaron *in situ* con marcas australianas a todas las langostas que habían colonizado las casitas de forma natural y que midieran > 18 mm de LC.



Figura 13. Fotografía de un refugio artificial tipo casita para juveniles de langosta *Panulirus argus*, depositada en el sustrato de la laguna arrecifal. Se puede observar la vegetación alrededor (foto de la izquierda) y los juveniles de langosta refugiados debajo del refugio (foto de la derecha).

Al terminar la “siembra” del segundo grupo de casitas en el extremo SO del área experimental, se descompusieron las bombas de aireación, por lo que las langostas restantes se liberaron lo más pronto posible en el grupo de casitas del extremo NE; esto se refleja en los diferentes números de individuos introducidos en cada extremo del área experimental (Tabla 4).

Tabla 4. Número de juveniles de langosta *Panulirus argus* “sembradas” en el sitio experimental. Grupos de cuatro casitas, separadas por 5 m entre sí, se colocaron en las esquinas del área (150 x 150 m) que delimitaba el sitio experimental. Las casitas se colocaron el 27 de septiembre de 2004 y los juveniles se “sembraron” el 21 de marzo de 2005. Los juveniles con las siglas HN (hábitat natural) son individuos que colonizaron de manera natural las casitas. CD: juveniles que estuvieron bajo el riesgo de depredación del pez *Balistes vetula*; SD: juveniles mantenidos en estanques sin pez depredador.

Juveniles de langosta (mm de LC)	Sitio experimental				Total
	SE	SO	NE	NO	
Juveniles tardíos SD (≥18mm)	5	7	9	0	21
Juveniles tardíos CD (≥18mm)	7	8	12	0	27
Juveniles tardíos HN (≥18mm)	9	10	6	2	27
Total	21	25	27	2	75

Es importante hacer notar que las casitas no fueron colonizadas por juveniles tempranos del hábitat natural o que indica que estas casitas no están diseñadas para estos juveniles tempranos.

Se hicieron 8 revisiones; éstas se llevaron a cabo durante diferentes intervalos de tiempo, a los días 1, 4, 7, 9, 16, 23, 30 y 60 después de haber liberado ("sembrado") las langostas. En cada fecha de revisión, se capturaba y marcaba a los nuevos juveniles tardíos que iban colonizando de manera natural las casitas.

Análisis de Resultados - Modelos

Prueba de bondad de ajuste

Los desarrollos estadísticos de los últimos años en la Ecología de Poblaciones Animales han motivado el desarrollo de un gran número de modelos de estimación específicos así como programas flexibles de computación que permiten a los usuarios construir nuevos modelos ajustados a diseños particulares de muestreo. Con esta proliferación de modelos potenciales viene el problema de seleccionar el modelo apropiado para un caso particular de datos y de objetivos inferenciales. Como biólogos interesados en la diversidad de la naturaleza, nuestro primer objetivo debe siempre tender a usar los modelos más generales (el modelo con el mayor número de parámetros y que incorpore todas las fuentes de variación potencialmente identificables) que están disponibles para un problema de estimación en particular. Es obvio que si omitimos una fuente de variación importante para nuestro modelo corremos el riesgo de obtener estimaciones sesgadas. De todas maneras, existe un costo asociado con la generalidad y la complejidad del modelo y es que la precisión de nuestras estimas tiende a decrecer conforme el número de parámetros se incrementa. De acuerdo con el "Principio de Parsimonia" el modelo apropiado se apoya totalmente en los datos en el sentido de que

contiene los suficientes parámetros para evitar un sesgo, y más aún, estos muchos parámetros no necesariamente implican una pérdida de precisión (Burnham & Anderson, 1998; Lebreton *et al.*, 1992).

En el caso de los modelos inclusivos (un modelo puede ser obtenido por medio de parámetros restringidos de otro modelo), las pruebas de bondad de ajuste y las pruebas de razón de verosimilitud son a menudo usadas para tomar decisiones sobre el modelo apropiado para un particular conjunto de datos. (Burnham & Anderson, 1998; Lebreton *et al.*, 1992). Las estadísticas de bondad de ajuste suministran información acerca de cuándo la variación en el conjunto de datos es adecuadamente descrito por un modelo. Las pruebas de la razón de verosimilitud se realizan entre modelos inclusivos y cuestionan el que los parámetros adicionales y la complejidad del modelo más general sean realmente necesarios para explicar adecuadamente la variación en los datos, o el que en su lugar, el modelo más simple con pocos parámetros (la hipótesis nula) sea suficiente (Burnham & Anderson, 1998). Estos modelos no son inclusivos, por lo tanto la cuestión relacionada con la selección del modelo no se puede resolver únicamente con la prueba de bondad de ajuste y la prueba entre modelos. En lugar de esto, el Criterio de Información de Akaike (AIC) ha sido para captura-recaptura (Burnham & Anderson, 1998; Lebreton *et al.*, 1992). El AIC puede ser usado en los modelos no inclusivos; el AIC y las modificaciones estrechamente relacionadas se han revelado útiles en seleccionar los modelos más apropiados para los problemas de estimación en captura-recaptura (Burnham & Anderson, 1998; Lebreton *et al.*, 1992). En el análisis de marcaje-recaptura el investigador propone modelos específicos que son evaluados y comparados entre sí. La selección del mejor modelo en marcaje-recaptura supone que el modelo correcto está incluido entre la serie de modelos a evaluar. Si ningún modelo propuesto es el correcto, entonces el investigador está seleccionando un modelo incorrecto que relativamente se ajusta

mejor a los datos dentro de una serie de modelos incorrectos. (Burnham & Anderson, 1998; Lebreton *et al.*, 1992; White & Burnham, 1999)

La selección del modelo para el análisis de los datos de supervivencia, se hizo según los criterios recomendados por Burnham *et al.* (1995) y Burnham y Anderson (1998) (Burnham *et al.*, 1995; Burnham & Anderson, 1998). Se utilizó el modelo de Cormack-Jolly-Seber (CJS) (Cormack, 1964; Jolly, 1965; Seber, 1965; Lebreton *et al.*, 1992) para el análisis de las historias de recaptura en las diferentes fechas de revisión.

El modelo CJS brinda un marco generalizado de la estimación de la máxima probabilidad de la supervivencia aparente (Φ , que no distingue entre la mortalidad y la emigración) y las probabilidades de recuento o de recaptura (p) por fecha de revisión. La suposición básica del método CJS es que la proporción de los individuos marcados que fueron recapturados en cualquiera fecha de revisión es tá en función de la probabilidad de supervivencia y la probabilidad de recuento de los individuos marcados.

El modelo se estimó sólo para juveniles tardíos, es decir, para juveniles > 18 mm de LC. Se estimó la probabilidad de supervivencia aparente y la probabilidad de recuento de tres grupos: juveniles de los dos tratamientos experimentales y juveniles que de manera natural colonizaron los refugios artificiales. Por lo tanto los tres grupos son: 1) los juveniles que estuvieron expuestos al riesgo de depredación (CD), 2) los juveniles que no estuvieron expuestos al riesgo de depredación (SD) y 3) los juveniles del hábitat natural (HN).

El modelo CJS más parametrizado (saturado) se puede representar por $\Phi(gt)p(gt)$. La probabilidad de la supervivencia (Φ) y la del recuento (p) son funciones del grupo ($g = SD, CD$ y HN) y del tiempo ($t = 7$ revisiones). El modelo saturado incondicionado consta de 42 parámetros, 14 (7×2) parámetros de cada Φ y p para las siete revisiones en cada uno de los

tres grupos. Los modelos fueron inicialmente estructurados utilizando el diseño de identidad de matriz y la función “sink link” (White & Burnham, 1999).

Para corroborar que el modelo saturado describe adecuadamente la variabilidad en los datos, se llevó a cabo una prueba de bondad de ajuste (Burnham et al., 1987) donde se obtuvo $\chi^2_{11} = 15.0438$, $p=0.1805$ (TEST 2 + TEST 3). Se obtuvo el valor del factor de inflación de variancia $\hat{c} = \chi^2/g.l = 15.0438/11 = 1.3676$. Esto se comparó con el valor de \hat{c} obtenido utilizando una varianza esperada (“bootstrap”) de 100 y de 1000, donde la \hat{c} se obtiene dividiendo la variancia observada (modelo más parametrizado)/ variancia esperada (bootstrap). El “bootstrap” de 100 y 1000 dio como resultado de 1.02761 y 1.02487 respectivamente. Por lo tanto, se mantiene el valor mayor de $\hat{c} = 1.3676$. Se hizo una prueba de la hipótesis en relación a la supervivencia aparente y al reencuentro empezando con el modelo más parametrizado (White & Burnham, 1999; Johnson & Omland, 2004) con \hat{c} de 1.3676. El modelo que más se ajusta a los datos es el que tiene el QAICc más bajo, que es el AICc (Akaike Information Criterion) modificado con una varianza que tiene un factor de inflación (\hat{c}) que toma en consideración las diferencias en el tamaño de muestra efectiva y la falta de ajuste (Burnham & Anderson, 1998).

Otros criterios pueden ofrecer mejores ajustes utilizando para ello el promedio de modelos. El promedio de modelos es un procedimiento que permite utilizar todo el set de modelos que se utilizaron para computar un promedio ponderado de cada parámetro y su correspondiente varianza incondicional. Es decir, más que depender de sólo “el mejor modelo”, el promedio de modelos incorpora la incertidumbre de los modelos “model uncertainty” y permite utilizar inferencia de multi-modelos. (Burnham et al., 1995; Burnham & Anderson, 1998; Lebreton et al., 1992; White & Burnham, 1999)

RESULTADOS

Etapa 1

Durante el periodo de enero a diciembre de 2004, se recolectaron en total con un esfuerzo similar (10 colectores GUSI + dos colectores de tapete/mes) 2,411 puérulos y primeros estadios juveniles de *P. argus*. Las mayores capturas se obtuvieron durante los meses de abril a junio (entre 296 y 318 juveniles) y en octubre. En este último mes, se obtuvo la captura más alta (510 juveniles), mientras que la más baja (28 juveniles) correspondió a septiembre (Fig. 14).

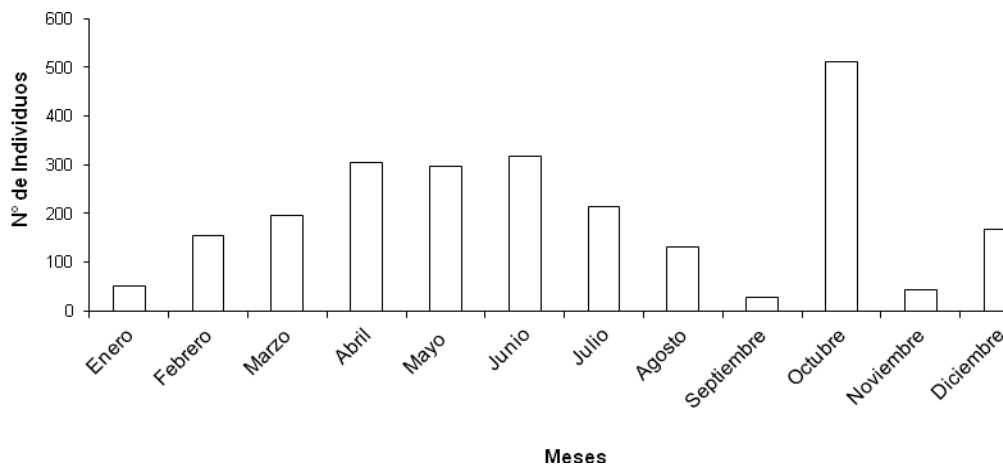


Figura 14. Recolecta mensual de puérulos y primeros estadios juveniles de *Panulirus argus*, capturados en 10 colectores tipo “GUSI” y dos colectores “de tapete”, durante los meses de enero a diciembre de 2004 en la laguna arrecifal de Puerto Morelos, Q.R.

Etapas 2

Experimento 1 (verano)

Temperatura y oxígeno disuelto en los estanques experimentales

En los estanques experimentales, la temperatura del agua fue de $29.8^{\circ}\text{C} \pm 0.516$ (media \pm desviación estándar, DE) y el oxígeno disuelto de $6.6 \text{ mg l}^{-1} \pm 0.621$.

Cobertura algal en los estanques experimentales

A los 44 días después de iniciado el experimento 1, se encontraron diferencias significativas en la cobertura algal entre los estanques sin depredador (media \pm DE: $26.2 \pm 7.5\%$) y los estanques con depredador ($97.5 \pm 2.9\%$) ($t_{0.05, \text{gl } 6} = -11.863$, $p < 0.001$).

Las clorofitas *Cladophora laedevirens* y *C. montagneana* fueron las algas más abundantes en la carpeta algal, seguidas de las cianobacterias *Schizothrix sp.* y *Dichotrix sp.* Se encontraron también, aun que en menor abundancia, varias especies de diatomeas que no fueron identificadas.

Supervivencia y enfermedades de juveniles

Después de 83 días en cautiverio, fueron muy pocos los juveniles supervivientes en este experimento: 9.1% (36 de 397). Además, la mayor parte de individuos que sobrevivieron se encontraban enfermos. Sin embargo, la supervivencia fue significativamente mayor en el grupo experimental sin depredador que en el grupo con depredador, tanto a los 44 días cuando se hizo el primer conteo, como a los 83 días cuando se terminó el experimento (Tabla 5).

Tabla 5. Experimento 1. Comparación de la supervivencia (%) de los juveniles tempranos de *Panulirus argus* en el experimento de verano, de los grupos sin pez depredador (SD) y con el pez depredador diurno *Balistes vetula* (CD). Prueba t de student, datos transformados a raíz del arcoseno; n = número de individuos en cada réplica; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística; DE = desviación estándar

Tiempo (Días)	Supervivencia (% , media \pm DE)		n		t	gl	p
	SD	CD	SD	CD			
0	100	100	50,50,50,49	50,50,49,49			
43	44.2 \pm 4.08	30.8 \pm 9.01	22,25,21,20	18,12,11,20	2.6680	6	0.037
83	12.1 \pm 2.04	6.1 \pm 2.85	7,5,5,7	3,4,1,4	2.8772	6	0.028

Los juveniles supervivientes presentaron los signos clínicos de la enfermedad viral PaV1 (Shields & Jr, 2004). Los signos son los siguientes: las langostas se encuentran poco activas (letárgicas), el área en la unión del cefalotórax con el abdomen y el “sternum” está descolorido o presenta un color rosáceo, la hemolinfa presenta una coloración blanquizca y consistencia lechosa y no coagula fácilmente si la langosta está herida.

Una vez que se comprobó que la enfermedad fue producida por el virus PaV1 se puede atribuir a esta enfermedad la alta mortalidad de juveniles de langosta encontrada en todos los estanques experimentales.

Además, durante el examen patológico realizado a muestras de tejido de hepatopáncreas, se determinaron 11 especies de bacterias que podrían ser infecciones secundarias a la enfermedad viral (Rodríguez-Canul et al. datos no publicados, véase tabla 6).

Tabla 6. Relación de bacterias encontradas por grupo en la muestra de tejido (hepatopáncreas) de las langostas juveniles de *Panulirus argus*. Grupo Medio Natural = M/N, Sin Depredador = S/D, y Con Depredador = C/D. Se analizaron dos organismos por grupo (n=2). (Rodríguez-Canul et al. datos no publicados)

Especie	Grupo M/N	Grupo S/D	Grupo C/D
<i>Aeromonas</i> spp			*
<i>Aeromonas salmonicida</i>	*		*
** <i>Vibrio</i> spp.	*		
<i>Vibrio alginilyticus</i>			*
<i>Pseudomonas</i> spp.		*	
<i>Pseudomonas vesicularis</i>			*
<i>Shewanella putrefaciens</i>		*	
<i>Moraxella lacunata</i>			*
<i>Xanthomonas</i> spp.			*
<i>Proteus vulgaris</i>			*
<i>Shigella</i> spp.			*

*Especies reportadas como potencialmente patógenas para la langosta espinosa.

Crecimiento de juveniles

A pesar del número reducido de supervivientes, los juveniles mostraron crecimiento durante el periodo de cautiverio. El grupo que no estuvo bajo el riesgo de depredación creció a una tasa

promedio de 0.50 mm LC/semana, mientras que el grupo bajo el riesgo de depredación lo hizo a una tasa de 0.57 mm de LC/semana. No se detectaron diferencias significativas de las tallas medias entre los juveniles de ambos grupos al final del experimento (Tabla 7).

Tabla 7. Experimento 1. Comparación de la talla (longitud del cefalotórax en mm -LC-) de los juveniles tempranos de *Panulirus argus* entre los grupos experimentales sin depredador (SD) y con el pez depredador *Balistes vetula* (CD) del experimento de verano (ANOVA simple anidado); n = número de individuos en cada réplica; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística

Tiempo (Días)	Talla (mm LC, media ± DE)		n		gl	F	p
	SD	CD	SD	CD			
0	8.4 ± 0.293	8.4 ± 0.170	50,50,50,49	50,50,49,49	1,6	0.123	0.738
43			22,25,21,20	18,12,11,20			
83	14.3 ± 1.679	15.1 ± 3.762	7,5,5,7	3,4,1,4	1,6	1.320	0.276

Experimento 2 (invierno)

Temperatura en los estanques experimentales

La temperatura del agua en los estanques fue de 24.80 ± 1.30 °C (media ± DE).

Cobertura algal

Después de 76 días se encontraron diferencias significativas en la cobertura algal entre los estanques sin depredador (media ± DE: 2 ± 0 %) y los estanques con depredador (27.5 ± 21.8 %) ($t_{0.05, gl 6} = -3.353$, $p = 0.0154$).

Supervivencia de juveniles

En el experimento 2, la supervivencia a los 76 días en los estanques sin depredador (46.9%) fue mayor que en los estanques con depredador (23.5%) ($t_{0.05, gl_6} = 2.98, p = 0.025$). A los 127 días la supervivencia siguió siendo mayor en los estanques sin depredador (25.8%) que en los estanques con depredador (12.7%), pero en este caso no hubo diferencias significativas ($t_{0.05, gl_6} = 1.98, p = 0.095$) (Tabla 8).

Tabla 8. Experimento 2. Comparación de la supervivencia (%) de los juveniles tempranos de *Panulirus argus* en el experimento de invierno a los 76 y los 127 días en cautiverio, de los grupos sin pez depredador (SD) y con pez depredador diurno (*Balistes vetula*) (CD); Prueba t de student; datos transformados a raíz del arcoseno; n = número de individuos en cada réplica; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística; DE = desviación estándar.

Tiempo (Días)	Supervivencia (% , media \pm DE)		n		t	gl	p
	SD	CD	SD	CD			
0	100	100	65,65,65,65	65,65,65,65			
76	46.9 \pm 14.30	23.5 \pm 7.04	39,19,37,27	10,21,14,16	2.9820	6	0.025
127	25.8 \pm 10.61	12.7 \pm 8.27	26,12,18,11	2,15,7,9	1.9821	6	0.095

Crecimiento de juveniles

En invierno, el crecimiento de los juveniles tempranos en los estanques sin depredador, fue únicamente de 0.04 mm LC/semana a los 76 días y de 0.06 mm LC/semana después de 127 días; mientras que en los estanques con depredador los valores correspondieron a 0.21 y 0.23 mm LC/semana a los 76 y 127 días respectivamente. En ambas fechas, el crecimiento fue significativamente mayor en el tratamiento bajo el riesgo de depredación ($F_{1,6} = 10.682; p = 0.013$, a los 76 días y $F_{1,6} = 15.243; p = 0.001$, a los 127 días) (Tabla 9).

Tabla 9. Experimento 2. Comparación de la talla (longitud del cefalotórax en mm (LC) a los 76 y a los 127 días en cautiverio, de los juveniles tempranos de *Panulirus argus* entre los grupos sin depredador (SD) y con depredador (CD) del experimento de invierno (ANOVA simple anidado); n = número de individuos en cada réplica; gl = grados de libertad; p = probabilidad estadística.

Tiempo (Días)	Talla (mm LC, media \pm DE)		n		gl	F	p
	SD	CD	SD	CD			
0	8.0 \pm 2.36	8.0 \pm 2.36	65,65,65,65	65,65,65,65			
76	8.4 \pm 0.31	10.3 \pm 1.30	39,19,37,27	10,21,14,16	1,6	10.682	0.013
127	9.1 \pm 0.25	12.2 \pm 1.82	26,12,18,11	2,15,7,9	1,6	15.243	0.01

Etapa 3

El día inicial del experimento de repoblamiento, antes de “sembrar” los juveniles que estuvieron en los tratamientos con y sin depredador en los estanques, no se encontraron juveniles tempranos en el área experimental que hubieran colonizado de manera natural las casitas. Sin embargo, en este sitio experimental se encontraron 27 juveniles tardíos que colonizaron de manera natural las casitas; estos juveniles fueron marcados (ver Tabla 4).

En la Tabla 10, se puede observar el número de langostas juveniles tardíos que estuvieron bajo distinto régimen de riesgo a la depredación cuando fueron sembrados, así como a aquellos juveniles tardíos que habían colonizado de manera natural esas casitas, la fecha de siembra y los juveniles observados y/o capturados en las diferentes fechas de revisión.

Tabla 10. Número de langostas juveniles tardíos de *Panulirus argus* que fueron introducidas (“sembradas”) a las casitas en el área experimental en la laguna arrecifal de Puerto Morelos y número de juveniles que colonizaron estas casitas de manera natural y su posterior seguimiento en el tiempo. Resumen de los datos de recaptura en una matriz m_{vij} , donde (a) = hábitat natural, (b) con depredador, y (c) sin depredador), i = día liberados ($i = 1, 4, 7, 9, 16, 23, 30$), y j = día de recaptura ($j = 4, 7, 9, 16, 23, 30, 60$). Los datos para cada grupo son los números de langostas capturadas inicialmente en el día j posterior a ser liberadas en el día i . L_i = el numero de langostas liberadas en el día i .

Días (i)	L_i	(a) Recapturas para el Grupo Hábitat Natural							Total
		$m(i,j)$							
		$j = 4$	7	9	16	23	30	60	
1	27	18	2	0	1	0	0	1	22
4	18		14	1	0	0	1	0	16
7	16			13	1	0	0	0	14
9	14				10	1	0	0	11
16	12					8	1	0	9
23	9						7	1	8
30	9							7	7

Días (i)	L_i	(b) Recapturas para el Grupo Con Depredadores							Total
		$m(i,j)$							
		$j = 4$	7	9	16	23	30	60	
1	27	3	0	0	1	0	0	0	4
4	3		2	0	0	0	0	0	2
7	2			2	0	0	0	0	2
9	2				2	0	0	0	2
16	3					1	0	0	1
23	1						1	0	1
30	1							1	1

Días (<i>i</i>)	L_i	(c) Recapturas para el Grupo Sin Depredadores							Total
		$m(i,j)$							
		$j = 4$	7	9	16	23	30	60	
1	21	5	0	0	0	0	0	0	5
4	5		5	0	0	0	0	0	5
7	5			5	0	0	0	0	5
9	5				4	0	0	0	4
16	4					4	0	0	4
23	4						2	0	2
30	1							1	1

En la Tabla 11, se encuentran los primeros nueve modelos (de 16) que tuvieron algún peso (según el criterio Akaike modificado QAICc) y que resultaron de la selección de modelos analizados utilizando como base el modelo de CJS. El modelo con más peso (2 veces mayor que el modelo siguiente) y que explica mejor las historias de captura y encuentro de los juveniles marcados fue: $\Phi(t) p(g)$ con 10 parámetros.

Tabla 11. Selección de modelos con ajuste de $\hat{c} = 1.3676$. La hipótesis se encuentra en la primera columna; $\Phi(g^*t)$ = la supervivencia varía entre los grupos en cada censo y varía a través del tiempo, $\Phi(t)$ = la supervivencia es equivalente entre los grupos, sin embargo varía a través del tiempo, $\rho(.)$ = el recuento se mantiene constante entre los grupos y a través del tiempo y, $\rho(g)$ = el recuento varía entre los grupos pero se mantiene constante entre ellos a través del tiempo, $\rho(t)$ = el recuento es equivalente entre los grupos para cada censo pero varía a través del tiempo. La supervivencia (Φ) y el recuento (ρ) pueden ser función del grupo ($g = S/D, C/D, H/N$) y tiempo ($t =$ censos 1-7). QAICc proporciona una medida de la parsimonia del cada modelo. El peso QAICc proporciona una medida del peso relativo de la evidencia en apoyo de un modelo en especial y se utiliza para promediar modelos. Se muestra el número de parámetros estimado para el modelo.

Modelo	QAICc	Peso QAICc	Probabilidad del modelo	No. Parámetros	Desviación
$\Phi(t) \rho(g)$	255.4287	0.49569	1.0000	10	83.5723
$\Phi(g^*t) \rho(g)$	257.0076	0.22509	0.4541	24	51.1075
$\Phi(t) \rho(.)$	257.0272	0.22290	0.4497	8	89.6042
$\Phi(g^*t) \rho(.)$	259.8608	0.05405	0.109	22	59.1736
$\Phi(g) \rho(g)$	267.5902	0.00113	0.0023	6	104.5038
$\Phi(t) \rho(t)$	268.0996	0.00088	0.0018	13	89.4041
$\Phi(g) \rho(.)$	270.7657	0.00023	0.0005	4	111.9221
$\Phi(g^*t) \rho(t)$	275.4137	0.00002	0.0000	28	58.6994
$\Phi(g) \rho(t)$	279.6899	0.00000	0.0000	10	107.8335

La figura 15 se elaboró con los datos del promedio de modelos (Tabla 11). En esta figura, se aprecia que en un principio la supervivencia aparente (resultado de mortalidad + emigración) de los juveniles sembrados fue menor que la de los juveniles provenientes del hábitat natural. La supervivencia aparente posterior, después de la segunda revisión, tiende a ser similar en los tres grupos.

Esto se puede también observar en resultado de la bondad de ajuste hecha con el programa RELEASE TEST 1 donde se comparó la supervivencia entre los tres grupos y se obtuvo $\chi^2_2 = 28.4370$ y $p < 0.0001$ para la primera recaptura (TEST 1.R1). Sin embargo, la supervivencia para las otras diferentes ocasiones entre los grupos la diferencia no fue significativa. Comparando la supervivencia entre el grupo sin y con depredador no se obtuvo diferencias significativas durante el primer encuentro TEST 1.R1. Sin embargo, comparando la supervivencia para la primera ocasión entre el grupo sin depredador con el grupo del hábitat natural se obtuvo $\chi^2_1 = 26.2067$ y $p = 0.0001$, y comparando el grupo con depredador y el grupo del hábitat natural se obtuvo $\chi^2_1 = 26.3440$, y $p < 0.0001$.

La figura 16 también se elaboró con los datos del promedio de modelos (Tabla 11). Mientras que en la supervivencia no hubo diferencias significativas entre los grupos, sí las hubo en el recuento, siendo similares los del grupo que estuvo bajo el riesgo de depredación y los del hábitat natural, de los que no estuvieron bajo el riesgo de la depredación.

Tabla 12. Estimación de la tasa de recuento (p) y la probabilidad aparente de supervivencia (ϕ) de los juveniles de la angosta *Panulirus argus* crecidos en cautiverio en dos diferentes grupos experimentales y liberadas en las casitas en el hábitat natural y del grupo que colonizó de manera natural las casitas. Las estimaciones se obtuvieron a través del promediado de modelos.

Tiempo (días)	Tasa de recuento					
	Sin Depredador		Con Depredador		Hábitat Natural	
	p	SE	p	SE	P	SE
4	0.946	0.090	0.768	0.140	0.783	0.052
7	0.946	0.090	0.768	0.140	0.783	0.052
9	0.946	0.090	0.768	0.140	0.783	0.052
16	0.946	0.090	0.768	0.140	0.783	0.052
23	0.946	0.090	0.768	0.140	0.783	0.052
30	0.946	0.090	0.768	0.140	0.783	0.052
60	0.946	0.089	0.769	0.140	0.783	0.052

Tiempo (días)	Tasa de supervivencia aparente					
	Sin Depredador		Con Depredador		Hábitat Natural	
	ϕ	SE	ϕ	SE	ϕ	SE
4	0.776	0.070	0.757	0.095	0.848	0.074
7	0.976	0.027	0.946	0.075	0.968	0.029
9	0.982	0.036	0.982	0.036	0.970	0.045
16	0.975	0.024	0.983	0.018	0.977	0.018
23	0.975	0.025	0.934	0.081	0.965	0.023
30	0.953	0.053	0.978	0.024	0.976	0.023
60	0.991	0.018	0.997	0.007	0.997	0.006

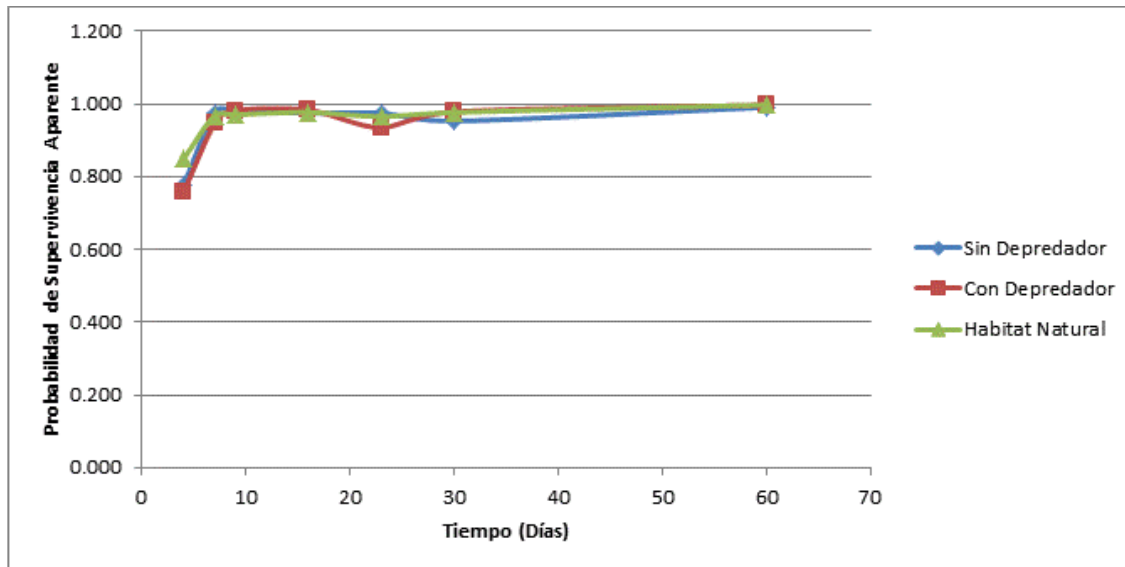


Figura 15. Probabilidad de supervivencia aparente de los juveniles de langostas *Panulirus argus* crecidos en cautiverio en dos diferentes grupos experimentales (sin y con el riesgo de depredación) y liberadas en las casitas en el hábitat natural y del grupo que colonizó de manera natural las casitas (Hábitat Natural).

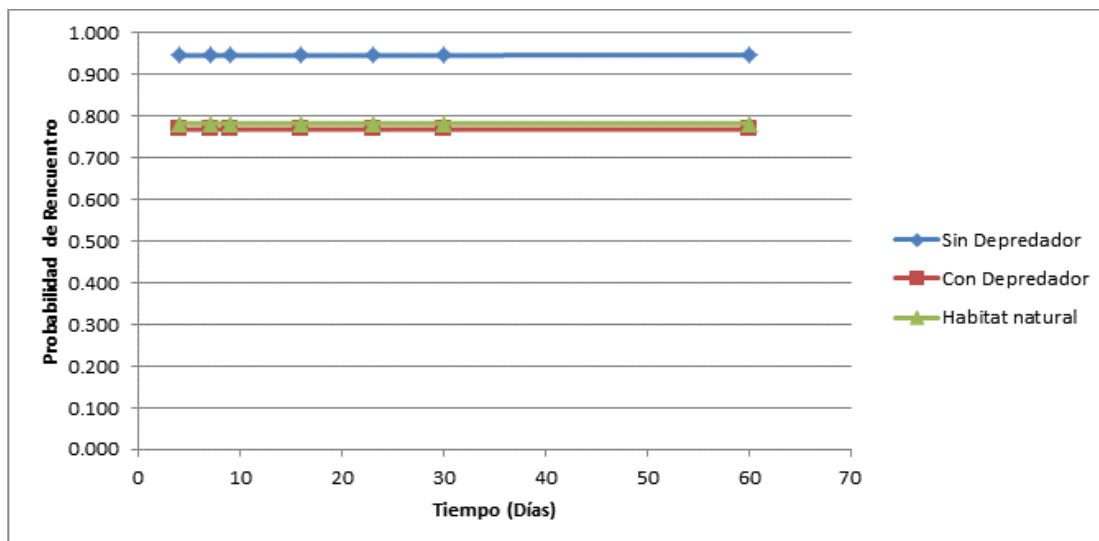


Figura 16. Probabilidad de recuento de los juveniles de langostas *Panulirus argus* crecidos en cautiverio en dos diferentes grupos experimentales y liberadas en las casitas en el hábitat natural y del grupo que colonizó de manera natural las casitas (Hábitat Natural).

DISCUSIÓN

En general, los organismos criados en un ambiente de cultivo sin ningún riesgo de depredación muestran un déficit en casi todos los aspectos de su comportamiento, fisiología y morfología (Lozano-Álvarez, 1996; Cowx et al., 1998; Olla et al., 1998; Brown & Laland, 2001; Brown & Day, 2002; Huntingford, 2004; Bell et al., 2005; Van Der Meeren, 2005). Ante esto surge la pregunta, ¿Es posible producir organismos cultivados en criaderos, que sean capaces de sobrevivir en el hábitat natural?

Durante el cautiverio, un factor desfavorable en la supervivencia de los organismos, es la falta de expresión del comportamiento ante un depredador, lo que puede ser devastador para cualquier organismo cuando éste sea retornado al hábitat natural. El comportamiento contra los depredadores de los organismos en cultivo está pobremente desarrollado y los diferentes patrones de este comportamiento son los primeros en sufrir cambios durante el cautiverio (Huntingford, 2004). Existen tres patrones del comportamiento que los organismos en cautiverio deben desarrollar antes de ser liberados al ambiente natural: *i*) desarrollar estrategias para evitar a los depredadores naturales, con el objeto de reducir la probabilidad de encuentro (hora de actividad, localización de refugios, evasión de áreas con alto riesgo, de tección y reconocimiento de olores durante la localización de refugios; *ii*) desarrollo de la rápida detección y reconocimiento de depredadores, y *iii*) desarrollo de respuestas contra depredadores (respuesta de escape, huida/pelear, defensa en grupo, distancia/velocidad/aceleración de nado). Del mismo modo, no solamente los patrones de comportamiento, sino también los síndromes de comportamiento pueden verse afectados por las condiciones del hábitat (Lind & Cresswell, 2005; Devereux et al., 2006). Por ejemplo, los organismos más agresivos y activos serán más exitosos en los cultivos. Sin embargo, si esta tendencia se mantiene después de la liberación al ambiente natural, particularmente donde se encuentran depredadores abundantes, estos individuos podrían estar mal adaptados al nuevo entorno

especialmente en el contexto contra los depredadores, donde podría ser más apropiado tener un comportamiento cauteloso. (Sih *et al*, 2004)

Las langostas espinosas juveniles crecidas en cautiverio pueden perder eficacia en su comportamiento contra depredadores que comúnmente se observa en las langostas del hábitat natural (Oliver *et al.*, 2008). En estudios llevados a cabo en *Jasus edwardsii* las langostas fueron capturadas desde la etapa de puérulo y fueron crecidas durante más de un año en estanques de cultivo sin depredador y posteriormente liberadas al hábitat natural en áreas naturales con refugios apropiados; se observó la habilidad de esta especie para reconocer y evitar los depredadores (Mills *et al.*, 2005; Oliver *et al.*, 2005; Oliver *et al.*, 2008). Estos autores encontraron que estas langostas son capaces de tener una habilidad innata para reconocer y responder adecuadamente ante los depredadores en el hábitat natural. La alta mortalidad de los organismos liberados se dio durante las primeras 2 horas, lo que sugiere que los depredadores fueron atraídos por la actividad de los buzos que estuvieron liberando a las langostas (Mills *et al.*, 2005).

Por otro lado, se ha observado que el comportamiento contra los depredadores se puede mejorar con la experiencia. Es decir, antes de liberar las langostas al ambiente natural es conveniente colocar depredadores potenciales en los sistemas de cultivo, con el objeto de que las langostas desarrollen la habilidad de evaluar el riesgo de depredación (Mills *et al.*, 2005). Lo anterior fue uno de los objetivos del presente trabajo. Sin embargo, no se pudo corroborar por una serie de razones que se explican a continuación.

En el presente estudio la supervivencia aparente de los juveniles de langostas *Panulirus argus* mantenidas en cautiverio durante un periodo de aproximadamente un mes, con y sin depredador fue menor justo después de la liberación al hábitat natural, comparado con la supervivencia aparente de los juveniles del hábitat natural. Sin embargo, después de 5 días la

supervivencia entre estos tres grupos fue similar. Lo que sugiere que las langostas mantenidas en cautiverio, independiente de su riesgo a la depredación, vuelven a su patrón de conducta normal poco después que hayan sido retornados al hábitat natural y coinciden con el estudio realizado con la langosta *J. edwardsii* en Nueva Zelanda (Mills et al., 2005).

En nuestro estudio también se encontró que las langostas que estuvieron en cautiverio mostraron una menor probabilidad de encuentro por parte del buzo en comparación con las langostas del hábitat natural. Esto sugiere que pasan un mayor tiempo fuera del refugio y por tanto tienen una mayor exposición a los depredadores cuando se encuentren en el hábitat natural. Esta diferencia en comportamiento, sin embargo, no se refleja en una diferencia detectable en la supervivencia aparente, pero esto puede haberse debido al bajo riesgo de depredación en el área donde las langostas fueron liberadas o al bajo número de langostas liberadas. Por otro lado, podría deberse a una respuesta de huida. Mills et al. (2005) propusieron que para suprimir esta respuesta de huida a las langostas se les podrían encerrar en jaulas sobre el piso del mar con refugios apropiados durante un lapso de tiempo que les permitiera ambientarse antes de ser liberadas definitivamente (Mills et al., 2005).

En el presente estudio las langostas crecidas con o sin riesgo de depredación mostraron una supervivencia similar al ser liberadas en el hábitat natural, pero difirieron en su tasa de encuentro. Resulta interesante que la tasa de encuentro fue similar entre el grupo crecido con depredador y el grupo presente en el hábitat natural, mientras que dicha tasa fue mayor en el grupo crecido sin riesgo de depredación. Es posible que estos resultados reflejen el bajo número de sobrevivientes de los grupos tratamiento (ver Tabla 10).

La liberación de langostas espinosas cultivadas a escala piloto y los diferentes modelos de marcaje-recaptura que se han aplicado, han brindado importantes hallazgos sobre los patrones de comportamiento y de la supervivencia de estos palinúridos. Las distancias recorridas por las

langostas marcadas son muy importantes, y a que los modelos estiman la supervivencia aparente y no la absoluta. La supervivencia aparente incluye la pérdida por varios factores, como la mortalidad real, la pérdida de la marca en el momento de la marcación o por la pérdida de la marca en el momento de la muda, y la emigración. Las langostas pueden emigrar del área de estudio o incluso permanecer en el área de estudio, pero ocultarse durante la revisión. Por tal motivo, en estos modelos se toman en cuenta las langostas que habitan naturalmente en el área de estudio, porque sirven de control para algunos de estos factores. Por ejemplo, se esperaría que la pérdida de la marca fuera similar para las langostas de hábitat natural y para las del cultivo.

Las condiciones bajo las que se desarrollan los organismos en cultivo, incluyendo a las langostas, son diferentes que las del hábitat natural. En cautiverio, el ambiente físico es relativamente simple, el espacio es restringido y la migración de los organismos es nula. Los organismos en cautiverio no tienen experiencia en el uso de refugios naturales y tampoco en el reconocimiento y evasión de depredadores. Además, las estrategias de búsqueda de alimento, las interacciones sociales y la competencia pueden estar también sub-representadas. A pesar de lo anterior, el ambiente de confinamiento no es completamente desfavorable, porque el alimento es fácilmente localizado y porque no es necesario que los organismos caminen largas distancias en busca de alimento; asimismo, los organismos en cautiverio están protegidos de los depredadores y en algunos casos son tratados contra enfermedades. Sin embargo, el ambiente de cultivo puede hacer que se incremente la incidencia de conductas agresivas entre los organismos.

Gardner et al. (2004) llevaron a cabo un estudio sobre la alimentación de langostas espinosas, *Jasus edwardsii*, crecidas en cautiverio y posteriormente liberadas al hábitat natural, encontrando diferencias en el contenido estomacal entre las langostas crecidas en cautiverio y las del hábitat natural (Gardner, 2004). Estos autores sugirieron que estas discrepancias en la

dieta se debena a diferencias en el comportamiento y en la morfología. Por ejemplo, las langostas crecidas en cautiverio y posteriormente liberadas al hábitat natural, parecen no haber desarrollado la habilidad para elegir las presas comúnmente consumidas por las langostas del hábitat natural. Además, las condiciones de cautiverio pueden inducir cambios morfológicos en los apéndices utilizados en la alimentación. También se ha determinado que en los experimentos de laboratorio el comportamiento en busca de alimento es dependiente del aprendizaje en experiencias anteriores (Brown & Day, 2002). Se ha observado que la búsqueda de alimento se puede mejorar con la experiencia. Este aprendizaje permite a los individuos tener la habilidad para reconocer las presas, además les permite mejorar las técnicas de ataque, captura y manipulación de estas presas, lo que es importante en el ambiente natural, particularmente cuando la distribución, abundancia y los valores tróficos de las presas son muy variables. Por lo tanto, un método eficiente para mejorar la supervivencia de los organismos crecidos en criaderos y liberados al ambiente natural podría ser aclimatar a estos organismos a consumir alimento vivo, en vez del alimento procesado que se utiliza por lo común en cultivos (Brown & Day, 2002).

Existen evidencias que los factores ambientales pueden inducir variaciones morfológicas en el sistema nervioso de los organismos de muchas especies y que generan cambios funcionales significativos. Sandeman y Sandeman (2000) encontraron que existe una diferencia en la proliferación y la sobrevivencia de las neuronas cerebrales del langostino *Cherax destructor* ante diferentes condiciones. Durante el ciclo de vida de este langostino, las neuronas nuevas se agregan en dos clusters bilaterales. Estas interneuronas están asociadas al lóbulo del olfato y al lóbulo accesorio y estas partes del cerebro reciben la información primaria del olfato. Estos autores encontraron que la tasa de proliferación de estos cuatro clusters es sensible a las condiciones de los individuos en cautiverio, aún si éstos son alimentados apropiadamente. Sandeman et al. (1992) indicaron que *C. destructor* y las langostas espinosas comparten

componentes de neuronas similares (clusters) porque son grupos filogenéticamente cercanos (Sandeman et al., 1992). Estos resultados son muy importantes y deben de tomarse en cuenta para los programas de repoblamiento, ya que la habilidad de detectar y localizar la fuente de un estímulo químico lejano es un proceso esencial en la vida de los crustáceos bentónicos, incluyendo a las langostas espinosas. Si las condiciones de cautiverio afectan las neuronas de estos organismos, entonces su supervivencia se verá afectada después de la liberación. Las langostas espinosas dependen de señales químicas para una gran variedad de comportamientos, tales como interacciones co-específicas, evasión de depredadores, selección del refugio, y detección y localización del alimento. (Aggio & Derby, 2011) La influencia del cautiverio en el desarrollo del cerebro de *P. argus* debe de ser investigado para determinar la eficacia de los programas de repoblamiento.

La emigración en muchos animales está relacionada con cambios hormonales. Entre ciertos artrópodos, la ecidisona - la hormona que induce la muda - parece estar implicada en los movimientos migratorios. A algunos insectos como la *Locusta sp.* que han sido criados en condiciones de hacinamiento en grupo se vuelven muy activos y emigran, mientras que los individuos aislados no, lo que parece estar relacionado con factores hormonales (Maier & Maier, 1970; Prabhu, 1985). En este estudio, algunas langostas se encontraron fuera del área experimental, pero sus datos no se incluyeron en los modelos ya que se encontraron tiempo después de haber terminado el experimento. Los movimientos, tanto diarios (orientación, regreso al refugio ("homing"), así como las migraciones, es decir la navegación en general en las langostas *Panulirus argus*, está basado en que poseen un sentido de mapa magnético muy desarrollado (Lohmann et al., 1995; Boles & Lohmann, 2003). Algunas de las langostas liberadas que se encontraron fuera del sitio de estudio, se encontraron en los refugios en donde previamente habían sido capturadas antes de ser introducidos en los sistemas de cultivo. Se ha visto que *P. argus* tiene la capacidad de orientarse hacia su lugar de captura cuando es

desplazada hasta 12 y 37 km, e incluso cuando se les priva de otras señales de orientación (por ejemplo visuales) (Boles & Lohmann, 2003).

Se tuvo la posibilidad de utilizar modelos de estado múltiple, para agregar un nivel más de la realidad biológica, como el movimiento. Sin embargo, los datos de movimiento sólo se pueden utilizar en el modelo si las revisiones en los sitios aledaños al área experimental se llevaran a cabo durante la misma fecha de revisión, lo que no ocurrió en el presente estudio. Por lo tanto, hay una subestimación en la supervivencia para ambos grupos de tratamiento, ya que algunas langostas de ambos grupos fueron localizadas fuera del área experimental. Para aumentar la precisión en las estimaciones de supervivencia en estudios futuros, sería conveniente investigar la tasa de emigración para los grupos de tratamiento y del control, ya que puede existir una emigración diferencial entre grupos (Brownie et al., 1993). Si el territorio que ocupan las langostas está fuera del área experimental, es decir, si han emigrado del lugar, estas langostas no serán detectadas y por lo tanto son indistinguibles de los individuos muertos para los estudios de marcaje-recaptura. Si la supervivencia aparente fuera utilizada para estimar la supervivencia absoluta, las distintas tasas de emigración podrían encubrir las diferencias en la supervivencia entre los grupos. Tomando esto en cuenta, se debería llevar a cabo un método alternativo en el diseño experimental y de análisis para que la estimación de la supervivencia aparente sea más cercana a la absoluta.

Una probable causa de las diferencias encontradas en el presente trabajo durante la primera revisión, pudiera ser la respuesta de huida que presentan las langostas en cultivo al ser introducidas a un nuevo sitio. La retención de las langostas introducidas al nuevo hábitat podría incrementarse si se agregaran más refugios artificiales y si estos refugios se dispersaran en un área más amplia. Por ejemplo, se podrían liberar langostas en casitas protegidas por jaulas diseñadas de una manera tal que impidiera el acceso de depredadores pero que permitiera a

las langostas aclimatarse al área experimental durante un determinado tiempo antes de ser liberadas.

Antes de llevar a cabo un programa de mejoramiento de poblaciones naturales a través del repoblamiento se debería determinar si existen diferencias entre los organismos cultivados y los del hábitat natural (Brown & Day, 2002). Por lo tanto, se deben hacer los experimentos y/o las pruebas necesarias para estar seguros de que los organismos crecidos en cultivo están adaptados a vivir en el ambiente natural. Antes de la liberación, debería verificarse si existe un déficit en la morfología, fisiología o en el comportamiento de los organismos cultivados. Por ejemplo sería importante valorar si las langostas antes de ser liberadas tienen un comportamiento similar en forrajeo dado que existe una relación costo beneficio muy importante en la selección de presas (Mascaró & Seed, 2000a; Mascaró & Seed, 2000b) y pueden tener implicaciones negativas en su supervivencia si no es la decisión apropiada.

Se ha sugerido que la causa del fracaso de los programas de repoblamiento se debe a una falta de investigaciones controladas en relación a la liberación y a la falta de evaluación y seguimiento durante la liberación. Se deben invertir esfuerzos para buscar un área apropiada para la liberación y llevar a cabo un monitoreo a largo plazo para evaluar el impacto del repoblamiento. Se debe contar con una sólida comprensión del ecosistema donde los juveniles de langostas crecidos en cultivo serán liberados y determinar cómo, cuándo y dónde se deben liberar los organismos. Es importante tomar en cuenta el tamaño del organismo a la hora de su liberación para reducir la depredación, pero también se debe considerar que mientras más tiempo estén en cautiverio más costoso será el programa, y más comprometidos podrían estar los organismos en términos de su morfología, fisiología y comportamiento.

Los resultados obtenidos se vieron afectados por diversos factores durante el transcurso de la investigación.

El proyecto consistió en recolectar postlarvas y primeros estadios juveniles de langostas del hábitat natural (ambiente marino), crecerlos en estanques experimentales durante varios meses bajo diferente riesgo de depredación y finalmente regresarlos al hábitat natural para determinar cuál grupo tratamiento estaba mejor adaptado al medio después de estar en cautiverio por un cierto tiempo. Sin embargo, durante el desarrollo del presente trabajo se encontraron varios problemas.

El mantener en estanques experimentales y crecer durante unos meses a los juveniles de langostas *P. argus* en diferente riesgo a la depredación parecía relativamente sencillo, y en el laboratorio de crustáceos de la UASA se tiene ya una experiencia previa; por ejemplo González-Reynoso (2003), encontró una supervivencia de los juveniles cercana al 70% durante 100 días en cautiverio en presencia de un depredador diurno. Considerando lo anterior y con base en las observaciones de Kittaka y Booth (2000) y Booth y Kittaka (2000), quienes mencionan que las langostas espinosas son tolerantes y robustas y que el canibalismo no es un problema considerable (Booth & Kittaka, 2000; Kittaka & Booth, 2000), se decidió utilizar la metodología descrita por González-Reynoso (2003), agregando la posterior liberación de las langostas al hábitat natural. En el anexo 1 (ver más adelante) se discuten los principales problemas que se tuvieron durante el desarrollo del trabajo y, de manera general, aquellos a los que se enfrentan actualmente los esfuerzos de repoblamiento de langostas espinosas, en particular de la especie *P. argus*, así como algunas perspectivas.

Finalmente, en este inciso se hacen varias sugerencias basadas en las dificultades encontradas, particularmente sobre cómo minimizar problemas en el mantenimiento de los juveniles de langosta y cómo mejorar el potencial de supervivencia de los organismos después de la liberación al hábitat natural.

Captura de postlarvas y primeros estadios juveniles

Los resultados obtenidos muestran que las postlarvas se asientan en las costas de Quintana Roo durante todo el año pero se observó un pico en otoño que coincide con los resultados obtenidos por Briones-Fourzán et al. (2008) (Briones-Fourzán et al., 2008). La entrada de puérulos de *P. argus* hacia la costa depende de su ciclo reproductivo y de los patrones de circulación del mar. Por lo tanto, es importante considerar estos factores al momento de capturar puérulos masivamente para acuicultura y repoblamiento. Debido a que la recolecta de puérulos en el presente trabajo fue para un experimento a pequeña escala, se introdujeron pocos colectores a la laguna arrecifal de Puerto Morelos, obteniéndose relativamente pocas postlarvas. En otros estudios se ha logrado capturar mayores cantidades de puérulos con colectores colocados a lo largo de la costa, como ejemplo se han reportado hasta 30,000 puérulos de *P. argus* capturados con colectores al rededor de Isla Antigua durante un año (Booth & Kittaka, 2000). Actualmente, en Vietnam los pescadores capturan cada año aproximadamente 3.5 millones de puérulos y juveniles de *P. ornatus*, así como un número menor de puérulos y juveniles de *P. homarus*, *P. stimpsoni* y *P. longipes*, para su crecimiento con fines comerciales, utilizando varios tipos de colectores (Williams, 2004).

La facilidad de recolectar postlarvas y juveniles de langostas en números suficientes con fines de cultivo es de gran relevancia, ya que se requiere de un elevado número de ellos para un repoblamiento efectivo. Se ha estimado que es necesario disponer de un gran número de postlarvas (10^5 - 10^6) para lograr obtener niveles significativos de repoblamiento con base en la liberación de juveniles cultivados, lo que requiere de un mayor esfuerzo para identificar dónde y cómo capturar los puérulos. Por lo tanto, el diseño del colector y la temporada de introducción, entre otros aspectos, son esenciales para maximizar la captura de los puérulos durante los periodos de máximo reclutamiento (Phillips & Booth, 1994; Phillips, 1995; Phillips et al., 2001; Phillips et al., 2003b).

Actualmente, la captura de postlarvas a gran escala ocurre solamente en algunos lugares, pero el costo es muy elevado. La reducción del costo sólo será posible si se localizan aquellos sitios donde los puérulos se asientan consistentemente en grandes números. Por lo tanto sería importante investigar cuáles son las características de estos sitios y por qué dichas características determinan el asentamiento de los puérulos. También se deben construir colectores más eficaces o contar con métodos alternativos, como las “redes de túneles” que se utilizan en Vietnam (Williams, 2004; Bell et al., 2005).

También es importante establecer una base de datos regional sobre los patrones espaciales y temporales de reclutamiento de postlarvas para crear formas más efectivas de recolección masiva de puérulos y formular protocolos de recolección apropiados. Por otro lado, es necesario desarrollar un marco legal apropiado en el que las autoridades del ámbito pesquero proporcionen a los pescadores licencias específicas en donde se defina una cuota determinada para la captura de puérulos. Adicionalmente, se tienen que considerar las consecuencias ecológicas y económicas (pesqueras) de la remoción de grandes números de postlarvas. Por lo tanto se tiene que investigar cuantos pueden extraerse sin afectar la dinámica natural de las poblaciones.

Asuntos pesqueros.

¿Cuál será el efecto de la captura de puérulos o de los primeros estadios bentónicos de langostas en las pesquerías dentro de los próximos 3 a 5 años? Phillips et al. (2003) han demostrado que en un área pequeña de pesca de *P. cygnus*, al oeste de Australia, la mortalidad natural de puérulos es muy alta, con una supervivencia de langostas entre 0.9 y 6.4% desde que se asientan en el bentos hasta que se reclutan de manera natural a la pesquería, de 3 a 5 años más tarde (Phillips et al., 2003b).

Similarmente, Marx (1986) y Herrnkind y Butler (1994) han estimado que la mortalidad natural de juveniles de *P. argus* en el primer año después del asentamiento en el bentos es del 97% (Marx & Herrnkind, 1986; Herrnkind & Butler, 1994). Como consecuencia de esta alta mortalidad, el impacto de retirar puérulos para la acuicultura o repoblamiento en capturas posteriores se ha estimado que debe ser mínimo (Phillips, 2003; Phillips et al., 2003a; Phillips et al., 2003b). ¿Cuáles son las consecuencias de retirar un gran número de postlarvas en el equilibrio de las poblaciones dentro del ecosistema costero? La respuesta no es simple, debido a la escasez de información sobre la función que desempeñan los puérulos y primeros estadios bentónicos en la red alimenticia costera. Por tanto, existen razones para ser cautelosos al implementar la captura masiva de postlarvas.

Crecimiento de juveniles en estanques experimentales

La recolecta de cantidades masivas de postlarvas para el cultivo no es una tarea sencilla y menos aún la fase de cultivo. Hasta ahora, la mayoría de los cultivos de crustáceos marinos y peces se han basado en técnicas tradicionales muy antiguas. Dichas técnicas de cultivo estandarizado pueden afectar el comportamiento, la morfología y la fisiología de los organismos y en consecuencia, sus habilidades de supervivencia y su respuesta funcional a un ambiente complejo y dinámico (Huntingford, 2004). Un crecimiento rápido y una alta supervivencia en el cultivo, han sido objetivos fundamentales en la acuicultura durante muchos años. Sin embargo, las prácticas de cultivo tienen como objetivo la producción de grandes cantidades de organismos y no toman en cuenta el estudio de su historia natural y/o cambios en el comportamiento.

Durante más de 100 años, en diversos países se han desarrollado muchos esfuerzos de repoblamiento, en particular de peces. Sin embargo, un hecho interesante es que los organismos crecidos en cultivo han mostrado una baja tasa de supervivencia después de ser liberados al hábitat natural (Phillips et al., 2003a; Phillips et al., 2003b). En consecuencia, la mayoría de los programas de repoblamiento no han tenido éxito. Por lo tanto, para progresar en el ámbito del repoblamiento, el objetivo del manejo de los cultivos debe enfocarse no sólo en obtener grandes cantidades de organismos en cautiverio, sino en incrementar su supervivencia después de su liberación.

La información sobre el cultivo de *P. argus* hasta ahora es muy limitada y el presente estudio aporta información relevante para el manejo de la especie bajo condiciones controladas en cautiverio.

En el presente trabajo se hizo énfasis en proporcionar a los organismos recolectados un ambiente de cultivo similar al del hábitat natural en relación a sus refugios en el que en ambos tratamientos, con y sin depredadores, los organismos tuvieran refugios suficientes y adecuados. Sin embargo, al intentar proporcionar un ambiente similar al hábitat natural, se provocó un colapso en la dinámica del sistema de circulación de agua en los estanques, lo que ocasionó una baja calidad del agua. Las condiciones de la calidad del agua difieren para cada especie y en ocasiones incluso para cada una de las fases del ciclo de vida del organismo en cuestión. En los sistemas de cultivo artificiales, la calidad del agua está determinada por complejos procesos químicos, físicos y biológicos. Comprender los principios de estos procesos es esencial para el control final, la manipulación y el manejo de los sistemas de estanques o contenedores (Fast & Lester, 1997).

La calidad del agua en los estanques puede variar a lo largo del año como resultado de los factores ambientales y procesos biológicos que se dan dentro de los propios estanques. En

principio, la calidad del agua está relacionada con su fuente de origen. Posteriormente, cuando el agua está en los sistemas de cultivo, su calidad puede estar afectada por procesos biológicos, como la proliferación y la fotosíntesis de las micro y macroalgas, el proceso respiratorio de los organismos en los estanques, la excreción de desechos metabólicos, así como por diversos factores físico-químicos (Fast & Lester, 1997). La calidad del agua puede incluso ser alterada por estrategias de manejo como la alimentación en exceso, que produce suspensión de sólidos y eutrofización del sistema. Por lo tanto, es esencial el conocimiento de las condiciones óptimas de cultivo para los juveniles de langostas.

Algunas de las dificultades encontradas en este trabajo fueron:

i) Baja tasa de captura de pos larvas, lo que derivó en un mayor tiempo para obtener un número suficiente de organismos,

ii) Alta tasa de mortalidad de juveniles tempranos en estanques, particularmente en condiciones de hacinamiento (densidad no adecuada), aparentemente causados por interacciones agresivas y probablemente canibalismo ocasional.

iii) Alta tasa de mortalidad de juveniles, asociada a enfermedades particularmente en los estanques durante el experimento realizado durante el verano, probablemente debido a una circulación limitada del agua, ocasionada por los artefactos (refugios) destinados a la protección de los juveniles contra el depredador y tratamientos profilácticos no adecuados, recambio de agua no adecuada, y exceso de materia orgánica.

Por último, es necesario considerar que, en el concepto de ecosistema, cualquier cambio en el manejo tendrá un impacto o efecto en el ecosistema ya que los organismos liberados invariablemente tendrán interacción con las poblaciones naturales, lo que puede tener implicaciones significativas en la biodiversidad (Muir, 2005).

ANEXO 1

Aspectos importantes a tomar en cuenta para el repoblamiento de langostas (*Panulirus argus*) con postlarvas silvestres recién asentadas y crecidas en cautiverio.

Temperatura

Los individuos de *P. argus* son poiquiloterms, lo que significa que no son capaces de regular su temperatura corporal. La temperatura corporal normalmente debe estar en equilibrio con el agua. Este aspecto tiene consecuencias importantes para la fisiología de la langosta, ya que las tasas de los procesos bioquímicos son dependientes de la temperatura. Esto significa que la temperatura del agua afecta directamente al metabolismo de las langostas. Las tasas de consumo de alimento y oxígeno, de excreción de amonio y de crecimiento están directamente relacionadas a la tasa metabólica de las langostas (Booth & Kittaka, 2000). Idealmente, la temperatura del agua en los sistemas de estanques debe mantenerse en el intervalo que produzca el máximo crecimiento (para *P. argus*: 28-30°C). Para mantener la temperatura del agua en niveles óptimos durante el invierno puede ser necesario utilizar calentadores. Existen muchas opciones para el calentamiento del agua en los estanques de cultivo, como los termostatos, aunque también se puede hacer uso de la radiación solar, gas propano, calentadores eléctricos, calentadores de inmersión, entre otros.

Oxígeno y Nitrogeno disuelto

Existen dos procesos biológicos que afectan la concentración del oxígeno disuelto, la respiración y la fotosíntesis. La respiración elimina oxígeno del agua, mientras que la fotosíntesis lo incorpora. La tasa de consumo de oxígeno depende de la biomasa de las langostas, de su actividad, de las micro y macroalgas y de las bacterias aeróbicas presentes en el sistema. La circulación de desechos sólidos en el sistema incrementa drásticamente la

biomasa de las bacterias heterotróficas, aumentando a su vez la demanda de oxígeno. Por tanto, se debe ser cauteloso en el momento de extraer los residuos sólidos (materia orgánica).

Las microalgas (algas fitoplanctónicas) y las macroalgas (algas filamentosas) llevan a cabo dos procesos esenciales en la regulación del oxígeno disuelto, la respiración y la fotosíntesis. Durante el día, la tasa de producción de oxígeno por fotosíntesis generalmente excede la tasa de consumo de oxígeno de las algas. En contraste, durante la noche no se realiza la fotosíntesis y el nivel de oxígeno decae. En un sistema acuícola con un afloramiento de algas, la concentración de oxígeno fluctúa ampliamente durante el día. Sin embargo, la demanda de oxígeno por las algas puede agotar el oxígeno en los estanques de cultivo durante las primeras horas del día. Más aún, si se presenta un colapso del afloramiento, entonces la descomposición de las células de las algas muertas dará como resultado una alta demanda de oxígeno. En el presente estudio, durante el experimento de verano, los estanques, en particular los correspondientes al tratamiento con depredador, estaban completamente cubiertos con algas, por lo que se infiere que los niveles de oxígeno disuelto se redujeron drásticamente durante la noche y posiblemente estos niveles de oxígeno disuelto tan bajos pudieron ser limitantes para las langostas, lo que probablemente pudo ocasionarles la muerte. Debido a esto, es fundamental una adecuada aeración y constante recambio total del agua para prevenir la mortandad de las langostas. Existen varias formas de combatir el brote de las algas en un sistema acuícola, por ejemplo, reduciendo los niveles de irradiación en los sistemas de cultivo, el uso óptimo de refugios y la eliminación de las mallas protectoras que rodeaban los refugios u optimizar recambios de agua y evitar el establecimiento de sitios anóxicos-hipóxicos.

Adicionalmente, el nitrógeno es un nutriente limitante comúnmente en los sistemas marinos y por lo tanto presenta un gran reto en el diseño del experimento. Incluso los niveles moderados de los desechos nitrogenados puede dar lugar a importantes afloramientos de algas nocivas en el sistema (Watson & Hill, 2006). Las algas, a pesar de tener el potencial de remover los

metabolitos del agua de los cultivos, también pueden dañar el sistema si se acumulan y si se colapsan por causa del afloramiento. La descomposición de las algas muertas provoca un incremento en la carga de nutrientes en el sistema. El recambio del agua puede ser una solución para reducir la carga de nutrientes en los sistemas de cultivo, pero también la descarga de nutrientes en el mar puede tener serias consecuencias ecológicas. La reducción del suministro de alimento para combatir la carga de nutrientes afectará el crecimiento de los organismos, incrementará la competencia y disminuirá la supervivencia. Se han desarrollado y probado alternativas, que ayudan a reciclar los nutrientes, como el crecimiento de bivalvos en los sistemas de cultivo de langostas en Vietnam (Williams, 2004) o la utilización del “alimento amigable”. Esto implica profundizar en la bioquímica y fisiología nutricional de las especies para aportar el tipo (cantidad y calidad) del alimento adecuado tanto para los organismos como para el sistema.

Refugios artificiales

Los refugios artificiales en los estanques de cultivo son importantes para el óptimo crecimiento y supervivencia de las langostas, particularmente durante la muda, cuando son más susceptibles al canibalismo y en este caso para protección contra depredadores (Crear et al., 2000). Sin embargo, como se observó en este estudio el exceso de refugios en los estanques también puede afectar la circulación del agua. Además, el crecimiento de diversos organismos, principalmente algas filamentosas sobre la superficie de los refugios, ocasiona serios problemas en el manejo de los cultivos. Por tanto, sólo se deben introducir los objetos necesarios dentro de los estanques.

Contenedores

Los contenedores principales para el cultivo de organismos son jaulas, cercos, estanques, y encierros en el mar. Aunque ya estos están bien establecidos, aún falta por desarrollar los diseños apropiados y los parámetros operacionales para combatir las ineficiencias en el manejo y los fracasos que se han experimentado (Muir, 2005). Los cercos en el mar han brindado una forma más económica y eficiente en los cultivos semi-extensivos, pero como están expuestos directamente al medio dan como resultado un riesgo en la transmisión de enfermedades y un control limitado al ambiente de cultivo (Muir, 2005). Los estanques, en combinación con algún tratamiento contra patógenos en el agua, ofrecen una mejor protección al stock y al ambiente (Muir, 2005). Sin embargo, el agua en estos sistemas se tiene que bombear constantemente durante el cultivo, por lo que la producción es muy costosa. La reutilización del agua en sistemas cerrados permite tener un mayor control sobre la temperatura, así como de otras condiciones en la producción, lo que puede reducir los impactos negativos al ambiente marino. Sin embargo, cuando se presenta una enfermedad en sistemas cerrados de cultivo con altas densidades de organismos, puede producirse una pérdida elevada de organismos en el cultivo e incluso una mortandad de hasta el 100% (Muir, 2005). Por la delicada naturaleza del cultivo, se sugiere mantener las condiciones de cultivo ideales para garantizar estados de salud adecuados de los organismos condiciones fisiológicas óptimas y por tanto, una respuesta inmune adecuada de los organismos.

Enfermedades

La translocación de organismos silvestres, el transporte de animales silvestres de un lugar geográfico a otro, se lleva a cabo por muchas razones diferentes, incluyendo las áreas de siembra para la pesca, la conservación de especies en peligro de extinción, la repoblación, el establecimiento de nuevas poblaciones y explotaciones comerciales. Muchos ejemplos se

pueden encontrarse de las consecuencias dañinas de las enfermedades de los animales trasladados (Leighton, 2001). El traslado de animales silvestres trae consigo invariablemente la posibilidad de riesgos sanitarios. Por lo tanto, antes de cada traslado es preciso efectuar una evaluación de los riesgos sanitarios inherentes (Leighton, 2001).

En el presente trabajo, particularmente en el experimento de verano, se encontraron 12 especies de bacterias (tabla 6) y se encontró el virus PaV1 en las langostas enfermas que sobrevivieron hasta el final de la segunda etapa. La mayoría de las bacterias se encontraron en los organismos que estaban en los tratamientos con depredador, donde la calidad del agua era pobre y los animales se encontraban más estresados. Sin embargo, el virus se encontró en ambos tratamientos, así como en las langostas capturadas en el hábitat natural.

En 2004 PaV1 fue reportado por primera vez en *Panulirus argus* en los cayos de Florida, USA (Shields & Jr, 2004) y posteriormente en 2008 en las costas de Caribe mexicano, particularmente en la laguna de Puerto Morelos y en el banco Chinchorro, ambos en el estado de Quintana Roo (Huchin Mian et al., 2008; Lozano-Álvarez et al., 2008).

Lozano-Álvarez et al. (2008) reportaron que la mayor incidencia de esa enfermedad se encuentra principalmente en los juveniles tempranos como sucede en los casos reportados por Shields y Behringer (2008) y Butler y colaboradores (2008) (Shields & Jr, 2004; Butler et al., 2008; Lozano-Álvarez et al., 2008). En los cultivos de langosta de *P. argus* en Belice durante 2004 se observó una mortalidad de hasta el 100% (Dr. Vincent Gillet, Departamento de Pesca en Belice, Com. Pers.) pero no se identificó la causa.

En este trabajo también se encontraron otros patógenos que pueden ser oportunistas (tabla 6). La *Vibrio* spp. se ha reportado como potencialmente patógena para los palinúridos. En los cultivos de langosta en Vietnam también se han encontrado varios patógenos que las afectan,

como bacterias (*Aeromonas hydrophyla* y *Proteus rettgeri*), hongos (*Fusarium solari* y *Lagenidium* sp.) y otros parásitos (*Baranus* sp., *Zoothariniu* sp. y *Vorttiella* sp.). En estos cultivos se reportaron mortalidades entre el 20 y 30% atribuidas a estos patógenos (Williams, 2004). Durante más de 15 años, los cultivos de camarones penaeidos han sufrido problemas relacionados a las enfermedades infecciosas por vibriosis causadas por bacterias como *Vibrio alginolyticus*, *V. harveyi*, *V. damsela*, *V. parahaemolyticus* (Tseng & Chen, 2004).

Entonces, para reducir la mortalidad es necesario brindar protección y tratamiento a las langostas en cultivo. Por ejemplo, en Vietnam se utilizó formaldehído para erradicar a los patógenos y en Belice se utilizó luz UV para erradicar los virus de los sistemas de cultivo. Como ya se ha señalado, un mal manejo de los cultivos, una pobre calidad de agua y una circulación limitada han sido algunos de los factores asociados al brote e infección de patógenos en los cultivos de Vietnam y Belice. Condiciones similares pudieron promover las enfermedades encontradas en el presente estudio. Sin embargo, la complejidad de la interacción entre los factores involucrados hacen que el seguimiento y el monitoreo de la causa y efecto de cada una de las enfermedades sea extremadamente complejo. En otros organismos, principalmente en camarones, se ha observado que las concentraciones altas de amonio, nitratos, nitritos, la falta de oxígeno disuelto y los contaminantes, reducen la resistencia de los camarones a infecciones bacterianas (Le Moullac et al., 1998; Le Moullac & Haffner, 2000; Liu & Chen, 2004; Liu et al., 2004; Tseng & Chen, 2004).

Debido a que la acuicultura de langostas espinosas está en sus inicios, existen pocos estudios publicados sobre el manejo de los cultivos y el control del brote de enfermedades. No obstante, se han reportado algunos casos de enfermedades en pesquerías comerciales y en cultivos en acuarios. Evans (2000) indicó que las principales enfermedades de las langostas espinosas son producidas por bacterias (gaffkemia, enfermedad del caparazón, *vibriosis*), hongos (sistémico y superficial) y diferentes parásitos. La mayoría de los organismos patógenos que se

observan en cultivos de langostas espinosas, son infecciones de tipo oportunista, causados por organismos cosmopolitas del medio marino (Evans et al., 2000). Las condiciones subóptimas del agua son algunas de las causas del brote de los patógenos oportunistas. Se considera que el escaso conocimiento sobre estas enfermedades se debe a un limitado número de cultivos comerciales de langostas.

El ambiente puede tener impactos significativos para el crecimiento, la supervivencia y el estado de salud de los organismos de un cultivo. El cambio de un parámetro ambiental puede afectar otras variables y por tanto, la enfermedad puede darse por una interacción compleja del hospedero, el ambiente y el patógeno mismo (Snieszko, 1973). Adicionalmente, la calidad de agua, la nutrición, la respuesta inmune, el estrés del hospedero, el diseño y manejo del sistema, así como la alta susceptibilidad y adaptabilidad del animal hospedero, juegan un papel importante en la presencia de enfermedades (Le Moullec & Haffner, 2000). Además, las langostas que se capturan del ambiente natural pueden estar ya infectadas. Por lo tanto, las medidas de protección contra las enfermedades son prioritarias para cualquier cultivo, estrategias de control de enfermedades en cautiverio, la implementación de un análisis de riesgo, manejo de riesgo, y un procedimiento de comunicación de riesgo y un monitoreo del ambiente que recibe los organismos en cultivo se deberá tomar en consideración (Bartley et al., 2006) antes de ser liberadas al hábitat natural.

Las características del sitio de liberación

La selección del sitio de liberación, la temporada y la hora son factores importantes que se deben considerar para maximizar la supervivencia de los organismos cultivados. Es conveniente realizar o contar con un listado faunístico del sitio elegido y monitorear la abundancia de la población de los depredadores potenciales en el sitio, al menos un año antes de la liberación. Esto se debe realizar para liberar a los organismos cultivados cuando los

depredadores estén menos activos o donde no sean tan abundantes. Asimismo, se debe liberar las langostas en un sitio con abundante alimento y refugios. Si los refugios naturales son escasos, se podría colocar refugios artificiales en el sitio. Sin embargo, para maximizar su eficiencia, se debe considerar el sustrato donde se van a colocar los refugios artificiales. Por ejemplo, los refugios tipo casita posiblemente no serán de gran utilidad en un sustrato suave, ya que estas estructuras tienden a hundirse por su elevado peso. Las langostas se deben aclimatar al sitio y por tanto se puede colocar a las langostas en jaulas dentro del mar y reducir la respuesta de huida, que comúnmente se presenta después de la liberación. Además, esto puede ayudar a la aclimatación fisiológica al nuevo ambiente, reduciendo la vulnerabilidad ante los depredadores que se encuentran en el hábitat natural.

Es necesario hacer un seguimiento de las langostas liberadas para probar la eficacia de los programas de repoblamiento. En particular, se debe prestar atención a la evaluación de la supervivencia de las langostas liberadas y de su contribución a las capturas totales en la pesquería. Se han empleado varias técnicas de marcaje en los programas de marcaje-recaptura. Sin embargo, existen algunos problemas con estas técnicas, particularmente en el marcaje de crustáceos, ya que muchas de las marcas se pierden durante la muda. Entre los distintos tipos de marcas que pueden utilizarse se encuentran las de tipo espagueti, spherion, con códigos de barra, marcas acústicas y de elastómero fluorescente. Aparentemente, las marcas, más exitosas son las de códigos de barras y las de elastómero fluorescente, ya que estas marcas no presentan efectos perjudiciales en los organismos y permanecen durante largo tiempo, incluso durante varias mudas (Linnane & Mercer, 1998). Sin embargo, cuando se pretenda estimar el impacto que el repoblamiento tiene sobre la abundancia de la población natural y no se puedan marcar grandes números de organismos, se sugiere utilizar métodos estadísticos tales como el “before-after control-impact” (BACI) (Bell et al., 2005).

El método de transportación de los organismos cultivados desde los sistemas de cultivo hasta el hábitat natural puede tener efectos perjudiciales, como aumento de estrés y eventualmente la muerte. Por ejemplo, en los peces el aumento en el estrés está relacionado con una reducción en la habilidad del aprendizaje, un incremento en la susceptibilidad a infecciones, cambios en comportamientos sociales y una reducción en la habilidad para tolerar fluctuaciones de temperatura y compuestos químicos en el agua (Brown & Day, 2002; Huntingford, 2004).

Cada día existen más evidencias que sugieren que la liberación masiva de organismos crecidos en criaderos y liberados al hábitat natural pueden ocasionar impactos ecológicos negativos, tales como el desplazamiento de las poblaciones naturales y cambios en la abundancia y la diversidad de los depredadores, de las presas y de sus competidores (Kellison et al., 2000).

LITERATURA CITADA

- Addison, J.T. & Bannister, R.C.A. (1994) Re-Stocking and Enhancement of Clawed Lobster Stocks: a Review. *Crustaceana*, **67**, 131-155.
- Aggio, J. & Derby, C.D. (2011) Chemical communication of lobsters. In *Chemical communication of Crustaceans* (eds T. Breithaupt & M. Thiel), pp. 239-256. Springer Science+Business Media, New York.
- Arce, A.M., Aguilar-Dávila, W., Sosa-Cordero, E. & Cady, J.F. (1997) Artificial shelters (casitas) as habitat for juvenile lobsters *Panulirus argus* in the Mexican Caribbean *Marine Ecology and Progress Series*, **158**, 217-224.
- Baisre, J.A. (1964) *Sobre los estadios larvales de langosta comun Panulirus argus*, Cuba Contrib.
- Bannister, R.C.A. & Addison, J.T. (1998) Enhancing Lobster Stocks: A Review of Recent European Methods, Results, and Future Prospects. *Bulletin of Marine Science*, **62**, 369-387.
- Bannister, R.C.A., Addison, J.T. & Lovewell, S.R.J. (1994) Growth, Movement, Recapture Rate and Survival of Hatchery-Reared Lobsters (*Homarus gammarus* (Linnaeus, 1758)) Released Into the Wild On the English East Coast. *Crustaceana*, **67**, 156-172.
- Bartley, D.M., Bondad Reantaso, M.G. & Subasinghe, R.P. (2006) A risk analysis framework for aquatic animal health management in marine stock enhancement programmes. *Fisheries Research*, **80**, 28-36.
- Bell, J.D., Riothlisberg, P., Munro, J., Loneragan, S.R.J., Nash, W.J., Ward, R.D. & Andrew, N.L. (2005) Restocking and stock enhancement of marine invertebrate fisheries. *Advances in Marine Biology*, **49**, 1-374.
- Berrill, M. (1975) Gregarious Behavior of Juveniles of the Spiny Lobster, *Panulirus argus* (Crustacea: Decapoda). *Bulletin of Marine Science*, **25**, 515-522.

- Blanco, W., Fraga, I., Tizol, R. & Artiles, M. (2002) Efecto del tipo del alimento y las densidades en el crecimiento y la supervivencia en postlarvas de Langosta Espinosa (*Panulirus argus*). In *1 Congreso Iberoamericano Internacional de Acuicultura CIVA 2002* (<http://www.civa2002.org>), 510-517.
- Blankenship, H.L. & Leber, K.M. (1995) A responsible approach to marine stock enhancement. pp. 167-175. American Fisheries Society Symposium.
- Blumstein, D.T., Bitton, A. & Da Veiga, J. (2006) How does the presence of predators influence the persistence of antipredator behavior? *Journal of Theoretical Biology*, **239**, 460-468.
- Boles, L.C. & Lohmann, K.J. (2003) True navigation and magnetic maps in spiny lobsters. *Nature*, **421**, 60-63.
- Booth, J.D. & Kittaka, J. (2000) Spiny Lobster Growout. In *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture* (eds B.F. Phillips & J. Kittaka), pp. 556-585. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Briones-Fourzan, P. (1994) Variability in Postlarval Recruitment of the Spiny Lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) To the Mexican Caribbean Coast. *Crustaceana*, **66**, 326-340.
- Briones-Fourzán, P. (1991) Consideraciones para el manejo de *Panulirus guttatus* (Latreille 1804) en Quintana Roo, México. In *Taller regional sobre manejo de la pesquería de la langosta* (ed P. Briones-Fourzán), pp. 81-89. Inst. Cienc. del Mar y Limnol. Univ. Nal. Antón. México Publ. Tecn., .
- Briones-Fourzan, P., Candela, J. & Lozano-Alvarez, E. (2008) Postlarval settlement of the spiny lobster *Panulirus argus* along the Caribbean coast of Mexico: Patterns, influence of physical factors, and possible source of origin. *Limnol. Oceanogr.*, **53**, 970-985.
- Briones-Fourzán, P. & Lozano-Álvarez, E. (2000) The spiny lobster fisheries in México. In *Spiny Lobster: Fisheries and Culture* (eds B.F. Phillips & J. Kittaka), pp. 144-157. Blackwell Science, Oxford.

- Briones-Fourzán, P. & Lozano-Álvarez, E. (2001a) Effects of artificial shelters (Casitas) on the abundance and biomass of juvenile spiny lobsters *Panulirus argus* in a habitat-limited tropical reef lagoon. *Marine Ecology and Progress Series*, **221**, 221–232.
- Briones-Fourzán, P. & Lozano-Álvarez, E. (2001b) The importance of *Lobophora variegata* (Phaeophyta: Dictyotales) as a habitat for small juveniles of *Panulirus argus* (Decapoda: Palinuridae) in a tropical reef lagoon. *Bulletin of Marine Science*, **68**, 207-219.
- Briones-Fourzán, P., Lozano-Álvarez, E. & Eggleston, D.B. (2000) The use of Artificial Shelters (Casitas) in Research and Harvesting of Caribbean Spiny Lobsters in Mexico. In *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture* (eds B.F. Phillips & J. Kittaka), pp. 420-446. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Brown, C. & Day, R.L. (2002) The future of stock enhancements: lessons for hatchery practice from conservation biology. *Fish and Fisheries*, **3**, 79-94.
- Brown, C. & Laland, K. (2001) Social learning and life skills training for hatchery reared fish. *Journal of Fish Biology*, **59**, 471-493.
- Brown, C., Laland, K.N. & Krause, J. (2006) *Fish Cognition and Behavior (Fish and Aquatic Resources)*, Wiley-Blackwell.
- Brownie, C., Hines, E.J., D., N.J., Pollock, K.H. & B., H.J. (1993) Capture-recapture studies for multiple strata including non-markovian transitions. *Biometrics*, **49**, 1173-1187.
- Buesa, R.J. (1965) *Biology and Fishing of spiny lobster Panulirus argus (Latrielle)*.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (1998) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, Springer.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., White, G.C., Brownie, C. & Pollock, K.H. (1987) Design and analysis methods for fish survival experiments based on release-recapture. *American Fisheries Society Monograph*, **72**, 202.

- Burnham, K.P., White, G.C. & Anderson, D.R. (1995) Model selection strategy in the analysis of capture–recapture data. *Biometrics*, **51**, 888-898.
- Butler IV, M.J. & Herrnkind, W.F. (1997) A test for recruitment limitation and the potential for artificial enhancement of spiny lobster (*Panulirus argus*) population in Florida. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **54**, 452-463.
- Butler, M.J., Behringer, D.C.J. & Shields, J. (2008) Transmission of *Panulirus argus* virus 1 (PaV1) and its effect on the survival of juvenile Caribbean spiny lobster. *Diseases of Aquatic Organisms*, **79**, 173-182.
- Castañeda, V. (1998) *Alimentación natural de los juveniles de langosta Panulirus argus (Latrielle 1804)*. Universidad Nacional Autonoma de Mexico.
- Childress, M.J. & Herrnkind, W.F. (1996) The ontogeny of social behaviour among juvenile Caribbean spiny lobsters. *Animal Behaviour*, **51**, 675-687.
- Cochrane, K.L. & Chakalall, B. (2001) The spiny lobster fishery in the WECAFC region – an approach to responsible fisheries management. *Marine and Freshwater Research*, **52**, 1623-1631.
- Cormack, R.M. (1964) Estimates of survival from the sighting of marked animals. *Biometrika*, **51**, 429-438.
- Cowx, I.G., O'Grady, K.T., SvÅSand, T., Skilbrei, O.T., Van Der Meeren, G.I. & Holm, M. (1998) Review of morphological and behavioural differences between reared and wild individuals: Implications for sea-ranching of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., Atlantic cod, *Gadus morhua* L., and European lobster, *Homarus gammarus* L. *Fisheries Management and Ecology*, **5**, 473-490.
- Crear, B.J., Thomas, C.W., Hart, P.R. & Carter, C.G. (2000) Growth of juvenile southern rock lobsters, *Jasus edwardsii*, is influenced by diet and temperature, whilst survival is influenced by diet and tank environment. *Aquaculture*, **190**, 169-182.

- Davis, G.E. (1971) Aggression of spiny sea urchins, *Diadema antillarum*, as shelter for young spiny lobsters, *Panulirus argus*. *Transaction of the American Fisheries Society*, **100**, 586-587.
- Devereux, C.L., Whittingham, M.J., Fernández-Juricic, E., Vickery, J.A. & Krebs, J.R. (2006) Predator detection and avoidance by starlings under differing scenarios of predation risk. *Behavioral Ecology*, **17**, 303-309.
- Ehrhardt, N.M. (2005) Population Dynamic Characteristics and Sustainability Mechanisms in Key Western Central Atlantic Spiny Lobster, *Panulirus argus*, Fisheries. *Bulletin of Marine Science*, **76**, 501-526.
- Evans, L.H., Jones, J.B. & Brock, J.A. (2000) Diseases of Spiny Lobsters. In *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture* (eds B.F. Phillips & J. Kittaka), pp. 586-600. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- FAO (1997) FAO, Yearbook Fishery Statistics: Catches and Landings, 1995, Vol 80. In *FAO Fisheries Series (FAO) FAO Statistics Series (FAO), No 48, No 134 /FAO. Rome (Italy). Fisheries Dept.* pp. 724.
- Fast, A.W. & Lester, L.J. (1997) Marine shrimp culture. *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*, **23**, 1-862.
- Forcucci, D., Butler IV, M.J. & Hunt, J.H. (1994) Population Dynamics of Juvenile Caribbean Spiny Lobster, *Panulirus argus*, in Florida Bay, Florida. *Bulletin of Marine Science*, **54**, 805-818.
- Gardner, C. (2004) *Rock lobster enhancement and aquaculture subprogram : evaluating the release and survival of juvenile rock lobsters released for enhancement purposes / Caleb Gardner*, Tasmanian Aquaculture and Fisheries Institute, Hobart .:
- Giraldeau, L.-A., Caraco, T. & Valone, T.J. (1994) Social foraging: individual learning and cultural transmission of innovations. *Behavioral Ecology*, **5**, 35-43.
- Goldstein, J., Matsuda, H. & Butler, M. (2006) Success! Caribbean Spiny Lobster *Panulirus argus* is cultured from egg to juvenile for the first time. In *The Lobster Newsletter* pp. 3-4.

- Goldstein, J.S., Matsuda, H., Takenouchi, T. & Butler, M.J. (2008) The Complete Development of Larval Caribbean Spiny Lobster *Panulirus argus* (Latreille, 1804) in Culture. *Journal of Crustacean Biology*, **28**, 306-327.
- González-Reynoso, L. (2003) *Efectos del riesgo de depredación en el uso del refugio, el crecimiento y la sobrevivencia de juveniles de langosta común del caribe Panulirus argus (Latrielle, 1804) en condiciones experimentales*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Griffin, A.S., Blumstein, D.T. & Evans, C.S. (2000) Training Captive-Bred or Translocated Animals to Avoid Predators *Conservation Biology*, **14**, 1317-1326.
- Gutierrez-Carbonell, D., Simonin-Díaz, J. & Briones-Fourzán, P. (1992) A simple collector for postlarvae of the spiny lobster *Panulirus argus*. *Proceeding of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, **41**, 492-507.
- Herrnkind, W.F. (1980) Spiny lobster: patterns of movement. In *The Biology and Management of Lobsters* (eds J.S. Cobb & B.F. Phillips), pp. 349-407. New York: Academic Press.
- Herrnkind, W.F. & Butler IV, M.J. (1986) Factors regulating postlarval settlement and juvenile microhabitat use by spiny lobsters *Panulirus argus*. *Marine Ecology and Progress Series*, **34**, 23-30.
- Herrnkind, W.F. & Butler, M.J. (1994) Settlement of Spiny Lobster, *Panulirus argus* (Latreille, 1804), in Florida: Pattern Without Predictability? *Crustaceana*, **67**, 46-64.
- Huchin Mian, J.P., Rodríguez Canul, R., Arias Bañuelos, E., Sima Álvarez, R., Pérez Vega, J.A., Briones Fourzán, P. & Lozano Álvarez, E. (2008) Presence of *Panulirus argus* virus 1 (PaV1) in juvenile spiny lobsters *Panulirus argus* from the Caribbean coast of Mexico. *Diseases of Aquatic Organisms*, **79**, 153-156.
- Huntingford, F.A. (2004) Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *Journal of Fish Biology*, **65**, 122-142.

- Hurlbert, S.H. (1984) Pseudoreplication and the Design of Ecological Field Experiments. *Ecological Monographs*, **54**, 187-211.
- Hurlbert, S.H. (1992) Rebel statistics for confused limnologist in search for purity. In *25th International Congress of Limnology*, Barcelona, Spain.
- Johnson, J.B. & Omland, K.S. (2004) Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 101-108.
- Johnson, M.W. & Brinton, E. (1963) Biological species, water-masses and currents. In *The sea: Ideas and observations on progress in the study of the seas* (ed M.N. Hill), pp. 381-414. Interscience Publication, London and New York.
- Jolly, G.M. (1965) Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model. *Biometrika*, **52**, 225-247.
- Jordán-Dahlgren, E. (1989) Efecto de la morfología del sustrato en el desarrollo de la comunidad coralina. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Universidad Nacional Autónoma de México*, **16**, 105-118.
- Kanciruk, P. (1980) Ecology of juvenile and adult Palinuridae (spiny lobsters) In *The Biology and Management of Lobsters* (eds J. Cobb & B. Phillips), pp. 59-96.
- Kellison, G.T., Eggleston, D.B. & Burke, J.S. (2000) Comparative behaviour and survival of hatchery reared versus wild summer flounder (*Paralichthys dentatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, **57**, 1870-1877.
- Kershaw, K.A. (1973) *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*, Edward Arnold.
- Kittaka, J. (2000) Culture of Larval Spiny Lobsters. In *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture* (eds B.F. Phillips & J. Kittaka), pp. 508-532. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Kittaka, J. & Booth, J. (2000) Prospectus for Aquaculture. In *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture* (eds B.F. Phillips & J. Kittaka), pp. 465-473. Blackwell Science Ltd, Oxford.

- Le Moullac, G. & Haffner, P. (2000) Environmental factors affecting immune responses in Crustacea. *Aquaculture*, **191**, 121-131.
- Le Moullac, G., Soyeux, C., Saulnier, D., Ansquer, D., Avarre, J.C. & Levy, P. (1998) Effect of hypoxic stress on the immune response and the resistance to vibriosis of the shrimp *Penaeus stylirostris*. *Fish & Shellfish Immunology*, **8**, 621-629.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992) Modeling Survival and Testing Biological Hypotheses Using Marked Animals: A Unified Approach with Case Studies. *Ecological Monographs*, **62**, 67-118.
- Leighton, F.A. (2001) Health risk assessment of the translocation of wild animals. *Rev. sci. tech. off. int. Epiz*, **21**, 187-195.
- Lewis, J.B. (1951) The Phyllosoma Larvae of the Spiny Lobster *Panulirus argus*. *Bulletin of Marine Science*, **1**, 89-103.
- Lima, S.L. (1998) Stress and Decision Making under the Risk of Predation: Recent Developments from Behavioral, Reproductive, and Ecological Perspectives. In *Advances in the Study of Behavior* (eds M.M. Anders Pape Møller & J.B.S. Peter), pp. 215-290. Academic Press.
- Lin, L.I.-K. (1989) A concordance correlation coefficient to evaluate reproducibility. *Biometrics*, **Vol 45**, 255-268.
- Lin, L.I.-K. (2000) A note on the concordance correlation coefficient. *Biometrics*, **Vol 56**, 324-325.
- Lind, J. & Cresswell, W. (2005) Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology*, **16**, 945-956.
- Linnane, A. & Mercer, J.P. (1998) A comparison of methods for tagging juvenile lobsters (*Homarus gammarus* L.) reared for stock enhancement. *Aquaculture*, **163**, 195-202.
- Liu, C.-H. & Chen, J.-C. (2004) Effect of ammonia on the immune response of white shrimp *Litopenaeus vannamei* and its susceptibility to *Vibrio alginolyticus*. *Fish & Shellfish Immunology*, **16**, 321-334.

- Liu, C.-H., Yeh, S.-T., Cheng, S.-Y. & Chen, J.-C. (2004) The immune response of the white shrimp *Litopenaeus vannamei* and its susceptibility to *Vibrio infection* in relation with the moult cycle. *Fish & Shellfish Immunology*, **16**, 151-161.
- Lohmann, K.J., Pentcheff, N.D., Nevitt, G.A., Stetten, G.D., Zimmer-Faust, R.K., Jarrard, H.E. & Boles, L.C. (1995) Magnetic orientation of spiny lobsters in the ocean: experiments with undersea coil systems. *The Journal of Experimental Biology*, **198**, 2041-2048.
- Lozano-Álvarez, E. (1992) *Pesquería dinámica poblacional y manejo de la langosta Panulirus argus (Latreille, 1804) en la Bahía de la Ascensión, Quintana Roo, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Lozano-Álvarez, E. (1996) Ongrowing of Juvenile Spiny Lobsters, *Panulirus argus* (Latreille, 1804) (Decapoda, Palinuridae), in Portable Sea Enclosures. *Crustaceana*, **69**, 958-973.
- Lozano-Álvarez, E. & Briones-Fourzán, P. (2001) *Den choice and occupation patterns of shelters by two sympatric lobster species, Panulirus argus and Panulirus guttatus, under experimental conditions*, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Melbourne, AUSTRALIE.
- Lozano-Álvarez, E., Briones-Fourzán, P. & Phillip, B.F. (1991) Fisheries characteristics, growth, and movements of the spiny lobster *Panulirus argus* in Bahia de la Ascensión, México. *Fish. Bull. U. S.*, **89**, 79-89.
- Lozano-Álvarez, E., Briones-Fourzan, P., Ramirez-Estevez, A., Placencia-Sanchez, D., Huchin-Mian, J. & Rodriguez-Canul, R. (2008) Prevalence of *Panulirus argus* Virus 1 (PaV1) and habitation patterns of healthy and diseased Caribbean spiny lobsters in shelter-limited habitats. *Diseases of Aquatic Organisms*, **80**, 95-104.
- Lozano-Álvarez, E. & Spanier, E. (1997) Behavior and growth of captive spiny lobsters (*Panulirus argus*) under the risk of predation. *Marine and Freshwater Research*, **48**, 707-713.

- Lyons, W.G. (1981) Possible sources of Florida's spiny lobster populations. *Proceeding of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, **33**, 253-266.
- Magurran, A.E. (1989) Acquired Recognition of Predator Odour in the European Minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Ethology*, **82**, 216-223.
- Maier, R.A. & Maier, B.M. (1970) *Comparative Animal Behavior*, Brooks/Cole Publishing Company.
- Marx, J. & Herrnkind, W.F. (1986) *Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (south Florida) – Spiny Lobster*. . U.S. Army Corps of Engineers.
- Marx, J.M. & Herrnkind, W.F. (1985a) Factors regulating microhabitat for juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*: food and shelter. *Journal of Crustacean Biology*, **5**, 650-657.
- Marx, J.M. & Herrnkind, W.F. (1985b) Macroalgae (Rhodophyta: *Laurencia* spp.) as habitat for young juvenile spiny lobsters, *Panulirus argus*. *Bulletin of Marine Science*, **36**, 423-431.
- Mascaró, M. & Seed, R. (2000a) Foraging Behavior of *Carcinus Maenas* (L.): Comparison of size-selective predation on four species of Bivalve Prey. *Journal of Shellfish Research*, **19**, 283-291.
- Mascaró, M. & Seed, R. (2000b) Foraging Behavior of *Carcinus maenas*(L.):Species-selective predation among four bivalve prey. *Journal of Shellfish Research*, **19**, 293-300.
- Merino, M. & Otero, L. (1991) *Atlas ambiental costero de Puerto Morelos, Quintana Roo*, Centro de investigaciones de Quintana Roo, Chetumal.
- Mills, D.J., Gardner, C. & Johnson, C.R. (2006) Experimental reseeding of juvenile spiny lobsters (*Jasus edwardsii*): Comparing survival and movement of wild and naïve lobsters at multiple sites. *Aquaculture*, **254**, 256-268.
- Mills, D.J., Gardner, C. & Oliver, M. (2005) Survival and movement of naïve juvenile spiny lobsters returned to the wild. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **324**, 20-30.

- Moriyasu, M., Landsburg, W. & Conan, G.Y. (1995) Sphyrion Tag Shedding and Tag Induced Mortality of the American Lobster, *Homarus americanus* H. Milne Edwards, 1837 (Decapoda, Nephropidae). *Crustaceana*, **68**, 184-192.
- Muir, J. (2005) Managing to harvest? Perspectives on the potential of aquaculture. *Phil. Trans R. Soc. B.*, **360**, 191-218.
- Munro, J.L. & Bell, J.D. (1997) Enhancement of marine fisheries resources. *Reviews in Fisheries Science*, **5**, 185 - 222.
- Negrete-Soto, F. (1994) *Crecimiento de postlarvas y primeros estadios juveniles de la langosta Panulirus argus (Latrielle, 1804) en cautiverio*. Universidad Nacional Autónoma de Mexico.
- Negrete-Soto, F., Lozano-Álvarez, E. & Briones-Fourzán, P. (2002) Population dynamics of the spotted spiny lobster, *Panulirus guttatus*, in coral reef of the Mexican Caribbean. *J. Shellfish Res*, **21**, 279-288.
- Nonaka, M., Fushimi, H. & Yamakawa, T. (2000) The Spiny Lobster Fishery in Japan and Restocking. In *Spiny Lobsters: Fisheries and Culture* (eds B.F. Phillips & J. Kittaka), pp. 221-242. Blackwell Science Ltd, Oxford.
- Oliver, M.D., MacDiarmid, A.B., Stewart, R.A. & Gardner, C. (2008) Anti-Predator Behavior of Captive - Reared and Wild Juvenile Spiny Lobster (*Jasus edwardsii*). *Reviews in Fisheries Science*, **16**, 186-194.
- Oliver, M.D., Stewart, R., Mills, D., MacDiarmid, A.B. & Gardner, C. (2005) Stock enhancement of rock lobsters *Jasus edwardsii* timing of predation on naive juvenile lobsters immediately after release. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, **39**, 391-397.
- Olla, B.L., Davis, M.W. & Ryer, C.H. (1998) Understanding how the Hatchery Environment Represses or Promotes the Development of Behavioral Survival Skills. *Bulletin of Marine Science*, **62**, 531-550.

- Osorio-Arcienegas, A. (2004) *Distribución y patrones de ocupación de refugios naturales del as langostas Panulirus argus (Latreille 1804) y Panulirus guttatus (Latreille 1804) en el habitat arrecifal coralino*. Universidad Nacional Autónoma de Mexico. .
- Patten, B.G. (1977) Body size and learned avoidance as factors affecting predation in coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*, fry by torrent sculpin, *Cottus rhoterus*. *Fisheries Bulletin*, **75**, 457-459.
- Phillips, B. (2003) *Rock lobster enhancement and aquaculture subprogram: Towards establishing techniques for large scale harvesting of pueruli and obtaining a better understanding of mortality rates*,. Department of Fisheries, Western Australia.
- Phillips, B. & Matsuda, H. (2011) A Global Review of Spiny Lobster Aquaculture. In *Recent Advances and New Species in Aquaculture* (eds R.K. Fotedar & B.F. Phillips), pp. 22-84. Blackwell Publishing Ltd.
- Phillips, B.F. (1972) A Semi-Quantitative Collector of the Puerulus Larvae of the Western Rock Lobster *Panulirus longipes* Cygnus George (Decapoda, Palinuridea). *Crustaceana*, **22**, 147-154.
- Phillips, B.F. (1995) Collectors for catching the puerulus stage of spiny lobsters: a summary. *Revista Cubana de Investigaciones Pesqueras*, **19**, 33-41.
- Phillips, B.F. & Booth, J.D. (1994) Design, use, and effectiveness of collectors for catching the puerulus stage of spiny lobsters. *Reviews in Fisheries Science*, **2**, 255 - 289.
- Phillips, B.F., Cobb, J.S. & George, R.W. (1980) General biology. In *The Biology and Management of Lobsters* (eds J.S. Cobb & B.F. Phillips), Academic Press, Nueva York.
- Phillips, B.F. & MacMillan, D.L. (1987) Antennal receptors in puérulos and postpuérulos stages of the rock lobster *Panulirus cygnus* (Decapoda:Palinuridae) and their potential role in puérulos navigation. . *Journal of Crustacean Biology*, **7**, 122-135.
- Phillips, B.F., Melville-Smith, R. & Cheng, Y.W. (2003a) Estimating the effects of removing *Panulirus cygnus* pueruli on the fishery stock. *Fisheries Research*, **65**, 89-101.

- Phillips, B.F., Melville-Smith, R., Rossbach, M., Cheng, Y.W., Caputi, N., Thomson, A.W., Mills, D.J. & Crear, B. (2003b) *Rock Lobster Enhancement and Aquaculture Subprogram: Towards establishing techniques for large scale harvesting of pueruli and obtaining a better understanding of mortality rates*
- Phillips, B.F., Melville-Smith, R., Wing Cheng, Y. & Rossbach, M. (2001) Testing collector design for commercial harvesting of western rock lobster (*Panulirus cygnus*) puerulos *Marine and Freshwater Research*, **52**, 1465-1473.
- Poore, M.E.D. (1955a) The Use of Phytosociological Methods in Ecological Investigations: I. The Braun-Blanquet System. *The Journal of Ecology*, **43**, 226-244.
- Poore, M.E.D. (1955b) The use of Phytosociological Methods in Ecological Investigations: II. Practical Issues Involved in an attempt to apply the Braun-Blanquet System. *The Journal of Ecology*, **43**, 245-269.
- Prabhu, V.K.K. (1985) Hormones in insect behaviour. *Proc. Indian Acad. Sci. (Animal Sci.)*, **94**, 197-205.
- Richards, W.J. & Potthoff, T. (1981) Distribution and seasonal occurrence of larval pelagic stages of spiny lobsters (Palinuridae, *Panulirus*) in the Western Tropical Atlantic. *Proceeding of the 33rd Gulf and Caribbean Fisheries Institute*, 244-252.
- Ruiz-Rentería, F., Van Tussenbroek, B.I. & Jordán-Dahlgren, E. (1998) Puerto Morelos, Quintana Roo, México. In *CARICOMP, Caribbean coral reef, seagrass and mangrove sites* (ed B. Kjerfve), pp. 57-66. UNESCO, Paris.
- Sandeman, D., Sandeman, R., Derby, C. & Schmidt, M. (1992) Morphology of the Brain of Crayfish, Crabs, and Spiny Lobsters: A Common Nomenclature for Homologous Structures. *Biol Bull*, **183**, 304-326.
- Seber, G.A.F. (1965) A note on the multiple-recapture census. *Biometrika*, **52**, 249-259.

- Shields, J.D. & Jr, D.C.B. (2004) A new pathogenic virus in the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* from the Florida Keys. *Diseases of Aquatic Organisms*, **59**, 109-118.
- Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C. & Ziemba, R.E. (2004) Behavioral syndromes: an integrative overview. *The Quarterly Review of Biology*, **79**, 241-277.
- Snieszko, S.F. (1973) Recent advances in scientific knowledge and developments pertaining to disease of fishes. In *Advances in veterinary science and comparative medicine* (eds E.C. Brandly & E.C. Cornelius), pp. 291-314. Academic Press, New York
- Spanier, E. & Zimmer-Faust, R.K. (1988) Some physical properties of shelter that influence den preference in spiny lobsters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **121**, 137-149.
- Tseng, I.T. & Chen, J.-C. (2004) The immune response of white shrimp *Litopenaeus vannamei* and its susceptibility to *Vibrio alginolyticus* under nitrite stress. *Fish & Shellfish Immunology*, **17**, 325-333.
- Van Der Meeren, G.I. (2005) *Potential of ecological studies to improve survival of cultivated and released European lobsters, Homarus gammarus*, Scientific and Industrial Research Publishing, Wellington, NOUVELLE-ZELANDE.
- Watson, C.A. & Hill, J.E. (2006) Design criteria for recirculating, marine ornamental production systems. *Aquacultural Engineering*, **34**, 157-162.
- White, G.C. & Burnham, K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study (suppl)*, **46**, 120-139.
- Williams, A.B. (1986) Lobsters- Identification, world distribution and U.S. trade. *Mar. Fish. Rev.*, **48**, 1-36.
- Williams, K.C. (2004) Spiny lobster ecology and exploitation in the South China Sea Region. In *ACIAR Proceeding No. 120* pp. 73. Australian Center for International Agricultural Research, Institute of Oceanography, Nha Trang, Vietnam.

Witham, R.R., Ingle, R.M. & Joyce, E.A. (1968) Physiological and ecological studies on *Panulirus argus* from the St. Lucie estuary. *Fla. St. Board Conserv. Mar. Lab. Tech. Ser*, **53**, 1-31.

Zar, J.H. (2010) *Biostatistical Analysis* Prentice-Hall, Pearson Education Inc.